

Conceptos básicos sobre elicitores

1.1. Introducción

Lichtenthaler (1996) ha definido el estrés de la planta como «cualquier condición desfavorable o sustancia que afecta o bloquea el metabolismo, el crecimiento o el desarrollo de una planta». Los factores que ocasionan estrés en plantas se pueden clasificar como «internos» que provienen de la planta y «externos» que existen fuera de la planta (Kranner et al., 2010). Cabe mencionar que este capítulo se centra en los «factores de estrés» externos y sus posibilidades para mejorar la producción hortícola. En las prácticas hortícolas y agrícolas en todo el mundo, las plantas están expuestas a diferentes factores de estrés que limitan el crecimiento, la calidad y el rendimiento. Basados en sus orígenes, se pueden separar en bióticos, por ej. patógenos, insectos; y abióticos, p. ej. sequía, temperaturas extremas, salinidad, radiaciones, etc. El impacto de los factores de estrés no solo está controlado por la dosis, sino también por su duración (Lichtenthaler, 1996). Por lo tanto, el equilibrio entre la respuesta de la planta (rendimiento, crecimiento, calidad, defensa o tolerancia) y la sensibilidad puede determinar si un factor estresante tiene un efecto positivo (eustress) o negativo (distres) sobre el metabolismo de la planta y, por lo tanto, el crecimiento (Kranner et al., 2010; Hideg et al. 2013; Kaciene et al. 2015). Por ejemplo, las bajas temperaturas por debajo del punto de congelación causan estrés a los tejidos vegetativos de las plantas vasculares y son letales para muchas especies de plantas (Venema et al., 2005; Schwarz et al., 2010); mientras que las temperaturas bajas durante un breve período de la mañana («Pulso frío de la mañana») induce el endurecimiento y tiende a mejorar el crecimiento a favor de los objetivos de los agricultores (Kalberer et al., 2006). Según este enfoque, un factor de estrés puede llamarse «eustresor» si la respuesta de la planta en términos de rendimiento, crecimiento, calidad y resistencia a las enfermedades / plagas o tolerancia a factores abióticos es positiva (eustress) o «distresor» si la respuesta es negativa. El enfoque de eustress recuerda el concepto de «hormesis» publicado en toxinas cuando se aplican en dosis bajas en medicina (Calabrese, 2004). Antiguamente, Paracelso (1493-1541) planteó la definición: «Todas las cosas pueden o no ser venenosas dependiendo de su dosis « (*«Sola dosis facit venenum»*). Sin embargo, la hormesis se define actualmente como una respuesta bifásica en la que dosis altas de un agente tóxico podrían causar inhibición, es decir, un «distrés»,

mientras que una dosis baja de la misma toxina puede causar estimulación, es decir, «eustress» (Vargas-Hernandez et al. 2017). Las plantas como organismos sésiles han desarrollado un sistema de defensa que consiste en respuestas pre-existentes e inducibles para hacer frente a diferentes tipos de factores de estrés ambiental bióticos y abióticos (Mejía-Teniente et al. 2013; Cardenas-Manríquez et al. 2016). Una variedad de factores estresantes de origen biológico desencadenan respuestas de defensa inducibles después de ser reconocidas por la planta, lo que proporciona una resistencia eficiente contra patógenos no adaptados (Wiesel et al. 2014). Dichos eustresores se denominan «elicitores» y pueden derivarse de una planta, un microbio o generarse sintéticamente. Actualmente existe una propuesta de clasificación de eustresores con base en su naturaleza de origen (Vázquez Hernández et al. 2019) (ver Fig. 1.1).

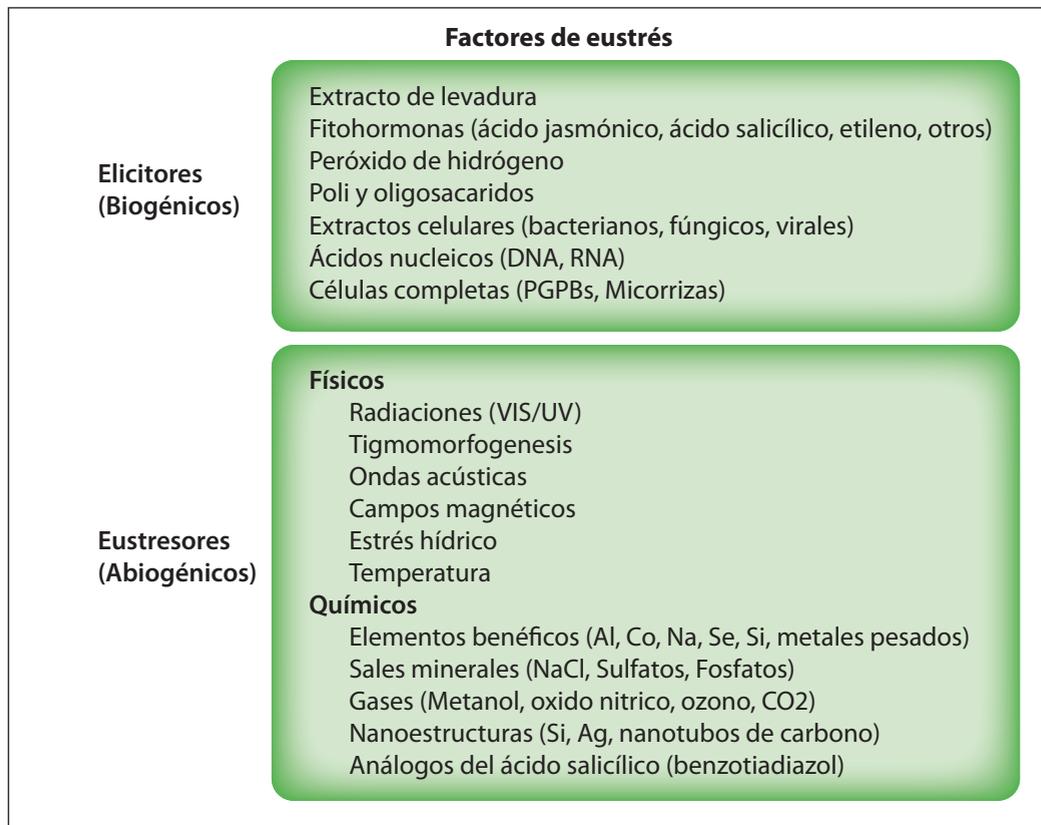


Figura 1.1. Clasificación de factores de eustrés (eustresores) con base en su naturaleza de origen (modificado de Vázquez Hernández et al. 2019). Cabe señalar que cada factor de eustrés en dosis mayores pueden comportarse como factores que generan distrés.

Curiosamente, el uso de algunos elicitores puede mejorar adicionalmente el crecimiento, desarrollo y producción de la planta, similar al descrito para los bioestimulantes de plantas (du Jardin, 2015; Naik y Al-Khayri, 2016; Yakhin et al. 2017). Varios factores de estrés no biológicos de origen químico o físico también pueden inducir una respuesta positiva de la planta que resulta en el crecimiento o la mejora de la calidad (Demkura y Ballaré, 2012). La mayoría de los reportes que evalúan los efectos de estos eustresores físicos y químicos en el rendimiento de la planta confirman su papel potencial y positivo en la horticultura y la agricultura para mejorar la producción (Li y Kubota, 2009; Trebbi et al. 2007; Telewski, 2006). Los elicitores (eustresores de origen biológico), como un nuevo tipo de activadores de producción vegetal, deben contar con un marco legal nacional e internacional similar a los aspectos legales considerados para los bioestimulantes y los aditivos para fertilizantes agronómicos en la Unión Europea (UE), quienes propusieron requisitos de datos adecuados y procedimientos administrativos eficientes para llevar a cabo evaluación de los riesgos y la eficacia de éstos (PB & AFA; Traon et al. 2014).

1.2. Elicitores y bioestimulantes

Los bioestimulantes y elicitores provienen de un origen biológico claro (du Jardin, 2015; Mejía-Teniente et al. 2010). Sus definiciones se superponen, revelan similitudes y deben describirse brevemente a continuación. Por un lado, los elicitores son compuestos de origen biológico, que activan las defensas químicas en las plantas (Thakur y Singh, 2013). Los elicitores, como se mencionó en la sección anterior, pueden ser externos a la planta, tales como: los Patrones Moleculares Asociados a Microorganismos, Patógenos (MAMPs y PAMPs), así como los Patrones Moleculares Asociados a Herbívoros (HAMPs), o internos de la planta, tales como los Patrones Moleculares Asociados a Daño (DAMPs) (Vega-Muñoz et al. 2018). Por otro lado, un bioestimulante es un *«producto formulado de origen biológico que mejora la productividad de la planta como consecuencia de las propiedades novedosas o emergentes del complejo de sus constituyentes, y no como consecuencia exclusiva de la presencia de nutrientes esenciales de plantas conocidos, reguladores del crecimiento de las plantas o compuestos protectores de las plantas»* (Yakhin et al. 2017). Por lo tanto, los bioestimulantes tienen un efecto promotor del crecimiento que puede, o no, ir acompañado de un efecto de mejora de la defensa química en las plantas (Colla y Roupheal, 2015; du Jardin, 2015). Así, los elicitores comparten propiedades reconocidas en los bioestimulantes de plantas que tienen o no actividad inductora. Según el Consejo Europeo de la Industria de Bioestimulantes (EBIC, 2011), los bioestimulantes incluyen diversas formulaciones de compuestos, sustancias y

otros productos que se aplican a las plantas o los suelos para regular y mejorar la producción de cultivos. Por lo tanto, mejoran el vigor de los cultivos, los rendimientos, la calidad, la vida útil posterior a la cosecha y la conservación al aumentar la eficiencia de las diferentes vías fisiológicas. Sus aplicaciones en cultivos hortícolas han sido ampliamente probadas (Mejía-Teniente et al. 2010; du Jardin 2015). En base a estas definiciones, los otros tipos de eustresores de origen no biológico no pueden considerarse como bioestimulantes. Con el fin de facilitar la comunicación, el intercambio de datos, mejorar y estandarizar los enfoques experimentales dentro de la comunidad de trabajo en horticultura y agricultura, se muestra una clasificación para los eustresores útiles en la producción vegetal en función de su naturaleza como aquellos de origen biológico, es decir, bioestimulantes y elicitores, y aquellos de origen no biológico, es decir, eustresores químicos y físicos (Fig. 1). En el resto de éste y los siguientes capítulos de este libro hablaremos solamente de las posibilidades que ofrecen los elicitores (eustresores de origen biológico) para mejorar la producción vegetal a nivel pre- y post-cosecha.

1.3. Algunos ejemplos generales de la aplicación de elicitores en plantas

Los elicitores pueden ser formulados a partir de, a) células completas, b) extractos de microorganismos (MAMPs, PAMPs, NAMPs), c) herbívoros (HAMPs), d) extractos de plantas (DAMPs) o e) compuestos específicos-individuales. Algunos ejemplos generales de sus efectos en plantas dependiendo del tipo de elicitador con base en la clasificación mencionada de su origen para su formulación se presentan a continuación.

a) Células completas

Las plantas inoculadas con microorganismos benéficos, como las bacterias promotoras del crecimiento de las plantas (*PGPB* por su acrónimo en inglés), inducen modificaciones morfológicas y bioquímicas que producen un aumento de la tolerancia al estrés abiótico definido como ISR (respuesta sistémica inducida). Los *PGPBs* aumentan el crecimiento y la resistencia de las plantas al estrés abiótico a través de diversos mecanismos, como la producción de ACC (1-aminociclopropano-1-carboxilato) desaminasa, reduciendo la producción de estrés por etileno, modificaciones de fitohormonas adicionales, inducción de la síntesis de enzimas antioxidantes de plantas, mejora en la captación de elementos minerales esenciales, la producción de sustancias poliméricas extracelulares (EPS), la disminución en la absorción del exceso de nutrientes / metales pesados y la inducción de genes de resistencia al estrés abiótico (Etesami y Maheshwari, 2018).

b) Patrones moleculares asociados a microbios (MAMPs, PAMPs, NAMPs)

Entre los elicitores derivados de extractos de microorganismos están los que provienen de hongos, que proporcionan productos de degradación de la pared celular de los mismos, que contienen una mezcla de quitina, manoproteínas y β -glucanos, los cuales provocan una variedad de respuestas de defensa y en ocasiones de bioestimulación en las plantas (Wiesel et al. 2014). Los elicitores derivados de bacterias son polisacáridos extracelulares (EPS), lipopolisacáridos (LPS), flagelina y factor de alargamiento Tu (EF-Tu), o mezclas de ellos y otros compuestos moleculares de células bacterianas (Deslandes y Rivas, 2012). Recientemente, una clase de moléculas pequeñas que está formada solo por nematodos, y que funciona como feromonas en estos organismos, demostró ser reconocido por una amplia gama de plantas. En presencia de estas moléculas, denominadas Patrones Moleculares Asociados a Nematodos (NAMPs), las plantas activan respuestas inmunes innatas y muestran una mayor resistencia a un amplio espectro de patógenos microbianos y nematodos (Choi y Klessig, 2016).

c) Patrones moleculares asociados a herbívoros (HAMPs)

Los herbívoros durante su alimentación, provocan daños en las plantas depositando una gama de moléculas sobre los órganos de éstas, tales como los conjugados de ácidos grasos que las plantas pueden percibir y activar su respuesta de defensa. Estas señales pueden estar presentes en la saliva, las secreciones orales y de oviposición, y las heces en el herbívoro, y se denominan patrones moleculares asociados con el herbívoros como se menciono anteriormente (Acevedo et al. 2015).

d) Patrones moleculares asociados al daño (DAMP)

Los DAMPs actualmente se consideran la categoría más recientemente descubierta de elicitores como indicadores internos de lesión en las plantas (Quintana-Rodríguez et al. 2018). Los elicitores derivados de plantas pueden ser productos de descomposición de las paredes celulares de las plantas, incluidos los β -glucanos, oligogalacturónidos (OG), xilosa y compuestos que contienen fenilpropanoides producidos por los herbívoros que atacan las plantas (Ferrari et al. 2013).

e) Grupo de compuestos específicos

En este grupo se incluyen fitohormonas, compuestos orgánicos volátiles, así como ATP extracelular y ADN con específico (Vega-Muñoz et al. 2018). Las primeras son moléculas producidas por plantas que regulan el crecimiento y desarrollo de las plantas. Las principales fitohormonas, como las auxinas, las citoquininas, las giberelinas, el etileno, los ácidos abscísicos y las estrigolacto-

nas han demostrado inducir tolerancia al estrés hídrico y osmótico en varias especies de plantas (Wilkinson y Davies, 2010; Ruíz-Lozano et al. 2015). Compuestos orgánicos volátiles de plantas como limoneno, metil jasmonatos, salicilato de metilo, trans-2-hexenal, carvacrol, nonanal, metanol y óxido nítrico de lechuga, frijoles y tabaco, muestran efectos antimicrobianos y protegen a las plantas contra el estrés biótico (Tierranegra-García et al. 2011; Dorokhov et al., 2012; Komarova et al. 2014; Quintana-Rodríguez et al. 2015). Incluso recientemente se ha demostrado que los compuestos volátiles de origen microbiano son inductores del crecimiento de las plantas (Fincheira y Quiroz, 2018).

El uso exitoso de elicitors y bioestimulantes en la horticultura y la agricultura dependerá de la comprensión de sus efectos no solo en la defensa de las plantas, sino también en otros aspectos relacionados con el desarrollo de las plantas y las respuestas ambientales para aliviar el estrés biótico y abiótico e incrementar la producción vegetal de manera amigable con el ambiente (Mejía-Teniente et al. 2010; Yakhin et al. 2017).

1.4. Formulación de productos a base de elicitors y su regulación legal

La mayoría de los fabricantes de formulaciones de elicitors y bioestimulantes no revelan muchos datos de cómo los producen debido a sus secretos comerciales (Traon et al., 2014). En general, la formulación del producto depende de la naturaleza química del ingrediente activo incluyendo adyuvantes, tensioactivos y otros coformulantes, así como de la forma de aplicación (spray, líquido, polvo) (Reglinski et al., 1994). Como todo producto de uso en la producción vegetal, se necesita legislación especializada para los mismos que permita su comercialización y control. Los elicitors podrían estar sujetos al marco legal establecido para los bioestimulantes (du Jardin 2015), siguiendo las normas nacionales / locales de acuerdo con EBIC (Consejo Europeo de la Industria de Bioestimulantes), AAPFCO (Asociación Americana de Funcionarios de Control de Alimentos), USDA (Departamento de Agricultura de los Estados Unidos) o EPA (Agencia de Protección Ambiental). Por otro lado, otras sustancias químicas (de origen no biológico) y eustresores físicos deben considerarse claramente en la legislación futura para aplicaciones hortícolas y agrícolas. Esto es necesario para evitar los conceptos erróneos, establecer pautas para su comercialización y, por lo tanto, generar una mayor sostenibilidad y actividades agronómicas más respetuosas con el medio ambiente (Malusa y Vasileev, 2014). Dicha legislación debe considerar una seria caracterización y evaluación de sus efectos sobre el metabolismo y el rendimiento de las plantas, así como una evaluación del posible peligro para la salud de los consumidores.