

EL ADN EXTRACELULAR: UN ELICITOR NOVEDOSO EN LA AGRICULTURA

EXTRACELLULAR DNA: A NOVEL
ELICITOR IN AGRICULTURE

Noelia Isabel Ferrusquía Jiménez¹⁺
Enrique Rico García¹
Ramón Gerardo Guevara González^{1*}

¹ Universidad Autónoma de Querétaro

⁺ nolsnola.nf@gmail.com

^{*} ramon.guevara@uaq.mx



Abstract

Plants are sessile organisms (fixed in their place of growth and unable to move) and due to their nature, they resort to the recognition of molecules called elicitors, defense mechanisms against threatening situations. These structural compounds are part of various groups of biogenic molecules including proteins, polysaccharides and lipopolysaccharides, among others; it is not fortuitous that they are capable of modifying physiological, metabolic and genetic responses in pursuit of an appropriate response to untimely events that cause cellular imbalance such as physical damage and infections. From this perspective, extracellular DNA (eDNA) has gained relevance in recent years as it has been recognized as a plant elicitor that provokes the activation of the immune system, depending on the dose and source. For these rea-

Resumen

Las plantas son organismos sésiles (fijos en su lugar de crecimiento e incapaces de trasladarse) y debido a su naturaleza recurren al reconocimiento de moléculas denominadas elicitores, mecanismos de defensa ante situaciones de amenaza. Estos compuestos estructurales forman parte de diversos grupos de moléculas biogénicas que incluyen proteínas, polisacáridos y lipopolisacáridos, entre otros; no es fortuito su capacidad de modificar respuestas fisiológicas, metabólicas y genéticas en pos de una respuesta apropiada frente a los eventos intempestivos que provocan desequilibrio celular como daños físicos e infecciones. Desde esta perspectiva, el ADN extracelular (eADN) ha cobrado relevancia en los últimos años al ser reconocido como un elicitador vegetal que provoca la activación del sistema inmune, dependiendo de la dosis y fuente de obtención. Por estas razones, la presente investigación incluye un panorama general de los diferentes tipos de elicitores empleados en la industria agrícola, haciendo énfasis en disertaciones que introducen al eADN como elicitador de plantas. Además, se añadió un criterio del aprovechamiento de esta muestra como posible elicitador de microorganismos benéficos, de modo que se augura generar nuevas áreas de investigación que contribuirán al desarrollo de la técnica.

Palabras clave: biopesticidas, eADN, elicitores, microorganismo benéfico, vacunas vegetales.



sons, the present research includes an overview of the different types of elicitors used in the agricultural industry, with emphasis on dissertations that include eDNA as a plant elicitor. In addition, a criterion of the use of this sample as a possible elicitor of beneficial microorganisms was added, so that it is expected to generate new areas of research that will contribute to the development of the technique.

Keywords: biopesticides, eDNA, elicitors, beneficial microorganism, plant vaccines.

Introducción

Las plantas, a lo largo del tiempo y con el crujir de la historia evolutiva, han apelado al reconocimiento de patrones moleculares provenientes de microorganismos, debido a su condición sésil para defenderse del ataque de patógenos u otras situaciones de estrés [1]. Dichos patrones, también conocidos como elicitores o estresores biológicos, son de naturaleza biogénica (proteínas, carbohidratos, lípidos, entre otros) y capaces de desencadenar una respuesta fisiológica o morfológica que agilice su inmunidad vegetal [2]. A su vez, existen varios tipos de estresores categorizados en dos campos: el físico (temperatura, electromagnetismo) y el químico (nanopartículas, pesticidas, sales y elementos esenciales). En las plantas pueden provocar respuestas favorables al aplicarse oportunamente, en dosis adecuadas y durante la etapa fenológica; las cuales omitiremos en la presente revisión, aunque puede consultarse en [3] y [4] información al respecto, sin embargo en este artículo el término elicitor refiere a moléculas biológicas.

La elicitación de plantas es una estrategia abrazada por la industria agrícola y farmacéutica, ya que ha impulsado avances vertiginosos en los últimos años [5], [6]. Por un lado, el uso de elicitores, en el área agrícola, se ha desempeñado en la creación de novedosas tácticas para generar respuestas de tolerancia a diversos factores de estrés, como sequía, salinidad y protección frente a patógenos, por mencionar unos cuantos [2], [6], [7]. Por otro lado, en el área farmacéutica se han estudiado para favorecer la acumulación de compuestos bioactivos útiles en la medicina o la industria de los aromas [1]. Además, el proceso de elicitación no se limita a especies vegetales sino que se ha propuesto para la acumulación de compuestos de interés en microorganismos. Dadas



estas ventajas, la elicitación se sitúa como un proceso general que permite a los organismos lidiar efectivamente ante las situaciones de estrés [8].

El ADN extracelular (eADN) es ácido desoxirribonucleico que, a través de procesos de lisis o daño celular, se libera al medio extracelular [9], [10]. Este tipo de estructura es reconocido como elicitador, ya que en las plantas desencadena respuestas ligadas a la activación de defensa [11], [12]. Se ha estudiado su aplicación en hongos y oomicetos, asimismo se localizó la activación de enzimas antioxidantes y MAPKs (proteínas cinasas activadas por mitógeno) relacionadas al estrés celular [13]. El eADN se ha vuelto un tema de interés debido a que sus resultados dependen de la fuente de obtención y la concentración al momento de aplicarlo, por ejemplo, se han observado respuestas negativas, como supresión de crecimiento y desarrollo celular al administrarlo en altas aglomeraciones [14]; en contraste, dosis bajas expresan la activación de defensa celular, ligadas a la supervivencia [11]. Ambas vías fueron propuestas como estrategias para la creación de herbicidas y vacunas para plantas, respectivamente, ya que cuentan con un amplio potencial en diversas áreas [10], [15], [16].

Se reconoce que ciertos elicitores vegetales han ganado reconocimiento en la industria agrícola debido a su aplicación para prevenir enfermedades vegetales; sin embargo, perdura un latente oscurantismo de los diferentes elicitores, así como de su empleo y aplicación agrícola. Por tanto, el objetivo de este trabajo es brindar una visión de los diferentes elicitores encontrados en la industria agrícola, del mismo modo que el innovador uso del ADN extracelular como elicitador vegetal. Igualmente, se incluye una perspectiva sobre su manejo como elicitador de microorganismos benéficos aplicados en la agricultura.

Elicitores agrícolas

Como se ha mencionado, la elicitación posee múltiples aplicaciones en el área agrícola. Algunos autores utilizan el término de "agente activador de inmunidad" para referenciar el concepto de elicitador [17]. Esta sustancia, en el sentido más amplio, es aquella molécula percibida por una célula vegetal como un factor de estrés biogénico [2]. Principalmente en plantas es un eustresor, debido a que genera un efecto positivo como el estrés adaptativo (eustrés), permitiendo a la planta sobrellevar ataques tanto bióticos como abióticos [18]. Es apremiante que el elicitador sea detectado por un receptor celular de patrones de reconocimiento conocido como PRR, por las siglas en inglés de pattern recognition receptor.



El ADN extracelular (eADN) ha cobrado relevancia en los últimos años al ser reconocido como un elicitador vegetal que provoca la activación del sistema inmune. La presente investigación incluye un panorama general de los diferentes tipos de elicitores empleados en la industria agrícola como posibles microorganismos benéficos.



El PRR activa la expresión de genes relacionados con la defensa celular a través de complejas rutas de señalización intracelulares [9]. Además, puede clasificarse en exógeno o endógeno; el primero designa las moléculas externas a la planta, provenientes de otros organismos como hongos y bacterias, se segmenta en:

- Patrones moleculares asociados a microorganismos/patógenos (MAMPS/PAMPS), como la flagelina y la quitina.
- Patrones moleculares ligados a herbívoros (HAMPS), como las feromonas sexuales insectiles.
- Patrones moleculares relacionados a nematodos (NAMPS), como el ascarósido #18 [9], [19].

Los elicitores endógenos son aquellos producidos de manera interna en la célula vegetal; aquí encontramos los patrones moleculares asociados al daño (DAMPS), como el ADN extracelular, ATP (trifosfato de adenosina), fragmentos de pared celular, péptidos, entre otros [7], [12]. Estos ejemplos constituyen a moléculas que desempeñan una función estándar al interior de la célula vegetal, sin embargo en momentos de alto estrés, derivado del daño o procesos infecciosos, se degradan y salen al medio extracelular donde pueden actuar como un DAMP.

Elicitores aplicados a plantas

Los métodos de elicitación han alcanzado el reconocimiento de los especialistas como la metodología óptima para la producción de metabolitos secundarios deseables en los sistemas de órganos, células y plantas; entre tales sustancias se encuentran los alcaloides, antocianinas, flavonoides, quinonas, terpenoides y esteroides [1].



En plantas de interés comercial, como hortalizas y cereales, el uso de los elicitores ha incrementado la tolerancia ante diferentes tipos de estrés como sequía, salinidad e infecciones por patógenos [17]. Este punto se puede destacar observando los principales elicitores de plantas, encontrados en el extracto de levadura, fitohormonas (ácido jasmónico y salicílico), peróxido de hidrógeno (H_2O_2), poli/oligosacáridos (quitina y quitosano), lipopolisacáridos, ácidos nucleicos (ADN, ARN), laminarina, extractos celulares, oligómeros de pectina, células completas (bacterias promotoras del crecimiento y micorrizas), entre otros [17], [20]. Estudios demuestran que aplicaciones de 18 mM de peróxido de hidrógeno sobre la planta del chile resultan eficientes para prevenir infecciones por el geminivirus del mosaico dorado del chile, debido a la inducción de respuestas enlazadas con la defensa [2]. Otra publicación reporta el incremento de glucósidos de esteviol, fitoquímicos responsables del edulcorante de la stevia (*Stevia Rebaudiana* Bertoni cv. Morita II), en contestación a la aplicación de H_2O_2 , ácido salicílico y quitosano [18]. También, se ha observado que utilizar foliares de peróxido de hidrógeno y un oligosacárido de xiloglucano incrementan el contenido total de capsiato en chile (*Capsicum annum*) [7]. A pesar de su gran diversidad, solo algunos elicitores se encuentran en el mercado (Tabla 1); los estudios en campo se han visto limitados debido a que su eficacia depende, en gran medida, de las interacciones planta-factor de estrés y dosis de aplicación [17].

TABLA 1. Nombres comerciales de algunos elicitores de plantas.

ELICITOR	NOMBRE COMERCIAL	EFFECTOS	REFERENCIA
Quitosano	Chito Plant	Resistencia a enfermedades por hongos, bacterias y virus. Incremento de la producción de compuesto fenólicos, fitoalexinas y glucanohidrolasas. Inducción de la síntesis de lignina.	[21]
Extracto crudo de levadura	Agrevoex, Romero	Resistencia a enfermedades por hongos y bacterias. Aumento de compuestos fenólicos.	[22],[23]
Oligogalacturonoides	FytoSave	Resistencia a enfermedad por hongos y bacterias. Inducción de síntesis de fitohormonas, como los ácidos jasmónico y salicílico.	[24]
Acilbenzolar-S-metil (análogo del ácido salicílico)	Bion/ Actigard	Resistencia a enfermedades micóticas, bacterianas y virales. Inducción de genes relacionados con la patogénesis (pr, pathogenesis-related).	[25]



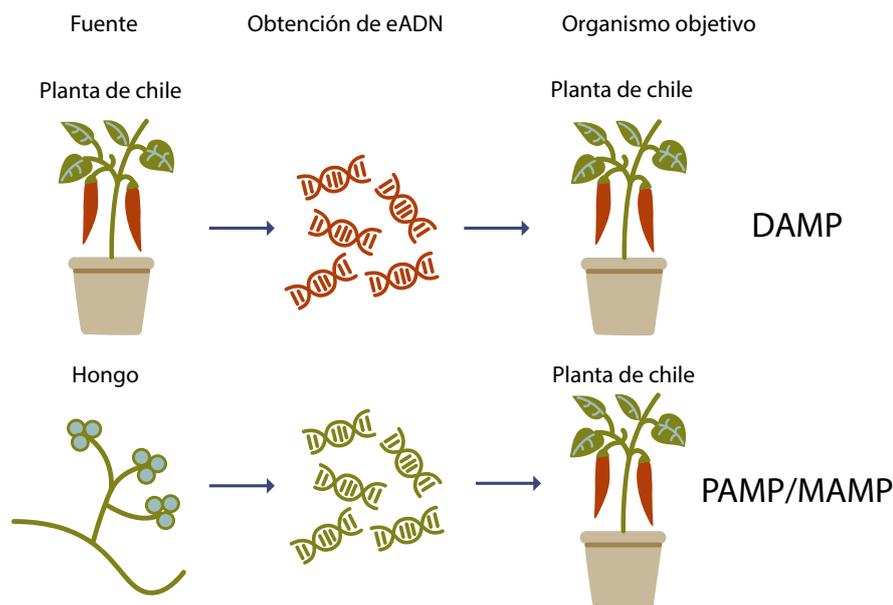
eADN-elicitor de plantas

El ADN extracelular puede catalogarse como un DAMP o PAMP/MAMP, dependiendo de su fuente de obtención; es decir, si parte de la misma especie (eADN propio) o de otras (eDNA no propio) (Figura 1). Hasta el momento, continúan inexplorados los receptores de eADN en las células vegetales, pero se discierne que el no propio puede acceder a las células vegetales mientras que el propio permanece al exterior [26]. Como se mencionó anteriormente, existen varios estudios donde el eADN genera respuestas relacionadas con la activación de la inmunidad en plantas, como es la generación de especies reactivas del oxígeno, activación de MAPKs, incremento de Ca²⁺ intracelular, despolarización de membranas y acumulación de metabolitos secundarios como flavonoides y fenoles [9], [11], [12]. Un estudio reciente demuestra que la aplicación foliar de la mezcla de eADN proveniente de patógenos como la *Phytophthora capsici*, *Fusarium oxysporum*, y *Rhizoctonia solani* sobre las plantas de Chile induce al aumento en el contenido de fenoles y flavonoides y la disminución del índice de mortalidad de plantas infectadas con dichos patógenos. Este último efecto sugiere, con creces, un efecto preventivo ante infecciones microbianas [27]. Paralelamente, otra investigación revela que la administración de eADN derivado del *Phytophthora capsici* al sustrato de plantas de Chile infectadas por el mismo patógeno impide que las plantas mueran o desarrollen síntomas graves de la enfermedad [13]. A tal efecto, se ha observado que la aplicación de este elicitor proveniente de *Escherichia coli* en *Arabidopsis thaliana*, induce a la producción de H₂O₂ y deposición de calosa, dichos compuestos se traducen en defensas comunes de activación inmunitaria [28].

Por otro lado, la aplicación de eADN obtenido del maíz (*Zea mays*) provocó un incremento en los flujos intracelulares de calcio y la despolarización de membrana [29]. Un fenómeno similar fue observado en el frijol (*Phaseolus lunatus*), ya que mediante la aplicación de su propia cadena se observaron respuestas como la despolarización de membrana, acumulación de H₂O₂, activación de MAPKs, así como un menor nivel de infección por la bacteria patógena *Pseudomonas syringae* [11], [29].



FIGURA 1. Clasificación del eADN, según la fuente de obtención. El eADN proveniente de la misma especie o propio se considera un DAMP. Si es obtenido de microorganismos puede estimarse como un PAMP/MAMP, o de otras especies como no propio.



Al respecto, conviene decir que se han explorado respuestas de inmunidad, tales como la producción de H_2O_2 , la inducción de enzimas antioxidantes y el aumento de flavonoides y fenoles totales; dichos procesos se encuentran relacionados con la aplicación temprana y tardía de eADN en el jitomate (*Solanum lycopersicum*); de esta suerte se vislumbra cómo estas respuestas son activadas y mantenidas, por tiempo limitado, para proteger a las plantas del ataque de patógenos [30].

No es extraño aseverar que el eADN como elicitador se encuentra presente en los organismos vivos. Es importante recalcar que la investigación de su comportamiento hormético es sustancial al momento de implementarse en diversas especies; en otras palabras, una misma dosis tendrá resultados distintos para los diferentes tipos de organismos. Desde una perspectiva evolutiva y tecnológica, es fundamental enriquecer los estudios que evalúen los efectos en otros cultivos de interés comercial [31].

Los planteamientos expuestos han cincelado nuevas propuestas que moldean diferentes usos del eADN, las cuales se centran en el manejo de varias dosis y fuentes. Concretamente, se ha observado que este material puede utilizarse en altas concentraciones para suprimir el desarrollo celular de la especie primigenia [14]. Por el contrario, se divisa el efecto adverso al usar bajas dosis de eADN, provocando respuestas favorables y controladas de procesos celulares relacionados con la defensa y supervivencia [10]. Por lo tanto, se conjetura la generación de biopesticidas [15] o bien elicitores [16].



La tecnología marca, en el mejor de los casos, un parteaguas para generar herramientas biotecnológicas que, a su vez, susciten respuestas inmunitarias contra ataques bióticos o abióticos [10].

Perspectivas en el uso del ADN como elicitor de microorganismos

En nuestros días la elicitación ha cautivado el interés de algunos investigadores, debido a la necesidad de entender los mecanismos que potencian la supervivencia de los microorganismos en nichos naturales [32]. Asimismo, algunos autores remarcan la importancia de este tipo de investigación en aplicaciones médicas y agrícolas [8], [32], [33]. Por ejemplo, en el caso de los hongos, se observó que mediante la adición de micelio triturado, proveniente de hongos fitopatógenos, es posible incrementar el rendimiento de la producción de *trichodermina*, un metabolito secundario con actividad antifúngica en *Trichoderma brevicompactum* [8]. En paralelo, investigaciones anteriores advierten que la producción de exoenzimas y compuestos orgánicos volátiles (VOCs), con actividad antifúngica, se incrementan cuando *Trichoderma harzianum-E5* se encuentra en contacto con un micelio inactivo de *Fusarium oxysporum* [33]. En este sentido, los elicitors ingresan a la clasificación de *PAMPS/MAMPS*. Asimismo, se especula que el choque térmico suave, dosis subinhibitorias de antibióticos, exposición a NaCl y H₂O₂, y falta de nutrientes provocan la elicitación de microorganismos [34], impulsando efectos positivos en la supervivencia de los microorganismos.

En cuanto al uso del elicitor de microorganismos, hasta el momento algunas publicaciones han reconocido que el eADN en bacterias, hongos y algas provoca un fenómeno de inhibición del crecimiento y desarrollo, dependiendo de su fuente y dosis [14], [35]. Otra aplicación del eADN derivado del *Phytophthora capsici* sobre el mismo oomiceto muestra un impulso en aumento de las enzimas antioxidantes catalasa y superóxido dismutasa, así como la inducción de Serina/Treonina Cinasa (SAK), relacionada con la activación de la respuesta de defensa celular [13]. Aún hoy se desconoce la aplicación de eADN sobre microorganismos benéficos, aunque se distingue que estos pueden ser elicitados con otro tipo de estresores, como son las nanopartículas, para optimizar los estímulos del crecimiento vegetal [36].



Por lo tanto, se entiende que el objetivo de la elicitación en plantas parte de aumentar un metabolito particular o bien promover la activación del sistema de defensa. Siguiendo esta línea de razonamiento, se propone al eADN como un elicitor de trascendencia en microorganismos benéficos o agentes de control biológico, en pos de aumentar su persistencia al aplicarse en el área agrícola [13]. Para este fin serán necesarios estudios que permitan evaluar tanto los efectos como las formas de aplicación de la muestra sobre estos microorganismos.

Conclusiones

Gracias a los beneficios descritos en el presente trabajo y la literatura anterior listada en el mismo, el eADN ha demostrado poseer una amplia versatilidad en lo que respecta al modo y la dosis de aplicación. En consecuencia, tal cualidad plantea estrategias novedosas y prometedoras en el área de la producción agrícola. *A priori*, su explotación como elicitor se ha enfocado en la prevención de enfermedades vegetales, por medio de aplicaciones foliares o bien en el sustrato de las plantas. Sin embargo, a tal efecto, nuevas propuestas han surgido, como la elicitación de microorganismos benéficos, que constituyen posibles técnicas a implementar dentro del manejo agroecológico de plagas y enfermedades agrícolas.

Agradecimientos

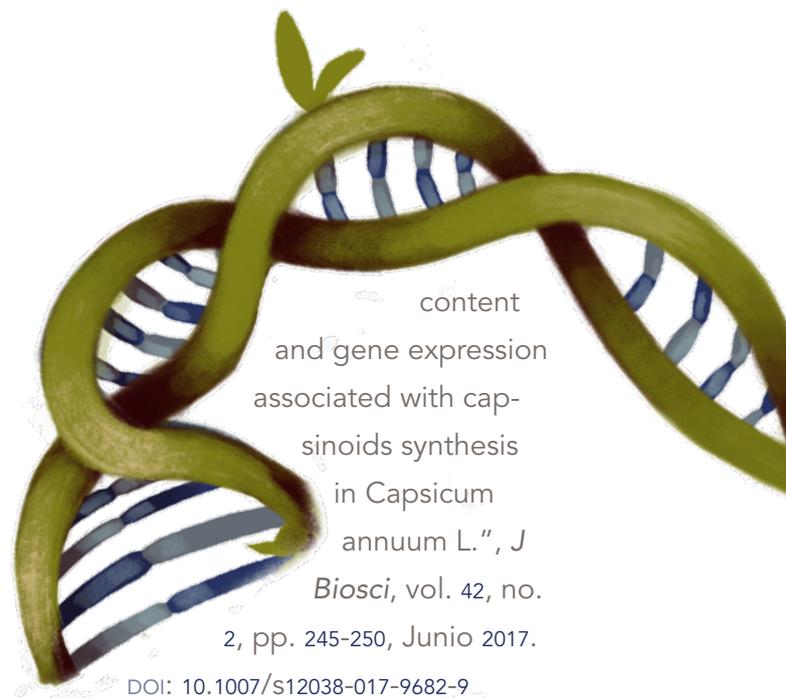
Los autores desean expresar su profundo agradecimiento al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por su valioso respaldo que ha desempeñado un papel fundamental en el desarrollo y realización de la investigación que se presenta en este trabajo. La inversión proporcionada ha permitido llevar a cabo investigaciones de alta calidad que de otro modo no habrían sido posibles.

Referencias

- [1] M. Thakur, S. Bhattacharya, P. K. Khosla, y S. Puri, "Improving production of plant secondary metabolites through biotic and abiotic elicitation," *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, vol. 12, Elsevier GmbH, pp. 1-12, 2019. DOI: 10.1016/j.jarmap.2018.11.004



- [2] L. Mejía Teniente et al., "Hydrogen peroxide protects pepper (*Capsicum annuum* L.) against pepper golden mosaic geminivirus (PepGMV) infections", *Physiol Mol Plant Pathol*, vol. 106, pp. 23-29, Abril 2019. DOI: 10.1016/j.pmpp.2018.11.008
- [3] M. C. Vázquez Hernández, I. Parola Contreras, L. M. Montoya Gómez, I. Torres-Pacheco, D. Schwarz, y R. G. Guevara González, "Eustressors: Chemical and physical stress factors used to enhance vegetables production", *Sci Horti*, vol. 250, pp. 223-229, Mayo 2019. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.02.053
- [4] H. Zhang, J. Zhu, Z. Gong, y J.-K. Zhu, "Abiotic stress responses in plants," *Nat Rev Genet*, vol. 23, no. 2, pp. 104-119, 2022. DOI: 10.1038/s41576-021-00413-0
- [5] G. Henry, P. Thonart, y M. Ongena, "PAMPs, MAMPs, DAMPs and others: An update on the diversity of plant immunity elicitors", *Biotechnology, Agronomy and Society and Environment*, vol. 16, no. 2, pp. 257-268, 2012.
- [6] L. Mejía Teniente et al., "Use of elicitors as an approach for sustainable agriculture", *Afr. J. Biotechnol*, vol. 9, Septiembre 2009.
- [7] A. Y. Zunun Pérez, T. Guevara Figueroa, S. N. Jimenez Garcia, A. A. Feregrino Pérez, F. Gautier, y R. G. Guevara González, "Effect of foliar application of salicylic acid, hydrogen peroxide and a xyloglucan oligosaccharide on capsate content and gene expression associated with capsinoids synthesis in *Capsicum annuum* L.", *J Biosci*, vol. 42, no. 2, pp. 245-250, Junio 2017. DOI: 10.1007/s12038-017-9682-9
- [8] X. P. Shentu, W. P. Liu, X. H. Zhan, X. P. Yu, y C. X. Zhang, "The elicitation effect of pathogenic fungi on trichodermin production by *trichoderma brevicompactum*", *The Scientific World Journal*, 2013. DOI: 10.1155/2013/607102.
- [9] H. W. Choi y D. F. Klessig, "DAMPs, MAMPs, and NAMPs in plant innate immunity", *BMC Plant Biology*, vol. 16, no. 1., 2016. DOI: 10.1186/s12870-016-0921-2
- [10] N. I. Ferrusquía Jiménez, G. Chandrakasan, I. Torres Pacheco, E. Rico Garcia, A. A. Feregrino Perez, y R. G. Guevara González, "Extracellular DNA: A Relevant Plant Damage-Associated Molecular Pattern (DAMP) for Crop Protection Against Pests—A Review", *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 40, no. 2. Springer, pp. 451-463, Abril 2021. DOI: 10.1007/s00344-020-10129-w
- [11] D. Duran Flores y M. Heil, "Extracellular self-DNA as a damage-associated molecular pattern (DAMP) that triggers self-specific immunity induction in plants," *Brain Behav*





- Immun*, vol. 72, pp. 78-88, Agosto 2018. DOI: 10.1016/j.bbimp.2017.10.010.
- [12] I. Vega Muñoz, A. A. Feregrino Pérez, I. Torres Pacheco, y R. G. Guevara González, "Exogenous fragmented DNA acts as a damage-Associated molecular pattern (DAMP) inducing changes in CpG DNA methylation and defence-related responses in *Lactuca sativa*", *Functional Plant Biology*, vol. 45, no. 10, pp. 1065–1072, 2018. DOI: 10.1071/FP18011
- [13] N. I. Ferrusquía Jiménez *et al.*, "Extracellular self-DNA plays a role as a damage-associated molecular pattern (DAMP) delaying zoospore germination rate and inducing stress-related responses in *Phytophthora capsici*", *Plant Pathol*, vol. 71, no. 5, pp. 1066–1075, Junio 2022. DOI: 10.1111/ppa.13545
- [14] S. Mazzoleni *et al.*, "Inhibitory and toxic effects of extracellular self-DNA in litter: A mechanism for negative plant-soil feedbacks?", *New Phytologist*, vol. 205, no. 3, pp. 1195-1210, Febrero 2015. DOI: 10.1111/nph.13121
- [15] S. Mazzoleni *et al.*, "New perspectives on the use of nucleic acids in pharmacological applications: inhibitory action of extracellular self-DNA in biological systems", *Phytochemistry Reviews*, vol. 13, no. 4, pp. 937-946, 2014. DOI: 10.1007/s11101-014-9386-9
- [16] E. Quintana Rodriguez, D. Duran Flores, M. Heil, y X. Camacho Coronel, "Damage-associated molecular patterns (DAMPs) as future plant vaccines that protect crops from pests", *Scientia Horticulturae*, vol. 237, Elsevier B.V., pp. 207–220, Julio 2018. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.03.026
- [17] W. Desmedt, B. Vanholme, T. Kyndt, "Chapter 5 - Plant defense priming in the field: a review" en *Recent Highlights in the Discovery and Optimization of crop protection products*, Peter Maienfisch, Ir. Sven Mangelinckx, Imprint: Academic Press, pp. 87- 124, 2021, ISBN 9780128210352
- [18] C. Vazquez Hernandez *et al.*, "Controlled elicitation increases steviol glycosides (SGs) content and gene expression-associated to biosynthesis of SGs in *Stevia rebaudiana* B. cv. Morita II," *Ind Crops Prod*, vol. 139, Noviembre 2019, DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.111479
- [19] D. Duran-Flores and M. Heil, "Sources of specificity in plant damaged-self recognition," *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 32. Elsevier Ltd, pp. 77–87, Aug. 01, 2016. DOI: 10.1016/j.pbi.2016.06.019
- [20] R. G. Guevara Gonzalez, A. L. Villagomez Aranda, N. I. Ferrusquía Jiménez, M. Martinez Resendiz, *Elicitors en la agricultura: bases teóricas y algunas aplicaciones*,



- España: Editorial Universidad de Almería, 2019. ISBN: 978-84- 1351-007-1
- [21] S. Bautista Baños *et al.*, "Chitosan as a potential natural compound to control pre and postharvest diseases of horticultural commodities," *Crop Protection*, vol. 25, no. 2, pp. 108–118, Feb. 2006, DOI: 10.1016/J.CROPRO.2005.03.010
- [22] R. M. de Miccolis Angelini, C. Rotolo, D. Gerin, D. Abate, S. Pollastro, y F. Faretra, "Global transcriptome analysis and differentially expressed genes in grapevine after application of the yeast-derived defense inducer cerevisane", *Pest Manag Sci*, vol. 75, no. 7, pp. 2020–2033, Julio 2019. DOI: 10.1002/ps.5317
- [23] M. Narusaka *et al.*, "Yeast cell wall extract induces disease resistance against bacterial and fungal pathogens in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica crop*", *PLoS One*, vol. 10, no. 1, Enero 2015, DOI: 10.1371/journal.pone.0115864
- [24] G. van Aubel, R. Buonatesta, y P. van Cutsem, "COS-OGA: A novel oligosaccharidic elicitor that protects grapes and cucumbers against powdery mildew", *Crop Protection*, vol. 65, pp. 129-137, Nov. 2014. DOI: 10.1016/J.CROPRO.2014.07.015
- [25] L. Friedrich *et al.*, "A benzothiadiazole derivative induces systemic acquired resistance in tobacco", *The Plant Journal*, vol 10, pp. 61-70, 1996.
- [26] M. L. Chiusano *et al.*, "Arabidopsis thaliana response to extracellular dna: Self versus nonself exposure", *Plants*, vol. 10, no. 8, Agosto 2021. DOI: 10.3390/plants10081744
- [27] L. M. Serrano Jamaica, E. Villordo Pineda, M. M. González Chavira, R. G. Guevara-González, y G. Medina Ramos, "Effect of Fragmented DNA From Plant Pathogens on the Protection Against Wilt and Root Rot of *Capsicum annum* L. Plants", *Front Plant Sci*, vol. 11, Enero 2021. DOI: 10.3389/fpls.2020.581891
- [28] S. Yakushiji, Y. Ishiga, Y. Inagaki, K. Toyoda, T. Shiraishi, y Y. Ichinose, "Bacterial DNA activates immunity in *Arabidopsis thaliana*", *Journal of General Plant Pathology*, vol. 75, no. 3, pp. 227-234, 2009. DOI: 10.1007/s10327-009-0162-4
- [29] F. Barbero, M. Guglielmotto, A. Capuzzo, y M. E. Maffei, "Molecular Sciences Extracellular Self-DNA (esDNA), but Not Heterologous Plant or Insect DNA (etDNA), Induces Plasma Membrane Depolarization and Calcium Signaling in Lima Bean (*Phaseolus lunatus*) and Maize (*Zea mays*)", 2016. DOI: 10.3390/ijms17101659
- [30] I. A. Carbajal Valenzuela *et al.*, "Response of Plant Immunity Markers to Early and Late Application of Extracellular DNA from Different Sources in Tomato (*Solanum lycopersicum*)", *Agriculture*, vol. 12, no. 10, pp. 1587, Octubre 2022. DOI: 10.3390/agriculture12101587



- [31] I. A. Carbajal Valenzuela *et al.*, "Extracellular dna: Insight of a signal molecule in crop protection", *Biology*, vol. 10, no. 10. MDPI, Octubre 2021. DOI: 10.3390/biology10101022
- [32] A. C. P. de Moraes, L. da S. Ribeiro, E. R. de Camargo, y P. T. Lacava, "The potential of nanomaterials associated with plant growth-promoting bacteria in agriculture", *3 Biotech*, vol. 11, no. 7., Julio 2021. DOI: 10.1007/s13205-021-02870-0
- [33] F. Zhang, X. Yang, W. Ran, y Q. Shen, "Fusarium oxysporum induces the production of proteins and volatile organic compounds by *Trichoderma harzianum* T-E5," *FEMS Microbiol Lett*, vol. 359, no. 1, pp. 116–123, 2014. DOI: 10.1111/1574-6968.12582
- [34] E. Harish y N. Osherov, "Fungal Priming: Prepare or Perish," *Journal of Fungi*, vol. 8, no. 5. MDPI, Mayo 2022. DOI: 10.3390/jof8050448
- [35] D. Duran Flores y M. Heil, "Growth inhibition by self-DNA: a phenomenon and its multiple explanations", *New Phytologist*, vol. 207, no. 3, pp. 482-485, Agosto 2015. DOI: 10.1111/nph.13542
- [36] N. I. Ferrusquía-Jiménez *et al.*, "Elicitation of *Bacillus cereus*-Amazcala (B.c-A) with SiO₂ Nanoparticles Improves Its Role as a Plant Growth-Promoting Bacteria (PGPB) in Chili Pepper Plants," *Plants*, vol. 11, no. 24, Dec. 2022, DOI: 10.3390/plants11243445

