

5. RESISTÊNCIA DE PLANTAS DANINHAS AOS HERBICIDAS

Pedro Jacob Christoffoleti¹



A origem das plantas daninhas está diretamente relacionada com o desenvolvimento da agricultura, de tal forma que estas plantas continuam em processo evolutivo até hoje. Os agroecossistemas normalmente são caracterizados por um grande distúrbio e baixo stress, sendo que o distúrbio é provocado pelas práticas culturais de condução das culturas agrícolas. Dentre estas práticas destaca-se o controle das plantas daninhas,

que atualmente é realizado através do uso de herbicidas como principal método de manejo das plantas daninhas. Dessa forma, tem-se observado nas últimas décadas a evolução de certas populações de plantas daninhas, as quais têm desenvolvido biotipos resistentes a alguns herbicidas.

O desenvolvimento de biotipos de plantas daninhas resistentes aos herbicidas está condicionado a uma mudança genética na população da planta daninha, imposta pela pressão de seleção, causada pelo herbicida, aplicado repetidamente na dose recomendada. Assim, a tolerância de plantas daninhas aos herbicidas é diferenciada da resistência, pois a tolerância é uma característica inerente da planta, antes mesmo da primeira aplicação do herbicida naquela área. Já, a resistência de plantas daninhas aos herbicidas consiste em uma característica expressa por biotipos de plantas daninhas dentro de uma população, devido à pressão de seleção causada pela aplicação sucessiva de um mesmo herbicida.

A utilização de herbicidas na agricultura, portanto, deve estar condicionada a recomendações práticas para evitar o desenvolvimento de biotipos de plantas daninhas resistentes. Estes biotipos podem restringir ou inviabilizar o uso futuro dos herbicidas aplicados, pois a eficiência de controle fica então reduzida a níveis abaixo dos aceitáveis pelo agricultor. Dessa

¹ Eng.-Agr., Ph.D., Prof. Depto. de Horticultura, Área de Manejo e Biologia das Plantas Daninhas - ESALQ/USP, Caixa Postal 09, 13418-900 - Piracicaba, SP.

maneira, torna-se imperativo que o assunto resistência de plantas daninhas aos herbicidas seja compreendido de maneira aprofundada pelas pessoas direta ou indiretamente envolvidas com o manejo das plantas daninhas, visando a adoção de medidas adequadas e racionais que evitem ou retardem o aparecimento de biotipos de plantas daninhas resistentes.

Outro aspecto importante relacionado com a resistência de plantas aos herbicidas refere-se ao uso da biotecnologia no desenvolvimento de variedades de culturas agrícolas resistentes aos herbicidas. Estas variedades possibilitam o uso de herbicidas pouco ou não seletivos às culturas. Atualmente, o uso de herbicidas na agricultura está condicionado aos herbicidas seletivos normalmente desenvolvidos para as culturas ou aplicações dirigidas de herbicidas não seletivos. Variedades de culturas resistentes aos herbicidas ampliam a possibilidade de uso dos herbicidas não seletivos, que muitas vezes são altamente eficientes para a maioria das plantas daninhas.

O objetivo principal desta revisão é fornecer algumas informações didáticas e práticas sobre resistência de plantas daninhas aos herbicidas. Serão ressaltados aspectos do histórico, fatores de desenvolvimento, mecanismos e recomendações gerais de manejo da resistência de plantas daninhas aos herbicidas.

5.1. Fatores que contribuem para o aparecimento de biotipos de plantas daninhas resistentes aos herbicidas

Não existe qualquer indicação de quais são as espécies, gêneros ou famílias botânicas de plantas daninhas mais sujeitas ao desenvolvimento de biotipos de plantas daninhas resistentes aos herbicidas (LeBaron, 1991). No entanto, existem alguns fatores que contribuem de maneira significativa para a manifestação da resistência, e que serão discutidos a seguir:

a) Uso de herbicidas de alto grau de eficiência no controle da planta daninha (100% de controle do biotipo suscetível)

A utilização do herbicida é o fator de pressão de seleção do biotipo resistente em uma população de plantas daninhas. Normalmente o biotipo resistente já existe na população da planta daninha, porém em uma frequência muito baixa, da ordem de um indivíduo para 10^6 a 10^{20} plantas ou sementes, existentes na área. Assim, enquanto o herbicida não é aplicado na área o biotipo resistente é mantido nesta baixa frequência. Quando o herbicida é aplicado nas doses recomendadas, ocorre o controle apenas da população suscetível, sendo que o biotipo resistente consegue sobreviver, escapando da ação do herbicida, e produzindo sementes. Se o herbicida é altamente eficiente no controle da planta suscetível, ou seja controla 100% das plantas suscetíveis, apenas o biotipo resistente é que consegue produzir sementes; e desta forma o banco de sementes do biotipo resistente tende a aumentar e o do biotipo suscetível tende a diminuir, principalmente se o banco de sementes desta população for de curta duração.

Com isso, acredita-se que, se o herbicida não controlar totalmente a população suscetível, este biotipo manter-se-á em alta proporção por um período de tempo maior. Estima-se que

para uma área apresentar problemas evidentes de falha de um herbicida no controle de plantas daninhas, devido à ocorrência de resistência, a população infestante deverá estar composta com 30% do biotipo resistente.

Evidentemente, a menor eficiência do herbicida para retardar o desenvolvimento do biotipo resistente deve estar dentro de padrões aceitáveis pelo agricultor. As normas da legislação brasileira em vigor adotam o índice mínimo de 80% de eficiência agronômica para um herbicida ser registrado. Outra forma de viabilizar o uso de herbicidas de eficiência menor que a desejada seria a integração com outros métodos de controle, visando um controle complementar, caso a população de plantas daninhas não controladas esteja acima de níveis aceitáveis.

O nível mínimo aceitável de controle de plantas daninhas obtido por um determinado método de controle é chamado de nível de dano econômico ou "threshold". Este nível de dano econômico é determinado a partir de estudos de interferência de plantas daninhas com as plantas cultivadas, relacionadas com custos de controle e receitas proporcionadas com a eliminação das plantas daninhas. Auld et al. (1987) elaboraram uma revisão detalhada sobre os aspectos econômicos do controle de plantas daninhas e viabilidade de uso dos diversos métodos de controle destas plantas, baseado no custo de controle e nos possíveis retornos obtidos com a produção da cultura. Através dessas considerações feitas por estes autores é possível determinar o nível de dano econômico. No entanto, este aspecto não está devidamente explorado dentro da ciência das plantas daninhas, necessitando de maiores pesquisas nesta área para que informações práticas e seguras possam estar disponíveis aos agricultores.

b) Sementes de plantas daninhas com baixa longevidade

Quanto menor o período de dormência das sementes de uma espécie de planta daninha, mais rapidamente poderá ocorrer a mudança de biotipos dentro da população. Quando um herbicida controla o biotipo suscetível, e este deixa poucos descendentes para a geração seguinte através do banco de sementes, estas apresentam uma rápida senescência, substituindo rapidamente o banco de sementes do biotipo suscetível pelo do biotipo resistente.

O banco de sementes de plantas daninhas pode ser classificado como transitórios, ou seja, não conseguem sobreviver de um ano agrícola para outro; e permanentes, quando conseguem sobreviver por vários anos. Quando um herbicida é aplicado em um banco de sementes transitório, controlando todas as plantas do biotipo suscetível, de tal maneira que elas não produzam sementes, no ano seguinte prevalecerão apenas sementes do biotipo resistente, provenientes de plantas que escaparam à ação do herbicida no ano anterior. Assim, um ano de aplicação de herbicidas é suficiente para mudar o banco de sementes desta planta daninha do biotipo suscetível para o biotipo resistente.

É claro que são raras as plantas daninhas que apresentam banco de sementes transitório, pois a maioria dessas sementes possuem dormência por mais de um ano agrícola. No entanto, algumas apresentam dormência por algumas décadas no solo e outras por poucos anos. Desta forma, as plantas daninhas que apresentam um banco de sementes considerado permanente, mas com período de dormência restrito a apenas dois ou três anos, têm probabilidade de desenvolver um biotipo resistente mais rápido, desde que o herbicida seja aplicado durante alguns anos, impedindo a produção de novas sementes suscetíveis. Sendo assim, o banco de sementes do biotipo suscetível é esgotado rapidamente e o banco de sementes do biotipo resistente é aumentado progressivamente em poucos anos.

Para um banco de sementes que apresenta alta longevidade, a substituição da reserva de sementes suscetíveis pelas resistentes é mais lenta devido ao grande reservatório de sementes suscetíveis existente no solo. Este reservatório permanece no solo por um longo período, devido à dormência das sementes, impedindo que a população emergente de plantas daninhas seja dominada pelo biotipo resistente. Com isso, as sementes de baixa longevidade de uma espécie de planta daninha tendem a proporcionar o aparecimento do biotipo resistente em um curto espaço de tempo.

c) Herbicidas de efeito residual prolongado

Quanto maior o efeito residual de um herbicida maior é a pressão de seleção causada pelo herbicida para seleção do biotipo resistente. As sementes de plantas daninhas apresentam germinação do tipo contínua ou em fluxos. Um herbicida de residual prolongado, aplicado para o controle das plantas durante a germinação/emergência, por exemplo durante todo o ciclo da cultura, provoca uma pressão de seleção muito grande, mesmo depois do “fechamento” da cultura, de tal maneira que esta pressão de seleção é maior sobre o biotipo resistente. Sendo assim, tanto a germinação contínua das sementes de plantas daninhas, quanto os diversos fluxos de emergência seriam controlados, evitando a produção de sementes de plantas do biotipo suscetível.

Quando o efeito residual do produto é suficiente apenas para o controle das plantas daninhas durante o período crítico de prevenção da interferência, ele proporciona condições para que algumas plantas suscetíveis se desenvolvam, após o “fechamento” da cultura. Estas plantas não interferem de forma econômica na produção da cultura, porém são capazes de produzir sementes, devido à característica de alta plasticidade encontrada nas plantas daninhas. Plasticidade significa a capacidade das plantas daninhas se adaptarem e produzirem sementes mesmo sob condições adversas e de alta

competição. Dessa forma, existe sempre um enriquecimento do banco de sementes de plantas daninhas com o biotipo suscetível, demorando mais tempo para que o biotipo resistente se estabeleça em grande proporção.

d) Uso freqüente do mesmo herbicida anualmente ou mais de uma vez por ano

Se o mesmo herbicida é usado seguidamente no manejo de plantas daninhas durante os diversos anos agrícolas, o desenvolvimento do biotipo resistente tem maior probabilidade de ocorrer. É comum em sistemas de monocultivo de áreas extensivas que certos herbicidas sejam preferencialmente aplicados para o controle das plantas daninhas na cultura. Dessa forma, o agricultor muitas vezes usa apenas um único herbicida nas diversas safras agrícolas. Isto é freqüente, por exemplo, nas culturas de soja e cana-de-açúcar.

Muitas vezes o mesmo herbicida é aplicado mais de uma vez por ano em sistemas de cultivo, em regiões tropicais que permitem o estabelecimento de mais de uma cultura na mesma área, durante o ano agrícola. Nas regiões produtoras de milho e feijão, por exemplo, é possível implantar uma cultura no período normal de cultivo e outra no chamado período de “safrinha”, quando as condições climáticas não são plenamente favoráveis, mas com algumas práticas agrícolas diferenciadas, é possível o cultivo econômico desta cultura, principalmente com irrigação. Esta prática de aplicação do mesmo herbicida nas culturas, num mesmo ano agrícola, tende a proporcionar o aparecimento de biotipos resistentes com maior rapidez, devido à pressão de seleção causada pelo herbicida.

e) Uso repetitivo de herbicidas com o mesmo mecanismo de ação

Os herbicidas são classificados de acordo com o mecanismo de ação atuante nas plantas. Assim, existem os

herbicidas inibidores da fotossíntese, inibidores da mitose, inibidores do crescimento inicial, inibidores da síntese de aminoácidos aromáticos, alifáticos de cadeia lateral, inibidores da síntese de ácidos graxos, de clorofila, carotenóides, inibidores do transporte e síntese de hormônios nas plantas, dentre outros. Normalmente os herbicidas pertencentes a um mesmo mecanismo de ação desenvolvem resistência cruzada.

Um biotipo de planta daninha com resistência cruzada é aquele que apresenta resistência a dois ou mais produtos com o mesmo mecanismo de ação. A maioria dos biotipos de plantas daninhas encontrados até hoje apresenta resistência cruzada, com raras exceções. Assim, a aplicação seqüencial de dois herbicidas diferentes porém com o mesmo mecanismo de ação provoca um efeito semelhante no desenvolvimento de um biotipo resistente, como ocorreria se um mesmo herbicida fosse aplicado repetitivamente. Estes herbicidas provocam a mesma pressão de seleção sobre o biotipo resistente.

Dessa forma, a aplicação repetitiva de herbicidas com o mesmo mecanismo de ação tem provocado o desenvolvimento mais rápido de biotipos resistentes de plantas daninhas. Assim, quando se descreve a resistência de um biotipo de planta daninha, é necessário fazê-lo em função do mecanismo de ação do produto, e não da classe química. Quando, por exemplo, um biotipo de planta daninha foi desenvolvido em função da aplicação sucessiva de uma triazina (atrazina por exemplo), dizemos que este biotipo é resistente aos herbicidas inibidores da fotossíntese, descrito como sendo o modo de ação das triazinas nas plantas. Sendo assim, este biotipo normalmente é resistente também às uréias substituídas e uracilas, que são também inibidores da fotossíntese, apresentando, portanto, o mesmo mecanismo de ação das triazinas.

f) Herbicidas aplicados em altas doses

Dentre os fatores que foram discutidos até aqui foi citado apenas a aplicação de herbicidas seletivos para as culturas nas doses recomendadas. No entanto, existem algumas situações nas quais o herbicida é aplicado em altas doses, como é o caso dos herbicidas usados em áreas não agrícolas. Como áreas não agrícolas entendemos ferrovias, estradas, pátios industriais, canais de irrigação, etc., enfim áreas não destinadas diretamente para a agricultura, mas que por diversos motivos devem ser mantidas livres da infestação de plantas daninhas. Como nestas áreas normalmente não existe o plantio de culturas agrícolas e estas devem ser mantidas livres de qualquer planta daninha por um longo período, é comum a aplicação de doses elevadas de herbicidas residuais. São chamadas de doses “esterilizantes” de solo, pois não há germinação de nenhuma planta daninha por um longo período. Deve-se entender como esterilizantes, neste caso, a eliminação de todas as plantas daninhas e não das demais formas de vida no solo.

É evidente que estas doses elevadas de herbicidas proporcionam uma pressão de seleção muito grande sobre o biotipo resistente de planta daninha existente na área. Assim, áreas que recebem doses elevadas de herbicidas tendem a desenvolver biotipos de plantas daninhas resistentes aos herbicidas. Existem diversos casos na literatura descrevendo o desenvolvimento de plantas daninhas resistentes a inibidores de fotossíntese aplicados em leito de ferrovias, em altas doses.

g) Quando não é feita a rotação anual de herbicidas

A rotação anual de herbicidas consiste na aplicação de produtos com diferentes mecanismos de ação em anos sucessivos. Esta técnica pode ser facilmente obtida com a rotação ou seqüência de cultivos. No entanto, ela se torna mais complicada quando existe o cultivo sucessivo da área com a mesma cultura. Neste caso é importante a alternância no uso de herbicidas com mecanismo de ação diferenciados.

Normalmente não é feita a rotação anual de herbicidas quando existe, na área, a infestação de certas espécies de plantas daninhas para as quais não se apresentam muitas alternativas de controle em função da eficiência dos produtos. A mudança de herbicidas em anos seguidos também está condicionada ao aspecto econômico de escolha do produto. Assim, o agricultor que não possui muitas opções e critérios para escolha dos herbicidas a serem aplicados, tem uma tendência de utilizar o mesmo produto ano após ano. O uso repetitivo do mesmo herbicida, como já foi discutido anteriormente, é uma forma de proporcionar o desenvolvimento de um biotipo resistente.

h) Não utilização da mistura de herbicidas para controle de plantas daninhas em uma cultura

A mistura de herbicidas consiste na aplicação simultânea de dois ingredientes ativos. É feita por diversos motivos, porém o principal deles consiste na ampliação do espectro de controle das plantas daninhas quando comparados os resultados obtidos com estes herbicidas aplicados isoladamente. A mistura de herbicidas pode ter um efeito aditivo ou sinérgico, que são desejáveis sob o ponto de vista do manejo de plantas daninhas. Existe também o efeito antagônico, que inviabiliza o uso da mistura. A mistura de herbicidas diminui a probabilidade de aparecimento de biotipos resistentes pois ela controla igualmente tanto o biotipo suscetível quanto o resistente.

Assim, se os herbicidas em misturas pertencem a mecanismos de ação diferenciado, o biotipo resistente a um herbicida é controlado pelo outro herbicida da mistura e vice-versa, de tal forma que ambos os biotipos são controlados igualmente. Assim, a pressão de seleção dos dois biotipos é semelhante, não favorecendo o desenvolvimento de nenhum deles.

Evidentemente, para a ocorrência deste fenômeno é importante que seja tomado o cuidado de não compor a mistura com dois herbicidas de mesmo mecanismo de ação. Desta forma, é importante que o agricultor, ou a pessoa envolvida na recomendação da mistura de dois ingredientes ativos, tenham o devido conhecimento dos mecanismos de ação dos herbicidas componentes da mistura.

i) Adaptabilidade ecológica

Entende-se por adaptabilidade ecológica a capacidade que um biotipo possui, dentro de uma população de plantas daninhas, em manter ou aumentar sua proporção ao longo do tempo. Assim, biotipos mais adaptados são normalmente mais competitivos e capazes de aumentar sua proporção ao longo do tempo, e eliminando os indivíduos menos adaptados ou competitivos. Este princípio é chamado de princípio de Gause. Acreditou-se por muito tempo que em uma população de plantas daninhas que nunca havia recebido herbicida anteriormente, o biotipo resistente era mantido em baixa proporção, pois (vide alínea a) apresentaria menor adaptabilidade ecológica, ou seja, menor competitividade, produção de biomassa e sementes.

De fato algumas pesquisas desenvolvidas com biotipos de plantas daninhas resistentes aos herbicidas inibidores da fotossíntese têm comprovado que o biotipo resistente é menos competitivo que o suscetível. Segundo um levantamento feito por Radosevich (1981) e diversos artigos científicos sobre o assunto, o biotipo resistente às triazinas é menos eficiente na utilização de CO₂ para a formação de biomassa (Tabela 1).

TABELA 1. Diferenças fisiológicas na fixação de CO₂ entre biotipos resistentes (R) e suscetíveis (S) aos herbicidas inibidores da fotossíntese (Radosevich, 1981).

Espécies	Parâmetros	Biotipos	
		R	S
<i>A. hybridus</i>	mg CO ₂ dm ⁻² h	66,0	82,5
<i>S. Vulgaris</i>	nmol CO ₂ cm ⁻² s ⁻¹	1,5	1,8
<i>A. retroflexus</i>	mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹	17,8	41,7
<i>P. laptipholeum</i>	mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹	41,0	48,0
<i>B. campestris</i>	nmol CO ₂ cm ⁻² s ⁻¹	1,7	2,0
<i>A. hybridus</i>	μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹	49,0	56,0

A maior eficiência fotossintética do biotipo suscetível em relação ao resistente é consequência, segundo alguns autores, da menor eficiência no transporte de elétrons da planta resistente, pois esta apresenta uma mutação no sistema de transporte de elétrons. Esta mutação, ocorre no transportador de elétron Q_B (vide mecanismos de resistência) e confere uma penalidade para a planta resistente, que passa a apresentar uma menor eficiência no transporte de elétrons. Esta menor eficiência confere à planta uma menor produção de biomassa por planta.

A menor eficiência fotossintética do biotipo resistente condiciona-o a uma menor competitividade. Assim, diversos experimentos substitutivos têm demonstrado a menor competitividade do biotipo resistente. Embora não tenha sido demonstrado na prática, existem evidências que se um biotipo resistente encontra-se em competição natural com o biotipo suscetível, sem o fator de pressão de seleção, que é o herbicida, é de se esperar uma exclusão do biotipo resistente, no decorrer do tempo.

Alguns estudos têm mostrado que os parâmetros do potencial fotossintético do crescimento de alguns biotipos resistentes aos herbicidas inibidores da fotossíntese são similares àqueles encontrados para biotipos suscetíveis, nos experimentos executados em condições não competitivas (Schonfeld et al., 1987). Além disso, não foram observadas evidências de taxa de crescimento inferior em *Alopecurus myosuroides* resistente a clorotoluron (Chaval e Gasquez, 1991).

Existem evidências que os biotipos de plantas daninhas resistentes aos herbicidas inibidores da enzima ALS não são necessariamente menos produtivos que biotipos suscetíveis da mesma espécie. Christoffoleti (1992) desenvolveu pesquisa em condições de casa de vegetação e de campo, em que foi observado a não existência de diferenças na adaptabilidade ecológica de biotipos resistentes e suscetíveis da planta daninha *Kochia scoparia* aos herbicidas inibidores da ALS. Embora diversas pesquisas tenham sido desenvolvidas com o objetivo de determinar essas diferenças de adaptação ecológica entre os biotipos resistentes e suscetíveis de plantas daninhas aos herbicidas, é necessário maior número de pesquisas para se compreender melhor a adaptabilidade ecológica desses biotipos. Portanto, são necessários, principalmente, estudos conduzidos em condições ecológicas naturais, particularmente em condições de campo (Holt, 1990), tais como a pesquisa desenvolvida por Christoffoleti (1992).

A semelhança de adaptabilidade ecológica entre biotipos resistentes e suscetíveis aos herbicidas inibidores da ALS é devido, provavelmente, ao fato da enzima ALS encontrada em ambos biotipos apresentarem a mesma eficiência relativa. Testes 'in vitro' com a enzima têm mostrado que a velocidade de transformação do substrato, em produto mediado por esta enzima, é igual para os dois biotipos (vide mecanismos de resistência). Assim, a mutação responsável pela resistência

destes biotipos de plantas daninhas não resulta em um custo genético para o biotipo resistente.

5.2. Mecanismos de resistência das plantas daninhas

A resistência de plantas daninhas aos herbicidas pode resultar de mudanças bioquímicas e fisiológicas, alterações morfológicas ou mudanças fenológicas de certos biotipos de plantas daninhas. Muitos casos de resistência aos herbicidas resultam tanto da alteração do sítio de ação do herbicida ou aumento do metabolismo, quanto da departamentalização e compartimentalização do herbicida na planta. São poucos os relatos de mudanças fisiológicas ou morfológicas. Embora os mecanismos de seletividade das culturas permitam que elas sobrevivam à exposição aos herbicidas, os mecanismos específicos da resistência em plantas daninhas normalmente diferem substancialmente daqueles responsáveis pela seletividade nas culturas (LeBaron e McFarland, 1990). Assim, estão descritos a seguir alguns mecanismos específicos de resistência de plantas daninhas aos herbicidas, agrupados de acordo com o mecanismo de ação.

5.2.1. Inibidores da fotossíntese

Os herbicidas atualmente em uso e que apresentam mecanismo de ação de inibição da fotossíntese são pertencentes a três principais grupos químicos: triazinas, uréias substituídas e uracilas. O local de ação destes herbicidas é na membrana do cloroplasto, onde ocorre a fase luminosa da fotossíntese, mais especificamente no transporte de elétrons.

A fase luminosa da fotossíntese inicia-se com a fotólise da água, quando são produzidos H^+ e elétrons, além do oxigênio (O_2), sendo este último liberado para o ambiente. Os elétrons produzidos recebem a energia proveniente da luz capturada pela clorofila existente no fotossistema II. O elétron é então excitado para um outro nível energético e capturado pelo composto Q_A , e depois transferido para o Q_B , que por sua vez

transfere o elétron para a plastoquinona, que cede os elétrons para os citocromos, onde existe a liberação de H^+ , que juntamente com os H^+ provenientes da fotólise da água formam ATP através da ATPase existente na membrana do cloroplasto. Os elétrons passam pela plastocianina, depois pelo fotossistema I, recebendo mais energia luminosa capturada pela clorofila sendo, em seguida, capturados pela ferredoxina para posterior formação de $NADPH+H^+$. O ATP e $NADPH+H^+$ são posteriormente utilizados na produção de carboidratos, na fase escura da fotossíntese.

Uma planta é suscetível aos herbicidas inibidores da fotossíntese se o herbicida acoplar-se ao composto Q_B e, assim, impossibilitar a ocorrência do transporte do elétron até a plastoquinona. Dessa forma não existe a produção de ATP, pois a produção de elétrons é interrompida, bem como a produção de $NADPH+H^+$. A planta suscetível paraliza o seu crescimento, em função da não fixação de CO_2 , que é decorrente da produção de ATP e $NADPH+H^+$. Assim, os herbicidas inibidores da fotossíntese atuam nas plantas suscetíveis.

O biotipo de planta daninha resistente sofre um processo de mutação no composto Q_B de tal maneira que o herbicida não consegue mais acoplar-se ao composto, impedindo o transporte de elétrons. Portanto, uma planta resistente aos herbicidas inibidores da fotossíntese consegue efetuar o transporte de elétrons na fase luminosa da fotossíntese mesmo na presença do herbicida. Dessa forma, a resistência ao herbicida é conferida por uma mudança no local de ação do herbicida, onde o produto normalmente acopla-se ao composto Q_B .

A mutação existente nas plantas do biotipo resistente normalmente apresentam uma eficiência menor de transporte de elétrons, quando comparada com a suscetível, sem a presença do herbicida. Esta menor eficiência confere uma redução na produtividade dessas plantas e, conseqüentemente,

menor adaptabilidade ecológica, ou competitividade, do biotipo resistente (vide item 5.2).

Os biotipos de plantas daninhas resistentes aos inibidores da fotossíntese apresentam grau variável de resistência aos herbicidas pertencentes a diferentes grupos químicos (triazinas, uréias substituídas e uracilas) que possuem este mecanismo de ação (resistência cruzada). Apesar desses herbicidas agirem sobre o mesmo ponto dentro do fotossistema II, cada um tem uma orientação específica no sítio de ação, o que, provavelmente, explica as diferenças observadas nos padrões de resistência cruzada (Trebst, 1991). A resistência das plantas daninhas às triazinas não é herdada pelo genoma nuclear, mas pela herança maternal do DNA citoplasmático existente dentro do cloroplasto (Souza Machado, 1982). Conseqüentemente, a resistência às triazinas não é transmitida via pólen. Dessa forma, toda a progênie de uma planta resistente será também resistente.

5.2.2. Inibidores da enzima acetolactato sintase (ALS)

Os herbicidas inibidores da enzima ALS pertencem a diversos grupos químicos desenvolvidos recentemente; dentre os quais os seguintes grupos destacam-se por apresentarem um maior número de herbicidas: as sulfoniluréias, imidazolinonas e sulfoanilidas. Os herbicidas pertencentes aos grupo químico das sulfoniluréias foram os primeiros produtos desenvolvidos com o mecanismo de ação de inibição da enzima ALS, sendo que sua descoberta foi ainda em 1966, porém o uso desses herbicidas só ocorreu nas duas últimas décadas. Dentre as sulfoniluréias de uso mais intenso no Brasil, destacam-se o chlorimuron, halosulfuron, metsulfuron, nicosulfuron e pyrasulfuron. Dentre as imidazolinonas, descobertas mais recentemente, e de uso bastante intenso na agricultura brasileira, principalmente na cultura da soja,

destacam-se os herbicidas imazapyr, imazaquin e imazethapyr. As sulfoanilidas foram as últimas a serem descobertas e, atualmente em uso no Brasil, destaca-se o flumetsulan.

Todos estes herbicidas apresentam o mesmo mecanismo de ação, ou seja, inibem a síntese dos aminoácidos alifáticos de cadeia lateral: valina, leucina e isoleucina. A via biossintética desses três aminoácidos apresenta em comum o uso de uma enzima chamada ALS (acetolactato sintase), que participa na fase inicial do processo metabólico, catalizando uma reação de condensação. A via de biossíntese da valina inicia-se com uma reação de condensação de duas moléculas de piruvato; já a via biossintética inicia-se pela condensação do α -cetobutirato com uma acetil CoA e a isoleucina pela condensação do α -cetobutirato com um piruvato. Todas estas reações iniciais de biossíntese dos três aminoácidos são catalisadas pela enzima ALS. Os herbicidas inibidores da ALS impedem que esta reação de condensação provoque, como consequência, o bloqueio na produção dos aminoácidos valina, leucina e isoleucina.

Por isso as sulfoniluréias, imidazolinonas e sulfoanilidas são chamados de inibidores dos aminoácidos alifáticos de cadeia lateral (valina, leucina e isoleucina). O local exato de ação destes herbicidas é na enzima ALS. Quando o herbicida encontra-se presente dentro da célula de uma planta suscetível, ocorre uma inibição não competitiva pelo herbicida com o substrato, de tal maneira que não ocorre a formação do acetolactato, indispensável, para que as demais reações prossigam resultando na formação dos aminoácidos.

Um biotipo de planta daninha é resistente aos herbicidas inibidores da ALS devido a uma alteração do gene responsável pela codificação desta enzima (Shaner, 1991). Assim, a seqüência de aminoácidos da enzima ALS é alterada, de tal forma que estes herbicidas não conseguem mais provocar a inibição não competitiva. Deste modo, a planta resistente

produz os aminoácidos alifáticos de cadeia lateral mesmo com a presença do herbicida no local de ação.

Estudos feitos com a planta daninha *Kochia scoparia* nos Estados Unidos da América do Norte tem demonstrado que biotipos resistentes desta planta daninha são decorrentes de uma alteração na seqüência de aminoácidos da enzima ALS. Estas mudanças causam uma alteração estrutural da enzima, de tal forma que os herbicidas inibidores da enzima são incapazes de acoplar e inibir a sua ação. Holt et al. (1993) relataram que a enzima ALS apresenta 670 aminoácidos, os quais já foram seqüenciados. Assim, foi observado em um biotipo de *K. scoparia* que a resistência foi conferida apenas pela mudança do aminoácido por uma prolina na posição 194. Desta forma, mutações no DNA nuclear da planta que resulte em uma alteração na seqüência de aminoácidos na enzima é suficiente para tornar um biotipo de planta daninha resistente aos herbicidas inibidores da ALS.

Quando a atividade das enzimas extraídas de plantas de biotipos resistentes foi medida 'in vitro', na presença do substrato, e comparada com a atividade da enzima do biotipo suscetível, sem a presença do herbicida observou-se que ambas apresentaram o mesmo desempenho. Com isso, a mutação que confere resistência a planta daninha não penaliza a planta resistente, de tal modo que esta apresenta a mesma adaptabilidade ecológica (vide item desenvolvimento de resistência).

5.2.3. Destruidores de membrana (celular e de organelas)

Dentro deste mecanismo de ação podem ser encontrados subdivisões de mecanismos que resultam na destruição das membranas; dentre eles: efeito direto nas membranas, formadores de radicais livres, peroxidação dos lipídeos e inibidores da fosforilação oxidativa. Neste item serão descritos

apenas alguns aspectos de resistência dos herbicidas que são formadores de radicais livres, cujos principais produtos são diquat e paraquat. Nas demais subdivisões também ocorrem biotipos resistentes, porém os mecanismos de resistência ainda não são muito bem compreendidos.

Os herbicidas paraquat e diquat apresentam como local de ação o fotossistema I, na fase luminosa da fotossíntese; portanto, na membrana do cloroplasto. Quando o elétron é transferido da ferredoxina para o NADP (vide item 5.3.1) ocorre a ação dos herbicidas bupiridilum (grupo químico do diquat e paraquat). Estes herbicidas são cátions muito fortes, de tal maneira que o elétron destinado para o NADP é desviado para a molécula do herbicida, reduzindo o mesmo. O herbicida no estado reduzido é extremamente instável, de tal maneira que espontaneamente volta ao seu estado normal reduzido, cedendo o elétron para um molécula de O_2 .

A molécula de O_2 juntamente com o elétron cedido pelo paraquat reduzido é chamada de radical livre (superóxido). Por isso, estes herbicidas são chamados de formadores de radicais livres. O superóxido rapidamente se condensa com uma molécula de água, formando H_2O_2 (água oxigenada). A água oxigenada é um potente destruidor de membrana, daí a razão desses herbicidas serem incluídos no mecanismo de ação principal de destruidor de membrana. O paraquat e o diquat são produtos considerados de contato e dessecantes, pois sua ação é bastante rápida na presença da luz, de tal modo que dois a três dias após a aplicação do produto a planta suscetível encontra-se totalmente dessecada.

O mecanismo de resistência dos biotipos resistentes de plantas daninhas ao paraquat consiste na rápida degradação da água oxigenada. Plantas resistentes apresentam alta concentração das enzimas peroxidase e glutatona redutase. A resistência é, portanto, conferida pelo ciclo da glutatona-ascorbato. Toda água oxigenada formada na planta é imediatamente convertida em água através da ação da

peroxidase que retira uma molécula de oxigênio da água oxigenada, incorporando este aos ascorbato, transformando-o em dehidroascorbato, o qual espontaneamente volta ao seu estado natural. Paralelamente existe a transformação da glutathiona oxidada em glutathiona reduzida. A glutathiona reduzida volta a ser oxidada através do NADPH e da enzima glutathiona redutase. Assim, a água oxigenada produzida pelo paraquat é degradada.

Dessa forma, qualquer planta que apresenta uma alta concentração de peroxidase e glutathiona redutase é resistente aos herbicidas formadores de radicais livres, destruidores de membrana.

5.2.4. Inibidores da mitose

Alguns herbicidas interferem com a divisão mitótica das células. Dentre estes herbicidas destaca-se o grupo das dinitroanilinas, sendo a trifluralina e pendimethalin os principais herbicidas pertencentes a estes grupos. Durante o processo da mitose, principalmente na prófase e metáfase existe a formação do fuso de divisão cromossômica, para que na anáfase ocorra uma separação cromossômica do processo de divisão celular. Este fuso de divisão celular é formado de uma proteína chamada de tubulina.

Uma planta suscetível aos herbicidas inibidores de divisão celular não forma a proteína tubulina, de tal maneira que ocorre uma divisão anormal das células. Existe, portanto, a formação de células poliplóides ou com aberrações cromossômicas. Assim, a região meristemática das células afetadas por estes herbicidas fica entumecida e a plântula acaba morrendo.

Um biotipo de planta daninha resistente apresenta, durante a divisão celular, a tubulina alterada, de tal maneira que o herbicida não consegue inibir a formação do fuso celular.

5.2.5. Degradação do herbicida (resistência múltipla)

Tanto plantas como animais e insetos apresentam um mecanismo de degradação de substâncias químicas estranhas, provenientes de aplicações externas. Este mecanismo consiste no uso de uma monooxigenase - P_{450} , que promove uma hidroxilação de substâncias estranhas aos organismos. Esta monooxigenase encontra-se tanto em organismos animais como em vegetais. Ocorre uma hidroxilação do composto, de tal maneira que provoca uma perda de atividade do composto.

Esta hidroxilação consiste numa reação inicial de detoxificação dos compostos tóxicos e estranhos aos organismos. Na maioria das vezes, a hidroxilação é suficiente para que o herbicida perca a sua atividade herbicida na planta. Ela consiste, inicialmente, no caso das plantas, de uma reação de conjugação do herbicida com a monooxigenase P_{450} , com posterior incorporação de um elétron proveniente do NADPH, intermediado pela ferredoxina. O complexo formado então é oxidado para posterior incorporação de um O_2 , de modo que um novo elétron é incorporado, para que depois dois hidrogênios provoquem a hidroxilação do herbicida e a monooxigenase P_{450} volte ao seu estado inicial. Assim, o herbicida hidroxilado perde a ação herbicida (Jones, 1991).

Este processo é comum para diversos herbicidas pertencentes a diferentes mecanismos de ação, de tal maneira que o processo é chamado de resistência múltipla. Mecanismo de resistência múltipla é definido quando um biotipo de planta daninha apresenta resistência a herbicidas com diferentes mecanismos de ação. Este tipo de resistência já foi detectado em um biotipo da planta daninha *Lolium rigidum* na Austrália. Assim, este biotipo de planta daninha apresenta resistência a trifluralina, paraquat e inibidores da ALS, através do mesmo mecanismo de resistência, ou seja, alta concentração na planta da monooxigenase P_{450} (Christopher et al., 1991). Este mecanismo de resistência não é muito comum, mas existem casos relatados.

Algumas populações de *Alopecurus myosuroides* no Reino Unido desenvolveram resistência a um amplo espectro de herbicidas com diferentes mecanismos de ação (Moss, 1992). Esses incluem clorotoluron (uma uréia substituída que inibe a fotossíntese), diclofop-metil (um inibidor da enzima ACCase) e pendimethalin (um inibidor da divisão celular). Provavelmente o mecanismo de resistência deste biotipo de planta daninha é proveniente de uma degradação do herbicida através da monoxigenase P₄₅₀.

5.3. Prevenção e controle do desenvolvimento de biotipos de plantas daninhas resistentes aos herbicidas

Na maioria das vezes, o desenvolvimento de biotipos de plantas resistentes aos herbicidas ocorre como consequência do uso repetido do mesmo herbicida ou de herbicidas com o mesmo mecanismo de ação, sempre associado a monoculturas. É necessário, portanto, modificar essas práticas de modo a prevenir ou retardar o estabelecimento da resistência em alguns biotipos de plantas daninhas. Dentre algumas práticas mais recomendadas pode-se descrever os aspectos relacionados a seguir.

5.3.1. Herbicidas alternativos

O uso de herbicidas alternativos que ainda permanecem eficientes em biotipos de plantas daninhas resistentes pode ser uma estratégia de sucesso, pelo menos a curto prazo. Em algumas situações, biotipos resistentes são mais facilmente controladas por herbicidas alternativos do que os susceptíveis (Gressel e Segel, 1990). Isso é normalmente denominado resistência cruzada negativa. Contudo, se o herbicida alternativo for usado repetidamente, há um alto risco de se desenvolver resistência ao mesmo.

5.3.2. Mistura ou seqüência de herbicidas

O uso de dois ou mais herbicidas, com diferentes mecanismos de ação, deve reduzir a pressão de seleção do biotipo resistente. O valor de tal estratégia depende da eficácia relativa de cada um dos herbicidas na planta daninha alvo e a especificidade dos mecanismos de resistência.

5.3.3. Manejo de herbicidas

A pressão de seleção é reduzida se forem usados herbicidas sem nenhuma ou com pouca atividade residual no solo. Igualmente, as reduções de doses de herbicida e no número de aplicações por ano agrícola reduzem os riscos de desenvolvimento de resistência de plantas daninhas aos herbicidas. O uso do mesmo produto apenas a cada dois ou três anos pode ser uma alternativa viável para reduzir a probabilidade do aparecimento de plantas daninhas resistentes a estes herbicidas.

5.3.4. Nível de dano econômico

A otimização de doses e número de aplicações de herbicidas, de tal forma que a intensidade de controle das plantas daninhas seja feita até se atingir o nível de dano econômico, reduz o uso desnecessário de herbicidas. Esta medida de otimização reduz a pressão de seleção imposta pelo herbicida. Além disso, permite a sobrevivência de plantas suscetíveis, proporcionando maior polinização cruzada entre indivíduos resistentes e suscetíveis em espécies alógamas, podendo, deste modo, reverter o processo de seleção.

5.3.5. Rotação de cultura

Muitas espécies daninhas estão em sincronia com culturas específicas; assim, a rotação de culturas pode reduzir o sucesso intrínseco dessas plantas e, em muitas situações, permitir o uso de herbicidas alternativos.

5.3.6. Sistema de cultivo

Sistemas de cultivo mínimo são amplamente utilizados por razões de conservação de solo e água. O cultivo mínimo favorece alguns tipos de plantas daninhas, especialmente algumas anuais e perenes, favorecendo assim, um maior consumo de herbicidas. O cultivo mínimo e plantio direto facilita o desenvolvimento de populações de plantas daninhas provenientes de sementes produzidas na cultura anterior, pois as sementes são mantidas na superfície do solo. Nestes tipos de cultivos existem uma minimização da probabilidade de retrocruzamentos com gerações anteriores não selecionadas, provenientes de sementes mais velhas enterradas a maiores profundidades. Aração com inversão das leivas utilizada no

cultivo tradicional pode reduzir a necessidade de herbicidas e assim reduzir a pressão de seleção. Em algumas situações, a aração feita anualmente não é recomendável, mas aração rotacional, uma vez a cada quatro a cinco anos, pode ser uma alternativa viável, pois com isso muda a flora de plantas daninhas existentes através de uma maior diversificação (Cussan e Moss, 1982). Cultivo nas entrelinhas e uso de herbicida apenas na linha da cultura pode ser um método bastante interessante para evitar o aparecimento de resistência em uma área, pois proporciona uma menor pressão de seleção. A praticidade e eficiência destas medidas depende da cultura que está sendo cultivada, bem como das condições edáficas e climáticas.

5.3.7. Outras técnicas culturais

Outras técnicas de controle das plantas daninhas sem o uso de herbicidas foram revistas por Morgan (1989). Técnicas tais como cultivo de culturas mais competitivas, espaçamentos mais adensados, controle biológico e uso de cobertura morta são métodos não-químicos de controle de daninhas que podem ser, em algumas situações, alternativas viáveis juntamente com os herbicidas.

Como pode-se observar, todas as recomendações para prevenção e controle da resistência de plantas daninhas aos herbicidas são baseadas em alternativas que auxiliam o controle químico das mesmas. Sendo assim, fica claro que o método integrado de controle das plantas daninhas é a alternativa mais viável para a agricultura moderna. Os herbicidas constituem-se hoje no principal método de controle das plantas daninhas; no entanto, não se deve esquecer que a integração com outros métodos possibilita que tais espécies não evoluam de maneira a tornarem-se resistentes ao método de controle. Aliás, a boa prática agrícola sempre recomendou o controle integrado de plantas daninhas por diversas razões que são bem conhecidas.

Dessa forma, a resistência de plantas a um método de controle usado repetidamente representa mais uma razão para a utilização do controle integrado. É importante também ressaltar que as plantas daninhas podem desenvolver resistência não apenas ao controle químico, mas a qualquer método de controle, desde que este seja usado de maneira intensa, impondo uma pressão de seleção forte sobre tais espécies.