

Recibido 27 de noviembre de 2018 // Aceptado 17 de abril de 2019 // Publicado online 04 de septiembre de 2019

Hongos endófitos en festuca alta: del problema a las soluciones

PETIGROSSO, L.R.¹; GUNDEL, P.E.²; COLABELLI, M.N.¹; FERNANDEZ, O.N.¹; ASSUERO, S.G.¹

RESUMEN

Festuca alta, *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort, es una de las gramíneas perennes templadas más sembradas en Argentina, tanto en pasturas puras como en mezclas. Entre las principales cualidades agronómicas de esta especie se destacan su alta productividad, rusticidad, plasticidad y perennidad. Las plantas de festuca alta suelen estar infectadas por un hongo endófito asexual, *Epichloë coenophiala*, que es asintomático y solo se propaga vía semillas infectadas (transmisión vertical). Si bien el hongo les confiere ventajas adaptativas a las plantas hospedantes, también puede sintetizar metabolitos tóxicos para el ganado en pastoreo. Estos metabolitos provocan diferentes síndromes denominados, en general, *festucosis*, que ocasionan importantes pérdidas en la producción ganadera. En esta revisión se describen, en primer lugar, la gramínea festuca alta, el hongo endófito, su interacción y los efectos perjudiciales que originan el consumo de festuca alta infectada en los herbívoros domésticos. Posteriormente, se analizan los mecanismos que explican el avance de la incidencia de festuca alta infectada en pasturas libres de endófito y se indican algunas estrategias de manejo más comunes empleadas en los sistemas de producción ganadera para mitigar los efectos negativos del endófito sobre los animales. Se presenta información obtenida tanto a nivel local, como internacional, y se señalan áreas que presentan vacíos de información, cuyo conocimiento es necesario para mejorar el manejo productivo de esta asociación.

Palabras clave: *Schedonorus arundinaceus*, *Epichloë coenophiala*, asociación hongo-gramínea, festucosis, avance de la infección endofítica.

ABSTRACT

Tall fescue, *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort, is one of the most sown perennial temperate grasses in Argentina, both in pure and mix pastures. The main agronomic qualities of this species are its high productivity, rusticity, plasticity and perennity. Tall fescue plants are usually infected by an asexual endophytic fungus, *Epichloë coenophiala*, which is asymptomatic and only the fungus propagates via infected seeds (vertical transmission). Although the fungus confers adaptive advantages to host plants, it can also synthesize toxic metabolites for grazing cattle. These metabolites cause severe health problems and significant losses in livestock production. In this review, it is described the grass species, the endophyte fungus, the interaction between them, and the harmful effects on domestic herbivores by consuming infected tall fescue plants of infected tall fescue in endophyte-free pastures are analyzed and some of the management strategies used to

¹Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Agrarias, Ruta 226 km 73,5, 7620, Balcarce, Argentina. Correo electrónico: lpetigrosso@mdp.edu.ar; colabelli.mabel@gmail.com; onf4038@gmail.com; sassuero@mdp.edu.ar

²Universidad de Buenos Aires (UBA), Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agronomía (IFEVA), CONICET, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina. CONICET. Correo electrónico: gundel@agro.uba.ar

mitigate the negative effects of the endophyte on livestock production systems are indicated. Local and international information is shown, and knowledge gaps necessary to improve the productive management of this association are identified.

Keywords: *Schedonorus arundinaceus*, *Epichloë coenophiala*, fungus-grass association, festucosis, endophytic infection spread.

INTRODUCCIÓN

Festuca alta, *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort [Syn. *Festuca arundinacea* Schreb., *Lolium arundinaceum* (Schreb.) S.J. Darbyshire, *Schedonorus phoenix* (Scop.) Holub], es una gramínea perenne originaria de Europa continental, de la región Mediterránea, incluyendo el norte de África y parte de Medio Oriente, Asia central y Siberia (Hannaway *et al.*, 1999; Fribourg y Hannaway, 2007; Hopkins *et al.*, 2009). En la región Pampeana argentina se ha naturalizado exitosamente y contribuye a aumentar significativamente la receptividad de los sistemas pastoriles por su gran producción y valor forrajero (Mazzanti *et al.*, 1992; Lattanzi *et al.*, 2007; Scheneiter *et al.*, 2016). Sin embargo, *festuca alta* puede presentar un factor de anticalidad que afecta negativamente la productividad secundaria de los sistemas ganaderos. Esta condición se debe a que generalmente establece una asociación simbiótica con hongos endófitos foliares del género *Epichloë* (Leuchtman *et al.*, 2014). Estos hongos endófitos producen alcaloides tóxicos con efectos negativos sobre los animales en pastoreo (Bacon *et al.*, 1977; Hoveland, 1993). En ese sentido, diversos relevamientos han indicado que las poblaciones de *festuca alta* de la región Pampeana presentan niveles de infección cercanos al 100% (Colabelli *et al.*, 2006; Gundel *et al.*, 2009a; Petigrosso *et al.*, 2013). En este trabajo de revisión se presenta inicialmente una breve descripción histórica de la relación entre *festuca alta* y el hongo endófito en relación con la producción ganadera. Además, se analizan los aspectos positivos y negativos de la simbiosis sobre las plantas, los aspectos epidemiológicos de la infección y, finalmente, se mencionan algunas de las estrategias de manejo más comunes empleadas en los sistemas de producción ganadera para mitigar los efectos negativos del endófito sobre los animales. A modo de conclusión, se señalan áreas con vacíos de información cuyo conocimiento es necesario para la comprensión y manejo productivo de esta asociación.

Características e importancia agronómica de *festuca alta*

Festuca alta es una gramínea perenne, de metabolismo C_3 y hábito de crecimiento cespitoso que, caracterizada por un ciclo de crecimiento otoño-invierno-primaveral, es cultivada para uso forrajero en ambientes templado-húmedos y subhúmedos de todo el mundo (Mazzanti *et al.*, 1992;

Gibson y Newman, 2001). En la actualidad se encuentra ampliamente difundida ya que ha sido comercialmente introducida en América del Norte, América del Sur y en Oceanía (Hannaway *et al.*, 1999; Fribourg y Hannaway, 2007). En Argentina, *festuca alta* es uno de los componentes más importantes de las comunidades de pastizales (Sala *et al.*, 1986) y una de las gramíneas más utilizadas en las pasturas implantadas abarcando más del 30% del total del área cultivada (3.500.000 ha). Comparativamente, ocupa en Uruguay más del 70% de las 500.000 ha dedicadas a la ganadería (Milne, 2009).

El germoplasma de *festuca alta* es complejo y heterogéneo. Según Jauhar (2012) sería un agregado de taxones poliploides que van desde tetraploides ($2n=4x=28$) a decaploides ($2n=10x=70$). En función de la ploidía, los taxónomos la clasifican en cinco variedades botánicas: *glaucescens* Boiss (tetraploide), genuina Schreb. (hexaploide), *atlantigena* (St.-Yves) Auquier (octaploide), *cirtensis* (St.-Yves) J. Gamisans (decaploide) y *letourneuxiana* (St.-Yves) Torrecilla & Catalán (decaploide) (Cuyeu *et al.*, 2013). Todas ellas presentan gran variabilidad en caracteres citogenéticos, morfológicos y de crecimiento que permiten, a su vez, reconocer tres morfotipos: "Continental", "Mediterráneo" y "Rizomatoso" (Hand *et al.*, 2010). Las variedades de tipo Continental provienen de germoplasma originario de regiones templado-húmedas y se caracterizan por presentar producción primavera-estivo-otoñal. Predominan en el norte de Europa y han sido objeto de la mayoría de los estudios de *festuca alta* publicados (Hand *et al.*, 2010). Un ejemplo de ellos es el cultivar nacional "El Palenque", que se caracteriza por presentar un patrón de crecimiento con dos picos, uno en primavera y otro en otoño (Mazzanti *et al.*, 1992). El morfotipo Mediterráneo es originario del norte de África, parte de Italia y Medio Oriente, es inactivo en el verano y presenta mayor crecimiento en invierno (Delgado y Tanco, 1980; Reed *et al.*, 2004). El morfotipo Rizomatoso predomina en el norte de Portugal y España (Galicia) y se distingue de los anteriores, además de taxonómicamente, por presentar una significativa producción de rizomas (Jernstedt y Bouton, 1985).

Entre las principales cualidades agronómicas de *festuca alta* se destacan su alta productividad, alta palatabilidad (en comparación con la mayoría de las gramíneas nativas), perennidad y plasticidad fenotípica frente a un amplio rango de condiciones climáticas y edáficas. Es un

recurso forrajero que, manejada adecuadamente, puede llegar a generar ganancias de peso en los animales del orden de los 0,5 a 0,8 kg de peso vivo (PV) por día (Lattanzi *et al.*, 2007).

Características del hongo endófito

Dentro del género *Epichloë*, se identifican especies con fase sexual (telemórfica) y otras con fase asexual (anamórfica) (Clay y Schardl, 2002; Selosse y Schardl, 2007). Las primeras se encuentran únicamente en especies de plantas del hemisferio norte. Estos endófitos pueden producir estromas con peritecios que suprimen el desarrollo de las panojas y de las espigas (estrangulamiento) y provocan la esterilidad total o parcial de las plantas (Selosse y Schardl, 2007). Las ascosporas producidas en los peritecios serían las responsables de la transmisión horizontal, mecanismo por el cual se infectan nuevos individuos (Chung y Schardl, 1997). No obstante, algunas especies de reproducción sexual pueden ser transmitidas verticalmente a través de las semillas infectadas (Selosse y Schardl, 2007; Leuchtman y Oberhfer, 2013). Las especies asexuales, en cambio, solo se transmiten verticalmente mediante la colonización de los ovarios de las flores y el crecimiento en la semilla en desarrollo (Schardl *et al.*, 2004; Selosse y Schardl, 2007; Gundel *et al.*, 2011).

El hongo *Epichloë coenophiala* (Leuchtman *et al.*, 2014), anteriormente clasificado como *Neotyphodium coenophialum* Glenn, Bacon & Hanlin (= *Acremonium* Link Sección *Albo-lanosa* Morgan-Jones; Gams), es específico de festuca alta. Pertenecer al Phylum *Ascomycota*, Familia *Clavicipitaceae*, Tribu *Balansiae*, Sección *Albo-lanosa* (Glenn *et al.*, 1996). Este hongo desarrolla su ciclo de vida dentro de la planta huésped, no produce síntomas de enfermedad, ni forma estructuras reproductivas externas (Clay y Schardl, 2002; Roberts *et al.*, 2005). Es un hongo que se transmite únicamente a través de la semilla de su hospedante (ej., transmisión vertical) y no se dispersa por esporas ni por el polen de las plantas infectadas (White *et al.*, 1993; Clay y Schardl, 2002). El hongo endófito se localiza intercelularmente y crece en el apoplasto y se nutre de los azúcares y compuestos nitrogenados que allí se encuentran (Bacon, 1993). El micelio del endófito se halla estrechamente asociado a los elementos vasculares y meristemas del hospedante (Belesky *et al.*, 1989; Christensen *et al.*, 2008), es abundante entre las células de la vaina de las hojas y presenta baja densidad en la lámina foliar (White *et al.*, 1993). Su presencia en los meristemas favorece la transmisión a los puntos de multiplicación vegetativos (ej., macollos) y reproductivos (Christensen *et al.*, 2008; Gundel *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2017).

Por un lado, se ha demostrado que la dinámica de crecimiento de los hongos endófitos *Epichloë* sigue la estacionalidad de crecimiento y desarrollo de la planta hospedante. De esta manera, presenta menor cantidad de hifas en invierno, cuando la tasa de crecimiento de la planta hospedante es menor, y densidades mayores de hifas en primavera-verano, cuando ocurre el pico de producción y

reproducción del hospedante (Di Menna y Waller, 1986; Ball *et al.*, 1995). Un individuo infectado puede dar origen a semillas no infectadas debido a fallas en la transmisión (Afkhani y Rudgers 2008; Gundel *et al.*, 2011). Por otro lado, se ha documentado que el endófito presenta mayor tasa de pérdida de viabilidad que las semillas que lo portan, por lo tanto, es posible obtener plántulas libres de endófito a partir de semillas infectadas con endófito no viable (Welty *et al.*, 1994; Gundel *et al.*, 2010). Los distintos procesos hasta aquí expuestos pueden ser modulados por factores bióticos y abióticos, contribuyendo así a explicar la existencia de la variabilidad observada en la frecuencia de individuos infectados en las poblaciones de gramíneas (Gundel *et al.*, 2009a; Semmartin *et al.*, 2015).

Asociación planta-hongo

Aunque la simbiosis es facultativa para las plantas (es decir, que las plantas pueden vivir sin el endófito), la asociación gramínea-endófito es considerada de tipo simbiótico-mutualista (Siegel *et al.*, 1987; Clay y Schardl 2002; Selosse y Schardl, 2007; White y Torres, 2009; Omacini *et al.*, 2013). Por un lado, los endófitos se benefician de la asociación al obtener nutrición y dispersión, pero su supervivencia y multiplicación depende fuertemente de la aptitud ecológica de la gramínea hospedante (Siegel *et al.*, 1987; Gundel *et al.*, 2008). Por el otro, entre los beneficios que obtienen las plantas colonizadas se pueden mencionar mayores tasas de crecimiento, tolerancia a heladas y sequías, y resistencia al estrés por déficit de nitrógeno y fósforo (Burns y Chamblee, 1979; Clay, 1988; Arachevaleta *et al.*, 1989; De Battista, 1989; Lyons *et al.*, 1990; Richardson *et al.*, 1993; Elmi y West, 1995; Malinowski y Belesky, 2000; Bouton *et al.*, 2001; Schardl *et al.*, 2004; Ren *et al.*, 2007). Asimismo, el mutualismo brindaría a la planta una mayor resistencia a nematodos (West y Gwinn, 1993), insectos (Latch *et al.*, 1985; Arnold *et al.*, 2003), y a un amplio espectro de herbívoros vertebrados e invertebrados (Cheplick y Clay, 1988; Edwards *et al.*, 1993; Penrose *et al.*, 2000; Cosgrove *et al.*, 2002; Schardl, 2010; Saikkonen *et al.*, 2013). Estas ventajas mejorarían el desempeño de esta forrajera en suelos marginales. Sin embargo, la bibliografía indica que los efectos del endófito sobre la aptitud ecológica de plantas hospedantes dependen de la constitución genotípica de la asociación planta hospedante-hongo endófito, y del contexto ecológico ambiental (ej. historia de uso del suelo, variables climáticas, disponibilidad de nutrientes (Hill *et al.*, 1990; Omacini *et al.*, 2005; Müller y Krauss, 2005; Saikkonen *et al.*, 2006). De hecho, bajo ciertas condiciones ambientales se han observado efectos negativos sobre el crecimiento de las plantas (Cheplick y Faeth, 2009).

Problemática del consumo de festuca infectada por herbívoros domésticos

Los endófitos producen y dotan a las plantas de una serie de compuestos secundarios dentro de los cuales los más estudiados son los alcaloides. Las principales mico-

toxinas generadas por asociación de la planta y el endófito son los ergocalcoides, los indol-diterpenos, la peramina y las lolinas (Saikkonen *et al.*, 2013; Schardl *et al.*, 2013). Las peraminas y las lolinas son potentes alcaloides contra insectos, mientras que los indol-diterpenos y los ergocalcoides son conocidos por causar intoxicaciones en mamíferos (Saikkonen *et al.*, 2013; Schardl y Phillips, 1997). Los ergocalcoides más potentes producidos por las diferentes especies de endófitos, tanto en términos de intensidad como de duración del efecto tóxico que provocan, son la ergovalina y la ergotamina (Evans *et al.*, 2012). La primera es el principal ergocalcoide producido por el hongo endófito *E. coenophiala* (Foote *et al.*, 2011).

En la ganadería bovina se han identificado tres tipos de síndromes clínicos relacionados con el consumo de forraje o semillas de festuca alta infectados con hongo endófito: "síndrome gangrenoso o pie de festuca" en invierno (Jacobson *et al.*, 1969), "asoleamiento o síndrome distérmico" en primavera-verano, y "necrosis grasa del bovino" (Stuedemann y Hoveland, 1988). El síndrome distérmico es el que más pérdidas económicas ocasiona (Schmidt y Osborn, 1993; De Battista *et al.*, 1995), y se caracteriza porque la cobertura de pelo áspero en los animales en el invierno se mantiene sin desprenderse y se decolora por la acción del sol durante el verano. En consecuencia, la temperatura corporal se eleva, se observa salivación excesiva y el ganado pasa más tiempo recluso en la sombra o dentro de bañados o cursos de agua y lagunas durante el día y menos tiempo consumiendo forraje (Stuedemann y Hoveland, 1988). Otros signos que pueden observarse incluyen nerviosismo, frecuencia respiratoria aumentada, retraso en la pubertad y disminución en las tasas de concepción (Strickland *et al.*, 2011). Se cree que la disminución en las tasas de preñez en bovinos ocurre durante el período embrionario y generalmente no se asocia con abortos ni con nacimientos de terneros muertos (Thompson *et al.*, 1993). Bence *et al.* (2016a, b) evaluaron, durante la segunda mitad de la gestación de vacas Aberdeen Angus, los efectos clínicos y productivos asociados al consumo de pasturas con predominio de festuca alta infectada con endófito. Según estos autores, el consumo de festuca infectada en ese período se asoció a alteraciones clínicas y productivas leves (ej. mayor frecuencia respiratoria y temperatura rectal, menor peso vivo), pero no se hallaron diferencias clínicas, morfométricas ni productivas en las crías. En el caso del síndrome pie de festuca, los animales presentan gangrena en las extremidades, manifestándose con cojera, y en casos extremos hasta la pérdida de la pezuña, pudiendo también ocurrir gangrena en la punta de las orejas y en la cola (Jacobson *et al.*, 1969). Esta patología se presenta cuando los animales se encuentran pastoreando festuca durante los meses de invierno, y en ambientes de baja temperatura (Evans *et al.*, 2012). El síndrome de necrosis grasa o lipomatosis se caracteriza por la presencia de masas duras o necróticas en tejidos adiposos de la cavidad abdominal, lo que provoca problemas digestivos y distocias durante el nacimiento, que en algunas situaciones causa la muerte por estrangulación intestinal del feto (Stuedemann y Hoveland, 1988; Evans *et al.*, 2012).

El riesgo y la severidad de la intoxicación de los animales con festuca alta infectada, independientemente del tipo de síndrome, aumentan en la medida que el porcentaje de plantas infectadas (E+) es mayor y la pastura presente un bajo grado de diversidad de especies. La dosis tóxica de ergocalcoide es de aproximadamente 0,3 a 0,5 mg kg⁻¹ PV (Tor Agbide *et al.*, 2001) y es necesario, en general, un tiempo de exposición de aproximadamente 14 a 21 días para la aparición de los signos (Jessep *et al.*, 1987; Schneider *et al.*, 1996). De todas formas, la observación de los signos clínicos en los animales depende de la especie/raza animal, el estado fisiológico y de las condiciones ambientales (Evans *et al.*, 2004a, b).

En nuestro país los antecedentes de diagnósticos de festucosis en bovinos se remontan al año 1972, cuando el Grupo de Patología de la EEA Balcarce del INTA efectuó el primer diagnóstico de festucosis (Campero, 1996). A través de los años, diferentes estudios de la calidad comercial de semillas de festuca alta han señalado que la semilla de esta especie no reunía los requisitos de calidad impuestos por la Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca en su Resolución del año 1988 (Peretti y Escuder, 1990; Bazzigalupi *et al.*, 2009). Por esta razón, frente al gran riesgo de festucosis en nuestro país, el Instituto Nacional de Semillas (INASE) sancionó en el año 1995 la Resolución N° 67/95 vigente actualmente, en la cual se establecen umbrales de tolerancia de presencia de endófitos en las semillas comerciales. Para la clase identificada el porcentaje máximo de tolerancia de infección para la comercialización de semillas de festuca alta es del 5% (semilla expuesta al público o entregada a usuarios a cualquier título, que cumple con los requisitos del artículo 9 de la Ley de Semillas y Creaciones Filogenéticas del INASE, Ley 20.247). Para la clase fiscalizada (semilla que cumple con los requisitos exigidos para la simiente identificada, y está sometida a control oficial durante las etapas de su ciclo de producción) esa tolerancia baja a 1% para semilla *original* y a 3% para las primeras tres generaciones de multiplicación. Es importante también mencionar que a partir del año 2007 (Resolución N° 217/2007 del INASE), solo se puede comercializar dentro del circuito legal semilla fiscalizada en las especies perennes, por lo que desaparece la clase identificada.

En Argentina, las pérdidas económicas debidas a la reducción en la ganancia de peso de los animales fueron estimadas para el año 1995 en aproximadamente USD 54 millones por año (De Battista *et al.*, 1995). En Estados Unidos de Norteamérica el endófito está presente en más del 75% de las pasturas de festuca alta (Ball *et al.*, 1993; Clay *et al.*, 2005) y se han estimado pérdidas económicas comprendidas entre los USD 600 y los USD 1.000 millones por año en la producción ganadera dependiendo de que en la estimación se incluyan o no las pérdidas correspondientes a los equinos y rumiantes pequeños (Hoveland, 1993; Strickland *et al.*, 2011). En España y en el resto de Europa, los informes sobre toxicidad en ganado asociada a endófitos en festuca alta son inexistentes o muy escasos (Raynal, 1991; Oliveira *et al.*, 1996). Esto podría deberse a que la alimentación del ganado es más variada que en los

países donde se ha observado el problema, en los cuales las pasturas de festuca alta y raigrás perenne constituyen la base casi exclusiva de la alimentación del ganado (Zabalgogea *et al.*, 1998).

Mecanismos de contaminación de pasturas de festuca libre de endófito

Si bien en Argentina existen investigaciones y asesoramiento técnico sobre el manejo y control de pasturas de festuca alta infectada con endófito (ver Estrategias de manejo de pasturas con festuca infectada con hongo endófito), en los últimos años se ha registrado un creciente número de reportes de casos de intoxicación con festuca infectada en la Cuenca del Salado (Elizalde y Riffel, 2015;

Cantón *et al.*, 2016; García *et al.*, 2017; Odriozola, comunicación personal). En este sentido se ha observado que pasturas de festuca alta sembradas con semilla libre de endófito son susceptibles a la invasión por plantas infectadas procedentes de la resiembra natural. Así, Shelby y Dalrymple (1993) encontraron que pasturas libres de hongo endófito al momento de su siembra incrementaron el nivel de infección a razón de 4% por año, en un período de 9-12 años de estudio. Producida la invasión, la rapidez del aumento de la proporción de plantas E+ dependería de condiciones ambientales del suelo (ej. tipo de suelo, fertilidad, humedad, relieve) y del impacto de poblaciones de insectos o nematodos (Hill *et al.*, 1998; Spyreas *et al.*, 2001). Aunque aún es insuficiente la información disponible para establecer las causas del aumento persistente de la

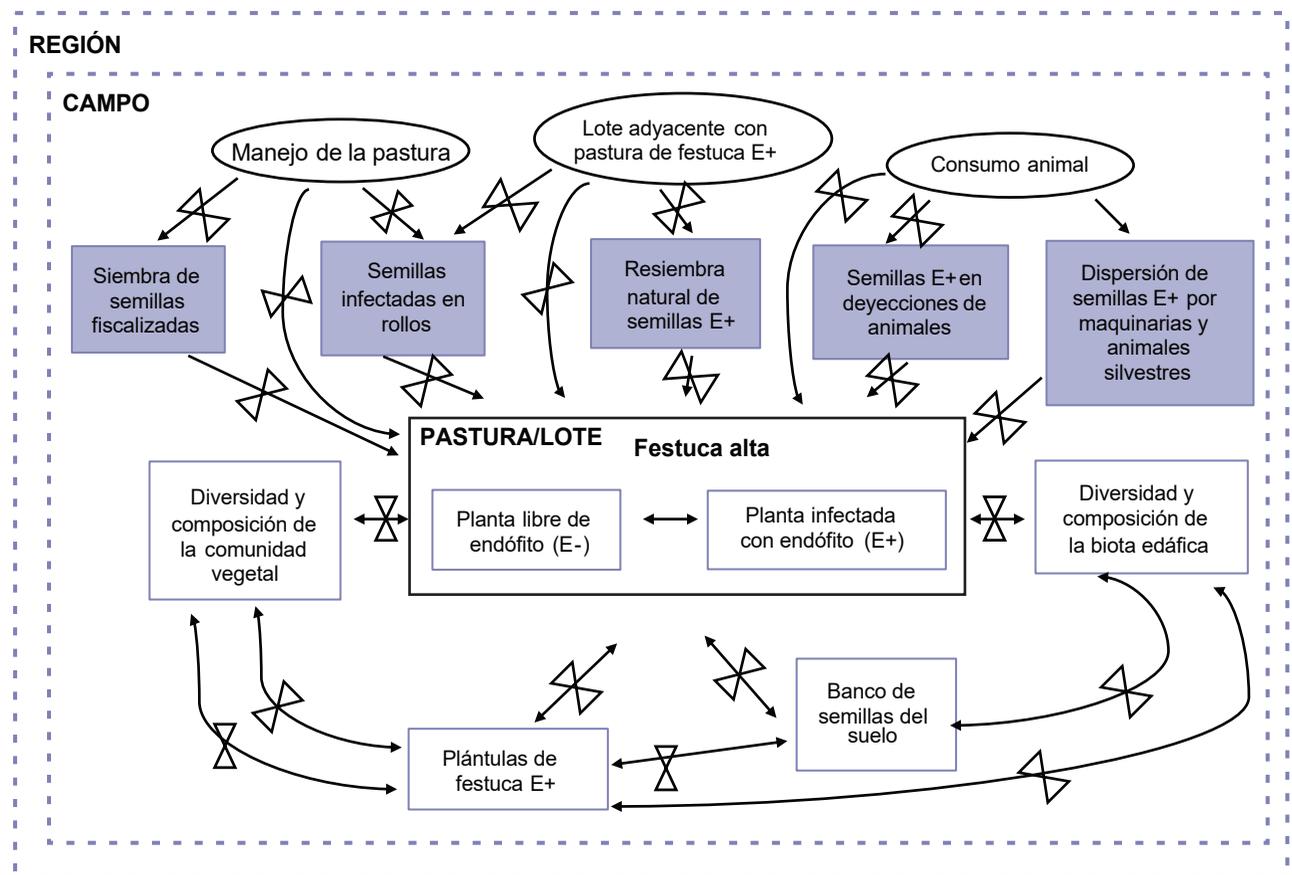


Figura 1. En una pastura de festuca alta con plantas infectadas (E+) y libres de endófito (E-), en estado vegetativo, los animales pueden consumir (Consumo animal) ambos tipos de plantas, pero en general, muestran cierta preferencia por las E-. Ello puede conllevar a que algunas plantas E+ superen en biomasa y producción de semillas a las E-, cuestión que puede verse agravada por un mal manejo (Manejo de la pastura). Las plantas E+ producirán semillas E+ que al no ser consumidas por herbívoros vertebrados e invertebrados ("protección frente a granívoros") permanecerán en el banco de semillas del suelo con el hongo endófito (Banco de semillas del suelo). En condiciones ambientales adecuadas, estas semillas E+ germinarán y darán origen a plántulas de festuca alta E+, con el concomitante incremento de la densidad de plantas infectadas en la pastura. Este ciclo de contaminación será mayor si se suman las semillas E+ provenientes de otros lotes adyacentes, dispersadas por el viento, animales silvestres, maquinarias, o por el suministro de rollos que contengan semilla E+. De esta manera, se explicaría el rápido incremento del porcentaje de infección en una pastura sembrada con semilla fiscalizada (ej. menos del 5% de infección). Producida la invasión, la rapidez con que la proporción de plantas E+ aumenta dependerá de la diversidad y de la composición de la comunidad vegetal y biota edáfica. Las llaves de control de flujo indican que la relación entre los estados pueden ser modulados por distintos factores o interacciones biológicas. Así, la tasa de aumento de la invasión dependerá del grado de contaminación de las pasturas adyacentes, de la producción diferencial de biomasa y de semillas de plantas E+ y E-, de la preferencia animal y del manejo de la pastura.

infección de las plantas con endófito en las pasturas, estas variables ambientales podrían actuar como factores de presión de selección a favor de la simbiosis.

Dado que el hongo que infecta a festuca solo se reproduce en forma asexual y se transmite por semilla (White, 1988; Clay, 1990; Clay y Schardl, 2002), el aumento de la frecuencia de plantas E+ en pasturas puras o polifíticas implantadas con semilla de festuca libre de endófito podría explicarse por diferencias en la producción de biomasa y semillas de plantas libres e infectadas, variaciones en la eficiencia de transmisión, y a migraciones de semillas E+. Así, los mecanismos conocidos de contaminación con endófito de pasturas libres pueden obedecer a varias causas (figura 1): a) establecimiento de plantas originadas a partir de semillas provenientes de resiembra natural de lotes de festuca E+ con inadecuado manejo del pastoreo en primavera (Shelby *et al.*, 1989; Thompson *et al.*, 1989); b) dispersión de semillas por suministro de rollos confeccionados con forraje de pasturas de festuca E+ (Barker *et al.*, 2005); c) dispersión de semillas E+ por la maquinaria agrícola o bien por animales domésticos y silvestres (Shelby y Schmidt, 1991); d) rebrote de rizomas de plantas E+ (Defelice y Henning, 1990); e) otras causas (ej.: semillas del banco del suelo, Fernández *et al.*, 2007; uso de semillas no fiscalizadas; diseminación por heces de semillas E+ que sobreviven al pasaje del tracto digestivo, Burggraaf y Thom, 2000; Vignolio y Colabelli, 2008). La combinación de diferentes mecanismos de contaminación con endófito en pasturas libres del hongo, explicarían altas tasas de expansión de su incidencia y los altos niveles de infección que normalmente se encuentran en los lotes de festuca (Shelby y Dalrymple, 1987; Gundel *et al.*, 2009a; Petigrosso *et al.*, 2013).

Estrategias de manejo de pasturas con festuca infectada con hongo endófito tóxico

Existen diferentes estrategias de manejo de pasturas de festuca alta infectadas con endófitos tóxicos. Unas buscan reducir la severidad de la sintomatología de la festucosis sobre los animales en pastoreo, y otras erradicar las pasturas infectadas a través de la implantación de nuevas pasturas libres de endófito. Sin embargo, no siempre es posible de aplicar estas prácticas, en algunos casos debido a limitaciones tecnológicas y, en otros, porque resultan económicamente inviables. De todos modos, antes de planificar una estrategia de manejo o iniciar cualquier acción, es necesario conocer la proporción de la pastura representada por festuca alta infectada para evaluar el grado de toxicidad potencial para los animales.

Las principales estrategias de manejo de pasturas orientadas a disminuir el impacto negativo de la festuca infectada con endófito sobre la producción ganadera son (figura 2):

a. Intensidad de consumo como manejo estratégico de las pasturas con festuca alta infectada con endófito tóxico. Es recomendable realizar defoliaciones a través de pastoreo o cortes mecánicos para evitar el pasaje de las plantas de festuca al estado reproductivo y, con-

comitantemente, la producción de semillas infectadas. Un inadecuado manejo del pastoreo en primavera permitiría la resiembra natural de festuca infectada contribuyendo así al aumento del porcentaje de infección de la pastura. En el caso de usar animales, se sugiere implementar un pastoreo con altas cargas instantáneas sobre la pastura para evitar tanto la selección por parte del animal como que algunas plantas lleguen a encañar. El tiempo de pastoreo no debería superar los 4 o 5 días de consumo, dado que en períodos más prolongados se podrían evidenciar síntomas de intoxicación (Odriozola, 1993, 2002; Evans *et al.*, 2012). En el caso de realizar cortes mecánicos, se aconseja que se efectúen con una frecuencia alta con el objetivo de disminuir la producción de panojas y semillas, permitiendo de este modo que los animales consuman mayoritariamente láminas foliares (Borrajo, 2015; Petigrosso *et al.*, 2019b). Por un lado, se ha reportado que mediante la aplicación de las Buenas Prácticas de Manejo de Pasturas (Agnusdei y Di Marco, 2014) en pasturas de festuca alta infectada se logra disminuir el porcentaje de floración y se reduce la concentración de ergovalina de estas en primavera (Borrajo *et al.*, 2018). Por otro lado, algunos autores encontraron resultados transitorios en la erradicación de pasturas de festuca infectada con endófito usando glifosato (herbicida total de amplio espectro) solo o combinado con otros herbicidas variando las épocas de aplicación y dosis (Hoveland *et al.*, 1986; Bagegni *et al.*, 1994; Hill *et al.*, 2010, Casal *et al.*, 2016). Sin embargo, esta práctica es transitoria debido a que la población de festuca se restablece, tanto en la pastura como en el pastizal (Defelice y Henning, 1990). En tal sentido, es posible especular que dicho restablecimiento se debe a las semillas presentes en el banco del suelo que al eliminar con el herbicida a las plantas de la comunidad vegetal se reduce la competencia, facilitando el establecimiento las plántulas de festuca (Madison *et al.*, 1994; Washburn y Barnes, 2000). Así, Fernández *et al.* (2007) encontraron que la remoción del horizonte superficial (0 a 5 cm) del suelo a través del desarraigo del material vegetal en pasturas infectadas promueve la germinación y emergencia de plántulas de festuca que conservan la viabilidad del endófito. Finalmente, investigaciones recientes han mostrado que es posible limitar la formación de inflorescencias y producción de semillas en pasturas de festuca E+ mediante el uso de herbicidas como el metsulfuron (Trevor *et al.*, 2016).

b. Manejo de los tiempos de consumo en pasturas con festuca alta infectada con endófito tóxico. Se recomienda evitar el pastoreo de festuca alta con endófito tóxico durante los meses de verano debido a las altas temperaturas y a la mayor concentración de ergovalina en la planta (Evans *et al.*, 2012). De no ser posible, se recomienda fuertemente brindar acceso al agua y proveer sombra a los animales para evitar el estrés térmico. Si fuera posible, tratar de evitar el pastoreo entre los meses de octubre y febrero, período en el que se pueden realizar cortes de limpieza o henificar,

y reiniciar el pastoreo a partir de marzo con vacas preñadas sin cría o con vacas vacías (Odriozola, 1993, 2002). Esta última sugerencia, orientada a evitar la intoxicación de los animales, debería incluir un corte de la pastura en noviembre para evitar la producción de semillas infectadas.

c. Cultivo de festuca alta con endófito tóxico, en mezcla con otras gramíneas libres de endófito o leguminosas. El fundamento de esta estrategia es disminuir la proporción de festuca alta infectada en la dieta y así disminuir los potenciales efectos de toxicidad (De Battista *et al.*, 1997; Tekeli y Ateş, 2005). El éxito de esta estrategia requiere especial atención para evitar la competencia entre las especies o grupos de especies (gramíneas/leguminosas) tanto durante la etapa de implantación, como posteriormente a través de un adecuado manejo del pastoreo o cortes mecánicos (Petigrosso *et al.*, 2018b). En el caso del pastoreo, el mantenimiento de las proporciones de las especies en la pastura resulta aún más complejo debido a la preferencia diferencial de los animales por una u otra especie. Complementariamente, el manejo del pastoreo debería planificarse a escala de establecimiento con lotes de festuca y lotes

con otras ofertas forrajeras que pudieran alternarse en la rotación regulando el tiempo de consumo del ganado en el festucal.

d. Uso de cultivares de festuca libre de endófito. Como se explicó anteriormente (ver sección: Problemática del consumo de festuca infectada), en Argentina rige una reglamentación del INASE que pretende mantener baja la incidencia de endófitos tóxicos en los cultivares comercializados estableciendo un umbral bajo de aceptación (menor o igual al 5%). Una buena alternativa para eliminar los hongos endófitos *Epichloë* de la semilla infectada consiste en almacenarla por un período prolongado antes de la siembra (aproximadamente 2 años). La temperatura y la humedad del ambiente de almacenamiento son los principales reguladores de la viabilidad de las semillas y del hongo (Welty *et al.*, 1987; Bacon, 1993; Gundel *et al.*, 2009b). Existe abundante información que muestra una pérdida de viabilidad del endófito muy alta cuando la semilla es almacenada durante un período de 14-16 meses previo a la siembra (Ball y Hoveland, 1983; Williams *et al.*, 1984a, b; Maddaloni, 1986; Rolston *et al.*, 1986; Manzini, 1991). Esto puede ser modulado por variaciones

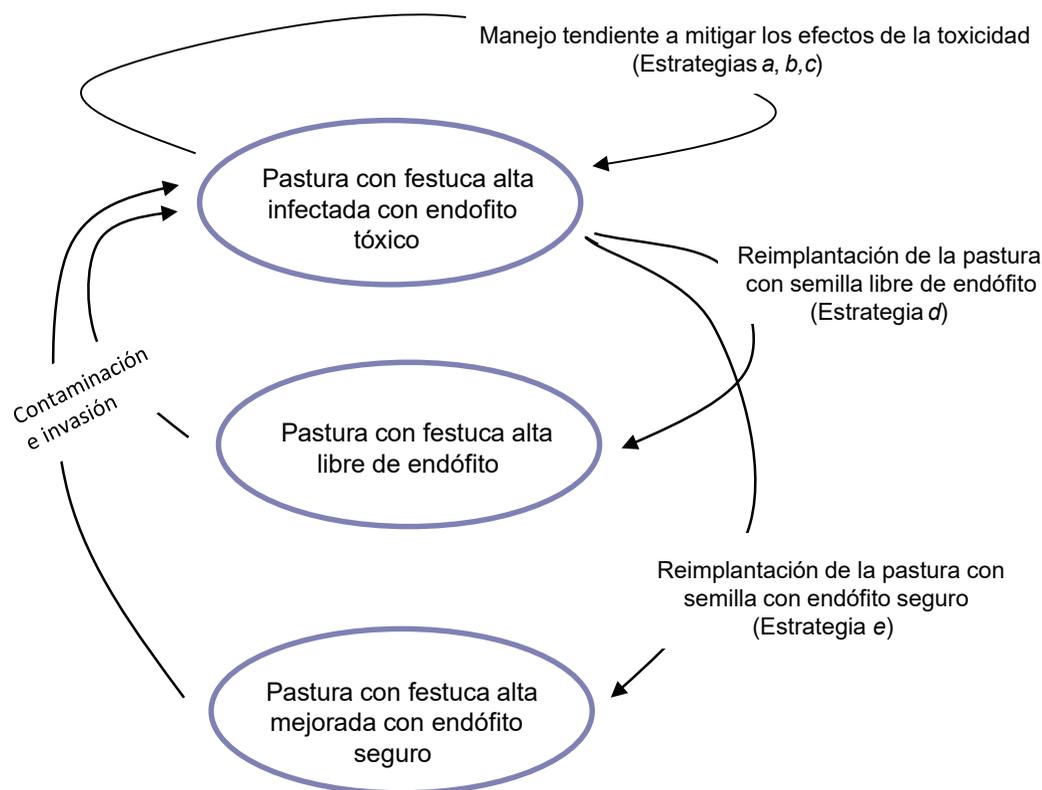


Figura 2. Estrategias de manejo tendientes a mitigar los efectos de toxicidad de pasturas de festuca alta infectadas con endófito: a) realizar defoliaciones a través de pastoreo o cortes mecánicos para evitar el pasaje de las plantas de festuca alta al estado reproductivo y la producción de semillas infectadas, b) evitar el consumo en pasturas con festuca alta infectada en los meses de verano, c) realizar intersembras de festuca alta tóxica con gramíneas libres de endófito o leguminosas, d) reimplantar la pastura empleando semilla libre de endófito, y e) reimplantar la pastura empleando semilla infectada con endófito seguro. Distintos mecanismos de contaminación e invasión convierten pasturas libres de infección o mejoradas con endófito seguro en pasturas tóxicas.

controladas de la temperatura. Por ejemplo, distintas combinaciones han sido propuestas por Siegel *et al.* (1984) (someter a las semillas a 57 °C durante 40 minutos o a 49 °C durante siete días), Rolston *et al.* (1993) (almacenar las semillas a 37 °C y 70% HR) y Bouton *et al.* (1993) (incubar a las semillas a 47 °C y 45% HR por 25 días. Sin embargo, dos aspectos deben remarcar. Primero, aunque por lo general la tasa de pérdida de viabilidad del endófito es muy superior a la de las semillas, es muy importante tener en cuenta que también estas condiciones pueden afectar el poder germinativo y la viabilidad de estas últimas (Manzini, 1991 Gundel *et al.*, 2012). Segundo, la variabilidad población-específica observada sugiere fuertemente que dichas técnicas deben ser ajustadas para cada cultivar en particular. Por ejemplo, recientemente, Petigrosso *et al.* (2018b) reportaron que tratamientos térmicos resultantes de la combinación de tres temperaturas (37 °C, 48 °C y 57 °C) y cuatro tiempos de exposición (5 min, 15 min, 30 min y 1 h) no fueron efectivos en la remoción del hongo endófito de semillas provenientes de tres poblaciones de festuca alta. Alternativamente, se ha explorado tratar las semillas con fungicidas sistémicos del grupo de los triazoles, tales como triadimenol, triadimefon y bitertanol, o derivados del ácido β -metoxiacrílico, lo que ha permitido obtener porcentajes de control de 60% a 100% (Williams *et al.*, 1984a, b; Costa y De Battista, 1986; Petigrosso *et al.*, 2017). Estos valores de eficacia pueden variar con el cultivar, el porcentaje de infección inicial, y la edad de la semilla. Adicionalmente, se pueden presentar efectos fitotóxicos en detrimento del poder germinativo de las semillas y el posterior crecimiento de la plántula. Respecto a la edad de la semilla, se ha observado que la eficacia de control (para un mismo producto y dosis) aumenta con el envejecimiento (Williams *et al.*, 1984a, b).

- e. Uso de fungicidas en plantas de festuca alta infectada. Recientemente, Petigrosso *et al.* (2019a) evaluaron el efecto de diferentes dosis de los fungicidas Almagor® (triazol + imidazol) y Amistar® (derivados del ácido β -metoxiacrílico) sobre la persistencia del hongo endófito en plantas de cuatro genotipos de festuca alta. Estos autores encontraron que, mientras el fungicida Amistar® no tuvo ningún efecto, Almagor® fue 100% efectivo en todas las dosis probadas. Por lo tanto, concluyeron que resulta promisorio el uso de Almagor® ya que al interrumpir el proceso de transmisión vertical contribuiría a aumentar la proporción de semillas libres de endófito en el banco de semillas del suelo.
- f. Uso de cultivares de festuca mejorados mediante la inoculación con endófitos no tóxicos (NTE, del inglés non-toxic endophytes), también conocidos como endófitos seguros (safe-endophytes). Ante el bajo desempeño de los cultivares sin endófitos en ciertos ambientes (ej., sequías periódicas, Bouton *et al.*, 2001), una estrategia relativamente nueva consiste en inocular plantas de los cultivares elite con endófitos que no produzcan los alcaloides tóxicos para el ganado (ej., ergovalina), pero que

aún sean beneficiosos para las plantas, por ejemplo, produciendo alcaloides que confieran resistencia a plagas (ej., peramina y lolinas) (Bouton *et al.*, 2002; Gundel *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2013). Estos cultivares mejorados con endófitos no tóxicos, son actualmente comercializados en países como Australia, Nueva Zelanda, y Estados Unidos (Lugtenberg *et al.*, 2016). En Argentina, algunos cultivares con endófitos seguros están en etapa de evaluación a fin de cumplir con protocolos oficiales para autorizar su comercialización.

CONCLUSIONES Y PROPUESTA DE ACCIONES FUTURAS

Los antecedentes disponibles alertan sobre la elevada incidencia de la infección de festuca alta por *Epichloë coenophiala* en la región Pampeana donde esta forrajera constituye uno de los principales recursos forrajeros. Los estudios disponibles, la mayoría de muy corto plazo y bajo condiciones poco representativas de la condición natural de las pasturas bajo pastoreo, ponen en evidencia la multi-causalidad de la dinámica de la infección, destacándose la resiembra natural de semillas portadoras del hongo como uno de los factores a los que se debe prestar especial atención en manejos tendientes a la prevención o contención de esa dinámica. Futuras investigaciones deberían analizar el avance de la infección endofítica en pasturas de festuca alta mediante experimentos a largo plazo. Además de focalizar en la dinámica de la dispersión de semillas y del banco de semillas del suelo, estos experimentos tendrían que poner énfasis en las respuestas de las plantas libres e infectadas a factores nutricionales del suelo y a las relaciones de competencia intraespecífica a nivel poblacional, el impacto del consumo preferencial de semillas y plántulas por invertebrados y de plantas establecidas libres de endófito e infectadas que se propagan a través de los excrementos del ganado y el posible sinergismo/antagonismo con otros simbiontes (ej. hongos micorrízicos). En el contexto de estos vacíos de información, y desde una perspectiva preventiva, junto con la recomendación de emplear semilla libre de endófito, se debería evitar sembrar pasturas libres en lotes con historia previa de festuca infectada o adoptar un riguroso protocolo en la implantación de estas. Por último, considerando las nuevas tecnologías, que incluyen la siembra de cultivares infectados con endófitos seguros, resultaría importante determinar si existen diferencias en la aptitud ecológica entre estos materiales y las poblaciones de festuca alta infectadas con endófito silvestre.

BIBLIOGRAFÍA

- AFKHAMI, M.E.; RUDGERS, J.A. 2008. Symbiosis lost: imperfect vertical transmission of fungal endophytes in grasses. *Am. Nat.* 172: 405-416.
- AGNUSDEI, M.G.; DI MARCO, O. 2014. Más producción de carne, menos riesgo y más flexibilidad con pasturas perennes en suelos bajos. Guía práctica para su implementación. (Disponible: https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta_cartilla_colombo_y_magliano_ult.pdf verificado: 10 de abril de 2019).

- ARACHEVALETA, M.; BACON, C.W.; HOVELAND, C.S.; RAD-CLIFFE, D.E. 1989. Effect of the tall fescue endophyte on plant response to environmental stress. *Agron. J.* 81: 83-90.
- ARNOLD, A.E.; MEJÍA, L.C.; KYLLO, D.; ROJAS, E.I.; MAYNARD, Z.; ROBBINS, N.; HERRE, E.A. 2003. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100: 15649-15654.
- BACON, C.W. 1993. Abiotic stress tolerances (moisture, nutrients) and photosynthesis in endophyte infected tall fescue. *Agr. Ecosys. Environ.* 44: 123-141.
- BACON, C.W.; PORTER, J.K.; ROBBINS, J.D.; LUTTRELL, E.S. 1977. *Epichloe typhina* from toxic tall fescue grasses. *App. Environ. Microbiol.* 34:576-581.
- BAGEGNI, A.M., KERR, H.D., SIEPER, D.A. 1994. Herbicides with crop competition replace endophytic tall fescue (*Festuca arundinacea*). *Weed Technol.* 8: 689-695.
- BALL, D. M.; HOVELAND, C.S. 1983. Toxic fescue solution: Fungus implicated; control likely soon. *Madison, Wisconsin. American Society of Agronomy. Reimpreso de Crops Soils Mag.* 12-14 pp.
- BALL, D.M.; PEDERSEN, J.F.; LACEFIELD, G.D. 1993. The tall fescue endophyte. *Am. Sci.* 81: 370-379.
- BALL, O.J.; PRESTIDGE, R.A.; SPROSEN, J.M. 1995. Interrelationships between *Acremonium lolii*, peramine, and lolitrem B in perennial ryegrass. *App. Environ. Microbiol.* 61: 1527-1533.
- BARKER, D.J.; SULC, R.M.; BULTEMEIER, T.L.; MCCORMICK, J.S.; LITTLE, R.; PENROSE, C.D.; SAMPLES, D. 2005. Contrasting toxic-endophyte contamination between endophyte-free and nontoxic-endophyte tall fescue pastures. *Crop Sci.* 45: 616-625.
- BAZZIGALUPI, O.; FONT, A.; LLERA, A.; BERTÍN, O.; AQUILANO, C. 2009. Diagnóstico 2008 de calidad de semilla de festuca alta (*Festuca arundinacea*) en la región norte de la provincia de Buenos Aires. *Rev. Análisis de Semillas* 3: 93-95.
- BELESKY, D.P.; STRINGER, W.C.; HILL, S. 1989. Influence of endophyte and water regimen upon tall fescue accessions. I. Growth characteristics. *Ann. Bot.* 63: 495-503.
- BENCE, A.R.; CANTÓN, G.J.; LACAU-MENGIDO, I.M.; BREIJO, M.; BRITO, M.G.; FANTINI, J.; MAZZANTI, M.; CORA, J.; RODRÍGUEZ, A.M.; LÓPEZ VALIENTE, S.; MARESCA, S. 2016a. Consumo de festuca tóxica en vacas de cría en la segunda mitad de la gestación: efectos parto. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 36 (Supl. 1): 204.
- BENCE, A.R.; CANTÓN, G.J.; ARMENDANO, J.I.; MOGABURU, F.; MIGLIAVACCA, J.I.; RODRÍGUEZ, A.M.; LÓPEZ VALIENTE, S.; MARESCA, S. 2016b. Consumo de festuca tóxica en vacas de cría en la segunda mitad de la gestación: morfometría placentaria-fetal. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 36 (Supl. 1): 205.
- BORRAJO, C.I. 2015. Implantación de cultivares de festuca en la Cuenca del Salado. (Disponible: <http://inta.gov.ar/documentos/implantacion-de-cultivares-de-festuca-en-la-cuenca-del-salado-verificado>: 25 de julio de 2015).
- BORRAJO, C.I.; LARREA, G.; CRISTOS, D.; SALVAT, A. 2018. Efectos de la defoliación en la concentración de ergocalcoides de festuca infectada con el hongo causante de festucosis. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 38 (Supl. 1): 201.
- BOUTON, J.H.; GATES, R.N.; BELESKY, D.P.; OWSLEY, M. 1993. Yield and persistence of tall fescue in the southeastern coastal plain after removal of its endophyte. *Agr. J.* 85: 52-55.
- BOUTON, J.H.; GATES, R.N.; HOVELAND, C.S. 2001. Selection for persistence in endophyte-free Kentucky 31 tall fescue. *Crop Sci.* 41: 1026-1028.
- BOUTON, J.R.; GATES, R.; HILL, N.; HOVELAND, C. 2002. Agronomic traits with MaxQ tall fescue. *Proc. Tall Fescue Toxicosis Workshop, SERAIEG-8, Wildersville, TN.* 27-29 Oct. 2002. Missouri Forage and Grassland Council. 40-41 pp.
- BURGGRAAF, V.T.; THOM, E.R. 2000. Contamination and persistence of endophyte-free ryegrass pastures established by spray-drilling, and intensively grazed by dairy cows in the Waikato region of New Zealand. *NZ J. Agric. Res.* 43: 163-173.
- BURNS, J.C.; CHAMBLEE D.S. 1979. Adaptation. En: BUCKNER, R.C.; BUSH, L.P. (eds.) *Tall fescue*. ASA, Madison, WI. 9-39 pp.
- CAMPERO, C.M. 1996. Efectos de la festuca tóxica sobre el desempeño reproductivo y producción en bovinos. Una revisión. *Therios.* 25: 306-316.
- CANTÓN, G.J.; BENCE, A.R.; OLMOS, L.; LLADA, I.; MAZZANTI, M.; MIGLIAVACCA, J.I.; ARMENDANO, J.I.; ODRIOZOLA, E.R. 2016. Porcentaje de infestación con endófito en festucas (*Lolium arundinaceum*) analizadas en INTA EEA Balcarce. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 36 (Supl. 1): 34.
- CASAL, A.; LARREA, G.; CORIA, D.; RÍPODAS I. 2015. Control de festucas tóxicas con la aplicación de herbicida total y promoción de especies forrajeras estivales en la Cuenca del Salado. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 35 (Supl. 1): 181.
- CHEPLICK, G.P.; CLAY, K. 1988. Acquired chemical defenses of grasses: the role of fungal endophytes. *Oikos* 3: 309-318.
- CHEPLICK, G.P.; FAETH, S.H. 2009. *Ecology and evolution of the grass endophyte symbiosis*. Oxford University Press, Nueva York. 256 p.
- CHRISTENSEN, M.J.; Bennett, R.J.; Ansari, H.A.; Koga, H.; Johnson, R.D.; Bryan, G.T.; Simpson, W.R.; Koolaar, J.P.; Nickless, M.E.; Voisey, C.R. 2008. *Epichloë* endophytes grow by intercalary hyphal extension in elongating grass leaves. *Fungal Genet Biol.* 45: 84-93.
- CHUNG, K.R.; SCHARDL, C.L. 1997. Vegetative compatibility between and within *Epichloe* species. *Mycologia* 89: 558-565.
- CLAY, K. 1988. Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi. *Ecology* 69: 10-16.
- CLAY, K. 1990. Comparative demography of three graminoids infected by systemic, clavicipitaceous fungi. *Ecology* 71: 558-570.
- CLAY, K.; SCHARDL, C. 2002. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *Am. Nat.* 160: 99-127.
- CLAY, K.; HOLAH, J.; RUDGERS J.R. 2005. Herbivores cause a rapid increase in hereditary symbiosis and alter plant community composition. *PNAS* 102 (35): 12465-12470.
- COLABELLI, M.N.; SALOMONE, L.; FERNÁNDEZ, F.; SAN MARTINO, S. 2006. Niveles de infección de *Neotyphodium coenophialum* en poblaciones de festuca naturalizadas en el sudeste bonaerense. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 26 (Supl. 1): 239-240.
- COSGROVE, G.P.; ANDERSON, C.B.; PHILLOT, M.; NYFELDER, D.; HUME, D.E.; PARSON, A.J.; LANE, G.A. 2002. The effect of endophyte alkaloids on diet selection by sheep. *Proc. NZ Soc. Anim. Prod.* 62: 167-170.
- COSTA, M.C.; DE BATTISTA, J.P. 1986. Tratamiento de semillas para el control del hongo endófito en festuca. *Boletín Técnico. Serie Producción Vegetal N.º30.* EEA Concepción del Uruguay. INTA. 7p.
- CUYEU, R.; ROSSO, B.; PAGANO, E.; SOTO, G.; FOX, R.; AYUB, N.D. 2013. Genetic diversity in a world germplasm collection of tall fescue. *Genet. Mol. Biol.* 3: 237-242.
- DE BATTISTA, J.P. 1989. El endófito de la festuca. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 9: 447-456.
- DE BATTISTA, J.; PERETTI, A.; CARLETTI, S.; RAMIREZ, A.; COSTA, M.; SCHULTZ, L. 1995. Evolución de la incidencia de la infección de *Acremonium coenophialum* en la oferta de semilla de festuca alta en Argentina. Período 1987-1994. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 15: 300-302.

- DE BATTISTA, J.; ALTIER, N.; GALDAMES, D.R.; DALL'AGNOL, M. 1997. Significance of endophyte toxicosis and current practices in dealing with the problema in South America. En: BACON, C.W.; HILL, N.S. (eds.) *Neotyphodium/Grass Interactions*. Plenum Press: Nueva York. 383-388 pp.
- DEFELICE, M.S.; HENNING, J.C. 1990. Renovation of endophyte (*Acremonium coenophialum*) infected tall fescue (*Festuca arundinacea*) pastures with herbicides. *Weed Sci.* 38: 628-633.
- DELGADO, I.; TANCO, J.A. 1980. La festuca alta (*Festuca arundinacea* Schreb.) de origen mediterráneo. *ITEA* 38: 49-54.
- DI MENNA, M.E.; WALLER, J.E. 1986. Visual assessment of seasonal changes in amount of mycelium of *Acremonium loliae* in leaf sheaths of perennial ryegrass. *NZ J. Agric. Res.* 29: 111-116.
- EDWARDS, G.R.; LUCAS, R.J.; JOHNSON, M.R. 1993. Grazing preference for pasture species by sheep is affected by endophyte and nitrogen fertility. *Proc. NZ Grass. Assoc.* 55: 137-141.
- ELIZALDE, J.; RIFFEL, S. 2015. Alertan sobre festucosis en la Cuenca del Salado. (Disponible: <http://www.valorcarne.com.ar/alertan-sobre-festucosis-en-la-cuenca-del-salado/> verificado: 10 de abril de 2019).
- ELMI, A.A.; WEST C.P. 1995. Endophyte infection effects on stomatal conductance, osmotic adjustment and drought recovery of tall fescue. *New Phytol.* 131: 61-67.
- EVANS, T.J.; ROTTINGHAUS, G.E.; CASTEEL, S.W. 2004. Ergot. En: PLUMLEE, K.H. (ed.). *Clinical Veterinary Toxicology* Mosby, St. Louis, MO. 239-243 pp.
- EVANS, T.J.; BLODGETT, D.J.; ROTTINGHAUS, G.E. 2012. Fescue toxicosis. *Vet Toxicol.* 87: 1166-1177.
- FERNÁNDEZ, O.N.; COLABELLI, M.N.; PETIGROSSO, L.; CAUHÉPÉ, M. 2007. Persistencia del endosimbionte *Neotyphodium coenophialum* en el banco de semillas de festuca. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 27 (Supl. 1): 142-143.
- FOOTE, A.P.; HARMON, D.L.; STRICKLAND, J.R.; BUSH, L.P.; KLOTZ, J.L. 2011. Effect of ergot alkaloids on contractility of bovine right ruminal artery and vein. *J. Anim. Sci.* 89: 2944-2949.
- FRIBOURG, H.A.; HANNAWAY, D.B. 2007. Tall fescue for the twenty-first century. *Agron. Monog.* 53. ASA, CSSA, SSSA. Madison, WI. (Disponible: <http://forages.oregonstate.edu/tallfescuemonograph> verificado: 10 de abril de 2019) 540 p.
- GARCIA, J.A.; CANTON, J.C.; GARCIA, B.L.; MICHELOUD, J.F.; CAMPERO, C.M.; SPATH, E.J.A.; ODRIZOLA, E.R. 2017. Retrospective analysis of cattle poisoning in Argentina (2000-2013). *Rev. Pesq. Vet. Bras.* 37:210-214.
- GIBSON, D.J.; NEWMAN, J.A. 2001. Biological floral of the British Isles: *Festuca arundinacea* Schreb. (*F. elatior* subsp. *arundinacea* (Schreb.) Hackel). *J. Ecol.* 89: 304-324.
- GLENN, A.E.; BACON, C.W.; PRICE, R.; HANDIL, R.T. 1996. Molecular phylogeny of *Acremonium* and its taxonomic implications. *Mycologia.* 88: 369-383.
- GUNDEL, P.E.; BATISTA, W.H.; TEXEIRA M.; MARTINEZ-GHERSA, M.A.; OMACINI M.; GHERSA, C.M. 2008. *Neotyphodium* endophyte infection frequency in annual grass populations: relative importance of mutualism and transmission efficiency. *Proc. Royal Soc. Londres* 275: 897-905.
- GUNDEL, P.E.; GARIBALDI, L.A.; TOGNETTI, P.M.; ARAÓN, R.; GHERSA, C.M.; OMACINI, M. 2009a. Imperfect vertical transmission of the endophyte *Neotyphodium* in exotic grasses in grasslands of the Flooding Pampa. *Microbial. Ecol.* 57: 740-748.
- GUNDEL, P.E.; MARTÍNEZ-GHERSA, M.A.; GARIBALDI, L.A.; GHERSA, C.M. 2009b. Viability of *Neotyphodium* endophytic fungus and endophyte-infected and noninfected *Lolium multiflorum* seeds. *Botany* 87: 88-96.
- GUNDEL, P.E.; MARTINEZ-GHERSA, M.A.; BATISTA, W.B.; GHERSA, C.M. 2010. Dynamics of *Neotyphodium* endophyte infection in ageing seed pools: incidence of differential viability loss of endophyte, infected seed, and non-infected seed. *Ann. Appl. Biol.* 156: 199-209.
- GUNDEL, P.E.; RUDGERS, J.A.; GHERSA, C.M. 2011. Incorporating the process of vertical transmission into understanding of host symbiont dynamics. *Oikos* 120: 1121-1128.
- GUNDEL, P.E.; MARTÍNEZ-GHERSA, M.A.; GHERSA, C.M. 2012. Threshold modelling *Lolium multiflorum* seed germination: effect of *Neotyphodium* endophyte infection and storage environment. *Seed Sci. Technol.* 40: 51-62.
- GUNDEL, P.E.; PÉREZ, L.I.; HELANDER, M.; SAIKKONEN, K. 2013. Symbiotically modified organisms: nontoxic fungal endophytes in grasses. *Trends Plant Sci.* 18: 420-427.
- HAND, M.L.; COGAN, N.O.; STEWART, A.V.; FORSTER, J.W. 2010. Evolutionary history of tall fescue morphotypes inferred from molecular phylogenetics of the *Lolium-Festuca* species complex. *Evol. Biol.* 10:1-17.
- HANNAWAY, D.; FRANSEN, S.; CROPPER, J.; TEEL, M.; CHANEY, M.; GRIGGS, T.; HALSE, R.; HART, J.; CHEEKE, P.; HANSEN, D.; KLINGER, R.; LANE, W. 1999. Tall fescue Oregon State University. Oregon. *EUA. PNW* 504: 1-20.
- HILL, N.S.; STRINGER, W.C.; ROTTINGHAUS, G.E.; BELESKY, D.P.; PARTOT, W.A.; POPE, D.D. 1990. Growth, morphological and chemical component responses of tall fescue to *Acremonium coenophialum*. *Crop Sci.* 30: 156-161.
- HILL, N.S.; BELESKY, D.P.; STRINGER, W.C. 1998. Encroachment of endophyte-infected on endophyte-free tall fescue. *Ann. Bot.* 81: 483-488.
- HILL, N.S.; ANDRAE, J.G.; DURHAM, R. G; HANCOCK, D. W. 2010. Herbicide Treatments to Renovate Toxic Endophyte Infected Tall Fescue Pastures with 'Jesup' MaxQ. *Crop Sci.* 50: 1086-1089.
- HOPKINS, A.A.; SAHA, M.C.; WANG, Z.Y. 2009. Breeding, Genetics and Cultivars. En: FRIBOURG, H.A.; HANNAWAY, D.B.; WEST, C.P. (ed.). *Tall Fescue for the Twenty-first Century*. *Agronomy Monographs* 53. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI. 339-366 pp.
- HOVELAND, C.S. 1993. Economic importance of *Acremonium* endophytes. *Agr. Ecosyst. Environ.* 44: 3-12.
- HOVELAND, C.S.; ALLISON, M.W.; DURHAM, R.G.; WORLEY, P.C.; WORLEY, E.E.; DOBSON, J.W.JR.; NEWSOME, J.F.; CALVERT, G.V. 1986. Suppression of tall fescue sod with herbicides for planting of endophyte free seed. *Georgia Agric. Res. Rep.* 516. 9 p.
- INSTITUTO NACIONAL DE SEMILLAS (INASE). 1995. Resolución 067/95. Ministerio de Economía, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación. 4 p.
- INSTITUTO NACIONAL DE SEMILLAS (INASE). 2007. Resolución 217/07. Ministerio de Economía y Producción. Comercialización de Semillas Forrajeras. 3 p.
- JACOBSON, D.R.; CARR, S.B.; HATTON, R.H.; BUCKNER, R.C.; GRADEN, A.P.; DOWDEN, D.R.; MILLER, W.M. 1969. Growth physiological responses and evidence of toxicity in yearling dairy cattle grazing different grasses. *J. Dairy. Sci.* 53: 575-587.
- JAUHAR, P.P. 2012. Cytogenetics of the *Festuca-Lolium* complex: relevance to breeding (Vol. 18). Springer Science & Business Media.
- JERNSTEDT, J.A.; BOUTON, J.H. 1985. Anatomy, morphology, and growth of tall fescue rhizomes. *Crop Sci.* 25: 539-542.
- JESSEP, T.M.; DENT, C.H.; KEMP, J.B.; CHRISTIE, B.; AHRENS, P.J.; BURGESS, L.W.; BRYDEN, W.L. 1987. Bovine idiopathic hyperthermia. *Aust. Vet. J.* 64: 353-354.

- JOHNSON, L.; DE BONTH, A.; BRIGGS, L.; CARADUS, J.; FINCH, S.; FLEETWOOD, D.; FLETCHER, L.; HUME, D.; JOHNSON, R.; POPAY, A.; TAPPER, B.; SIMPSON, W.; VOISEY, C.; CARD, S. 2013. The exploitation of epichloae endophytes for agricultural benefit. *Fungal Divers.* 60: 171-188.
- LATCH, G.C.M.; HUNT, W.F.; MUSGRAVE, D.R. 1985. Endophytic fungi affect growth of perennial ryegrass. *NZ J. Agr. Res.* 28: 165-168.
- LATTANZI, F.A.; MAZZANTI, A.; WADE, M.H. 2007. Seasonal animal production of temperature and Mediterranean tall fescue cultivars under continuous variable stocking with close control of sward state. *Aust. J. Agric. Res.* 58: 203-213.
- LEUCHTMANN, A.; OBERHOFER, M. 2013. The Epichloae endophytes associated with the woodland grass *Hordelymus europaeus* including or new taxa. *Micologia* 105: 1315-1324.
- LEUCHTMANN, A.; BACON, C.W.; SCHARDL, C.L.; WHITE, J.F.; TADYCH, M. 2014. Nomenclatural realignment of *Neotyphodium* species with genus *Epichloë*. *Mycol.* 106: 202-215.
- LIU, J.; NAGABHYRU P.; SCHARDL, C.L. 2017. *Epichloë festucae* endophytic growth in florets, seeds, and seedlings of perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *Mycologia* 109: 691-700.
- LUGTENBERG, B.J.J.; CARADUS, J.R.; JOHNSON, L.J. 2016. Fungal endophytes for sustainable crop production. *Microbiol. Ecol.* 92 (12):1-17.
- LYONS, P.C.; EVANS, J.J.; BACON, C.W. 1990. Effects of the fungal endophyte *Acremonium coenophialum* on nitrogen accumulation and metabolism in tall fescue. *Plant Physiol.* 92: 726-732.
- MADDALONI, J. 1986. *Festuca arundinacea* Schreb. Relación entre calidad de semilla y toxicidad de la planta. Buenos Aires, Argentina. AIANBA: INTA, EEA Pergamino. Jornadas de actualización profesional sobre: "Producción de forrajeras". 10 p.
- MADISON, L.A.; BARNES, T.G.; SOLE, J.D. 1994. Effectiveness of Fire, Disking, and Herbicide to Renovate Tall Fescue Fields to Northern Bobwhite Habitat. *Wildlife Society Bulletin* 29: 706-712.
- MALINOWSKI, D.; BELESKY, D. 2000. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses: mechanisms of drought and mineral stress tolerance. *Crop Sci.* 40: 923-940.
- MANZINI, N.A. 1991. Estudios sobre *Acremonium* sp. en festuca. Serie Técnica N.º 8. Unidad de Difusión e Información Tecnológica. INIA. Montevideo, Uruguay. 16 p.
- MAZZANTI, A.; CASTAÑO J.; SEVILLA, C.; ORBEA, J. 1992. Características agronómicas de especies y cultivares de gramíneas y leguminosas forrajeras adaptadas al sudeste de la Provincia de Buenos Aires. Centro Regional Buenos Aires Sur. EEA Balcarce. INTA. 73 p.
- MILNE, G.D. 2009. Management in New Zealand, Australia and South America. En: FRIBOURG, H.A.; HANNAWAY, D.B.; WEST, C.P. (eds.). Tall fescue for the Twenty-first Century. Agron. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI. Monogr. 53. 101-118 pp.
- MÜLLER, C.B.; KRAUSS, J. 2005. Symbiosis between grasses and asexual fungal endophytes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 450-456.
- ODRIOZOLA, E.; LOPEZ, T.C.; CAMPERO, C.; GIMÉNEZ PLACERES, C. 1993. Ryegrass staggers in heifers: a new mycotoxicosis in Argentina. *Vet. Hum. Toxicol.* 35: 144-146.
- ODRIOZOLA, E.; IRAGUEN PAGATE I.; LLOBERAS, M. M.; COSENTINO, I.; PORTEY R.; OROMÍ, J. 2002. Festuca tóxica. Su efecto en diferentes razas bovinas. *Rev. Vet. Arg.* 19: 12-21.
- OLIVEIRA J.A.; CASTRO P.; COLLAR J. 1996. El hongo endófito de raigrás inglés. *Agricultura* 767: 483-485.
- OMACINI, M.; CHANETON, E.J.; GHERSA, C.M. 2005. A Hierarchical framework for Understanding the Ecosystem consequences of Endophyte-Grass Symbioses. En: ROBERTS, C. (ed.), *Neotyphodium* in Cool-Season Grasses. Blackwell Publishing, Ames, Iowa, EUA. 141-162 pp.
- OMACINI, M.; GUNDEL, P.; SEMMARTIN M. G. 2013. Huellas de la simbiosis pasto-endófito en el agroecosistema. En: GARCÍA DE SALAMONE, I.E.; VÁZQUEZ, S.; PENNA, C.; CASSAN, F. (eds.). Rizósfera, Biodiversidad y Agricultura Sustentable. División de Microbiología Agrícola y Ambiental, Asociación Argentina de Microbiología. Buenos Aires, Argentina. 73 p.
- PENROSE, C.D.; SULC, R.M.; VOLLBORN, E.M. 2000. A three year report of animal preference, stockpile, yield and quality of fescue and orchardgrass. Proceedings American Forage and Grassland Council, Madison, WI. American Forage and Grassland Council, Georgetown, TX. 213-217 pp.
- PERETTI, A.; ESCUDER, C.J. 1990. Evaluación de la calidad de semillas forrajeras en el sudeste bonaerense. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 10: 331-334.
- PETIGROSSO, L.R.; COLABELLI, M.N.; FERNÁNDEZ, O.N.; ISPIZÚA, V.; CENDOYA, M.G. 2013. Incidence of the endophyte fungus *Neotyphodium coenophialum* in pastures of tall fescue differing in age and soil characteristics. *Afr. J. Agric. Res.* 8: 2655-2662.
- PETIGROSSO, L.R.; NOSQUESE, V.; ECHEVERRÍA, M.; COLABELLI, M.N.; VIGNOLIO, O.R. 2017. Efectividad del fungicida Amistar® en la remoción de endófito asexual *Epichloë coenophiala* en semillas de festuca alta. Comunicación. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 37 (Supl. 1): 100 p.
- PETIGROSSO, L.R.; ASSUERO, S.G.; VIGNOLIO, O.R.; ROMANO, Y.; COLABELLI, M.N.; SALVAT, A.; CRISTOS, D. 2018a. Interacción entre festuca alta infectada con endófito y *Lotus tenuis* bajo dos frecuencias de defoliación. *RIA.* 44(1):41-48.
- PETIGROSSO, L.R.; GARCÍA, G.; COLABELLI, M.N.; ECHEVERRÍA, M.; VIGNOLIO, O.R.; SAN MARTINO, S.; ASSUERO, S.G. 2018b. Remoción del hongo endófito asintomático *Epichloë coenophiala* de semillas de festuca alta mediante tratamientos térmicos. Comunicación. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 38 (Supl. 1): 187 p.
- PETIGROSSO, L.R.; VIGNOLIO, O.R.; DAMIANO, I.; ECHEVERRÍA, M.; COLABELLI, M.N.; GUNDEL, P.E. 2019a. Eradication of the fungus *Epichloë coenophiala* from *Schedonorus arundinaceus* (tall fescue) seeds by interrupting the vertical transmission process. *Ecología Austral* 29: 055-062.
- PETIGROSSO, L.R.; NAVARRO, D.; ASSUERO, S.G.; VIGNOLIO, O.R.; CASTAÑO, J.A.; COLABELLI, M.N. 2019b. Respuesta a la frecuencia de defoliación de plantas de festuca alta de una población naturalizada infectada con endófito silvestre y un cultivar comercial libre. *RIA.* En prensa.
- RAYNAL, G. 1991. Observations françaises sur les *Acremonium*, champignons endophytes des graminées fourragères. *Fourrages.* 126: 225-237.
- REED, K.F.M.; CLEMENT, S.L.; FEELY, W.F.; CLARK, B. 2004. Improving tall fescue (*Festuca arundinacea*) for cool-season vigo. *Australian J. Exp. Agr.* 44: 873-881.
- REN, A.; GAO Y.; ZHOU, F. 2007. Response of *Neotyphodium lolii*-infected perennial ryegrass to phosphorus deficiency. *Plant Soil Environ.* 53 (3): 113-119.
- RICHARDSON, M.D.; HOVELAND, C.S.; BACON, C.W. 1993. Photosynthesis and stomatal conductance of symbiotic and nonsymbiotic tall fescue. *Crop Sci.* 33: 145-149.
- ROBERTS, C.A.; WEST, C.P.; SPIERS, D.E. 2005. *Neotyphodium* in cool-season Grasses. Blackwell Publishing, Ames, Iowa, EUA. 379 p.
- ROLSTON, M.P.; HARE, M.D.; MOORE, K.K.; CHRISTENSEN, M.J. 1986. Viability of *Lolium* endophyte fungus in seed stored at different seed moisture contents and temperature. *NZ J. Exp. Agr.* 14: 297-300.

- ROLSTON, M.P.; CRUSH J.R.; HARÉ, M.D.; MOORE, K.K. 1993. *Lolium* endophyte viability: effect of seed storage. Proc. XVII Int. Grass Cong. 1876-1877 pp.
- SAIKKONEN, K.; LEHTONEN, P.; HELANDER, M.; KORICHEVA, J.; FAETH, S.H. 2006. Model systems in ecology: Dissecting the endophyte-grass literature. Trends Plant Sci. 11: 428-433.
- SAIKKONEN, K.; GUNDEL, P.E.; HELANDER, M. 2013. Chemical ecology mediated by fungal endophytes in grasses. J. Chem. Ecol. 39: 962-968.
- SALA, O.E.; OESTERHELD, M.; LEÓN R.J.C.; SORIANO, A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. Vegetatio 67: 27-32.
- SCHARDL, C.L.; PHILLIPS T.D. 1997. Protective grass endophytes. Where are they from and where are they going? Plant Dis. 81: 430-438.
- SCHARDL, C.L.; LEUCHTMANN, A.; SPIERING, M.J. 2004. Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. Ann. Rev. Plant Biol. 55: 315-340.
- SHARDL, C.L. 2010. The epichloae symbiontes of the grass subfamily Pooideae. Ann. Missouri Bot. Gard. 97: 646-665.
- SCHENEITER, J.O.; KAUFMANN, I.I.; FERREYRA, A.R.; LLORENTE, R.T. 2016. The herbage productivity of tall fescue in the Pampas region of Argentina is correlated to its ecological niche. Grass Forage Sci. 71: 403-412.
- SCHARDL, C.L.; YOUNG, C.A.; PAN, J.; FLOREA, S.; TAKACH, J.E.; PANACCIONE, D.G.; FARMAN, M.L.; WEBB, J.S.; JAROMCZYK, J.; CHARLTON, N.D.; NAGABHYRU, P.; CHEN, L.; SHI, C.; LEUCHTMANN, A. 2013. Currencies of mutualisms: sources of alkaloid genes in vertically transmitted *Epichloe*. Toxins 5: 1064-1088.
- SCHMIDT, S.P.; OSBORN, T.G. 1993. Effects of endophyte-infected tall fescue on animal performance. Agric. Ecosyst. Environ. 44(1-4): 233-262.
- SCHNEIDER, D.J.; MILES, C.O.; GARTHWAITE, I.; VAN HALDEREN, A.; WESSELS, J.C.; LATEGAN, H.J. 1996. First report of field outbreak of ergot-alkaloid toxicity. South Africa Vet. Res. 63: 97-108.
- SELOSSE, M.A.; SCHARDL, C.L. 2007 Fungal endophytes of grasses: hybrids rescued by vertical transmission? An evolutionary perspective. New Phytol. 173: 452-458.
- SEMMARTIN, M.; OMACINI, M.; GUNDEL, P.E.; HERNANDEZ-AGRAMONTE, I.M. 2015. Broad-scale variation of fungal-endophyte incidence in temperate grasses. J. Ecol. 103: 184-190.
- SHELBY, R.A.; DALRYMPLE, L.W. 1987. Incidence and distribution of the tall fescue endophyte in the United States. Plant Dis. 71: 783-786.
- SHELBY, R.A.; SCHMIDT, S.P.; RUSSELL, R.W.; GREGORY, W.H. 1989. Spread of tall fescue endophyte by cattle. Leaflet 104, Alabama Agric. Exp. Stn.
- SHELBY, R.A.; SCHMIDT, S.P. 1991. Survival of the tall fescue endophyte in the digestive tract of cattle and horses. Plant Dis. 75: 776-778.
- SHELBY, R.A.; DALRYMPLE, L.W. 1993. Long-term changes of endophyte infection in tall fescue stands. Grass Forage Sci. 48: 356-361.
- SIEGEL, M.R.; JOHNSON, M.C.; VARNEY, D.R.; NESMITH, W.C.; BUCKNER, R.C.; BUSH, L.P.; BURRUS, P.B.; JONES, T.A.; BOILING, J.A. 1984. A fungal endophyte of tall fescue: incidence and dissemination. Phytopathology 74: 932-937.
- SIEGEL, M.R.; LATCH, G.C.M.; JOHNSON, M.C. 1987. Fungal endophytes of grasses. Annu. Rev. Phytopathol. 25: 193-315.
- SPYREAS, G.; GIBSON, D.J.; MIDDLETON, B.A. 2001. Effects of endophyte infection in tall fescue (*Festuca arundinacea*: Poaceae) on community diversity. Int. J. Plant Sci. 162: 1237-1245.
- STRICKLAND, J.R.; LOOPER, M.L.; MATTHEWS, J.C.; ROSENKRANS, C.F.; FLYTHE, M.D. JR.; BROWN, K.R. 2011. St. Anthony's fire in livestock: Causes, mechanisms, and potential solutions. J. Anim. Sci. 89: 1603-1626.
- STUEDEMANN, J.A.; HOVELAND, C.S. 1988. Fescue endophyte: History and impact on animal agriculture. J. Prod. Agric 1: 39-44.
- TEKELI A.S.; ATEES, E. 2005. Yield potential and mineral composition of white clover (*Trifolium repens* L.) – tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) mixtures. J. Cent. Eur. Agr. 6: 27-34.
- THOMPSON, R.W.; FRIBOURG, H.A.; REDDICK, B.B. 1989. Sampling intensity and timing for detecting incidence of *Acremonium coenophialum* in fescue pastures. Agron. J. 81: 966-971.
- THOMPSON, R.W.; FRIBOURG, H.A.; WALLER, J.C.; SANDERS, W.L.; REYNOLDS, J.H.; PHILLIPS, J.M.; SCHMIDT, S.P.; CRAWFORD, R.J.JR.; ALLEN, V.G.; FAULKNER, D.B. 1993. Combined analysis of tall fescue steer grazing studies in the Eastern United States. J. Anim. Sci. 71: 1940-1946.
- TOR-AGBIDYE, J.; BLYTHE, L.L.; CRAIG, A.M. 2001. Correlation of endophyte toxins (ergovaline and lolitrem B) with clinical disease: fescue foot and perennial ryegrass staggers. Vet. Hum. Toxicol. 43: 140-146.
- TREVOR, D.I.; BATES, G.E.; MUELLER, C.T.; WALLER, J.C.; RHODES, G.N.JR. 2016. Effects of *Aminocyclopyrachlor Plus Metsulfuron* on tall fescue yield, forage quality, and ergot alkaloid concentration. Weed Technol. 30: 171-180.
- VIGNOLIO, O.R.; COLABELLI, M.N. 2008. Supervivencia de las semillas de *Lolium multiflorum* Lam. y del endófito *Neotyphodium occultans* Moon al pasaje por el tracto digestivo en vacunos. Rev. Arg. Prod. Anim. 28: 1-6.
- WASHBURN, B.E.; BARNES, T.G.; SOLE, J.D. 2000. Improving Northern Bobwhite Habitat by Converting Tall Fescue Fields to Native Warm-Season Grasses. Wildl. Soc. Bull. 28(1)97-104.
- WELTY, R.E.; AZEVEDO, M.D.; COOPER, T.M. 1987. Influence of moisture content, temperature, and length of storage on seed germination and survival of endophytic fungi in seeds of tall fescue and perennial ryegrass. Phytopathol. 77: 893-900.
- WELTY, R.E.; CRAIG, A.M.; AZEVEDO, M.D. 1994. Variability of ergovaline in seeds and straw and endophyte infection in seeds among endophyte-infected genotypes of tall fescue. Plant Dis. 78: 845-849.
- WEST, C.P.; GWINN, K.D. 1993. Role of *Acremonium* in drought, pest, and disease tolerances of grasses. En: HUME, D.E.; LATCH, G.C.M.; EASTON, H.S. (eds.). Proceedings of the Second International Symposium *Acremonium*/Grass Interactions. Palmerston North, Nueva Zelanda. 131-140 pp.
- WHITE, J.F. 1988. Endophyte-host associations in forage grasses. xi. A proposal concerning origin and evolution. Mycologia 80: 442-446.
- WHITE, J.F.JR.; MORGAN-JONES, G.; MORROW, A.C. 1993. Taxonomy, life cycle, reproduction and detection of *Acremonium* endophytes. Agr. Ecosys. Environ. 44: 13-37.
- WHITE, J.F.JR.; TORRES, M. 2009. Defensive mutualism in microbial symbiosis. CRC Press. Boca Raton, FL. 333-334 pp.
- WILLIAMS, M.J.; BACKMAN, P.A.; CLARCK, E.M.; WHITE, J.F. 1984a. Seed treatments for control of the tall fescue endophyte *Acremonium coenophialum*. Plant Dis. 68: 49-52.
- WILLIAMS, M.J.; BACKMAN, P.A.; CRAWFORD, M.A.; SCHMIDT, S.P.; KING, C.C.JR. 1984b. Chemical control of the fescue endophyte and its relationship to cattle performance. New Zeal. J. Exp. Agr. 12: 165-171.
- ZABALGOGEAZCOA, I.; GARCIA CIUDAD, A.; GARCIA CRIADO, B. 1998. *Neotyphodium coenophialum* en semillas de variedades forrajeras de *Festuca arundinacea*. Invest. Agr. Prod. Prot. Veg. 13: 1-2.