

Inductores abióticos de resistencia contra fitopatógenos

Diana E. Gómez¹, Erlei M. Reis²

¹Laboratorio Regional de Patología Vegetal, EEA INTA Sáenz Peña, Ruta 95 km 1108, Pres. Roque Sáenz Peña, Prov. de Chaco, Argentina.

²Laboratorio de Fitopatología, Facultad de Agronomía y Medicina Veterinaria, Universidad de Passo Fundo, Campus I - CP. 611. Passo Fundo, Rio Grande do Sul. Brasil.

E mail: dianag@chaco.inta.gov.ar

Resumen

Las plantas poseen genes que codifican para producir numerosas "armas químicas", extremadamente eficientes, que constituyen mecanismos de defensa cuya activación las protege del ataque de microorganismos patógenos. Estos mecanismos involucran la participación de un gran número de pequeñas moléculas exógenas, denominadas inductores, capaces de activar los mecanismos de defensa. En esta actualización se presentarán los agentes inductores de aplicación exógena y de interés comercial, se explicarán los mecanismos por los cuales activan las defensas de las plantas y proveen protección contra el ataque de patógenos, y se discutirá su utilización práctica y potencial de uso en programas de manejo integrado en la Argentina.

Palabras clave: inductor, mecanismos de defensa, control enfermedades, resistencia inducida.

Abiotic inductor resistance

Abstract

The plants have genes that code to produce numerous "chemical weapons", extremely efficient, which are defense mechanisms whose activation protects them from attack by pathogens. These mechanisms involve the participation of a large number of small exogenous molecules, called coils, capable of activating the mechanisms of defense. In this update we present the exogenous application inducing agents and commercial interests, will explain the mechanisms by which activated plant defenses and provide protection against pathogen attack, and discuss their practical use and potential use in management integrated programs in Argentina.

Keywords: inductor, defense mechanisms, disease control, induced resistance.

Introducción

Los primeros trabajos sobre respuestas inductoras a las enfermedades en las plantas fueron desarrollados por Ray y Beauverie a comienzos del siglo XX, los cuales demostraban que existía la posibilidad de que las plantas puedan protegerse del ataque de microorganismos patógenos mediante la activación de sus mecanismos de defensa (5, 33).

El primer experimento fue conducido por Kuć y sus colegas en 1959, para describir el fenómeno de la resistencia inducida contra la sarna del manzano (33). Desde entonces, diversos estudios han demostrado que las plantas tienen la capacidad natural de defenderse de los agentes fitopatógenos a través de un fenómeno biológico conocido como resistencia, considerando a la susceptibilidad como una excepción a lo que naturalmente ocurre (2). Por tanto, los vegetales poseen en su constitución genética, genes que codifican para producir numerosas “armas químicas”, extremadamente eficientes, que impiden o disminuyen el daño causado por los microorganismos (16).

Estos conocimientos sobre los mecanismos de defensa de los vegetales fueron adquiriendo mayor importancia por la incorporación de nuevos conceptos de manejo de cultivos, en búsqueda de una agricultura más sustentable, tornándose indispensable investigar métodos opcionales de control de fitopatógenos, que sean al mismo tiempo eficientes y menos agresivos a la salud humana y a la agroecología.

Resistencia inducida (RI)

La RI surgió como una importante alternativa de control de patógenos (6), la cual considera que las “armas” con las cuales las plantas se defienden, involucran a un gran número de pequeñas moléculas exógenas denominadas **inductores** o agentes inductores (8) que, cuando son reconocidas por moléculas endógenas, tienen la función de activar o aumentar el nivel de resistencia de los vegetales, tanto a nivel local como en puntos distantes al sitio de infección, así como de participar de otras actividades fisiológicas (30).

El término “resistencia inducida” fue propuesto en el *Primer Simposio Internacional de Resistencia Inducida a Enfermedades de Plantas (First international Symposium on Induced Resistance to Plant Diseases)* realizado en Corfú, Grecia, en el año 2000, para designar a todos los tipos de respuestas que incitan a las plantas a protegerse de las enfermedades y de plagas de insectos, incluyendo tanto respuestas locales como sistémicas (5, 8). Esta expresión involucra a los fenómenos de **Resistencia Sistémica Adquirida (RSA)** y **Resistencia Sistémica Inducida (RSI)**, comúnmente utilizados, que aunque son distintos, fenotípicamente son semejantes. La similitud de ambos se basa en que, las plantas, luego de ser expuestas a un agente inductor, activan sus mecanismos de defensa tanto en el sitio de infección como en áreas más distantes (respuestas sistémicas), de manera más o menos generalizada (8). La diferencia entre RSA y RSI radica en la naturaleza del elicitador (molécula presente en el inductor) y las vías de señalización explicadas a continuación.

Mecanismos de defensa

La infección del tejido vegetal provocada por cualquier microorganismo, tanto patógeno como no patógeno, inicia una serie de complejos procesos en las interacciones fisiológicas, los cuales originan respuestas características a nivel celular, tisular y de órganos vegetales, que se traducen en diferentes mecanismos de defensa. Estos mecanismos pueden ser clasificados en relación a la penetración del patógeno en:

A) Pre-formados (pasivos o constitutivos): Las sustancias están presentes en la planta en altas concentraciones en los tejidos sanos antes del contacto con el patógeno. Implican defensas tanto estructurales como bioquímicas, a seguir:

- Estructurales: Constituyen verdaderas barreras físicas a la penetración y/o colonización del patógeno. Incluyen la formación de cutícula, tricomas, estomas y fibras/vasos conductores.
- Bioquímicos: Involucran sustancias capaces de inhibir el crecimiento del patógeno o generar condiciones adversas para su sobrevivencia en los tejidos del hospedante. Estos son los fenoles, alcaloides glicosídicos, lactosas insaturadas, glicosídeos fenólicos y cianogénéticos, inhibidores proteicos, fototoxinas, quitinasas y β -1, 3 glucanasas (24).

B) Post-formados (activos o inducidos): Las sustancias se encuentran ausentes o presentes en bajos niveles antes de la infección, siendo activadas en respuesta a la presencia del patógeno (25).

- Estructurales: papilas, halos, engrosamiento de la pared celular, lignificación, suberinas, glicoproteínas ricas en aminoácidos hidroxiprolina (HRPG) y glicina (GRP), capas de corcho, capas de abscisión (capa de corcho que se forma en la base del peciolo en los árboles caducifolios en otoño) y tilosis (formación de callos).
- Bioquímicos: fitoalexinas, proteínas relacionadas a la patogénesis, especies activas de oxígeno y fototoxinas (24).

Los mecanismos incluyen además la muerte celular por reacción hipersensible, acumulación de metabolitos secundarios con actividad antimicrobiana, acumulación de enzimas hidrolíticas y la deposición de sustancias de refuerzo que evitan el avance del patógeno, entre otros (23).

Inductores: clasificación.

Estas sustancias actúan sobre el vegetal impidiendo o retrasando la entrada del patógeno, y limitando consecuentemente su actividad en el tejido u órgano infectado. No tienen efecto directo o actividad específica sobre los fitopatógenos.

Dependiendo del tipo de agente inductor, existen dos tipos de inducción de resistencia. Una considera que la resistencia puede ser activada por la presencia, sobre el tejido vegetal, de organismos como hongos, virus, bacterias, nematodos e incluso de insectos herbívoros, conocida ésta como inducción biótica. Por otro lado, imitando la presencia de un patógeno o insecto, la resistencia también puede ser generada por la presencia de moléculas sintéticas depositadas sobre los órganos vegetales, denominada inducción abiótica (18).

Las vías de señalización de respuestas provocadas por un agente biótico pueden ser dependiente tanto del ácido salicílico, en asociación con la acumulación de las proteínas relacionadas con la patogénesis (PRP), como del jasmonato (ácido jasmónico) y del etileno, no estando asociado, en este caso, con la acumulación de las PRP, conocida como Resistencia Sistémica Adquirida (RSA). En cambio, la cascada de señales generada por un inductor abiótico sólo sigue la vía del ácido jasmónico y etileno, denominada Resistencia Sistémica Inducida (RSI) (34).

Esta clasificación de resistencia fue cuestionada por varios autores, ya que algunos consideraban a ambas expresiones como sinónimos (5, 25, 33), las cuales fueron definidas en el Primer Simposio Internacional de Resistencia Inducida como “Resistencia Inducida” (8), de acuerdo a lo mencionado anteriormente.

Inductores abióticos o químicos: ventajas y desventajas.

El interés en las moléculas estimuladoras de los mecanismos naturales de defensa de la planta, de aplicación exógena, surgió por su contribución al control de patógenos y plagas, ya que presentan el potencial de disminuir y/o evitar el riesgo de emergencia de poblaciones de patógenos o plagas resistentes a productos químicos, contrarrestar parcialmente los daños químicos ocasionados a la planta por los pesticidas y finalmente originar aumento del rendimiento de las cosechas (6).

Por esto, los inductores abióticos, también denominados **inductores químicos**, actualmente constituyen una nueva clase de pesticidas, llamados “fungicidas de cuarta generación” por su efecto completamente diferente de los fungicidas conocidos hasta el momento (25). Esta diferencia se basa principalmente en el mecanismo de acción de los inductores, ya mencionado, basado en conocimientos sobre RI.

Aunque en su mayoría son compuestos naturales, de origen biológico, los inductores son sustancias sintetizadas en laboratorio, que se aplican externamente sobre las plantas, inyectadas o asperjadas, siendo una de las formas más comunes de utilización, la aspersión (25). Su uso fue reportado en numerosas investigaciones, tanto en laboratorio, invernáculo y/o a campo (29).

Entre ellos se encuentran: ácidos grasos, RNA levaduras, glicoproteínas, proteínas, péptidos, glicolípidos, lípidos, lipoproteínas, lipopolisacáridos, oligosacáridos, polisacáridos, entre otros (5).

Su empleo fue mencionado en numerosos cultivos con fines comerciales, como algunas leguminosas y monocotiledóneas, cucurbitas, arroz, algodón, banano, papa, tomate, tabaco, cacao, citrus y varios otros.

Las **ventajas** reconocidas en el uso de inductores químicos son numerosas y se exponen a continuación (8, 17, 22):

- Aumento del nivel de resistencia por la activación de los mecanismos latentes sin alteración del genoma de la planta.
- No imponen presión de selección sobre el patógeno, dificultando la quiebra de la resistencia.

- Son efectivos contra virus, bacterias, hongos, nematodos e insectos (amplio espectro).
- Tienen efecto sistémico, persisten y confieren protección de manera natural.
- Se emplean preventivamente.
- Tienen efecto de protección prolongado.
- Son soluciones estables.
- Proveen control eficiente y de bajo costo.
- Menor número de aplicaciones en comparación con los fungicidas tradicionales.
- Son seguros desde el punto de vista ambiental.
- Son biodegradables, no pesticidas.
- Inocuos para personas, animales y las propias plantas.
- Conceden protección tanto en condiciones de campo como en invernáculo.
- Uso en agricultura, floricultura, jardinería y plantas ornamentales.
- Proporcionan aumento en el rendimiento.

Por otro lado, las **desventajas** mencionadas hasta el presente son las siguientes:

- Proporcionan una resistencia parcial, incompleta.
- En algunos casos, la inducción de la resistencia requiere un costo fisiológico, al activarse en condiciones en la cual su expresión no es necesaria así como en ausencia de patógenos.

Moléculas inductoras: mecanismos de acción.

Existen numerosas sustancias que actúan como agentes inductores, producidas de forma sintética y en escala comercial. Sin embargo, fueron reportadas cuantiosas moléculas químicas no definidas y extractos de plantas y microbios de las cuales sólo algunas han sido comercializadas (22).

En la siguiente tabla, se enumeran algunos ejemplos de inductores comerciales que ejercen efectos sobre diferentes patógenos.

Tabla 1. Moléculas y/o sustancias sintetizadas actualmente.

Substancias inductoras comerciales	Ejemplos de patógenos controlados:
1. Fosfatos de potasio, sodio o magnesio.	<i>Blumeria graminis</i> sp. <i>hordei</i> <i>Sphaeroteca fuliginea</i> <i>Colletotrichum lagenarium</i> <i>Puccinia sorghi</i> <i>Exerohilum turcicum</i> <i>Leveillula taurica</i> <i>Bremia lactucae</i> <i>Peronospora parasitica</i>
2. Fosfitos de potasio o calcio.	<i>Pseudoperonospora</i> <i>Phytophthora</i> <i>Albugo</i> <i>Peronospora</i> <i>Fusarium</i> spp. <i>Rhizoctonia</i> <i>Colletotrichum</i>
3. Fosetil aluminio	<i>Phytophthora</i> spp <i>Botrytis</i> spp <i>Plasmopara</i> spp
4. Ácido salicílico	<i>Pantoea</i> Virus <i>Alternaria</i> <i>Septoria</i>
5. Acibenzolar s-metílico	<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> <i>Botrytis cinerea</i> <i>Colletotrichum</i> <i>Puccinia helianthi</i>
6. Acido jasmónico	<i>Pyricularia grisea</i> Varios
7. Etileno	Varios
8. Ácido β -aminobutírico (ABAB)	hongos, nematodos, virus bacterias
9. Quitosana	<i>Alternaria padwickii</i> <i>Bipolaris oryzae</i> <i>Pyricularia grisea</i> <i>Fusarium verticillioides</i>

	<i>Sarocladium oryzae</i>
10. Probenazole	<i>Pyricularia grisea</i> <i>Xanthomonas oryzae</i>
11. Extracto de REYSA (<i>Reynoutria sachalinensis</i>)	<i>Sphaerotheca fuliginea</i> <i>Leveillula taurica</i>
12. Anión superóxido y peróxido (ERO)	<i>Meloidogyne incognita</i>
13. Fragmentos de proteína harpina	<i>Cercospora coffeicola</i> <i>Monilinia fructicola</i> <i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>citri</i>
14. Bioflavonoides, ácido ascórbico, ácido cítrico, ácido láctico, ácidos grasos y azúcares.	Varios
15. Silicatos de calcio, magnesio, potasio, aluminio o hierro.	<i>Cercospora coffeicola</i>
16. Silicio	<i>Fusarium oxysporum</i>
17. Provitamina K y derivados hidrosolubles	Hongos bacterias virus

Usos en agricultura

Como ya fue mencionado anteriormente, su utilización sobre los cultivos es de forma preventiva ya que no tienen efecto directo sobre los patógenos.

Algunos inductores son empleados y comercializados como biofertilizantes (fosfatos de potasio, sodio o magnesio, fosfitos de potasio o calcio, silicio, silicatos de calcio, magnesio, potasio, aluminio o hierro), fitohormonas (etileno, jasmonatos) e inductores propiamente dichos (probenazole, etc.).

Entre varios ejemplos de usos en agricultura, se menciona al fosfito de potasio para el control del mildiu de la vid, por su efecto en la reducción de la incidencia y severidad del hongo *Plasmopara viticola* (31). Además, los fosfitos de potasio, calcio o magnesio, reducen la intensidad de la enfermedad “podredumbre del pie” provocada por *Phytophthora palmivora* en cultivos de mamón, siendo el método de aplicación más adecuado, la pulverización (10).

Por otro lado, se demostró que el acibenzolar s-metílico protege a las plántulas de café, de la infección por el hongo *Cercospora coffeicola* por un periodo de 60 días, y los fragmentos de proteína harpina hasta 30 días (13). Además, ambos inducen resistencia contra *Monilia fructicola* (podredumbre parda) en frutos de durazno en post-cosecha (9). Por su parte, el acibenzolar s-metílico, manifestó su efecto resistente contra los hongos *Sclerotinia sclerotiorum* (podredumbre blanda) y *Botrytis cinerea* (moho gris), al ser asperjados en plántulas de girasol (11).

Por otra parte, las aspersiones preventivas del extracto de REYSA produjo efectos inductores contra el hongo *Levelillula taurica* (oidiopsis del tomate) en cultivos de tomate producidos en invernaderos (19).

Dependiendo del inductor y del cultivo, o su estado, la aplicación de los mismos puede realizarse por medio de pulverizaciones sobre el follaje o efectuando tratamientos en las semillas.

El efecto inductor o desencadenante de la resistencia, dependiendo del agente, puede activarse desde el momento de aplicación y prolongarse hasta 30 días o más.

El empleo de los inductores abióticos para la resistencia a enfermedades, está recomendado en el marco de un manejo integrado de enfermedades, que involucran los diferentes métodos: genético, biológico, cultural, químico y legal.

Consideraciones finales

Si bien, actualmente es considerado de gran interés comercial y científico identificar a los inductores de aplicación exógena (30) es necesario discutir su potencial de uso, su utilización práctica en la agricultura y su la factibilidad de empleo en términos de gasto energético y metabólico de la planta, dependiendo de su genoma (5).

En relación al empleo de los fosfitos, se ha incrementado su interés por su utilización, debido a su capacidad de moverse desde las hojas hacia las raíces, a través del floema, proporcionando control para algunas enfermedades radicales y potenciando el efecto de ciertos fungicidas, que aumentan su efectividad (1, 21).

Actualmente son varios los fosfitos registrados como fungicidas en el mundo para su control sobre patógenos Oomycetes (26, 28), principalmente para el control de *Pythium* y *Phytophthora*. Si bien, el efecto primario de los fosfitos sobre los patógenos no está bien determinado, su acción como fungicida se basa en su influencia en la fosforilación enzimática y en el metabolismo del fósforo en general, afectando la síntesis de diferentes compuestos que contienen fósforo, esenciales para el crecimiento de *Phytophthora*, como el Nicotinamida adenina dinucleótido (NAD), Adenosín trifosfato (ATP) y nucleótidos (14). Por esto, es considerado hasta el momento como el mejor promotor de fitoalexinas, tóxicas para los patógenos. Sin embargo, en Argentina, su empleo se encuentra más difundido en la forma de fertilizante, como fosfitos de calcio, sodio, potasio, amonio, cobre, zinc y manganeso, aunque existen productos comerciales registrados como inductores de resistencia propiamente dichos para su uso en cultivos de papa, cítricos, cerezo, durazno, uval, peral, tomate y coliflor. Su efecto inductor en estos cultivos, está dirigido al control de *Phytophthora* (4), en manzano a *Plasmopara* y en cucurbitáceas a *Peronospora*.

En los últimos años, en Argentina se realizaron algunos experimentos en cultivo de soja para el control de enfermedades de las denominadas enfermedades de fin de ciclo (7) y en cultivos de citrus para el control de *Alternaria alternata* pv. *citri* (27).

Las investigaciones con fosfitos en Argentina están avanzando muy lentamente en algunos cultivos, siendo más explorado en papa (4, 20). Por tanto, es preciso profundizar

estudios de investigación básica, sobre el efecto de los mismos en los diferentes patógenos, y en investigación aplicada, en temas relacionados con la toxicidad, compatibilidad de productos, dosis, momentos de aplicación, etc.

El inductor de resistencia con contenido de fósforo más difundido actualmente es el fosetil aluminio, comercializado como fungicida propiamente dicho y registrado para el control de los hongos *Plasmopara*, *Phytophthora*, *Bremia*, etc..El mismo se caracteriza por su completa acción sistémica, a diferencia de los fungicidas convencionales.

Agradecimiento

Lic. Marina Buschiazzo por su valiosa contribución.

Referencias bibliográficas

1. Acuña L.E y col. Control de alternaria en mandarinas. Citrusmisiones. Boletín Informativo del Departamento de Frutales. EEA INTA Montecarlo 2006; 31:1-10 (10 pantallas). Recuperable de <http://www.inta.gov.ar/montecarlo/INFO/documentos/fruticultura/Alternaria%20CM31.pdf>
2. Agrios GN. Plant Pathology. 5th ed. Oxford: Academic, Press, 2005, 948 p.
3. Amaral DR, Resende ML, Júnior PM, Borel JC, Mac Leod R, Pádua MA. 2008. Silicato de potássio na proteção do cafeeiro contra *Cercospora coffeicola*. Tropical Plant Pathology 33 (6): 425-431.
4. Andreu A.B y col. El uso de fosfitos y su contribución al control de Tizón tardío y *Fusarium* spp. Cuenca Rural 2008; (6 pantallas). Recuperable de <http://www.cuencarural.com/frutihorticultura/frutihorticultura/45199-el-uso-de-fosfitos-y-su-contribucion-al-control-detizon-tardio-y-fusarium-spp/>
5. Angarita AS. R. 2001. Moléculas activadoras de la inducción de resistencia, incorporadas en programas de agricultura sostenible. Revista Manejo Integrado de Plagas 6: 4-11.
6. Barbosa MAG, Laranjeira D, Coelho RSB. 2008. Custo fisiológico da resistência em algodoeiro sob diferentes níveis de nitrogênio. Revista Summa Phytopathologica 34 (4): 338-342.
7. Carmona M y col. Fertilizantes foliares para el manejo de las enfermedades de fin de ciclo de la soja en el sur de Santa Fe. Cátedra de Fitopatología, 2007; 1-4 (4 pantallas). Recuperable de <http://agro.faua.info/files/u1/mercosoja/carmona3.pdf>
8. Cavalcanti LS, Di Piero RM, Cia P, Pascholati SF, De Resende MLV, Romeiro R. Indução de resistência em plantas a patógenos e insetos. FEALQ. Piracicaba. 2005, 11-153.
9. Danner MA, Sasso SAZ, Medeiros JGS, Marchese JA, Mazaro SM. 2008. Indução de resistência à podridão-parda em pêssegos pelo uso de eliciadores em pós-colheita. Revista Pesquisa Agropecuária Brasileira 43 (7): 793-799.
10. Dianese AC, Blum LEB, Dutra JB, Lopes LF. 2009. Aplicação de fosfito de potássio, cálcio ou magnésio para a redução da podridão-do-pé do mamoeiro em casa de vegetação. Revista Ciência Rural 39 (8): 2309-2314.
11. Dilci B y col. Resistance inducing agent BION and plant nutrition method CULTAN as alternative agricultural practice for stabilized yield in central Europe in high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.). 2004; (4 pantallas). Recuperable de: http://www.cropscience.org.au/icsc2004/poster/2/4/2/829_dilcib.htm#TopOfPage
12. EDA. El Uso del Ácido Salicílico y Fosfonatos (Fosfitos) para Activar el Sistema de Resistencia de la Planta (SAR). Boletín Técnico de Producción 2001; 1-3 (3 pantallas). Recuperable de [http://www.mcahonduras.hn/documentos/PublicacionesEDA/Manuales%20de%20produccion/EDA Produccion Uso de Acido Salicilico Y Fosfitos 01 08.pdf](http://www.mcahonduras.hn/documentos/PublicacionesEDA/Manuales%20de%20produccion/EDA%20Produccion%20Uso%20de%20Acido%20Salicilico%20Y%20Fosfitos%2001%2008.pdf)

13. Galdeano DM, Guzzo SD, Patrício FRA, Harakava R. 2010. Proteção do cafeeiro contra cercosporiose por acibenzolar-S-metil e proteína harpina. *Revista Pesquisa Agropecuária Brasileira* 45 (7): 686-692.
14. Griffith JM, Coffey MD, Grant BR. 1993. Phosphonate inhibition as a function of phosphate concentration in isolates of *Phytophthora palmivora*. *Journal of General Microbiology* 139: 2109-2116.
15. González DR, Triana AC, Coca BM, Arrebato MAR, Pedroso ATR. 2009. Actividad antifúngica *in vitro* de la quitosana Sigma frente a hongos fitopatógenos causantes del manchado del grano en el cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.). *Revista Fitosanidad* 13 (2): 101-107.
16. Goodman RN, Kiraly Z, Wood KR. *The Biochemistry and Physiology of Plant Disease*. Columbia, University of Missouri Press, 1986. 433p.
17. Kessmann H, Staub T, Hofmann C, Maetzke T, Herzog, J. 1994. Induction of systemic acquired disease resistance in plants by chemicals. *Annual Review Phytopathological* 32: 439-59.
18. Kuć J. 2001. Concepts and direction of induced systemic resistance in plants its application. *European Journal of Plant Pathology* 107: 7-12.
19. Konstantinidou-Doltsinis S, Markellou E, Kasselaki AM, Fanouraki MN, Koumaki CM, Schmitt A, Liopa-Tsakalidis A, Malathrakis NE. 2006. Efficacy of Milsana, a formulated plant extract from *Reynoutria sachalinensis*, against powdery mildew of tomato (*Leveillula taurica*). *Revista BioControl* 51:375-392.
20. Lobato MC y col. Efecto de la aplicación de fosfitos sobre la resistencia a enfermedades del cultivo de papa. Estudio de los mecanismos bioquímicos involucrados. XXIII Congreso de la Asociación Latinoamericana de la Papa y VI Seminario Latinoamericano de Uso y Comercialización de la Papa: Memorias. 2008; 337-338 (2 pantallas). Recuperable de: <http://www.papaslatinas.org/alap.html>
21. McDonald AE; Grant BR; Plaxton WC. 2001. Phosphite (phosphorous acid): its relevance in the environment and agriculture and influence on plant phosphate starvation response. *Journal of Plant Nutrition* 24: 1505-1519.
22. Oostendorp M, Kunz W, Dietrich B, Staub T. 2001. Induced disease resistance in plants by chemicals. *European Journal of Plant Pathology* 107: 19-28.
23. Ordeñana KM. 2002. Mecanismos de defensa en las interacciones planta-patógeno. *Revista Manejo Integrado de Plagas. Costa Rica* 63: 22-32.
24. Pascholati SF, Leite B. 1994. Mecanismos bioquímicos de resistência às doenças. *Revisão Annual de Patologia de Plantas* 2:1-51.
25. Pascholati SF, Leite B, Stangarlin JR, Cia P. *Interação Planta – Patógeno: fisiologia, bioquímica e biologia molecular*. FEALQ, Piracicaba, 2008, 411-429.
26. Peruch LAM, Bruna ED. 2008. Relação entre doses de calda bordalesa e de fosfito potássico na intensidade do míldio e na produtividade da videira cv. 'Goethe'. *Revista Ciência Rural* 38 (9): 2413-2418.

27. Píccoli AB, Acuña LE, Agostini JP, Martínez GC.. Disminución de incidencia de mancha marrón (*Alternaria alternata* pv. *citri*) en híbridos de mandarina mediante la aplicación de inductores de resistencia sistémica (SIR). XX^o Reunión de Comunicaciones Científicas y Técnicas y Reunión de Extensión, 2009; (1 pantalla). Recuperable de: http://agr.unne.edu.ar/Extension/Res2009/SanVegetal/SanVegetal_21.pdf
28. Ribeiro LG, Sanhueza RMV, Bonetti JI, Petri JL, Furihata M, Liz MC, Derossi M, Bueno M, Souza A, Munaretto S, Matiola E, Duarte J, Gobara GT, Monteiro LB, Mio LLM, Dunin P. Comissão Técnica da Produção Integrada de Maçãs. Instrução Técnica CTPIM N^o 016-2005/2006, 2005; 1-7 (7 pantallas). Recuperable de http://www.cnpuv.embrapa.br/tecnologias/pim/instrucao_ctpim_2005-2006_016.pdf
29. Riveros AS, Rosales FE, Pocasangre LE.. Manejo alternativo de *Mycosphaerella fijiensis* a través de la inducción de resistencia y uso de bioproductos. XVI Reunión Internacional Acorbat 2004; 47-52 (6 pantallas). Recuperable de: http://musalit.inibap.org/pdf/IN050666_es.pdf
30. Schreiber K, Desveaux D. 2008. Message in a Bottle: Chemical Biology of induced Resistance in Plants. *Plant Pathology Journal* 24 (3): 245-268.
31. Sônego OR, Garrido L, Czermainski ABC.. Avaliação de Fosfitos no Controle do Míldio da Videira. *Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, Embrapa*, 2003; 1-18 (18 pantallas). Recuperable de: <http://www.cnpuv.embrapa.br/publica/boletim/bop011.pdf>
32. Tavares GM, Laranjeira D, Luz EDMN, Silva TR, Pirovani CP, Resende MLV, Júnior PMR. 2009. Indução de resistência do mamoeiro à podridão radicular por inductores bióticos e abióticos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília* 44 (11): 1416-1423.
33. Tuzun S. Terminology Related to Induced Systemic Resistance: Incorrect Use of Synonyms may Lead to a Scientific Dilemma by Misleading Interpretation of Results. *Multigenic and Induced Systemic Resistance in Plants*. Springer. USA, 2006; 1-8 (8 pantallas). Recuperable de: <http://www.springerlink.com/content/n0t00l811130k6p6/fulltext.pdf>
34. Vallad GE, Goodman RM. 2004. Systemic Acquired Resistance and Induced Systemic Resistance in Conventional Agriculture. *Crops Science* 44:1920–1934.
35. Vivanco JM, Cosio E, Loyola-Vargas VM, Flores HE. 2005. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Revista Investigación y Ciencia* 341 (2): 68-75.
36. Zingariello MN. Informe Técnico. Fosfitos. Nutricionales con acción fúngica. 2009; (5 pantallas). Recuperable de <http://www.afitalcuyo.com.ar/porta/nutricionales-con-accionfungica/#COMPORTAMIENTODELOSFOSFITOS>