



## Les plantes tampoc es volen posar malaltes

M<sup>a</sup> Isabel Trillas Gay  i Guillem Segarra Braunstein 

Facultat de Biologia. Secció de Fisiologia Vegetal. Universitat de Barcelona

**Resum:** Les malalties de les plantes són processos dinàmics, progressius i reversibles, produïdes per organismes patògens semblants als que infecten els animals i els homes. Les estratègies de control integrat de plagues i malalties, en els sistemes agroecològics, permeten emprar diverses aproximacions tant administratives, com culturals, tecnològiques i biològiques, sense tenir forçosament que recórrer als productes químics (sals o de síntesi), per revertir la situació. Les plantes són organismes complexos, que reconeixen i estableixen relacions amb el seu entorn (amb altres plantes, micro i macroorganismes). Així doncs, poden reconèixer la presència d'un patògen i reaccionar per tal d'evitar posar-se malaltes. Les plantes disposen de defenses físiques i químiques que poden estar presents de forma constitutiva o bé poden ser induïdes per l'atac d'un patògen. En alguns casos, la resposta de la planta no està limitada al punt de l'atac, sinó que tota la planta respon. Alguns microorganismes beneficiosos poden estimular aquest sistema immunitari de les plantes de manera que la seva resposta de defensa sigui més ràpida i intensa si són atacades per un patògen. Al seu torn, les plantes poden "manipular" la composició de la comunitat microbiana que colonitza les seves arrels a través de la modificació dels exsudats, potencialment amb la finalitat d'atraure microorganismes beneficiosos. El microbioma de les plantes presenta forts paral·lelismes amb el del tracte intestinal de les persones ja que tots dos tenen un efecte important en la salut i en el creixement i desenvolupament de l'hoste.

**Summary:** PLANTS DON'T WANT TO GET SICK EITHER. – Plant diseases are dynamic, progressive and reversible processes produced by pathogenic organisms similar to those that infect animals and humans. Integrated pest and disease control strategies in agro-ecological systems allow a variety of administrative, cultural, technological and biological approaches to be used to reverse the situation without the need for chemicals. Plants are complex organisms that recognize their environment and establish relationships with other plants and micro- and macro-organisms. Plants can recognize the presence of a pathogen and react to avoid disease. They have physical and chemical defences that can be present in their constitution or can be induced after a pathogen attack. Sometimes, the plant response is not restricted to the point of the pathogen attack but is systemic, affecting the whole plant. Some beneficial microorganisms can stimulate the plant's immune system so that the plants can respond faster and more strongly when they are attacked by a pathogen. Moreover, plants can alter the composition of the microbial community of the rhizosphere by modifying the pattern of root exudates in order to attract beneficial microorganisms. The plant microbiome shows strong parallels with the gut microbiome, because both have an important effect on the health, growth and development of the host.

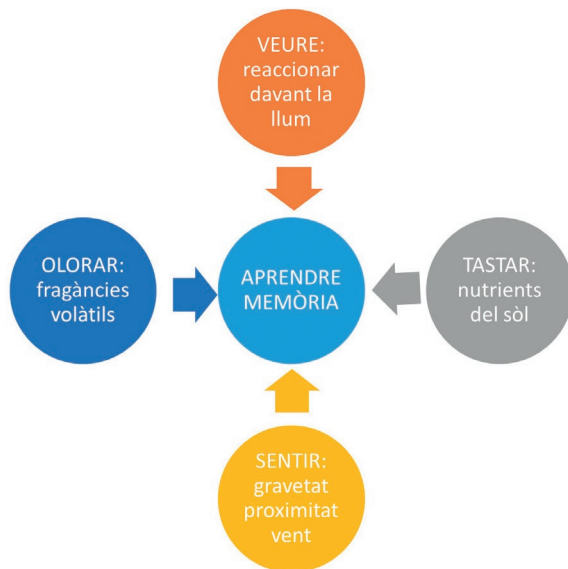
### Introducció

#### Les plantes

Podríem pensar que les plantes, en ser organismes sèssils no poden reaccionar i escapar de les situacions adverses de l'entorn en què es troben. La realitat està molt lluny d'aquesta premissa i les plantes que han estat sotmeses a un llarg procés d'evolució tenen la capacitat de respondre als desafiaments ambientals als quals constantment estan sotmeses.

Les plantes perceben la llum (fig. 1), reconeixen si estan a la foscor, reaccionen al color, la direcció, la intensitat i la duració de la llum a través de fo-

toresceptors, com els fitocroms, criptocroms i fototropines (Moysset *et al.*, 2014). Les plantes poden veure i reaccionar davant la llum, per protegir-se de radiacions/nivells que li resulten perilloses. Les plantes també poden olorar i percebre substàncies volàtils emeses per la mateixa planta i per altres plantes en ser atacades per insectes o microorganismes que envaeixen les seves fulles i/o arrels, bé siguin patògens o beneficiosos per ella, i d'aquesta manera mobilitzar les defenses apropiades per fer front a aquesta invasió o per deixar-se colonitzar en el cas d'organismes beneficiosos (van Loon *et al.*, 1998; Trillas i Segarra, 2009; Moreira i Abdalla-Roberts, 2019). També les plantes poden "tasotar" les substàncies que estan dissoltes en el sòl



**Figura 1.** Les relacions de les plantes amb l'entorn.

(sals minerals) i també les produïdes per la mateixa planta o pels microorganismes que es troben propers a les arrels (rizosfera), com són: hormones, àcids orgànics, sucres i altres metabòlits; com en els casos anteriors reaccionen desenvolupant més arrels i/o integrant els compostos com senyals que afavoreixen relacions beneficioses amb microorganismes del sòl (Fernández *et al.*, 2017). Les plantes també senten objectes pròxims, el tacte, el vent, la força de la gravetat. No està clar que les plantes puguin escoltar, però..., això no vol dir que no puguin fer-ho.

A partir de totes aquestes experiències les plantes poden aprendre i mostren memòria en reaccionar de manera més eficient en successius estressos tant abiòtics (ambientals) com biòtics (éssers vius). Podríem dir que les plantes mostren un comportament intel·ligent en respondre als desafiaments ambientals d'una manera coordinada (van Loon, 2016). Intuïtivament podem pensar que termes com "comportament" i "intel·ligència" són exclusius dels humans i és un tema de debat si les plantes mostren o no intel·ligència (Trewavas, 2005). No podem pensar que les plantes tinguin neurones ni un centre de coordinació o cervell, però sí que és cert que les cèl·lules vegetals són molt més complexes i sofisticades que les cèl·lules animals.

### Les malalties de les plantes

Les plantes tant salvatges com cultivades poden créixer mentre tinguin suficient aigua, nutrients, llum i temperatura; el terme suficient és relatiu atès que hi ha plantes adaptades a diferents ambients. Amb tot, les plantes també poden patir alguna fisiopatia, conseqüència de condicions ambientals desfavorables, com falta o ex-

cés de nutrients, de llum, presència de productes químics que li resulten tòxics i que es troben en l'ambient aeri o el sòl. Tot això s'estudia en disciplines com l'ecologia, botànica i fisiologia vegetal. Entenem com a malaltia el disfuncionament normal d'un organisme viu i, per tant, les plantes com tots els éssers vius també poden emmalaltir per organismes patògens, semblants als que produeixen malalties als humans i animals, com són virus, bacteris, fongs, nematodes, protozous i fins i tot per altres plantes que han desenvolupat òrgans especialitzats per absorbir-ne aigua i nutrients. Les malalties són processos dinàmics, progressius, reversibles o no i la fitopatologia és la disciplina que estudia les malalties produïdes per microorganismes mentre que l'entomologia inclou els danys produïts pels insectes: les plagues.

Els virus que produeixen malalties en les plantes majorment són de cadena senzilla de RNA, entre els virus i els bacteris trobem els fitoplasmes (provenen evolutivament de bacteris Gram positius, però no tenen paret) que infecten les plantes principalment per vectors (insectes) i també per ferides. Les malalties produïdes a les plantes per bacteris són principalment Gram negatius, però també algunes són Gram positives, poden produir enzims que degraden les parets de les plantes, i infecten tant les parts aèries com arrels i òrgans de reserva, també poden colonitzar els vasos xilemàtics. Les principals malalties que pateixen les plantes venen ocasionades pels fongs, alguns fongs patògens poden produir toxines i passar a la cadena tròfica i produir malalties a animals i humans. Les malalties fúngiques podem observar-les tant en les parts aèries com subterrànies de les plantes. Els nematodes són animals llargs i prims "com un fil" i els que infecten les plantes es caracteritzen per tenir un aparell bucal específic (estilet) que li permet foradar la planta, produeixen malalties principalment a les arrels (Agrios, 2005). Les plantes malaltes, conseqüència del procés d'infecció per part de l'organisme patògen, presenten alteracions en alguns dels processos fisiològics, com l'absorció i transport d'aigua i nutrients, fotosíntesi, transpiració, transport d'assimilats, etc., que es tradueix en canvis en el seu aspecte, els símptomes.

Segons la FAO (<http://www.fao.org/plant-health-2020/about/en/>) aproximadament el 40% de les pèrdues en la producció dels aliments són degudes a les plagues i malalties de les plantes i això afecta la disponibilitat d'aliments, provoca migracions, fam i mort i determina què i on es pot cultivar. En general parlem de malalties quan afecta un nombre petit d'individus d'una població i per analogia amb les malalties dels animals, es parla d'epidèmies quan el nombre de plantes malaltes superen al nombre de casos esperats i de pandèmies quan una determinada malaltia afecta diferents països i fins i tot continents.

Descripcions de plantes malaltes, com els rovellis, les trobem citades en llibres com la Bíblia i

també pel filòsof grec i podríem dir botànic Teofrast (371-287 abans de Crist), molt més recent el teòleg medieval Sant Albert Magne ja descriu el vesc com a planta paràsita. Molt més recents són les descripcions de Thoullier i Tillet, del 1670 i 1755, respectivament, d'una malaltia que ha provocat fam i malnutrició en les poblacions humanes durant segles, ens referim a l'ergotisme. El fong *Claviceps purpurea* i propers, no sols redueix la collita de blat i civada sinó que en consumir-se la farina, les micotoxines dels grans infectats que porten potents alcaloides provoquen constriccions dels vasos sanguinis i gangrena. Molts fitopatòlegs, reconeixen un impuls important en el desenvolupament de la Fitopatologia com a ciència, a la malaltia provocada per l'oomicet *Phytophthora infestans* (míldiu de la patata), que a meitat del segle XIX va provocar la mort per fam d'aproximadament un milió d'irlandesos i la migració d'aproximadament dos, en una població d'uns 8 milions de persones.

## El control de les malalties de les plantes

### Control químic vs. control biològic

El primer fitosanitari pel control de les malalties de les plantes s'atribueix al botànic francès Pierre Millardet, que tractava les vinyes de la regió francesa de Bordeus amb una barreja de color blavós, formulada a base de sulfat de coure i calç, que feia servir per dissuadir que els "caminants" prenguessin raïm. Amb posterioritat, el 1855, Millardet, va millorar la barreja fins a formular el que es coneix com Brou Bordelès, que era efectiu contra el míldiu de la vinya, també contra altres míldius i diverses malalties foliars. Aquest descobriment fortuït, va estimular l'estudi i desenvolupament de

diverses substàncies químiques per al control de les malalties de les plantes que han tingut un extensíssim ús al llarg del segle passat.

Els fitosanitaris químics o productes per a la protecció de les plantes (PPP) s'han fonamentat en una acció directa de la substància o substàncies sobre l'agent patogen, generalment amb un únic mecanisme d'acció i d'aplicació curativa (fig. 2). Els fitosanitaris biològics poden tenir com a substància activa un microorganisme viu, generalment una soca, però també diverses i que poden tenir una aplicació preventiva i/o curativa. Els millors antagonistes o agents de control biològic tenen diversos mecanismes d'acció, cosa que dificulta l'aparició de resistències en el patogen. Alguns d'aquests mecanismes són d'acció directa sobre el patogen, principalment per competència per espai i/o nutrients, parasitisme o antibiosi. Però també, aquests microorganismes poden reduir les malalties actuant sobre les plantes, activant el seu sistema immune (fig. 2).

A Europa, la comercialització de PPP, tant biològics com químics, està regulada per la Comissió Europea, Regulació 1107 de l'any 2009. Les preocupacions sobre la toxicitat demostrada per diversos productes químics sobre la salut humana, animal i el medi ambient va portar a una revisió exhaustiva de les aproximadament 1000 substàncies actives autoritzades per la Comissió Europea i la EFSA (Agència Europea de Seguretat Alimentària). Aquesta revisió va provocar l'eliminació del mercat d'aproximadament el 74% de les substàncies autoritzades i a la substitució de la Directiva 91/414 per l'actual Regulació 1107/2009, que harmonitza i autoritza tots els productes a emprar per al control de les malalties dels cultius a Europa, tant per a l'agricultura convencional com per a l'agricultura ecològica.

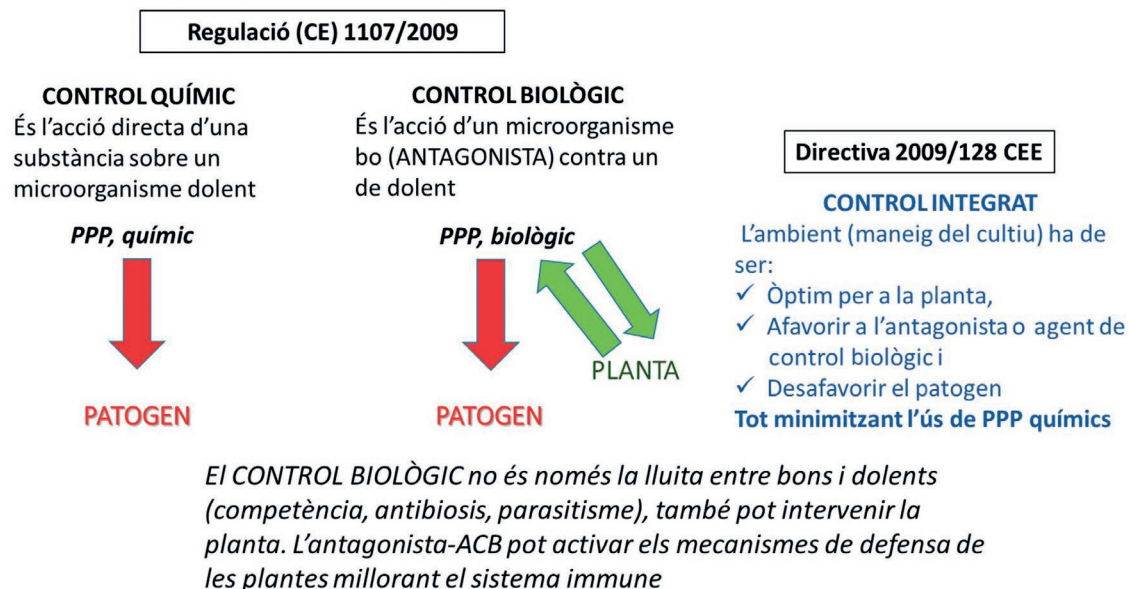


Figura 2. Control químic i control biològic dins el marc europeu del control integrat de plagues i malalties.

## Control integrat

El control o gestió integrada de plagues i malalties de les plantes, és una aproximació que considera els sistemes agraris com a sistemes agroecològics i que està regulat a Europa per la Directiva 128 de l'any 2009, que va entrar en vigor l'any 2014. Es fonamenta en la prevenció de les malalties més que no pas en la curació (analogia també amb la salut humana) i els seus principals objectius són mantenir uns nivells acceptables de les poblacions dels organismes patògens (malalties i plagues), tot reduint/ minimitzant la utilització de productes químics.

En la gestió integrada es fan servir diverses pràctiques agronòmiques amb l'objectiu principal de mantenir els cultius sans. Aquestes pràctiques van des de les administratives, com és el passaport fitosanitari que permet traçabilitat del material vegetal, emprar material vegetal lliure de patògens (llavors certificades, material *in vitro*, etc.), tot un seguit d'unes bones pràctiques de cultiu, com l'optimització del reg i adobat, la modificació de les dates de sembra, rotacions de cultius, podes sanitàries, la gestió dels marges, etc. La utilització de plantes resistents, sempre que sigui possible, torna a prendre interès, atès que queda restringit l'ús de productes químics, amb el que és d'esperar una reducció important en la formació de resistències. Fer servir mètodes físics, com la utilització de temperatures elevades (desinfecció de llavors), refrigeració i l'ús d'atmosferes modificades per la postcollita, també radiacions per la desinfecció així com la solarització com a eina de desinfecció del sòl, sola o acompanyada de la biofumigació (mètodes químics) amb l'ús de bràssiques i l'alliberament de substàncies biocides com els isotiacianats. El control biològic, és una eina més de la gestió integrada amb la utilització d'organismes vius, micro i macroorganismes (insectes) agents de control biològic. El control químic queda reduït a l'última alternativa i només quan les altres mesures no han estat suficients. Amb tot, és difícil encara aquesta aproximació, per la cultura molt arrelada dels productes químics, però cada cop s'està implementant més i ha estat possible principalment per la conscienciació dels productors i les demandes dels consumidors, que cada vegada vetllen pel consum de productes més sans i sense residus.

## Les defenses de les plantes

### Barreres físiques i químiques

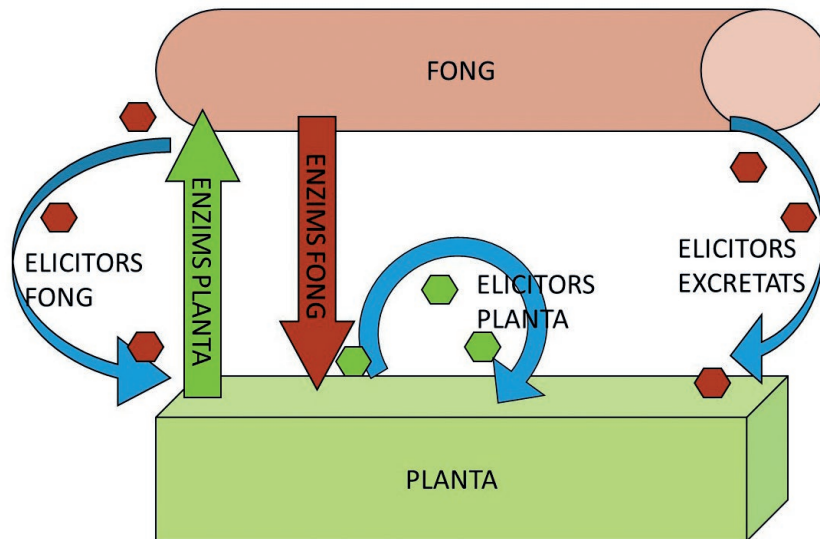
Les plantes es protegeixen mitjançant defenses constitutives o passives (són presents fins i tot abans de l'atac del patògen) i també defenses induïdes o actives (s'activen quan la planta reconeix l'atac d'un patògen). Així mateix, les plantes disposen de barreres tant físiques com químiques per protegir-se de les plagues i malalties que les afecten. Alguns exemples de defenses constituti-

ves de tipus físic són l'escorça, una capa densa de tricomes, tenir els estomes protegits, capes externes de suberina i una cutícula gruixuda i cerosa. D'altra banda, les defenses passives també poden ser de tipus químic, com per exemple, compostos del metabolisme secundari que són presents a les plantes de forma constitutiva i que poden ser inhibidores per alguns patògens (glucòsids cianogènics, glucòsids fenòlics, ...). Quan les plantes són atacades poden activar una sèrie de defenses físiques que no eren presents abans de l'atac, com per exemple, engruiximents de la paret cel·lular, formació de papil·les de cal·losa, secreció de gomes i resines, suberització i fins i tot abscissió de part del teixit. De manera similar, un cop la planta ha reconegut l'atac del patògen pot sintetitzar unes proteïnes anomenades PR (de l'anglès, pathogenesis related proteins) que tenen funcions com per exemple quitinases, glucanases i proteases, amb capacitat per atacar l'organisme invasor. També poden sintetitzar fitoalexines amb activitat antimicrobiana.

### Activació dels mecanismes de defensa de les plantes

Per tal de poder activar les defenses induïdes, les plantes primer han de reconèixer que estan sent atacades. A la figura 3, es mostra un esquema de la interacció entre un fong atacant i una planta hoste. En aquest esquema es pot veure com el fong fa servir enzims amb activitat lítica sobre les parets de les cèl·lules vegetals i que aquest procés allibera fragments que són reconeguts per la pròpia planta com un senyal d'alerta. De manera similar, les plantes poden respondre a l'atac mitjançant enzims de defensa que degraden les parets del patògen alliberant fragments del fong que són reconeguts per la planta. Finalment, els patògens poden alliberar compostos que són directament reconeguts per les plantes i serveixen com a senyal (elicitor) perquè la planta activi les seves defenses.

Les plantes i les seues patògens al llarg de la seva coevolució han desenvolupat el que es pot descriure com una carrera armamentística (Jones i Dangl, 2006). En primer lloc, podem trobar plantes que han evolucionat per reconèixer uns patrons moleculars dels patògens anomenats PAMP (de l'anglès, pathogen associated molecular patterns). Si la planta és capaç de reconèixer aquests patrons es desencadenarà una cascada de senyalització cel·lular que comporta l'activació de la resposta immune i la planta podria arribar a resistir l'atac del patògen. En un segon estadi d'aquesta cursa, els patògens han desenvolupat uns efectors que, un cop injectats dins la cèl·lula vegetal són capaços d'inhibir la senyalització que condueix a l'activació de la resposta immune. En aquest cas, els patògens poden interferir en la capacitat de defensar-se de les plantes i la planta pot emmalaltir. Finalment, en un darrer estadi, les



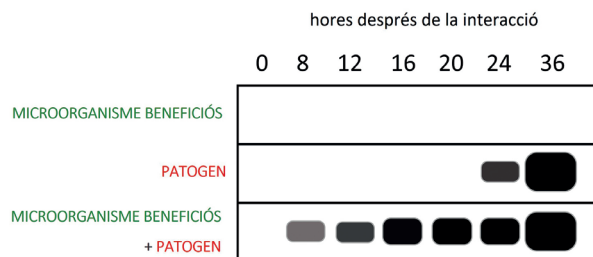
**Figura 3.** Esquema de la interacció entre un fong atacant i una planta hoste.

plantes poden haver desenvolupat uns receptors específics capaços de reconèixer els efectors del patogen. Aquest reconeixement, a més a més del reconeixement dels PAMP, condueix a l'activació de la resposta immune de la planta i possiblement al fet que la planta resisteixi l'atac.

L'activació del sistema immune pot donar lloc a respostes de tipus local en el lloc de la infecció o bé de tipus sistèmic, amb efecte sobre teixits allunyats del lloc de l'atac. De forma general es coneixen tres grans tipus d'inducció de resistència sistèmica: l'activada per patògens, l'activada per herbívors i l'activada per microorganismes beneficiosos. Els anys 60, Ross (1961) va definir la resposta anomenada SAR (de l'anglès, systemic acquired resistance) on el fet que una part de la planta fos atacada resultava en què les altres parts de la planta que estaven lluny del lloc d'infecció esdevenien més resistents en resposta a un següent atac. La SAR es caracteritza per increments en el nivell d'àcid salicílic i la síntesi de proteïnes PR tant en l'àmbit local com sistèmic. De forma semblant, Green i Ryan (1972), van demostrar que l'herbivoria i la lesió de les fulles de tomaquera resultava en l'acumulació sistèmica d'inhibidors de proteïnases que inhibien els enzims digestius dels insectes, així com compostos insecticides. A més a més, aquests estímuls activaven la producció de compostos volàtils que atrauen depredadors naturals dels insectes atacants. En la inducció de resistència produïda per insectes herbívors la senyalització basada en l'hormona àcid jasmònic hi té un rol decisiu.

Finalment, alguns microorganismes beneficiosos, com certes soques de *Pseudomonas fluorescens* i de *Trichoderma* spp. entre d'altres, són capaços d'induir una resistència que té efectes sistèmics anomenada ISR (de l'anglès, induced systemic resistance). Aquest tipus de resistència es caracteritza per ser dependent de la senyalit-

zació mitjançant les hormones àcid jasmònic i àcid salicílic i per no estar basada en la síntesi de proteïnes PR. Una de les característiques més importants de la ISR és el fet que just després de la interacció amb el microorganisme beneficios no es detecta l'acumulació de compostos de defensa, a diferència del que succeeix amb la SAR. En canvi, quan la planta és posteriorment atacada per un patogen sí que s'observa una resposta de defensa més ràpida i més intensa, respecte a la que tindria la planta si fos atacada pel patogen i no hagués estat estimulada pel microorganisme beneficios (fig. 4). Aquest fenomen, que sovint es descriu com un "efecte vacuna", en anglès s'anomena *priming*. Quan les plantes d'*Arabidopsis* es defensen de l'atac del mildiú, un patogen biotrófic que ataca les fulles, es produeixen acúmuls de cal·losa als llocs on les espores del patogen intenten germinar i penetrar pels estomes. Si les arrels de les plantes han estat prèviament colonitzades pel fong beneficios *Trichoderma asperellum* soca T34, les plantes són capaces de bloquejar un percentatge molt més alt d'espores del patogen, de manera que la severitat de la infecció es redueix de manera significativa (Segarra *et al.*, 2009). Una



**Figura 4.** Efecte d'un microorganisme beneficios inductor de priming en l'expressió d'un gen de defensa qualsevol de la planta hoste, diverses hores després de la interacció.

dels avantatges que té el priming de la ISR respecte l'activació directa de respostes de defensa, és el fet que la planta no ha d'invertir uns recursos en defensa que d'altra manera hagués invertit en creixement. De fet, un dels inconvenients de la inducció de resistència tipus SAR mitjançant inductors químics, és que de resultes de l'activació dels mecanismes de defensa, el creixement de les plantes pot resultar afectat negativament (Heil *et al.*, 2000). Inicialment es pensava que les plantes exposades al priming no canviaven el seu metabolisme i que no hi havia canvis en l'expressió gènica fins que la planta no era atacada. Avui en dia hi ha evidències que, un cop la planta percep l'estímul responsable del priming, es produeixen canvis fisiològics, transcripcionals, metabòlics i epigenètics tals com la senyalització per calci, espècies reactives d'oxigen, expressió de factors de transcripció, la síntesi de conjugats d'hormones i les modificacions de les histones que afecten l'expressió dels gens (Mauch-Mani *et al.*, 2017).

### Microbioma

Les plantes interaccionen no només amb els microorganismes beneficiosos i els patògens, sinó que es troben en contacte amb una gran quantitat de microorganismes que viuen al sòl de manera saprofítica. En tot cas, el sòl pot ser un entorn pobre en formes de carboni fàcilment assimilables i molts microorganismes han evolucionat per establir interaccions estretes amb les arrels de les plantes per tal d'obtenir fonts de carboni fàcilment assimilables. De fet, es calcula que les plantes inverteixen un elevat percentatge del carboni fixat per la fotosíntesi a les fulles en forma d'exsudats de les arrels. Aquests exsudats tenen un paper clau quan es constitueix el microbioma de les arrels. En un estudi de Zhalnina *et al.* (2018) es mostra com la comunitat bacteriana de la de la planta de civada està constituïda per espècies que són afavorides pel creixement de l'arrel. Aquest tipus de microorganismes solen ser de creixement més lent i tenen menys gens d'enzims especialitzats en degradar fonts de carboni complexos. D'altra banda solen tenir més gens de transportadors d'aminoàcids i àcids orgànics. Al llarg del desenvolupament de la planta el patró de substàncies exsudades va canviant i els investigadors van poder demostrar que els microorganismes que prosperaven a la rizosfera eren aquells que tenien preferència pels metabòlits que eren exsudats per arrels, tals com aminoàcids, àcids orgànics, sucres i amines quaternàries.

En certa manera, doncs, les plantes poden "manipular" el seu microbioma i potencialment atraure microorganismes que els ofereixen algun benefici. A l'estudi de Fernández *et al.* (2017), l'aplicació de *T. asperellum* soca T34 a les arrels de plantes de tomaquera va resultar en una inducció de resistència que va reduir la severitat de la malaltia produïda pel patògen foliar *Botrytis cinerea*.

D'altra banda, les poblacions d'aquest fong beneficiós eren significativament més altes quan a les fulles hi havia el patògen, respecte a quan no hi era. Els investigadors van hipotetitzar que es produïa un canvi en els exsudats de les arrels a conseqüència de l'atac del patògen. De fet, l'estudi dels exsudats va demostrar que hi havia un gran efecte de l'inòcul del patògen a les fulles sobre el patró d'exsudats a les arrels. Tot i que la major part de metabòlits no van poder ser identificats, se'n va trobar un, l'àcid glucònic, que incrementava cinc vegades la seva concentració a la rizosfera a causa de l'atac del patògen foliar. A més a més, la presència d'aquest sucre en cultius *in vitro* de *T. asperellum*, incrementava el creixement i l'esporejació d'aquest fong. Així doncs, en ser atacades per patògens foliaris les plantes podrien modificar el patró d'exsudats de les arrels, de manera que atraguin microorganismes beneficiosos, que al seu torn podrien induir resistència sistèmica i fer que les fulles esdevinguin més resistents. Aquesta teoria s'ha anomenat en anglès cry for help (Rolfe *et al.*, 2019).

L'estudi del microbioma de les plantes ha revelat forts paral·lelismes amb el microbioma de les persones, sobretot del tracte intestinal. Els dos tipus de microbioma comparteixen una sèrie de propietats: tracte intestinal i rizosfera són sistemes oberts amb grans superfícies superpoblades amb microbis on els gradients d'oxigen, aigua i pH originen una diversitat de nínxols. A més a més, el genotip i l'edat de l'hoste conformen el microbioma del tracte intestinal i rizosfera. D'altra banda, ambdós microbiomes tenen un efecte important en la salut i en el creixement i desenvolupament de l'hoste. En concret, hi ha evidències que el microbioma té una acció de protecció contra patògens, de producció d'enzims i antibiòtics i de modulació del sistema immune de l'hoste. Així mateix, el microbioma també té un impacte en la fisiologia, l'adquisició de nutrients i la producció d'aminoàcids, vitamines i hormones de creixement tant de les plantes com de les persones (Mendes i Raaijmakers, 2015).

### Bibliografia

- Agrios, G.N. 2005. *Plant Pathology*. Fifth Edition. Elsevier, Academic Press.
- Fernández, E., Segarra, G. i Trillas, M.I. 2017. Increased rhizosphere populations of *Trichoderma asperellum* strain T34 caused by secretion pattern of root exudates in tomato plants inoculated with *Botrytis cinerea*. *Plant Pathology*, 66: 1110-1116. <https://doi.org/10.1111/ppa.12668>
- Green, T.R. i Ryan, C.A. 1972. Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defence mechanism against insects. *Science*, 175: 776-777. <https://doi.org/10.1126/science.175.4023.776>
- Heil, M., Hilpert, A., Kaiser, W. i 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.

- <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00479.x>  
 Jones, J.D.G. i Dangi, J.L. 2006. The plant immune system. *Nature*, 444: 323-329.
- <https://doi.org/10.1038/nature05286>  
 Mauch-Mani, B., Baccelli, I., Luna, E. i Flors, V. 2017. Defense Priming: An Adaptive Part of Induced Resistance. *Annual Review Plant Biology*, 68: 485-512.
- <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-041132>  
 Mendes, R. i Raaijmakers, J.M. 2015. Cross-kingdom similarities in microbiome functions. *The ISME Journal*, 9: 1905-1907.
- <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.7>  
 Moreira, X. i Abdala-Roberts, L. 2019. Specificity and context-dependency of plant-plant communication in response to insect-herbivory. *Current Opinion in Insect Science*, 32: 15-21.
- <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.09.003>  
 Moysset, L., Llambrich, E. i Simón, E. 2014. Calcium changes in *Robinia pseudoacacia* pulvinar motor cells during nyctinastic closure mediated by phytochromes. *Protoplasma*, 256: 615-629.
- <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1323-0>  
 Rolfe, S.A., Griffiths, J. i Ton, J. 2019. Crying out for help with root exudates: adaptive mechanisms by which stressed plants assemble health-promoting soil microbiomes. *Current Opinion in Microbiology*, 49: 73-82.
- <https://doi.org/10.1016/j.mib.2019.10.003>  
 Ross, A.F. 1961. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. *Virology* 14: 340-358.
- [https://doi.org/10.1016/0042-6822\(61\)90319-1](https://doi.org/10.1016/0042-6822(61)90319-1)  
 Segarra, G., Van der Ent, S., Trillas, I. i Pieterse, C.M.J. 2009. MYB72, a node of convergence in induced systemic resistance triggered by a fungal and a bacterial beneficial microbe. *Plant Biology*, 11: 90-96.
- <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00162.x>  
 Trewavas, A. 2005. Green plants as intelligent organisms. *Trends in Plant Science*. 10: 413-419.
- <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.07.005>  
 Trillas, M.I. i Segarra, G. 2009. Chapter 8. Interaction between non-pathogenic fungi and plants. *Advances in Botanical Research*, 51: 321-359.
- [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(09\)51008-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(09)51008-7)  
 Van Loon, L.C., Bakker, P.A.H.M. i Pieterse, C.M.J. 1998. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology*, 36:453-483.
- <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.36.1.453>  
 Van Loon, L.C. 2016. The Intelligent behaviour of plants, *Trends in Plant Science*. 21: 286-294.
- <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.11.009>  
 Zhalnina, K., Louie, K.B., Hao, Z., Mansoori, N., da Rocha, U.N., Shi, S., Cho, H., Karaoz, U., Loqué, D., Bowen, B.P., Firestone, M.K., Northen, T.R. i Brodie, E.L. 2018. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nature Microbiology*, 3: 470-480.
- <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0129-3>