

# Colonización endofítica de cepas locales de *Trichoderma asperelloides* en plantas de quinua, Jujuy-Argentina

## Endophytic colonization of local *Trichoderma asperelloides* strains in quinoa plants, Jujuy-Argentina

Susana Edit Alvarez<sup>1\*</sup>, Juan Solis<sup>1</sup>, Marta Graciela Yasem de Romero<sup>2</sup>, Marcelo Rafael Benítez Ahrendts<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidad Nacional de Jujuy, Facultad de Ciencias Agrarias. Jujuy, Argentina.

<sup>2</sup> Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Agronomía, Zootecnia y Veterinaria. Tucumán, Argentina.

### RESUMEN

El cultivo de quinua es afectado por diversas enfermedades, entre las cuales, el mildiu (*Peronospora variabilis* Gaum) es la más importante por su prevalencia, severidad e impacto económico. Los hongos endófitos antagonistas representan una opción sustentable para el manejo sanitario de los cultivos. El objetivo del trabajo fue determinar el comportamiento endofítico de cepas locales de *Trichoderma asperelloides* en plántulas de quinua. Se utilizó la técnica de cultivo para el re-aislamiento del hongo de secciones de raíz, tallo y hoja a los 15 y 30 días después de la aplicación del hongo (dda), y se realizó la observación microscópica de cortes histológicos para caracterizar la colonización del hongo a los 30 dda. El diseño definió los efectos fijos: genotipo de quinua (AMMA-18, RQ-252-18 y RQ-SAC-18), cepa de *T. asperelloides*: (T1, T15, T16); órgano: raíz, tallo, hoja, y momento de evaluación (15 y 30 dda). La mayor ocurrencia de re-aislamientos fue a los 15 dda en RQ-252-18 desde las tres secciones, seguido por AMMA-2018 y RQ-SAC-18. Se registró diferencias significativas en los niveles de interacción RQ-252-18/T16 siendo superiores los re-aislamientos desde raíz y hoja. A los 30 dda, no se observaron diferencias entre genotipos, y re-aislamientos eran significativamente mayores desde la raíz. El re-aislamiento fue dependiente del tiempo desde la aplicación y la combinación genotipo/cepa. Se observó colonización intercelular de hifas del hongo en el tejido epidérmico y del córtex de tallo y raíz. El trabajo amplía los registros de *T. asperelloides* como endófito de quinua para futuros estudios de interacción múltiple con *P. variabilis* u otros factores estrés biótico y/o abiótico.

**Palabras claves:** *Chenopodium quinoa*, *Trichoderma asperelloides*, endófito, colonización intercelular

### ABSTRACT

The quinoa crop is affected by various diseases, with mildew (*Peronospora variabilis* Gaum) being the most important due to prevalence, severity and economic impact. Antagonistic endophytic fungi represent a sustainable option for the sanitary management of crops. The objective of the work was to determine the endophytic behavior of local strains of *Trichoderma asperelloides* in quinoa seedlings. The culture technique was used to re-isolate the fungus from root, stem and leaf sections at 15 and 30 daa and microscopic observation of histological sections to characterize the colonization of the fungus at 30 daa. The design defined the fixed effects: quinoa genotype (AMMA-18, RQ-252-18 and RQ-SAC-18), *T. asperelloides* strain: (T1, T15, T16); organ: root, stem, leaf, and evaluation time 15 and 30 daa. The highest occurrence of re-isolations was at 15 daa in RQ-252-18 from the three sections, followed by AMMA-2018 and RQ-SAC-18. Significant differences were recorded in the RQ-252-18/T16 interaction levels, with re-isolations from root and leaf being higher. At 30 daa, there were no differences between genotypes, but between type of organ, always superior in root. Re-isolation was dependent on the time since application and the genotype/strain combination. Intercellular colonization of fungal hyphae was observed in the epidermal tissue and stem and root cortex. The work expands the records of *T. asperelloides* as a quinoa endophyte for future multiple interaction studies with *P. variabilis* or other biotic and/or abiotic stress factors.

**Keywords:** *Chenopodium quinoa*, *Trichoderma asperelloides*, endophyte, colonization

### INTRODUCCIÓN

En época prehispánica, la región andina del noroeste argentino fue una zona tradicional de cultivo de quinua

(*Chenopodium quinoa* Willd). En Jujuy, Argentina, su cultivo se localizó en valles intermontanos de la Puna, pero tras la colonización española, el cultivo fue rechazado por considerarse "comida india", quedando restringido en las

**\*Autor para correspondencia:**  
salvarez@fca.unju.edu.ar

**Conflictos de interés:**  
Los autores declaran no tener conflicto de interés.

**Contribución de autores:**  
Todos los autores realizaron contribuciones sustanciales en la concepción y diseño de este estudio, al análisis e interpretación de datos, a la revisión del manuscrito y la aprobación de la versión final. Todos los autores asumen la responsabilidad por el contenido del manuscrito.

**Financiamiento:**  
Ninguno

**Periodo de publicación:**  
Enero-Junio de 2024

**Historial:**  
**Recibido:** 05/12/2023;  
**Aceptado:** 30/05/2024

**Editor responsable:**  
Arnaldo Esquivel Fariña  
Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Agrarias. San Lorenzo, Paraguay.

**Licencia:**  
Artículo publicado en acceso abierto bajo una licencia Creative Commons CC-BY 4.0

huertas familiares para el autoconsumo. En los últimos 20 años, sin embargo, su consumo se ha expandido a nivel regional y mundial, y su valor nutricional y capacidad de adaptación a diferentes regiones geográficas han sido reconocidas. En el año 2011, fue declarado por la FAO como cultivo estratégico para la seguridad y soberanía alimentaria global (Alandia, Rodríguez, Jacobsen, Bazile y Condori, 2020; Bazile; Biaggi y Jara, 2021). La Asamblea General de las Naciones Unidas propuso la declaración de "Año Internacional de la Quinua" (IYQ) al 2013, otorgando el estatus de "cultivo con potencial de crecimiento en la agricultura mundial" (Ruiz et al., 2016). Así, el número de países productores de quinua que en 1980 era de tan solo ocho, en 2014 ascendió a 75, y en 2015 se extendió a casi un centenar de países (Bazile y Baudron, 2015).

La planta de quinua, es afectada por factores bióticos y abióticos. Colque-Little, Amby y Andreasen (2021), señalan que el viaje de la quinua a ambientes desconocidos, aumenta el riesgo de observar enfermedades nuevas y emergentes. Sin embargo, en todas las zonas andinas y aquellas donde ésta fue introducida, el Mildiu (*Peronospora variabilis* Gaum) se reconoce como el principal problema sanitario por la complejidad para el control y los altos niveles de prevalencia, incidencia y/o severidad (Thines y Choi, 2016; Khalifa y Thabet, 2018; Kara et al., 2020).

El control microbiológico mediante hongos antagonistas representa una alternativa sostenible. En este sentido las especies del género *Trichoderma* son las más estudiadas (Bae et al., 2009; Hanson y Howell, 2004). Este hongo pertenece a la clase Ascomycetes, orden Hypocreales, familia Hypocreaceae, y se encuentra naturalmente como habitante del suelo (Samuels y Hebbbar, 2015). La facilidad para su aislamiento y cultivo in vitro, capacidad para colonizar sustratos naturales y artificiales, y adaptabilidad a distintos sistemas ecológicos, potencian el interés de su estudio para el control biológico de patógenos, a lo que se suman otras aplicaciones biotecnológicas (Martínez, Infante y Reyes, 2013; Samuels y Hebbbar, 2015). La asociación de *Trichoderma* con una planta huésped ha dado lugar a múltiples beneficios, que van desde el aumento de la biomasa y el crecimiento de las plantas hasta la tolerancia al estrés biótico-abiótico y la absorción de nutrientes (Potshangbam, Devi, Sahoo y Strobel, 2017; Carrero-Carrón et al., 2018).

El término "Endophyte" se refiere a organismos que residen dentro de los tejidos vegetales, excluyendo epífitas que viven en la superficie de las plantas (Li et al., 2015; Chitnis et al., 2020; Delgado, Ortega, Martínez y Coca, 2021). Sun y Guo (2012) señalan que los endófitos mutualistas son aquellos que colonizan hojas, tallos, ramas y raíces sin causar síntomas de enfermedad. A pesar de que los hongos endófitos se pueden aislar con facilidad, muchos son específicos de un cultivo. La interacción física entre *Trichoderma* y los tejidos de una planta fue observada por Yedidia, Benhamou & Chet (1999) quienes, mediante microscopía electrónica, reconocieron estructuras del hongo en capas de células de la epidermis vegetal y la corteza exterior de la raíz. Leon Ttacca, Ortiz Calcina, Condori Ticona y Chura Yupanqui (2018), evaluaron la colonización endófito de 10 cepas de *Trichoderma* en plántulas de

quinua, señalando que todas lograron colonizar diferentes partes de la planta, aunque con diferencias en cuanto a la eficiencia.

Este trabajo tuvo como objetivo evaluar tres cepas de *Trichoderma asperelloides* aisladas de suelos de Quebrada y Puna Jujeña, Argentina, en cuanto a la capacidad de colonizar de manera endófito plántulas de tres genotipos de quinua.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se seleccionaron tres cepas locales, en base a ensayos de antagonismo *in vitro* frente a hongos fitopatógenos (Sivila, Alvarez, Catacata y Bonillo, 2017). Las cepas se caracterizaron morfológica y molecularmente, quedando registrados en la base de datos NCBI, GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>; Alvarez, Benítez Ahrendts y Yasem, 2023).

Cepas seleccionadas:

**T1:** *T. asperelloides* (Álvarez et al., 2019 N° LF1-MK635495) S 22° 29' 42,35", O 65° 22' 45,30", 3945 msnm;

**T15:** *T. asperelloides* (Álvarez et al., 2019 N° LF4-MK635497) S 22° 29' 42,90", O 65° 22' 51,06", 3934 msnm y

**T16:** *T. asperelloides* (Álvarez et al., 2019 N° LF5-MK635498) S 23°51'10", -O 65°27'58", 2099 msnm.

Se trabajó con tres genotipos de quinua: AMMA-18, RQ-SAC-18 y RQ-252-18, conservados *ex situ* en el banco de germoplasma del Instituto Nacional de Tecnología Agrícola-Salta, e *in situ* en la Estación Experimental Agrícola Abra Pampa-Jujuy, cedidas en el marco de un acuerdo de transferencia de materiales para estudio.

Los bioensayos se realizaron en el invernadero y laboratorio de Innovación y Validación de Tecnologías Agroecológicas (LIVTA) dependiente del Centro de Estudios para el Desarrollo de la Agricultura Familiar (CEDAF), emplazados en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Jujuy, Argentina (24°21'06,29"S; 65°11'29,21"O; 1071msnm).

Se aplicó un diseño factorial que incluyó los factores de efectos fijos a) genotipo de quinua: AMMA-18, RQ-252-18, y RQ-SAC-18; b) cepa de *T. asperelloides*: T1, T15, T16, Testigo; c) órgano de la planta: raíz, tallo, hoja, y d) momento de evaluación: 15 y 30 días después de la aplicación del hongo (dda), con 5 réplicas. La colonización endófito se evaluó a través de la variable dicotómica dependiente: ocurrencia o no ocurrencia del re-aislamiento del hongo.

Cada genotipo de quinua se sembró en bandejas almacigueras de 49 alveolos utilizando sustrato estéril (esterilizado en autoclave durante 1 hora a 120°C). A las 48 h, en cada alveolo se aplicó 5 cm<sup>3</sup> de suspensiones de 10<sup>6</sup> conidios cm<sup>-3</sup> de cada cepa, utilizando agua estéril para

el testigo. Las bandejas se mantuvieron a temperatura ambiente para el posterior muestreo a los 15 y a 30 dda. En cada caso se tomaron al azar veinte plántulas de cada genotipo/cepa y del testigo (cinco repeticiones de cuatro plántulas cada una). La unidad experimental fue cada planta de quinua.

En el laboratorio, las plántulas se lavaron con agua para eliminar los restos de sustrato. En la cámara de flujo laminar, se realizó la desinfección superficial de las mismas mediante su inmersión en alcohol etílico (70%) durante 2 minutos y cinco enjuagues sucesivos con agua destilada estéril. Las plántulas permanecieron en la cámara hasta la evaporación del exceso de humedad (Figura 1). Para la siembra en medio de cultivo se cortaron secciones de raíz, tallo y hoja de cada planta, las que se transfirieron a cajas de Petri con Agar Agua (1,5%). Los cultivos permanecieron durante 10 días en una estufa a 24°C con un fotoperiodo de 12 h. Posterior a este tiempo, se observó cada caja para la identificación de colonias típicas del hongo alrededor de los tejidos; se realizaron montajes en Hidróxido de Potasio (KOH) al 3% (acuoso) para su observación microscópica y verificación de las características micromorfológicas de las cepas (tipo de ramificación de conidióforos, disposición, forma y dimensión de fiálides, forma y tamaño de conidios). Se utilizó un microscopio binocular Marca EAKINS acoplado a una cámara digital genérica de 51mp. Finalmente se registró la ocurrencia o no ocurrencia de re-aislamientos del hongo según genotipo, cepa y origen de las secciones en ambos periodos de muestreos (15 y 30 dda).

Luego de los 30 dda se preservaron plántulas en el fijador FAA (formol 5%, alcohol 90% y ácido acético) para estudios histológicos. Al momento de realizar los cortes, se extrajeron las muestras del fijador y se lavaron con agua estéril, las secciones se insertaron en cubos de tubérculos de papa (0.5 cm de lado) para facilitar la manipulación y realización de cortes con el micrótopo de congelación. Los cortes se recibieron en agua con glicerina, procediendo a la tinción con Astra Blue y Fucsina básica para su montaje; se utilizó el equipo óptico descrito anteriormente.

El análisis estadístico incluyó estimaciones de ANAVA (con ajuste chi-cuadrado) para un modelo logístico a los 15 y 30 dda, y prueba de comparaciones de a pares para las estimaciones "logit", con el paquete estadístico "emmeans" del software "R".

Para el análisis estadístico se ajustó un modelo de regresión logística para modelar la probabilidad de re-asilamiento (1) o no re-aislamiento (0) de las cepas de *Trichoderma* a los 15 y a los 30 dda, seleccionando el mejor modelo con el enfoque de pruebas de hipótesis:

$$G(\mu_{ijk}) = X\beta$$

Donde:

$G(\mu_{ijk})$  es la función logística  $\log\left(\frac{p}{1-p}\right)$ , donde  $p$  es la probabilidad de éxito de re-asilamiento de *Trichoderma* de la  $i$ -ésima observación, para  $i = 1, 2, \dots$



**Figura 1.** (a) Bandejas almacigueras con plántulas de quinua 15 dda; (b) Acondicionamiento de las muestras para su traslado al laboratorio; (c) Plántulas de 30 dda en proceso de lavados; (d) Secado de las muestras en la cámara de flujo laminar.

1080 (por remoción de las observaciones testigo).

$X\beta X\beta$  es el conjunto de valores observados de las variables predictoras o "matriz de diseño" multiplicado por un vector de coeficientes asociados a los cofactores o variables predictoras:

- I.  $\beta_0$ : es el intercepto o valor esperado de la combinación de factores de referencia para G ( $\mu$ ).
- II.  $\beta_j$ : es el efecto fijo del j-ésimo nivel del factor "Genotipo", para  $j = "RQ-SAC-18", "AMMA-18" y "RQ-252-18"$ .
- III.  $\beta_k$ : es el efecto fijo del k-ésimo nivel del factor "Cepa", para  $k = "T1", "T 15" y "T 16"$ .
- IV.  $\beta_l$ : es el efecto fijo del l-ésimo nivel del factor "Órgano", para  $l = "Raíz", "Tallo" y "Hoja"$ .
- V.  $\beta_j \beta_k$ : interacción de los niveles j y k de la "Genotipo" y el "Cepa".
- VI.  $\beta_j \beta_l$ : interacción de los niveles j y l de la "Genotipo" y el "Órgano".
- VII.  $\beta_k \beta_l$ : interacción de los niveles j y k del "Cepa" y el "Órgano".

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados permitieron confirmar la colonización endofita de las tres cepas de *T. asperelloides* en distintos órganos de los genotipos de quinua evaluados.

El análisis exploratorio ilustrado en la Figura 2, representa la distribución de los casos re-aislamientos (1) y no re-aislamientos (2), donde los puntos del mismo color son las plantas de un mismo genotipo, inoculadas con una cepa.

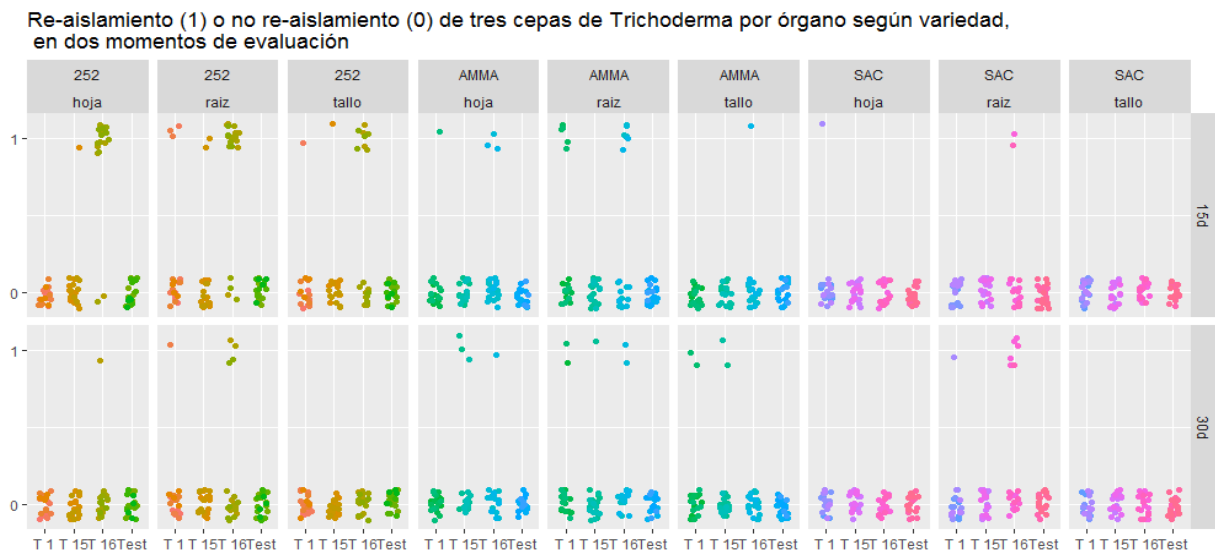
A los 15 dda se observa una ocurrencia superior de re-aislamiento desde los distintos órganos de AMMA-18 y RQ-252-18 para las tres cepas de *T. asperelloides* durante el primer período de evaluación a los 15 dda, destacándose la cepa T16 por la frecuencia de recuperación desde raíz,

tallo y hoja en el genotipo RQ-252-18; seguido de las cepas T16 y T1 en raíz y en menor medida en hojas en AMMA-18, y una menor recuperación de las tres cepas en RQ-SAC-18.

Durante el segundo período evaluado (30 dda), se registró una disminución en la ocurrencia de re-aislamientos desde RQ-252-18 en hojas y tallos. En cuanto a RQ-SAC-18 la ocurrencia de re-aislamiento a partir de secciones de raíz fue mayor que a los 15 dda para la cepa T 16. En ningún caso hubo crecimiento de colonias de *T. asperelloides* en las cajas testigo.

El Análisis de la Varianza aplicado al modelo logístico mostró que la interacción Genotipo  $\times$  Cepa fue altamente significativa a los 15 dda ( $X^2 X^2=18,4$ ; 4 g.l.; p-valor  $<0,01$ ), destacando el contraste de los valores predichos de la función logit entre las cepas T16 y T15 dentro de la población RQ-252-18, altamente significativo (p-valor  $< 0,001$ ). A los 30 dda, el modelo logístico no detectó efectos significativos en factores de primer orden ni en interacciones dobles. Cuando plantearon contrastes marginales de a pares de los factores de primer orden, se observaron significativamente diferentes entre los niveles del factor órgano (p-valor  $<0,01$ ), destacando el re-aislamiento en raíz.

Los resultados de colonización endofítica de cepas de *Trichoderma* concuerdan con los obtenidos por León Ttacca et al. (2018), quienes verificaron la colonización de las diez cepas de *Trichoderma* en diferentes partes de plántulas de quinua, aunque no con la misma eficiencia. En plantas de poroto, González-Marquetti et al. (2019) verificaron el endofitismo de tres cepas de *Trichoderma asperellum*, y por su parte, Bailey et al. (2008) en plantas de cacao, obtuvieron diferencias en la eficiencia de colonización de acuerdo al tipo de órgano de la planta (raíces, cotiledones, tallos, plúmula, xilema). Sin embargo, Morel et al. (2021) solo pudo demostrar la colonización de veinte de las

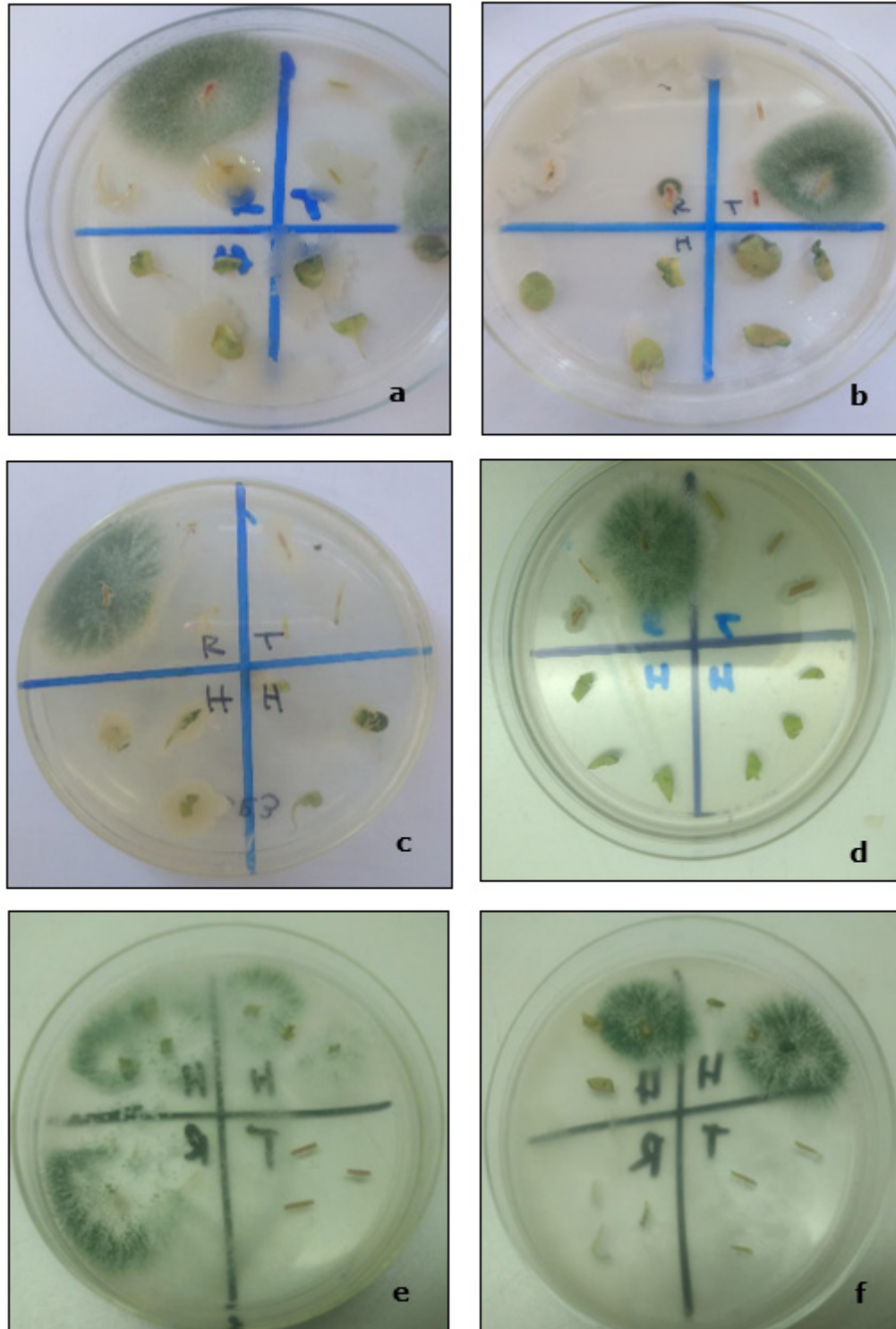


**Figura 2.** (1) Ocurrencia de re-aislamiento, (0) No Ocurrencia de re-aislamientos en cultivos de secciones de hoja, raíz, tallo de plántulas para cada genotipo de quinua (AMMA=AMMA-18, SAC=RQSAC-18, 252=RQ-252-18). Sección superior: evaluación a los 15dda (15d); sección inferior: evaluación a los 30dda (30d).

veinticinco cepas evaluadas de *Trichoderma sp* en tejidos radiculares de plantas de tomate.

En cuanto a la recuperación del hongo en distintos momentos desde la aplicación, los resultados fueron semejantes a los de Bailey et al. (2008), quienes comprobaron que la frecuencia de recuperación del hongo disminuía en función al incremento de los días después de la aplicación en plántulas de cacao. Sin embargo, León Ttacca et al., (2018) observaron una mayor frecuencia de re-aislamiento a los 60 días en relación al primer período evaluado de 30 dda. Bailey et al. (2008) proponen que

la disminución registrada en la recuperación del hongo con el paso del tiempo se explicaría por el hecho de que los puntos de crecimiento vegetal limitarían el avance de la colonización del hongo, y así, que el nuevo tejido sea colonizado. Esta hipótesis debe probarse, considerando el cultivo a partir de secciones de tejidos de la misma edad y su contraste con secciones de tejido más juvenil y/o maduro.



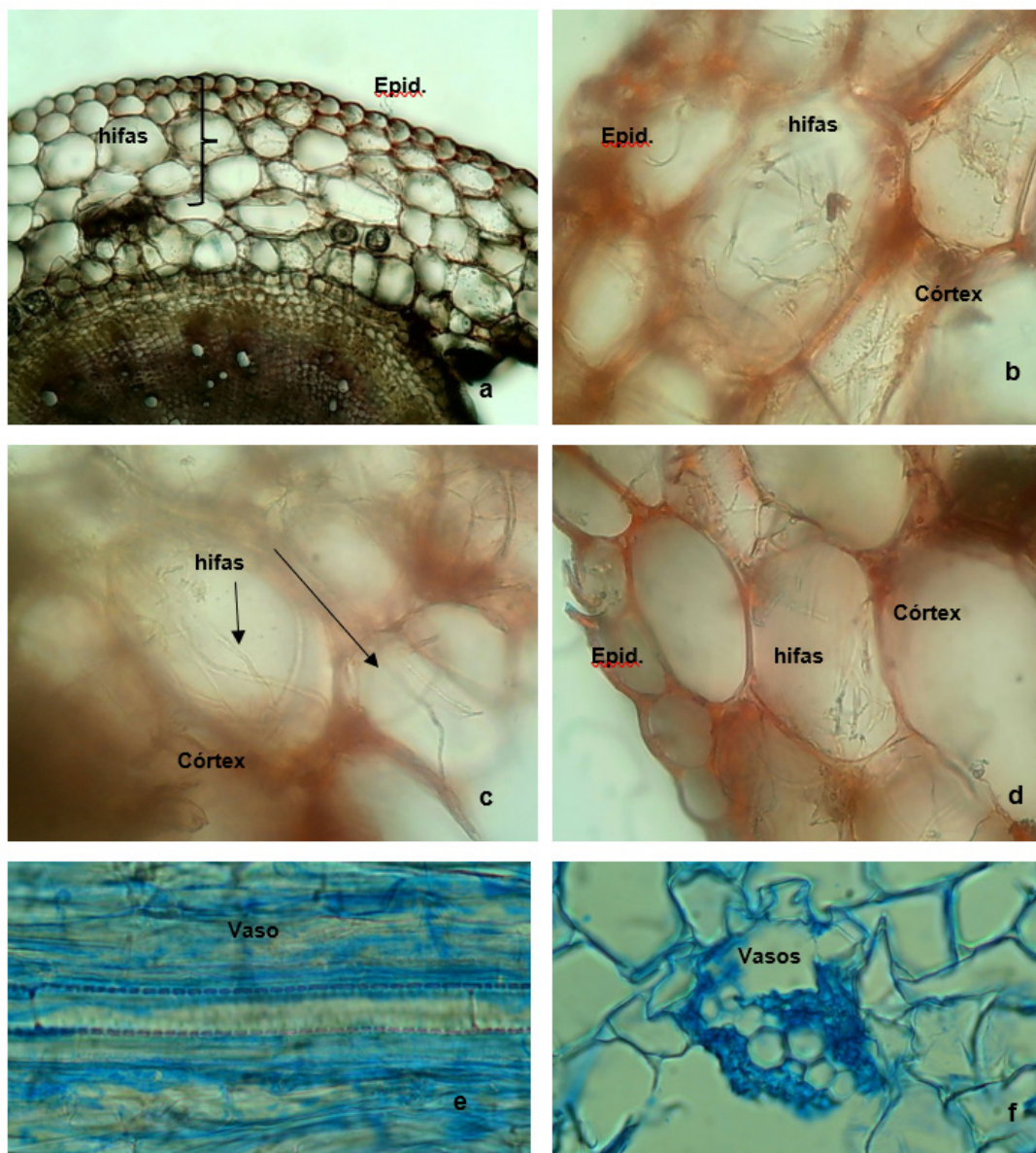
**Figura 3.** Ocurrencia de re-aislamientos de *T. asperelloides* a partir de secciones de: (a) raíz y tallo; (b) tallo; (c) y (d) de raíz; (e) raíz y hojas y (f) de hojas.

La Figura 3 presenta imágenes de las cajas de cultivo al momento de la observación, con el crecimiento del hongo a partir de secciones de plántula de quinua. Cabe señalar que no se añadieron antibióticos al medio de cultivo por lo que también se desarrollaron colonias de bacterias, lo cual no limitó la observación y registro de resultados.

La observación microscópica de cortes histológicos permitió verificar la colonización endófitica en tejidos del córtex del cuello-tallo y raíz (Figura 4). No se observaron estructuras del hongo en los cortes de hojas, y dado que hubo registro de re-aislamientos del hongo desde secciones de hojas, aunque en menor frecuencia, se sugiere incrementar el número de cortes y observaciones a futuro. Bailey et al. (2008) comprobaron la colonización de aislados de *Trichoderma* en raíces maduras, tallos, y cotiledones en plantas de cacao. En coincidencia con lo aquí observado, los autores registraron que las hojas estaban menos colonizadas por ciertas cepas. Sin embargo, estos autores comprobaron que algunas cepas colonizan el xilema de plantas de cacao, situación no observada en el

presente trabajo. Alonso-Ramirez et al. (2014) sostienen que, durante el proceso de colonización de raíces, el ácido salicílico restringe el crecimiento de *Trichoderma* al apoplasto (espacio extracelular formado por paredes celulares y espacios entre las células por las que circulan el agua y los solutos), impidiendo así su llegada al sistema vascular, esta hipótesis explicaría el hecho de que las hifas no hayan colonizado los tejidos de conducción de las plántulas de quinua.

A pesar que los miembros del complejo *T. asperellum* raramente se han reportados como endófitos, se han citado cepas de *T. asperellum* y *T. asperelloides* en cacao y café. Tanto *T. asperellum* (Bailey et al., 2008) como *T. asperelloides* (Yedidia et al., 2003) establecieron relaciones endófitas con raíces, tallos, cotiledones y hojas de plantas, induciendo resistencia sistémica a hongos fitopatógenos y bacterias, respectivamente. Los resultados obtenidos en el presente estudio amplían los registros de cepas de *T. asperelloides* como endófito de quinua.



**Figura 4.** (a) Corte transversal del tallo a la altura del cuello (10X); (b), (c) y (d). Colonización endófitica de tejidos del córtex (40X) a los 30 días; (e). Corte longitudinal de raíz, donde se observa un vaso sin presencia de hifas (40X); (f) Corte transversal de raíz, conjunto de vasos sin presencia de hifas(40X).

## CONCLUSIÓN

Se verificó la colonización endófitica en plántulas de quinua de tres cepas de *T. asperelloides*, resultando la interacción de la cepa T16 y el genotipo RQ-252-18 la combinación con mayor frecuencia de re-aislamiento a partir de secciones de raíz. Este trabajo amplió los registros existentes para *T. asperelloides* como endófito de quinua y los resultados presentados aquí sugieren que la colonización de quinua por las cepas evaluadas depende del tiempo transcurrido desde la aplicación y de la relación inter-específica entre el genotipo y la cepa. La selección de la cepa T16, por mayor eficiencia en la colonización endofítica en términos generales, permitirá avanzar en estudios de antagonismo y/o efecto en la promoción de crecimiento; con posibilidad de innovaciones biotecnológica como el desarrollo de bioinsumos que aporten al manejo sostenible del cultivo de la quinua.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ing. Agr. Héctor Sato Botánico de la cátedra de Botánica General de la Facultad de Ciencias Agrarias de la

Universidad Nacional de Jujuy.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alandia, G., Rodríguez, J. P., Jacobsen, S. E., Bazile, D. y Condori, B. (2020). Global expansion of quinoa and challenges for the Andean region. *Global Food Security*, 26. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2020.100429>
- Álvarez S., Benítez Ahrendts, M. y Yasem de Romero, M. (2023). Caracterización de cepas de Trichoderma aisladas de suelos de Jujuy-Argentina. *Revista Agraria de la Facultad de Ciencias Agrarias*, Vol. 16 (2): 36-50. [https://www.fca.unju.edu.ar/media/revista/Revista\\_Cientifica\\_FCA\\_Volumen\\_16\\_2\\_2023.pdf](https://www.fca.unju.edu.ar/media/revista/Revista_Cientifica_FCA_Volumen_16_2_2023.pdf)
- Alonso□Ramírez, A., Poveda, J., Martín, I., Hermosa, R., Monte, E. y Nicolás, C. (2014). Salicylic acid prevents Trichoderma harzianum from entering the vascular system of roots. *Molecular Plant Pathology*, 15(8), 823-831. doi: [10.1111/mpp.12141](https://doi.org/10.1111/mpp.12141)
- Bae, H., Sicher, R. C., Kim, M. S., Kim, S. H., Strem, M. D., Melnick, R. L. y Bailey, B. A. (2009). The beneficial endophyte Trichoderma hamatum isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in Theobroma cacao. *Journal of Experimental Botany*, 60(11), 3279-3295. doi: [10.1093/jxb/erp165](https://doi.org/10.1093/jxb/erp165)
- Bailey, B. A., Bae, H., Strem, M. D., Crozier, J., Thomas, S. E., Samuels, G. J., ... y Holmes, K. A. (2008). Antibiosis, mycoparasitism, and colonization success for endophytic Trichoderma isolates with biological control potential in Theobroma cacao. *Biological Control*, 46(1), 24-35. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.003>
- Bazile D. y Baudron F. (2015). Dinámica de expansión mundial del cultivo de la quinua respecto a su alta biodiversidad. In: Bazile Didier (ed.), Bertero Hector Daniel (ed.), Nieto Carlos (ed.). *Estado del arte de la quinua en el mundo en 2013*. Rome: FAO, CIRAD, p. 49-64. Recuperado de: <http://www.fao.org/3/a-i4042s/index.html>
- Bazile, D., Biaggi, M. C. y Jara, B. (2021). Quinoa's spreading at global level: State of the art, trends, and challenges. *Biology and Biotechnology of Quinoa: Super Grain for Food Security*, 1-15. [https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-981-16-3832-9\\_1](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-981-16-3832-9_1)
- Carrero□Carrón, I., Rubio, M. B., Niño□Sánchez, J., Navas□Cortés, J. A., Jiménez□Díaz, R. M., Monte, E. y Hermosa, R. (2018). Interactions between Trichoderma harzianum and defoliating Verticillium dahliae in resistant and susceptible wild olive clones. *Plant Pathology*, 67(8), 1758-1767. <https://doi.org/10.1111/ppa.12879>
- Chitnis, V. R., Suryanarayanan, T. S., Nataraja, K.N., Prasad, S.R., Oelmüller, R. y Shaanker, R. (2020) Fungal Endophyte-Mediated Crop Improvement: The Way Ahead. *Front. Plant Sci.* doi: [10.3389/fpls.2020.561007](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.561007)
- Colque-Little, C., Amby, D. B. y Andreasen, C. (2021). A review of Chenopodium quinoa (Willd.) diseases—An updated perspective. *Plants*, 10(6), 1228. doi: [10.3390/plants10061228](https://doi.org/10.3390/plants10061228)
- Delgado, B. P., Ortega, J. A., Martínez, D. Y. y Coca, B. M. (2021). Los hongos endófitos y sus aplicaciones potenciales en la agricultura. *Revista de Protección Vegetal*, 36(3). <https://ojs.edicionescervantes.com/index.php/RPV/article/view/1167>
- González-Marquetti, I., Infante-Martínez, D., Arias-Vargas, Y., Gorrita-Ramírez, S., Hernández-García, T., de la Noval-Pons, B. M., ... y Peteira, B. (2019). Efecto de Trichoderma asperellum Samuels, Lieckfeldt y Nirenberg sobre indicadores de crecimiento y desarrollo de Phaseolus vulgaris L. cultivar BAT-304. *Revista de Protección Vegetal*, 34(2). <http://ref.scielo.org/r7c72c>
- Kara, M., Soyulu, E. M., Uysal, A., Kurt, Ş., Choi, Y. J. y Soyulu, S. (2020). Morphological and molecular characterization of downy mildew disease caused by Peronospora variabilis on Chenopodium album in Turkey. *Australasian Plant Disease Notes*, 15, 1-3. <https://link.springer.com/article/10.1007/s13314-020-0381-2>
- Leon Ttacca, B., Ortiz Calcina, N., Condori Ticona, N. y Chura Yupanqui, E. (2018). Cepas de Trichoderma con capacidad endofítica sobre el control del mildiu (Peronospora variabilis Gäum.) y mejora del rendimiento de quinua. *Revista de Investigaciones Altoandinas*, 20(1), 19-30. doi: [10.18271/ria.2018.327](https://doi.org/10.18271/ria.2018.327)
- Li, Y. L., Xin, X. M., Chang, Z. Y., Shi, R. J., Miao, Z. M., Ding, J. & Hao, G. P. (2015). The endophytic fungi of Salvia miltiorrhiza Bge. f. alba are a potential source of natural antioxidants. *Botanical Studies*, 56, 1-7. <https://link.springer.com/article/10.1186/s40529-015-0086-6>
- Martínez, B., Infante, D. y Reyes, Y. (2013). Trichoderma spp. y su función en el control de plagas en los cultivos. *Revista de Protección Vegetal*, 28(1), 1-11. <http://ref.scielo.org/3f48hp>
- Morel, M., Castillo, Y., García, S., Conce, M., de Dios Moya, J., Reynoso, T., Núñez, P. A. y Alonzo, K. (2021). Evaluación de la capacidad endófitica de cepas nativas de Trichoderma spp. en plantas de tomate (Solanum lycopersicum L.) en casa malla. *APF*, 10(1), 25-40. <https://sodiaf.org.do/apf/index.php/apf/article/view/127>
- Potshangbam, M., Devi, S., Sahoo, D. y Strobel, G. (2017). Caracterización funcional de la comunidad fúngica endofítica asociada con Oryza sativa L. y Zea mays L. *Frontiers in Microbiology*, 8, 325. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01325>



[org/10.3389/fmicb.2017.00325](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00325)

- Ruiz, K. B., Biondi, S., Martínez, E. A., Orsini, F., Antognoni, F. y Jacobsen, S. E. (2016). Quinoa—a model crop for understanding salt-tolerance mechanisms in halophytes. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 150(2), 357-371. <https://doi.org/10.1080/11263504.2015.1027317>
- Sivila N. F., Álvarez S. E., Catacata J. R. y Bonillo M. C. (2017). Antagonismo de cepas de *Trichoderma* spp provenientes de suelos de Jujuy, sobre los fitopatógenos *Fusarium* spp., *Sclerotium* spp. y *Rhizoctonia solani*. *Agraria* Vol X, N° 17: 49-53. [https://fca.unju.edu.ar/media/revista\\_agraria/revista-\\_agraria\\_2017\\_04-06.pdf](https://fca.unju.edu.ar/media/revista_agraria/revista-_agraria_2017_04-06.pdf)
- Sun, X. y Guo, L. D. (2012). Endophytic fungal diversity: review of traditional and molecular techniques. *Mycology*, 3(1), 65-76. doi:10.1080/21501203.2012.656724
- Yedidia, I., Benhamou, N. y Chet, I. (1999). Induction of defense responses in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) by the biocontrol agent *Trichoderma harzianum*. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(3), 1061-1070. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.3.1061-1070.1999>
- Yedidia, I., Shores, M., Kerem, Z., Benhamou, N., Kapulnik, Y. y Chet, I. (2003). Concomitant induction of systemic resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans* in cucumber by *Trichoderma asperellum* (T-203) and accumulation of phytoalexins. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(12), 7343-7353. doi:10.1128/AEM.69.12.7343-7353.2003
- Thines, M. y Choi, Y. J. (2016). Evolution, diversity, and taxonomy of the Peronosporaceae, with focus on the genus *Peronospora*. *Phytopathology*, 106(1), 6-18. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-15-0127-RVW>