

MECANISMOS DE RESISTENCIA DE LAS PLANTAS A LAS ENFERMEDADES

La resistencia de algunas variedades de una planta cultivada a una determinada enfermedad es un fenómeno más complicado de lo que parece a primera vista.

Brevemente expuesto, puede decirse que dicha resistencia depende de la interacción y concordancia de factores ambientales y de factores genéticos. Los factores genéticos se refieren, tanto a los que posee la planta como a los que posee el patógeno productor de la enfermedad.

Los genes de resistencia que existen en una determinada variedad ejercen su acción a través de una serie de manifestaciones de carácter físico y bioquímico.

En este artículo intentamos hacer un breve resumen de los conocimientos generales existentes hoy en día sobre la materia, lo que permitirá una mayor comprensión del problema.

Mecanismos de infección

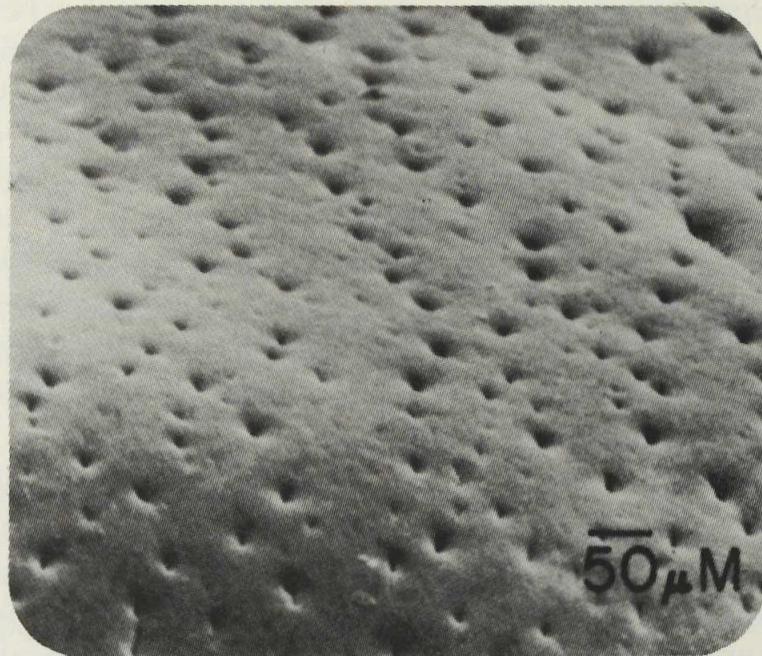
La infección de una planta por los gérmenes causantes de una enfermedad tiene dos fases: la penetración, o sea, la entrada del patógeno en la planta y la colonización, o sea, la difusión del patógeno por el interior de la planta. Por otra parte, la infección puede producirse de dos maneras: interna y externamente.

La infección interna se produce cuando las semillas y las partes vegetativas reproductoras (tubérculos, yemas, estacas, etc.), resultaron infectados en la planta madre. Estos tipos de infección son bastante conocidos (carbón de los cereales, virosis de la patata, grasa de las judías, etc.), y la mejor defensa consiste en utilizar material de reproducción sano o desinfectado, de lo que se encargan, generalmente, las entidades productoras que

cuentan con técnicos especializados. Por otra parte, debido a que el ciclo del patógeno tiene lugar, en la mayoría de los casos, en el interior de la planta, raramente estas enfermedades alcanzan carácter epidémico si el control sanitario del material de reproducción es el adecuado. Por ello, no trataremos de estas enfermedades en este artículo.

Penetración externa

La penetración externa se produce de manera diferente, según los organismos implicados.



Poros de la superficie de semilla de soja .113 X.

En el caso de los hongos, las esporas o zoosporas germinan en la superficie de la parte aérea, preferentemente en las hojas y también en la rizosfera y emiten un tubo germinal que penetra en la superficie a través de aberturas (estomas, lenticelas, heridas) o directamente a través de la cutícula o de los

pelos radicales heridos o intactos. Este último tipo de penetración parece realizarse solamente por medios mecánicos, aunque no se descarta la posibilidad de producción de enzimas que degraden la cutícula.

Las hifas vegetativas desarrolladas en la superficie de la hoja o en la rizosfera pueden penetrar de manera semejante.

En el caso de las bacterias, éstas penetran directamente en las aberturas naturales y en las heridas.

Finalmente, la infección por los virus se produce por la entrada directa de partículas víricas a través de células epidérmicas dañadas o tiene lugar a través de vectores que las inyectan en el interior de la planta (insectos, ácaros, nematodos, hongos y plantas parásitas como la cuscuta).

MECANISMOS DE DEFENSA CONTRA LA PENETRACIÓN EXTERNA

Mecanismos físicos

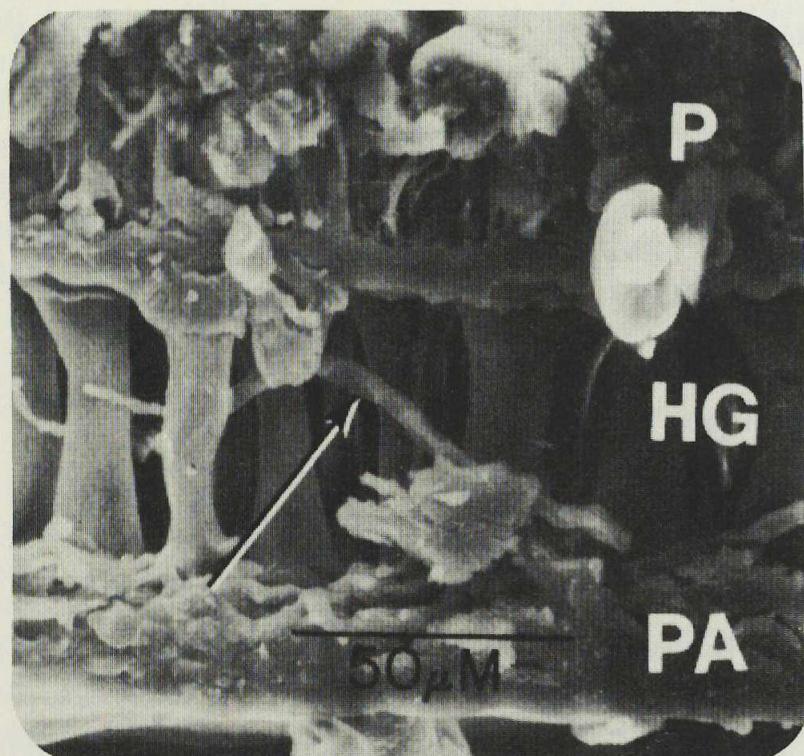
El primer tipo de mecanismos que evita la infección está constituido por los dispositivos que mantienen alejado al patógeno de los posibles puntos de entrada.

La cutícula hidrófoba, es decir, que repele el agua, evita la formación de gotas o zonas húmedas donde las esporas germinen o pueda vivir otro tipo de inóculo. El recubrimiento de la cutícula con substancias resbaladizas hace caer al suelo muchas esporas. Por último la cutícula puede tener una carga eléctrica negativa que repelerá a las esporas también cargadas negativamente.

Los tricomas (pelos y espinas) son más eficaces en la defensa contra plagas que contra las enfermedades, pero permiten en muchas ocasiones alejar a los insectos vectores de virus o portadores de esporas.

En las raíces, un mecanismo que facilita el alejamiento del inóculo es la facilidad de desprendimiento de los pelos radicales infectados.

Si el patógeno ha conseguido alcanzar la superficie de la planta, el primer obstáculo que encuentra es la cutícula. Aunque existen casos conocidos en que la resistencia de la cutícula a la penetración dificulta la infección, la mayoría de los patógenos la atraviesan fácilmente con los tubos germinales de las esporas e hifas. No sucede lo mismo con el resto de las capas de la epidermis, que ofre-



La flecha indica un segmento de hifa de un hongo dentro de la semilla de soja. 583 X.

cen importante resistencia por lignificación, suberización o deposición de sílice, cutina, ceras, etc. La peridermis suberosa de las plantas perennes es también muy resistente a la penetración.

Finalmente existen mecanismos que defienden las aperturas naturales o provocadas. Así, el mucílago del extremo de la raíz evita las heridas al crecer ésta. Los estomas constituyen una de las principales puertas de infección; la escasez de estomas en el haz, donde es más probable la existencia de inóculo que en el envés, y la regulación del cierre de los estomas en los momentos o situaciones en que hay más probabilidad de infección, son eficaces mecanismos de defensa, aunque algunos patógenos pueden forzar la entrada por los estomas cerrados.

Finalmente, la suberización de las heridas y las lenticelas cierra eficazmente, en muchos casos, otra vía de penetración.

Mecanismos bioquímicos

Tanto en la superficie de la hoja como en la rizosfera existen substancias químicas exudadas por la planta que parecen ejercer efectos tóxicos sobre los gérmenes de los patógenos. Las más corrientes de estas substancias son terpenoides y compuestos fenólicos. Existen numerosos casos bien documentados, como el de la inhibición de la germinación

de las conidias de *Colletotrichum circinans* por el ácido protocatecuico y el catecol exudado por las escamas muertas de la cebolla. Sin embargo, las investigaciones realizadas hasta ahora no han sido lo suficientemente amplias para conocer bien su significación de una manera general ni su importancia relativa dentro del fenómeno global de la resistencia ya que, por otra parte, otros exudados de hojas y raíces estimulan la germinación de las esporas.

Lo mismo sucede con algunas substancias fungistáticas o fungitóxicas que se encuentran en la cutícula, especialmente en las ceras.

Mecanismos biológicos

Existen numerosos microorganismos saprofitos que viven en la superficie de la hoja y en la rizosfera y que se nutren, en gran parte, de substancias exudadas por las plantas.

Como en todo ecosistema, en la superficie de la hoja y en la rizosfera se producen reacciones de antagonismo entre las diversas especies. Estas reacciones se ejercen a través de fenómenos de antibiosis (producción de toxinas), competencia por los nutrientes e hiperparasitismo, todos los cuales pueden ser útiles a la planta para inhibir la germinación de esporas, debilitar o anular la vitalidad de los órganos o partículas de penetración y disminuir la cantidad de inóculo potencialmente infectivo.

Los casos mejor estudiados se refieren a relaciones antagónicas en la rizosfera, siendo el hongo *Trichoderma* uno de los más conocidos y eficaces.

BARRERAS FÍSICAS CONTRA LA COLONIZACIÓN

Una vez que el patógeno ha penetrado en la planta sigue encontrando obstáculos para la colonización y avance de la infección.

Las primeras barreras físicas son estructuras preformadas. Generalmente, estas estructuras están formadas por tejidos suberizados (por ejemplo, la endodermis) o lignificados. Las paredes celulósicas y las substancias pecticas insolubles también contribuyen a esa resistencia mecánica a la colonización así como, en menor grado, los depósitos de gomas, resinas y taninos.

Las características de este tipo de barreras físicas son las siguientes: existen antes de la

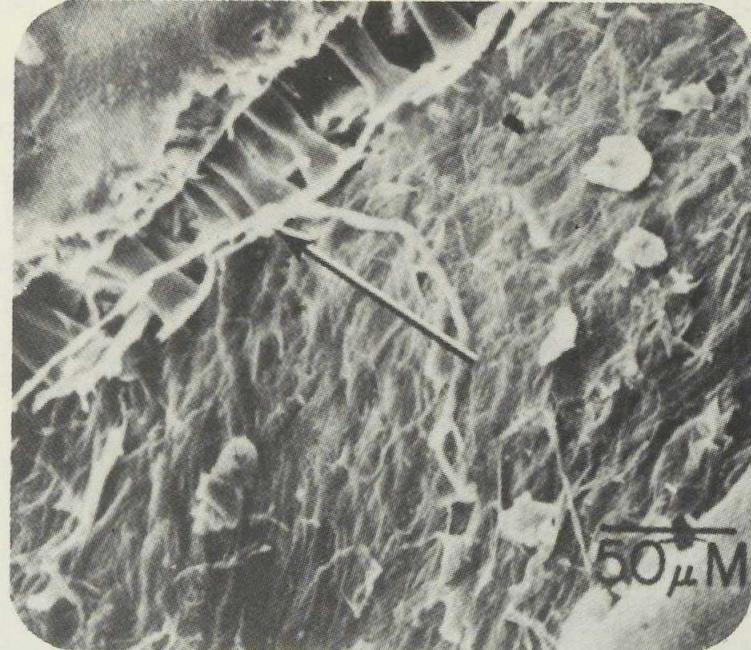
penetración del patógeno; no son tóxicas al patógeno, ni inhiben la producción de enzimas patogénicas; son muy raramente descompuestas por el patógeno y, finalmente, poseen suficiente resistencia mecánica para resistir el avance del patógeno.

En muchos casos se ha comprobado que las variedades resistentes poseen estas estructuras en mayor grado que las susceptibles. Por ejemplo, en las plántulas de maíz resistentes a *Gibberella zae*, la endodermis y parte del periciclo están bien suberizados, cosa que no sucede en las plántulas de líneas susceptibles.

Barreras físicas producidas por la infección

Si el patógeno consigue atravesar las barreras físicas internas preformadas o si éstas son inexistentes, la planta puede defenderse creando nuevas barreras como respuesta al estímulo que provoca el patógeno.

Estas defensas aparecen mediante cambios estructurales a nivel celular o mediante modificación de los tejidos.



La flecha indica el micelio del hongo penetrando en una abertura de la semilla de soja. 255 X.

Entre los cambios a nivel celular que se conocen pueden citarse los depósitos de calcio en las paredes de las células, el engrosamiento de la pared celular y la lignificación.

El engrosamiento de la pared celular tiene lugar, generalmente, mediante la formación de depósitos de callosa, pero también puede tener lugar mediante el depósito de capas de

celulosa, que a veces se lignifican, o mediante el aumento de volumen de la pared celular por absorción de agua. Esto último parece estar asociado a una formación de gomas y geles como respuesta a la infección.

La modificación de los tejidos tiene lugar, generalmente, mediante la creación de una capa suberizada o lignificada que aisla el patógeno e impide su avance.

Hipersensibilidad

Uno de los fenómenos primeramente conocidos en relación con los mecanismos de defensa de las plantas es el conocido con el nombre de «hipersensibilidad».

La hipersensibilidad es una respuesta rápida de las plantas resistentes que se manifiesta por una necrosis de los tejidos que rodean al punto de penetración del patógeno. Esta necrosis da lugar a una zona más o menos extensa de células muertas de las cuales no puede alimentarse el patógeno, como consecuencia de lo cual su avance queda detenido, muriendo finalmente. Esto produce síntomas visibles en forma de manchas o rayas necróticas de diversa forma.

La hipersensibilidad constituye una defensa muy eficaz contra los patógenos que son parásitos obligados (*oidios*, *mildius*, *royas*) y también contra los patógenos que son parásitos facultativos (*Septoria*, *Fusarium*, etc.).

La hipersensibilidad se manifiesta no solamente en el caso de los hongos, ya mencionados, sino también en caso de ataque de bacterias (por ejemplo, *Pseudomonas* en tabaco) y virus (por ejemplo, mosaico del tabaco en *Nicotiana glutinosa*).

La hipersensibilidad, sin embargo, no es una mera respuesta mecánica. En muchos casos no se produce necrosis, pero el patógeno sigue siendo incapaz de reproducirse y avanzar más allá de una estrecha zona en la que queda confinado. Por otra parte, se conocen casos en que el crecimiento del patógeno queda inhibido bastante antes de que se produzcan modificaciones (granulación del citoplasma y pardeamiento) a nivel celular y mucho antes de que produzca necrosis a nivel macroscópico.

Todo ello hace pensar que se producen reacciones bioquímicas antes y después de la formación de las necrosis, de tal modo que,

en la actualidad no se sabe todavía, exactamente, cuál es la cadena de reacciones bioquímicas y físicas que se producen. La hipersensibilidad es, evidentemente un síntoma de resistencia, pero no se sabe con seguridad si como productora de una barrera física, es la causa de esa resistencia.

Otras respuestas físicas

Existen otros tipos de respuesta de la planta a la infección, distintos de la necrosis, que se piensa están producidos por fenómenos relacionados con la hipersensibilidad. Uno de ellos es la rápida caída de las hojas infectadas como consecuencia de la creación de una capa de abscisión en la base de los peciolos. Ejemplos típicos se han descrito en pimiento infectado con el virus del mosaico del tabaco.

BARRERAS QUÍMICAS CONTRA LA COLONIZACIÓN

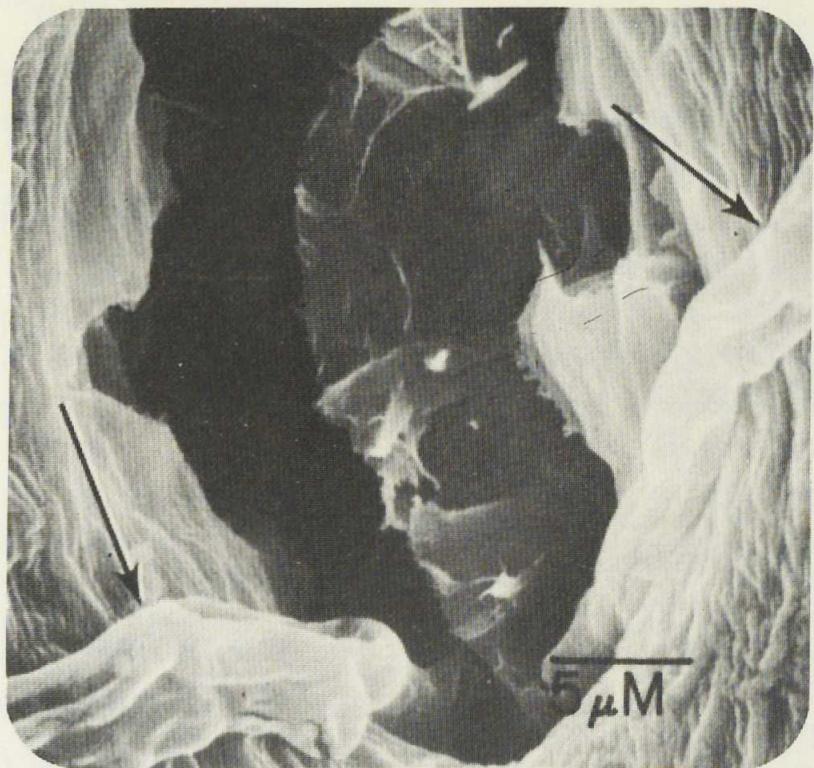
Aunque las hifas de los hongos pueden avanzar dentro de las plantas por presión mecánica, lo normal es que tanto los hongos como las bacterias y los virus produzcan enzimas (hidrolasas y, especialmente, poligalacturonasa), que descomponen las células atacadas.

Muchas plantas poseen inhibidores de estas enzimas, que son generalmente compuestos fenólicos, taninos y algunas proteínas. Ejemplos conocidos son la presencia de algunas de estas substancias (taninos y catecolas) en las uvas y hojas de variedades de vid resistentes a *Botrytis cinerea*. Menos estudiada está la cuestión de la presencia y significación de enzimas lisosomáticos en las vacuolas de las células atacadas, las cuales provocarían la lisis de las hifas.

Otros productos químicos preformados existentes en las plantas son compuestos antifúngicos, la mayoría de los cuales son glucósidos. Generalmente estos glucósidos, de los que los más corrientes son las saponinas, se encuentran en estado inactivo en el interior de las células intactas de las plantas y son activados por la presencia de glucosidasas que provienen de enzimas existentes en las mismas células o de enzimas procedentes del hongo invasor.

Fitoalexinas

Las fitoalexinas se definen como antibióticos que se producen como resultado de la interacción de los sistemas metabólicos de la planta y el patógeno y son substancias que inhiben el crecimiento del patógeno. Se piensa que las fitoalexinas se producen como consecuencia de la acción de determinados metabolitos producidos por el patógeno.



Las flechas indican la penetración de hifas de hongos en la capa de la empalizada de la semilla de soja. 2967 X.

Las fitoalexinas son compuestos químicos, muy variados, si bien dentro de cada familia botánica parece haber cierta semejanza entre las fitoalexinas producidas por las diferentes especies. Parece ser que los isoflavonoides son característicos de la leguminosas y los sesquiterpenoides lo son de las solanáceas. En las compuestas se han aislado poliacetilenos, en las malváceas naftaldehídos, furano-terpenos en las convolvuláceas y diterpenos en las gramíneas. Sin embargo, en estos cuatro últimos casos las investigaciones son aún escasas para permitir generalizaciones.

Las fitoalexinas son antibióticos fungistáticos de amplio espectro, por lo que no parece existir especificidad, es decir, un tipo de fitoalexina para cada especie de patógeno.

Por otra parte, la producción de fitoalexinas está frecuentemente ligada con las reacciones de hipersensibilidad y existen actualmente opiniones opuestas entre los investiga-

dores en relación con la fase de la infección en la que actúan estas substancias. Mientras la mayoría de los fitopatólogos piensan que las fitoalexinas actúan, principalmente, deteniendo la infección secundaria, otros opinan que estas substancias actúan en el primer momento de la penetración, es decir, que son activas frente a la infección primaria.

Detoxificación

La mayoría de los patógenos o, al menos, los hongos y las bacterias, producen toxinas que alteran el metabolismo celular y facilitan la colonización. Otros de los mecanismos bioquímicos de defensa de las plantas consiste en la producción de substancias que neutralizan estas toxinas. El caso más conocido es la inactivación de la victorina, una toxina producida por el hongo *Cochliobolus (Helminthosporium) victoriae* que es inactivada en las variedades de avena resistentes a esta enfermedad y absorbida en las susceptibles.

CONCLUSIONES

Aunque los conocimientos actuales sobre los mecanismos de defensa de las plantas ante las enfermedades adolecen aún de numerosas lagunas, estos conocimientos son, sin embargo, suficientes para permitir comprender la manera en que pueden actuar los genes de resistencia presentes en especies o variedades inmunes, resistentes o tolerantes.

Estos genes actúan promoviendo la formación de substancias químicas que oponen barreras mecánicas o bioquímicas a la penetración y a la colonización del patógeno. Muchas de estas barreras son inespecíficas, es decir, que son eficaces frente a una amplia gama de patógenos; otras, por el contrario son específicas en el sentido de que sólo se manifiestan y ejercen su efecto ante un patógeno determinado.

El conocimiento de estos fenómenos y de las substancias en ellos implicados no tiene meramente un interés académico. Estos conocimientos constituyen la base indispensable de lo que, en el futuro, puede constituir un nuevo método de lucha biológica contra las enfermedades de las plantas.

Fernando Besnier