

Toepassing van elicitors ter verhoging van de plantweerstand

Ria Derkx¹, Joop van Doorn¹ en Jan van der Wolf²

¹ Praktijkonderzoek Plant & Omgeving,
onderdeel van Wageningen UR
Business Unit Bloembollen, Boomkwekerij & Fruit;
² Plant Research International
PPO nr. 3236144000/PT nr. 14443

© 2012 Wageningen, Stichting Dienst Landbouwkundig Onderzoek (DLO) onderzoeksinstituut Praktijkonderzoek Plant & Omgeving. Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd, opgeslagen in een geautomatiseerd gegevensbestand, of openbaar gemaakt, in enige vorm of op enige wijze, hetzij elektronisch, mechanisch, door fotokopieën, opnamen of enige andere manier zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van DLO.

Voor nadere informatie gelieve contact op te nemen met: DLO in het bijzonder onderzoeksinstituut Praktijkonderzoek Plant & Omgeving, Business Unit Bloembollen, Boomkwekerij & Fruit

DLO is niet aansprakelijk voor eventuele schadelijke gevolgen die kunnen ontstaan bij gebruik van gegevens uit deze uitgave.

PPO Projectnummer: 3236144000

PT projectnummer: 14443

De bomen- en vaste plantensector investeert in dit project via het Productschap  Tuinbouw

Praktijkonderzoek Plant & Omgeving, onderdeel van Wageningen UR Business Unit Bloembollen, Boomkwekerij & Fruit

Address : Postbus 85, 2160 AB Lisse
: Professor van Slogterenweg 2, 2161 DW Lisse
Tel. : +31 252 46 21 21
Fax : +31 252 46 21 00
E-mail : infobollen.ppo@wur.nl
Internet : www.ppo.wur.nl

Inhoudsopgave

pagina

Inhoud

SAMENVATTING.....	7
1 INLEIDING	9
1.1 Het induceren van weerstand in een plant.....	9
1.2 Doel van dit rapport	10
2 WEERSTANDSMECHANISMEN.....	11
3 MIDDELEN DIE DE WEERSTAND KUNNEN VERHOGEN.	15
3.1 Biologische extracten.....	15
3.1.1 Bacterie-extracten.....	15
3.1.2 Schimmel-extracten	15
3.1.3 Planten-extracten	16
3.2 Gezuiverde (chemische) componenten.....	16
3.2.1 Carbohydraten.....	16
3.2.2 Chitine en chitosan.....	16
3.2.3 Onverzadigde plantaardige vetzuren.....	17
3.2.4 Organische zuren.....	17
3.2.5 Overige plantenmetabolieten.....	18
3.2.6 Schimmelproducten	18
3.2.7 Bladbemestingstherapie	19
3.3 Effect in de praktijk	19
3.4 Perspectieven op toelating	20
4 EFFECTEN VAN ELICITORS IN MONOCOTYLE GEWASSEN.....	21
4.1 Monocotylen.....	21
4.1.1 Oryza sativa (rijst)	22
4.1.2 Pennisetum glaucum (parelgierst).....	24
4.1.3 Diverse graangewassen, zoals Hordeum vulgare, Triticum aestivum en Zea mays.....	24
4.1.4 Lilium.....	26
4.1.5 Zantedeschia.....	26
4.1.6 Samenvattende tabellen van geïnduceerde resistentie	27
5 EFFECTEN VAN ELICITORS IN DICOTYLE GEWASSEN (SAMENVATTING)	31
6 CONCLUSIES EN AANBEVELINGEN.	33
7 LITERATUUR.....	35

Afkortingen

ABA	abscisinezuur
BABA	β -aminoboterzuur
BTH	benzo(1,2,3)thiadiazole-7-carbothioic acid S-methylester
DC(INA)	2,6-dichloroisonicotinic acid
ET	ethyleen
FA	furoic acid
GNO	gewasbeschermingsmiddel van natuurlijke oorsprong
IR	induced resistance
ISR	induced systemic resistance
JA	jasmonzuur
LPS	lipopolysacchariden
NPR1	non-expressor van PR-genen
PR	pathogen-related
SA	salicylzuur
SAR	systemic acquired resistance

Samenvatting

Er is een groot aantal chemische en natuurlijke middelen bekend die bij toediening aan een gewas een hogere weerstand in de plant kunnen induceren tegen een scala aan plantpathogene virussen, bacteriën en schimmels. Deze middelen worden elicitors genoemd. Voorbeelden zijn de chemische elicitor acibenzolar-S-methyl (ASM), extracten en gezuiverde componenten van schimmels, afgedode bacteriecellen en gezuiverde bacteriële celwandcomponenten, ruwe plantenextracten, (derivaten) van chitine of ligninen, organische zuren, vitamines, vetzuren, aminozuren en anorganische componenten zoals fosfaat en silicaat. Inductie van resistentie in planten kan (economisch) interessant zijn, omdat de (eco)-toxicologische risico's van weerstandsbevorderende middelen vaak klein zijn, de weerstand breedwerkend en systemisch is, er veelal een langdurig effect van de behandeling wordt gevonden en er moeilijk resistentie tegen opgebouwd kan worden. Een nadeel van het gebruik van weerstandsbevorderende middelen is dat ze vaak minder effectief zijn dan contactmiddelen; in de praktijk wordt een beperking van de aantasting van de ziekte tussen de 20 en 85% bereikt. Verder is het tijdstip van toediening kritischer, omdat bescherming pas enkele dagen na toediening gevonden wordt.

Om een middel te mogen toepassen moet dit bij het College Toelating Bestrijdingsmiddelen en Biociden (CTGB) geregistreerd staan als gewasbeschermingsmiddel. Bij deze toelating is essentieel dat het gebruik geen (eco)-toxicologische risico's met zich meebrengt. Gebruik van middelen die de weerstand van planten kunnen verhogen in de land- en tuinbouw, zal in de toekomst afhangen van de beschikbaarheid van geregistreerde (kosten)effectieve middelen.

Het verhogen van de weerstand in planten kan via verschillende routes plaatsvinden, waarbij onderscheid wordt gemaakt tussen 'systemic acquired resistance' (SAR) en 'induced systemic resistance' (ISR). Bij SAR wordt de resistentie van een plant verhoogd door lokale infectie met necrotiserende ziekteverwekkers. Bij ISR is de resistentie een gevolg van interactie tussen niet-pathogene rhizobacteriën en zijn gastheer. Beide routes komen zowel in dicotylen als in monocotylen voor en vaak is er sprake van interactie tussen beide routes.

De moleculaire achtergronden van geïnduceerde resistentie zijn uitgebreid onderzocht in dicotyle gewassen met een hoofdrol voor diverse mutanten van de toetsplant *Arabidopsis thaliana*. In monocotyle gewassen echter is aanzienlijk minder onderzoek gedaan naar geïnduceerde resistentie. Het meeste onderzoek is gedaan aan rijst. In monocotyle siergewassen beperkt het onderzoek zich tot het testen van enkele elicitors in *Lilium* en *Zantedeschia*. In tegenstelling tot bij dicotylen is nog maar weinig bekend over het moleculaire mechanisme achter geïnduceerde resistentie in monocotylen.

Deze deskstudie geeft een overzicht van onderzoek naar geïnduceerde resistentie in monocotyle en dicotyle gewassen met focus op monocotyle gewassen. Dit overzicht wordt voorafgegaan door een stuk achtergrond waarin de mechanismen van geïnduceerde resistentie beschreven worden. Tevens wordt ingegaan op overeenkomsten en verschillen in mechanismen in monocotyle en dicotyle gewassen. De deskstudie geeft ook een overzicht van verschillende categorieën middelen die de weerstand kunnen verhogen. Een en ander is als basis gebruikt voor het geven van aanbevelingen voor elicitors die mogelijk interessant zijn om *Zantedeschia* te beschermen tegen de zachtrotbacterie *Pectobacterium carotovorum* sp. *carotovorum*.

1 Inleiding

1.1 Het induceren van weerstand in een plant.

De weerstand van een plant tegen abiotische en biotische stressfactoren wordt bepaald door de genetische achtergrond van de plant en de interactie van de plant met het milieu. Planten reageren op contact met en verwonding door (insect) herbivoren, pathogenen en parasitisme door andere planten met het in gang zetten van verdedigingsmechanismen, waarbij de hormonen jasmonzuur, ethyleen, salicylzuur en abscisinezuur een belangrijke rol spelen (De Vleesschauwer, 2008; De Vleesschauwer *et al.*, 2008). Dit wordt geïnduceerde weerstand of geïnduceerde resistentie (induced resistance (IR)) genoemd. Zowel in monocotylen (rijst tegen *Magnaporthe grisea* en tegen *Xanthomonas oryzae* pv *oryzae*, Iwai *et al.*, 2007; Xie *et al.*, 2011) als in dicotylen (*Arabidopsis thaliana* tegen *Pseudomonas syringae*, Kus *et al.*, 2002) is gevonden dat de weerstand afhankelijk kan zijn van de leeftijd van een plant, waarbij jonge planten vaak het meest gevoelig zijn. Geïnduceerde weerstand verspreidt zich vaak systemisch door de hele plant, waardoor de plant beschermd is voor toekomstige aanvallen door belagers.

De weerstand van een plant kan bevorderd worden door teeltmaatregelen zoals het verbeteren van de bodemgesteldheid, grondbewerking en bemesting, het regelen van de vochtuishouding in de grond, het tijdstip van planten, rotatieschema's en het optimaliseren van de plantdichtheid.

Omdat vooral jonge planten gevoelig zijn voor stress, is het gebruik van ziektevrij uitgangsmateriaal met een hoge stresstolerantie essentieel voor de teelt van gezonde gewassen.

De weerstand van (jonge) planten kan daarnaast verhoogd worden door een aantal behandelingsmethoden, waaronder het gebruik van chemisch-synthetische middelen, gewasbeschermingsmiddelen van natuurlijke oorsprong (GNO's), niet-pathogene micro-organismen en fysische behandelingsmethoden.

Weerstandsbevorderende middelen worden wel "elicitors" genoemd. Voorbeelden zijn salicylzuur, jasmonzuur, riboflavine en chitine (afhankelijk van het gewas). Verbindingen die het verdedigingsmechanisme van planten activeren worden elicitors genoemd. Een aantal elicitors is commercieel verkrijgbaar. Voorbeelden zijn Oryzmate, BTH-Bion, BABA en ArgicinPlus. Oryzmate met daarin het actieve bestanddeel probenazole wordt in rijst gebruikt tegen rijst blast en bacterievuur (Oostendorp *et al.*, 2001). BTH-Bion met daarin benzothiadiazole werkt in vele monocotyle en dicotyle gewassen tegen een breed spectrum van ziektes veroorzaakt door schimmels, bacteriën en virussen (Vallad and Goodman, 2004). BABA (β -aminoboterzuur) werkt eveneens in diverse monocotyle en dicotyle gewassen tegen een breed spectrum van aantastingen (Cohen, 2002). ArgicinPlus is een stikstofmeststof die ook salicine bevat, waardoor de weerbaarheid van planten verhoogd kan worden. Dit is bijvoorbeeld gevonden in komkommer, waar plantbespuiting met ArgicinPlus zorgde voor een vertraagde aantasting en hogere opbrengsten (Dodde, 2011). In *Phalaenopsis* en *Cotoneaster* bleek ArgicinPlus *Erwinia* te onderdrukken (www.vlamings.nl).

Het meeste onderzoek naar geïnduceerde weerstand, hetzij door aantasting, hetzij door toediening van elicitors vindt plaats in dicotyle gewassen, o.a. in boon, tabak, tomaat en de proefplant *Arabidopsis thaliana*. Bij de monocotylen is veel onderzoek gedaan aan rijst, maar is in vergelijking met dicotyle gewassen minder bekend over achterliggende mechanismen.

Het gebruik van weerstandsbevorderende middelen biedt voor de productie van landbouwgewassen mogelijkheden:

1. Vaak zijn deze middelen breed werkend met een effect tegen virussen, bacteriën en schimmels;
2. Veel van deze middelen kennen een systemische werking, ook op delen van de plant die ruimtelijk gescheiden zijn van de behandelde delen;
3. Ze zijn vaak effectief gedurende een relatief lange periode tot aan de totale levensduur van de plant;
4. Het effect is gebaseerd op verschillende mechanismen in de plant waartegen het pathogeen moeilijk resistentie kan opbouwen;

5. Van een aantal van deze middelen is bekend dat het gebruik hiervan geen ecotoxicologische risico's met zich meebrengt. In het algemeen leveren middelen die geen antimicrobiële werking hebben minder risico's op voor het milieu. Dit betekent dat toepassing ook geen gevolgen heeft voor de biodiversiteit;
6. Er wordt slechts een verdedigingsmechanisme geactiveerd en niets nieuws toegevoegd;
7. Er zijn middelen bij die ook schadeherstel bij planten bevorderen door weefsels gevoeliger te maken voor eigen groeiregulatoren (plantenhormonen) (Van der Krieken, 1995).

Elicitors bieden vaak minder bescherming dan synthetisch chemische gewasbeschermingsmiddelen. Verder is het tijdstip van toediening kritischer (Lyon and Newton, 1997). Bescherming wordt vaak pas een week na toediening verkregen. Tenslotte kan behandeling ook een negatief effect hebben op plantontwikkeling.

1.2 Doel van dit rapport

In dit rapport wordt allereerst ingegaan op de achtergronden van weerstandsmechanismen en bevordering van weerstand in planten (hoofdstuk 2 en 3). In hoofdstuk 4 wordt een overzicht gegeven van (categorieën) middelen die de weerstand van planten kunnen bevorderen. Hier wordt voor een aantal monocotyle gewassen, waarin geïnduceerde resistentie gevonden is, per gewas hier een beschrijvend overzicht van gegeven. De resultaten worden daarnaast samengevat in enkele tabellen. Hoofdstuk 5 is een samenvatting in tabelvorm betreffende geïnduceerde resistentie in dicotyle gewassen; de aandacht van dit rapport is gefocussed op monocots. In hoofdstuk 6 worden conclusies getrokken en aanbevelingen gegeven. In dit overzicht wordt niet ingegaan op het gebruik van levende micro-organismen voor het induceren van weerstand. De studie (vooral hoofdstuk 5) bouwt verder op een publicatie "Natuurlijke middelen die de weerstand van planten kunnen verhogen" (Van der Wolf & Groot, Plant Research International, december 2005, Nota 372).

2 Weerstandsmechanismen

Weerstand in planten kan via verschillende metabolische routes verhoogd worden (Van Loon en Bakker, 2006) (Figuur 1). Er wordt onderscheid gemaakt tussen 'systemic acquired resistance' (SAR) en 'induced systemic resistance' (ISR). In het eerste geval wordt de resistentie van de plant verhoogd door lokale infectie met necrotiserende ziekteverwekkers, bijvoorbeeld *Botrytis*. De resistentie is tegen een breed scala van aantasters: virussen, bacteriën en schimmels. Bij ISR is sprake van resistentie ten gevolge van interactie tussen niet-pathogene rhizobacteriën en zijn gastheer. In tegenstelling tot SAR zijn er geen zichtbare symptomen bij de inductie van ISR door rhizobacteriën. Wel kan er onder invloed van rhizobacteriën lignificatie van de plantencelwanden in de wortel plaatsvinden en kan de productie van waterstofperoxide worden geïnduceerd. Bij organismen die ISR induceren, hoeft er geen direct effect van het organisme op de groei van de ziekteverwekker zichtbaar te zijn: niet in *in vitro* assays en ook niet *in planta*. Er is wel gespeculeerd dat in gronden van biologische bedrijven de dichtheden van ISR-inducerende rhizobacteriën groter zijn dan in de conventionele landbouw (Hammerschmidt *et al.*, 2001). Behalve rhizobacteriën kunnen ook (de cultuurfiltraten van) sommige schimmels en mycorrhiza's ISR induceren (Hammerschmidt *et al.*, 2001).

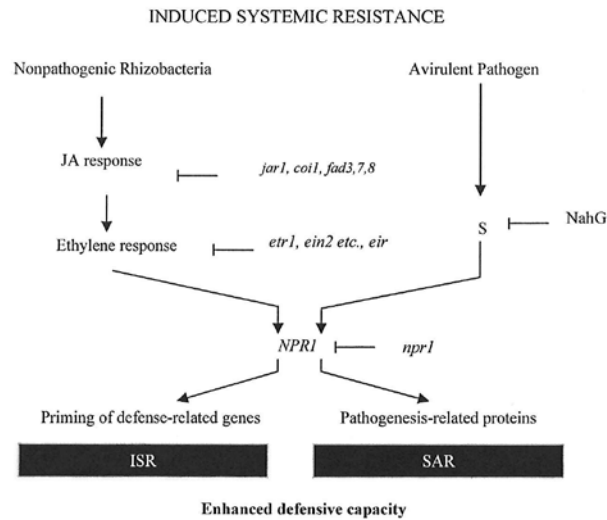
Geïnduceerde resistentie is vaak geassocieerd met een verhoogde capaciteit van de plant om het defensiemechanisme te mobiliseren en activeren. Dit proces wordt wel 'priming' genoemd (Conrath *et al.*, 2002). Hierbij speelt een specifiek regulator-gen (NPR1) een sleutelrol. Inductie van weerstand kan in de plant leiden tot een cascade van reacties, waaronder een overgevoeligheidsreactie (HR-respons), de vorming van vrije radicalen ("oxidatieve burst") (Svalheim and Robertsen, 1993), lignificatie van de celwanden, de vorming van extra celwanden op plaatsen waar het pathogeen de plant wil penetreren, de productie van fytoalexinen, en de accumulatie van pathogenese gerelateerde eiwitten (PR-eiwitten), waaronder eiwitten die een fungicide effect hebben (Hammerschmidt and Nicholson, 1999).

ISR lijkt op SAR in een aantal opzichten:

- Na inoculatie vertonen planten een verhoogde verdedigingscapaciteit, waardoor de plant sneller en/of meer effectief op aanvallen door micro-organismen kan reageren (Conrath *et al.*, 2006).
- Beiden zijn afhankelijk van een functioneel *NPR1* gen (Pieterse en van Loon, 2004).

ISR en SAR verschillen ook in een aantal aspecten:

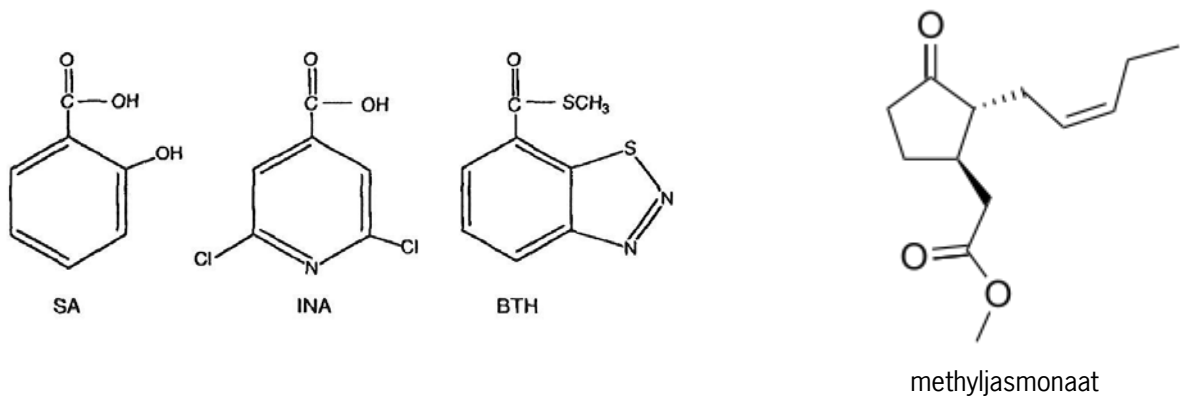
- SAR is afhankelijk van salicylzuur (SA) en is gekoppeld aan de expressie van pathogenese-gerelateerde (PR) eiwitten, waaronder schimmelwand afbrekende enzymen zoals chitinasen en glucanasen; ISR is niet afhankelijk van salicylzuur en is niet gekoppeld aan de expressie van bekende verdedigingsgerelateerde genen (Pieterse *et al.*, 1996; 1998).
- In *Arabidopsis thaliana* is gevonden dat ISR een verhoogde gevoeligheid voor jasmonzuur (JA) en ethyleen (ET) vereist; het is echter niet gerelateerd aan verhoogde gehalten van deze hormonen (Pieterse *et al.*, 2000).



Figuur 1. Signaal-transductieketens resulterend in de inductie van 'systemic acquired resistance' (SAR) door pathogenen en 'induced systemic resistance' (ISR) door rhizobacteriën. Uit: Pieterse *et al.*, 1998.

ISR kan geïnduceerd worden door exogene toediening van methyljasmonaat (Figuur 2). SAR kan geïnduceerd worden door toediening van salicylzuur of de synthetische functionele analogen benzothiadiazole (benzo(1,2,3)thiadiazole-7-carbothioic acid S-methylester (BTH) en 2,6-dichloroisonicotinic acid (INA ook wel DCINA genoemd) (Figuur 2). BTH is het actieve bestanddeel in Bion. Bion activeert in vele gewassen weerstand tegen een breed spectrum van schimmels, bacteriën en virussen. Het is werkzaam in lage concentratie. In monocotylen werkt Bion lang. In dicotylen is de werkzaamheid korter. Bion wordt systemisch in de plant getransporteerd (Oostendorp *et al.*, 2001). Elicitors zoals Bion en methyljasmonaat worden meestal toegediend als bladbespuiting, eventueel in combinatie met een uitvloeier. Er wordt zo lang gespoten totdat vloeistof van het blad begint af te druipen. Doornbos *et al.* (2011) beschrijven een korte onderdompeling van *Arabidopsis* planten in waterige oplossingen. Van te voren hadden de planten een dag bij een relatieve luchtvochtigheid van 100% gestaan.

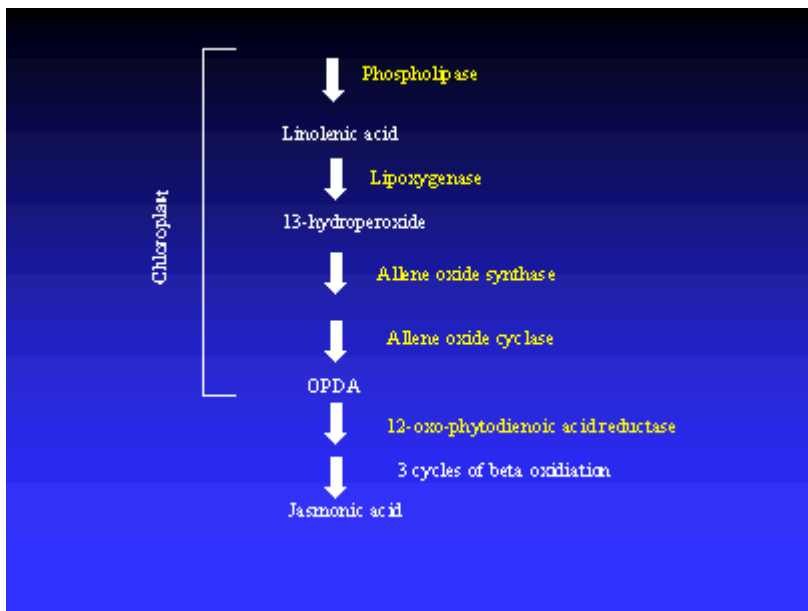
In het algemeen duurt het 1 tot 7 dagen voordat SAR of ISR effectief is. Bij ISR en SAR is er geen sprake van een typische dosis-respons relatie, zoals die bij antimicrobiële middelen gevonden wordt. Als het micro-organisme of het middel maar boven een bepaalde drempelwaarde aanwezig is, zal verhoging van de dosis geen extra effect geven. Vaak geldt de weerstandsbevordering van de "elicitor" gedurende de hele levensstijd van de plant, hoewel het effect geleidelijk aan wel minder kan worden (Liu *et al.*, 1995). De verkregen weerstand is niet specifiek en zal gelden tegen schimmels, bacteriën en virussen en incidenteel ook tegen insecten en nematoden (Hoffland *et al.*, 1996). De geïnduceerde weerstand is afhankelijk van het genotype van de plant, waarbij de resistentie vaker in een relatief vatbaar dan in een relatief resistente cultivar wordt opgewekt (Liu *et al.*, 1995).



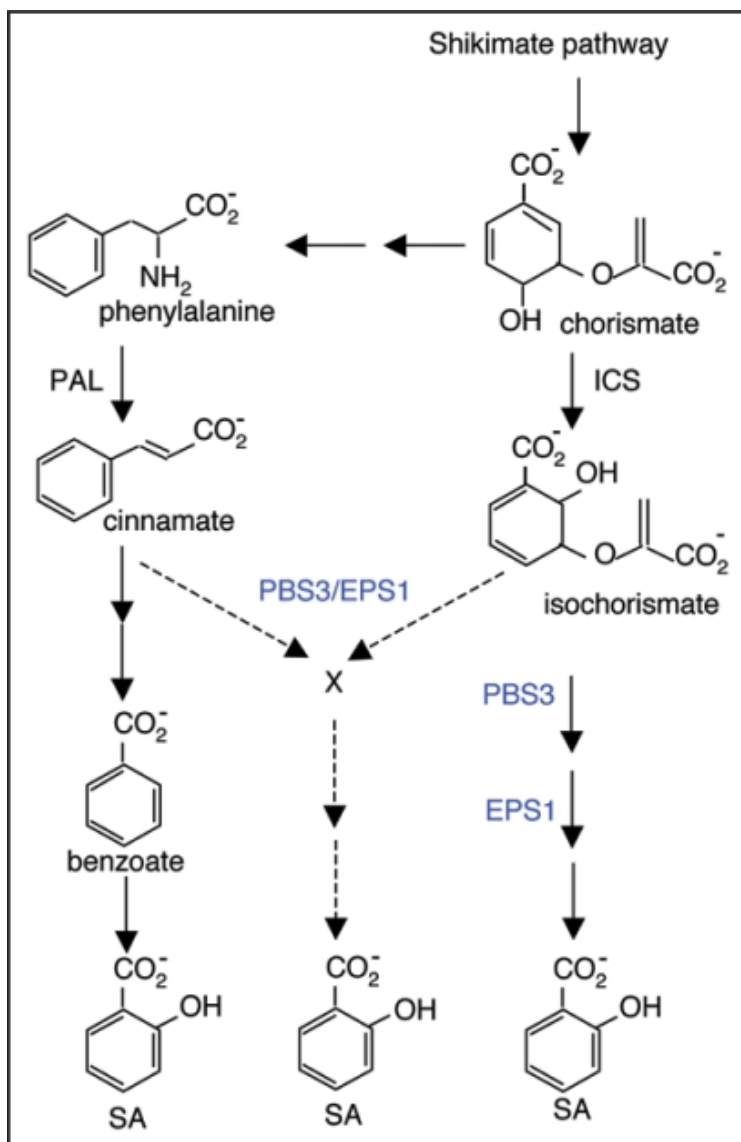
Figuur 2. Structuurformules van salicylzuur, zijn synthetische functionele analogen BTH en INA en van methyljasmonaat.

De biosynthese van jasmonzuur vindt plaats via de octadecanoid route (Vick and Zimmermann, 1984)(Figuur 3).

Salicylzuur kan gesynthetiseerd worden via de isochorismate route en de fenylpropanoid route (Figuur 4). Onderzoek met isotopen in tabak en rijst en mutanten van *Arabidopsis thaliana* heeft laten zien dat de routes en de regulatie van salicylzuursynthese in planten ingewikkelder blijken dan aanvankelijk gedacht. De synthese is dan ook nog niet geheel opgehelderd (Chen *et al.*, 2009). Verder onderzoek aan *Arabidopsis thaliana* moet duidelijk maken hoe salicylzuur in deze soort gesynthetiseerd wordt. Dit zal bijdragen aan het ontrafelen van de synthese en de regulatie ervan als reactie op biotische en abiotische stress in andere soorten (Chen *et al.*, 2009).



Figuur 3. Biosynthese van jasmonzuur in planten. Uit: Vick and Zimmermann, 1984.



Figuur 4. Biosynthese van salicylzuur in planten. SA kan via twee routes gesynthetiseerd worden: de isochorismate route en de fenylpropanoid route. Experimenten met isotopen in tabak en rijst wijzen erop dat planten SA synthetiseren uit cinnamate door activiteit van phenylalanine ammonia lyase (PAL). Genetische studies met mutanten van *Arabidopsis thaliana* wijzen erop dat de bulk SA (> 90%) geproduceerd wordt uit isochorismate door activiteit van isochorismate synthase. Enzymen die een rol spelen bij de omzetting van isochorismate naar salicylzuur zijn nog niet bekend. Mogelijk zijn de PAL en ICS routes geïntegreerd. De geïdentificeerde genen PBS3 and EPS1 zijn belangrijk voor pathooggeïnduceerde SA productie. Uit: Chen *et al.*, 2009.

JA- en ET-afhankelijke verdedigingsmechanismen bieden weerstand tegen pathogenen met een necrotrofische levensstijl en tegen herbivore insecten. SA-afhankelijke verdedigingsmechanismen zijn effectief tegen pathogenen met een biotrofische levensstijl (Glazebrook, 2005). Smith *et al.* (2008) geven aan dat JA-afhankelijke verdedigingsmechanismen betrokken zijn bij de verdediging tegen herbivoren, terwijl SA-afhankelijke mechanismen betrokken zijn bij verdedigingsmechanismen tegen pathogenen. Smith *et al.* (2008) geven echter ook aan dat er vele uitzonderingen hierop bestaan en dat er steeds meer aanwijzingen zijn dat interactie tussen de JA- en SA-routes (synergistisch en antagonistisch) een belangrijke rol speelt in nauw afgestemde verdedigingsmechanismen (Van Wees *et al.*, 2000; Koornneef and Pieterse, 2008). Zo hebben Stout *et al.* (1999) aangetoond dat chemische inductie van SAR de weerstand van de plant tegen herbivoren kan verminderen.

Doornbos *et al.* (2011) onderzochten effecten van ISR en SAR op de bodemmicroflora van de dicotyl *Arabidopsis thaliana*. Ze concludeerden dat het beheersen van plantenziekten door het activeren van ISR of SAR waarschijnlijk geen groot effect heeft op de bodemmicroflora.

3 Middelen die de weerstand kunnen verhogen.

3.1 Biologische extracten

3.1.1 Bacterie-extracten

Park et al. vonden dat een bladbespuiting met een water oplosbare fractie van een extract van *Burkholderia cepacia* bacteriën (stam 923-87) ISR induceerde tegen anthracnose op komkommer, veroorzaakt door *Colletotrichum orbiculare*. Hierdoor werd het percentage bladoppervlak met lesies verlaagd van 40 naar 8%. Behandeling van het blad verhoogde de productie van waterstofperoxide en een pathogenese gerelateerd eiwit (PR-1a) en veroorzaakte een overgevoeligheidsreactie.

Er zijn verschillende bacteriële componenten geïsoleerd die verantwoordelijk zijn voor een dergelijke weerstandsverhoging. Van ISR inducerende *Pseudomonas* soorten bleken de lipopolysacchariden (LPS) hiervoor verantwoordelijk. LPS-negatieve mutanten gaven geen ISR-reactie (Van Peer en Schippers, 1992; Leeman et al., 1995, 1996).

Ook de LPS van de ziekteverwekkende bacterie *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* gaf een weerstandsverhoging door inductie van de glucanase activiteit in radijs (Newman et al., 1995). De in de celwand verankerde lipide A fractie, bestaande uit vetzuren, was verantwoordelijk voor de inductie. Het naar buiten gerichte O-antigen, bestaande uit suikermoleculen, had geen effect bij behandeling van radijs zaailingen. De lipide A fractie van andere bacteriesoorten als *Escherichia coli* en *Salmonella minnesota* hadden geen effect op de glucanase activiteit.

Ook sideroforen kunnen verantwoordelijk zijn voor SAR inductie. Sideroforen zijn laagmoleculaire verbindingen die sterk ijzer binden. Met pyoverdines, sideroforen uit *Pseudomonas*, kon o.a. SAR in tabak geïnduceerd worden tegen het tabaksnecrose virus (Maurhofer et al., 1994).

Sommige pseudomonaden produceren salicylzuur, dat weerstandsbevorderend werkt. Salicylzuur-negatieve mutanten van de bacterie verloren deze eigenschap, terwijl ook tabaksplanten die getransformeerd waren met een salicylzuur-afbrekend enzym ISR-negatief waren (Delaney et al., 1994). Mogelijk dat salicylzuur aan ijzer bindt en dat het complex als elicitor functioneert.

ISR kan worden geïnduceerd door Harpin, een zuur hittestabiel eiwit met een MW van 44 kD, geproduceerd door de plantpathogene bacterie *Erwinia amylovora* (Wei et al., 1992). Harpin kan worden gebruikt voor bladbehandelingen van verschillende plantensoorten, waar het zowel wortelgroei als een resistentiereactie induceert. Harpin is gepatenteerd en gecommmercialiseerd. Het wordt m.b.v. GMO's in grotere hoeveelheden geproduceerd en is in die vorm derhalve niet toelaatbaar in de biologische landbouw.

3.1.2 Schimmel-extracten

Gedroogd afgedood mycelium van de schimmel *Penicillium chrysogenum* en waterextracten hiervan, waren in staat weerstand te induceren tegen *Fusarium oxysporum* f.sp. *vasinfectum* in katoenplanten (Dong and Cohen, 2002). De myceliumextracten hadden geen direct effect op deze pathogenen. Grond verrijkt met 0.25-2% van het mycelium gaf een bescherming van 32-75%, toevoeging van het waterextract (5%) aan grond een bescherming van 51-75%, terwijl behandeling van het zaad (24 uur, 5-10%) een bescherming van 28-35% gaf. Het *P. chrysogenum* extract gaf bij het aangieten van de wortelstelsels ook bescherming tegen *Fusarium moniliforme* in maïs en *F. oxysporum* f.sp. *melonis* in meloen (Gao et al., 2001; Dong and Cohen, 2001). Bij bladbehandeling is de effectiviteit afhankelijk van het tijdstip van toediening.

Ook extracten van andere niet-pathogene schimmels kunnen als elicitor functioneren. Cultuurfiltraten van planten-groei stimulerende schimmels induceerden ISR tegen *Colletotrichum orbiculare*, door lignificatie van plantencelwanden (Koike et al., 2001). Celwandextracten van gist kunnen weerstand induceren tegen o.a. valse meeldauw in sojabonen en gerst, en *Botrytis cinerea* en *Rhizoctonia solani* in sla (Lyon et al., 1995). Behandeling induceert de activiteit van fytoalexinen. De formulering van het toegepaste middel is belangrijk voor de effectiviteit, met name het gebruik van een geschikte adjuvant. Echter, de relatie tussen de resultaten met gist celwandextracten in laboratoriumproeven en veldexperimenten voor bestrijding van valse meeldauw in gerst was zwak.

Ook componenten van plantpathogene schimmels kunnen weerstand in planten induceren. Conidia van *Botrytis cinerea*, die d.m.v. een hittebehandeling afgedood waren, induceerden weerstand tegen *B. cinerea* op wortelschijven. Er werd na behandeling een versterkte verkurving van het weefsel en een accumulatie van fytoalexinen gevonden (Harding and Heale, 1981; Garrod et al., 1982).

Uit *Verticillium dahliae* zijn niet-geïdentificeerde elicitors geïsoleerd, die naast een overgevoeligheidsreactie de productie van PR gerelateerde eiwitten en fytoalexinen induceerden in bladeren van katoen (Dubery and Slater, 1997). Schimmelextracten zijn relatief ééenvoudig tegen lage kosten in grote hoeveelheden te produceren.

3.1.3 Planten-extracten

Ethanol-extracten van de plant *Reynoutria sachalinensis* gaven bij bladbespuitingen bescherming tegen echte meeldauw op begonia, tomaat en komkommer en tegen *Botrytis* op peper (Schmidt et al., 1996; Herger and Klingauf, 1990; Herger et al., 1988). Dit extract lijkt een laag risicoprofiel te hebben. Het gebruik hiervan voor bestrijding van ziekten en plagen is gepatenteerd en vermarkt onder de naam Milsana. Bladbehandelingen met 4% ammoniumlignosulfonaat, een afvalproduct van de papierindustrie, gaf geïnduceerde weerstand in tomaat en peper tegen de bacterie *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* (Abbasi et al., 2002). Er werden geen fytotoxische effecten waargenomen.

Bespuitingen van de onderkant van komkommerbladeren met extracten van spinazie of rabarber induceerde resistentie tegen *Colletotrichum lagenarium* (Doubrava et al., 1988). Het effect hiervan was al zichtbaar 20-36 uur na de bespuiting. Oxaalzuur werd geïdentificeerd als de actieve component.

Behalve het gebruik van bladbespuitingen, kan ook het verwerken van plantenproducten in substraten leiden tot inductie van weerstand. Het gebruik van veenmos compost waar pulp en afval van de papierverwerkende industrie doorheen was gemengd, gaf bij tomatenplanten een verhoogde resistentie tegen de bodemgebonden schimmel *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici* (Pharand et al., 2002).

Behandeling resulteerde o.a. in de afzetting van lignine en callose in de celwanden van de vaatbundels in de wortel.

3.2 Gezuiverde (chemische) componenten

3.2.1 Carbohydraten

Verschillende oligosacchariden kunnen fungeren als een elicitor voor systemische resistentie. Door afbraak van pectines tijdens de pathogenese worden er oligogalacturonides gevormd die resulteren in een accumulatie van fytoalexinen (Davis et al., 1986). Het resultaat was afhankelijk van het molecuulgewicht van de oligogalacturonides.

Oligomeren van galacturonzuur en oligoglucanen, geïsoleerd uit *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea*, waren in staat om in relatief lage concentraties (5-100 µg/ml voor undecagalacturonide en 0.1 µg/ml voor oligo-β-glucan) binnen 6-10 uur een sterke accumulatie van waterstofperoxide in komkommer hypocotylen te induceren (Svalheim and Robertsen, 1993). Peroxidasen zijn betrokken bij de lignificatie van plantencelwanden, en bij de cross-linking van hydroxyproline-rijke glycoproteïnen en suberine precursors, processen die van belang zijn bij de weerbaarheid tegen schimmels.

Oligosacchariden zijn in het algemeen wateroplosbaar, weinig toxisch en relatief goedkoop te extraheren uit schimmel en plantmateriaal. Het gebruik van oligogalacturonides voor de beheersing van plantenziekten d.m.v. gewasbespuitingen is gepatenteerd, evenals methoden voor de extractie van deze verbindingen (Lyon et al., 1995).

3.2.2 Chitine en chitosan

Chitine is een component van de celwand van schimmels, insecten en schaaldieren. Chitine kan ook weerstand in verschillende planten induceren.

Resistentie tegen schimmelziekten door accumulatie van fytoalexines en/of lignificatie na behandeling met chitine is aangetoond bij o.a. aardappel (*Phytophthora infestans*), tomaat (*Fusarium oxysporum*), komkommer (*Pythium aphanidermatum*), en kool (*Plasmidiophora brassicae*) (Van der Krieken et al., 1995). Soms werd er bij bladbehandeling een fytotoxisch effect gevonden, zoals bij kool (Evans, 1993).

Chitosan bestaat uit oligomeren van β -1,4 glucosamines, die ontstaan na chemische (zuur-hydrolyse) of enzymatische afbraak van chitine. Chitosan komt in de celwand van bepaalde schimmels ook van nature voor, zoals bij *Mucor rouxii* (Wu et al., 2005). De chitosan producten kunnen verschillen in gemiddeld molecuulgewicht en de mate van acetylering, maar binden als polykationen onder fysiologische condities allen sterk aan negatief geladen groepen van plant en pathogenen.

Net als chitine kan ook chitosan fungeren als elicitor. Met een concentratie van 3 μ g/ml werd de sporenkieming van de schimmel *Fusarium solani* effectief geremd door inductie van fytoalexinen in sojaboon (Keen et al., 1983). Behandeling van tomatenzaad met chitosan induceerde SAR tegen *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis-lycopersici* (Benhamou et al., 1994). De zaden werden 15 min gedompeld in 0.1-1 mg/ml opgeloste chitosan en daarna gedroogd. De behandeling resulteerde in een vertraging van de ziekteontwikkeling, maar niet in een volledige bescherming van de kiemplant. Het effect was concentratie-onafhankelijk. Verder induceerde zaadbehandeling (15 min) met chitosan (2-8 mg/ml) weerstand tegen *Fusarium graminearum* in tarwe (Reddy et al., 1999). Door deze behandeling werd ook de zaadkieming gestimuleerd. Na behandeling van gierst zaad met een formulering van Chitosan (Alexatm) werd een weerstandsbevordering gevonden tegen valse meeldauw (Sharatchandra et al., 2004). Onder kascondities gaf de zaadbehandeling 48% bescherming. Met behulp van bladbespuitingen kon een bescherming van maximaal 71% gerealiseerd worden. Behandeling van sojabonen met gedepolymeriseerde chitine gaf een betere kieming, meer peulen, een hoger droge stof gehalte, een groter gewicht per boon (ca. 20%) en een lager percentage lage kwaliteit bonen dan de onbehandelde controle (Hirano et al., 2000). Het chitine dat enzymatisch gedepolymeriseerd was, gaf een beter resultaat dan met zuur gehydrolyseerde chitine of dan carboxymethyl-chitine. Het groeibevorderende effect was positief gecorreleerd met chitinase activiteit in de boon tijdens de kieming.

Chitosan en chitine kunnen ook een direct antimicrobieel effect hebben. In een concentratie van 0.1% remden beide componenten de groei van de bacterie *Salmonella typhimurium* (Wu et al., 2005). Chitosan had verder een effect op de regulatie van chitine synthase van *Fusarium oxysporum*. Chitine en chitosan kunnen ook een indirect bestrijdingseffect hebben via stimulering van het antagonisme. Chitinase producerende micro-organismen, die de celwand van pathogene schimmels kunnen aantasten, worden door de toevoeging van chitine en chitinase gestimuleerd.

Chitine en chitosan zijn goedkope bulkproducten. Chitosan kan uit chitine worden gemaakt zonder het gebruik van chemisch-synthetische middelen en kunnen beide als "natuurlijk" beschouwd worden.

3.2.3 Onverzadigde plantaardige vetzuren

Vetzuren bleken in staat een systemische resistentie te kunnen induceren tegen *Phytophthora infestans* in aardappel (Cohen et al., 1991). Van vijf onderzochte vetzuren bleken vooral arachidonzuur en eicosapentenonzuur effectief. Arachidonzuur is van nature aanwezig in de sporen en het mycelium van *P. infestans* en komt vrij in het plantenweefsel na infectie. Dit vetzuur kan worden beschouwd als een niet specifieke elicitor van *P. infestans* (Lyon et al., 1995). Eicosapentanonzuur is in hoge concentraties (25%) aanwezig in visolie en kan daar goedkoop uit gewonnen worden. Bij een concentratie van 2 mg/ml werden aardappelplanten gedurende een periode van 12 dagen effectief beschermd (94-97% minder aangetast bladoppervlak), hoewel deze vetzuren wel op de behandelde bladeren necrotische vlekken veroorzaakten. Linolenic, linoleic en oleic acid waren minder fytotoxisch maar gaven ook minder bescherming. De slechte water oplosbaarheid is een nadeel bij het gebruik van deze componenten.

3.2.4 Organische zuren

Salicylzuur bindt aan een receptoreiwit in de plant waardoor de productie van PR-gerelateerde eiwitten en SAR op gang komt. Behandeling met salicylzuur helpt tegen een range van pathogene virussen, schimmels en bacteriën in zowel monocotylen als dicotylen (Kessman et al., 1994).

Echter, salicylzuur wordt door de plant vrij snel geïmmobiliseerd door conjugatie tot β -glucosides, waardoor geen systemische verspreiding in de plant kan plaatsvinden. Salicylzuur is al in lage concentraties fytotoxisch en wordt niet voor gewasbespuitingen en zaadbehandelingen gebruikt (Jain et al., 1989). Salicylzuur kan ook een direct effect hebben op pathogenen, zoals op de schimmel *Eutypa lata* (Amborabe et al., 2002).

Behandeling van maïs zaad met ascorbinezuur, een antioxidant, stimuleerde zaadkieming en plantgroei (Asthana and Srivastava, 1978). Het vervroegde ook de bloei. Door deze snellere opkomst en groei kan zaadbehandeling met ascorbinezuur mogelijk effectief zijn tegen bodempathogenen. Behandeling met salicylzuur remde de zaadkieming juist. Er is in deze studie niet gekeken naar de inductie van weerstand. Jasmonzuur is een natuurlijke groeiregulator, die o.a. betrokken is bij sluiting van stomata, veroudering van bladeren en ethyleenproductie bij vruchten. Behandeling van aardappel en tomaat met lage concentraties (62.5 μ g/ml) jasmonzuur gaf lokale bescherming, maar bij hogere concentraties (1 mg/ml) systemische bescherming tegen *Phytophthora infestans* (Cohen et al., 1993). Acht dagen na behandeling was de bescherming nog steeds 77%. Het mechanisme van de bescherming bij deze Solanaceae is niet bekend. Behandeling met jasmonzuur gaf kortdurige bescherming (< 3 dagen) tegen meeldauw (*Erysiphe graminis* f. sp. hordei) in gerst (Schweizer et al., 1993). Jasmonzuur induceert de vorming van een aantal eiwitten, waaronder het natuurlijke fungicide thionine. Ook jasmonzuur is fytotoxisch bij hoge doseringen (> 1 mg/ml). Het gebruik van jasmonzuur voor gewasbespuitingen is gepatenteerd.

DL- β -butyric acid (BABA) is een aminozuur, dat niet in eiwitten wordt ingebouwd en dat weinig in de natuur gevonden wordt (Jakab et al., 2001). BABA is alleen in de exudaten van tomatenplanten gevonden. BABA is een sterke inducer van SAR in veel verschillende pathosystemen, waaronder veel schimmelziekten in groentegewassen (Pajot et al., 2001; Silue et al., 2002). BABA wordt systemisch in de plant getransporteerd en is fytotoxisch in een aantal gewassen. Commercieel verkrijgbare BABA is op chemische wijze gesynthetiseerd en dus onaanvaardbaar voor de biologische sector. In hoeverre BABA ook op een kosteneffectieve wijze uit tomatenplanten gezuiverd kan worden, is niet bekend.

Oxaalzuur is ook geïdentificeerd als elicitor van weerstandsreacties bij planten. Deze stof komt in grotere hoeveelheden in rabarber voor (zie hoofdstuk 4.1.3).

3.2.5 Overige plantenmetabolieten

2-Furoic acid (2FA) is een alkaloïde dat als metaboliet gevonden wordt in de plant *Erythroxyllum dekindtii* (www.reciprocalnet.org). Dompeling van wortels in 10 μ M 2FA induceerde resistentie in tomatenzaailingen en gaf een betere bescherming tegen *Fusarium oxysporum* f.sp. lycopersici dan salicylzuur (Miyazawa et al., 1998). De werking berust op de activiteit van celwand gebonden peroxidase, die door de cross-linking van lignine en eiwitten zorgt voor een versterking van de celwand. In hoeverre 2FA op kosteneffectieve wijze als natuurlijk product is te winnen, kan niet gezegd worden. 2FA was zelfs in een concentratie van 1000 μ M niet fytotoxisch.

Riboflavine is een plantaardig water-oplosbaar vitamine (B2) dat al in lage dosering (0.5 mM) SAR induceert tegen verschillende ziekten in tabak (*Alternaria alternata* en TMV), tegen *Phytophthora parasitica* in *Arabidopsis* en, in combinatie met methionine, metaalionen en een surfactant ook tegen meeldauw (*Peronospora* sp.) in aardbeiplanten (Gozzo, 2003; Wang and Tzeng, 1998; Dong and Beer, 2000). Riboflavine is een "photosensitizer", dat actieve zuurstof produceert in aanwezigheid van reducerende substraten. Riboflavine veroorzaakt geen celdood in planten, maar reageert als een "elicitor".

3.2.6 Schimmelproducten

Sommige mycotoxinen, zoals fumonisine B1 uit *Fusarium moniliforme* en het AAL toxine uit *Alternaria alternata* kunnen ook het resistentiemechanisme van planten activeren (Asai et al., 2000; Stone et al., 2000). Het is duidelijk dat deze relatief toxische componenten niet voor toepassingen als zaadbehandelingen in aanmerking komen.

3.2.7 Bladbemestingstherapie

Behandeling van kiemplanten met (micro)nutriënten kan resulteren in inductie van weerstand (Reuveni and Reuveni, 1998). Behandeling van kool met fosfaat (K₂HPO₄ en K₃PO₄) gaf bescherming tegen meeldauw in bloemkool (Silué et al., 2002). K₂HPO₄, gecommmercialiseerd onder de naam Phytogard, gaf in een concentratie van ca. 40 ppm volledige bescherming tegen meeldauw (*Bremia lactucae*) in sla (Pajot et al., 2001). Er werd een direct effect van fosfaat gevonden op de kieming van sporen. Daarnaast werd resistentie geïnduceerd die tenminste 15 dagen duurde, maar er werden geen PR eiwitten geïnduceerd. Dit zou er op duiden dat naast een direct mycotoxisch effect, er mogelijk sprake is van een ISR, maar zeker niet van een SAR respons.

Een enkele behandeling van komkommerbladeren met een micronutriënten oplossing van H₃BO₃, CuSO₄ en MnCl₂ of van K₂HPO₄ gaf een sterke reductie van het aantal lesies veroorzaakt door echte meeldauw (*Phaerotheca fuliginia*) als gevolg van een SAR inductie (Reuveni et al., 1997). Bladbespuiting van komkommer met K₂HPO₄ resulteerde in zichtbare necrotische lesies als gevolg van een overgevoelighedsreactie (Orober et al., 2002). Bij komkommer werd een verhoogde productie van salicylzuur en de vorming van superoxide en waterstofperoxide gevonden, wat duidt op een SAR inductie. Kaliumfosfaat reduceerde ook infecties van tomaat en peper met de bacterie *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* (Abbasi et al., 2002).

Kaliumsilicaat kan meeldauw in komkommer en druif reduceren bij een concentratie van 17 mM (Bowen et al., 1992; Menzies et al., 1992; Liang et al., 2005). Echter, kaliumsilicaat (K₂SO₃) wordt synthetisch gemaakt en is niet toegestaan in de biologische landbouw.

In experimenten met zaailingen van kool werd na behandeling van blad met verschillende micronutriënten een beschermend effect gevonden tegen valse meeldauw (*Peronospora parasitica*). Echter, de behandelingen gaven ook vaak bladschade (Van der Wolf et al., 2012).

Behandeling van gierstzaad met 50 mM proline, een aminozuur met een secundaire aminogroep, gaf zowel in kas- als in veldexperimenten een goede bescherming tegen valse meeldauw, veroorzaakt door *Sclerospora graminicola* (Raj et al., 2004). Inductie van resistentie werd ook gevonden drie dagen na bladbehandeling. De resistentie was aanwezig tijdens de gehele ontwikkeling van de plant. Proline had ook een positief effect op de gewasgroei en -ontwikkeling en op de zaadproductie.

Bladbemesting met compost extracten (niet gefermenteerd) of compost thee (gefermenteerd) kan ook weerstand in planten induceren (voor overzichtsartikelen: Litterick et al., 2004 en Scheuerell and Mahaffee, 2002). Goede resultaten zijn o.a. behaald bij de bestrijding van *Xanthomonas vesicatoria* in tomaat (Al-Dhamani et al., 2003). Een deel van het effect wordt veroorzaakt door gunstige micro-organismen die in de extracten aanwezig zijn, maar filtergesteriliseerde extracten hebben ook een (geringer) effect. Het bestrijdingseffect van een behandeling van het blad met compost thee is in de regel minder dan van synthetische pesticiden.

In veel compostextracten is dierlijke mest verwerkt, waardoor in potentie ook humane- en veterinaire pathogenen via de extracten kunnen worden verspreid. Vermeerdering van de pathogenen tijdens de productie van compost thee is nooit vastgesteld, tenminste zo lang er geen extra nutriënten aan het compost worden toegevoegd. Het reproduceerbaar produceren van compost is lastig, waardoor een bestrijdingseffect moeilijk gegarandeerd kan worden. Verder blijkt er grote variatie te bestaan in de bestrijdingseffecten, afhankelijk van de productiewijze van de compost thee (ingrediënten, fermentatie, beluchting), van het pathogeen en ook van het seizoen. Soms ging een bestrijdingseffect gepaard met een productieverlies, mogelijk door toxische organische zuren die m.n. tijdens anaërobe fermentatie ontstaan. Of zaadbehandeling met (concentraten van) compost thee ook effectief kunnen zijn, is onbekend.

3.3 Effect in de praktijk

Veel van de beschreven middelen zijn alleen onder gecontroleerde omstandigheden in de kas getoetst. Hoewel de informatie wellicht direct toepasbaar is op planten die onder veldomstandigheden worden geteeld, moet bedacht worden dat planten vaak al te maken hebben met vele biologische en fysische stress factoren. Hierdoor worden stress-gerelateerde metabolische routes wellicht al aangeschakeld. Het effect van de “elicitors” kan verder afhankelijk zijn van de bemesting.

De inductie van de PR eiwitten, chitinase, chitosanase en peroxidase, is in *Arabidopsis thaliana* sterk vertraagd bij een lage stikstof gift, hoewel de maximum activiteit niet significant verschilde (Dietrich et al., 2004). Al genoemd is dat behandeling met “elicitors” geen curatief effect heeft en dat het tijdstip van behandeling kritisch is. Dit vereist een goede kennis van de epidemiologie van pathogenen en de beschikbaarheid van goed werkende waarschuwingssystemen. Verder reageren niet alle cultivars op gelijke wijze op “elicitors” (De Rocha and Hammerschmidt, 2005). Dit is o.a. gevonden voor de chemische inducer Actiguard, in relatie tot het komkommer - *Didymella bryoniae* pathosysteem. Ook het groeistadium van de plant kan van invloed zijn op het effect van de inducer. Een voorbeeld hiervan is de resistentiereactie van bloemkoolplanten op Phytogard (fosfaat). Besproeiing van jonge planten leidde niet tot een langdurige, systemische weerstand tegen valse meeldauw, maar wortelbehandeling van oudere planten wel (Bécot et al., 2000). Een aantal PR eiwitten die in de plant geïnduceerd worden, hebben allergene eigenschappen (Gozzo, 2003). Hier zal beter naar gekeken moeten worden voordat elicitors van geïnduceerde weerstand veel gebruikt gaan worden. Tenslotte vraagt een resistentiereactie ook energie van de plant. Soms vindt er, bij gebruik van elicitors, een lagere productie en een reductie van plantengroei plaats (Kuc, 1995; Heil, 2001). Dit speelt vooral een rol bij lage stikstofcondities en in een bepaald ontwikkelingsstadium van de plant, zoals tijdens de vorming van scheuten bij tarwe (Heil et al., 2000). Weerstands inducers kunnen ook in een geïntegreerde beheersingsstrategie gebruikt worden. Zo werd bacteriebladvlekkenziekte op tomaat, veroorzaakt door *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*, bestreden met specifiek werkende bacteriofagen in combinatie met acibenzolar-S-methyl, een synthetisch middel dat weer weerstand induceert (Obradovic et al., 2005). De afzonderlijke componenten gaven geen of slechts een beperkt beschermend effect.

3.4 Perspectieven op toelating

Met onderzoek aantonen dat bepaalde natuurlijke middelen de weerstand van de plant kunnen verhogen is een eerste stap. Om het middel daadwerkelijk in de praktijk toe te kunnen passen zijn vervolgstappen essentieel. Allereerst moet er een leverancier gevonden worden die de middelen op de markt wil zetten. Zo'n leverancier zal dat alleen doen als er voldoende markt voor is. Sommige middelen zijn al op de markt en kunnen daardoor vaak snel toegepast worden, mits het middel ook wettelijk voor die toepassing gebruikt mag worden.

Om een middel als gewasbeschermingsmiddel te mogen toepassen moet het middel 'toegelaten' zijn. In Nederland wordt deze toelating op dit moment nog geregeld door het College voor de Toelating van Bestrijdingsmiddelen en Biociden (CTGB). Bij toelating wordt ook aangegeven voor welke toepassing het middel gebruikt mag worden.

Voor nieuwe middelen waarvoor toelating aangevraagd wordt, moet door de aanvrager een dossier geleverd worden met resultaten van (eco)-toxicologische studies. Het aanleggen van zo'n dossier kost in het algemeen veel geld en is in de praktijk een zeer hoge drempel voor het aanvragen van toelating, met name voor middelen voor een relatief kleine markt. Soms zijn er echter al gegevens voor zo'n dossier voor handen, wat de kosten kan drukken.

4 Effecten van elicitors in monocotyle gewassen.

4.1 Monocotylen

Onderzoek naar geïnduceerde resistentie heeft zich voor een belangrijk deel gericht op dicotyle gewassen. Onderzoek aan onder meer mutanten van *Arabidopsis thaliana* heeft inzicht gegeven in de moleculaire achtergronden. In monocotyle gewassen is aanzienlijk minder onderzoek gedaan naar geïnduceerde resistentie, en is er weinig bekend over het moleculaire mechanisme van weerstandsinductie (De Vleeschauwer et al., 2008). Daarom ligt de focus van deze studie op monocotylen. Het meeste onderzoek is gedaan aan rijst.

Ook zijn er in monocotylen minder studies gedaan naar primen, waarin het verdedigingsmechanisme tegen ziekteverwekkers wordt geactiveerd door elicitors toe te dienen die de aanmaak van zogenaamde fytoalexinen stimuleren. (Conrath et al., 2006). Fytoalexinen zijn laag-moleculaire secundaire metabolieten die een plant na infectie aanmaakt en die antimicrobiële activiteit vertonen (Hammerschmidt, 1999). In monocotylen zijn zowel 'systemic acquired resistance' (SAR) (Kessmann et al., 1994; Sticher et al., 1997) als 'induced systemic resistance' (ISR) aangetoond (Krishnamurthy and Gnanamanickam, 1997; 1998). Tot nu toe zijn er weinig secundaire metabolieten geïdentificeerd die via de jasmonzuur route in monocotylen geïnduceerd worden (Yedidia et al., 2011).

In een review hebben Kogel and Langen (2005) geprobeerd uiteen te zetten in hoeverre de verdedigingsroutes in dicotylen en monocotylen geconserveerd zijn. In rijst komen veel hogere gehalten aan salicylzuur voor dan in de meeste dicotyle gewassen. Na infectie lopen gehalten niet op, wat de rol van salicylzuur in systemische reacties van rijst onduidelijk maakt. Het is echter aannemelijk dat andere componenten die uit salicylzuur in rijst gemaakt worden, een vergelijkbare functie hebben als in dicotylen. Dit leidde ze af uit het feit dat bepaalde regulerende eiwitten zowel in monocotylen als in dicotylen aangetroffen zijn. Homologen van het *Arabidopsis thaliana* NPR1 gen (AtNPR1, non-expressor van PR genen) zijn in diverse monocotylen gevonden. Ook aminozuren die nodig zijn voor de functie van het NPR1 gen zijn in rijst aangetroffen. Overexpressie van AtNPR1 in rijst geeft weerstand tegen de bacterie *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, wat erop duidt dat rijst een verdedigingsroute deelt die gelijk is aan de door NPR1-gemedieerde verdedigingsroute. NH1 lijkt verdedigingsgenen in rijst gemakkelijker te activeren dan zijn ortholoog (gerelateerde genen ontstaan uit hetzelfde gen van de laatste gemeenschappelijke voorouder) van *Arabidopsis*. Dit wijst erop dat er verschillen zijn tussen rijst en *Arabidopsis* in het reguleren van de inductie van verdedigingsgenen (Kogel and Langen, 2005; Chern et al., 2005; Dong, 2004). Quilis et al. (2008) vonden dat expressie van het AtNPR1 gen in getransformeerde rijst weerstand gaf tegen schimmels en bacteriën door de expressie van SA-responsieve genen te 'primen'. Expressie van het AtNPR1 gen in deze rijst zorgde echter wel voor een hogere gevoeligheid voor virussen. Samenvattend concludeerden Kogel en Langen (2005) dat centrale elementen van geïnduceerde resistentieroutes geconserveerd zijn onder dicotylen en monocotylen, maar dat de regulatie ervan en interactie met andere routes in beiden verschillend zouden kunnen zijn. Ook De Vleeschauwer (2008) ging in op verschillen in verdedigingsroutes tussen dicotylen en monocotylen. Hij geeft aan dat er waarschijnlijk aanzienlijke verschillen zijn tussen rijst en *Arabidopsis* in de regulatie van door NPR1/NH1 gecontroleerde verdedigingsgenen. Dit zou toe te schrijven kunnen zijn aan de hogere endogene gehalten aan SA in rijst. ISR kon in rijst opgewekt worden door de *Pseudomonas fluorescens* stam WCS374r. Dit kwam overeen met de klassieke ISR-route in *Arabidopsis thaliana*, die door *Pseudomonas fluorescens* stam WCS417r geïnduceerd werd, waaruit hij concludeerde dat monocotylen en dicotylen delen in evolutionair geconserveerde signaaltransductieroutes (De Vleeschauwer, 2008).

4.1.1 *Oryza sativa* (rijst)

Het meeste onderzoek aan geïnduceerde resistentie in monocotyle gewassen heeft plaatsgevonden in rijst.

Riboflavine en zijn ge-dimethyleerde aminoderivaat roseoflavine induceerden systemische resistentie tegen de rijst blast disease, veroorzaakt door de schimmel *Pyricularia oryzae*. Dit gebeurde zowel bij toediening aan de bodem (40 mg/kg) als bij toediening aan het inoculum (10 µg/ml) (Aver'yanov *et al.*, 2000). Deze auteurs denken dat een toename in actieve zuurstofproductie een hypergevoeligheidsreactie teweegbrengt en dat beiden bijdragen aan de verhoogde weerstand.

Riboflavine induceerde in rijst ook weerstand tegen *Rhizoctonia solani*, de veroorzaker van de *sheath blight disease* (Taheri and Höfte, 2007; Taheri en Tarighi, 2010). Taheri en Tarighi (2010) gaven aan dat de verhoogde weerstand toe te schrijven is aan het activeren van de octadecanoid route, welke leidt tot de aanmaak van jasmonaten. Deze zorgen voor een activatie van het fenyylpropanoid metabolisme, waardoor lignificatie optreedt zodra een pathogeen aanvalt en vervolgens een fysische barrière tegen pathogenen ontstaat ("priming").

Thiamine (vitamine B₁) induceerde systemic acquired resistance (SAR) in rijst (Ahn *et al.*, 2005). Thiamine stimuleerde de expressie van pathogeen-gerelateerde (PR) genen. Thiamine stimuleerde ook de up-regulatie van proteïn kinase C activiteit. De effecten van thiamine verspreidden zich systemisch in de plant en de effecten hielden zeker 15 dagen aan. Door onderzoek aan mutanten van *Arabidopsis thaliana* kon geconcludeerd worden dat thiamine SAR induceert via salicylzuur en Ca²⁺-gerelateerde signaal transductieketens.

Thiamine induceerde ook SAR in diverse andere gewassen, bijvoorbeeld in tabak, komkommer en *Arabidopsis thaliana*. De SAR was breed en werkzaam tegen schimmels, bacteriën en virussen. De auteurs concludeerden dat thiamine veelbelovend is om aantastingen te beheersen.

Probenazole, het actieve ingrediënt in Oryzmate, beschermt vele variëteiten van rijst tegen *Magnaporthe grisea*. Sakamoto *et al.* (1999) identificeerden een gen dat op probenazole reageerde, het RPR1 gen. Dit gen vertoonde structurele gelijkheid met bekende ziekte-resistentiegenen. De expressie van het RPR1 gen in rijst kan ge-upreguleerd worden door verbindingen die SAR induceren, zoals probenazole, BTH en salicylzuur en door inoculatie met ziekteverwekkers. Salicylzuur resulteerde in minder hoge RPR1 expressie en geïnduceerde weerstand dan probenazole en BTH. Het RPR1 gen kon niet in alle geteste variëteiten gevonden worden waarin probenazole effectief was. Wel kwamen er dan homologe sequenties voor die mogelijk betrokken zijn bij deze vorm van ziekteresistentie.

Iwai *et al.* (2007) vonden dat probenazole in het 4-blad stadium niet resulteerde in verhoogde ophoping van salicylzuur en PR eiwitten. In het 8-blad stadium gebeurde dat wel. Salicylzuur induceerde resistentie in volwassen planten, maar niet in jonge planten, waaruit de auteurs concludeerden dat de door probenazole geïnduceerde weerstand in rijst leeftijdsafhankelijk gereguleerd is via ophoping van salicylzuur.

Xie *et al.* (2011) onderzochten de rol van fytochroom in de JA en SA signaalroutes in rijst door onderzoek aan wild-type en fytochroom mutanten. In wild-type planten waren oude bladeren resistenter tegen *Magnaporthe grisea* dan nieuwe bladeren. In de fytochroom mutant waren beiden gevoelig. Exogene toediening van JA of SA resulteerde in de inductie van PR1 eiwitten in oude bladeren, maar niet in nieuwe bladeren van wild-type planten. In de fytochroom mutant vond minder ophoping van PR1 eiwitten plaats, zowel in oude als in nieuwe bladeren. De resultaten wezen erop dat fytochroom nodig is voor de leeftijd gerelateerde weerstand van rijst tegen *Magnaporthe grisea* en indirect de expressie van PR1 eiwitten verhoogt door het reguleren van SA- en JA-afhankelijke verdedigingsroutes.

De Vleeschauwer (2008) geeft in zijn proefschrift aan dat de rol van salicylzuur in signaalroutes die een rol spelen bij het ontstaan van weerstand in rijst nog veel onduidelijk is. Rijst heeft veel hogere gehalten aan salicylzuur dan bijvoorbeeld tabak of *Arabidopsis* en reageert ook op exogene toediening van salicylzuur. In rijst is een SA-sigtaalroute aangetoond, waarin componenten aangetroffen zijn die ook in de SAR-route in *Arabidopsis* gevonden zijn. Het *NPR1* gen speelt hierin een rol.

NPR1 functioneert verder in de SAR-route dan SA (Srinivasan *et al.*, 2009). In rijst zijn vijf *NPR1*-achtige genen gevonden. Een ervan vertoont 60% gelijkheid met *NPR1* in *Arabidopsis*. Vleesschauwer (2008) geeft aan dat er waarschijnlijk aanzienlijke verschillen zijn tussen rijst en *Arabidopsis* in de regulatie van door *NPR1/NH1* gecontroleerde verdedigingsgenen. Dit zou toe te schrijven kunnen zijn aan de hogere endogene gehalten aan SA in rijst. Het feit dat de *NPR1/NH1* functie in rijst vergelijkbaar is met die in *Arabidopsis* roept de vraag op of SA een centrale rol speelt in geïnduceerde weerstand in rijst. Daar komt nog bij dat in diverse studies geclaimd is dat exogene toediening van SA of van zijn functionele analogen BTH, dichloroisonicotinic acid (DCINA) en probenazole partiële weerstand tegen de schimmel *Magnaporthe oryzae* kan induceren (Sakamoto *et al.*, 1999; Manandhar *et al.*, 2000; Kogel and Langen, 2005; Iwai *et al.*, 2007). Anderzijds nemen SA gehalten niet significant toe na infectie, wat erop duidt dat SA niet de beperkende factor is in signaaltransductie leidend tot geïnduceerde weerstand in rijst. Dit wordt ook bevestigd door studies met rijst mutanten. Hoge gehalten aan SA in rijst lijken geen signaal te zijn voor de activatie van verdedigingsgenen en geïnduceerde weerstand, maar zouden kunnen fungeren als een anti-oxidant, die rijst beschermt tegen oxidatieve stress.

Ook is de rol van jasmonzuur in het verdedigingsmechanisme van rijst nog onduidelijk (De Vleesschauwer, 2008). Toediening van jasmonzuur of methyljasmonaat aan celculturen van rijst induceerde verdedigingsmechanisme geassocieerde transcripts en zorgde voor ophoping van de phytoalexinen momilactone A en sakuranetin. Daarnaast werd de activiteit van lipoxygenase, een sleutelzym in de octadecanoid route die leidt tot synthese van jasmonzuur, vroeger en meer geactiveerd in incompatibele interacties tussen rijst en *Magnaporthe oryzae* dan in compatibele interacties, terwijl transcripts van chloroplastisch lipoxygenase ge-upreguleerd werden na behandeling met chemicaliën die SAR induceren, zoals BTH, INA en probenazole. Ook werd gevonden dat door pathogenen geïnduceerde overexpressie van een rijst allene oxide synthase gen, dat codeert voor een enzym dat een sleutelrol speelt in de biosynthese van jasmonzuur, resulteert in verhoogde gehalten aan jasmonzuur, verhoogde PR gen transcript ophoping en verhoogde weerstand tegen *Magnaporthe oryzae*. Rijstbladeren waaraan INA toegevoegd was, lieten ook verhoogde gehalten aan jasmonzuur zien. Een en ander duidt er volgens Vleesschauwer (2008) op dat de octadecanoid route, en dus jasmonzuur actie, een rol spelen in de activatie van verdedigingsgenen in rijst. Net als in andere plantensoorten is er in rijst interactie tussen SA en JA signaalroutes. Dit is af te leiden uit de expressie van enkele verdedigingsgenen en veranderingen in endogene JA en SA gehalten na verwonding.

De Vleesschauwer *et al.* (2008) onderzochten het mechanisme van 'induced systemic resistance' (ISR) in rijst. De bacterie *Pseudomonas fluorescens* WCS374r, die pseudobactin produceert, is in staat ISR in rijst te induceren tegen *Magnaporthe oryzae*. De onderzoekers toonden aan dat de geïnduceerde weerstand gereguleerd is door een jasmonzuur/ethyleen gemoduleerde signaaltransductieketen die salicylzuur-onafhankelijk is. Een dergelijk mechanisme was ook gevonden in *Arabidopsis thaliana*. Een siderofoor van het pseudobactine type bleek de cruciale determinant voor het opwekken van de ISR respons. In rijst induceerde WCS374r een weerstand die mechanisch afweek van de door Bion 50 WG (benzothiazazole (BTH)) geïnduceerde weerstand tegen blast en van door *P. aeruginosa* 7NSK2 geïnduceerde systemische weerstand. Chemische inductie van resistentie tegen *Magnaporthe oryzae* door benzothiazazole is onafhankelijk van jasmonzuur en ethyleen, maar gaat gepaard met geprimeerde expressie van salicylzuur-gevoelige afweergenen, gelijkwaardig aan de SA-afhankelijke SAR in dicotylen. Dit duidt erop dat verschillende routes actief zijn die een rol spelen bij het induceren van weerstand tegen *M. oryzae*. Ook duidt het erop dat monocotylen en dicotylen evolutionair geconserveerde signaaltransductieroutes delen. De Vleesschauwer *et al.* (2010) onderzochten ook de rol van abscisinezuur (ABA) in de afweer van rijst tegen *Cochliobolus miyabeanus*. ABA bleek een belangrijke functie te vervullen in de afweer tegen deze schimmel. Exogene toediening van ABA had een positief effect op het basale resistentieniveau van rijst tegen *Cochliobolus miyabeanus*. Deze resistentie is onafhankelijk van door SA, JA of callose-bemiddelde afweerreacties. Er is een negatieve interactie met de ethyleenroute. De auteurs concludeerden dat de weerstandsverhoging door ABA deels toe te schrijven is aan het onderdrukken van door *Cochliobolus miyabeanus* geïnduceerde ethyleenactie.

IJzerchloride (FeCl_3), dikaliumwaterstoffsfaat (K_2HPO_4) en salicylzuur konden weerstand van rijst tegen *Magnaporthe grisea* verhogen, zowel in een kas als buiten in het veld. In de kas hadden de chemicaliën zowel een effect als ze aangegoten werden als wanneer ze op het blad gespoten werden.

In het veld werkte bladbespuiting goed. IJzerchloride werkte het best (Manandhar *et al.*, 1998).

Samenvattend blijken zowel verbindingen die de salicylzuurroute activeren, als verbindingen die de jasmonzuurroute activeren, resistentie in rijst te kunnen induceren. Commerciële verbindingen, zoals Oryzemat (met daarin probenazole) en BTH-Bion hebben al hun waarde bewezen in de praktijk. Ook methyljasmonaat, dat de jasmonzuurroute activeert, zou ingezet kunnen worden in een geïntegreerde gewasbescherming in rijst.

4.1.2 Pennisetum glaucum (parelgierst)

Pushpalatha e.a. (2007) onderzochten effecten van diverse vitaminen op weerstandsverhoging van *Pennisetum glaucum* tegen valse meeldauw, veroorzaakt door *Sclerospora graminicola*. Menadione natrium bisulfiet (MSB) (=vitamine K3), niacine (vitamine B3) en riboflavine (vitamine B2) gaven de beste resultaten (Tabel 1). Zaden die met MSB, niacine en riboflavine, of combinaties daarvan behandeld werden, induceerden maximale resistentie op de vierde dag na inoculatie met het pathogeen. Deze weerstand bleef gehandhaafd tot het einde van het groeiseizoen. De behandelingen hadden bovendien een positief effect op de groei en op de opbrengst.

Tabel 1. Geïnduceerde resistentie door verschillende vitaminen tegen valse meeldauw in *Pennisetum glaucum* (parelgierst).

Vitamine	Mate van bescherming (%)
menadione natrium bisulfiet (MSB)	73
Niacine	63
Riboflavine	62
Biotine	51
Pyridoxine	44
foliumzuur (vitamine B ₁₁)	42
menadione natrium bisulfiet + niacine	74

4.1.3 Diverse graangewassen, zoals Hordeum vulgare, Triticum aestivum en Zea mays

In de jaren 90 werd gevonden dat salicylzuur, 2,6-dichloroisonicotinic acid ((DC)INA) en benzo(1,2,3)thiadiazole-7-carbothioic acid S-methylester (BTH) in staat waren SAR te induceren in diverse graangewassen tegen diverse pathogenen (Kogel *et al.*, 1994; Görlach *et al.*, 1996; Morris *et al.*, 1998). Zo toonden Morris *et al.* (1998) aan dat BTH in mais weerstand tegen downy mildew induceert en de expressie van PR-1 en PR-5 genen activeert. Deze genen worden ook geactiveerd na infectie door de ziekteverwekker. Verder werden verhoogde gehalten aan salicylzuur aangetroffen, zowel na chemische inductie als na aantasting door de ziekteverwekker. Onder veldomstandigheden bleek de werking van Bion[®], met daarin als actief bestanddeel BTH in wintertarwe tegen te vallen. Het werkte wel tegen echte meeldauw, maar niet tegen andere schimmelziekten zoals *Fusarium* head blight en *Septoria* blight (Kogel and Langen, 2005). Diverse fungiciden werkten beter. Meerdere toedieningen van BTH gaven geen beter resultaat dan enkelvoudige toediening. Gecombineerde toediening van BTH en fungiciden gaf geen beter effect dan fungiciden alleen ((Stadnik and Buchenauer, 1999a,b).

Hoge concentraties van BTH en DCINA kunnen resulteren in fytotoxiciteit. Dit effect leek niet het gevolg te zijn van de geïnduceerde weerstand reactie (Louws *et al.*, 2001; Sticher *et al.*, 1997).

In een review hebben Vallad en Goodman (2004) een aantal studies naar monocotylen en dicotylen die met weerstandsverhogende middelen waren behandeld op een rijtje gezet en daarbij gekeken naar het effect op ziektepercentage en opbrengst. Het overzicht voor de monocotylen is weergegeven in tabel 2. Een dergelijk overzicht is ook voor groeistimulerende rhizobacteriën (plant growth promoting rhizobacteria, PGPR) gemaakt, die ISR induceren (Tabel 3).

Tabel 2. Effect van behandelingen van monocotyle gewassen met elicitors op ziekte-ontwikkeling of opbrengst. Uit: Vallad and Goodman, 2004.

Crop	Pathogen/disease	SAR elicitor	SAR elicitor	Pesticide standard	SAR elicitor	Pesticide standard	Comments	Source
Monocots								
Maize	Peronoscleropora sorghi/downy mildew	BTH	-35	-31	NA	NA	percent symptomatic plants	Morris et al., 1998
Wheat	Blumeria graminis f. sp. tritici/powdery mildew	BTH	-64	-55	+3	+28	percent infected leaf area	Stadnik and Buchenauer, 1999a
	Blumeria graminis f. sp. tritici/powdery mildew	BTH	-77	NA	0	NA	percent infected leaf area	Stadnik and Buchenauer, 1999b
	Septoria spp./Septoria leaf spot	BTH	-35	NA	+18	+17	values reported in text (yield)	Görlach et al., 1996
	Septoria tritici/Septoria leaf blotch	BTH	-52	-45	+3	+31	percent infected leaf area	Stadnik and Buchenauer, 1999a
	Septoria tritici/Septoria leaf blotch	BTH	-46	NA	0	NA	percent infected leaf area	Stadnik and Buchenauer, 1999b
	Puccinia recondita/leaf rust	BTH	-35	NA	+18	+17	values reported in text (yield)	Görlach et al., 1996

Tabel 3 Effect van behandelingen van monocotyle gewassen met rhizobacteriën op ziekte-ontwikkeling of opbrengst.. Uit: Vallad and Goodman, 2004.

Crop	Pathogen/disease	PGPR strain	Disease ±%		Yield ± %		Comments	Source
Rice	<i>Rhizoctonia solani</i> /sheath blight	<i>Pseudomonas fluorescens</i> PF1	-51	-54	+25	+14	Foliar symptoms	Nandakumar <i>et al.</i> , 2001
		<i>Pseudomonas fluorescens</i> FP7	-57	-53	+23	+12		
		<i>Bacillus pumilus</i> T4	-52	-87	+16	NA		
Pearl millet	<i>Sclerospora glaucum</i> /downy mildew	<i>Bacillus pumilus</i> INR7	-63	-87	+40	NA	Disease incidence from a single field trial	Niranjan Raj <i>et al.</i> , 2003
		<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> IN937a	-44	-87	+17	NA		
		<i>Bacillus subtilis</i> IN937b	-46	-87	+33	NA		
		<i>Bacillus pumilus</i> SE34	-55	-87	+37	NA		
		<i>Brevibacillus brevis</i> IPC11	-51	-87	+24	NA		
		<i>Bacillus subtilis</i> GB03	-53	-87	+27	NA		

4.1.4 Lilium

Salicylzuur was in staat om geïnduceerde resistentie tegen *Botrytis elliptica* in *Lilium cv* Star Gazer te bewerkstelligen (Chen and Huang, 1997; Lu and Chen, 2005). Dit verdedigingsmechanisme werd toegeschreven aan de ophoping van β -1,3-glucan polymeren (callose) in de sluitcellen en de radiale wanden van de epidermis, waardoor een fysieke barrière ontstaat. Verder werd het verdedigingsmechanisme toegeschreven aan het sluiten van huidmondjes en het verhogen van de expressie van weerstandsgerelateerde genen, zoals LsGRP1.

Probenazole (3-allyloxy-1,2-benzisothiazole-1, 1-dioxide), een actief bestanddeel uit Oryzamate® kan de ontwikkeling van *Botrytis elliptica* in lelie onderdrukken (Lu *et al.*, 2007). Twee dagen na toediening werd bescherming tegen *Botrytis elliptica* verkregen en deze bescherming bleef 14 dagen hoog. Probenazole zorgde ervoor dat minder schimmelconidiën konden kiemen. Penetratie van de schimmel werd sterk gereduceerd. Probenazole zorgde verder voor sluiting van de huidmondjes. Ook na inoculatie met *Botrytis elliptica* werd deze sluiting gehandhaafd. De auteurs geven verder aan dat depositie van callose in de sluitcellen waarschijnlijk een rol speelt in het verdedigingsmechanisme. Op moleculair niveau speelt het gen LsGRP1 welke codeert voor een glycine-rijk eiwit. De expressie neemt toe twee dagen na toediening van probenazole en blijft vervolgens 15 dagen hoog. Dit komt overeen met het patroon voor probenazole bescherming.

Plant Research International heeft onderzoek gedaan naar de effecten van een brede reeks van elicitors, waaronder BABA, Bion en jasmonzuur op het induceren van resistentie in lelie tegen *Botrytis elliptica* en verder tegen *B. tulipae* in tulp. Geen van de onderzochte chemicaliën bleek echter effectief. (Krens *et al.*, 2004).

4.1.5 Zantedeschia

In Israël is onderzoek gedaan naar geïnduceerde resistentie tegen *Pectobacterium carotovorum* in *Zantedeschia* (Luzzatto *et al.*, 2007a,b; Yedidia *et al.*, 2011). Feitelijk is dit een van de weinige gewassen (naast rijst en tomaat) waar de focus van IR op een bacteriële infectie is gericht.

Benzothiadiazole (BTH-Bion) en β -aminoboterzuur (BABA) waren in staat ziektesymptomen van *Pectobacterium carotovorum*, de veroorzaker van zwartrot in *Zantedeschia* te verminderen (Luzzatto *et al.*, 2007). De werking van Bion en BABA berust op de accumulatie van salicylzuur dat de weerbaarheid verhoogt (Luzzatto *et al.*, 2007a). Toediening van Bion reduceerde ziektesymptomen gedurende de eerste 24 uur op een dosisafhankelijke manier (Yedidia *et al.*, 2011) zoals bepaald in een biotoets (zg. bladponsjes test). Een concentratie van 10 μ g/ml (aangieten) was het meest effectief om ziektesymptomen gedurende de eerste 24-36 uur te verminderen. Hogere concentraties resulteerden in fytotoxiciteit. Bij BABA nam de effectiviteit ook snel af bij hogere concentraties (Luzzatto *et al.*, 2007b). Bovendien was BABA meer fytotoxisch dan Bion. In 2011 vonden Yedidia *et al.* dat Bion zorgt voor een accumulatie van polyfenolen rond de infectieplek. Luzzatto *et al.* (2007b) geven aan dat in literatuur vaak gesteld wordt dat Bion in monocotylen een langer effect heeft dan in dicotylen. Bij BABA zijn dergelijke verschillen niet gevonden (Oostendorp *et al.*, 2001; Vallad and Goodman, 2004).

Methyl jasmonaat verhoogt ook de weerbaarheid tegen *Pectobacterium carotovorum* in *Zantedeschia*. De werking berust op de activatie van de jasmonzuur route (Luzzatto *et al.*, 2007b). Als reactie gaat de plant secundaire metabolieten produceren die antimicrobiële activiteit vertonen. Methyl jasmonaat was in staat ziektesymptomen te reduceren gedurende de eerste 24 uur in een dosisafhankelijke manier (Yedidia *et al.*, 2011). Na 48 uur was methyljasmonaat (10 mM als een bladspray), in tegenstelling tot Bion (zie alinea hierboven) nog steeds in staat om groei van de bacterie tegen te gaan. Methyl jasmonaat zorgt voor een accumulatie van polyfenolen in het hele weefsel, terwijl door Bion alleen accumulatie rond de infectieplek plaatsvindt. (Luzzatto *et al.*, (2007b).

Luzzatto *et al.* (2007b) concludeerden dat bij bladbehandeling met methyljasmonaat zowel de salicylzuurroute als de jasmonzuurroute mogelijk een rol spelen in het verdedigingsmechanisme van *Zantedeschia*. De salicylzuurroute werkt op de korte termijn en activatie van de jasmonzuurroute nodig is voor een langdurig effect. Yedidia *et al.* (2011) concludeerden dat de elicitor methyl jasmonaat een hogere accumulatie van vrije polyfenolen teweegbrengt dan Bion, maar alleen na infectie met *P. carotovorum*, wat erop duidt dat priming een rol speelt in het verdedigingsmechanisme tegen dit pathogeen. Massa en NMR spectroscopie wezen uit dat het om de polyfenolen swertisine en isovitexine gaat. Dit zijn c-glycosylflavonoiden.

Hoewel quorum sensing en - quenching inducerende verbindingen feitelijk buiten de scope van deze literatuurstudie valt, moeten deze toch kort benoemd worden. Fan *et al.* (2011) onderzochten effecten van de elicitors Harpin_{Xoo} en Nacyl homoserine lactonase op de zachtrot bacterie. Dit deden ze door twee genen (een Nacyl homoserine lactonase gen *attM* van *Agrobacterium tumefaciens* en een hypersensitief en pathogeniteitsgen *hrf1* van *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) tot expressie te brengen in *E. coli*. Deze stam was in staat de ernst van zachtrot met ruim 92% te reduceren in rustende knollen en in opgepotte planten. Harpin eiwitten is een groep van eiwitten die warmte-stabiel zijn en rijk aan glycinen. Ze zijn in staat een complexe set van metabolische reacties in een plant in gang te zetten, waardoor onder meer natuurlijke verdedigingsmechanismen in gang worden gezet. Het eerste harpin-eiwit werd geïsoleerd uit *Erwinia amylovora* (Wei and Beer, 1996). Nu zijn harpins geïdentificeerd in diverse bacteriegeslachten en is aangetoond dat ze ook onder veldomstandigheden ziekten veroorzaakt door schimmels, bacteriën en virussen kunnen verminderen (Wei and Betz, 2007; Chen *et al.*, 2008). Ook andere onderzoekers vonden dat verschillende soorten bacteriën met AHL-lactonase activiteit (dit wordt ook wel quorum quenching genoemd) in staat waren om zachtrot, veroorzaakt door *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* te beheersen (Molina *et al.*, 2003; Dong *et al.*, 2004; Qian *et al.*, 2010).

4.1.6 Samenvattende tabellen van geïnduceerde resistentie

De tabellen 4 en 5 geven een samenvattend overzicht van geïnduceerde resistentie in respectievelijk monocotyle siergewassen en granen.

Tabel 4. Overzicht van geïnduceerde resistentie in monocotylen: siergewassen.

Plant	Pathoegen	Elicitor	Fytoalexine	Referentie
<i>Lilium Star Gazer</i>	<i>Botrytis elliptica</i>	salicylzuur		Chen and Huang, 1997 Lu and Chen, 2005
<i>Lilium Star Gazer</i>	<i>Botrytis elliptica</i>	probenazole		Lu and Chen, 1998 Lu <i>et al.</i> , 2007
<i>Zantedeschia</i> spp.	<i>Pectobacterium carotovorum</i>	Benzothiadiazole (BTH-Bion)		Luzzatto <i>et al.</i> , 2007a
<i>Zantedeschia</i> spp.	<i>Pectobacterium carotovorum</i>	Benzothiadiazole (BTH-Bion)	swertisine, isovitexine	Yedia <i>et al.</i> , 2011
<i>Zantedeschia</i> spp.	<i>Pectobacterium carotovorum</i>	Methyl jasmonate, BABA, BTH-Bion		Luzzatto <i>et al.</i> 2007b
<i>Zantedeschia</i> spp.	<i>Pectobacterium carotovorum</i>	Methyl jasmonate	swertisine, isovitexine	Yedia <i>et al.</i> , 2011

Tabel 5. Overzicht van geïnduceerde resistentie in monocotylen: granen.

Plant	pathoegen	Elicitor	Fytoalexine	Referentie
<i>Avena sativa</i>	<i>Puccinia coronata</i>	N-acetylchitoooligosaccharides	Avenanthramiden	Matsukawa <i>et al.</i> , 2002
<i>Avena sativa</i>	<i>Puccinia coronata</i>		Avenanthramiden	Yang <i>et al.</i> , 2004
<i>Avena sativa</i>		(GlcNAc) ₅ , chitin, victorin, VicBSA, benzothiadiazole	Avenanthramiden	Wise, 2011 Okazaki <i>et al.</i> , 2004 Tada <i>et al.</i> , 2005 Izumi <i>et al.</i> , 2009 Yang <i>et al.</i> , 2004
<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Blumeria graminis</i> f. sp. hordei	Salicylzuur Na-salicaat Acetylsalicylzuur (5, 10, 15, 20 mM) Fenolzuren (vanillic acid, isovanillic acid, syringic acid)		Walters <i>et al.</i> , 1993
<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Erysiphe graminis</i> f. sp. hordei (powdery mildew)	2,6-dichloroisonicotinic acid (DCINA)		Kogel <i>et al.</i> , 1994

Plant	Pathoegen	Elicitor	Fytoalexine	Referentie
<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Erysiphe graminis</i> f. sp. hordei (powdery mildew)	jasmonzuur		Schweizer <i>et al.</i> , 1993
<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Blumeria graminis</i> <i>Fusarium culmorum</i>	<i>Piriformospora indica</i> (endofytische schimmel)		Waller <i>et al.</i> , 2005
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe oryzae</i> <i>Rhizoctonia solani</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i>		Krishnamurthy and Gnanamanickam, 1997; 1998
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe oryzae</i>	2,6-dichloroisonicotinic acid (DCINA)		Schweizer <i>et al.</i> , 1997
<i>Oryza sativa</i>	<i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i> or <i>Magnaporthe oryzae</i>	Thiamine (vitamine B ₁)		Ahn <i>et al.</i> , 2005
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe oryzae</i>	Benzothiadiazole Pseudobactin producing bacteria, like <i>Pseudomonas fluorescens</i>		Vleeschauwer <i>et al.</i> , 2008
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>	Probenazole (Oryzemat [®])		Watanabe, 1977 Watanabe <i>et al.</i> , 1977, 1979
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>	Probenazole BTH salicylzuur		Sakamoto <i>et al.</i> , 1999
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>	Probenazole salicylzuur		Iwai <i>et al.</i> , 2007
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>	2-chloorisonicotinamide N-fenylsulfonyl-2-chloorisonicotinamide N-cyanomethyl-2-chloorisonicotinamide		Yoshida, 1992 Yoshida <i>et al.</i> , 1990 Seguchi <i>et al.</i> , 1992
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>	dichloorcyclopropan		Langcake, 1982
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>	Dodecyl DL-alaninate hydrochloride		Arimoto <i>et al.</i> , 1976, 1991
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe grisea</i>	IJzerchloride di-kaliumwaterstoffsfaat salicylzuur		Manandhar <i>et al.</i> , 1998
<i>Oryza sativa</i>	<i>Magnaporthe grisea</i> <i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i>	Brassinolide		Nakashita <i>et al.</i> , 2003
<i>Oryza sativa</i>	<i>Pyricularia oryzae</i> , <i>Magnaporthe grisea</i> en <i>Magnaporthe oryzae</i>		Momilactone A, momilactone B, phytocassane A – phytocassane E, sakuranetine en oryzalexine E	Mori <i>et al.</i> , 2007 Hasegawa <i>et al.</i> , 2010 Dillon <i>et al.</i> , 1997

Plant	Pathoegen	Elicitor	Fytoalexine	Referentie
<i>Oryza sativa</i>	<i>Pyricularia oryzae</i> (blast disease)	Riboflavine Roseoflavine		Aver'yanov <i>et al.</i> , 2000
<i>Oryza sativa</i>	<i>Rhizoctonia solani</i>	Riboflavine		Taheri and Höfte, 2007 Taheri and Tarighi, 2010
<i>Oryza sativa</i>		N-Acetylchitooctaose, cholic acid, (GlcNAc) ₈ , fungal cerebroside, xylanase	Momilactones and phytocassanes	
<i>Oryza sativa</i>	<i>Cochliobolus miyabeanus</i>	Abcisinezuur		De Vleeschauwer <i>et al.</i> , 2010
<i>Pennisetum glaucum</i>	<i>Sclerospora graminicola</i>	menadione sodium bisulfiet (MSB) niacine riboflavin		Pushpalatha <i>et al.</i> , 2007
<i>Triticum aestivum</i>	<i>Erysiphe graminis Puccinia recondita Septoria spp.</i>	Benzo(1,2,3)thiadiazole-7- carbothioic acid S-methyl ester (BTH)		Görlach <i>et al.</i> , 1996
<i>Triticum aestivum</i>	<i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>Tritici</i> (powdery mildew)	BTH		Stadnik and Buchenauer, 1999a,b
<i>Triticum aestivum</i>	<i>Fusarium</i> (head blight disease)	BTH		Makandar <i>et al.</i> , 2006
<i>Zea mays</i>	<i>Peronosclerospora sorghii</i> (downy mildew)	Benzo(1,2,3)thiadiazole-7- carbothioic acid S-methyl ester (BTH)		Morris <i>et al.</i> , 1998
<i>Zea mays</i>	<i>Puccinia sorghi</i>	di-kaliumwaterstoffosfaat		Reuveni <i>et al.</i> , 1994
<i>Zea mays</i>	Insecten		Jasmonzuur Volatile organic compounds	Engelberth <i>et al.</i> , 2004
<i>Zea mays</i>	<i>Rhizopus microsporus, Colletotrichum graminicola, Fusarium graminearum, Cochliobolus heterostrophus and Aspergillus flavus</i>	Jasmonzuur + ethyleen	Kauralexinen en zealexinen	Huffaker <i>et al.</i> , 2011 Schmelz <i>et al.</i> , 2011

5 Effecten van elicitors in dicotyle gewassen (samenvatting)

Tabel 6 geeft een overzicht van natuurlijke stoffen die de weerstand kunnen verhogen in dicotyle gewassen.

Tabel 6. Natuurlijke stoffen die weerstand kunnen induceren in land- en tuinbouwgewassen (o.a. gebaseerd op gegevens van het Scottish Crop Research Institute en De Rocha and Hammerschmidt, 2005).

Inducer	Plant	Pathoogeen	Referentie
Chemische componenten			
Acibenzolar-S-methyl (ASM)	Thee	<i>Exobasidium vexans</i>	Ajay and Baby, 2010
Schimmel componenten			
Myceliumextracten <i>Penicillium chrysogenum</i>	Katoen	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>vasinfectum</i>	Dong and Cohen, 2002
Elicitors uit gist	Sla	<i>Botrytis cinerea</i> en <i>Rhizoctonia solani</i>	Lyon et al., 1995
Conidia <i>Botrytis cinerea</i>	Wortel	<i>Botrytis cinerea</i>	Harding and Heale, 1981
Elicitors <i>Verticillium dahliae</i>	Katoen		Dubery and Slater, 1997
Celwand component van <i>Phytophthora infestans</i> hyphae	Aardappel	<i>P. infestans</i>	Doke et al., 1987; Cohen et al., 1991
Eicosapentaenoic acid <i>P. infestans</i>	Aardappel	<i>P. infestans</i>	Lyon et al., 1995
Arachidonic acid <i>P. infestans</i>	Aardappel	<i>P. infestans</i>	Doke et al., 1987
Chitosan (ook uit celwand van schaaldieren en insecten)	Komkommer	<i>Pythium aphanidermatum</i>	El Ghaouth et al. 1994
Chitosan oligomeren	Tomaat	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>radicis-lycopersici</i>	Therault, 1992
Undecagalacturonide <i>P. megasperma</i>	Komkommer		Svalheim and Robertsen, 1993
Bacteriecomponenten			
Wateroplosbare fractie van <i>Burkholderia cepacia</i>	Komkommer	<i>Colletotrichum orbiculare</i>	Park et al.
Lipopolysacchariden <i>Pseudomonas</i>	Anjer	<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>dianthi</i>	Van Peer en Schippers, 1992
Lipopolysacchariden <i>Pseudomonas</i>	Radijs	<i>Fusarium</i> verwelking	Leeman et al. 1995
Sideroforen <i>Pseudomonas</i> (via binding ijzer)	Radijs	<i>Fusarium</i> verwelking	Leeman et al., 1996
Sideroforen <i>Pseudomonas</i> (via binding ijzer)	Tabak	TNV	Maurhofer et al., 1994
Lipopolysacchariden <i>Xanthomonas</i>	Radijs	<i>X. campestris</i> pv. <i>campestris</i>	Newman et al., 1995
Harpin, een hittestabiel eiwit uit <i>Erwinia amylovora</i>	vele gewassen	virussen, bacteriën, schimmels	Wei et al, 1992

Inducer	Plant	Pathogeen	Referentie
Plantencomponenten			
Extract van <i>Reynoutria sachalinensis</i> (Sachalinse duizendknoop) commercieel preparaat Milsana	Peper	<i>Botrytis cinerea</i>	Schmidt et al., 1996
Extract van <i>Reynoutria sachalinensis</i>	Begonia	Meeldauw	Herger and Klingauf, 1990
Extract van <i>Reynoutria sachalinensis</i>	Tomaat	Meeldauw	Herger and Klingauf, 1990
Extract van <i>Reynoutria sachalinensis</i>	Komkommer	Meeldauw (<i>Sphaerotheca fuliginea</i>)	Herger et al., 1988
Ammoniumlignosulfanaat	Tomaat en peper	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i>	Abbasi et al., 2002
Pulp papierverwerkende industrie in veenmos compost	Tomaat	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>	Pharand et al., 2002
Oxaalzuur	Komkommer	<i>C. lagenarium</i>	Doubrava et al, 1988
Salicylzuur	Komkommer	<i>Cladosporium cucumerinum</i>	Narusaka et al, 1999;
Salicylzuur	Kiwi	<i>S. sclerotiorum</i>	Reglinski et al, 2001
Linoleic acid	Aardappel	<i>P. infestans</i>	Cohen et al, 1991
Salicylzuur	Thee	<i>Exobasidium</i>	Ajay and Baby, 2010
Jasmonaat (Jasmonzuur en methyl jasmonaat)	Aardappel	<i>P. infestans</i>	Cohen et al, 1993
Methyl jasmonaat	Meloen	<i>Fusarium oxysporum</i>	Buzi et al., 2004
Riboflavine	Tabak	<i>Alternaria alternata</i> en TMV	Gozzo, 2003
Riboflavine	Aardbei	Meeldauw	Wang and Tzeng, 1988
oligogalacturonide	Aardappel	<i>Erwinia carotovora</i>	Davis et al., 1986
DL-β- aminobutyric acid (BABA)	diverse gewassen	diverse pathogenen	Jakab et al., 2001
2-furoic acid (kan ook door bacteriën worden gemaakt)	Tomaat	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>	Miyazawa et al., 1998
Anorganische natuurlijke componenten			
Fosfaat (commercieel beschikbaar als Phytogard)	Sla	<i>Bremia lactucae</i>	Pajot et al., 2001
Fosfaat	Kool	<i>Peronospora parasitica</i>	Silué et al., 2001
Fosfaat	Peper	<i>Leveillula taurica</i>	Reuveni et al., 1998
Micronutriënten (boraat, koper, mangaan)	Komkommer	<i>Colletotrichum lagenarium</i>	Reuveni et al., 1997
Silicaat	Komkommer	<i>Podosphaera xanthii</i>	Liang et al., 2005

6 Conclusies en aanbevelingen.

Net als in dicotylen komen in monocotylen verschillende verdedigingsmechanismen voor. Zowel de salicylzuurroute als de jasmonzuurroute spelen een rol in de verdediging tegen pathogenen. Activeren van de salicylzuurroute gebeurt door lokale infectie met necrotiserende ziekteverwekkers. De resistentie is tegen een breed scala van aantasters: virussen, bacteriën en schimmels. Activatie van de jasmonzuurroute is een gevolg van interactie tussen niet-pathogene rhizobacteriën en zijn gastheer. Er zijn ook aanwijzingen dat interacties tussen beide routes een rol spelen in nauw afgestemde verdedigingsmechanismen. Het is niet uitgesloten dat beide routes in dicotylen en monocotylen anders gereguleerd zijn en dat er ook andere interacties plaatsvinden.

In *Zantedeschia* lijken zowel de salicylzuurroute als de jasmonzuurroute een rol te spelen in het verdedigingsmechanisme tegen de bacterie *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*, de veroorzaker van natrot. Hiervan kan gebruik worden gemaakt van elicitors, die verdedigingsroutes kunnen activeren en hierdoor bescherming bieden tegen de ziekteverwekker. In eerdere studies aan *Zantedeschia* bleken zowel elicitors die de salicylzuurroute activeren ziektesymptomen te kunnen verminderen als elicitors die de jasmonzuurroute activeren. Wel bleek dat het effect van verbindingen die de jasmonzuurroute activeren duurzamer was dan het effect van verbindingen die de salicylzuurroute activeren. Een verbinding die daardoor perspectiefvol is voor *Zantedeschia* is methyljasmonaat. Ook riboflavine, dat eveneens de jasmonzuurroute activeert, zou interessant kunnen zijn. Het is niet uit te sluiten dat combinatie met verbindingen die de salicylzuurroute activeren, bijvoorbeeld salicylzuur, DC(INA) en de commerciële elicitors BTH-Bion, Oryzmate (probenazole) en ArgicinPlus (met daarin salicine) mogelijk ook perspectief biedt. Ook thiamine zou interessant kunnen zijn, omdat in diverse studies aangetoond is dat thiamine de salicylzuurroute activeert en breed werkzaam is tegen schimmels, bacteriën en virussen. Vooralsnog zou in *Zantedeschia* gestart kunnen worden met het testen van enkele afzonderlijke elicitors: methyljasmonaat, BTH-Bion en ArgicinPlus. Omdat er vaak sprake lijkt te zijn van interactie tussen verschillende verdedigingsroutes, is het raadzaam ook combinaties van een verbinding die de jasmonzuurroute activeert met een verbinding die de salicylzuurroute activeert, te testen, bijvoorbeeld methyljasmonaat met BTH-Bion of methyljasmonaat met ArgicinPlus.

7 Literatuur

- Abbassi, P.A., Soltani, N., Cuppels, D.A. and Lazarovits, G. 2002. Reduction of bacterial spot disease severity on tomato and pepper plants with foliar applications of ammonium lignosulfonate and potassium phosphate. *Plant Disease* 86: 1232-1236.
- Ahn, I.-P., Kim, S., and Lee, Y.-H. 2005. Vitamin B1 functions as an activator of plant disease resistance. *Plant Physiology* 138:1505-1515.
- Ajay, D., Baby, U.I. 2010. Induction of systemic resistance to *Exobasidium vexans* in tea through SAR elicitors. *Phytoparasitica* 38: 53-60.
- Al-Dahmani, J.H., Abbasi, P.A., Miller, S.A. and Hoitink, H.A.J. 2003. Suppression of bacterial spot of tomato with foliar sprays of compost extracts under greenhouse and field conditions. *Plant Disease* 87: 913-919.
- Amborabe, B.E., Fleurat-Lessard, P., Chollet, J.F. and Roblin, G. 2002. Antifungal effects of salicylic acid and other benzoic acid derivatives towards *Eutypa lata*: structure activity relationship. *Plant Physiology and Biochemistry* 40, 1051-1060.
- Arimoto, Y., Homma, Y., Ohtsu, N. and Misato, T. 1976. Studies on chemically induced resistance of plants to diseases. I. the effect of a soaking of rice seed in dodecyl DL-alaninate hydrochloride on seedling infection by *Pyricularia oryzae*. *Annals Pythopathological Society Japan* 42: 397-400.
- Arimoto, Y., Homma, Y., Yoshino, R. and Saito, S. 1991. Generational succession of DL-alanine dodecylester HCL-induced resistance to blast disease in rice plants. *Annals Pythopathological Society Japan* 57: 522-527.
- Asai, T., Stone, J.M., Heard, J.E., Kovtun, Y., Yorgey, P., Sheen, J., and Ausubel, F.M. 2000. Fumonisin B1-induced cell death in *Arabidopsis* protoplasts requires jasmonate-, ethylene-, and salicylate-dependent signaling pathways. *Plant Cell* 12: 1823-1835.
- Asthana, J.S. and Srivastava, H.S. 1978. Effects of presowing treatment of maize seeds with ascorbic acid and salicylic acid on seed germination, seedling growth and nitrate assimilation in the seedling. *Indian Journal of Plant Physiology* 21: 150-155.
- Aver'yanov, A.A., Lapikova, V.P., Nikolaev, O.N., Stepanov, A.I. 2000. Active oxygen-associated control of rice blast disease by riboflavin and roseoflavin. *Biochemistry (Moscow)* 65:1292-1298.
- Bécot, S., Pajot, E., LeCorre, D., Monot, C. and Silué, D. 2000. Phytogard (K₂HPO₃) induces localized resistance in cauliflower to downy mildew of crucifers. *Crop Protection* 19: 417-425.
- Benhamou N. and Theriault, G. 1992. Treatment with chitosan enhances resistance of tomato plants to the crown pathogen *Fusarium oxysporum* f.sp. *radicis-lycopersici*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 41: 33-52.
- Benhamou, N., Lafontaine, P.J. and Nicole, M. 1994. Induction of systemic resistance to *Fusarium* crown and root rot in tomato plants by seed treatment with chitosan. *Phytopathology* 84: 1432-1444.
- Birgirimana, J. and Höfte, M. 2002. Induction of systemic resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in bean by a benzothiadiazole derivative and rhizobacteria. *Phytoparasitica* 30: 1-10.
- Bowen, P., Menzies, J. Ehret, D., Samuels, L. and Glass, A.D.M. 1992. Soluble silicon sprays inhibit powdery mildew development on grape leaves. *Journal of the American Society of Horticultural Science* 117: 906-912.
- Buzi, A., Chilosi, G., Magro, P. 2004. Induction of resistance in melon seedlings against soil-borne fungal pathogens by gaseous treatments with methyl jasmonate and ethylene. *Journal of Phytopathology* 152: 491-497.
- Chen, C.Y. and Huang, H.E. 1997. Salicylic-acid induced resistance of lily leaves against *Botrytis elliptica*. *Plant Pathology Bulletin* 6: 76-82.
- Chen, L., Qian, J., Qu, S.P., Long, J.Y., Yin, Q., Zhang, C.L., Wu, X.J., Sun, F., Wu, T.Q., Hayes, M., Beer, S.V. and Dong, H.S. 2008. Identification of specific fragments of HapG_{XOOC}, a Harpin from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, that induce disease resistance and enhance growth in plants. *Phytopathology* 98(7): 781-791.
- Chen, Z., Zheng, Z., Huang, J., Lai, Z. and Fan, B. 2009. Biosynthesis of salicylic acid in plants. *Plant Signal Behaviour* 4(6): 493-496.

- Chern, M., Fitzgerald, H. A., Canlas, P. E., Navarre, D. A., and Ronald, P. C. 2005. Overexpression of a rice NPR1 homolog leads to constitutive activation of defense response and hypersensitivity to light. *Mol. Plant-Microbe Interactions* 18:511-520.
- Cohen, Y. 2002. β -aminobutyric acid-induced resistance against plant pathogens. *Plant Disease* 86: 448-458.
- Cohen, Y., Gisi, U. and Mosinger, E. 1991. Systemic resistance of potato against *Phytophthora infestans* induced by unsaturated fatty acids. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 38: 255-263.
- Cohen Y., Gisi U. and Niderman T. 1993. Local and systemic protection against *Phytophthora infestans* induced in potato and tomato plants by jasmonic acid and jasmonic methyl ester. *Phytopathology* 83: 1054-1062.
- Conrath, U., Beckers, G.J., Flors, V., Garcia-Agustin, P., Jakab, G., Mauch, F., Newman, M.A., Pieterse, C.M., Poinssot, B., Pozo, M.J., Pugin, A., Schaffrath, U., Ton, J., Wendehenne, D., Zimmerli, L. and Mauch-Mani, B. 2006. Priming: getting ready for battle. *Molecular Plant Microbe Interactions* 19: 1062-1071.
- Conrath, U., Pieterse, C.M.J. and Mauch-Mani, B. 2002. Priming in plant-pathogen interactions. *Trends in Plant Science* 7: 210-216.
- Dada, A.O.L. and Lucas, J.A. 2001. The plant defense activator acibenzolar-S-methyl primes cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) seedlings for rapid induction of resistance. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 58: 199-208.
- Davis, K.R., Darvill, A.G., Albersheim, P. and Dell, A. 1986. Host pathogen interactions XXIX. Oligogalacturonides released from sodium polypectate by endopolygalacturonic acid lyase are elicitors of phytoalexins in soybean. *Plant Physiology* 80: 568-577.
- Delaney, T.P., Uknes, S., Vernooij, B., Friedrich, L., Weymann, K. 1994. A central role of salicylic acid in plant disease resistance. *Science* 266: 1247-1250.
- De Rocha, A.B. and Hammerschmidt, R. 2005. History and perspectives on the use of disease resistance inducers in horticultural crops. *Horttechnology* 15: 518-529.
- Dietrich R., Ploss K. and Heil M. 2004. Constitutive and induced resistance to pathogens in *Arabidopsis thaliana* depends on nitrogen supply. *Plant, Cell and Environment* 27: 896-906.
- Dillon, V.M. et al. (1997) Differences in phytoalexin response among rice cultivars of different resistance to blast. *Phytochemistry* 44, 599– 603.
- Dodde, H. 2011. Vaccins voor planten: Wageningen UR Glastuinbouw onderzoekt plantversterkers. *Nieuwe Oogst Gewas* 7(20): 6-7.
- Doke, N., Garas, N.A., Kuç, J., 1987. Effect on host hypersensitivity of suppressors released during germination of *Phytophthora infestans* cystospores. *Phytopathology* 77: 35-39.
- Dong, H. and Beer, S.V. 2000. Riboflavin induces disease resistance in plants by activating a novel signal transduction pathway. *Phytopathology* 2000: 801-811.
- Dong H. and Cohen Y. 2001. Extracts of killed *Penicillium chrysogenum* induce resistance against fusarium wilt of melon. *Phytoparasitica* 29: 421-430.
- Dong H. and Cohen Y. 2002. Dry mycelium of *Penicillium chrysogenum* induces resistance against Verticillium wilt and enhances growth of cotton plants. *Phytoparasitica* 30: 147-157
- Dong, X. N. 2004. NPR1, all things considered. *Current Opinion Plant Biology* 7: 547-552.
- Dong, Y.H., Zhang, X.F., Xu, J.L. and Zhang, L.H. 2004. Insecticidal *Bacillus thuringiensis* silences *Erwinia carotovora* virulence by a new form of microbial antagonism, signal interference. *Applied Environmental Microbiology* 70(2): 954-960.
- Doornbos, R.F., Geraats, B.P.J., Kuramae, E.E., Van Loon, L.C. and Bakker, P.A.H.M. 2011. Effects of jasmonic acid, ethylene, and salicylic acid signaling on the rhizosphere bacterial community of *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant Microbe Interactions* 24(4): 395-407.
- Doubrava, N.S., Dean, R.A. and Kuc, J. 1988. Induction of systemic resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum lagenarium* in cucumber by oxalate and extracts from spinach and rhubarb leaves. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 33: 69-79.
- Dubery I.A. and Slater V. 1997. Induced defense responses in cotton leaf disks by elicitors from *Verticillium dahliae*. *Phytochemistry* 44: 1429-1434.
- El Ghaouth, A., Arul, J., Grenier, J., Benhamou, N., Asselin, A. and Bélanger, 1994. Effect of chitosan on cucumber plants; suppression of *Pythium aphanidermatum* and induction of defence reactions.

- Phytopathology 84: 313-320.
- Engelberth, J., Alborn, H. T., Schmelz, E. A., and Tumlinson, J. H. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. *Proceedings National Academy of Sciences. U.S.A.* 101:1781-1785.
- Evans, K.A., 1993. Effects of the addition of chitin to soil on soil-borne pests and disease. *Proceedings of the Crop Protection Conference in Northern Britain, 1993*, Dundee: The Association for Crop Protection in Northern Britain: 189-194.
- Fan, J., Qian, G., Yang, X., Gu, C., Kang, Y., Ma, Y., Hu, B. and Liu, F. 2011. Biocontrol of bacterial soft rot of calla lily by elicitor HarpinXoo and N-acyl homoserine lactonase (AttM). *World Journal Microbiology and Biotechnology* 27: 401-410.
- Gao, J.P., Ben-Daniel, B. and Cohen, Y. 2001. Organic fertilizers of microbial origin enhance growth and reduce infection by *Fusarium moniliforme* of sweet corn. *Phytoparasitica* 29:268 (Abstract).
- Garrod, B., Lewis, B.G., Brittain, M.J. and Davies, W.P. 1982. Studies on the contribution of lignin and suberin to the impedance of wounded carrot root tissue to fungal invasion. *New Phytologist* 90: 99-108.
- Glazebrook J. 2005. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annu.Rev.Phytopathol.* 43: 205-227
- Görlach, J., Volrath, S., Knauf-beiter, G., Hengy, G., Beckhove, U., Kogel, K.H., Oostendorp, M., Staub, T., Ward, E., Kessmann, H. and Ryals, J. 1996. Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *The Plant Cell* 8: 629-643.
- Gozzo, F. 2003. Systemic acquired resistance in crop protection: from nature to a chemical approach. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51: 4487-4503.
- Hammerschmidt, R. 1999. Phytoalexins: what have we learned after 60 years? *Annual Review Phytopathology* 37: 285-306.
- Hammerschmidt, R., Métraux, J.P. and Van Loon, L.C. 2001. Inducing resistance: a summary of papers presented at the first international symposium on induced resistance to plant diseases, Corfu, May, 2000. *European Journal of Plant Pathology* 107: 1-6.
- Hammerschmidt, R. and Nicholson, R.L. 1999. A survey of plant defense responses to pathogens. In: *Induced plant defenses against pathogens and herbivores. Biochemistry, ecology, and agriculture.* Eds. Agrawal, A.A., Tuzun, S. and Bent, E. p. 55-71. APS Press, St Paul, Minnesota, p. 55-71.
- Harding, V.K. and Heale, J.B. 1981. The accumulation of inhibitory compounds in the induced resistance response of carrot slices to *Botrytis cinerea*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 18: 7-15.
- Hasegawa, M., Mitsuhashi, I., Seo, S., Imai, T., Koga, J., Okada, K. Yamane, H. and Ohashi, Y. 2010. Phytoalexin accumulation in the interaction between rice and the blast fungus. *Molecular Plant Microbe Interactions* 23: 1000–1011.
- Heil, M. 2001. The ecological concept of costs of induced systemic resistance (ISR). *European Journal of Plant Pathology* 107: 137-146.
- Heil, M., Hilpert, A., Kaiser, W. and Linsenmair, K.E. 2000. Reduced growth and seed set following chemical induction of pathogen defence: does systemic acquired resistance (SAR) incur allocation costs? *Journal of Ecology* 88: 645-654.
- Herger, G., Klingauf, F., Mangold, D., Pommer, E.H., Scherer, M. 1988. Efficacy of extracts of *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai (Polygonaceae) against fungal diseases, especially powdery mildews. *Nachrichtenblatt Deutschen Pflanzenschutzdienstes Braunschweig* 40: 56-60.
- Herger, G., and Klingauf, F., 1990. Control of powdery mildew fungi with extracts of the giant knotweed (*Reynoutria sachalinensis*). *Mededelingen-Faculteit Landbouwwetenschappen Universiteit Gent* 55: 1007-1014.
- Hirano, S., Hayashi, M. and Okuno, S. 2000. Soybean seeds surface-coated with depolymerised chitins: chitinase activity as a predictive index for the harvest of beans in field culture. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 81: 205-209.
- Hoffland, E. Niemann, G.J., Van Pelt, J.A. 1996. Relative growth rate correlates negatively with pathogen resistance in radish: the role of plant chemistry. *Plant Cell Environment* 19: 1281-1290.
- Huffaker, A., Kaplan, F. Vaughan, M.M., Dafoe, N.J., Ni, X., Rocca, J.R. Alborn, H.T., Teal, P.E.A. and Schmelz, E.A. 2011. Novel acidic sesquiterpenoids constitute a dominant class of pathogen-induced phytoalexins in maize. *Plant Physiology* 156: 2082–2097.

- Iwai, T., Seo, S., Mitsuhashi, . and Ohashi, Y. 2007. Probenazole-induced accumulation of salicylic acid confers resistance to *Magnaporthe grisea* in adult rice plants. *Plant Cell Physiology* 48: 915-924.
- Izumi, Y., Kajiyama, S., Nakamura, R., Ishihara, H., Okazawa, A., Fukuzaki, E., Kanematsu, Y. and Kobayashi, A. 2009 High-resolution spatial and temporal analysis of phytoalexin production in oats. *Planta* 229, 931–943.
- Jain R., Singh M. and Dezman D.J. 1989. Qualitative and quantitative characterization of phenolic compounds from lantana lantana-camara leaves. *Weed Science* 37: 302-307.
- Jakab, G., Cottier, V., Taquin, V., Rigoli, G., Zimmerli, L., Métraux, J. and Mauch Mani, B. 2001. β -Aminobutyric acid-induced resistance in plants. *European Journal of Plant Pathology* 107: 29-37.
- Jensen, B.D., Olumide Latunde-Dada, A., Judson, D. and Lucas, J.A. 1998. Protection of Brassica seedlings against downy mildew and damping-off by seed treatment with CGA 245704, an activator of systemic acquired resistance. *Pesticide Science* 52: 63-69.
- Keen, N.T. Yoshikawa, M. and Wang, M.C. 1983. Phytoalexin elicitor activity of carbohydrates from *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea* and other sources. *Plant Physiology* 71: 466–471.
- Kessmann, H., Staub, T., Hofmann, C., Maetzke, T., Herzog, J., Ward, E., Uknes, S., and Ryals, J. 1994. Induction of systemic acquired disease resistance in plants by chemicals. *Annual Review Phytopathology* 32:439-459.
- Kogel, K.H., Beckhove, U., Dreschers, J., Münch, S. and Rommé, Y. 1994. Acquired resistance in barley. The resistance mechanisms induced by 2,6-dichloroisonicotinic acid is a phenocopy of a genetically based mechanism governing race-specific powdery mildew resistance. *Plant Physiology* 106: 1269-1277.
- Kogel K.H. and Langen G. 2005. Induced disease resistance and gene expression in cereals. *Cell. Microbiology* 7:1555-1564.
- Koike, N., Hyakumachi, M., Kageyama, K., Tsuyumu, S., Doke, N. 2001. Induction of systemic resistance in cucumber against several diseases by plant growth-promoting fungi: lignification and superoxide generation. *European Journal of Plant Pathology* 107: 523-533.
- Koornneef, A. and Pieterse, C.M. 2008. Cross-talk in defense signalling. *Plant Physiology* 146: 839-844.
- Krens, F., Tuyl, J. van, Heusden, S. van, Prins, T., Empel, P. van en Jongerius, R. 2004. Geïnduceerde resistentie tegen *Botrytis* in tulp en lelie. *Plant Research International*. Eindverslag PT10769.
- Krieken, W. van de, Bouwmeester, H.J. and Haverkort, A.J. 1995. Effect of elicitors on plant defense and plant development. *Nota* 45, AB-DLO.
- Krishnamurthy, K., and Gnanamanickam, S. S. 1997. Biological control of sheath blight of rice: Induction of systemic resistance in rice by plant associated *Pseudomonas* spp. *Current Science* 72:331-334.
- Krishnamurthy, K., and Gnanamanickam, S. S. 1998. Biological control of rice blast by *Pseudomonas fluorescens* strain Pf7-14: Evaluation of a marker gene and formulations. *Biological Control* 13:158-165.
- Kuc, J. 1995. Phytoalexins, stress metabolism and disease resistance in plants. *Annual Review Phytopathology* 33: 275-297.
- Kus, J.V., Zaton, K., Sarkar, R. and Cameron, R.K. 2002. Age-related resistance in *Arabidopsis* is a developmentally regulated defense response to *Pseudomonas syringae*. *Plant Cell* 14: 479-490.
- Langcake, P. 1982. The dichlorocyclopropanes: activation of host resistance mechanisms in rice blast disease? In: *Active defense mechanisms in plants*. NATO Advanced Study Institutes Series. Series A: Life Sciences, ed. R.K.S. Wood, pp. 334-335. Plenum Press, New York.
- Leeman, M., Van Pelt, J.A., Den Ouden, F.M., Heinsbroek, M., Bakker, P.A.H.M., Schippers, B. 1995. Induction of systematic resistance against *Fusarium* wilt of radish by lipopolysaccharides of *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology* 85: 1021-1027.
- Leeman, M., Den Ouden, F.M., Van Pelt, J.A., Dirks, F.P.M., Steijl, H. 1996. Iron availability affects induction of systemic resistance against *Fusarium* wilt of radish by lipopolysaccharides of *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology* 85: 1021-1027
- Liang, Y.C., Sun, W.C., Si, J. and Römheld, V. 2005. Effects of foliar- and root-applied silicon on the enhancement of induced resistance to powdery mildew in *Cucumis sativus*. *Plant Pathology* 54, 678-685.

- Litterick, A.M., Harrier, L., Wallace, P., Watson, C.A. and Wood, M. 2004. The role of uncomposted materials, composts, manures and compost extracts in reducing pest and disease incidence and severity in sustainable temperate agricultural and horticultural crop production – a review. *Critical Reviews in Plant Sciences* 23: 453-479.
- Liu, L., Kloepper, J.W., Tuzun, S. 1995. Induction of systemic resistance in cucumber by plant growth-promoting rhizobacteria: duration of protection and effect of host resistance on protection and root colonization. *Phytopathology* 85: 1064-1068.
- Loon, L.C. van and Bakker, P.A.H.M. 2006. Root-associated bacteria inducing systemic resistance. In: *Plant-associated bacteria*. Ed: S.S. Gnanamanickam, pp 269-316.
- Louws, F.J., Wilson, M., Campbell, H.L., Cuppels, D.A., Jones, J.B., Shoemaker, P.B., Sahin, F. and Miller, S.A. 2001. Field control of bacterial spot and bacterial speck of tomato using a plant activator. *Plant Disease* 85: 481-488.
- Lu, Y.Y. and Chen, C.Y. 1998. Probenazole-induced resistance of lily leaves against *Botrytis elliptica*, *Plant Pathology Bulletin* 7: 134-140.
- Lu, Y.Y. and Chen, C.J. 2005. Molecular analysis of lily leaves in response to salicylic acid effective towards protection against *Botrytis elliptica*. *Plant Science* 169:1-9.
- Lu, Y.Y., Liu, Y.H. and Chen, C.Y. 2007. Stomatal closure, callose deposition, and increase of LsGRP1-corresponding transcript in probenazole-induced resistance against *Botrytis elliptica* in lily. *Plant Science* 172: 913-919.
- Luzzatto, T., Golan, A., Yishay, M., Bilkis, I., Ben-Ari, J. and Yedidia, I. 2007a. Priming of antimicrobial phenolics during induced resistance response towards *Pectobacterium carotovorum* in the ornamental monocot calla lily. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 55: 10315-10322.
- Luzzatto, T., Yishay, M., Lipsky, A., Ion, A., Belausov, E. and Yedidia, I. 2007b. Efficient, long-lasting resistance against the soft rot bacterium *Pectobacterium carotovorum* in calla lily provided by the plant activator methyl jasmonate. *Plant Pathology* 56: 692-701.
- Lyon, G.D., Reglinski, T. and Newton, A.C. 1995. Novel disease control compounds: the potential to 'immunize' plants against infection. *Plant Pathology* 44: 407-427.
- Lyon G.D. and Newton A.C. 1997. Do resistance elicitors offer new opportunities in integrated disease control strategies? *Plant Pathology* 46: 636-641.
- Makandar, R., Essig, J. S., Schapaugh, M. A., Trick, H. N., and Shah, J.. 2006. Genetically engineered resistance to *Fusarium* head blight in wheat by expression of *Arabidopsis* NPR1. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 19:123-129.
- Manandhar, H.K., Lyngs Jørgensen, H.J., Mathur, S.B., and Smedegaard-Petersen, V. 1998. Resistance to ice blast induced by ferric chloride, di-potassium hydrogen phosphate and salicylic acid. *Crop Protection* 17(4): 323-329.
- Matsukawa, T., Ishihara, A. and Iwamura, H. 2002. Induction of anthranilate synthase activity by elicitors in oats. *Zeitschrift Naturforschung* 57c: 121-128.
- Maurhofer, M., Hase, C., Meuwly, P., Metraux, J.P. and Defago, G. 1994. Induction of systemic resistance of tobacco to tobacco necrosis virus by the colonizing *Pseudomonas fluorescens* strain CHAO: Influence of the *gacA* gene and of pyoverdine production. *Phytopathology* 84: 139-146.
- Menzies, J. Bowen, P., Ehret, D. and Glass, A.D.M. 1992. Foliar applications of potassium silicate reduce severity of powdery mildew on cucumber, muskmelon and zucchini squash. *Journal of the American Society of Horticultural Sciences* 117: 902-905.
- Miyazawa, J., Kawabata, T., Ogasawara, N. 1998. Induction of an acidic isozyme of peroxidase and acquired resistance to wilt disease in response to treatment of tomato roots with 2-furoic acid, 4-hydroxybenzoic hydrazide or salicylic hydrazide. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 52: 115-126.
- Molina, L., Constantinescu, F., Michel, L., Reimann, C., Duffy, B. and D'fago, G. 2003. Degradation of pathogen quorum-sensing molecules by soil bacteria: a preventive and curative biological control mechanism. *FEMS Microbiology Ecology* 45: 71-81.
- Mori, M., Tomita, C., Sugimoto, K., Hasegawa, M., Hayashi, N., Dubouzet, J.G., Ochiai, H., Sekimoto, H., Hirochika, H. and Kikuchi, S. 2007. Isolation and molecular characterization of a spotted leaf 18 mutant by modified activation-tagging in rice. *Plant Molecular Biology* 63: 847-860.

- Morris, S.W., Vernooij, B., Titatarn, S., Starrett, M., Thomas, S., Wiltse, C.C., Frederiksen, R.A., Bhandhufalck, A., Hulbert, S. and Uknes, S. 1998. Induced resistance responses in maize. *Molecular Plant Microbe Interactions* 11(7): 643-658.
- Nandakumar, R., Babu, S., Viswanathan, R., Raguchander, T. and Samiyappan, R. 2001. Induction of systemic resistance in rice against sheath blight disease by *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biology Biochemistry*. 33:603-612.
- Nakashita, H., Yasuda, M., Nitta, T., Asami, T., Fujioka, S., Arai, Y., Sekimata, K., Takatsuto, S., Yamaguchi, I., Yoshida, S. 2003. Brassinosteroid functions in a broad range of disease resistance in tobacco and rice. *Plant Journal* 33: 887-898.
- Narusaka, Y., Narusaka, M., Horio, T. and Ishii, H. 1999. Comparison of local and systemic induction of acquired disease resistance in cucumber plants treated with benzothiadiazoles or salicylic acid. *Plant and Cell Physiology* 40: 388-395.
- Newman, M., Daniels, M.J. and Dow, J.M. 1995. Lipopolysaccharide from *Xanthomonas campestris* induces defense-related gene expression in *Brassica campestris*. *Molecular Plant Microbe Interactions* 8: 778-780.
- Niranjan Raj, S., Chaluvvaraju, G., Amruthesh, K.N., Shetty, H.S., Reddy, M.S. and Kloepper, J.W. 2003. Induction of growth promotion and resistance against downy mildew on pearl millet (*Pennisetum glaucum*) by rhizobacteria. *Plant Disease* 87:380-384.
- Obradovic, A., Jones, J.B., Momol, M.T., Olson, S.M., Jackson, L.E., Balogh, B., Guven, K. and Iriarte, F.B. 2005. Integration of biological control agents and systemic acquired resistance inducers against bacterial spot on tomato. *Plant Disease* 89: 712-716.
- Okazaki, Y., Isobe, T., Iwata, Y., Matsukawa, T., Matsuda, F., Miyagawa, H., Ishihara, A., Nishioka, T. and Iwamura, H. 2004 Metabolism of avenanthramide phytoalexins in oats. *Plant Journal* 39: 560-572.
- Oostendorp, M., Kunz, W., Dietrich, B. and Staub, T. 2001. Induced disease resistance in plants by chemicals. *European Journal of Plant Pathology* 107: 19-28.
- Orober, M., Siegrist, J. and Buchenauer, H., 2002. Mechanisms of phosphate-induced disease resistance in cucumber. *European Journal of Plant Pathology* 108: 345-353.
- Pajot, E. Le Corre, D. and Silué, D. 2001. Phytogard and DL- β -amino butyric acid (BABA) induce resistance to downy mildew (*Bremia lacucae*) in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *European Journal of Plant Pathology* 107: 861-869.
- Park, K. Min, J.Y., Kim, C.H. and Kloepper, J.W. Induction of systemic resistance in cucumber and tobacco plants by a bacterial cell surface fraction of *Burkholderia cepacia* strain 923-87. <http://www.ag.auburn.edu/argentina/pdfmanuscripts/park2.pdf>.
- Peer, R. van and Schippers, B. 1992. Lipopolysaccharides of plant growth promoting *Pseudomonas* spp. strain WCS417r induce resistance in carnation to Fusarium wilt. *Netherlands Journal of Plant Pathology* 98: 129-139.
- Pharand, B., Carisse, O., and Benhamou, N. 2002. Cytological aspects of compost-mediated induced resistance against fusarium crown and root rot in tomato. *Phytopathology* 92: 424-438.
- Pieterse, C.M.J. and Van Loon, L.C. 2004. NPR1: the spider in the web of induced resistance signalling Pathways. *Current Opinion Plant Biology* 7: 456- 464.
- Pieterse, C. M. J., Van Pelt, J. A., Ton, J., Parchmann, S., Mueller, M. J., Buchala, A. J., Métraux, J.-P., and Van Loon, L. C. 2000. Rhizobacteriamediated induced systemic resistance (ISR) in Arabidopsis requires sensitivity to jasmonate and ethylene but is not accompanied by an increase in their production. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 57:123-134.
- Pieterse, C. M. J., Van Wees, S. C. M., Hoffland, E., Van Pelt, J. A., and Van Loon, L. C. 1996. Systemic resistance in Arabidopsis induced by biocontrol bacteria is independent of salicylic acid accumulation and pathogenesis-related gene expression. *Plant Cell* 8:1225-1237.
- Pieterse, C. M. J., Van Wees, S. C. M., Van Pelt, J. A., Knoester, M., Laan, R., Gerrits, N., Weisbeek, P. J., and Van Loon, L. C. 1998. A novel signalling pathway controlling induced systemic resistance in Arabidopsis. *Plant Cell* 10:1571-1580.
- Pushpalatha, H.G., Mythrashree, S.R., Shetty, R., Geetha, N.P., Sharathchandra, R.G., Amruthesh K.N. and ShekarShetty, H. 2007. Ability of vitamins to induce downy mildew disease resistance and growth promotion in pearl millet. *Crop Protection* 26: 1674-168.

- Qian, G.L., Fan, J.Q., Chen, D.F., Kang, Y.J., Han, B., Hu, B.S. and Liu, F.Q. 2010. Reducing *Pectobacterium* virulence by expression of an N-acyl homoserine lactonase gene P_{lpp} -*aaIA* in *Lysobacter enzymogenes* strain OH11. *Biological Control* 52(1): 17-23.
- Quilis, J., Peñas, G., Messeguer, J., Brugidou, C. and Segundo, B. San. 2008. The *Arabidopsis AtNPR1* inversely modulates defense responses against fungal, bacterial, or viral pathogens while conferring hypersensitivity to abiotic stresses in transgenic rice. *Molecular Plant Microbe Interactions* 21(9): 1215-1231.
- Raj, S.N., Shetty, N.P. and Shetty, H.S. 2004. Proline – an inducer of resistance against pearl gierst downy mildew disease caused by *Sclerospora graminicola*. *Phytoparasitica* 32: 523-527.
- Reddy, M.V.B., Arul, J., Angers, P. and Couture, L. 1999. Chitosan treatment of wheat seeds induces resistance to *Fusarium graminearum* and improves seed quality. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 47: 1208-1216.
- Reglinski, T., Whitaker, G., Cooney, J.M., Taylor, J.T., Poole, P.R., Roberts, P.B., Kim, K.K. 2001. Systemic acquired resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in kiwifruit vines. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 58: 111-118.
- Reuveni, R., Agapov, V. and Reuveni, M. 1994. Foliar spray of phosphates induces growth increase and systemic resistance to *Puccinia sorghi* in maize. *Plant Pathology* 43: 245-250.
- Reuveni, M., Agapov, V., Reuveni, R., 1997. A foliar spray of micronutrient solutions induces local and systemic protection against powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) in cucumber plants. *European Journal of Plant Pathology* 103: 581-588.
- Reuveni, R. and Reuveni, M. 1998. Foliar-fertilizer therapy – a concept in integrated pest management. *Crop Protection* 17: 111-118.
- Sakamoto, K., Tada, Y., Yokozeki, Y., Akagi, H., Hayashi, N., Fujimura, T. and Ichikawa, N. 1999. Chemical induction of disease resistance in rice is correlated with the expression of a gene encoding a nucleotide binding site and leucine-rich repeats. *Plant Molecular Biology* 40:847-855.
- Scheuerell, S.J. and Mahaffee, W.F. 2002. compost tea: Principles and prospects for plant disease control. *Compost Science Utilization* 10: 313-338.
- Schmelz, E.A., Kaplan, F., Huffaker, A., Dafoe, N.J., Vaughan, M.M., Ni, X., Rocca, J.R., Alborn, A.T. and Teal, P.E. 2011 Identity, regulation, and activity of inducible diterpenoid phytoalexins in maize. *Proceedings National Academy Sciences. U.S.A.* 108: 5455–5460.
- Schmidt, A., Eisemann, S., Strathmann, S., Emslie, K.A., Seddon, B. 1996. Mode of action of extracts from giant knotweed (*Reynoutria sachalinensis*) on *Botrytis cinerea*, the causal organism of grey mould. *Federal Biology Institute* 32: 421.
- Schweizer, P., Buchala, A. and Métraux, J.P. 1997. Gene-expression patterns and levels of jasmonic acid in rice treated with the resistance inducer 2,6-dichloroisonicotinic acid. *Plant Physiology* 115: 61-70.
- Schweizer P., Gees R. and Mosinger E. 1993. Effect of jasmonic acid on the interaction of barley (*Hordeum vulgare* L.) with the powdery mildew *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*. *Plant Physiology* 102: 503-511.
- Seguchi, K., Kurotaki, M., Sekido, S. and Yamaguchi, I. 1992. Action mechanism of N-cyanomethyl-2-chloroisonicotinamide in controlling rice blast disease. *Journal of Pesticide Science* 17: 107-113.
- Sharatchandra, R.G., Raj, S.N., Shetty, N.P., Amruthesh, K.N. and Shetty, H.S. 2004. A chitosan formulation AlexaTM induces downy mildew disease resistance and growth promotion in pearl gierst. *Crop Protection* 23: 881-888.
- Silue D., Pajot E. and Cohen Y. 2002. Induction of resistance to downy mildew (*Peronospora parasitica*) in cauliflower by DL- beta -amino-n-butanolic acid (BABA). *Plant Pathology* 51: 97-102
- Smith, J.L., De Moraes, C.M. and Mescher, M.C. 2008. Jasmonate- and salicylate-mediated plant defense responses to insect herbivores, pathogens and parasitic plants. *Pest Management Science* 65: 497-503.
- Srinivasan, T., Raja Rajesh Kumar, K., Meur, G and Kirti, P.B. 2009. Heterologous expression of *Arabidopsis NPR1 (ATNPR1)* enhances oxidative stress tolerance in transgenic tobacco plants. *Biotechnology Letters* 31: 1343-1351.
- Stadnik, M.J., and Buchenauer, H. 1999a. Control of wheat diseases by benzothiadiazole-derivative and modern fungicides. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 106:466–475.

- Stadnik, M.J., and Buchenauer, H. 1999b. Effects of benzothiadiazole, kinetin and urea on the severity of powdery mildew and yield of winter wheat. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 106:476–489.
- Sticher, L., Mauch-Mani, B., and Métraux, J. P. 1997. Systemic acquired resistance. *Annual Review Phytopathology* 35: 235-270.
- Stone, J.M., Heard, J.E., Asai, T., Ausubel, F.M. 2000. Simulation of fungal-mediated cell death by fumonisin B1 and selection of fumonisin B1-resistant (fbr) *Arabidopsis* mutant. *Plant Cell* 12: 1811-1822.
- Stout, M.J., Fidantsef, A.L., Dufey, S.S. and Bostock, R.M. 1999. Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 54: 115-130.
- Svalheim, O. and Robertsen, B. 1993. Elicitations of H₂O₂ production in cucumber hypocotyls segments by oligo-1,4- α -D-galacturonides and an oligo- β -glucan preparation from cell walls of *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea*. *Physiologia Plantarum* 88: 675-681.
- Tada, Y., Kusaka, K., Betsuyaku, S., Shinogi, T., Sakamoto, M., Ohura, Y., Hata, S., Mori, T., Tosa, Y. and Mayama, S. 2005. Victorin triggers programmed cell death and the defense response via interaction with a cell surface mediator. *Plant Cell Physiology* 46: 1787–1798.
- Taheri P. and Höfte M. 2006. Riboflavin induces resistance in rice against *Rhizoctonia* sheath diseases by activating signal transduction pathways leading to upregulation of rice cationic peroxidase and formation of lignin as a structural barrier. *Communications Agricultural Applied Biological Science*: 71: 255e8.
- Taheri, P. and Tarighi, S. 2010. Riboflavin induces resistance in rice against *Rhizoctonia solani* via jasmonate-mediated priming of phenylpropanoid pathway. *Journal of Plant Physiology* 167:201-208.
- Vallad, G.E. and Goodman, R.M. 2004. Systemic acquired resistance and induced systemic resistance in conventional agriculture. Review and interpretation. *Crop Science* 44: 1920-1934.
- Vick, B.A. and Zimmermann, B.C. 1984. Biosynthesis of jasmonic acid by several plant species. *Plant Physiology* 75: 458-461.
- Van der Wolf J.M. and S.P.C. Groot. 2005. Natuurlijke middelen die de weerstand van planten kunnen verhogen. *Plant Research international Nota*. 372. 34 pp.
- Van der Wolf, J.M., Michta, A., Van der Zouwen, P.S., De Boer, W.J., Davelaar, E. and Stevens, L.H.. 2012. Seed and leaf treatments with natural compounds to induce resistance against *Peronospora parasitica* in *Brassica oleracea*. *Crop Protection*. Doi:10.1016/j.cropro.2012.01.008.
- Vleeschauwer, D. de. 2008. Unraveling rhizobacteria- and abscisic acid-induced pathogen resistance in rice (*Oryza sativa* L.). PhD thesis, Gent University, Belgium. ISBN 978-90-5989-264-4, 266 pp.
- Vleeschauwer, D. de, Djavaheri, M., Bakker, P.A.H.M. en Höfte, M. 2008. *Pseudomonas fluorescens* WCS374r-induced systemic resistance in rice against *Magnaporthe oryzae* is based on pseudobactin-mediated priming for a salicylic acid-repressive multifaceted defense response. *Plant Physiology* 148: 1996-2012.
- Vleeschauwer, D. de, Yang, Y., Cruz, C.V. and Höfte, M. 2010. Abscisic acid-induced resistance against the brown spot pathogen *Cochliobolus miyabeanus* in rice Involves MAP kinase-mediated repression of ethylene signalling. *Plant Physiology* 152(4): 2036-2052.
- Waller, F., Achatz, B., Baltruschat, H., Fodor, J., Becker, K., Fischer, M., Heier, T., Hückelhoven, R., Neumann, C., von Wettstein, D., Franken, P., and Kogel, K.-H. 2005. The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 102:13386-13391.
- Walters, D.R., Mitchell, A.F., Hampson, J. and McPherson, A. 1993. The induction of systemic resistance in barley to powdery mildew infection using salicylates and various phenolic acids. *Annals Applied Biology* 122: 451–456.
- Wang, S. and Tzeng, D.D. 1998. Methionine-riboflavin mixtures with surfactants and metal ions reduce powdery mildew infection in strawberry plants. *Journal of the American Society of Horticultural Sciences* 123: 987-991.
- Watanabe, T. 1977. Effects of probenazole (Oryzemate®) on each stage of rice blast fungus (*Pyricularia oryzae* Cavara) in its life cycle. *Journal of Pesticide Science* 2: 395–404.
- Watanabe, T., Igarashi, H., Matsumoto, K., Seki, S., Mase, S. and Sekizawa, Y. 1977. The characteristics of probenazole (Oryzemate®) for the control of rice blast. *Journal of Pesticide Science* 2: 291–296.

- Watanabe, T., Sekizawa, Y., Shimura, M., Suzuki, Y., Matsumoto, K., Iwata M. and Mase, S. 1979. Effects of probenazole (Oryzemat®) on rice plants with reference to controlling rice blast. *Journal of Pesticide Science* 4: 53–59.
- Wees, S.C.M. van, De Swart, E.A.M., Pelt, J.A. van, Loon, L.C. van and Pieterse, C.M.J. 2000. Enhancement of induced resistance by simultaneous activation of salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 97: 8711-8716.
- Wei, Z.M. and Beer, S.V. 1996. Harpin from *Erwinia amylovora* induces plant resistance. *Acta Horticulturae* 411: 223-225.
- Wei, G., Kloepper, J.W., Tuzun, S. 1992. Internal and external colonization of cucumber by bacteria which induce systemic resistance to *Colletotrichum orbiculare*. *Phytopathology* 2: 1108 (Abstr.).
- Wei, Z.M. and Betz, F.S. 2007. Messenger®: an environmentally sound solution for crop production and protection. *ACS Symposium Ser* 957: 195-211.
- Wise, M.L. 2011. Effect of chemical systemic acquired resistance elicitors on avenanthramide biosynthesis in oat (*Avena sativa*). *Journal Agricultural Food Chemistry* 59: 7028–7038.
- Wu, T., Zivanovic, S., Draughon, F.A., Conway, W., Sams, C.E. 2005. Physicochemical properties and bioactivity of fungal chitin and chitosan. *Journal of Agricultural Food Chemistry* 53: 3888-3894.
- Xie, X.Z., Xue, Y.J., Zhou, J.J., Zhang, B., Chang, H. and Takano, M. 2011. Phytochromes regulate SA and JA signaling pathway in rice and are required for developmentally controlled resistance to *Magnaporthe grisea*. *Molecular Plant* 4(4): 688-696.
- Yedidia, I., Lipsky, A., Golan, A., Yishay, M., Ion, A. and Luzzatto, T. 2011. Polyphenols induction in the defense response of calla lily towards *Pectobacterium carotovorum*. *Proceedings Xth International Symposium on Flower Bulbs and Herbaceous Perennials*. Eds. J.E. van den Ende, A.T. Krikke and A.P.M. den Nijs. *Acta Horticulturae* 886: 409-415.
- Yoshida, H. 1992. Anti-blast activity and mode of action of 2-chloroisonicotinamides. *Journal of Pesticide Science* 17: S241-S249.
- Yoshida, H., Konishi, K., Nakagawa, T., Sekido, S. and Yamaguchi, I. 1990. Characteristics of N-phenylsulfonyl-2-chloroisonicotinamide as an anti-rice blast agent. *Journal of Pesticide Science* 15: 199-203.

