

FRANCESCO FARETRA*, RITA MILVIA DE MICCOLIS ANGELINI*,
STEFANIA POLLASTRO*, GIANFRANCO ROMANAZZI**, ILARIA PERTOT***

Attualità e prospettive degli induttori di resistenza nella protezione sostenibile delle colture

Le piante coltivate sono state addomesticate e geneticamente migliorate nel tempo, mirando alla quantità e qualità delle produzioni. Di conseguenza, queste sono più suscettibili delle piante selvatiche a numerosi patogeni, per limitare i quali è necessario l'impiego di prodotti fitosanitari cui si contrappone, nell'opinione pubblica, una crescente preoccupazione riguardo l'impatto ambientale e i rischi a esso connesso per la salute di operatori e consumatori. Una riduzione dell'impiego di prodotti fitosanitari potrebbe certo derivare dalla diffusione dell'agricoltura biologica, dalla lotta biologica e dallo sfruttamento delle resistenze genetiche. Ciascuna di queste alternative presenta però limiti per le possibili applicazioni su larga scala.

In tale contesto, l'induzione di resistenza nelle piante è un utile approccio. Essa consiste nello stimolare l'attivazione di meccanismi di difesa nelle piante mediante elicitivi, molecole di sintesi o naturali che mimano l'attacco di un patogeno o uno stato di stress (es., Schreiber e Desveaux, 2008; Walters et al., 2013; Aranega-Bou et al., 2014; Gao et al., 2014, 2015; Shah et al., 2014; Stadnik e de Freitas, 2014; Burketova et al., 2015; Faoro e Gozzo, 2015).

MECCANISMI DI DIFESA

Le piante possiedono sistemi di difesa variegati ed efficienti contro i numerosi patogeni, come batteri, funghi, oomiceti e virus. Oltre ai meccanismi di

* *Dipartimento di Scienze del Suolo, della Pianta e degli Alimenti, Università di Bari Aldo Moro*

** *Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari ed Ambientali, Università Politecnica delle Marche*

*** *Dipartimento Agroecosistemi Sostenibili e Biorisorse, Fondazione Edmund Mach di San Michele all'Adige*

difesa costitutivi strutturali (pareti cellulari, cuticola, ecc.) o biochimici (fitoanticipine), le piante hanno meccanismi di difesa che sono indotti dal riconoscimento del “non sé” mediante recettori in grado di rilevare sostanze conservate nei microrganismi, come la flagellina batterica o la chitina e i glucani della parete cellulare fungina (*microbe/pathogen-associated molecular patterns*, MAMP/PAMP) (Newman et al., 2013). I meccanismi di difesa possono anche essere attivati da segnali derivanti da danni causati da patogeni alla pianta (*damage-associated molecular patterns*, DAMP), come gli oligogalatturonidi derivanti dall’attività di enzimi litici microbici a carico delle pectine (Dodds e Rathjen, 2010).

La trasduzione del segnale di attivazione dei recettori include cascate di eventi, quali flussi ionici dovuti alla depolarizzazione del plasmalemma, produzione di specie reattive dell’ossigeno (ROS), di ossido nitrico (NO) e attivazione di protein-chinasi (Boudsocq et al., 2010). Questi eventi modulano l’attività di fattori di trascrizione, che determinano una profonda ri-programmazione della trascrizione genica. L’attivazione di geni di difesa porta all’accumulo di vari enzimi e metaboliti stress-specifici, quali: i) *pathogenesis-related* (PR) proteine che includono enzimi litici (β -1,3-glucanasi e chitinasi), che degradano le pareti cellulari microbiche, perossidasi, proteinasi; ii) composti antimicrobici, come le fitoalessine; iii) lignina e callosio che rinforzano le pareti cellulari; iv) produzione di ROS con ruolo di segnale e attività antimicrobica; e anche v) chiusura degli stomi (Dodds e Rathjen, 2010).

Oltre alle risposte di difesa locali, l’infezione induce resistenza sistemica acquisita (*systemic acquired resistance*, SAR): i segnali di allerta sono amplificati e trasmessi sistemicamente all’intera pianta (Conrath, 2011). I meccanismi di difesa sono attivati e regolati da ormoni, quali acido salicilico (SA), acido jasmonico (JA), etilene (ET) e acido abscissico (ABA). Questi sono indipendenti ma interagenti fra loro e con altri ormoni, quali auxine, brassinosteroidi (BR) e gibberelline, e modulano le risposte di difesa (Robert-Seilaniantz et al., 2011). L’induzione è un momento critico della SAR e i tessuti indotti sono in uno stato di allerta che permette risposte più pronte e potenziate a stress biotici o abiotici. Le cellule indotte accumulano proteine segnale di difesa, come protein-chinasi (Beckers et al., 2009). Inoltre, possono verificarsi modificazioni istoniche, come acetilazione o metilazione, nelle regioni promotrici di geni di resistenza (Luna et al., 2012). Queste modificazioni epigenetiche possono anche essere trasmesse alle generazioni successive (Slaughter et al., 2012).

SA e analoghi di sintesi sono largamente usati nella protezione delle colture

(Kachroo e Robin, 2013). SA è particolarmente efficace contro patogeni biotrofi (Glazebrook, 2005). La SAR è comunque efficace contro un'ampia gamma di patogeni, nematodi e piante parassite (Gozzo e Faoro, 2013). Sono noti anche induttori di SAR volatili emessi a seguito dell'infezione, che possono trasmettere il segnale di allerta a distanza, quali metilsalicilato (MeSA) (Park et al., 2007) e acido pipecolico (Pip) (Návarová et al., 2012). Altre molecole segnale sono acido dicarbossilico diazelaico (AzA), glicerolo-3-fosfato e alcuni diterpeni (Kachroo e Robin, 2013).

Meccanismi di difesa possono essere indotti da microrganismi associati alle piante, cui spesso si fa riferimento come resistenza sistemica indotta (*induced systemic resistance*, ISR). ISR può essere indotta da *plant growth promoting rhizobacteria* (PGPR), funghi micorrizici, *Trichoderma* spp. e *Fusarium* spp. non patogeni. ISR è causata da meccanismi dipendenti da JA e ET (Pieterse et al., 2014) ed è correlata alla difesa da patogeni necrotrofi ed erbivori (Song et al., 2013).

INDUTTORI DI SINTESI

Acibenzolar-S-metil o benzothiadiazole (BTH) è un induttore di resistenza ad ampio spettro contro malattie batteriche, fungine, fitoplasmatiche e virali che induce meccanismi di SAR identici a quelli attivati da SA (Romanazzi et al., 2013; Walters et al., 2013). Probenazole è primariamente impiegato su riso contro *Magnaporthe grisea* e *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* e sembra essere efficace su mais contro *Cochliobolus heterostrophus* (Yang et al., 2011). L'acido β -aminobutirrico (BABA) causa un potenziamento dei meccanismi di difesa, determinando resistenza a un largo spettro di patogeni in varie piante ospiti (Gozzo e Faoro, 2013; Walters et al., 2013). Fungicidi di sintesi, quali i fosfonati, sono noti per essere anche induttori di SAR.

INDUTTORI MICROBICI

La co-evoluzione ha portato le piante a riconoscere numerose sostanze conservate di origine batterica che possono, quindi, indurre resistenza. Queste possono essere costituenti della capsula o dei flagelli, sostanze secrete (enzimi pectolitici, fattori di virulenza, metaboliti di *quorum sensing*, siderofori, tossine, ecc.), o rilasciate accidentalmente (DNA, fattori di trascrizione e/o traduzione).

Gli endofiti (es. *Burkholderia phytofirmans* in vite; Trdá et al., 2014) inducono risposte di difesa nell'ospite meno spesso di PGPR che, vivendo nella rizosfera, sono meno esposti ai meccanismi di difesa della pianta da essi indotti.

La chitina è un polisaccaride composto da unità di N-acetilglucosamina legate con un legame β -1,4-glicosidico. Etero-polimero molto comune in natura, con vari tassi di deacetilazione e contenuto di glucosamina, è il principale costituente della parete cellulare dei funghi e dell'esoscheletro di crostacei e insetti (Bueter et al., 2013). Il chitosano è un derivato deacetilato della chitina presente in molte specie fungine. La chitina e i suoi oligosaccaridi sono MAMP che attivano meccanismi di difesa in numerose piante, inclusa la produzione di fenilpropanoidi e proteine PR (Boller e Felix, 2009). Il chitosano determina nelle piante una varietà di reazioni che includono sintesi di fitoalessine (Akiyama et al., 1995), produzione di NO e H₂O₂ (Li et al., 2009), di acido abscissico (Iriti e Faoro, 2009) e proteine PR (Chujo et al., 2007; Landi et al., 2014), depositi di callosio (Köhle et al., 1985) e reazione di ipersensibilità (Zuppini et al., 2004).

Poli- e oligo-saccaridi possono migliorare la resistenza delle piante. Molti degli studi sono basati su glucani derivati da cellulosa e laminarina (Aziz et al., 2007), ma anche analoghi fungini possono indurre risposte di difesa, inclusa la sintesi di fitoalessine (Yamaguchi et al., 2000), glucanasi (Wolski et al., 2006), chitinasi e ROS (Shinya et al., 2006), fenilpropanoidi (Nita-Lazar et al., 2004) e proteine PR (Graham et al., 2003).

ESTRATTI VEGETALI

Gli oligosaccaridi che agiscono come MAMP non sono limitati ai microrganismi, in quanto anche le alghe contengono sostanze simili e possono indurre meccanismi di difesa contro patogeni (Stadnik e de Freitas, 2014). La laminarina, da alghe brune, elicitava meccanismi di difesa in vite, come attivazione di protein-chinasi e accumulo di fitoalessine, contro *Botrytis cinerea* e *Plasmopara viticola* (Aziz et al., 2003). Gli ulvani, da alghe verdi del genere *Ulva*, consistono in residui di ramnosio solfato legati ad acido uronico e inducono resistenza contro vari patogeni, inclusi agenti causali di oidi e *Colletotricum* spp. (Stadnik e de Freitas, 2014). Le carragenine, polisaccaridi da alghe rosse, costituite da residui di α -D-1,3 e β -D-1,4 galattosio solfati fino al 40%, molto usate nell'industria alimentare come gelificanti ed emulsionanti, mostrano efficacia variabile con il livello di solfatazione e il particolare patosistema, e pronunciata contro patogeni biotrofici ed emibiotrofici (Vera et al., 2012). I fucani sono polisaccaridi caratterizzati dalla pre-

senza di L-fucosio solfato derivati da alghe brune. Sono stati usati a lungo come biostimolanti e fertilizzanti ma i dati sulla loro capacità di indurre meccanismi di resistenza nelle piante sono scarsi (Stadnik e de Freitas, 2014).

Le piante sono sempre state fonte di sostanze biologicamente attive utilizzate specialmente a scopo medico, ma estratti vegetali (oggi spesso detti *botanicals*) sono anche stati impiegati per la protezione delle piante. Questi hanno spesso attività antimicrobica ma è ben noto che possono indurre meccanismi di difesa nelle piante. È impossibile definire in modo certo il meccanismo di induzione di resistenza poiché gli estratti sono miscele di DAMP, derivanti dalla omogeneizzazione di tessuti vegetali, composti inorganici, metaboliti secondari, molecole di segnale e oli essenziali, che probabilmente agiscono in modo sinergico. Un estratto etanolico di *Reynoutria sachalinensis* (Milsana®) protegge varie piante (cetriolo, frumento, rosa) da oidi. Questo ha un effetto diretto antimicrobico (anomalie nella differenziazione di appressori e austori) ma causa anche un incremento dell'attività di perossidasi, β -1,3-glucanasi, accumulo di polifenoli, fitoalessine, ROS e lipossigenasi (Vechet et al., 2009). Estratti acquosi di *Azadirachta indica* hanno attività antimicrobica contro batteri e funghi e inducono meccanismi di difesa nelle piante. La protezione di orzo da *Drechslera graminea* è accompagnata da incremento dell'attività di fenilalanina ammonio-liasi (PAL) e tirosina ammonio-liasi (TAL) e accumulo di polifenoli (Paul e Sharma, 2002). Estratti di *Hedera helix* impiegati per la protezione del melo da *Erwinia amylovora* incrementano l'attività di perossidasi e chitinasi (Baysal e Zeller, 2004). Moushib et al. (2013) hanno evidenziato che estratti di cascami di barbabietola da zucchero inducono in patata resistenza a *Phytophthora infestans* mediante incremento di proteine PR.

Anche gli oli essenziali possono essere fonte di induttori di resistenza (Sivakumar e Bautista-Baños, 2014). Ad esempio, oli essenziali di *Gaultheria procumbens* inducono meccanismi di difesa mediati da SA e resistenza a *Colletotrichum higginsianum* in *Arabidopsis thaliana* e ciò è causato dal MeSA presente nell'olio (Vergnes et al., 2014). Von Rad et al. (2005) hanno evidenziato l'attivazione di meccanismi di resistenza modulati da SA e JA di alcuni estratti vegetali disponibili commercialmente (es., Neudo-Vital, W. Neudorff GmbH KG, Germania; Bio-S, Gebruder Schatte KG, Germania).

COMPOST

I compost sono i prodotti derivati dalla biodegradazione aerobica di vari rifiuti organici primariamente impiegati come sostituti della torba e come

ammendanti. L'effetto soppressivo verso i patogeni è principalmente dovuto all'apporto di popolazione microbica saprofitica antagonista. Numerosi studi hanno, comunque, evidenziato l'induzione di meccanismi di resistenza nelle piante. Ad esempio, compost addizionati di *Pseudomonas syringae* pv. *maculicola* inducono resistenza in cetriolo verso affezioni da *Pythium* spp. e antracnosi (Zhang et al., 1998). Piante di melone e cetriolo allevate in compost da residui di piante di pomodoro mostrano resistenza indotta verso *F. oxysporum* f.sp. *melonis* e *B. cinerea* (Yogev et al., 2010). I meccanismi responsabili della resistenza indotta da compost non sono del tutto chiari, anche se spesso è stato osservato l'incremento di attività enzimatiche (ad es. perossidasi e β -1,3-glucanasi) e il potenziamento di meccanismi di difesa. Segarra et al. (2013) hanno rilevato una modulazione genica in *A. thaliana* coltivata in compost, simile a quelle della SAR o indotte da ABA in risposta a stress abiotici.

La colonizzazione della rizosfera da comunità microbiche influenza marcatamente i segnali di difesa nella pianta (Pieterse et al., 2014). Microrganismi estratti da compost riducono i meccanismi di difesa indotti da SA e incrementano quelli indotti da JA in *A. thaliana* (Carvalhais et al., 2013). Comunque, la sterilizzazione di compost da sansa di olive ha ridotto solo parzialmente la soppressività verso *Verticillium dahliae* indicando che, oltre alla resistenza indotta dal microbioma, altri meccanismi partecipano alla protezione delle piante (Papasotiriou et al., 2013).

BIOCHAR

Biochar, prodotto derivante dalla pirolisi di biomasse, è utilizzato come ammendante. L'impiego di biochar induce resistenza sistemica in peperone e pomodoro verso *B. cinerea* e *Leveillula taurica* (Elad et al., 2010), in asparago verso *Fusarium oxysporum* f.sp. *asparagi* e *F. proliferatum* (Elmer e Pignatello, 2011), in giovani piante arboree verso *Phytophthora* spp. (Zwart e Kim, 2012), e in fragola verso *B. cinerea*, *Colletotrichum acutatum* e *Podosphaera aphanis* (Harel et al., 2012).

PROSPETTIVE

L'induzione di meccanismi di difesa nelle piante può essere un'utile integrazione e/o alternativa all'uso dei prodotti fitosanitari di sintesi. Negli ultimi

anni, le ricerche su tale approccio alla protezione sono notevolmente aumentate e numerosi ed eterogenei induttori di resistenza sono stati valutati in vari patosistemi. Ciononostante, il trasferimento alla pratica non è semplice. Una delle limitazioni più importanti è di frequente l'efficacia parziale o per periodi brevi degli induttori. Ma di maggior rilievo è che l'efficacia dei trattamenti dipende dal particolare patosistema, dalle condizioni ambientali e di gestione agronomica, e dai genotipi delle piante coltivate. Inoltre, le piante in natura sono già esposte alle interazioni biotiche o abiotiche con l'ambiente e l'attività elicitoria degli induttori può essere minore di quella osservata in condizioni controllate sperimentali (Walters et al., 2013). Inoltre, per l'utilizzazione pratica degli induttori deve essere possibile produrli in grandi quantità e a bassi costi. Numerosi aspetti devono poi essere chiariti nei singoli casi e, in particolare, l'eventuale costo metabolico (*fitness cost*) dell'induzione di resistenza. L'attivazione dei meccanismi di difesa, infatti, implica un re-indirizzamento di energia e metaboliti verso il metabolismo secondario che può essere a detrimento del vigore vegetativo e della produttività (van Hulst et al., 2006). Il costo metabolico è plausibilmente meno marcato quando la pianta è solo preparata (*primed*) a una più forte e pronta reazione di difesa all'attacco del patogeno (Gozzo e Faoro, 2013).

Alcuni elicitori, come chitosano, estratti vegetali e fungicidi, possono agire con un doppio meccanismo di azione grazie all'attività diretta antimicrobica. Ciò può rappresentare un vantaggio per l'impiego pratico. In alcuni casi sono da valutare le eventuali implicazioni tossicologiche per uomo e animali che, del resto, possono sussistere anche a causa dell'accumulo di metaboliti secondari nelle piante indotte (Daniel et al., 1999). Tuttavia, per alcuni di questi prodotti, quali il chitosano, è stato di recente approvato (Reg. UE 563/2014) l'uso come sostanza di base, ai sensi del Reg. UE 1107/2009, per la protezione delle piante e molteplici sono le potenziali applicazioni, sia in campo sia in postraccolta (Romanazzi et al., 2016a, b).

Le tecnologie di sequenziamento massale (*Next Generation Sequencing*, NGS) e di metabolomica consentono oggi di meglio chiarire il fenomeno dell'induzione di resistenza e i relativi meccanismi di rimodulazione dell'espressione genica e del metabolismo in diversi patosistemi e in diversi genotipi di piante coltivate. Ciò costituirà un utile supporto scientifico nella definizione del migliore impiego degli induttori di resistenza e nella loro valutazione nel momento dell'autorizzazione all'impiego. Purtroppo, tema ancora molto dibattuto è se gli induttori di resistenza debbano essere regolamentati come prodotti fitosanitari, biostimolanti, corroboranti o fertilizzanti, che presentano regolamentazioni molto differenti. La confusione al riguardo è eleva-

ta (La Torre et al., 2016) e si spera che possa essere superata al più presto. In ogni caso, è plausibile attendersi che nel prossimo futuro l'elicitazione delle risposte di difesa nelle piante possa divenire un elemento importante della gestione integrata delle malattie, assieme a prodotti fitosanitari di sintesi, agenti di controllo biologico e sostanze di origine naturale, in pieno accordo con la Direttiva 2009/128/EC "Sull'uso sostenibile dei prodotti fitosanitari".

RIASSUNTO

L'induzione di resistenza consiste nell'attivazione di meccanismi di difesa nella pianta che risulta così più reattiva agli stress di natura biotica o abiotica. L'induzione di resistenza può essere associata alla attivazione di diversi percorsi metabolici (SAR, ISR, BABA-IR) che possono essere studiati mediante analisi dell'espressione genica. Le tecniche di *Next Generation Sequencing* (NGS) sono di particolare utilità al riguardo. Le difese della pianta possono essere elicitate da fattori biotici (microrganismi) o abiotici (stress di natura fisica, pratiche agronomiche, applicazione di composti naturali o di sintesi chimica). È riportata una panoramica dei principali induttori di resistenza e di alcuni casi studio di risposta della pianta a stress abiotici e a trattamenti con elicitori chimici o biologici.

ABSTRACT

The plant resistance induction consists in the activation of defence mechanisms resulting in increased plant reactivity to biotic or abiotic stresses. Resistance induction is associated to the activation of different metabolic pathways (SAR, ISR, BABA-IR) which can be studied by gene expression analysis. Next Generation Sequencing (NGS) techniques are particularly useful for this purpose. Plant defences can be elicited by biotic (microorganisms) and abiotic (physical stresses, agronomic practices, applications of natural or synthetic compounds). This review surveys the main plant resistance inducers and some examples of plant responses to abiotic stress and to the applications of chemical and biotic elicitors.

BIBLIOGRAFIA

- ARANEGA-BOU P., DE LA O LEYVA M., FINITI I., GARCÍA-AGUSTÍN P., GONZÁLEZ-BOSCH C. (2014): *Priming of plant resistance by natural compounds. Hexanoic acid as a model*, «Frontiers in Plant Science», 5, art. 488, DOI 10.3389/fpls.2014.00488.
- AKIYAMA K., KAWAZU K., KOBAYASHI A. (1995): *Partially N-deacetylated chitin oligomers (pentamer to heptamer) are potential elicitors for (+)-pisatin induction in pea epicotyls*, «Zeitschrift für Naturforschung C», 50, pp. 391-397.

- AZIZ A., POINSSOT B., DAIRE X., ADRIAN M., BÉZIER A., LAMBERT B., JOUBERT J.M., PUGIN A. (2003): *Laminarin elicits defense responses in grapevine and induces protection against Botrytis cinerea and Plasmopara viticola*, «Molecular Plant-Microbe Interactions», 16, pp. 1118-1128.
- AZIZ A., GAUTHIER A., BÉZIER A., POINSSOT B., JOUBERT J.M., PUGIN A., HEYRAUD A., BAILLIEUL F. (2007): *Elicitor and resistance-inducing activities of beta-1,4 cellodextrins in grapevine, comparison with beta-1,3 glucans and alpha-1,4 oligogalacturonides*, «Journal of Experimental Botany», 58, pp. 1463-1472.
- BAYSAL Ö., ZELLER W. (2004): *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», 65, pp. 305-315.
- BECKERS G.J., JASKIEWICZ M., LIU Y., UNDERWOOD W.R., HE S.Y., ZHANG S., CONRATH U. (2009): *Mitogen-activated protein kinases 3 and 6 are required for full priming of stress responses in Arabidopsis thaliana*, «The Plant Cell», 21, pp. 944-953.
- BOLLER T., FELIX G. (2009): *A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors*, «Annual Review of Plant Biology», 60, pp. 379-406.
- BOUDSOCQ M., WILLMANN M.R., MCCORMACK M., LEE H., SHAN L., HE P., BUSH J., CHENG S.-H., SHEEN J. (2010): *Differential innate immune signalling via Ca²⁺ sensor protein kinases*, «Nature», 464, pp. 418-422.
- BUETER C.L., SPECHT C.A., LEVITZ S.M. (2013): *Innate sensing of chitin and chitosan*, «PLoS Pathogens», 9, e1003080, DOI 10.1371/journal.ppat.1003080.
- BURKETOVA L., TRDA L., OTT P.G., VALENTOVA O. (2015): *Bio-based resistance inducers for sustainable plant protection against pathogens*, «Biotechnology Advances», 33, pp. 994-1004.
- CARVALHAIS L.C., MUZZI F., TAN C.-H., HSIEN-CHOO J., SCHENK P.M. (2013): *Plant growth in Arabidopsis is assisted by compost soil-derived microbial communities*, «Frontiers in Plant Science», 4, art. 235, DOI 10.3389/fpls.2013.00235.
- CHUJO T., TAKAI R., AKIMOTO-TOMIYAMA C., ANDO S., MINAMI E., NAGAMURA Y., KAKUC H., SHIBUYAC N., YASUDAD M., NAKASHITAD H., UMEMURAE K., OKADAA A., OKADAA K., NOJIRIA H., YAMANE H. (2007): *Involvement of the elicitor-induced gene OsWRKY53 in the expression of defense-related genes in rice*, «Biochimica et Biophysica Acta», 1769, pp. 497-505.
- CONRATH U. (2011): *Molecular aspects of defence priming*, «Trends in Plant Science», 16, pp. 524-531.
- DANIEL O., MEIER M.S., SCHLATTER J., FRISCHKNECHT P. (1999): *Selected phenolic compounds in cultivated plants: ecologic functions, health implications, and modulation by pesticides*, «Environmental Health Perspectives», 107, pp. 109-114.
- DODDS P.N., RATHJEN J.P. (2010): *Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions*, «Nature Reviews Genetics», 11, pp. 539-548.
- ELAD Y., DAVID D.R., HAREL Y.M., BORENSHTEIN M., BEN KALIFA H., SILBER A., GRABER E.R. (2010): *Induction of systemic resistance in plants by biochar, a soil-applied carbon sequestering agent*, «Phytopathology», 100, pp. 913-921.
- ELMER W.H., PIGNATELLO J.J. (2011): *Effect of biochar amendments on mycorrhizal associations and Fusarium crown and root rot of asparagus in replant soils*, «Plant Disease», 95, pp. 960-966.
- FAORO F., GOZZO F. (2015): *Is modulating virus virulence by induced systemic resistance realistic?*, «Plant Science», 234, pp. 1-13.

- GAO Q.-M., KACHROO A., KACHROO P. (2014): *Chemical inducers of systemic immunity in plants*, «Journal of Experimental Botany», 65, pp. 1849-1855.
- GAO Q.-M., ZHU S., KACHROO P., KACHROO A. (2015): *Signal regulators of systemic acquired resistance*, «Frontiers in Plant Science», 6, art. 228, DOI 10.3389/fpls.2015.00228
- GLAZEBROOK J. (2005): *Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens*, «Annual Review of Phytopathology», 43, pp. 205-227.
- GOZZO F., FAORO F. (2013): *Systemic acquired resistance (50 years after discovery): Moving from the lab to the field*, «Journal of Agricultural and Food Chemistry», 61, pp. 12473-12491.
- GRAHAM M.Y., WEIDNER J., WHEELER K., PELOW M.J., GRAHAM T.L. (2003): *Induced expression of pathogenesis-related protein genes in soybean by wounding and the Phytophthora sojae cell wall glucan elicitor*, «Physiological and Molecular Plant Pathology», 63, pp. 141-149.
- HAREL Y.M., ELAD Y., RAV-DAVID D., BORENSTEIN M., SHULCHANI R., LEW B., GRABER E.R. (2012): *Biochar mediates systemic response of strawberry to foliar fungal pathogens*, «Plant Soil», 357, pp. 245-257.
- IRITI M., FAORO F. (2009): *Chitosan as a MAMP, searching for a PRR*, «Plant Signaling and Behavior», 4, pp. 66-68.
- KACHROO A., ROBIN G.P. (2013): *Systemic signaling during plant defense*, «Current Opinion in Plant Biology», 16, pp. 527-533.
- KÖHLE H., JEBLICK W., POTEN F., BLASCHEK W., KAUSS H. (1985): *Chitosan-elicited callose synthesis in soybean cells as a Ca^{2+} -dependent process*, «Plant Physiology», 77, pp. 544-551.
- LANDI L., FELIZIANI E., ROMANAZZI G. (2014): *Expression of defense genes in strawberry fruits treated with different resistance inducers*, «Journal of Agricultural and Food Chemistry», 62, pp. 3047-3056.
- LA TORRE A., BATTAGLIA V., CARADONIA F. (2016): *An overview of the current plant biostimulant legislations in different European Member States*, «Journal of the Science of Food and Agriculture», 96, pp. 727-734.
- LI Y., YIN H., WANG Q., ZHAO X., DU Y., LI F. (2009): *Oligochitosan induced Brassica napus L. production of NO and H₂O₂ and their physiological function*, «Carbohydrate Polymers», 75, pp. 612-617.
- LUNA E., BRUCE T.J.A., ROBERTS M.R., FLORS V., TON J. (2012): *Next-generation systemic acquired resistance*, «Plant Physiology», 158, pp. 844-853.
- MOUSHIB L.I., WITZELL J., LENMAN M., LILJEROTH E., ANDREASSON E. (2013): *Sugar beet extract induces defence against Phytophthora infestans in potato plants*, «European Journal of Plant Pathology», 136, pp. 261-271.
- NÁVAROVÁ H., BERNSDORFF F., DÖRING A.C., ZEIER J. (2012): *Pipecolic acid, an endogenous mediator of defense amplification and priming, is a critical regulator of inducible plant immunity*, «The Plant Cell», 24, pp. 5123-5141.
- NEWMAN M.A., SUNDELIN T., NIELSEN J.T., ERBS G. (2013): *MAMP (microbe-associated molecular pattern) triggered immunity in plants*, «Frontiers in Plant Science», 4, art. 139, DOI 10.3389/fpls.2013.00139.
- NITA-LAZAR M., HEYRAUD A., GEY C., BRACCINI I., LIENART Y. (2004): *Novel oligosaccharides isolated from Fusarium oxysporum L. rapidly induce PAL activity in Rubus cells*, «Acta Biochimica Polonica», 51, pp. 625-634.
- PAPASOTIRIOU F.G., VARYPATAKIS K.G., CHRISTOFI N., TJAMOS S.E., PAPLOMATAS E.J.

- (2013): *Olive mill wastes: a source of resistance for plants against Verticillium dahliae and a reservoir of biocontrol agents*, «Biological Control», 67, pp. 51-60.
- PARK S.W., KAIMOYO E., KUMAR D., MOSHER S., KLESSIG D.F. (2007): *Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance*, «Science», 318, pp. 113-116.
- PAUL P.K., SHARMA P.D. (2002): *Azadirachta indica leaf extract induces resistance in barley against leaf stripe disease*, «Physiological and Molecular Plant Pathology», 61, pp. 3-13.
- PIETERSE C.M., ZAMIOUDIS C., BERENDSEN R.L., WELLER D.M., VAN WEES S.C., BAKER P.A. (2014): *Induced systemic resistance by beneficial microbes*, «Annual Review of Phytopathology», 52, pp. 347-375.
- ROBERT-SEILANIANTZ A., GRANT M., JONES J.D. (2011): *Hormone crosstalk in plant disease and defense: more than just jasmonate-salicylate antagonism*, «Annual Review of Phytopathology», 49, pp. 317-343.
- ROMANAZZI G., MUROLO S., FELIZIANI E. (2013): *A new approach to manage phytoplasma diseases: field treatments with resistance inducers to contain grapevine Bois noir*, «Phytopathology», 103, pp. 785-791.
- ROMANAZZI G., MANCINI V., FELIZIANI E., SERVILI A., ENDESHAW S., NERI D. (2016a): *Impact of alternative fungicides on grape downy mildew control and vine growth and development*, «Plant Disease», in stampa, DOI 10.1094/PDIS-05-15-0564-RE.
- ROMANAZZI G., FELIZIANI E., BAUTISTA-BAÑOS S., SIVAKUMAR D. (2016b): *Shelf life extension of fresh fruit and vegetables by chitosan treatment*, «Critical Reviews in Food Science and Nutrition», in stampa, DOI 10.1080/10408398.2014.900474.
- SCHREIBER K., DESVEAUX D. (2008): *Message in a bottle: Chemical biology of induced disease resistance in plants*, «The Plant Pathology Journal», 24, pp. 245-268.
- SEGARRA G., SANTPERE G., ELENA G., TRILLAS I. (2013): *Enhanced Botrytis cinerea resistance of Arabidopsis plants grown in compost may be explained by increased expression of defense-related genes, as revealed by microarray analysis*, «PLoS One», 8, e56075, DOI 10.1371/journal.pone.0056075.
- SHAH J., CHATURVEDI R., CHOWDHURY Z., VENABLES B., PETROS R.A. (2014): *Signaling by small metabolites in systemic acquired resistance*, «The Plant Journal», 79, pp. 645-658.
- SHINYA T., MÉNARD R., KOZONE I., MATSUOKA H., SHIBUYA N., KAUFFMANN S., MATSUOKA K., SAITO M. (2006): *Novel β -1,3-, 1,6-oligoglucan elicitor from Alternaria alternata 102 for defense responses in tobacco*, «The FEBS Journal», 273, pp. 2421-2431.
- SIVAKUMAR D., BAUTISTA-BAÑOS S. (2014): *A review on the use of essential oils for post-harvest decay control and maintenance of fruit quality during storage*, «Crop Protection», 64, pp. 27-37.
- SLAUGHTER A., DANIEL X., FLORS V., LUNA E., HOHN B., MAUCH-MANI B. (2012): *Descendants of primed Arabidopsis plants exhibit resistance to biotic stress*, «Plant Physiology», 158, pp. 835-843.
- SONG Y.Y., YE M., LI C.Y., WANG R.L., WEI X.C., LUO S.M., ZENG R.S. (2013): *Priming of anti-herbivore defense in tomato by arbuscular mycorrhizal fungus and involvement of the jasmonate pathway*, «Journal of Chemical Ecology», 39, pp. 1036-1044.
- STADNIK M.J., DE FREITAS M.B. (2014): *Algal polysaccharides as source of plant resistance inducers*, «Tropical Plant Pathology», 39, pp. 111-118.
- TRDÁ L., FERNANDEZ O., BOUTROT F., HÉLOIR M.-C., KELLONIEMI J., DAIRE X., ADRIAN M., CLÉMENT C., ZIPFEL C., DOREY S., POINSSOT B. (2014): *The grapevine flagellin receptor VvFLS2 differentially recognizes flagellin-derived epitopes from the endophytic*

- growth-promoting bacterium Burkholderia phytofirmans and plant pathogenic bacteria*, «New Phytologist», 201, pp. 1371-1384.
- VAN HULTEN M., PELSER M., VAN LOON L.C., PIETERSE C.M.J., TON J. (2006): *Costs and benefits of priming for defense in Arabidopsis*, «Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America», 103, pp. 5602-5607.
- VECHET L., BURKETOVA L., SINDELAROVA M. (2009): *A comparative study of the efficiency of several sources of induced resistance to powdery mildew (Blumeria graminis f.sp. tritici) in wheat under field conditions*, «Crop Protection», 28, pp. 151-154.
- VERA J., CASTRO J., CONTRERAS R.A., GONZÁLEZ A., MOENNE A. (2012): *Oligo-carrageenans induce a long-term and broad-range protection against pathogens in tobacco plants (var. Xanthi)*, «Physiological and Molecular Plant Pathology», 79, pp. 31-39.
- VERGNES S., LADOUCE N., FOURNIER S., FERHOUT H., ATTIA F., DUMAS B. (2014): *Foliar treatments with Gaultheria procumbens essential oil induce defense responses and resistance against a fungal pathogen in Arabidopsis*, «Frontiers in Plant Science», 5, art. 477, DOI 10.3389/fpls.2014.00477.
- VON RAD U., MUELLER M.J., DURNER J. (2005): *Evaluation of natural and synthetic stimulants of plant immunity by microarray technology*, «New Phytologist», 165, pp. 191-202.
- WALTERS D.R., RATSEP J., HAVIS N.D. (2013): *Controlling crop diseases using induced resistance: challenges for the future*, «Journal of Experimental Botany», 64, pp. 1263-1280.
- WOLSKI E.A., MALDONADO S., DALEO G.R., ANDREU A.B. (2006): *A novel α -1, 3-glucan elicits plant defense responses in potato and induces protection against Rhizoctonia solani AG-3 and Fusarium solani f.sp. eumartii*, «Physiological and Molecular Plant Pathology», 69, pp. 93-103.
- YAMAGUCHI T., YAMADA A., HONG N., OGAWA T., ISHII T., SHIBUYA N. (2000): *Differences in the recognition of glucan elicitor signals between rice and soybean: β -glucan fragments from the rice blast disease fungus Pyricularia oryzae that elicit phytoalexin biosynthesis in suspension-cultured rice cells*, «The Plant Cell», 12, pp. 817-826.
- YANG K.-H., HUANG C.-J., LIU Y.-H., CHEN C.-Y. (2011): *Efficacy of probenazole for control of southern corn leaf blight*, «Journal of Pesticide Science», 36, pp. 235-239.
- YOGEV A., RAVIV M., HADAR Y., COHEN R., WOLF S., GIL L., KATAN J. (2010): *Induced resistance as a putative component of compost suppressiveness*, «Biological Control», 54, pp. 46-51.
- ZHANG W., HAN D.Y., DICK W.A., DAVIS K.R., HOITINK H.A.J. (1998): *Compost and compost water extract-induced systemic acquired resistance in cucumber and Arabidopsis*, «Phytopathology», 88, pp. 450-455.
- ZUPPINI A., BALDAN B., MILLIONI R., FAVARON F., NAVAZIO L., MARIANI P. (2004): *Chitosan induces Ca^{2+} -mediated programmed cell death in soybean cells*, «New Phytologist», 161, pp. 557-568.
- ZWART D.C., KIM S.-H. (2012): *Biochar amendment increases resistance to stem lesions caused by Phytophthora spp. in tree seedlings*, «HortScience», 47, pp. 1736-1740.