

INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E FITONEMATOIDES: RESISTÊNCIA, TOLERÂNCIA E OUTROS CONCEITOS

(Excerto traduzido de revisão de David L. Trudgill / 1991)

Cultivares resistentes apresentam vantagens sobre outros métodos que visam a reduzir as populações de fitonematoides: requerem pouca ou nenhuma tecnologia adicional para serem utilizadas e o custo delas no geral é compatível com o alcance econômico dos produtores rurais; não são poluentes; e possibilitam melhor uso da terra, ajudando na composição de esquemas mais eficientes de rotação ou sucessão. No entanto, as cultivares resistentes necessitam ser também tolerantes; as que são intolerantes sofrerão sérios danos se plantadas em áreas altamente infestadas. Do mesmo modo, cultivares tolerantes, que não tenham certo grau de resistência, oferecerão condições às populações de nematoides de crescer a níveis de risco após algum tempo.

A terminologia, ou a nomenclatura, dos conceitos usados na caracterização da interação planta-patógeno, como os de resistência e tolerância, entre outros, varia entre os diversos ramos da Fitopatologia. Tais diferenças derivam do fato de que os fitopatologistas, no geral, estão preocupados com a expressão de doenças ao nível de amplas áreas de cultivo no campo e com a epidemiologia de patógenos móveis, sujeitos a aumentos rápidos e explosivos em seus níveis populacionais. De forma diversa, os fitonematoides são relativamente imóveis e apresentam uma ou poucas gerações por ano, de modo que estudos epidemiológicos com eles poderiam demandar muitos anos. Em vista disso, objetivou-se tratar, neste texto, dos principais mecanismos e princípios que governam as interações nematoide-planta, sob a ótica do fitonematologista.

Modalidades de fitoparasitismo

É de todo desejável que alguns aspectos básicos da biologia dos fitonematoides sejam revistos antes de se avançar mais no assunto. Com base no comportamento de alimentação, três grupos podem ser definidos. O menos especializado é o dos ectoparasitas migradores, com largos círculos de plantas hospedeiras. Já mais especializados, mas ainda com apreciável grau de polifagia, são os endoparasitas migradores. O terceiro e mais importante grupo do ponto de vista econômico, dos endoparasitas sedentários, compreende tanto formas polífagas (nematoides de galhas: *Meloidogyne*) como de relação mais estreita de especificidade com seus hospedeiros (nematoides de cistos: *Globodera* e *Heterodera*).

Todavia, quanto à morfologia e ao comportamento, os três grupos são bastante similares. Os seus membros possuem estilete bucal canaliculado (exceto os tricodorídeos, nos quais o estilete é sólido), que utilizam durante os processos de penetração e de alimentação para perfurar células do hospedeiro. A ingestão é usualmente precedida de fase de injeção de “saliva”, produzida pelas glândulas esofagianas, através do estilete; em seguida, também pelo estilete, ocorre a remoção do alimento do interior das células vegetais, conseqüente à intensa atividade de válvula ou ‘bomba’ esofagiana.

Nos casos de ectoparasitas migradores (espécies de *Trichodorus*, *Tylenchorhynchus*, *Tylenchus*), a relação entre os nematoides e as plantas hospedeiras aproxima-se do que, em Micologia, costuma se definir como necrotrófica. Nos poucos estudos a respeito já realizados, a “saliva” injetada causa liquefação do conteúdo citoplasmático, que se acumula ao redor da extremidade do estilete e é rapidamente ingerido, seguindo-se a morte da célula parasitada. O nematoide desloca-se então até célula próxima e o processo se repete. Tal

processo limita, evidentemente, as possibilidades de indução de uma resistência efetiva ao patógeno. Uma parte dos ectoparasitas migradores, compreendendo formas com estiletes muito longos (*Hemicycliophora*, *Longidorus*, *Xiphinema*), tem sido considerada biotrófica, pelo menos nos casos de certas espécies, durante algumas fases da alimentação. Esses nematoides induzem típicos engrossamentos apicais nas raízes, que contêm células altamente modificadas; resistência a essas espécies já está disponível.

Os endoparasitas migradores (*Pratylenchus* e *Radopholus*) invadem a planta, migrando por via inter ou intracelular. No geral, isso ocorre nas raízes, mas há formas especializadas em atacar tecidos do caule ou de folhas (*Ditylenchus*, *Aphelenchoides*, *Anguina*) e outras que habitam vasos (*Bursaphelenchus*). As espécies que parasitam órgãos aéreos da planta usualmente possuem restrito círculo de hospedeiros e elevadas taxas de reprodução, causando sérios danos e perdas. A relação pode ser necrotrófica, porém, em algumas espécies, é parcialmente biotrófica, pois envolve a indução de alterações em células adjacentes ao local de parasitismo. Há cultivares resistentes a certas espécies desse grupo, em especial às parasitas de caules e folhas.

Os endoparasitas sedentários, segundo a terminologia aplicada aos fungos, têm sido considerados biotróficos obrigatórios. Seus juvenis infectantes perdem a mobilidade e, no caso em que vão originar fêmeas adultas, incitam células nutridorais especiais, modificadas e que precisam manter-se vivas, pois do citoplasma delas é que retiram o alimento necessário ao desenvolvimento e à reprodução. Essas alterações podem variar da indução de uma única (*Nacobbus*) a várias células multinucleadas (*Meloidogyne*) ou a um sincício multinucleado (*Globodera*, *Heterodera*). Para se alimentar sobre essas células, metabolicamente muito ativas, contendo alta concentração de RNA e núcleos poliplóides, o nematoide forma um “tubo de alimentação”. Dessa íntima forma de associação entre o parasita e a planta hospedeira, resulta que a fêmea pode adquirir formas aberrantes de saco, esfera ou limão, entre outras, perdendo a mobilidade e tornando-se verdadeiras máquinas de produzir ovos. Neste grupo, incluem-se as espécies de maior importância econômica para a Agricultura nas regiões tropical, subtropical e temperada; para várias delas, a resistência já está disponível como ferramenta de manejo em diferentes países.

Terminologia

Resistência e tolerância

Para que uma terminologia seja lógica e não comporte ambiguidade, deveria sempre existir um termo oposto (ex: tolerante e intolerante) para cada termo relacionado à planta hospedeira ou ao parasita e termos correspondentes relacionados à planta e ao patógeno (como resistência e virulência).

A **resistência** descreve os efeitos de genes de uma dada planta hospedeira (= hospedeiro) capazes de restringir ou mesmo prevenir a multiplicação de um determinado nematoide em seus tecidos. A **tolerância ao dano** é independente da resistência e diz respeito à habilidade de uma dada planta hospedeira em compensar ou recuperar-se dos efeitos adversos de ataque por determinado nematoide e produzir bem. Entendimento similar a esse tem sido proposto também para os casos de viroses de plantas. Esses dois termos são muitas vezes usados comparativamente e esses confrontos, para serem válidos, necessitam ser feitos sob a mesma condição ambiente e com semelhante pressão de inóculo. Vale ressaltar que cultivares resistentes no geral são atacadas por número semelhante de nematoides que as não resistentes, ou seja, a resistência, salvo casos excepcionais, não protege a planta da invasão pelo nematoide e dos danos decorrentes desse processo; de fato, já se demonstrou que certas cultivares resistentes de cereais, batata e soja são relativamente intolerantes aos nematoides de cistos que as atacam. A relação entre a reprodução do nematoide e a estimativa de perda de produção pode ser modelada matematicamente. Extremos de resistência e de tolerância podem ser representados esquematicamente, como segue:

Crescimento da planta hospedeira

Bom

Fraca

Boa

tolerante/ não resistente

intolerante/ não resistente

Reprodução do nematoide

Fraca

tolerante/ resistente

intolerante/ resistente

Patogenicidade e virulência

Assim como resistência e tolerância relacionam-se à planta hospedeira, os termos correspondentes aplicados ao nematoide são patogenicidade e virulência. **Patogenicidade** refere-se à capacidade do nematoide de causar doença, ou dano (no geral, medido em termos de redução na produção), e **virulência** à sua capacidade de suprimir ou neutralizar a ação dos genes de resistência da planta. Esses termos são também empregados com frequência de forma relativa, tal como a resistência e a tolerância, mas existem modelos matemáticos que permitem comparações entre eles. Confira abaixo esquema dos extremos de patogenicidade e virulência.

Reprodução do nematoide

Boa

Fraca

Bom

não patogênico/ virulento

não patogênico/ avirulento

Crescimento da planta hospedeira

Fraca

patogênico/ virulento

patogênico/ avirulento

A resistência pode ser dividida em vertical e horizontal na dependência de a interação entre uma lista de patógenos e genótipos vegetais mostrar-se significativa, ou não, em uma análise de variância. A resistência vertical (= qualitativa) está usualmente relacionada a poucos genes dominantes frente aos quais grandes diferenças na virulência do patógeno são identificadas, uma interação tipo gene-a-gene. Tal tipo de interação tem sido reconhecido em muitas associações planta-patógeno estudadas, inclusive para nematoides. Nas associações envolvendo resistência (ou incompatíveis, como também chamadas), geralmente ocorre uma resposta do hospedeiro ao patógeno conhecida como resistência ativa, que costuma envolver reação do tipo hipersensibilidade. Com relação à resistência horizontal (= quantitativa), tem-se afirmado que ela apenas difere da vertical pelo fato de se dever à ação de vários genes, de efeitos menores. Embora muitas vezes possa até ser assim, o conhecimento acumulado sobre a resistência quantitativa aos nematoides de cisto da batata sugere que, em parte, a resistência poderia assumir uma forma passiva envolvendo redução na suscetibilidade da planta.

O termo “suscetibilidade” é comumente usado de modo impreciso, seja com o propósito de indicar falta de resistência ou falta de tolerância, ou ambos. Na verdade, refere-se ao estado ou situação da planta hospedeira e é definido como “a soma dos atributos que tornam a planta um hospedeiro adequado ao patógeno/nematoide”. Contudo, aparentemente, mesmo em plantas tidas como completamente suscetíveis podem-se detectar genes de resistência, quando estas são expostas a populações avirulentas do patógeno. O oposto de uma planta

completamente suscetível é uma ‘não hospedeira’ ou ‘imune’ ao nematoide, isto é, que não é reconhecida, penetrada ou parasitada por ele.

Resistência envolvendo reduzida suscetibilidade do hospedeiro já foi proposta para viroses de plantas. A resistência a nematoides baseada em reduzida suscetibilidade é de esperar que seja diferente em vários aspectos da resistência vertical, envolvendo genes de resistência ativa. Ao que tudo indica, é sensível a fatores ambientais (outros, além de altas temperaturas), sendo a sua expressão atenuada sob condições muito favoráveis ao desenvolvimento do patógeno; não deve ser específica e é mais provável que seja herdada de modo recessivo. Uma seleção por crescente virulência, onde e quando ocorrer, deverá ser lenta e amplamente não específica, refletindo aumento geral na adequação do nematoide ao hospedeiro.

Exemplos com os nematoides de cisto da batata (*Globodera* spp.) ilustram o que foi dito acima. Apenas uma pequena proporção dos juvenis que invadem as raízes laterais de plantas suscetíveis de batata dá origem a fêmeas, possivelmente porque os sincícios que induzem, e dos quais dependem para se alimentar, sofrem limitações físicas e acabam apresentando tamanho reduzido, insuficiente. Tais juvenis frequentemente geram machos (a determinação do sexo em várias espécies de nematoides de cisto e de galhas ocorre após a penetração na raiz), os quais requerem menor quantidade de nutrientes para se desenvolver do que as fêmeas. Em contraste, a maioria dos juvenis que penetra a raiz principal acaba dando origem a fêmeas. Em vista disso, qualquer planta com a raiz principal anormalmente fina de um dado genótipo irá suportar o desenvolvimento de poucas fêmeas e, em comparação com uma cultivar padrão, poderá ser tida como parcialmente resistente.

Agressividade

O termo **agressividade** tem sido usado (J.E. Vanderplank, entre outros autores) para descrever diferenças na reprodução de populações de patógenos em plantas com resistência horizontal. No contexto aqui discutido, a agressividade se compara a uma adequação geral ao hospedeiro, ou seja, é entendida como capacidade do patógeno/nematoide de reproduzir bem em todos os genótipos da planta hospedeira, sendo, portanto, o termo correspondente na área da suscetibilidade/resistência horizontal.

Raça, patótipo e biótipo

Um sistema duplo de polimorfismo equilibrado para os patógenos e seus respectivos hospedeiros tem sido proposto como condição básica para caracterizar a co-evolução entre eles. Patógenos, nematoides inclusive, produzem pressão de seleção sobre seus hospedeiros, o que causa mudanças na resistência destes e, subsequentemente, nos alelos condicionantes da virulência daqueles. Por isso, criam-se variações na virulência dos patógenos. O termo **raça** tem sido usado para identificar tais variações, embora algumas de suas definições contemplem restrição no fluxo gênico entre populações.

Certos autores evidenciaram preferência por uma base fenotípica, e não genotípica, visando à identificação de raças de nematoides e sugeriram que estas poderiam ser distinguidas com segurança e eficácia através de testes diferenciais, padronizados e bem concebidos. Por outro lado, há nematologistas que afirmam ser tal tipo de identificação impraticável nos testes em que genótipos com resistência quantitativa são usados para separar raças (ou patótipos) porque interações com o ambiente afetarão as taxas de reprodução do nematoide; estes últimos pesquisadores denotam preferência pela diferenciação de raças (ou patótipos) apenas em relação a genes dominantes e nos casos em que já tenha sido demonstrada, ou claramente inferida, ocorrência de relação do tipo gene-a-gene, visão essa que compartilho.

‘Raça’ tem sido usada para designar: a) diferenças na virulência no caso de *Heterodera glycines*, o nematoide de cisto da soja, espécie em que a genética da resistência ainda não foi totalmente esclarecida; b) diferenças nos círculos de hospedeiros entre populações de *Ditylenchus dipsaci*, o nematoide dos caules e bulbos; e c) diferenças tanto na virulência contra genes dominantes como nos círculos de hospedeiros, nas espécies partenogenéticas e altamente polífagas de *Meloidogyne*.

O termo **patótipo** foi primeiro usado para a distinção de populações de nematoides de cistos que diferem na virulência em relação à resistência baseada em genes dominantes (qualitativa). Mais tarde, nos casos dos nematoides de cisto da batata, tentou-se ampliar o seu significado para abranger também as situações de resistência quantitativa, ação que foi muito criticada e rejeitada. Há uma tendência, da qual compartilho, de que o emprego de patótipo se restrinja às interações do tipo gene-a-gene. Por sua vez, **biótipo** vem sendo usado para a diferenciação na virulência em pulgões e outros insetos, e apenas raramente nos casos de nematoides.