

Tomás Rivas García, Luis Guillermo Hernández Montiel y Jorge Alberto Alejandro Rosas

Inductores de defensa para activar el sistema inmune de las plantas

Las plantas cuentan con mecanismos de defensa específicos para contrarrestar el desarrollo de enfermedades. Los inductores de defensa son moléculas reconocidas por la planta que activan los mecanismos de defensa sin producir enfermedad. Estas moléculas podrían emplearse como un tratamiento alternativo para promover la disponibilidad de alimentos y el control de fitopatógenos sin requerir la aplicación de plaguicidas químicos.

¿Por qué es importante controlar las enfermedades de las plantas?

El impacto económico que ocasionan las enfermedades originadas principalmente por hongos y bacterias en las plantas es de aproximadamente 220 billones de dólares estadounidenses, lo que corresponde a casi 42% de todos los cultivos producidos anualmente alrededor del mundo (Pimentel, 2019). Las enfermedades no sólo provocan pérdidas económicas para los productores, sino también para los consumidores, ya que, de manera directa o indirecta, las plantas intervienen en la disponibilidad mundial de alimento; por ejemplo, la carne, leche y huevos que comemos habitualmente provienen de animales que se alimentaron en alguna etapa de su vida de las plantas o sus derivados.

Como cualquier ser vivo, las plantas crecen y se reproducen de manera habitual en condiciones normales; sin embargo, esto puede cambiar cuando las plantas son afectadas por fitopatógenos bióticos (un organismo vivo que las ataca) o abióticos (cuando son afectadas por variables climáticas y **edáficas**, entre otras) que provocan una enfermedad. La principal vía por la cual las plantas se pueden enfermar es por la presencia de microorganismos; destacan por su impacto negativo en la agricultura: bacterias, hongos, nematodos, virus y fitoplasmas. Estos fitopatógenos bióticos son los causantes de enfermedades infecciosas que pueden afectar desde la germinación de las semillas hasta el crecimiento y la productividad de las plantas. Algunos son tan especializados que impactan únicamente en un tipo de cultivo u órgano vegetal, en cierta etapa de crecimiento o bajo condiciones ambientales específicas.

Edáfico(a)

Relacionado con la composición física, química y biológica del suelo, condiciones que interfieren en el crecimiento y desarrollo de las plantas.



Una vez que el fitopatógeno entra en contacto directo con la planta, inicia el proceso de infección, mediante la penetración y la colonización de los tejidos; en esta primera etapa afecta a un número reducido de células vegetales. Conforme pasan los días, la enfermedad avanza y empiezan a desarrollarse los síntomas en las plantas. Dependiendo del tipo de célula, tejido u órgano enfermo serán las funciones fisiológicas que se afectarán. Si la enfermedad se localiza en la raíz de las plantas, se limitará principalmente la absorción de agua y nutrientes; si es en el follaje, disminuirá la fotosíntesis; en las flores y frutos, se comprometerá la reproducción. Estas afectaciones de los fitopatógenos disminuyen la cantidad de la cosecha y la calidad de los productos, como frutos, tubérculos, bulbos, granos y follaje, entre otros.

La mayoría de los fitopatógenos son parásitos, es decir, viven a expensas de las plantas tomando sus nutrientes. Por lo tanto, la capacidad de enfermar o no a las plantas está íntimamente relacionada con la capacidad del microorganismo para penetrar, infectar, alimentarse y reproducirse en la planta. Dependiendo de si los parásitos se alimentan de tejidos vivos o de células que ellos matan, son denominados biotrofos o necrotrofos; esta clasificación es importante para entender los mecanismos de defensa de las plantas (véase la Figura 1).

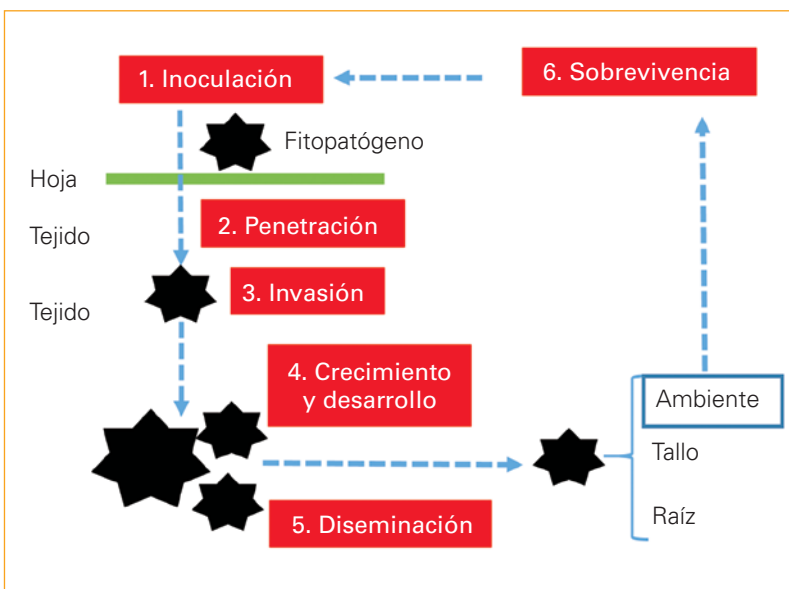


Figura 1. Etapas del desarrollo del patógeno durante la enfermedad en las plantas.

■ ■ ■ ¿Cómo se defienden las plantas contra los fitopatógenos?

La activación de los mecanismos de defensa de las plantas no siempre impedirá que el fitopatógeno se establezca. Esto dependerá de una compleja señalización a nivel molecular y fisiológico, en la cual intervienen las células vegetales y el fitopatógeno biótico, bajo la influencia de las condiciones ambientales. Una vez que el fitopatógeno está en contacto físico con la planta, intenta colonizar su superficie o penetrar sus tejidos para iniciar el proceso infeccioso. Para evitarlo, la primera línea de defensa que tienen las plantas son las barreras estructurales (ceras, cutícula, células de la epidermis) y moléculas preformadas (fenoles, taninos y ácidos grasos), cuyas funciones principales son las de contener o inhibir la entrada de los fitopatógenos. No obstante, si se logra evadir estas defensas, se desencadenará una serie de mecanismos que la planta accionará como estrategias de protección (Cook y cols., 2015).

Para que las plantas inicien su proceso de autodefensa, el cual no siempre genera resistencia, primero deberán reconocer a algunas moléculas (conocidas como inductores de defensa) presentes o secretadas por los fitopatógenos; si no logran detectarlas, pueden presentarse alteraciones estructurales o fisiológicas y, en algunos casos, la muerte celular. Existen diversos inductores de defensa que las plantas pueden reconocer, principalmente, componentes de la superficie celular, enzimas y metabolitos secundarios (véase la Tabla 1).

La inhibición de la reproducción del patógeno en la planta se va a lograr solamente si las células vegetales invadidas responden de manera hipersensitiva. Esta respuesta celular se caracteriza por la producción de especies reactivas de oxígeno (por ejemplo, superóxido $[O_2^-]$, peróxido de hidrógeno $[H_2O_2]$ y radical hidroxilo $[OH]$) que tienen como función principal iniciar un proceso conocido como muerte celular programada (véase la Figura 2) y una acción antimicrobiana directa sobre los fitopatógenos. Así, la muerte celular programada sucede cuando las células de la planta que están localizadas en la zona de infección se mueren tras recibir una señal generada al incrementarse las especies reactivas de oxígeno (Tian y cols., 2016); las células mueren para

Tabla 1. Ejemplos de moléculas inductoras de defensa en las plantas.

Inductor	Clasificación	Origen	Fitopatógeno
Glucano	Polisacárido	Pared celular	Hongo
Quitina	Polisacárido	Pared celular	Hongo
Pectina	Polisacárido	Pared celular	Hongo y bacteria
Harpin	Proteína	Metabolito	Bacteria (gram negativa)
Flagelina	Proteína	Flagelo	Bacteria (gram negativa)
Glicoproteína	Proteína	Membrana celular	Hongo y levadura
Ergosterol	Esterol	Membrana celular	Hongo
Toxina	Proteína	Metabolito	Bacteria
Poligalacturonasa	Proteína	Enzima	Hongo

tratar de detener el proceso de infección. Cabe señalar que esta respuesta por lo general no provee resistencia contra los fitopatógenos necrotróficos.

Por otro lado, si no hay respuesta de hipersensibilidad, se desencadena una cascada de señalizaciones para activar dos vías de defensa: inducida y adquirida. En el primer caso, el ácido jasmónico y el etileno tienen una función primordial en la defensa inducida de las plantas, la cual protege a la zona inicial de la infección mediante el engrosamiento de los tejidos por acumulación de lignina, callosa, suberina, entre otros, así como por la producción de metabolitos secundarios como fenoles (Rojas y cols., 2014). En el segundo caso, el ácido salicílico está presente para activar la defensa adquirida en las plantas a partir de la activación de genes relacionados con proteínas de tipo PR, como glucanasas, quitinasas, proteasas, entre otras (véase la Figura 3). La defensa adquirida es una respuesta que permanece activa después de la inducción y actúa en contra de numerosos fitopatógenos en toda la planta. La defensa adquirida es igualmente efectiva contra diferentes tipos de bacterias, hongos, nematodos, virus y fitoplasmas.

Otra respuesta involucrada en la defensa de las plantas es el *priming*, el cual es un estímulo generado por moléculas que, a pesar de que no generan enfermedad, producen un sistema de defensa parecido a la inmunidad de memoria que presentan los seres humanos. El *priming* no es una respuesta específica y hasta el momento se sabe que puede ser provocado por una gran variedad de estímulos físicos, químicos y biológicos (Mauch-Mani y cols., 2017).

¿Cuál es el tratamiento convencional de las enfermedades en las plantas?

De manera tradicional, el control de enfermedades provocadas por agentes fitopatógenos en las plantas consiste en la aplicación de plaguicidas químicos. Según el fitopatógeno que se pretenda controlar será el tipo de sustancia que se utilice; por ejemplo, existen bactericidas para controlar bacterias, fungicidas para hongos y nematicidas para nematodos, entre otros. El uso de estos productos empezó a finales de la década de 1600 en Inglaterra para el cultivo de trigo (Agrios, 2005); en esa época, los agricultores observaron que las plantas provenientes de semillas rescatadas de un barco hundido se enfermaban menos en comparación con otras semillas de diferentes procedencias. A partir de ese análisis empírico, empezaron a tratar a las semillas con salmuera (agua con una concentración superior a 5% de cloruro de sodio [NaCl]) para controlar diversos hongos.

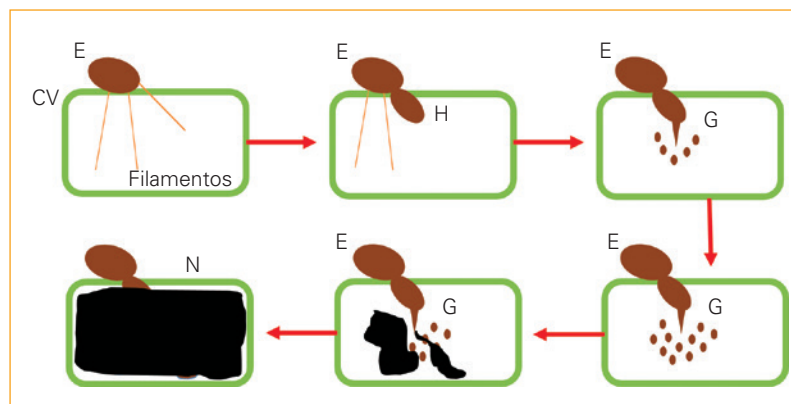


Figura 2. Muerte celular programada; E: espora, CV: célula vegetal, H: hifa, G: granúlos, y N: necrosis.

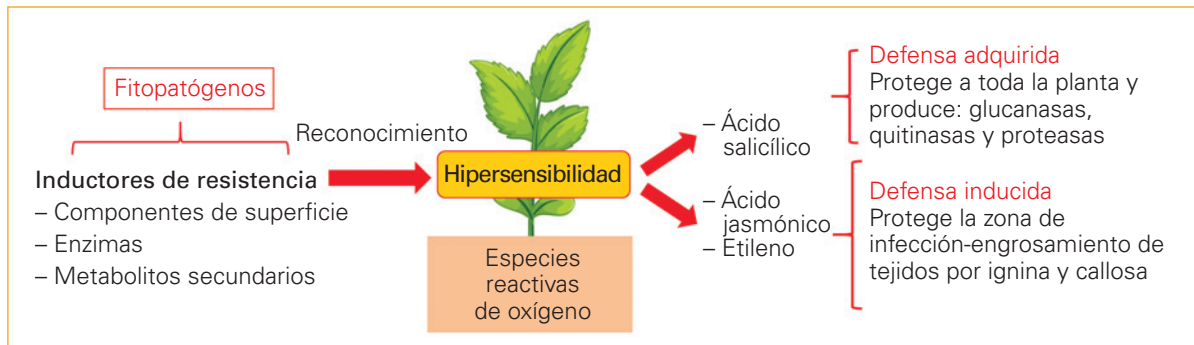


Figura 3. Reconocimiento y defensa de las plantas ante los fitopatógenos.

Posteriormente, a mediados del año 1700, el cloruro de sodio fue sustituido por sulfato de cobre (CuSO_4). A la fecha se siguen utilizando derivados del cobre como tratamiento preventivo de enfermedades en semillas y plantas (Lamichhane y cols., 2018). Sin embargo, el descubrimiento de la penicilina en 1928 por Alexander Fleming marcó el inicio de una nueva era en el uso de antimicrobianos. En 1934 se vendió el primer fungicida, de nombre Tiram (cuyo ingrediente activo es el ditiocarbamato), y de esta manera comenzó la comercialización de diversos productos químicos utilizados para el control de enfermedades en las plantas.

En un inicio se desconocía que los plaguicidas causaban daños a los seres vivos y al ambiente; por lo tanto, se aplicaban indiscriminadamente sobre diversos cultivos e incluso sobre animales y humanos. Por ejemplo, el dicloro difenil tricloroetano, mejor conocido como DDT, es uno de los compuestos químicos más tóxicos que existen y cuyas moléculas pueden permanecer por tiempos muy prolongados en el ambiente. En 1970 se hicieron las primeras investigaciones para demostrar la toxicidad generada por algunos productos químicos y en 1980 se crearon leyes para controlar el uso y la comercialización de los productos químicos en la agricultura. A partir de estas leyes, aproximadamente 90% se dejó de vender o fueron prohibidos, pues incluso muchos de ellos pierden su efecto a corto y mediano plazo (He y cols., 2016).

Hoy existe una creciente preocupación mundial por investigar y desarrollar tratamientos alternativos al uso de plaguicidas que sean igual de eficientes pero que no afecten a la salud humana, animal o ambiental. Algunas de las alternativas consisten en

la generación de plantas resistentes a ciertos tipos de fitopatógenos, el uso de microorganismos como agentes naturales de control biológico, la inducción de los mecanismos de defensa en las plantas con compuestos no tóxicos, entre otras (Sader, 2017).

■ Inductores de defensa con un uso potencial en la agricultura

Las plantas no producen anticuerpos *per se* contra los fitopatógenos (Agris, 2005), y la mayoría de sus mecanismos están inactivos hasta que se detecta alguna molécula inductora que le permite iniciar el proceso de defensa, descrito previamente como *priming* (Burketova y cols., 2015). Por lo general, los inductores de defensa no tienen un efecto directo sobre los fitopatógenos; por lo tanto, no existe una presión selectiva que pueda generar resistencia en un corto, mediano o largo plazo. Más bien se puede emplear como un tratamiento preventivo que disminuye la severidad de la enfermedad en las plantas infectadas; sin embargo, hay que considerar que al activarse el sistema de defensa se podrían comprometer otras funciones fisiológicas, como el crecimiento y desarrollo vegetal.

Existen productos químicos que han mostrado resultados relevantes para la inducción de la defensa, cuyos usos son prometedores para la agricultura. Hace tres décadas, Probenazole fue el primer inductor químico de defensa; desde 1975, se empezó a demostrar que tenía la capacidad de disminuir la severidad de las infecciones fúngicas en los cultivos de arroz. Por otra parte, el acibenzolar S metil es un compuesto químico que induce la resistencia adqui-

rida en las plantas; según estudios previos, ha disminuido la severidad de las enfermedades en plantas como tabaco, tomate, cucurbitáceas (como calabaza, melón, pepino y sandía), lechuga y manzana. Harpin es otro compuesto químico que puede inducir la activación de la vía dependiente del ácido salicílico (resistencia inducida) y la dependiente del ácido jasmónico y etileno (resistencia adquirida). Se ha reportado que este producto disminuye la severidad de algunas enfermedades en plantas como tomate, chile, pimiento, cucurbitáceas, bayas, plátano, tabaco, ornamentales, vid, cebolla, papaya, cítricos y hortalizas. Asimismo, el quitosano es un polisacárido obtenido de caparazones de crustáceos que también induce los mecanismos de defensa y además promueve el crecimiento en muchas plantas; sin embargo, a diferencia de otros inductores de defensa, el quitosano sí tiene actividad antimicrobiana directa.

■ Perspectivas

■ El reto para el futuro es producir alimentos de manera sustentable y controlar las enfermedades sin emplear productos químicos agresivos (He y cols., 2016). La aplicación de inductores de defensa puede ser un tratamiento alternativo de interés para la

ciencia, pero sobre todo para la sociedad mundial. Constantemente se descubren nuevos inductores y se profundiza en el conocimiento de la respuesta fisiológica de las plantas; será de especial relevancia demostrar su aplicación práctica en la agricultura y su factibilidad en términos energéticos y metabólicos de la resistencia de cada tipo de planta. Además, gracias a la nueva era de las tecnologías, se logrará profundizar en el conocimiento hasta niveles moleculares y genéticos, lo que permitirá optimizar la aplicación de los inductores de defensa en plantas para sustituir el uso de productos químicos a mediano plazo.

Tomás Rivas García

Universidad Autónoma Chapingo.
eltom_r@hotmail.com

Luis Guillermo Hernández Montiel

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
lhernandez@cibnor.mx

Jorge Alberto Alejandro Rosas

Universidad Veracruzana.
jalejandro@uv.mx

Referencias específicas

- Agrios, G. (2005), *Fitopatología*, 2.^a ed., México, Grupo Noriega.
- Burketova, L., L. Trda, P. G. Ott y O. Valentova (2015), "Bio-based resistance inducers for sustainable plant protection against pathogens", *Biotechnol. Adv.*, 33(6): 994-1004.
- Cook, D. E., C. H. Mesarich y B. P. Thomma (2015), "Understanding plant immunity as a surveillance system to detect invasion", *Annu. Rev. Phytopathol.*, 53:541-563.
- Espinoza-Escalante, F. M. (2018), "Biotecnología para la agricultura moderna", *Ciencias*, 69(4):1-6.
- Lamichhane, J. R. *et al.* (2018), "Thirteen decades of antimicrobial copper compounds applied in agriculture. A review", *Agron. Sustain. Dev.*, 38(3):28.
- He, D. C., J. S. Zhan y L. H. Xie (2016), "Problems, challenges and future of plant disease management: from an ecological point of view", *J. Integr. Agric.*, 15(4): 705-715.
- Mauch-Mani, B., I. Baccelli, E. Luna y V. Flors (2017), "Defense priming: an adaptive part of induced resistance", *Annu. Rev. Plant Biol.*, 68:485-512.
- Pimentel, D. (2019), *World Food, Pest Losses, and the Environment*, Nueva York, Taylor and Francis Group.
- Rojas, C. M., M. Senthil-Kumar, V. Tzin y K. Mysore (2014), "Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense", *Front. Plant Sci.*, 5:1-17.
- Sader (2017), *Planeación Agrícola Nacional 2017-2030*, México, Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. Disponible en: <<https://www.gob.mx/agricultura/acciones-y-programas/planeacion-agricola-nacional-2017-2030-126813>>, consultado el 1 de noviembre de 2019.
- Tian, S. *et al.* (2016), "Molecular aspects in pathogen-fruit interactions: virulence and resistance", *Postharvest Biol. Tec.*, 122:11-21.