



RELACIÓN DE LA INMUNOLOGÍA VEGETAL Y LA PRODUCCIÓN DE ALIMENTOS

RELATIONSHIP BETWEEN PLANT IMMUNOLOGY AND FOOD PRODUCTION

I. Torres Pacheco, R.G. Guevara González, C.A. Ingeniería de Biosistemas, División de Estudios de Posgrado, Facultad de Ingeniería, Universidad Autónoma de Querétaro, Cerro de las Campanas S/N, C.P. 76010 Querétaro, Qro., México.*

L. Mejía Teniente, A.M. Chapa Oliver. Doctorantes en Ingeniería. Facultad de Ingeniería. Universidad Autónoma de Querétaro.

*Autor para correspondencia:
* ramon.guevara@uaq.mx.*

Fecha de recepción: 17/04/2012
Fecha de aceptación: 31/05/2012

Resumen

La Inmunología, o el estudio del sistema de defensa en algún ser vivo, ha sido tradicionalmente entendida para el caso de los vertebrados. Los invertebrados y las plantas, e incluso organismos procarióticos cuentan con un “sistema de protección” o inmune contra sustancias extrañas. El caso del sistema inmune de las plantas se ha ido dilucidando de manera importante en los últimos 20 años, sugiriendo hoy en día, que su entendimiento y “manejo” durante el crecimiento y desarrollo de las plantas puede ser valioso con fines de protección

vegetal minimizando el empleo de agroquímicos convencionales que son tóxicos para el ambiente. Como productos de defensa importantes dentro del sistema inmune vegetal se encuentran una amplia gama de metabolitos primarios y secundarios, que presentan diversas actividades biológicas (bioactivos) de importancia antropocéntrica. El sistema inmune vegetal se puede inducir mediante la exposición controlada de Factores Inductores de Metabolitos (FIMs), que proporcionan o generan Patrones Moleculares Asociados a Estrés de Plantas (PMAEPs) que son reconocidos como “extraños” por la célula vegetal y encienden el arsenal de defensa de la planta, incluyendo los metabolitos bioactivos mencionados. En base a este contexto, se considera que una nueva forma de agricultura para el futuro, deberá incluir estrategias para el manejo de FIMs, de tal manera que los alimentos de origen vegetal contengan compuestos bioactivos de interés de manera controlada, y siendo además producidos de forma amigable con el ambiente.

Palabras clave: Inmunología vegetal, Factores Inductores de Metabolitos, Alimentos funcionales, Elicidores, Defensa innata.

Abstract

Immunology, or the study of the defense system in a living being, has been understood for the case of vertebrates

minimizing the use of agrochemicals and even prokaryotic organisms have a “protection system” or immune against foreign substances. The case of the immune system of plants has been elucidated during the past 20 years, suggesting today that his understanding and “management” during growth and development of plants can be valuable for the purpose of minimizing during plant protection the use of conventional chemicals that are toxic to the environment. As important defense products within the immune system are vegetable a wide range of primary and secondary metabolites, which have various biological activities (bioactive). The plant immune system can be induced by the controlled application of Metabolites Inducing Factors (MIFs), which provide or generate Plant Stress-Associated Molecular Patterns (PSAMPs) that are recognized as ‘foreign’ by the plant cell and turn on the defense arsenal of the plant, including bioactive metabolites mentioned. Based on this context, it is considered that a new form of agriculture for the future should include strategies that include handling MIFs for plant foods containing bioactive compounds of interest in a controlled manner, and being well produced in an environmentally friendly.

Keywords: Plant Immunology, Metabolites Inducing Factors, Functional foods, Elicitors, Innate Defense.

Introducción

Las plantas, como cualquier ser vivo, se encuentran en constante desafío en su hábitat que les ocasiona una inducción diferenciada de su sistema natural de defensa. La Inmunología, en un sentido estricto, es la rama de la Biología y de las Ciencias Biomédicas que se ocupa del estudio del sistema inmunitario, que en los vertebrados tiene como función reconocer elementos extraños o ajenos dando una respuesta de defensa (Ausubel, 2005). Existe un sistema inmune innato y otro adquirido o adaptativo, teniendo diferencias importantes en cuanto a la especificidad y memoria de la respuesta ante un agente extraño (Ronald y Beutler, 2010). Tradicionalmente el concepto de Inmunología se ha aplicado a vertebrados, pero hay evidencia de los últimos 20 años de que en las plantas existe un sistema análogo que recuerda funciones específicas identificadas en la Inmunología de vertebrados (Ronald y Beutler, 2010; Spoel y Dong, 2012). Este “Sistema Inmune Vegetal (SIV)” responde a cambios o perturbaciones en la estructura celular ocasionados por microorganismos (patógenos, simbióticos o de vida libre), la aplicación de sustancias químicas exógenas de diverso origen (elicitors), fertilización, o bien, a estrés de tipo abiótico (sequía, salinidad, temperatura extrema) (Bent y Mackey 2007; Beck y col. 2007; Mejía-Teniente y col. 2010; Tierranegra-García y col. 2011; Spoel y Dong, 2012). Los factores mencionados que generan esos cambios en la estructura de células vegetales se propone se denominen como “Factores Inductores de Metabolitos (FIMs)”. Lo anterior debido a que estos factores al ser reconocidos por las plantas, desencadenan rutas de señalización molecular que cambian los patrones de expresión de genes (transcriptoma), que se reflejan en cambios de expresión de proteínas (proteoma), y que finalmente generan un perfil de diversos metabolitos primarios y secundarios (metaboloma), para dar respuesta al factor estimulante inicial. Estos metabolitos, además de ser parte del arsenal bioquímico de la planta, presentan

actividades biológicas de interés antropocéntrico tales como: antimicrobianas, anticancerígenas, antimutagénicas, antioxidantes, antidiabéticas, entre otras (Feregrino-Pérez y col. 2008; Marín-Martínez y col. 2009; Veloz-García y col. 2010; Tierranegra-García y col. 2011; Feregrino-Pérez y col. 2011). Así, en base a lo anterior, se considera la posibilidad de que el conocimiento del funcionamiento del SIV, para su posible manipulación, deberá contribuir a producir alimentos de origen vegetal con un contenido controlado de metabolitos bioactivos de interés para el hombre.

Comparativo del sistema inmune de vertebrados y plantas

Los vertebrados han desarrollado un sofisticado sistema inmune que consiste en el reconocimiento de una enorme cantidad de antígenos (sustancias extrañas), cuyos receptores celulares son expresados clonalmente en células inmuno-especializadas (linfocitos B y T) que circulan por el sistema circulatorio (Ausubel 2005). Estas células proporcionan a los vertebrados una extraordinaria capacidad de respuesta inmune y memoria de la misma, minimizando auto-reacciones (Maekawa y col. 2011). Por otro lado, las plantas carecen de células inmunológicas con movilidad; en lugar de ello, cada célula se piensa que es capaz de desencadenar una respuesta inmune efectiva, incluso con memoria inmunológica (Spoel y Dong 2012). Recientes estudios sugieren que el sistema inmune de las plantas es “multicapas”, y comprende sistemas de auto-vigilancia, señalización sistémica y cambios cromosomales, que juntos establecen una inmunidad efectiva (Spoel y Dong, 2012).

Tanto el sistema inmune de los vertebrados como el de las plantas, tienen una primera línea de defensa que se basa en reconocer patrones moleculares asociados a microorganismos (PMAM, o MAMPs por sus siglas en inglés). Estos patrones moleculares son reconocidos por receptores específicos (PRRs), que tienen estructuras moleculares similares en animales y plantas que

al parecer son producto de convergencia evolutiva (Jones y Dangl 2006; Spoel y Dong 2012). Por ejemplo, los receptores análogos transmembranales de flagelina (FLS2) en *Arabidopsis thaliana* y el receptor similar a Toll 5 (TLR5) en humanos, que comparten una región rica en leucina (LRR), reconocen al mismo MAMP (flagelina), pero se unen en diferentes epitopes (Smith y col. 2003). Además, hoy en día se conoce que FL2 se puede unir a otro tipo de MAMPs, lo que no se ha identificado con TLR5 (Danna y col. 2011). A este tipo de inmunidad “innata” se le conoce en plantas como “inmunidad activada por patrones moleculares (pattern-triggered immunity o PTI, por sus siglas en inglés) (Bent y Mackey, 2007; Spoel y Dong, 2012). En términos generales el reconocimiento de algún MAMP por un PRR, genera respuestas en la planta tales como: flujo de iones específicos, estrés oxidativo, activación de rutas de transducción de señales vía MAP kinasas, cambios en expresión de genes, proteínas y metabolitos, algunos de los cuales presentan actividad antimicrobiana (Ejemplo: proteínas relacionadas con patogénesis o PR's; fitoalexinas, péptidos antimicrobianos, entre otros) (Ganz 2003; Nümberger y col. 2004; Spoel y Dong, 2012). En el caso de la llamada “respuesta sistémica adquirida (ISR)”, se ha demostrado que el empleo de microorganismos benéficos tales como hongos micorrízicos y bacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPRs por sus siglas en inglés), es importante en la inducción de PTI con efectos favorables sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas (Bent y Mackey 2007). De manera natural, la respuesta PTI es la diferencia entre la “salud y la enfermedad” en las plantas, y aunque es de suma importancia, no es única ni suficiente para generar resistencia “total” (que en Fitopatología se conoce como “inmunidad”) hacia algún estrés biótico en las plantas (Spoel y Dong, 2012).

Una segunda línea de defensa en plantas se da por la interacción con moléculas conocidas como “efectores” (Bent y Mackey 2007; Spoel y Dong 2012), que son proteínas producidas por patóge-

nos y que se encargan de suprimir la respuesta inmune (Figura 1). Por su parte, las plantas han evolucionado proteínas de resistencia conocidas como Proteínas R (Resistencia), que reconocen a estos efectores y activan una respuesta inmune de mayor especificidad para su reconocimiento (respuesta inmune activada por efectores), (Spoel y Dong, 2012). La respuesta típica que se observa al activarse este tipo de inmunidad es la denominada “respuesta hipersensible”, provocada por un fenómeno de muerte celular programada (apoptosis) que acompaña a la misma, y que puede ser posteriormente señalado de manera sistémica en la planta, en la llamada “respuesta sistémica adquirida (SAR)” (Spoel y Dong, 2012).

Así, en base a lo anterior, es posible señalar que las plantas y los vertebrados cuentan con sistemas inmunes innatos y adquiridos o especializados, pero que claramente se diferencian en que las plantas, debido a la inmovilidad de sus células, son cada capaces de “ensamblar” todos los sistemas inmunes asociados a patrones moleculares (innato) o a efectores (especializado) por cada célula, y no de manera compartimentalizada como lo hacen los vertebrados.

Patrones Moleculares Asociados a Estrés en Plantas (PMAEPs)

Diferentes tipos de estrés ambiental (biótico o abiótico) en plantas pueden resultar en respuestas similares a niveles celular y molecular (Beck y col. 2007). Lo anterior es debido al hecho de que el impacto de estos estreses activa rutas de señalización y producción de metabolitos similares (Xu y col. 2008). Al igual que en vertebrados, la respuesta innata de las plantas, responde a patrones moleculares asociados a microorganismos (Bent y Mackey, 2007; Spoel y Dong, 2012). Pero existe la interrogante de: ¿Cómo se detectan aquellos tipos de estrés abiótico que también encienden esta inmunidad innata de las plantas?, y que obviamente no presentan algún patrón molecular externo que sea detectado para iniciar una señalización de defensa. Existen datos que indi-

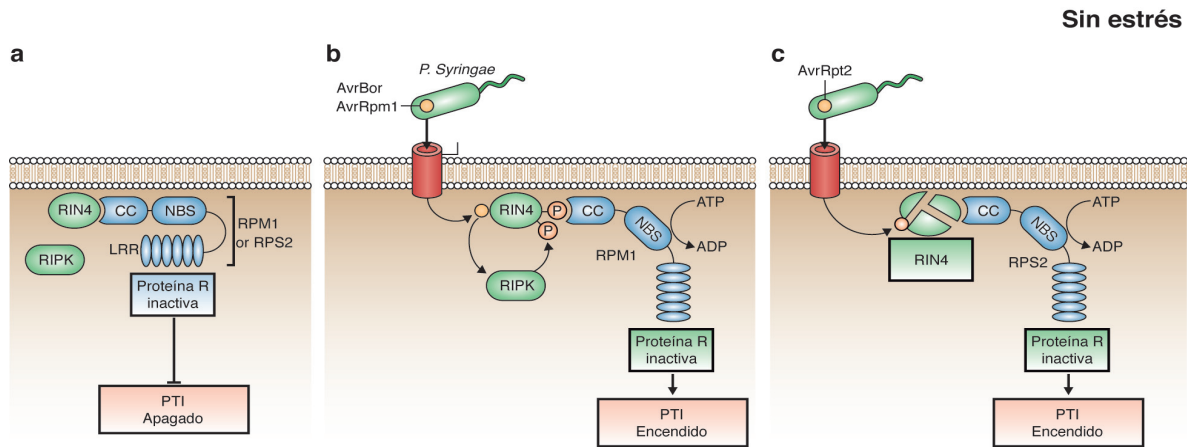


Figura 1. Modelo del guardián para el funcionamiento de la respuesta de defensa mediada por efectores en plantas. Panel a, célula vegetal en estado “sin estrés” (ausencia de patógeno); la proteína R (RPM1 o RPS2) esta inactiva y detecta una proteína de mantenimiento importante para la célula vegetal (RIN4); por tanto el sistema de defensa inducida por efectores esta inactivo. Paneles b y c, la presencia de algún estrés por presencia de un patógeno que presente proteínas de avirulencia (efectores AvrB, Avrpm1 o Avrpt2) modifica la estructura de la proteína de mantenimiento RIN4 mediante fosforilación (mediada por RIPK que fosforila a RIN4, panel b), o ruptura (panel c); lo anterior ocasiona el encendido del sistema de defensa mediado por efectores (adaptado de Spoel y Dong 2012).

can que para estreses abióticos como el de frío y sequía, se presentan cambios en la conformación tridimensional de varias moléculas (sensores) encontradas en membranas celulares (proteínas del tipo histidina cinasa, canales de calcio, entre otros), que ocasionan nuevas “conformaciones” o “deformaciones” de la estructura celular, y que estos cambios son detectados y señalizados por la célula vegetal (Beck y col. 2007). Dentro de estos cambios se pueden mencionar diferencias en hidrofobicidad, en presión osmótica, flujo de iones y fluidez de membranas que se reflejan en rearreglos moleculares ocasionados por sequía, frío o salinidad y que ocasionan la expresión de genes como los de proteínas LEA (Late Embryogenesis Abundant), entre otros (Beck y col. 2007; Cortez-Baheza y col. 2008).

Así, de manera global, las plantas parecen detectar tanto patrones moleculares asociados a microorganismos, como perturbaciones moleculares en estructuras celulares; ambas señales son posteriormente introducidas al núcleo y amplificadas por la célula vegetal para dar una respuesta a algún tipo de estrés biótico o abiótico mediante su respuesta inmune innata o especializada (Spoel y Dong, 2012). De lo anterior, se propone en

este documento un nuevo término denominado Patrones Moleculares Asociados a Estrés en Plantas (PMAEPs), que se considera son una representación global de los cambios a nivel molecular que la célula vegetal reconoce como “extraños” y que sirven para encender y modular su respuesta inmune. Un concepto similar se ha propuesto recientemente para el caso de inmunidad innata en vertebrados, solo que se enfoca en moléculas de tipo protéico expresadas ante situaciones de estrés biótico o abiótico que se relacionan con estados de oxidación celular (Ribartelli y Sitia, 2009). Reconociendo este término, se pueden explicar los efectos que se han descrito en la literatura sobre la aplicación de los llamados FIMs, que se han mencionado anteriormente en este documento. Por ejemplo: el llamado efecto de “priming” ocasionado por la presencia de microorganismos patógenos o no (incluidos las micorrizas y las PGPRs) (Bent y Mackey, 2007), la aplicación de diversos tipos de moléculas “elicitoras” como el ácido salicílico y el ácido jasmónico, entre otros (Mejía-Teniente y col. 2010; Tierranegra-García y col. 2011); o bien la aplicación de frío, sequía, exceso de sales (Cortez-Baheza y col. 2008), así como el incremento o disminución de ciertos nutrientes para la planta (resistencia inducida por

nutrición, Nwugo y Huerta, 2008), pueden ser explicados como tipos de estrés que ocasionan perturbaciones moleculares que son reconocidos por la célula vegetal generando una respuesta innata o especializada de defensa (Figura 2)

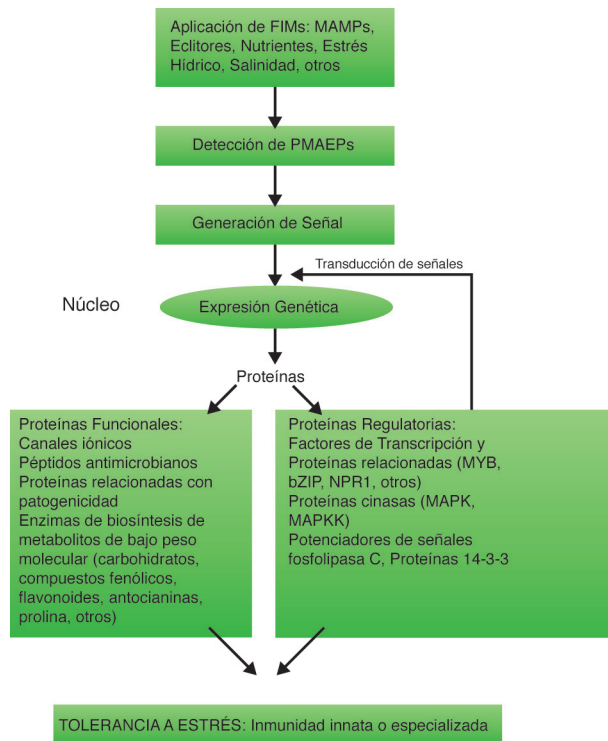


Figura 2. Ruta crítica del proceso de inducción de tolerancia a estrés mediante la aplicación de FIMs en plantas

¿Cómo controlar la aplicación de FIMs para producir alimentos bioactivos?

En base a lo antes expuesto, podemos mencionar que los FIMs, en realidad funcionan como fuentes de PMAECs para las plantas, y su aplicación ha demostrado en diversos estudios que se puede emplear para generar tolerancia en las plantas hacia algún tipo de estrés sea biótico o abiótico.

Existen numerosos ejemplos en la literatura al respecto, y para fines didácticos mencionaremos algunos para cada tipo de FIM. Para el caso de patrones asociados a microorganismos, se ha documentado un caso en donde infecciones virales

tenuen en plantas de diferentes especies, inducen respuesta innata que resulta en una mejora de la tolerancia a sequía en las mismas, indicando una señalización cruzada entre el reconocimiento de los MAMPs de estos virus y tolerancia a estrés abiótico (Xu y col. 2008). Asimismo, hongos micorrízicos versículo-arbusculares han mostrado ser inductores de resistencia/tolerancia en plantas a patógenos de suelo, insectos masticadores de raíz y nemátodos (Pozo y Azcón-Aguilar, 2007). El empleo de moléculas elicitoras como el ácido salicílico y el metil jasmonato, han sido exitosamente empleadas contra el ataque por cochinillas en lechuga (*Lactuca sativa L.*), con incrementos en la expresión de genes defensa, así como de niveles de fenoles y flavonoides (Tierranegra-García y col. 2011). Aplicaciones de Silicio 0.2 mM en soluciones nutritivas de cultivos de arroz, alivian efectos por toxicidad con Cadmio en esta especie (Nwugo y Huerta, 2008). Aplicaciones foliares de extractos de hojas de rosales crecidos en estrés hídrico (sequía) sobre plantas de rosal crecidas en condiciones adecuadas de humedad, proporcionan resistencia a infecciones por el hongo *Diplocarpon rosae* (Gachomo y Kotchomi, 2008). Asimismo, es común que genes y metabolitos que son inducidos y provocan resistencia a estrés por sequía, también lo hacen a estrés por salinidad (excepto en casos de toxicidad por alguna sal mineral), lo anterior sugiere, que las plantas se pueden proteger al mismo tiempo contra estos tipos de estrés (Jakab y col. 2005). Plantas de trigo sometidas a estrés hídrico “suave” o recuperable sin llegar al punto de marchites permanente, pueden tolerar mejor un posterior estrés osmótico (sequía, frío, salinidad) (Demirevska y col. 2008).

Un común denominador en las respuestas de resistencia/tolerancia en plantas ante las aplicaciones de algún FIM es el cambio en el transcritoma, proteoma y metaboloma de la planta, que se relaciona con la defensa de la misma (Barrera-Pacheco y col. 2008; Xu y col. 2008; Tierranegra-García y col. 2011). Varios FIMs como el elicitor ABAB (ácido beta amino butírico) han mostrado

especificidad de acción en cuanto a las rutas de señalización que inducen, y por consiguiente el tipo de metabolitos producidos y su actividad biológica de interés (Jakab y col. 2005). MAMPs provenientes de virus, inducen dependiendo de la planta y del virus, diferentes genes, proteínas y metabolitos de actividad biológica de interés antropocéntrico como el α -tocoferol y las antocianinas (Xu y col. 2008). El ácido salicílico y el metil jasmonato, incrementan la producción de fenoles y flavonoides de manera diferente en lechuga (Tierranegra-García y col. 2011). Extractos foliares de rosas estresadas por sequía, producen metabolitos y proteínas con actividad antifúngica de interés comercial (Gachomo y Kotchomi, 2008). Herramientas biotecnológicas (bioinformático) de vanguardia están siendo de suma utilidad en la identificación y predicción de nuevas moléculas con actividad FIM (elicitores) en fitopatógenos (Mcann y col. 2012). Así, se vislumbra que la correcta combinación entre dosis y oportunidad de aplicación de un FIM sobre una especie vegetal, deberá proporcionar y generar PMAEPs que induzcan metabolitos de interés antropocéntrico de manera controlada y racional para alguna aplicación en particular dependiendo de la bioactividad de estos metabolitos.

Perspectivas

En base al conocimiento que se esta incrementando sobre el funcionamiento del SIV, se empiezan a generar datos que se espera en un futuro contribuyan no solo a una disminución en el uso de agroquímicos tradicionales en la agricultura altamente contaminantes para el ambiente, sino también en la producción “controlada” de metabolitos con actividad biológica de interés para industrias como la de los alimentos, farmacéutica, biotecnológica, agroquímicos, entre otras. Es factible esperar que se llegue a relaciones precisas de dosis y oportunidades de aplicación de FIMs para incrementar específicamente metabolitos de interés. Finalmente, la agricultura del futuro deberá utilizar el conocimiento del control me-

dante FIMs del SIV para generar compuestos bioactivos de interés, así como la tecnología de ambientes protegidos (construcción de estructuras y automatización del control del clima en las mismas) para que éstos sirvan como “Biofábricas” para producir alimentos con mejores características bioactivas y amigables con el ambiente.

Referencias bibliográficas.

- Ausubel F M. 2005. Are innate immune signaling pathways in plants and animals conserved?. *Nature immunology*, 6:973-979.
- Barrera-Pacheco A; Joaquin-Ramos A de J; Torres-Pacheco I; González-Chavira M M; Pérez-Pérez M C; Guevara-Olvera L; Guevara-González R G. 2008. Analysis of transcriptional expression induced in *Capsicum chinense* BG-3821 under conditions of biotic and abiotic stress. *Agrociencia*, 42: 95-106.
- Bent A F, Mackey D. 2007. Elicitors, effectors, and R genes: the new paradigm and a lifetime supply of questions. *Annu. Rev. Phytopathology*, 45: 399-436.
- Beck E; Fettig S; Knake C; Hartig K; Bhattarai T. 2007. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *Journal of Biosciences*, 32: 501-510.
- Cortez-Baheza E; Cruz-Fernandez F; Hernandez-Alvarez M I; Peraza-Luna F; Aguado-Santacruz G A; Serratos-Arévalo J C; Posos-Ponce P; González-Chavira M M; Torres-Pacheco I; Guevara-Olvera L; Guevara-González R G. 2008. A new LEA gene is induced during osmopriming of *Capsicum annuum* L. Seeds. *International Journal of Botany*, 4: 77-84.
- Danna C H; Millet Y A; Koller T; Han S-W; Bent A F; Ronald P C; Ausubel F M. 2011. The Aeabidopsis flagellin receptor FLS2 mediates the perception of *Xanthomonas* Ax21 secreted peptides. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 108: 9286-9291.
- Demirevska K; Simova-Stoilova L; Vassileva V; Vaseva I; Grigorova B; Feller U. 2008. Drought-induced leaf protein alterations in sensitive and tolerant wheat varieties. *Genetics Applied Plant Physiology*, 34: 79-102.
- Feregrino-Pérez A A; Berumen L C; García-Alcocer G; Guevara-González R G; Ramos-Gómez M; Reynoso-Camacho R; Acosta-Gallegos J A; Loarca-Piña G. 2008. Composition and chemopreventive effect of polysaccharides from common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) on azoxymethane-induced colon cancer. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56: 8737-8744.
- Feregrino-Pérez A A; Torres-Pacheco I; Vargas-Hernandez M; Munguía-Fragozo P V; Loarca-Piña G F; Mendoza-Díaz S O; Ocampo-Velázquez R V; Rico-García E; Guevara-González R G. 2011. Antioxidant and antimutagenic activities of *Acacia pennatula* pods. *Journal of Scientific and Industrial Research*, 70: 859-864.

- Gachomo E W & Kotchoni S O. 2008. Extract from drought-stress leaves enhances disease resistance through induction of pathogenesis related proteins and accumulation of reactive molecules. *Biotechnology*, 7: 273-279.
- Ganz T. 2003. Defensins: antimicrobial peptides of innate immunity. *Nature Reviews Immunology*, 3: 710-720.
- Jakab G; Ton J; Flors V; Zimmerli L; Métraux J-P; Mauch-Mani B. 2005. Enhancing Arabidopsis salt and drought stress tolerance by chemical priming for its abscisic acid responses. *Plant Physiology*, 139: 267-274.
- Jones J D G y Dangl J L. 2006. The plant immune system. *Nature*, 444: 323-329.
- Maekawa T; Cheng W; Spiridon L N; Töller A; Lukasik E; Saijo Y; Liu P; Shen Q-H; Micluta M A; Somssich I E; Takken F LW; Petrescu A-J; Chai J; Schulze-Lefert P. 2011. Coiled-coil domain-dependent homodimerization of intracellular barley immune receptors defines a minimal functional module for triggering cell death. *Cell Host & Microbe*, 9: 187-199.
- Marín-Martínez R; Veloz-García R; Veloz-Rodríguez R; Guzman-Maldonado S H; Loarca-Piña G; Cardador-Martínez A; Guevara-Olvera L; Miranda-López R; Torres-Pacheco I; Pérez-Pérez C; Herrera-Hernández G; Villaseñor-Ortega F; Gonzalez-Chavira M M; Guevara-Gonzalez R G. 2009. Antimutagenic and antioxidant activities of quebracho phenolics (*Schinopsis balansae*) recovered from tannery wastewaters. *Bioresource Technology*, 100: 434-439.
- McCann H C; Nahal H; Thakur S; Guttman, D. 2012. Identification of innate immunity elicitors using molecular signatures of natural selection. *Proceedings of the National academy of sciences, USA*. Doi: 10.1073/pnas.1113893109.
- Mejía-Teniente L; Torres-Pacheco I; González-Chavira M M; Ocampo-Velázquez R V; Herrera-Ruiz G; Chapa-Oliver A M; Guevara-Gonzalez R G. 2010. Use of elicitors as an approach for sustainable agriculture. *African Journal of Biotechnology*, 9: 9155-9162.
- Nümberger T; Brunner F; Kemmerling B; Piater L. 2004. Innate immunity in plants and animals: striking similarities and obvious differences. *Immunology Reviews*, 198: 249-266.
- Nwugo C Ch y Huerta A J. 2008. Effects of Silicon nutrition on cadmium uptake, growth and photosynthesis of rice plants exposed to low-level cadmium. *Plant and Soil*, 311: 73-86.
- Pozo M J y Azcón-Aguilar C. 2007. Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Current Opinion in Plant Biology*, 10: 393-398.
- Ronald P C y Beutler B. 2010. Plant and animal sensors of conserved microbial signatures. *Science*, 19: 1061-1064.
- Shirasu K. 2009. The HSP90-SGT1 chaperone complex for NLR immune sensors. *Annual Review of Plant Biology*, 60: 139-164.
- Spoel S H y Dong X. 2012. How do plants achieve immunity? Defence without specialized immune cells. *Nature Reviews Immunology*, 12: 89-100.
- Takken F L; Albretch M; Tameling W I. 2006. Resistance proteins: Molecular switches of plant defence. *Current Opinion in Plant Biology*, 9: 383-390.
- Tierranegra-García N; Salinas-Soto P; Torres-Pacheco I; Ocampo-Velázquez R V; Rico-García E; Mendoza-Díaz S O; Feregrino-Perez A A; Mercado-Luna A; Vargas-Hernandez M; Soto-Zarazua G M; Guevara-Gonzalez R G. 2011. Effect of foliar salicylic acid and methyl jasmonate applications on protection against pill-bugs in lettuce plants (*Lactuca sativa*). *Phytoparasitica*, 39: 137-144.
- Veloz-García R; Marín-Martínez R; Veloz-Rodríguez R; Rodríguez-Guerra R; Torres-Pacheco I; Gonzalez-Chavira M M; Anaya-Lopez J L; Guevara-Olvera L; Feregrino-Perez A A; Loarca-Piña G; Guevara-Gonzalez R G. 2010. Antimicrobial activities of cascalote (*Caesalpinia cacalaco*) phenolics-containing extract against fungus *Colletotrichum lindemuthianum*. *Industrial crops and products*, 31: 134-138.
- Xu P; Chen F; Mannas J P; Feldman T; Sumner L W; Roosinck M J. 2008. Virus infection improves drought tolerance. *New Phytologist*, 180: 911-921.