

RESISTÊNCIA DE PLANTAS ÀS PRAGAS E DOENÇAS: pode ser afetada pelo manejo da cultura?

Tsuioshi Yamada¹

1. INTRODUÇÃO

A pesar das plantas não possuírem sistema imunológico como os animais, elas apresentam uma série de mecanismos que as fazem resistentes a doenças e pragas. Estes mecanismos de proteção contra a herbivoria e os organismos patogênicos, resumidos de Taiz e Zeiger (2004), encontram-se descritos no box anexo, mais à frente.

O presente artigo pretende discutir o papel da nutrição mineral de plantas e do glifosato sobre estes mecanismos, principalmente sobre a via do ácido chiquímico. Esta via é responsável pela síntese de lignina, fitoalexinas e taninos, de muita importância na defesa vegetal. Para o bom funcionamento da via do ácido chiquímico é vital o suprimento adequado de micronutrientes, que entram como catalisadores de inúmeras reações bioquímicas. Como esta via pode ser bloqueada pelo glifosato, é discutido também o possível efeito deste herbicida nas doenças de plantas, como citros e soja.

2. PRINCÍPIO DA RESISTÊNCIA (MARSCHNER, 1995)

Devido ao seu efeito no padrão de crescimento, na morfologia e na anatomia, e particularmente na composição química da planta, os nutrientes minerais podem aumentar ou diminuir a resistência das plantas às pragas e às doenças. A resistência pode ser aumentada por mudanças na anatomia (por exemplo: células epidérmicas mais espessas e maior grau de lignificação e/ou silicificação) e mudanças nas propriedades fisiológicas e bioquímicas (por exemplo: maior produção de substâncias repelentes ou inibidoras). A resistência pode ser particularmente aumentada pela alteração nas respostas da planta aos ataques parasíticos através do aumento da formação de barreiras mecânicas (lignificação) e da síntese de toxinas (fitoalexinas).

Veja também neste número:

Como as plantas se protegem contra o ataque de organismos patogênicos	2
A estatística é como o biquini	9
Potássio e crescimento do eucalipto	12
Nova técnica de monitoramento nutricional utiliza pecíolo de algodão	16
Cultura da soja gera desenvolvimento	20
Simpósio vai discutir Relações entre Nutrição Mineral e Doenças de Plantas	21
Uma luz para a agricultura do Hemisfério Sul ..	24

Encarte: Potássio – absorção, transporte e redistribuição na planta

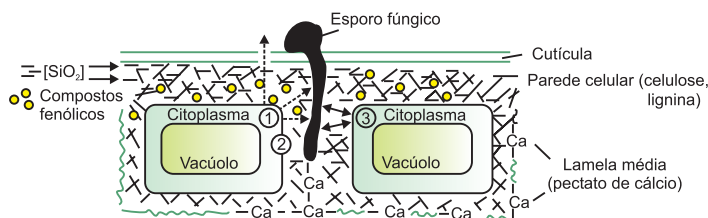
De acordo com Marschner (1995), há pouca informação sobre o efeito do estado nutricional da planta nos mecanismos de defesa contra bactérias e vírus. No entanto, há claras evidências da ação contra doenças causadas por fungos e contra o ataque por pragas.

No caso das doenças fúngicas nas superfícies de raízes e folhas, a proteção através da nutrição mineral balanceada seria o resultado de:

- eficiente barreira física, evitando a penetração das hifas, através de cutícula espessa, lignificação e/ou acumulação de silício na camada de células epidérmicas;

¹ Engenheiro Agrônomo, M.S., Doutor, Diretor da POTAFOS. E-mail: yamada@potafos.com.br

- melhor controle da permeabilidade da membrana citoplasmática, evitando assim a saída de açúcares e aminoácidos (de que se nutrem os patógenos) para o apoplasto, ou espaço intercelular, e
- formação de compostos fenólicos, com distintas propriedades fungistáticas (Figura 1).



- 1 Difusão de assimilados de baixo peso molecular (açúcares, aminoácidos)
- 2 Permeabilidade da membrana plasmática
- 3 Interações entre fungo/célula epidérmica (formação de toxinas, compostos fenólicos)

Figura 1. Representação esquemática da penetração de uma hifa de fungo na superfície da folha em direção à camada de células epidérmicas (via apoplasto) e alguns fatores que afetam a penetração e a taxa de crescimento da hifa intimamente relacionados com a nutrição mineral.

Fonte: MARSCHNER (1995).

3. O PAPEL DE ALGUNS NUTRIENTES NA RESISTÊNCIA DAS PLANTAS AOS PATÓGENOS

3.1. Nitrogênio, Fósforo e Potássio

O efeito do nitrogênio na resistência das plantas aos patógenos é esquematizado na Figura 2. Quando o suprimento de N é alto, há então alta demanda de carbono da fotossíntese via ciclo de Krebs, ficando, assim, comprometida a síntese dos metabólitos secundários pela via do ácido chiquímico. Em condições limítrofes de nitrogênio ocorre o oposto, com a formação de amplo pool de fenólicos e alcalóides. Assim, enquanto aplicações supra-ótimas de P e de K são comumente sem efeito nas doenças, já o excesso de nitrogênio pode favorecer doenças fúngicas, principalmente nos casos onde P e K estiverem em níveis baixos.

A alta concentração de nitrogênio reduz a produção de compostos fenólicos (fungistáticos) e de lignina das folhas, diminuindo a resistência aos patógenos obrigatórios mas não aos facultativos. Como regra, todos os fatores que favorecem as atividades metabólicas e de síntese das células hospedeiras (por exemplo: adubação nitrogenada) também aumentam a resistência aos parasitas facultativos, que preferem tecidos senescentes (Tabela 1). O N aumenta também a concentração de aminoácidos e de amidas no apoplasto e na superfície foliar, que aparentemente têm maior influência que os açúcares na germinação e no desenvolvimento dos conídios, favorecendo, pois, o desenvolvimento das doenças fúngicas (MARSCHNER, 1995).

Apesar do fósforo estar envolvido na formação de uma série de compostos bio-orgânicos e em processos metabólicos de vital importância para a planta, sua ação na resistência às doenças é variável e parece não ser muito evidente (KIRALY, 1976). No entanto, Graham (1983) menciona que o maior vigor das plantas com níveis adequados de P permite que elas superem as doenças. Menciona ainda que membranas celulares de plantas P-deficientes deixam vaziar metabólitos para os fungos invasores.

MECANISMOS DE PROTEÇÃO CONTRA A HERBIVORIA E OS ORGANISMOS PATOGENICOS (Taiz & Zeiger, 2004)

O livro "Fisiologia Vegetal" de Taiz & Zeiger (2004) tem um capítulo tratando destes mecanismos (p. 309-334), do qual fiz este resumo para entender como as plantas se protegem contra o ataque de organismos patogênicos.

Três classes de compostos conferem proteção à superfície da planta: cutina, suberina e ceras. A cutina é encontrada na maioria das partes aéreas, a suberina está presente nas partes subterrâneas, nos caules lenhosos e nos ferimentos cicatrizados, enquanto as ceras estão associadas à cutina e à suberina. A cutina, a suberina e as ceras associadas formam barreiras entre as plantas e seus ambientes e agem evitando a dessecação e a entrada de patógenos.

Outros compostos orgânicos denominados de metabólitos secundários defendem os vegetais contra herbívoros e patógenos. Estes compostos agem também como atrativos para animais polinizadores de sementes, bem como agentes na competição planta-planta. O Quadro 1 mostra os principais compostos orgânicos envolvidos na defesa vegetal.

Quadro 1. Principais compostos orgânicos envolvidos na defesa vegetal.

Camadas de material lipídico

- Cutina
- Suberina
- Ceras

Metabólitos secundários

- Terpenos: piretróides
óleos essenciais
cardenolídeos
saponinas
- Compostos fenólicos: lignina
fitoalexinas
taninos
- Compostos nitrogenados: alcalóides
glicosídeos cianogênicos
glucosinatos
aminoácidos não-protéicos

O conhecimento das principais rotas de biossíntese dos metabólitos secundários é importante para que se possa entender como as práticas agrônômicas podem afetar o mecanismo natural de defesa das plantas contra pragas e doenças. A Figura 1 mostra, de maneira simplificada, as principais rotas de biossíntese dos metabólitos secundários: terpenos, compostos fenólicos e compostos nitrogenados.

TERPENOS ou **terpenóides** constituem o maior grupo de produtos secundários. As diversas substâncias desta classe são, em geral, insolúveis em água e sintetizadas a partir de acetil CoA ou de intermediários glicolíticos. Os terpenos são tóxicos e deletérios para muitos insetos e mamíferos herbívoros; assim, eles parecem exercer importantes funções de defesa no reino animal. Entre os terpenos tem-se os piretróides e a azadiractina (extraída da planta conhecida como neem), com atividade inseticida; os óleos essenciais, com propriedades repelentes de insetos; os cardenolídeos e as saponinas, de gosto amargo e extremamente tóxicos para os animais superiores.

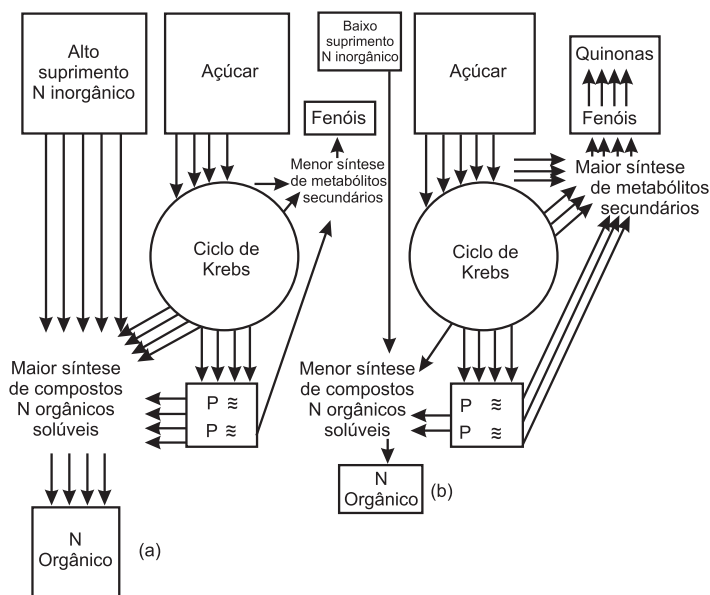


Figura 2. Economia de carboidrato e energia em condições de: (a) alto suprimento de nitrogênio e (b) baixo suprimento de nitrogênio.

Fonte: BORYS, 1968 citado por GRAHAM (1983).

Tabela 1. Sumário tentativo dos efeitos dos níveis de nitrogênio e de potássio na severidade de doenças causadas por patógenos.

Patógeno e doença	Nível de N		Nível de K	
	baixo	alto	baixo	alto
Patógenos obrigatórios				
<i>Puccinia</i> spp. (ferrugens)	+	+++	++++	+
<i>Erysiphe graminis</i> (oídios)	+	+++	++++	+
Patógenos facultativos				
<i>Alternaria</i> spp. (manchas foliares)	+++	+	++++	+
<i>Fusarium oxysporum</i> (murcha e podridão)	+++	+	++++	+
<i>Xanthomonas</i> spp. (manchas e murcha bacteriana)	+++	+	++++	+

Observação: ++++ = dano mais severo ou menor resistência às doenças.

Fonte: MARSCHNER (1995).

Dos macronutrientes citados na literatura científica, o potássio é o elemento que apresenta consistentes resultados positivos na redução da incidência de pragas e doenças. A deficiência de potássio provoca acúmulo de aminoácidos solúveis, que são nutrientes de patógenos. O teor de glutamina, por exemplo, é particularmente alto nas plantas deficientes em potássio e favorece a germinação de esporos, como os de bruzone do arroz (GRAHAM, 1983). Ela também retarda a cicatrização das feridas, favorecendo a penetração dos patógenos. A perda do turgor celular pode ser um fator físico que facilita a penetração tanto de fungos como de insetos. O potássio tem ação clara, bem definida, na resistência às doenças causadas tanto pelos patógenos obrigatórios como pelos facultativos (Tabela 1).

Observa-se na Tabela 2 que mesmo nas doses de K onde a resposta à produção é marginal (por exemplo, 80 kg ha⁻¹ de K₂O contra 40 kg ha⁻¹ de K₂O) há melhoria na qualidade da semente com redução da infecção por *Phomopsis* sp. e no dano por percevejo (BORKERT et al., 1985; FRANÇANETO et al., 1985).

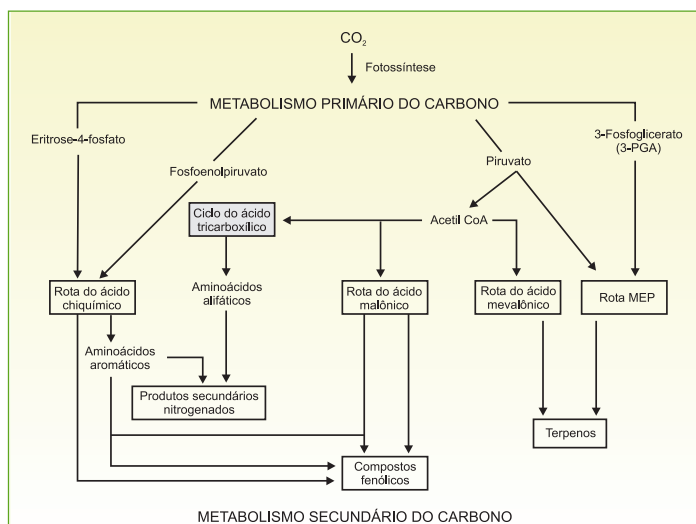


Figura 1. Uma visão simplificada das principais rotas de biossíntese de metabólitos secundários e sua inter-relações com o metabolismo primário.

COMPOSTOS FENÓLICOS são produtos secundários contendo um grupo fenol – um grupo hidroxila funcional em um anel aromático. Os fenóis vegetais constituem um grupo quimicamente heterogêneo, com aproximadamente 10.000 compostos: alguns são solúveis apenas em solventes orgânicos, outros são ácidos carboxílicos e glicosídeos solúveis em água e há, ainda, aqueles que são grandes polímeros insolúveis. Devido à sua diversidade química, os compostos fenólicos apresentam uma variedade de funções nos vegetais. Muitos agem como compostos de defesa contra herbívoros e patógenos. Outros têm função no suporte mecânico, como atrativo de polinizadores ou dispersores de frutos, na proteção contra radiação ultravioleta ou reduzindo o crescimento de plantas competidoras adjacentes.

Dois rotas metabólicas básicas estão envolvidas na síntese dos compostos fenólicos: a rota do ácido chiquímico e a rota do ácido malônico. A rota do ácido chiquímico participa da biossíntese da maioria dos fenóis vegetais. A rota do ácido malônico, embora seja uma fonte importante de produtos secundários fenólicos em fungos e bactérias, é menos significativa nas plantas superiores.

A rota do ácido chiquímico converte precursores de carboidratos derivados da glicólise e da rota da pentose fosfato em aminoácidos aromáticos. Um dos intermediários dessa rota é o ácido chiquímico, que dá o nome a essa seqüência de reações. O conhecido herbicida de amplo espectro, glifosato (disponível comercialmente como Roundup), mata os vegetais por bloquear uma etapa desta rota metabólica. A rota do ácido chiquímico está presente em plantas, fungos e bactérias, mas não é encontrada em animais, os quais não podem sintetizar três aminoácidos aromáticos – fenilalanina, tirosina e triptofano – que são, portanto, nutrientes essenciais na sua dieta. A formação de muitos compostos fenólicos vegetais, incluindo fenilpropanóides simples, cumarinas, derivados do ácido benzóico, lignina, antocianinas, isoflavonas, taninos condensados e outros flavonóides, inicia com a fenilalanina.

Entre os compostos fenólicos, a lignina, as fitoalexinas e os taninos têm papéis importantes na defesa vegetal.

- A **lignina** é, depois da celulose, a substância orgânica mais abundante nas plantas. É, em geral, formada por três diferentes álcoois de fenilpropanóides: coniferil, cumaril e sinapil, álcoois sintetizados a partir de fenilalanina através de vários derivados do ácido cinâmico.

Tabela 2. Efeito de doses de fertilizantes potássicos na produção de grãos, peso seco de 100 sementes e na infecção de sementes de soja por *Phomopsis* sp. e no dano por percevejo.

K ₂ O aplicado (kg ha ⁻¹ ano ⁻¹)	Produção de grãos (kg ha ⁻¹)	Peso seco (g 100 sementes ⁻¹)	Infecção por <i>Phomopsis</i> sp. (%)	Dano por percevejo (%)
0	692 c	10,2 d	19,4 c	11,4 b
40	2.765 b	13,0 c	13,3 b	8,8 ab
80	2.950 ab	14,8 b	1,3 a	5,1 a
120	3.100 a	15,3 ab	3,6 a	5,0 a
160	3.103 a	15,5 ab	2,5 a	5,5 a
200	2.939 a	15,8 a	3,5 a	4,9 a

Fonte: BORKERT et al. (1985); FRANÇA NETO et al. (1985).

3.2. Cálcio e Silício

O conteúdo de cálcio no tecido das plantas afeta a incidência das doenças parasíticas de duas maneiras. Primeira: o cálcio é essencial para a estabilidade das biomembranas – quando seu nível é baixo, há aumento do efluxo de compostos de baixo peso molecular do citoplasma para o apoplasto. Segunda: os poligalacturonatos de cálcio são requeridos na lamela média para a estabilidade da parede celular. Muitos fungos parasíticos e bactérias invadem o tecido vegetal através da produção extracelular de enzimas pectolíticas como a poligalacturonase, que dissolve a lamela média. A atividade desta enzima é inibida pelo cálcio. O cálcio está implicado na resistência a várias doenças, conforme mostra a Tabela 3.

Tabela 3. Efeito do cálcio em algumas doenças.

Patógeno	Baixo Ca	Alto Ca
<i>Erwinia phytophthora</i>	++++	+
<i>Rhizoctonia solani</i>	++++	+
<i>Sclerotium rolfsii</i>	++++	++
<i>Fusarium oxysporum</i>	++++	+

Observação: ++++ = dano mais severo ou menor resistência às doenças.

Fonte: KIRALY (1976).

Apesar de não ser um nutriente reconhecido como essencial, o silício é um elemento presente em grande quantidade nas gramíneas. Basta dizer que o nível considerado crítico na folha do arroz é de 5%. É conhecido na literatura o papel que o silício tem na resistência do arroz à brusone.

3.3. Micronutrientes

De acordo com Marschner (1995), os mesmos princípios governam o efeito tanto de macro como de micronutrientes na resistência das plantas às doenças: a deficiência nutricional leva ao acúmulo de substâncias orgânicas de baixo peso molecular que reduzem sua resistência. Atuam também na lignificação e na síntese de fitoalexinas. Estes compostos são sintetizados na rota do ácido chiquímico em reações bioquímicas catalisadas pelos micronutrientes, mostrados na Figura 3.

Fazendo um resumo dos papéis dos micronutrientes na defesa das plantas, Graham (1983) menciona que cobre, boro e manganês influenciam na síntese de lignina e fenóis simples; zinco, ferro e níquel têm efeitos possivelmente relacionados à síntese de fitoalexinas; silício e lítio com a barreira física à invasão de patógenos.

Mudanças na permeabilidade da membrana parecem ser características universais de tecidos de plantas doentes, independentemente do tipo de doença ou da natureza do agente patogênico

A lignina é encontrada nas paredes celulares de vários tipos de tecidos de sustentação e vascular, especialmente em traqueídes e elementos de vaso. Ela é depositada sobretudo no espessamento da parede secundária, mas também pode ocorrer na parede primária e na lamela média, em íntimo contato com a celulose e hemicelulose presentes. A rigidez mecânica da lignina fortalece os caules e o tecido vascular, permitindo o crescimento ascendente e possibilitando que a água e os sais minerais sejam conduzidos através do xilema sob pressão negativa, sem haver o colapso do tecido.

Além de proporcionar suporte mecânico, a lignina desempenha funções protetoras importantes nos vegetais. Sua resistência física coíbe seu consumo pelos herbívoros e sua estabilidade química torna-a relativamente indigerível por esses animais. Por sua capacidade de ligação à celulose e às proteínas, a lignina também reduz a digestibilidade dessas substâncias. A lignificação bloqueia o crescimento de patógenos e é uma resposta freqüente à infecção ou à lesão.

- **Fitoalexinas** – constituem um grupo de metabólitos secundários quimicamente diverso, que se acumulam em torno do local de infecção e apresentam atividade antimicrobiana. A produção de fitoalexinas parece ser um mecanismo comum de resistência a microrganismos patogênicos em uma grande variedade de plantas. Entretanto, diferentes famílias botânicas usam distintos produtos secundários como fitoalexinas. Por exemplo, os isoflavonóides são fitoalexinas comuns em leguminosas, enquanto em plantas da família Solanaceae, como batata, tabaco e tomate, vários sesquiterpenos são produzidos como fitoalexinas. Em geral, as fitoalexinas não estão presentes nas plantas antes da infecção, mas são sintetizadas muito rapidamente após o ataque de microrganismos.

- **Taninos** – são toxinas que reduzem significativamente o crescimento e a sobrevivência de muitos herbívoros, quando adicionados às suas dietas. Da mesma forma, os taninos agem como repelentes alimentares a grande variedade de animais que evitam plantas, ou parte delas, que apresentam altos níveis de taninos, como os frutos imaturos. Os taninos vegetais também servem como defesa ao ataque de microrganismos. Por exemplo, o cerne de muitas árvores contém altas concentrações de taninos, que auxiliam na prevenção da decomposição por fungos e bactérias.

COMPOSTOS NITROGENADOS são metabólitos secundários vegetais que possuem nitrogênio na sua estrutura. Os principais compostos nitrogenados atuando na defesa vegetal são: os alcalóides, os glicosídeos cianogênicos, os glucosinatos, os aminoácidos não-protéicos e as proteínas anti-digestivas.

- **Alcalóides** – são compostos bem conhecidos pelos importantes efeitos farmacológicos em animais vertebrados, via de regra, sintetizados a partir de um ou poucos aminoácidos comuns – sobretudo lisina, tirosina e triptofano. Acredita-se que a maior parte dos alcalóides funcione como defesa contra predadores, em especial mamíferos, devido à sua toxicidade geral e à capacidade de deterrência. Entre os alcalóides mais conhecidos tem-se: nicotina, atropina, cocaína, codeína, morfina e estricnina.

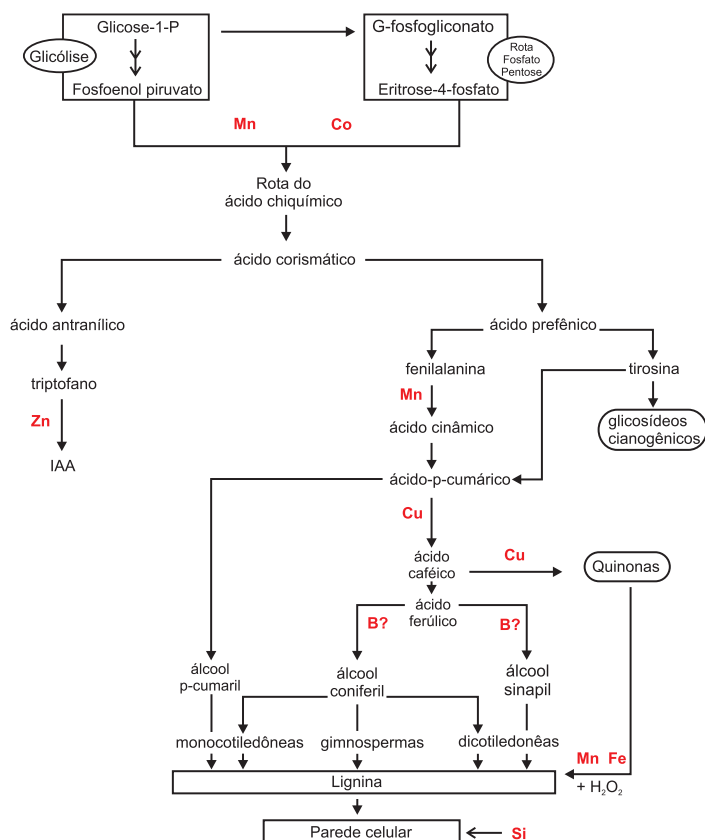


Figura 3. Rota do ácido chiquímico na síntese de compostos orgânicos relacionados com a defesa vegetal.

Fonte: modificada de GRAHAM e WEBER (1991).

(WHEELER, 1978). Dois micronutrientes, o boro e o zinco, têm papel importante na integridade das membranas celulares, evitando o vazamento de solutos orgânicos.

Trabalho feito por Cakmak et al. (1995) mostra o dramático efeito da deficiência de boro no vazamento de K^+ e de solutos orgânicos das células. Comparado às folhas com teores suficientes de boro, o tratamento com menor teor de boro deixou vazar 35 vezes mais K^+ , 45 vezes mais sacarose e sete vezes mais fenólicos e aminoácidos (Tabela 4). Citam ainda os autores que o tratamento com boro por 20 minutos foi suficiente para restabelecer a permeabilidade das membranas das folhas B-deficientes para o nível do das folhas com suficiência em boro, indicando o particular papel deste elemento na manutenção da integridade das membranas plasmáticas. Cakmak e Römheld (1997) citam que, apesar dos rápidos e claros efeitos do boro no vazamento de K^+ , os mecanismos pelos quais o boro afetaria a integridade estrutural e/ou funcional das membranas plasmáticas são pouco conhecidos. O boro parece ter papel estrutural crítico nas membranas plasmáticas pela sua habilidade em se ligar com compostos da membrana contendo grupos cis-diol, tais como glicoproteínas e glicolipídeos.

O zinco é outro importante nutriente necessário na manutenção da integridade das biomembranas. Ele pode ligar-se aos grupos fosfolipídicos e sulfidril dos constituintes da membrana ou formar complexos tetraedais com resíduos de cisteína das cadeias polipeptídicas e assim proteger os lipídeos e as proteínas das membranas contra danos oxidativos. Em condições de deficiência de zinco ocorre o aumento típico da permeabilidade da membrana plasmática indicado pelo maior vazamento de solutos de baixo peso molecular (Tabela 5), redução no conteúdo de fosfolipídeos, conforme observado por Cakmak e Marschner (1988).

- **Glicosídeos cianogênicos** – não são tóxicos como tal, mas decompõem-se rapidamente quando a planta é lesada, liberando o ácido cianídrico (HCN). A presença dos glicosídeos cianogênicos inibe a alimentação de insetos e de outros herbívoros, tais como lesmas e caracóis.

- **Glucosinatos** – são compostos que liberam, na sua decomposição, substâncias voláteis de defesa. Encontrados principalmente em Brassicaceae e famílias relacionadas, os glucosinatos liberam os compostos responsáveis pelo odor e pelo paladar característico de vegetais como repolho, brócolis e rabanete.

- Os **aminoácidos não-protéicos** são aminoácidos que não são incorporados em proteínas, estão presentes na forma livre e atuam como substâncias protetoras. Os aminoácidos não-protéicos exercem sua toxicidade de várias maneiras. Alguns bloqueiam a síntese ou a absorção de aminoácidos protéicos; outros podem ser erroneamente incorporados às proteínas levando à produção de enzima não-funcional.

- As **proteínas anti-digestivas** interferem no processo digestivo dos herbívoros. Por exemplo, algumas leguminosas sintetizam inibidores de α -amilase, que inibem a ação dessa enzima e, por consequência, a digestão do amido. Outras espécies produzem lectinas, proteínas de defesa que se ligam a carboidratos ou a glicoproteínas. Após ser ingerida por um herbívoro, a lectina liga-se às células epiteliais que revestem o trato intestinal e interfere na absorção de nutrientes. As proteínas anti-digestivas mais conhecidas nos vegetais são os inibidores de proteases. Encontradas nos legumes, no tomate e em outros vegetais, tais substâncias bloqueiam a ação das enzimas proteolíticas dos herbívoros. Estando no trato digestivo desses animais, elas se ligam especificamente ao sítio ativo de enzimas proteolíticas, como tripsina e quimotripsina, impedindo a digestão das proteínas. Os insetos que se alimentam de plantas que contêm inibidores de proteases apresentam taxas reduzidas de crescimento e desenvolvimento. A função dos inibidores de protease na defesa vegetal tem sido confirmada por experimentos com tabaco transgênico. As plantas geneticamente transformadas para acumular níveis elevados de inibidores de proteases sofrem menos danos como o ataque de insetos herbívoros do que as plantas-controle, não transformadas.

O estudo dos metabólitos secundários vegetais apresenta muitas aplicações práticas. Pelo valor de suas atividades biológicas contra herbívoros e microrganismos, muitas dessas substâncias são utilizadas comercialmente como inseticidas, fungicidas e medicamentos, enquanto outras são usadas como fragrâncias, aromatizantes, drogas de uso medicinal e materiais industriais. O melhoramento de plantas cultivadas, quanto à produção de maiores níveis de produtos secundários, tem possibilitado a redução da necessidade de alguns pesticidas de altos custos e riscos. Entretanto, em alguns casos tem sido necessário reduzir os níveis de metabólitos secundários para minimizar a sua toxicidade a humanos e a animais domésticos.

Como já mencionado, este resumo sobre os mecanismos de proteção vegetal contra herbivoria e organismos patogênicos foi tirado do livro "Fisiologia Vegetal", de autoria de Lincoln Tays & Eduardo Zeiger, 3ª edição (2004), Artmed Editora, obrigatório na biblioteca de todo agrônomo. Pode ser obtido, entre outros locais, na livraria PLD, fone/fax: (19) 3421-7436, e-mail: pldlivros@uol.com.br

Sugiro a leitura do livro, que apresenta muitos detalhes específicos sobre os mecanismos de defesa das plantas e sobre fisiologia vegetal, em geral.

4. FITOALEXINAS E RESISTÊNCIA ÀS DOENÇAS

Como a via do ácido chi-químico é bloqueada pela ação do glifosato, é discutida a seguir a possibilidade de contaminações acidentais deste herbicida estarem associadas às doenças de citros e da soja.

4.1. O papel do scoparone, fitoalexina de citros, na resistência às doenças

O importante papel do scoparone (6,7-dimetoxicumarina) na resistência às doenças de citros é bem explicado por Afek e Sztejnberg (1995). A atividade inibitória do scoparone sobre vários fungos fitopatogênicos *in vitro* é mostrada na Tabela 6. Os autores observaram que a produção de scoparone era maior nas plantas resistentes a *Phytophthora citrophthora* que nas suscetíveis. O comprimento da lesão nos ramos era inversamente proporcional ao aumento na concentração de fitoalexina. À medida que a lesão aumentava, a concentração de scoparone reduzia (Figura 5). Em outro trabalho, estes autores observaram que o ácido aminooxiacético (AOA), inibidor competitivo da PAL, suprime a produção de scoparone em citros e isto era seguido pela diminuição da resistência. Como o glifosato, do mesmo modo que o AOA, também inibe a síntese de scoparone, fica a dúvida se ele não estaria envolvido na perda de resistência dos citros às doenças, como *P. citrophthora* e outros patógenos, em pomares contaminados acidentalmente com este herbicida.

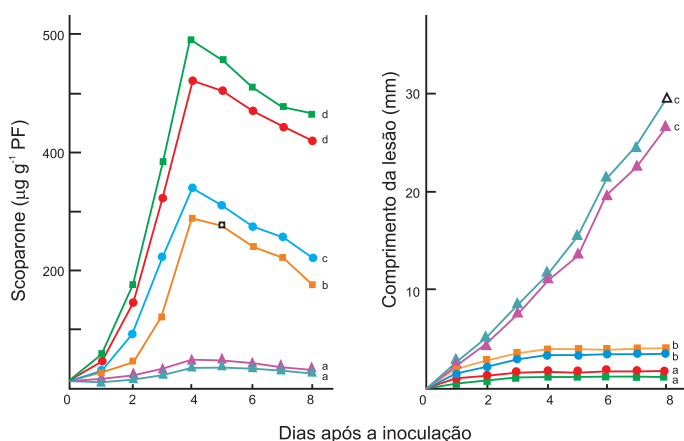


Figura 5. Acumulação de scoparone e comprimento da lesão na casca de *Citrus* de espécies resistentes: macrophylla (■), laranja trifoliata (●), laranja azeda (●) e espécies suscetíveis: limão rugoso (■), Shamouti (▲), Niva (▲) após inoculação com *Phytophthora citrophthora* em temperatura de incubação de 28°C.

4.2. Fitoalexinas e resistência às doenças da soja

Yoshikawa et al. (1978) observaram que a gliceolina, uma fitoalexina da soja, era responsável pela cessação do crescimento

Tabela 4. Efeito do suprimento de B na concentração foliar de B e no vazamento de K⁺, sacarose, fenólicos e aminoácidos de folhas de girassol (*Helianthus annuus*) com 10 dias de idade.

Suprimento de B (µM)	[B] (µg g ⁻¹ PS) ¹	Vazamento ¹ (µg g ⁻¹ PF 2 h ⁻¹)			
		K ⁺	Sacarose	Fenólicos	Aminoácidos
0,01	4,7	630	900	79	163
0,20	11,8	390	440	72	122
1,00	16,7	52	70	17	33
20,00	37,7	18	20	13	23

¹ PS = peso seco; PF = peso fresco.

Fonte: CAKMAK et al. (1995).

Tabela 5. Efeito do Zn na exsudação de compostos de baixo peso molecular pelas raízes.

Tratamentos	Exsudatos de raiz ¹ (g 6 h ⁻¹ PS)					Fosfolipídeos (µg g ⁻¹ PF)
	Zn na raiz (µg g ⁻¹ PS)	Aminoácidos (µg)	Açúcares (µg)	Fenólicos (µg)	Potássio (mg)	
+ Zn	258	48	375	117	1,68	2.230
- Zn	16	165	751	161	3,66	1.530

¹ PS = peso seco; PF = peso fresco.

Fonte: CAKMAK e MARSCHNER (1988).

Tabela 6. Dose efetiva de scoparone para inibição de 50% (DE₅₀) do crescimento micelial de *Phytophthora citrophthora* comparada com a inibição da germinação conidial de seis outros fungos patogênicos *in vitro*.

Espécies de fungos	DE ₅₀ de scoparone (µg mL ⁻¹)
<i>Phytophthora citrophthora</i>	97
<i>Verticillium dahliae</i>	61
<i>Penicillium digitatum</i>	64
<i>Penicillium italicum</i>	60
<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	54
<i>Hendersonula toruloidea</i>	90
<i>Botryodiplodia (Diplodia) natalensis</i>	85

Fonte: AFEK e SZTEJNBERG (1995).

fúngico em hipocótilos de soja resistentes à *Phytophthora megasperma* var. *sojae*. Efeito este que era inibido até mesmo por concentrações extremamente baixas e não tóxicas de glifosato, como 10 µg mL⁻¹ (KEEN et al., 1982; HOLLIDAY e KEEN, 1982).

Keen et al. (1982), trabalhando com plântulas decepadas de soja, observaram que concentrações de glifosato ≥ 4 µg mL⁻¹ bloqueavam completamente a expressão de resistência para a raça 1 do fungo após 48 horas, e que estas plantas apresentavam sintomas de doenças e níveis de gliceolina similares às das plantas inoculadas com a raça 7 compatível. Contudo, o fornecimento de fenilalanina e tirosina 48 horas antes da inoculação causou reação incompatível e alta produção de gliceolina (Tabela 7).

O mesmo fenômeno foi observado por Holliday e Keen (1982) quanto à resistência da soja à bactéria. Que comentam: o fato da acumulação de fitoalexinas ser inibida nas folhas de soja por concentrações subletais de glifosato levanta a possibilidade de que o aumento na severidade de muitas doenças poderia ocorrer devido a presença de resíduos no solo, mesmo que em baixos níveis. Para dar idéia mais concreta das concentrações que inibem a síntese de fitoalexinas, a dose de 10 µg mL⁻¹ equivale a 1 g de glifosato i.a. em

Tabela 7. Efeitos do glifosato na produção de gliceolina em hypocótilos decepardos de soja inoculadas com a raça 1 de *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea*.

Tratamentos		Reação da planta	Gliceolina	
Inóculo	Glifosato		Experimento 1	Experimento 2
	($\mu\text{g mL}^{-1}$)		----- ($\mu\text{g g}^{-1}$ PF) -----	
-	-	Nenhuma	10	25
-	10	Nenhuma	20	10
Raça 7	-	Compatível	220	-
Raça 1	-	Incompatível	1.240	1.300
Raça 1	4	Compatível	440	420
Raça 1	10	Compatível	220	130
Raça 1	10+Phe+Tyr ^b	Incompatível	1.370	1.150

^a Reação da planta avaliada 48 horas após a inoculação.

^b Phe = fenilalanina, Tyr = tirosina, 400 $\mu\text{g mL}^{-1}$ de cada foram fornecidos por 48 horas na câmara de crescimento antes da inoculação.

Fonte: KEEN et al. (1982).

100 litros de água ou 2,8 g do produto comercial (com 360 g do equivalente ácido do glifosato por litro) em 100 litros de água. É, pois, uma contaminação que pode ocorrer rotineiramente no caso de pulverizadores lavados sem muita cautela.

Do mesmo modo que no caso de citros, há evidências sobre o efeito negativo do glifosato na menor resistência das plantas às doenças da soja que merecem ser mais bem estudadas.

5. CONCLUSÕES

5.1. Apesar das plantas não possuírem sistema imunológico como os animais, elas apresentam uma série de mecanismos que as fazem resistentes a doenças e pragas.

5.2. Muitos produtos envolvidos na defesa da planta, tais como lignina, tanino e fitoalexinas têm origem bioquímica na rota do ácido chiquímico, que é bloqueada pelo glifosato.

5.3. As fitoalexinas são componente importante no arsenal de defesa vegetal e o comprometimento da sua síntese pode favorecer a incidência de doenças.

5.4. Os micronutrientes, principalmente Mn, Cu, Zn e B, são imprescindíveis para o bom funcionamento da rota do ácido chiquímico.

5.5. Concentrações extremamente pequenas de glifosato podem comprometer a síntese de fitoalexinas, um alerta para que se faça boa lavagem dos pulverizadores após a aplicação deste produto.

5.6. A integridade das membranas celulares é determinante na sanidade da planta por evitar o vazamento de solutos orgânicos, que são nutrientes para pragas e patógenos. O boro e o zinco têm papéis importantes no controle da permeabilidade das membranas.

5.7. Respondendo à pergunta do título deste artigo: sim, a resistência de plantas às pragas e doenças pode ser afetada pelo manejo da cultura, tanto para mais como para menos.

6. REFERÊNCIAS

AFEK, U.; SZTEJNBERG, A. Scoparone (6,7-dimethoxycoumarin), a citrus phytoalexin involved in resistance to pathogens. In: DANIEL, M.L.; PURKAYASTHA, R.P. (Ed.). **Handbook of phytoalexin metabolism and action**. New York: Marcel Dekker, Inc., 1995. p. 263-286.

BORKERT, C.M.; SFREDO, G.S.; LANTMANN, A.F.; CAMPO, R.J. Efeito de doses e de modos de aplicação de cloreto de potássio sobre o rendimento da soja. In: **Resultados de Pesquisa de Soja 1984/85**. Londrina: EMBRAPA-CNPSo, 1985. p. 292-294.

CAKMAK, I.; MARSCHNER, M. Increase in membrane permeability and exudation of roots of zinc deficient plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 132, p. 356-361, 1988.

CAKMAK, I.; RÖMHELD, V. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants. **Plant and Soil**, v. 193, p. 71-83, 1997.

CAKMAK, I., KURZ, H.; MARSCHNER, H. Short-term effects of boron, germanium and high light intensity on membrane permeability in boron deficient leaves of sunflower. **Physiology Plantarum**, v. 95, p. 11-18, 1995.

FRANÇA NETO, J. de B.; COSTA, N.P. da; HENNING, A.A.; PALHANO, J.B.; SFREDO, G.J.; BORKERT, C.M. Efeito de doses e métodos de aplicação de cloreto de potássio sobre a qualidade da semente da soja. In: **Resultados de Pesquisa de Soja 1984/85**. Londrina: EMBRAPA-SNPSo, 1985. p. 294-295.

GRAHAM, R.D. Effects of nutrient stress on susceptibility of plants to disease with particular reference to the trace elements. **Advances in Botanical Research**, v. 10, p. 221-276, 1983.

HOLLIDAY, M.J.; KEEN, N.T. The role of phytoalexins in the resistance of soybean leaves to bacteria: effect of glyphosate on glyceollin accumulation. **Phytopathology**, v. 72, n. 11, p. 1470-1474, 1982.

KEEN, N.T.; HOLLIDAY, M.J.; YOSHIKAWA, M. Effects of glyphosate on glyceollin production and the expression of resistance to *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea* in soybean. **Phytopathology**, v. 72, n. 11, p. 1467-1470, 1982.

KIRALY, Z. Plant disease resistance as influenced by biochemical effects of nutrients in fertilizers. In: **Fertilizer use and plant health**. Colloquium of the International Potash Institute, 12., 1976. p. 33-46.

MARSCHNER, H. **Mineral Nutrition of Higher Plants**. 2ed. San Diego: Academic Press, 1995. 889 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719 p.

WHEELER, H. Disease alterations in permeability and membranes. In: HORSFALL, J.G.; COWLING, E.B. (Ed.). **Plant disease – an advanced treatise**. v. 2. How plants suffer from disease. London: Academic Press, Inc., 1978. p. 327-347.

YOSHIKAWA, M.; YAMAUCHI, K.; MASAGO, H. Glyceollin: its role in restricting fungal growth in resistant soybean hypocotyls infected with *Phytophthora megasperma* var. *sojae*. **Physiological Plant Pathology**, v. 12, n. 1, p. 73-82, 1978.