

La resistencia inducida por productos derivados de plantas: alternativa para el manejo de plagas agrícolas



Resistance induced by plant products: alternative for agricultural pest management

<https://eqrcode.co/a/iuBaCz>

¹Belkis Peteira Delgado-Oramas¹, ¹Ivonne González Marquetti¹,

²Mayra G. Rodríguez Hernández², ²Oriela Pino Pérez²

¹Grupo de Fitopatología. Dirección de Sanidad Vegetal. Centro Nacional de Sanidad Agropecuaria (CENSA). Apartado 10, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba.

²Grupo de Plagas Agrícolas. Dirección de Sanidad Vegetal. Centro Nacional de Sanidad Agropecuaria (CENSA). Apartado 10, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba.

RESUMEN: Las respuestas de defensa en las plantas constituyen un aspecto vital, teniendo en cuenta que constantemente están expuestas al ataque de numerosas plagas. Estas respuestas pueden ser inducidas o cebadas. El cebado permite a las células responder, a niveles muy bajos de un estímulo, de una manera más rápida y robusta, en presencia de la plaga. Existen diferentes alternativas para el cebado, así como distintos tipos de inductores. Los extractos naturales procedentes de plantas y entre ellos (de forma preponderante) los aceites esenciales, fueron objeto de numerosos estudios en los últimos años. Estos inductores, que son de tipo exógeno (por su origen) y biótico (por su naturaleza), presentan ventajas que los hacen atractivos como otra táctica para integrar en el manejo de plagas. Algunas de estas ventajas se refieren, de forma general, a la no toxicidad, lo que los hacen ecológicamente amigables con el ambiente y el hombre. Otro aspecto importante es que, como son una mezcla de compuestos con diferentes modos de acción, se hace mucho más difícil la aparición de resistencia en las plagas, aspecto que ha venido apareciendo con la aplicación de plaguicidas químicos. Se plantea, además, que este es un fenómeno que se da en la naturaleza, a partir de la comunicación entre las plantas atacadas y las sanas y que constituye la base de los conocimientos de la alelopatía. Teniendo en cuenta la importancia y actualidad que adquiere en estos momentos la temática, el objetivo de este artículo es reunir información acerca de la resistencia inducida por extractos naturales, conceptos generales, ventajas y aspectos a tener en cuenta para su posible éxito en la aplicación práctica; así como algunos elementos acerca de los costos y cómo deben ser analizados en este caso, como una contribución a la preparación de diversos actores sociales en este tema, llamando la atención sobre la novedad y utilidad de este tipo de resistencia.

Palabras clave: resistencia inducida, extractos naturales, aceites esenciales.

ABSTRACT: Defense responses in plants are a vital aspect, taking into account that they are constantly exposed to the attack of numerous pests. These responses can be induced or primed. Priming allows cells to respond to very low levels of a stimulus in a more rapid and robust way in the presence of the pest. There are different alternatives for priming, as well as different types of inducers. Natural extracts from plants, including (predominantly) essential oils, have been the subject of numerous studies in recent years. These inducers, which are exogenous (by their origin) and biotic (by their nature), have advantages that make them attractive as another tactic to integrate in pest management. Some of these advantages refer generally to the non-toxicity, which makes them ecologically friendly to the environment and human. Another important aspect is that since they are a mixture of compounds with different modes of action, it is much more difficult for resistance to appear in pests, an aspect that has been appearing with the application of chemical pesticides. It is also suggested that this is a phenomenon that occurs in nature, from the communication between the attacked and healthy plants, and that it constitutes the knowledge base of allelopathy. Bearing in mind the importance of the subject at present, the objective of this article is to gather information about resistance induced by natural extracts, general concepts, advantages, and aspects to take into account for their possible success in practical application, some elements about costs, and how they should be analyzed in this case, as a contribution to the theoretical preparation of different social actors on this subject, drawing attention to the novelty and usefulness of this kind of resistance.

Key words: Induced resistance, natural extracts, essential oils.

*Autor para correspondencia: Belkis Peteira Delgado-Oramas. E-mail: bpeteira@censa.edu.cu

Recibido: 10/09/2020

Aceptado: 23/10/2020

INTRODUCCIÓN

El suministro mundial de alimentos depende, en gran medida, de la agricultura. En la actualidad, alcanzar este objetivo es una tarea difícil sin el uso de los plaguicidas para manejar las plagas que atacan a los cultivos. La aplicación generalizada de estos productos sintéticos trae consecuencias no deseadas, como los efectos adversos sobre la salud humana, del suelo y del ambiente de forma general, debido a su toxicidad y persistencia. Otro aspecto negativo es el surgimiento de resistencia en las plagas, debido a su evolución frente a estas aplicaciones y la sobrevivencia de individuos mejor adaptados y posiblemente más agresivos, lo cual conlleva al incremento de las aplicaciones, conformándose de esta forma un círculo cerrado en espiral, que empeora las condiciones del ecosistema en general. Responder a las crecientes demandas de los consumidores de una producción alimentaria sostenible implica desarrollar alternativas a los productos sintéticos convencionales de protección de plantas. En la actualidad, las aplicaciones de fungicidas a largo plazo en los cultivos también han tenido una disminución de la aceptación por parte de los consumidores.

Por otra parte, según Rienth *et al.* (1), los organismos genéticamente modificados tampoco son una solución, pues hasta ahora no están autorizados en la mayoría de los países productores. Estos autores, que trabajan la vid (*Vitis vinifera* L.), plantearon que se necesitan estrategias alternativas de protección de plantas para garantizar una viticultura sostenible, respetuosa con el medio ambiente y el consumidor.

La inducción de resistencia de la planta a los patógenos constituye una estrategia prometedora para controlar las enfermedades. Una vez inducido por uno o varios inductores, se activa el sistema de defensa natural de la planta, evitando la penetración y posterior colonización del patógeno en el tejido. Por su parte, Borges *et al.* (2), en una revisión extensa del tema, argumentan que el sistema de defensa de la planta contiene una combinación de cambios físicos y bioquímicos; los primeros incluyen lignificación, endurecimiento de la pared celular y formación de papilas, y el último comprende el estallido

oxidativo, la acumulación de fitoalexinas y la activación de proteínas relacionadas con la patogénesis (PRP), tales como quitinasas, β -1,3-glucanasas y peroxidasas. La activación de las respuestas de defensa puede lograrse mediante el tratamiento con agentes bióticos: formas avirulentas de patógenos, razas incompatibles, en ciertas circunstancias, por formas virulentas de patógenos, aceites esenciales, extractos de plantas y hongos o agentes abióticos (2).

Teniendo en cuenta la importancia y actualidad que adquiere en estos momentos la temática, el objetivo de este artículo es reunir información acerca de la resistencia inducida por extractos naturales, conceptos generales, ventajas y aspectos a tener en cuenta para su posible éxito en la aplicación práctica y algunos elementos acerca de los costos y como deben ser analizados.

PARTE ESPECIAL

Inducir la resistencia a los patógenos, a través de la activación de la inmunidad innata de la planta, mediante la aplicación de productos naturales que desencadenan PTI y / o ETI (PTI: Inmunidad activada por PAMPs, del inglés *Pattern Triggered Immunity*; ETI: Inmunidad activada por efectores, del inglés *Effector-Triggered Immunity*), podría representar una alternativa para proteger las plantas contra las enfermedades (3). Los fitoquímicos de las plantas se investigaron durante décadas y se demostró que los compuestos orgánicos volátiles (COV) específicos de plantas tienen efectos antifúngicos, antibacterianos y repulsivos sobre las plagas de insectos. Sin embargo, no se sabe en qué medida los COV tienen efectos directos sobre el patógeno o inducen la estimulación de los mecanismos de defensa de la planta hospedante (1).

El cebado es "el estado fisiológico que permite a las células responder a niveles muy bajos de un estímulo de una manera más rápida y robusta que las células no cebadas" (4,5). Una estrategia clásica de defensa de cebado consiste en el uso de moléculas muy bien conservadas en la estructura de fitopatógenos llamados patrones moleculares asociados al daño / patógeno / microbio (DAPMP / PAMP / MAMP), como los lipopolisacáridos (LPS, peptidoglucano (PGN),

flagelina bacteriana, quitina fúngica, Ax21 bacteriano o factor de elongación Tu (EF-Tu). Los recientes avances en el perfil metabólico condujeron al descubrimiento de ciertos nuevos metabolitos secundarios de plantas, que desempeñan una función importante como moléculas de cebado en la naturaleza, durante las respuestas de las plantas a estreses bióticos y abióticos y en la comunicación de planta a planta. De esta forma, los extractos vegetales y los aceites esenciales (AE) podrían tener una aplicación importante en futuros enfoques biotecnológicos para el manejo de plagas (6).

Las respuestas de la inducción de resistencia, utilizando los extractos crudos de plantas o los aceites esenciales, tienen todos los beneficios de los productos naturales. Esta alternativa a los tratamientos convencionales tiene el objetivo de reducir la contaminación de los alimentos, el suelo y el agua, la intoxicación de los agricultores y trabajadores manuales y la resistencia a los patógenos, que afecta a la población de numerosos organismos transmitidos por el suelo (7). Los aceites esenciales o los extractos crudos de las plantas medicinales tienen el potencial de controlar los patógenos de las plantas, ya sea por efectos fungitóxicos directos o por inducción de resistencia, debido a la presencia de compuestos inductores (8).

¿QUÉ SON LOS ACEITES ESENCIALES (AE)?

Los AE son fitoproductos volátiles y lipofílicos que se pueden extraer de diferentes partes de la planta como hojas, raíces, flores, brotes, frutos, tallos, semillas y maderas. Químicamente, los AE se designan como metabolitos secundarios y son conocidos por sus propiedades antibacterianas, antifúngicas, antivirales y por sus propiedades insecticidas. Tales características han convertido a los AE en una fuente importante para las industrias farmacéuticas. Las propiedades biológicas clave de los AE se deben a la presencia de terpenos y fenilpropanoides como sus componentes principales (9).

En tiempos modernos, el uso de AE y sus compuestos derivados posee gran interés debido a su actividad antimicrobiana contra una amplia variedad de patógenos de plantas (10), su naturaleza, aparentemente segura, y su potencial

efectividad para la protección de cultivos frente a estreses bióticos y abióticos (11,12). Estas propiedades se atribuyen, comúnmente, a la presencia de componentes activos, como timol, carvacrol, linalol y eugenol (11,12,13,14).

Kessmann *et al.*, en el año 1994, informaron que, para ser considerados inductores de resistencia, los agentes químicos o biológicos no deberían tener actividad inhibitoria directa sobre el microorganismo patógeno de la planta. Sin embargo, este concepto es actualmente más flexible, y varios compuestos que se consideran inductores de resistencia también ejercen acción directa sobre los patógenos (15,16).

Varios estudios demostraron que el tratamiento con AE podría inducir resistencia sistémica de la planta hospedante que resultan en la reducción del desarrollo de la enfermedad (17), al desencadenar la síntesis de una variedad de sustancias responsables de los mecanismos de defensa de la planta, como las peroxidases y los compuestos fenólicos, que se sabe están implicados en el fortalecimiento de la pared celular y la lignificación contra los fitopatógenos en condiciones naturales (14,18).

Según Uwe *et al.* (19), existen diferentes tipos de cebado. Si nos atenemos a la clasificación que describen estos autores en su trabajo, la alternativa del uso de los AE o extractos vegetales para la inducción de resistencia en plantas se enmarcaría dentro de los tipos: **Cebado por los productos químicos para las respuestas potenciadas al estrés biótico y Cebado en las interacciones planta-insecto** (esta última, teniendo en cuenta que se describen como inductores mezclas complejas de compuestos químicos volátiles liberados durante el ataque de insectos herbívoros. Estos COVs son productos de diversas vías metabólicas, incluyendo los compuestos aromáticos, terpenoides y derivados de la vía octadecanoide que se refieren, a menudo, como volátiles de la hoja verde).

De manera similar a la clasificación de las formas de cebado y, a pesar de que los elicitores son muy variados, su propósito es el mismo y tienen dos clasificaciones con base en sus características (descritas por Vargas) (20); se pudiera pensar que los extractos vegetales y AE son, según su origen: **Exógenos (exoelicitores)** y por su naturaleza: **Bióticos**.

ALGUNOS EJEMPLOS DE LA APLICACIÓN DE EXTRACTOS NATURALES Y ACEITES ESENCIALES EN LA INDUCCIÓN DE RESISTENCIA

Existen algunos trabajos sobre la Resistencia Inducida (RI) a partir de la aplicación de extractos naturales o de AE. A continuación, se comentarán algunos de ellos, mientras otros pueden ser revisados en la [Tabla 1](#).

Ciavareli y su equipo de investigación se plantearon como objetivo de trabajo evaluar el potencial del aceite esencial de clavo de India en la reducción de la mancha bacteriana del tomate y la activación de las respuestas de defensa bioquímica de algunas plantas. Rociaron plantas de tomate de cv. 'Santa Cruz Kada' con AE de clavo indio (0,2 mg.ml⁻¹) y siete días después las inocularon con *Xanthomonas vesicatoria*. Se usó acibenzolar S-metilo (0.2 mg.ml⁻¹) como control. El AE de clavo indio y el acibenzolar-S-metilo ocasionaron un control de 53 % y 89 %, respectivamente. La expresión de resistencia inducida por el AE de clavo de olor indio se evidenció por un aumento en la actividad de β -1,3-glucanasa, quitinasa y peroxidasa, que también se observó en plantas rociadas con acibenzolar-S-metilo. Este aumento comenzó en las primeras horas después de la pulverización y continuó hasta 12 días; mientras que, el incremento del contenido de lignina se observó 12 días después de la pulverización. Los autores concluyeron que el aceite esencial de clavo indio es un inductor potencial de resistencia a la mancha bacteriana del tomate ([16](#)). ([Tabla 1](#))

Los resultados de otro grupo de investigadores revelaron que la pulverización de plantas de pimiento, que se desarrollaron en casas de plástico con ácido salicílico a 8 mM, ácido cítrico a 30 mM y aceite de clavo o de oliva a razón de 5 m/L), redujo el desarrollo de moho gris en frutas durante el almacenamiento en frío. Todos los aceites vegetales y el ácido cítrico aumentaron el grosor de la epidermis y la cutícula; disminuyeron, simultáneamente, la infección de la enfermedad provocada, en los frutos de pimiento, por *B. cinerea*. También incrementaron las actividades de peroxidasa y polifenoloxidasas a los 2 y 5 días del almacenamiento en frutos de pimiento infectados naturalmente. Las plantas

con infección natural, tratadas con AE de clavo de olor, tuvieron el mayor contenido de fenoles totales, a lo cual se atribuyeron también las altas actividades antioxidantes de los pimientos tratados con este AE. El aceite esencial de oliva, seguido del ácido salicílico, redujo significativamente el desarrollo de moho gris en las frutas de pimiento durante el almacenamiento en frío. El aceite de clavo fue el tratamiento más positivo para aumentar el grosor de la cutícula; mientras que, el ácido salicílico fue el tratamiento más efectivo para aumentar el grosor de la epidermis de las frutas. Este aumento, en el grosor de la cutícula y la epidermis, coincide con la reducción de las infecciones por *B. cinerea* ([21](#)). ([Tabla 1](#))

Por su parte, Borges *et al.* ([2](#)) rociaron plantas de cafeto de doce meses con AE de citronela (*Cymbopogon nardus* (L.) Rendle) 1000 μ l.l⁻¹, acibenzolar-S-metil 200 mg.l⁻¹ y fungicida de tebuconazol 200 mg.l⁻¹. Las plantas fueron inoculadas con *H. vastatrix* y *C. coffeicola* siete días después. La aplicación se repitió después de 30 días. Las plantas con cinco meses se rociaron con los mismos tratamientos para evaluar las respuestas de defensa inducidas. El AE de citronela controló los efectos provocados *H. vastatrix* y *C. coffeicola* con eficiencias de 47,2 % y 29,7 %, respectivamente, y aumentó las actividades de peroxidasa y quitinasa en cafetales de cinco meses, hasta las 336 horas después de la pulverización. Los tratamientos no aumentaron la acumulación de fenoles, pero se observó un aumento significativo en la lignina en las plantas rociadas con aceite de citronela. ([Tabla 1](#))

Otro estudio se dirigió a la evaluación de la actividad antifúngica de los AE contra *Fusarium oxysporum* f.sp. *ciceris* Padwick (FOC) y sus efectos para inducir resistencia sistémica en los garbanzos. El carvacrol, geraniol y 1,8-cineol fueron los componentes principales de los AEs de tomillo, hierba de limón y laurel. Este último mostró actividad antifúngica efectiva contra FOC. Las pruebas *in vivo* revelaron que los AE de tomillo y hierba de limón también fueron muy efectivos para reducir la severidad de la enfermedad en los garbanzos y alcanzaron una tasa de inhibición del 99,3 y 88,9 %, respectivamente. Los autores atribuyeron la

Tabla 1. Ejemplos del efecto *in vitro* de la aplicación de extractos naturales para el manejo de diferentes plagas / *Examples of in vitro effects by natural extracts application for pest management.*

Fuente del extracto o del AE	Plaga diana	Cultivo	Efecto <i>in vitro</i> frente a la plaga	Efecto en los mecanismos de RI	Ref.
AE de clavo (<i>Syzygium aromaticum</i> (L.) Merr. & L.M. Perry)	<i>Xanthomonas vesicatoria</i> (Doiidge)	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)		Incremento de las actividades β -1,3-glucanasa, quitinasa y PO	16
<i>Olea europaea</i> L. y <i>Syzygium aromaticum</i> L. (aceites comerciales)	<i>Botrytis cinerea</i> Pers.	Pimiento (<i>Capsicum annuum</i> L.)	Reduce el crecimiento micelial.	Incremento del grosor de la epidermis y la cutícula en frutos y las actividades PO, PPO y contenido total de fenoles	21
<i>Cymbopogon nardus</i> (L.) Rendle	<i>Hemileia vastatrix</i> Berk & Br. y <i>Cercospora coffeicola</i> Berk & Cooke	Cafeto (<i>Coffea</i> spp.)	Desorganización celular y la vacuolización, observados por otros autores	Aumentó las actividades de PO y quitinasa y de lignina en plantas	2
<i>Thymus pallezens</i> Noe, <i>Artemisia herba-alba</i> Asso, <i>Laurus nobilis</i> L., <i>Pinus halepensis</i> Millier, <i>Cymbopogon citratus</i> L.	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>ciceris</i> Padwick	Garbanzo (<i>Cicer arietinum</i> L.)	Inhibición del crecimiento micelial, esporulación y germinación de conidios.	Incremento de compuestos fenólicos y flavonoides	14
<i>Thymus vulgaris</i> L.	<i>Fusarium</i>	Tomate (<i>S. lycopersicum</i> L.)		Incremento de fenoles y act. PO	18
<i>Cymbopogon citratus</i>	<i>Alternaria solani</i> (Ellis y Martin) Jones y Grout	Tomate (<i>S. lycopersicum</i> L.)	Inhibición del crecimiento micelial y esporulación	Incremento de actividades PO y PPO y de glucanasa local	8
<i>Datura metel</i> L.	<i>Colletotrichum capsici</i> (Syd) E.J. Butler & Bisby	Pimiento (<i>C. annuum</i> L.)		Incremento de actividades PO y PPO	22
<i>D. metel</i>	<i>Rhizoctonia solani</i> Kühn. y <i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i> (Ishiyama) Swings <i>et al.</i>	Arroz (<i>Oryza sativa</i> L.)	Reducción del desarrollo del hongo	Incremento de actividades PO, quitinasas, β -1, 3-glucanasa y PAL	17
Neem (<i>Azadirachta indica</i> Juss) y Vicaria (<i>Catharanthus roseus</i>)	<i>Curvularia pallescens</i> Boedijn	Té (<i>Camellia sinensis</i> L.)		Incremento de actividades Quitinasas y glucanasa	23
<i>Origanum vulgare</i> L.	<i>Plasmopora viticola</i> (Berk. & M.A. Curtis) Berl. & De Toni	Uva (<i>Vitis vinifera</i> L.)		Inducción del sistema inmune innato de la planta con genes involucrados en la síntesis y señalización de salicílico, ácido jasmónico y etileno, activando síntesis de fitoalexinas y PRs.	1
<i>T. vulgaris</i> (comercial)	<i>Botrytis cinerea</i>	Manzana Frutos (Malus x domestica Borkhausen 'Red Fuji')		Inducción de PR 5 (Taumatina) y PR 8 (Quitinasa clase III)	11
Timol y carvacrol derivados de <i>Origanum syriacum</i>	Estrés hídrico	Semillas de rábano (<i>Raphanus sativus</i> L.)		Aumento del contenido relativo de agua y disminución de la permeabilidad de la membrana.	12
<i>Cymbopogon citratus</i> y <i>Ocimum sanctum</i> L.	<i>Rhizoctonia solani</i>	Arroz (<i>O. sativa</i> L.)		Incremento de las actividades PAL, Catalase, PPO, Tirosinasa	24
<i>D. metel</i>	<i>Sclerospora graminicola</i> [Sacc.] Schröt	<i>Pennisetum glaucum</i> . semillas		Incremento de las actividades PO, b-1,3-glucanasa, quitinasa y ácido salicílico	25
<i>Hedera helix</i> L.	<i>Erwinia amylovora</i> ((Burril) Winslow <i>et al.</i>)	Porta injertos de manzana		Incremento de las actividades PO y quitinasas	26
<i>Solanum lycocarpum</i> St. Hil.) ramas infectadas con el hongo <i>Crimpellis pernicioso</i> (Stahel)	<i>Xanthomonas vesicatoria</i> (Doiidge)	Tomate (<i>S. lycopersicum</i> L.)		Incremento de las actividades PO, PAL y lignificación Quitinasas	27

resistencia del garbanzo, principalmente, a la acumulación de compuestos fenólicos. El mayor contenido de polifenoles se obtuvo con el AE de tomillo (22,7 a 57,5 mg/g). Los AE estudiados podrían usarse como agentes antifúngicos prometedores para prevenir la aparición de marchitez por *Fusarium* en garbanzo. Finalmente, los autores plantearon que la eficacia de las condiciones de los AE *in vivo* puede ser el resultado de la combinación de antifúngica actividad directa y la obtención de respuestas de defensa en la planta hospedante (14). (Tabla 1)

Terumi *et al.* (8) se plantearon evaluar la bioactividad *in vitro* e *in vivo* del AE de *C. citratus* sobre el crecimiento micelial y la esporulación de *A. solani*, y también algunos mecanismos bioquímicos y estructurales de la inducción de resistencia en plantas de tomate. Las plantas fueron tratadas con AE de *C. citratus* a 0, 250, 500, 750, 1000 y 1500 $\mu\text{x L}^{-1}$, 72 horas antes de inocular el hongo. Se recogieron discos foliares a 0, 12, 24 y 48 h después de la inoculación para verificar la actividad de la PO, PPO y β -1, 3 glucanasa. Se evaluó la germinación de esporas, formación de apresorios y los mecanismos de resistencia estructural 48 horas después de la inoculación. *In vitro*, la PO y PPO mejoraron su actividad, tanto a nivel local como sistémico, a diferencia de la β -1, 3-glucanasa que aumentó solo su actividad local en las concentraciones más altas. Los autores concluyeron que los AE de *C. citratus* tienen, por lo tanto, el potencial para inducir resistencia en plantas de tomate.

En un estudio muy avanzado, realizado por Rienth *et al.* en 2019 (1), los investigadores se plantearon como objetivos: a) evaluar si una fumigación continua de un AE particular puede controlar el mildiu causado por *P. viticola* en la vid, para evitar los inconvenientes de la aplicación directa; b) descifrar los mecanismos moleculares que podrían activarse en el huésped y el patógeno mediante la aplicación de AE y c) tratar de diferenciar si los aceites esenciales reprimen directamente el oomiceto o si actúan como cebadores de resistencia vegetal. Realizaron la extracción del ARN total de las hojas de los tratamientos a las 24 h y 10 d y la secuenciación completa de la transcriptos. Los resultados obtenidos dilucidaron las interacciones AE-hospedante-patógeno por primera vez, e

indicaron que la eficacia antifúngica del AE se debe, principalmente, al desencadenamiento de vías de resistencia dentro de las plantas hospederas. A su vez plantearon que esto es de gran importancia para la producción e investigación de bioplaguicidas, productos de estimulación vegetal y para estrategias de mejoramiento de resistencia. Expusieron que se mostró claramente que el vapor *O. vulgare* desencadenó un sistema inmune multicapa en las plantas. El análisis de expresión génica reveló una activación compleja de diafonía hormonal que involucra la biosíntesis de AJ (Ácido Jasmónico), ET (Etileno) y AS (Ácido salicílico) y sus cascadas de señalización. Esto condujo a la activación de diferentes mecanismos inmunes que implicaron la activación de genes *PR*, flavonoides y síntesis de estilbenos, así como redes transcripcionales en relación con muerte celular programada y apoptosis. No solo el vapor de *O. vulgare*, o uno o varios de sus constituyentes, parecen actuar como PAMPs para desencadenar la PTI, sino también como un inductor que desencadena transitoriamente la ETI (PAMPs: Patrones moleculares asociados al patógeno, del inglés *Pathogen Associated Molecular Patterns*). De sus experimentos concluyen que la metodología aplicada no permitió concluir hasta qué punto el efecto inhibitor del vapor de AE sobre el desarrollo de *P. viticola* se debió a la toxicidad directa sobre el patógeno o al estímulo del sistema inmunitario innato de las vides. Aunque no se espera que tales sistemas inhiban completamente las infecciones, probablemente podrían reducir la presión de la enfermedad y ayudar a reducir los fungicidas sistémicos. También se deben explorar las plantas emisoras de AE en coplantación en los invernaderos o en el campo, particularmente en sistemas de producción orgánica.

Otro grupo de investigación constató que el tratamiento de manzanas con AE de tomillo (1 %) mostró una alta eficacia, con una menor incidencia de la enfermedad y un menor diámetro de la lesión. Después de 6 h de la inoculación con el patógeno, el AE de tomillo indujo un aumento de 2,5 veces en la expresión del gen *PR-8* en comparación con las frutas inoculadas. Después de 24 h de inoculación, *PR-8* fue altamente inducido (siete veces), tanto en manzanas tratadas con AE de tomillo, como en las no tratadas, pero inoculadas con *B. cinerea*. Ni la aplicación de

tomillo ni la inoculación de *B. cinerea* afectaron notablemente la expresión de *PR-5*. Estos resultados sugieren que el AE de tomillo induce resistencia contra *B. cinerea* a través del cebado de las respuestas de defensa en la manzana, y el gen *PR-8* de la manzana puede desempeñar un papel clave en el mecanismo por el cual el AE de tomillo inhibe eficazmente el moho gris en la fruta de la manzana (11). (Tabla 1)

Otros autores trabajaron con semillas; por ejemplo, un grupo se dedicó a evaluar el potencial de recubrir las semillas de trigo duro (*Triticum turgidum* L. subsp. *durum* (Desf) Husn.) del cultivar 'Karim' con AE de tomillo para mejorar la germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas, y para promover el crecimiento de las plantas y la inducción de resistencia a la sequía. Las semillas recubiertas se germinaron previamente, se cultivaron en hidroponía y se cultivaron en macetas bajo condiciones controladas de riego y condiciones de estrés de agua/nutrientes progresivas. El recubrimiento de semillas con AE de tomillo aumentó la germinación y mejoró el desarrollo del crecimiento de las plántulas en hidroponía. En el experimento en macetas, el AE de tomillo aumentó, bajo condiciones óptimas de riego, el desarrollo de raíces y brotes, clorofila, índice de equilibrio de nitrógeno, ácido abscísico, antocianinas y flavonoides en las hojas, disminuyendo la composición de isótopos de nitrógeno y aumentando la composición de isótopos de carbono de brotes (28).

Por su parte, Klein *et al.* (12) investigaron el cebado de semillas de rábano mediante remojo con compuestos sintéticos o naturales como medio para inducir resistencia al estrés por sequía, manteniendo así el rendimiento del cultivo. El cebado de semillas de rábano, durante dos horas en soluciones de AE timol y carvacrol derivados de *Origanum syriacum*, fue mucho más efectivo para inducir resistencia a la sequía que el acondicionamiento matricial con los mismos compuestos en aserrín durante dos días. Los tratamientos condujeron a un aumento de tres veces en la supervivencia de las plántulas de rábano en comparación con los controles tratados con agua, cuando las plántulas de 21 días se regaron después de seis días de sequía. En

condiciones de sequía, las plántulas de las semillas tratadas tuvieron un aumento de dos a tres veces en el contenido relativo de agua, mientras que la permeabilidad de la membrana disminuyó 20 a 50 veces como resultado de los tratamientos. (Tabla 1)

También existe la opción de tratamientos en los que se combinan AE y agentes de control biológico (ACB). Por ejemplo, como un primer paso en sus estudios otros autores analizaron la capacidad de los extractos de 20 especies de plantas no hospedantes para inhibir el crecimiento micelial de *A. solani*, procedente de tomate, seleccionando *in vitro* al extracto de hojas de Zimmu (*Allium cepa* L. x *Allium sativum* L.) por provocar la mayor inhibición del crecimiento micelial (87 %) de *A. solani*. Posteriormente, combinaron este AE con *Pseudomonas fluorescens* (Flügge) Migula (Pfl y Py15) y *Bacillus subtilis* Ehrenberg (Bs16). Sus resultados mostraron que, en este caso, todos los aislamientos fueron compatibles entre sí y con el extracto de hoja de Zimmu. Entre las diversas bioformulaciones probadas como tratamiento de semillas y aplicación foliar, la formulación a base de talco de Pfl + Py15 + Bs16 + Zimmu fue superior en la reducción de la incidencia de la enfermedad del tizón temprano en comparación con otros tratamientos. Además, se estudió la inducción de enzimas relacionadas con la defensa, como la peroxidasa (PO) y la polifenol oxidasa (PPO), fenilalanina amonio-liasa (PAL), quitinasa y β -1,3-glucanasa, y la acumulación de compuestos fenólicos. La acumulación de enzimas fue mayor en las plantas tratadas con Pfl + Py15 + Bs16 + Zimmu en comparación con el control. El estudio reveló la influencia probable en la promoción del crecimiento de las plantas y la resistencia sistémica inducida (RSI) (29).

COSTOS E IMPLICACIONES ECOLÓGICAS DE LA RESISTENCIA INDUCIDA

A pesar de los resultados favorables hasta aquí expuestos, es necesario un mayor conocimiento antes de la aplicación de los extractos naturales o AE.

La activación directa de las defensas es costosa y posiblemente causa reducciones de rendimiento, particularmente si la presión del

factor biótico es baja. Esos costos, probablemente, hagan impopular a la resistencia inducida directamente. Por el contrario, el cebado desencadena defensas solo después de una plaga o desafío patógeno y es, por lo tanto, un uso menos derrochador de recursos. La resistencia inducida a herbívoros y patógenos puede beneficiar a los cultivos en el campo; sin embargo, se debe hacer mucho más para comprender cómo los factores abióticos y bióticos, afectan las consecuencias de cierta inducción de resistencia para la salud, el crecimiento y el rendimiento de las plantas (30).

En un artículo de revisión exhaustiva sobre el tema, Martin Heil y Dale R. Walters plantearon que los costos de la RI pueden separarse en costos directos e indirectos (30).

Según estos autores, los costos directos se definen como aquellas respuestas y sus consecuencias que son el resultado directo de la respuesta de la planta a un atacante único. De esta forma, el desvío de recursos limitados del crecimiento de las plantas y el desarrollo hacia la defensa representa un costo de asignación. Hay evidencia considerable de que la resistencia inducida a los insectos incurre en costos. Sin embargo, la situación con respecto a los patógenos es menos evidente. Estos investigadores refieren en su trabajo que existen numerosos ejemplos sobre este tema con resultados similares en plantas de cultivo como girasol (*Helianthus annuus* L.), tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), coliflor (*Brassica oleracea* L.), fresa (*Fragaria vesca* L.), melón (*Cucumis melo* L.) y la vid (30). Estos resultados se confirmaron por estudios de matriz genética, que también indican que los genes involucrados en la fotosíntesis y el crecimiento están regulados negativamente durante la expresión de resistencia inducida a patógenos o herbívoros (31). Sin embargo, en la presente revisión no se pudo encontrar este tipo de análisis cuando se aplican extractos naturales o aceites esenciales, por lo que resultaría interesante conocer estos aspectos en este caso.

Heil y Walters (30) también definieron que los costos indirectos, en cambio, ocurren en presencia de otras especies, por ejemplo, resistencia a una especie asociada con una mayor susceptibilidad a otra especie. Los costos indirectos pueden considerarse costos ecológicos

y surgen cuando la expresión de un rasgo de defensa interactúa negativamente con una de las interacciones ecológicas que una planta tiene con su entorno.

Según estos autores, en los costos ecológicos tendrían que tenerse en consideración diferentes temas, como:

1. Compromisos con la resistencia a insectos:

En este tema, como en los siguientes, debe considerarse una serie de aspectos importantes para poder analizar el fenómeno en su conjunto. La situación general en la RI es mucho más compleja que la simple división que comúnmente se conoce, donde se designa, por lo general, la regulación SA para la defensa frente a patógeno y la regulación JA para la defensa contra los insectos y que la activación de SAR dependiente de SA suprime la señalización de JA, comprometiendo así la capacidad de la planta para inducir defensas al ataque de insectos y viceversa. No obstante, se cree que la señalización cruzada ayuda a las plantas a decidir cuál es la estrategia defensiva más apropiada para usar, dependiendo en el estilo de vida del atacante.

Se conoce, además, que la naturaleza de la vía de señalización activada depende de la combinación particular de planta / insecto (30), ya que, por ejemplo, se sabe que, en maíz, la expresión génica que responde a SA y JA puede ser provocada por pulgones y moscas blancas; mientras que, MeSA (Metil salicilato) es inducida por un ataque de áfidos (30).

Es importante conocer también que, en ocasiones, los atacantes parecen haber desarrollado la capacidad de manipular plantas para su propio beneficio, al suprimir las defensas inducidas o modular la red de señalización de defensa. Por ejemplo, un estudio indica que las ninfas herbívoras de la mosca blanca de hoja plateada (*Bemisia tabaci* Genn.) pueden activar la vía de señalización SA como estrategia de señuelo para sabotear las defensas dependientes de JA y mejorar el rendimiento de los insectos (30). Sin embargo, las plantas podrían contraatacar y suprimir defensas directas específicas a favor de estrategias de defensa indirecta más generales cuando los que se alimentan son herbívoros especializados, que son

resistentes a las defensas químicas directas de su planta huésped (30).

2. Compromisos con la simbiosis:

Debido a que la resistencia inducida es una resistencia de amplio espectro contra los microorganismos, es probable que se produzcan afectaciones en el establecimiento y desarrollo normal de las interacciones con organismos beneficiosos como algunos endófitos y, en especial, con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y bacterias fijadoras de nitrógeno. Un estudio desarrollado por equipos multidisciplinarios de trabajo del Centro Nacional de Sanidad Agropecuaria (CENSA) y del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA) en Cuba, evaluó el efecto de algunos aceites esenciales y fosfolípidos sobre hongos micorrizógenos inoculados, previamente, en semillas de tomate por peletización. Este estudio mostró que algunas de las variantes de aceites utilizadas y su combinación con los fosfolípidos provocaron una mayor colonización de las raíces del cultivo por los HMA (datos no publicados). Estos aspectos se continúan estudiando en dos proyectos internacionales que se ejecutan en el CENSA con la colaboración de otras instituciones nacionales e internacionales (Proyecto “Microbial uptakes for sustainable management of major banana pest and diseases (MUSA)”, financiado por el Programa de Investigación e Innovación de la Unión Europea Horizonte 2020, en virtud del acuerdo de subvención 727624 y “Re-cycling of biomass nutrients and carbon for advanced organic fertilization in an ecosmart and climate positive agriculture on Cuba (Bio-C)” (Suiza). En este último, se estudia el producto Biochar, el cual, según Burketová *et al.* (32), existen algunos estudios que demuestran el efecto de su adición como enmienda al suelo, sobre la RI contra patógenos como *B. cinerea* y *Leveillula taurica* (Lev.) Arnaud en pimiento y tomate, contra *Fusarium oxysporum* f.sp. *asparagi* (Cohen) y *F. proliferatum* (Matsushima) Nirenberg en espárragos, contra *P. cinnamomi* Rands o *P. cactorum* (Lebert & Cohn) Schröter en semilleros de *Quercus rubra* L. y *Acer rubrum* L. y contra *B. cinerea*, y *Podosphaera aphanis* (Wallroth) Braun & Takamitsu en fresa, por sí solo. Pudiera

pensarse que estos resultados pudieran mejorar si este coproducto de la biomasa pirolizada se usa con ACB y/o AE.

3. Efecto sobre las comunidades que habitan la rizosfera:

Siguiendo el mismo análisis del tema anterior, y teniendo en consideración que los exudados de las raíces de las plantas pudieran cambiar en composición y concentración de determinados compuestos, el espectro de acción y efecto de la RI pudiera ampliarse a organismos que habitan en la rizosfera como otros endófitos y epífitos, no solo bacterias y hongos, también nematodos. Debido a estos cambios, puede alterarse la diversidad de los organismos que componen la microfauna en el suelo en determinado ecosistema y no solo las relaciones que establecen con la planta, sino además las que se establecen entre ellos mismos. Este aspecto, al igual que los anteriores, es completamente desconocido para el efecto de los AE.

4. Resistencia frente a patógenos biotróficos versus necrotrofos:

Los mecanismos de defensa del hospedante, que proporcionan resistencia a los patógenos biotróficos, aumentan la susceptibilidad a los necrotrofos. Por ejemplo, aunque a HR se asocia, frecuentemente, con resistencia a patógenos biotróficos, puede proporcionar puntos de entrada potenciales para patógenos necrotrofos. Estos aspectos, aunque son conocidos cuando se han aplicado otros inductores químicos o patógenos, deben ser objeto de estudio antes de la aplicación de AE.

OTROS ASPECTOS IMPORTANTES

Un compuesto activador de la resistencia inducida debe cumplir los mismos criterios de seguridad toxicológica y ambiental, y su uso debe ser confiable bajo condiciones prácticas para ser comercialmente viable para las casas de agroquímicos y el agricultor.

Es importante tener en cuenta la baja solidez y elevada degradación de los AE, lo cual hace que la eficiencia, en los años lluviosos, sea mucho menos importante (1). Esta es, probablemente, la razón por la cual otros estudios de campo sobre el cultivo de la uva, específicamente la variedad

'Merlot', utilizando AE de *Corymbia citriodora* (Hook.), *Syzygium aromaticum* (L.), *O. vulgare* y *T. vulgaris* no mostraron ninguna eficiencia en los ensayos de campo contra el mildiu, aunque el tomillo y el orégano fueron muy eficientes para inhibir el crecimiento de hongos en las placas de Petri. Otros factores que causan la degradación de los AE y la disminución de su eficiencia son la luz, el calor, el oxígeno y la humedad (1), el tiempo de aplicación y la mala resistencia a la lluvia. Varios estudios indican que la fase de vapor de AE es más fungitóxica que la fase líquida de contacto, aunque esto solo se ha demostrado para *Botrytis* en placas Petri (1). Por lo tanto, una fumigación continua de plantas con vapor de AE podría evitar estos inconvenientes. Para una producción agrícola sostenible, el uso de vapor de AE como tratamiento directo con difusor o en forma de plantaciones conjuntas de plantas emisoras de AE-COV podría considerarse en sistemas integrados para controlar las enfermedades fúngicas. Los mecanismos que sustentan el efecto de los AE-COV antimicóticos no se conocen bien hasta ahora (1).

Otro aspecto interesante, y bastante complicado, es la comunicación entre las plantas y la alelopatía. Al respecto, Heil y Walters (30) realizaron algunas consideraciones. Según estos autores, la comunicación planta-planta parece ser mucho más unidireccional: la mayoría de los ejemplos publicados sobre comunicación planta-planta mediada por COV cambiaron el nivel de resistencia del receptor sin tener efectos directos aparentes en el emisor. El uso de información sobre el estado de ataque de un vecino beneficia al receptor a costa del emisor, ¡ya dañado!, que compite con el receptor por espacio, luz, agua y nutrientes. ¿Cómo puede una señal tal ser evolutivamente estable? La señalización sistémica en el aire, en lugar de la señalización a través del sistema vascular, es más rápida y permite el cebado de partes distantes de la planta para lograr una expresión de defensa sistémica optimizada. Las plantas, por lo tanto, necesitan la capacidad de emitir y percibir COV y no pueden evitar por completo el peligro de "espionaje" por parte de vecinos equipados de manera idéntica. ¿Cómo se manifestará este proceso en el fenómeno del cebado?

CONSIDERACIONES FINALES

La reducción de los plaguicidas sintéticos en la agricultura es necesaria para garantizar una producción sostenible que proteja el medio ambiente y la salud de los consumidores. Los AE se encuentran entre las alternativas de protección de plantas naturales más prometedoras y han demostrado sus propiedades antibacterianas, antivirales y antifúngicas en varios cultivos agrícolas. Sin embargo, la eficiencia de los AE depende en gran medida del tiempo, el método de aplicación y las interacciones moleculares entre el huésped, el patógeno y los AE. A pesar de la eficacia comprobada de AE, los procesos subyacentes aún no se entienden y siguen siendo una caja negra (1).

Además, aunque la inducción de resistencia tiene un gran potencial en la protección de plantas, no puede verse como la solución redentora a todos los problemas, principalmente debido a que algunos de los pasos de los mecanismos de activación de la RI no están bien estudiados aún (33).

Como se ha detallado en este artículo, y en otros que se citan en él, para la aplicación exitosa de los AE o los extractos naturales como alternativa para el manejo de plagas en una estrategia de manejo integrado de plagas, aún faltan diversos aspectos por estudiar. Para ello será necesario profundizar en el fenómeno del cebado abarcando aspectos fisiológicos, ecológicos y con énfasis en el estudio de las interacciones multitróficas que solo podrán ser abordadas desde un punto de vista holístico con la participación de diferentes especialidades.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen a los Proyectos "Microbial uptakes for sustainable management of major banana pest and diseases (MUSA) (Programa de Investigación e Innovación de la Unión Europea Horizonte 2020, en virtud del acuerdo de subvención 727624) y "Productos basados en aceites esenciales para el control de plagas en semillas de interés económico" (financiado por FONCI, Cuba), por la posibilidad de reunir el material necesario y realizar los análisis correspondientes para la escritura de este artículo.

REFERENCIAS

1. Rienth M, Crovadore J, Ghaffari S, Lefort F. Oregano essential oil vapour prevents *Plasmopara viticola* infection in grapevine (*Vitis vinifera*) and primes plant immunity mechanisms. *PLoS ONE*. 2019; 14(9): e0222854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222854>
2. Borges RP, G Ciavareli, Perina FJ, Martins P, Alves E. Citronella essential oil in the control and activation of coffee plants defense response against rust and brown eye spot. *Ciênc. agrotec., Lavras*. 2012; 36(4): 383-390.
3. Bektas Y, Eulgem T. Synthetic plant defense elicitors. *Front Plant Sci*. 2015;5: 804.
4. Proietti S, Caarls L, Coolen S, Van Pelt JA, Van Wees SCM, Pieterse CMJ. Genome-wide association study reveals novel players in defense hormone crosstalk in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environment*. 2018; 41(10): 2342-2356.
5. Caarls L, Pieterse CMJ, Van Wees SCM. How salicylic acid takes transcriptional control over jasmonic acid signaling. *Front Plant Sci*. 2015; 6: 170.
6. Paz MA, González-Coloma A, Andres MF, Berrocal-Lobo M, Domínguez-Núñez Ja, Cidral Da Costa A, et al. Antifungal Effect of Essential Oils, Potential of Essential Oils. Hany A. El-Shemy, IntechOpen, <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.78008>. [revisado: Mayo, 2020]
7. Prithiviraj B, Singh UP, Manickam M, Srivastava JS, Ray AB. Antifungal activity of bergenin, a constituent of *Flueggea microcarpa*. *Plant Pathology*. 1997; 46: 224-228.
8. Terumi A, Tolentino JB, Freitas Schwan-Estrada KR. *Cymbopogon citratus* essential oil bioactivity and the induction of enzymes related to the pathogenesis of *Alternaria solani* on tomato plants. *IDESIA (Chile)*. noviembre-diciembre, 2013; 31(4):11-17.
9. Zhihui Y, Tangb J, Kharec T, Kumarc V. The alarming antimicrobial resistance in ESKAPEE pathogens: Can essential oils come to the rescue? *Fitoterapia*. 2020; 140: 104433
10. Gahukar RT. Management of pests and diseases of important tropical/subtropical medicinal and aromatic plants: A review. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*. 2018; 9: 1-18.
11. Houda B, Olivieri L, Santoro K, Garibaldi A, Gullino ML, Spadaro D. Thyme and Savory essential oil efficacy and Induction of Resistance against *Botrytis cinerea* through priming of defense responses in Apple. *Foods*. 2018; 7, 11; doi:10.3390/foods7020011
12. Klein JD, Firmansyah A, Panga N, Abu-Aklin W, Dekalo-Keren M, Gefe T, et al. Seed treatments with essential oils protect radish seedlings against drought. *AIMS Agriculture and Food*. 2017; 2(4): 345-353.
13. Herman A, Tambor K, Herman A. Linalool affects the antimicrobial efficacy of essential oils. *Current Microbiology*. 2016; 72: 165-172.
14. Moutassem D, Belabid L, Bellik Y, Ziouche S, Baali F. Efficacy of essential oils of various aromatic plants in the biocontrol of *Fusarium wilt* and inducing systemic resistance in chickpea seedlings. *Plant Protection Science*. 2019; 55(3): 202-217. <https://doi.org/10.17221/134/2018-PPS>
15. Ciavareli GL, Alves E, Borges R, Perina FJ, Magela de Souza R. Antibacterial activity of essential oils on *Xanthomonas vesicatoria* and control of bacterial spot in tomato. *Pesq. Agropec. Bras. Brasília*. 2012; 47(3): 351-359.
16. Ciavareli L G, Alves E, Borges Pereira R, Zaccaroni AB, Perina FJ, de Souza M R. Indian clove essential oil in the control of tomato bacterial spot. *Journal of Plant Pathology*. 2012; 94 (1): 45-51.
17. Sateesh K, Marimuthua T, Thayumanavanb B, Nandakumara R, Samiyappana R. Antimicrobial activity and induction of systemic resistance in rice by leaf extract of *Datura metel* against *Rhizoctonia solani* and *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2004; 65: 91-100.
18. Ben-Jabeur M, Ghabri E, Myriam M, Hamada W. Thyme essential oil as a defense inducer of tomato against gray mold and *Fusarium wilt*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2015; 94: 35-40.
19. Uwe C, Beckers JMGD, Flors V, García-Agustín P, Jakab G, Mauch F, et al. Priming:

- Getting Ready for Battle. MPMI. 2006; 19(10): 1062-1071.
20. Vargas LI. Inducción de resistencia como estrategia defensiva ante la invasión patógena en soja (*Glycine max* (L.) Merr.). [Tesis de Master en Ciencias]. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Escuela para Graduados, Argentina. 2015. 59 pp.
21. Mekawi EM, Khafagi EY, Abdel-Rahman FA. Effect of pre-harvest application with some organic acids and plant oils on antioxidant properties and resistance to *Botrytis cinerea* in pepper fruits. *Scientia Horticulturae*. 2019; 257: 108736
22. Asha AN, Kannabiran B. Effect of *Datura metel* leaf extract on the enzymatic and nucleic acid changes in the chilli seedlings infected with *Colletotrichum capsici*. *Indian Phytopathology*. 2001;54: 373-375.
23. Chakraborty BN, Sharma M, Das Biswas R, Sharma M. Induction of resistance in tea plants against *Curvularia pallescens* by foliar application of leaf extracts. *Journal of Hill Research*. 2005;18: 69-78.
24. Tapan KP, Bhattacharyaa S, Chakraborty K. Induction of Systemic Resistance in Rice by Leaf Extract of *Cymbopogon citratus* and *Ocimum sanctum* against Sheath Blight Disease Archives of Applied Science Research. 2011; 3 (1): 392-400.
25. Devaiah SP, Mahadevappa GH, Shetty HS. Induction of systemic resistance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) against downy mildew (*Sclerospora graminicola*) by *Datura metel* extract. *Crop Protection*. 2009; 28:783-791. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cropro.2009.04.009>
26. Baysal O, Zeller W. Extract of *Hedera helix* induces resistance on apple rootstock M26 similar to Acibenzolar-S-methyl against Fire Blight (*Erwinia amylovora*). *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2004; 65:305-315.
27. Cavalcanti FR, Resende MLV, Carvalho CPS, Silveira JAG, Oliveira JTA. Induced defence responses and protective effects on tomato against *Xanthomonas vesicatoria* by an aqueous extract from *Solanum lycocarpum* infected with *Crinipellis perniciosus*. *Biological Control*. 2006; 39: 408-417.
28. Ben-Jabeur Maissa, Vicente R, López-Cristoffanini C, Alesami N, Djébali N, Gracia-Romero A, et al. A novel aspect of essential oils: Coating seeds with Thyme essential oil induces drought resistance in Wheat. *Plants*. 2019; 8:371; doi:10.3390/plants8100371 1-17
29. Latha P, Anand T, Ragupathi N, Prakasam V, Samiyappan R. Antimicrobial activity of plant extracts and induction of systemic resistance in tomato plants by mixtures of PGPR strains and *Zimmu* leaf extract against *Alternaria solani*. *Biological Control*. 2009; 50: 85-93.
30. Heil M, Walters DR. Ecological Consequences of Plant Defence Signalling. *Advances in Botanical Research*. 2009; 51: 668-716.
31. Heidel AJ, Baldwin IT. Microarray analysis of salicylic acid- and jasmonic acid-signaling in responses of *Nicotiana attenuata* to attack by insects from multiple feeding guilds. *Plant, Cell & Environment*. 2004; 27: 1362-1373.
32. Burketová L, Trdá L, Ott P, Valentová O. Bio-based resistance inducers for sustainable plant protection against pathogens, *Biotechnol Adv*. (2015), <http://dx.doi.org/10.1016/j.biotechadv.2015.01.004> (revisado: Mayo 2020)
33. Oliveira MDM, Varanda CMR, Félix MRF. Induced resistance during the interaction pathogen x plant and the use of resistance inducers Induced resistance during the interaction pathogen x plant and the use of resistance inducers. *Phytochemistry Letters*. 2016; 15: 152-158.

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses

Contribución de los autores: **Belkis Peteira Delgado-Oramas:** Conformación de la idea original, búsqueda de bibliografía referente al tema, redacción del artículo y revisión de las diferentes versiones de la publicación, hasta la edición final. **Ivonne González Marquetti:** Búsqueda de bibliografía referente al tema y revisión de las diferentes versiones de la publicación y algunos nombres científicos. **Mayra Guadalupe Rodríguez Hernández:** Discusión de la estructura de la publicación, búsqueda de bibliografía referente al tema y de los nombres científicos de plantas y otros organismos; revisión de las diferentes versiones de la publicación y edición. **Oriela Pino Pérez:** Discusión de la estructura de la publicación, búsqueda de bibliografía referente al tema y revisión de las diferentes versiones de la publicación y términos específicos de su especialidad. Este artículo se encuentra bajo licencia [Creative Commons Reconocimiento-NoComercial 4.0 Internacional \(CC BY-NC 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/)