

■ IL PUNTO SU ALCUNI GRUPPI DI SOSTANZE AD AZIONE ANTIPARASSITARIA

Gli induttori di resistenza nelle piante

Nel corso del tempo le piante hanno sviluppato i più svariati meccanismi di difesa contro i parassiti, che possono essere utilizzati dall'agricoltore con l'ausilio di sostanze attive di nuova generazione induttrici di resistenza. Certo si è ancora agli inizi in questo settore e molto si dovrà fare per acquisire ulteriori conoscenze, ma le premesse sono incoraggianti

di **Riccardo Bugiani**

Le piante hanno sviluppato nel corso della loro evoluzione i più svariati meccanismi di difesa contro funghi, batteri, virus, insetti e anche animali erbivori.

Le piante hanno già di per sé una forte protezione esterna in grado di fermare la maggior parte dei microrganismi nella loro azione patogena. La spessa cera che ricopre le foglie di alcune specie vegetali è in grado di limitare alcuni agenti fitopatogeni i quali, per penetrare all'interno dell'organo vegetale interessato, devono sfruttare soluzioni di continuità, come per esempio microlesioni o pori. Inoltre le stesse cellule vegetali sono circondate da pectine e cellulosa, sostanze già di per sé difficilmente aggredibili. Queste barriere fisiche costitutive sono presenti

anche in assenza del patogeno e rappresentano la cosiddetta resistenza passiva della pianta.

Tuttavia la protezione esterna qualche volta non è sufficiente per mantenere alla larga alcuni patogeni; la pianta deve allora porre in atto altri meccanismi di difesa. Questo tipo di risposta viene denominata «resistenza indotta o acquisita» e venne documentata già nel 1966 da Ross, il quale dimostrava che una infezione localizzata era in grado di condurre a una resistenza nei confronti di successive infezioni portate da svariati microrganismi.

In alcune specie vegetali poi, nel corso del processo infettivo, le cellule che si trovano nelle immediate vicinanze dal punto interessato dall'infezione tenderanno ad autodistruggersi, limitando in tal modo l'espansione del parassita al-

l'interno della pianta. Questa reazione cellulare viene comunemente chiamata «reazione di ipersensibilità» e la sua funzione è quella di rallentare il processo di sviluppo del microrganismo e di permettere alla pianta di dare avvio ad altre reazioni di difesa. L'infezione infatti tende a indurre nella pianta svariate reazioni biochimiche che vanno dalla produzione di fitoalessine, sostanze antimicrobiche in grado di inibire lo sviluppo del patogeno all'interno della pianta, di particolari proteine dotate di una intensa attività antimicrobica (PRP = Pathogenesis Related Proteins), e infine di lignina per ispessire la parete cellulare e incrementare la cosiddetta resistenza passiva.

I meccanismi di risposta delle piante alle infezioni non si fermano però solo a questo livello; un altro e più importante effetto in seguito alla penetrazione di qualsivoglia agente patogeno è quello rappresentato dalla sintesi e dall'invio alle altre cellule di sostanze in grado di segnalare il pericolo imminente. In questo caso il meccanismo di difesa porta alla creazione di una cosiddetta resistenza acquisita di tipo locale (Local Acquired Resistance), quindi riferita alle cellule nelle immediate vicinanze del punto di penetrazione del parassita.

Tuttavia ancora più interessante è il fatto che tale segnale, di tipo biochimico, viene inviato all'intera pianta fino alle radici, rendendola in grado di prepararsi a futuri ulteriori attacchi. Questo tipo di reazione è stata dimostrata a partire dai primi anni 90 ed è oramai nota come «resistenza sistemica acquisita» (Systemic Acquired Resistance) o più comunemente SAR. Questo tipo di resistenza si esprime nei confronti di un ampio spettro di organismi patogeni e differisce nella sua azione in funzione proprio dell'agente patogeno induttore. Piante di cetriolo infettate preventivamente da *Colletotrichum lagenarium*, agente dell'antracnosi, erano in grado di manifestare resistenza nei confronti di diverse malattie sia batteriche, che fungine e anche virali.



Attacco di *Plasmopara viticola*. Sono molte le sostanze in grado di indurre nella pianta resistenza a tale importante fitopatia

Il tempo necessario alla pianta per mettere in atto meccanismi di resistenza sistemica dipendono sia dalla specie vegetale che dal microrganismo induttore. Alcune reazioni possono essere scatenate in pochi secondi, altre richiedono almeno qualche ora prima che si mettano in moto, altre ancora addirittura settimane. L'infezione di *Pseudomonas syringae* sempre su cetriolo induce meccanismi di resistenza dopo appena 7 ore, mentre su tabacco avviene dopo 2-3 settimane. Alcune reazioni poi cessano non appena l'agente patogeno viene eliminato, mentre



Oidio su cetriolo. Numerosi fosfati e acidi organici risultano attivi nell'indurre resistenza all'attacco del micete

altre permangono nella pianta per diverse settimane. Un altro caso di resistenza sistemica è stata ottenuta attraverso la colonizzazione della rizosfera di piante di pomodoro da parte di rizobatteri (microrganismi promotori della crescita vegetale) applicati al suolo; tale applicazione conferiva resistenza sia a livello dello stelo che delle foglie nei confronti di svariati patogeni.

Tra le molecole chimiche che giocano un ruolo fondamentale nel meccanismo di segnalazione delle cellule vegetali vi sono:

- l'acido salicilico (figura 1), che attiva la sintesi di determinate proteine e partecipa alla distruzione cellulare e all'induzione della SAR;
- l'acido jasmonico, che contribuisce all'attivazione delle proteine di difesa;
- l'etilene, che si propaga attraverso la pianta e partecipa anch'esso alla formazione della resistenza sistemica.

Perché il meccanismo di difesa si metta in moto deve però avvenire il riconoscimento da parte della pianta dell'agente patogeno. Le piante sono in grado di attivare una risposta altamente coordinata di resistenza ogniqualvolta vi è da parte di questa il riconoscimento della presenza di un potenziale agente patogeno o di un suo metabolita. In assenza di questo evento la pianta non sarebbe in grado di difendersi. Il meccanismo di resistenza viene attivato non appena l'agente patogeno riesce a penetrare nei primi spazi intercellulari dei tessuti vegetali e viene identificato chimicamente.

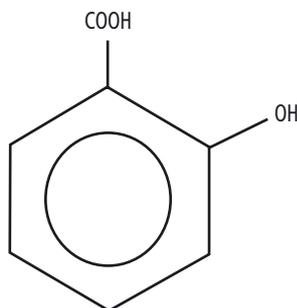


FIGURA 1 - Struttura dell'acido salicilico

Il processo infettivo ha successo e la malattia si sviluppa sulla pianta a seguito del fallimento di questo riconoscimento o dall'abilità del patogeno di impedirla o di superare in qualche maniera la risposta di resistenza della pianta.

I meccanismi che conferiscono una qualche resistenza alla malattia differiscono nel dettaglio tra le diverse specie vegetali e tra le diverse specie fitopatogene, anche se ci sono talvolta ampie similitudini fra di esse. Perciò la resistenza è dovuta a una combinazione di barriere chimiche e fisiche che appaiono sia preformate o altrimenti indotte solo in seguito a una infezione.

Le sostanze chimiche riconosciute dalla pianta e che ne inducono le reazioni di difesa vengono chiamate induttori e promuovono in essa meccanismi di difesa in grado di proteggerla dagli attacchi di microrganismi patogeni, senza peraltro produrre reazioni di ipersensibilità. Inoltre, tali induttori sono in grado di agire anche in assenza dell'agente patogeno.

Gli induttori vengono chiamati «esogeni» quando sono prodotti dagli agenti patogeni; la pianta infatti si difende attaccando la parete cellulare del patogeno e questi a sua volta produce induttori esogeni. Vengono detti invece «endogeni» gli induttori prodotti dalla pianta stessa, spesso in seguito

alla degradazione della parete cellulare da parte dell'agente patogeno.

La fase critica è rappresentata dal riconoscimento dell'agente patogeno da parte della pianta, in modo tale da mettere in moto quei meccanismi chimici che portano all'acquisizione della resistenza. L'agente patogeno da parte sua produce una o più molecole che vengono riconosciute dalla pianta grazie ad alcuni recettori proteinici. Tale fenomeno viene in moltissimi casi regolato da un singolo gene che sta all'origine del riconoscimento del patogeno e che, scatenando

varie reazioni biochimiche, permette alla pianta di difendersi rendendolo non virulento.

Ormai sono noti numerosi composti

Numerosi sono i composti in grado di indurre resistenza a diversi agenti fitopatogeni

in grado di indurre nelle piante resistenza a diversi agenti fitopatogeni, quando questi vengono somministrati alle piante.

La natura chimica di queste sostanze è quanto mai varia, ma per lo più queste sono oligosaccaridi, lipidi o proteine.

Vi sono vari tipi di composti che, se somministrati alle piante, scatenano nella stesse meccanismi biochimici in grado di conferire a questa una sorta di maggiore tolleranza, se non propriamente resistenza a determinati agenti fitopatogeni. Alcuni sono stati già testati commercialmente, ma per molti altri si è ancora nella fase di sperimentazione in laboratorio o in ambiente parzialmente controllato.

Induttori di origine abiotica

Fra le sostanze di origine abiotica che possiedono la proprietà di indurre un effetto SAR nelle piante possiamo includere vari fosfati, già impiegati in agricoltura biologica e risultati attivi nei confronti dell'antracnosi e dell'oidio del cetriolo e della peronospora della lattuga, nonché l'acido acetilsalicilico, che purtroppo non può essere impiegato in pratica in quanto altamente fitotossico, e l'acido 2,6 dichloroisonicotinico, attivo nei confronti di diverse avversità batteriche e fungine su cetriolo, tabacco, riso, girasole e barbabietola.

Vi è, infine, l'acido B-aminobutirrico,

acido amminico non proteico presente nelle piante in tracce, ma che si può ottenere anche per sintesi. Scoperto casualmente, è risultato da subito promettente in laboratorio e semi-campo, testato su oidio del cetriolo, peronospora della vite, patata, pomodoro, tabacco, melone, girasole e lattuga, botrite del pomodoro, alternaria su broccoli e contro i nematodi cisticoli

del grano del genere *Meloidogyne* ed *Heterodera*. La modalità d'azione dell'acido, di cui solo l'enantiomero R risulta attivo, è ancora sconosciuta e variabile in funzione del parassita e della pianta ospite considerati. Applicato alla vite è in grado di proteggere la pianta dalla peronospora per un periodo di tempo variante da 8 a 11 giorni senza avere un'azione tossica diretta sul fungo. La sostanza si diffonde in maniera sistemica nella pianta, accumulandosi preferibilmente nei giovani organi senza essere degradata.

Metaboliti fungini e batterici

Fra i composti metabolici di origine fungina hanno dimostrato di avere un effetto SAR l'acido arachidonico nei confronti di *Phytophthora infestans* su patata, alcuni derivati dei lieviti e filtrati colturali di *Penicillium*. I composti di origine batterica annoverano invece alcuni lipopolisaccaridi ottenuti da ceppi di *Pseudomonas fluorescens*. Vi sono poi i chitosani, costituenti principali della chitina, polimeri del N-acetil-glucosammina, che vengono estratti dai carapaci di crostacei di origine americana e stimolano la reazione di difesa delle piante inducendo la produzione di fitoalessine; si sono dimostrati attivi in laboratorio nei confronti della fusariosi su pomodoro, di *Pythium* su cetriolo e di *Phytophthora cactorum* su fragola.

La proteina harpin è estratta dal batterio *Erwinia amylovora* e, oltre a stimolare le reazioni di difesa della pianta nei confronti di batteri e virus producendo proteine PR sia attraverso la via metabolica dell'acido salicilico che attraverso quella dell'acido jasmonico, agisce anche come

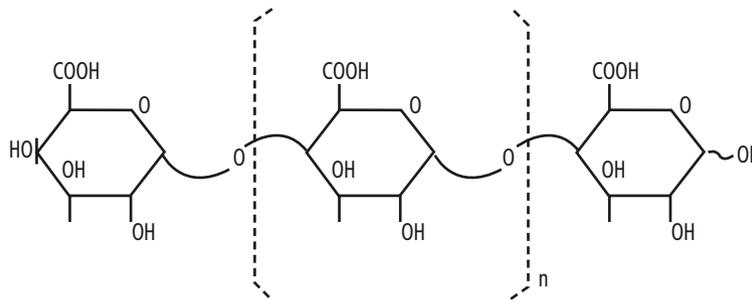


FIGURA 2 - Struttura di un oligogalatturonide

biostimolante della crescita vegetale. Tale induttore è registrato in Usa con il nome commerciale di Messenger®.

Metaboliti vegetali

Sono numerose le molecole di origine biologica che si stanno sperimentando: dalle proteine ai lipidi fino ai polisaccaridi.

Fra i metaboliti vegetali hanno effetto SAR, oltre al già citato acido salicilico, l'acido linoleico, attivo su patata nei confronti di *Phytophthora infestans*, l'acido galatturonico e l'acido m-idrossibenzoico su cetriolo per l'antracnosi, gli jasmonati (compresi l'acido jasmonico e il metil-jasmonato), attivi sull'oidio dell'avena e su peronospora di patata e pomodoro. Ancora gli estratti di edera (*Hedera helix*), applicati a piante di melo e Cotoneaster, sembra abbiano una certa attività SAR nei confronti di *Erwinia amylovora*, agente del colpo di fuoco batterico delle pomacee. Infine gli oligosaccaridi. Il termine

oligosaccaride viene usato ogniqualvolta si parli di piccole catene di zuccheri connesse con legami glicosidici.

Le oligosaccarine comprendono un piccolo gruppo di questi oligosaccaridi che causano effetti ormonali sulle piante. È stato solo negli ultimi 24 anni che questi carboidrati sono stati studiati approfonditamente.

Le oligosaccarine risultano efficaci a concentrazioni da nanomolari e micromolari e possono così assumere lo status di fitoregolatori. Inoltre è stato più volte riscontrato che alcuni di questi composti hanno effetto solamente su diverse specie di piante e non su altre. Un ultimo concetto da considerare è che queste grandi molecole costituenti le pareti cellulari non filtrano all'interno della pianta, come fanno per esempio le citochinine e le auxine, il

che le rende biologicamente interessanti ma difficili da studiare. La maggior parte delle oligosaccarine conosciute sono state prodotte in vitro dalla frammentazione catalizzata acida o enzimatica dei polisaccaridi presenti nelle pareti cellulari vegetali (figura 2). Tuttavia le oligosaccarine possono derivare anche da pectine, glicoproteine, xiloglucano o essere secrete da batteri del genere

Rhizobium. Gli effetti che alcuni di questi carboidrati producono includono l'allungamento dello stelo, la stimolazione della produzione di etilene, l'azione inibente dell'auxina, ma soprattutto la stimolazione di varie azioni difensive che la pianta può mettere in atto (tabella 1).

Le oligosaccarine vengono considerate delle molecole generiche di riconoscimento indipendenti dal genotipo della pianta e dall'agente infettivo. Sono anch'esse quindi dei veri e propri induttori di resistenza. Tali sostanze si producono per azione di enzimi di origine microbica o vegetale secondo il seguente meccanismo:

- l'agente patogeno produce un enzima, che gradualmente durante il processo patogenetico degrada le pareti cellulari vegetali;
- le pareti cellulari disgregate dall'enzima rilasciano queste sostanze oligosaccaridi induttrici che stimolano i meccanismi di difesa a livello cellulare;
- la cellula vegetale risponde a sua volta producendo un enzima inibitore che, insieme ad altri, attacca la parte cellulare «nemica»;
- la cellula vegetale rilascia degli induttori esogeni che saranno percepiti come segnali di difesa dalla pianta.

Questo tipo di riconoscimento non specifico amplifica comunque i meccanismi difensivi della pianta. A livello cellulare il riconoscimento di un induttore porta alla modificazione della permeabilità della parete cellulare, alla produzione di radicali ossidanti, alla sintesi di fitoalessine e di altre molecole ad attività antimicrobica, alla produzione di acido salicilico e jasmonico e all'attivazione di geni della resistenza.

Induttori sintetici e prodotti commerciali

Nel complesso i prodotti commerciali induttori di resistenza registrati sono

Aliette®, Bion®, Oryzamate®, Regalis®, Kendell®, ecc.: sono molti ormai i prodotti commerciali induttori di resistenza



La laminarina estratta dalle alghe brune sembra avere interessante attività, tra l'altro, sulla peronospora della patata

pochi rispetto alle sostanze attive elencate precedentemente. Non si può però dimenticare il fosetil-al (Alliette[®]), la prima sostanza attiva ritenuta in grado di stimolare la sintesi di fitoalessine e le difese endogene nella pianta. Tale molecola è diventata ormai parte integrante dei calendari di difesa di molte colture, specialmente come antiperonosporico. Il fosetil-Al e l'acido fosforoso in realtà occupano un posto a parte, in quanto agiscono provocando una carenza di fosfati nelle cellule fungine che, stimolate maggiormente, aumentano le loro capacità induttrici nella pianta ospite, favorendo la produzione di sostanze anti-fungine.

Oltre al già citato INA, l'altro analogo dell'acido salicilico è l'acido S-methyl estere benzo (1, 2, 3) thiadiazol-7-carbotioico, più comunemente conosciuto come BHT e commercializzato in Italia con il nome di Bion[®], particolarmente interessante per il suo vasto spettro d'azione: risulta attivo per un svariato numero di avversità, sia fungine che batteriche come *Erysiphe graminis*, *Pseudocercospora herpotrichoides*, *Septoria spp.*, *Puccinia triticina* sui cereali, *Peronospora tabacina* su tabacco, *Phytophthora infestans* e batteriosi su pomodoro, *Bremia lactucae* su lattuga, *Erwinia amylovora* sulle pomacee, ecc.). La pianta trattata con tale sostanza attiva reagisce producendo metaboliti anti-

microbici e aumentando la lignificazione delle pareti cellulari.

Un'altra sostanza attiva con peculiarità SAR ottenuta sinteticamente è il probe-nazolo (PBZ), registrato in Giappone con il nome commerciale Oryzemat[®] e che ha trovato applicazione inizialmente su riso contro il brusone e malattie batteriche e successivamente anche su cetriolo, lattuga e peperone nei confronti sia di malattia batteriche che fungine. Un'altra sostanza con proprietà SAR è la laminarina, un glucano estratto dalle alghe brune che sarà sviluppata in Francia. Essa sembra avere un'attività interessante nei confronti di *Botrytis cinerea* e *Plasmopara viticola* sulla vite, *Pseudocercospora herpotrichoides*, *Septoria tritici*, *Septoria nodorum*, *Erysiphe graminis*, *Fusarium roseum* e *Puccinia recondita* su grano e *Phytophthora infestans* su patata.

In commercio vi è anche il proexadione-Ca (Regalis[®]), un fitoregolatore la cui modalità di azione si esplica sulla pianta bloccando la sintesi delle gibberelline e riducendo la crescita dei germogli; come induttore di resistenza il meccanismo d'azione è ancora in fase di studio, ciò nondimeno la sostanza attiva sembra dotare le pomacee di una maggiore resistenza a ticchiolatura, oidio e colpo di fuoco. Infine nel 1999 è stato commercializzato in Italia il Kendall[®], un concime organominerale con effetto biostimolante e di induzione di resistenza dovuto alla presenza, nella sua composizione, di oligosaccarine in grado di stimolare la produzione di fitoalessine, e di glutazione, sostanza ad azione detossificante. Anche il biostimolante POM-PK, introdotto in commercio

nel 2004, ha dimostrato un buon effetto biostimolante e di induzione di resistenza dovuto alla presenza nel formulato di oligoelementi, oligosaccaridi e glutazione; questi prodotti possono esercitare una interessante attività sinergica quando distribuiti con fungicidi a dosi ridotte. Esistono peraltro in commercio anche alcuni fungicidi per l'impiego del rame a dosi ridotte (Net-Ram, Tepan, Penta-Cu, Glutex Cu 90), che contengono come sinergizzanti alcuni induttori di resistenza che completerebbero e incrementerebbero l'efficacia del rame.

Pro e contro gli induttori di resistenza

Indubbiamente gli studi sulle interazioni ospite-parassita hanno incrementato notevolmente le conoscenze sui meccanismi biochimici che danno avvio al processo patogenetico. Molte di queste conoscenze sono state poi in alcuni casi messe in pratica, dando origine a sostanze attive di nuova generazione. Al momento i vantaggi che gli induttori di resistenza oggi in commercio possono apportare sono dovuti, in primo luogo, al basso impatto ambientale, all'assenza di effetti collaterali sulle piante e al basso rischio di insorgenza di ceppi di patogeni resistenti. Dall'altro lato gli induttori di resistenza oggi sul mercato manifestano una efficacia solo parziale e talvolta inferiore ai tradizionali fungicidi, possiedono un'azione esclusivamente preventiva e una probabile scarsa persistenza. Ciò nondimeno potrebbero integrarsi nei programmi di lotta guidata, riducendo la quantità di fungicidi e quindi le problematiche dei residui e degli impatti ecotossicologici. Inoltre gli induttori di origine biologica potrebbero trovare spazio nelle strategie di difesa anticrittogamica in agricoltura biologica. Certo si è ancora agli inizi in questo settore e molto si dovrà ancora fare per acquisire ulteriori conoscenze, ma le premesse sono comunque incoraggianti. ●

Riccardo Bugiani

Servizio fitosanitario - Regione Emilia-Romagna

rbugiani@regione.emilia-romagna.it

TABELLA 1 - Attività degli oligogalatturonidi a seguito della disgregazione della pectina

Attività	Pianta
Induzione di resistenza	
Induzione di fitoalessine	soia, prezzemolo
Induzione di β -1,3 glucanasi	prezzemolo
Induzione di chitinasi	tabacco
Induzione di lignina	cetriolo
Induzione di inibitori della proteinasi	pomodoro
Inibizione di ipersensibilità	tabacco
Induzione di necrosi	cece
Induzione della crescita	
Formazione dei fiori	tabacco
Inibizione dell'allungamento cellulare indotto da auxina	pisello
Aumento dell'espansione e divisione cellulare	soia
Induzione di etilene	pomodoro, pero
Rapida risposta sulla superficie cellulare	
Induzione di perossidi	soia
Rapida depolarizzazione della membrana cellulare	tabacco
Efflusso di K ⁺ e ingresso di Ca ⁺⁺	tabacco

La bibliografia sarà consultabile all'indirizzo:
www.informatoreagrario.it/bancadati