

HERBICIDAS

MECANISMOS DE AÇÃO E COMPORTAMENTO EM SISTEMAS AGRÍCOLAS

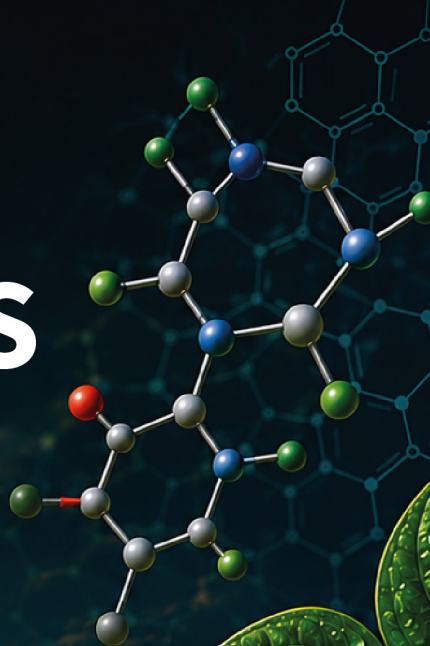


FISIOLOGIA | BIOQUÍMICA | SELETIVIDADE
RESISTÊNCIA | MANEJO | INOVAÇÃO

RICARDO ALCÁNTARA-DE LA CRUZ
GUILHERME BRAGA PEREIRA BRAZ
EDIVALDO DOMINGUES VELINI
(EDITORES)



HRAC-BR
Comitê de Ação a
Resistência aos Herbicidas



RICARDO ALCÁNTARA-DE LA CRUZ
GUILHERME BRAGA PEREIRA BRAZ
EDIVALDO DOMINGUES VELINI
(EDITORES)

HERBICIDAS

**MECANISMOS DE AÇÃO E COMPORTAMENTO
EM SISTEMAS AGRÍCOLAS**



**Editora Ilustração
Santo Ângelo – Brasil
2026**



Esta obra está licenciada com uma Licença Creative Commons
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0>

Editor-gerente: Fábio César Junges

Revisão: Os autores

Imagens da capa: IA

Catálogo na Fonte

H538 Herbicidas : mecanismos de ação e comportamento em sistemas agrícolas / editores: Ricardo Alcántara-de la Cruz, Guilherme Braga Pereira Braz, Edivaldo Domingues Velini. - Santo Ângelo : Ilustração, 2026.
296 p. : il.

ISBN 978-65-6135-281-9

DOI 10.46550/978-65-6135-281-9

1. Herbicida. I. Alcántara-de la Cruz, Ricardo (ed.). II. Braz, Guilherme Braga Pereira (ed.). III. Velini, Edivaldo Domingues (ed.)

CDU: 632.954

Responsável pela catalogação: Fernanda Ribeiro Paz - CRB 10/ 1720

Declaração sobre o uso de inteligência artificial:

Ferramentas de inteligência artificial generativa (OpenAI, versão GPT-5.5) foram utilizadas como apoio à revisão linguística e elaboração de ilustrações conceituais desta obra.

Todas as contribuições geradas por inteligência artificial foram revisadas, verificadas e, quando necessário, modificadas pelos autores, que validaram integralmente o conteúdo apresentado e assumem total responsabilidade pela exatidão, integridade e originalidade desta obra.

E-mail: eilustracao@gmail.com

www.editorailustracao.com.br

Conselho Editorial

Dra. Berenice Beatriz Rossner Wbatuba	URI, Santo Ângelo, RS, Brasil
Dr. Cristiano Piasecki	ATSI, Passo Fundo, RS, Brasil
Dr. Douglas Verbicaro Soares	UFRR, Boa Vista, RR, Brasil
Dr. Eder John Scheid	UZH, Zurique, Suíça
Dr. Fernando de Oliveira Leão	IFBA, Santo Antônio de Jesus, BA, Brasil
Dr. Gonzalo Salerno	UNCA, Catamarca, Argentina
Dra. Helena Maria Ferreira	UFLA, Lavras, MG, Brasil
Dr. Henrique A. Rodrigues de Paula Lana	UNA, Belo Horizonte, MG, Brasil
Dr. Jorge Luis Ordellin Font	CIESS, Cidade do México, México
Dr. Luiz Augusto Passos	UFMT, Cuiabá, MT, Brasil
Dr. Manuel Becerra Ramirez	UNAM, Cidade do México, México
Dr. Marcio Flávio Ruaro	IFPR, Palmas, PR, Brasil
Dra. Marcelo Gripa Madalosso	URI, Santo Ângelo, RS, Brasil
Dr. Muriel Figueredo Franco	UZH, Zurique, Suíça
Dr. Ramon de Freitas Santos	IFTO, Araguaína, TO, Brasil
Dr. Rafael J. Pérez Miranda	UAM, Cidade do México, México
Dr. Regilson Maciel Borges	UFLA, Lavras, MG, Brasil
Dr. Ricardo Luis dos Santos	IFRS, Vacaria, RS, Brasil
Dra. Salete Oro Boff	ATITUS Educação, Passo Fundo, RS, Brasil
Dra. Vanessa Rocha Ferreira	CESUPA, Belém, PA, Brasil
Dr. Vantoir Roberto Brancher	IFFAR, Santa Maria, RS, Brasil
Dra. Waldimeiry Corrêa da Silva	ULOYOLA, Sevilha, Espanha

Financiamento



Realização



Apoio



Sumário

Sobre os editores	9
Sobre os autores	11
Dedicatória.....	17
Prefácio	19
Apresentação	21
1 Herbicidas: Evolução Histórica e Construção do Conhecimento Moderno	23
2 Interações Herbicida-Planta	45
3 Destino Ambiental dos Herbicidas em Sistemas Agrícolas.....	69
4 Classificação dos Herbicidas: Fundamentos, Evolução e Aplicações	95
5 Herbicidas Inibidores da Fotossíntese	117
6 Herbicidas Inibidores da Biossíntese de Pigmentos	139
7 Herbicidas Inibidores da Biossíntese de Aminoácidos	161
8 Herbicidas Inibidores da Biossíntese de Ácidos Graxos.....	201
9 Herbicidas Inibidores da Biossíntese de Carboidratos Estruturais ..	225
10 Herbicidas que Afetam o Crescimento Vegetal	237
11 Integração Fisiológica e Agronômica dos Herbicidas e Perspectivas Futuras	265
Apêndice – Conceitos e critérios técnicos relacionados à resistência de plantas daninhas a herbicidas	293

Sobre os editores



Ricardo Alcántara-de la Cruz é Professor de Plantas Daninhas da Universidade Federal de Viçosa (UFV) desde 2024. Engenheiro Agrônomo pela *Universidad Autónoma Chapingo* (México), possui mestrado e doutorado pela *Universidad de Córdoba* (Espanha), além de pós-doutorados na UFV, UFSCar e UNESP. Atuou como professor visitante no *Campus* de Lagoa do Sino da UFSCar de 2021 a 2023. Suas pesquisas concentram-se em resistência a herbicidas e manejo integrado de plantas daninhas. Em 2023, recebeu o prêmio *Agrônomo Distinguido Joven*, concedido pelo *Colegio de Postgraduados* (México), e, em 2026, o *Young Investigator Award*, da revista *Agriculture* (MDPI). Atualmente, é membro do Comitê de Resistência a Herbicidas da SBCPD.

Guilherme Braga Pereira Braz é Professor da Faculdade de Agronomia e do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade de Rio Verde (UniRV). Engenheiro Agrônomo pela UniRV, possui mestrado e doutorado em Agronomia (Proteção de Plantas) pela Universidade Estadual de Maringá (UEM), com período de doutorado sanduíche na Universidade da Flórida, Estados Unidos. Atua também como pesquisador associado do Centro de Pesquisa Agropecuária e Editor Associado da revista *Advances in Weed Science*. Suas pesquisas concentram-se no manejo integrado de plantas daninhas, resistência a herbicidas, controle químico, métodos alternativos de controle e seletividade de herbicidas para culturas graníferas.



Edivaldo Domingues Velini é Professor Titular da Faculdade de Ciências Agrônomicas da Universidade Estadual Paulista (UNESP), campus de Botucatu. Engenheiro Agrônomo pela UNESP, possui mestrado e doutorado em Produção Vegetal pela mesma instituição, além de especialização e pós-doutorado no Japão e pós-doutorado no USDA (EUA). Foi presidente da Comissão Técnica Nacional de Biossegurança (CTNBio) e atualmente preside a Sociedade Brasileira da Ciência das Plantas Daninhas (SBCPD). Suas pesquisas concentram-se no manejo integrado de plantas daninhas em áreas agrícolas e

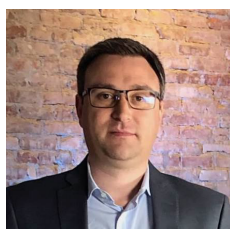
não agrícolas, monitoramento e manejo de plantas aquáticas, dinâmica de herbicidas no ambiente e nas plantas, métodos experimentais e amostrais, racionalização do uso de herbicidas e alelopatia.

Sobre os autores



Alysson Dias Dalmas é Engenheiro Agrônomo formado pela Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), mestre em Proteção de Plantas pela Faculdade de Ciências Agrônômicas da Universidade Estadual Paulista (UNESP/FCA) e atualmente doutorando em Proteção de Plantas pela mesma instituição. Suas pesquisas concentram-se no estudo das bases fisiológicas, bioquímicas e metabólicas da dinâmica de herbicidas em plantas daninhas, além de estudos relacionados à tecnologia de aplicação de defensivos agrícolas.

Ana Paula da Silva Santana é Tecnóloga em Gestão Ambiental pela Universidade Norte do Paraná (UNOPAR), Engenheira Agrônoma pelo Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Tocantins (IFTO), Mestre em Fitotecnia pela Universidade Federal de Viçosa (UFV) e atualmente Doutoranda em Fitotecnia pela mesma Universidade. Suas pesquisas são relacionadas ao Manejo Integrado de Plantas Daninhas (MIPD), com ênfase na identificação e manejo de plantas daninhas resistentes a herbicidas.



Caio Antonio Carbonari é Professor Titular da Faculdade de Ciências Agrônômicas da Universidade Estadual Paulista (UNESP), campus de Botucatu, e atualmente Diretor da FCA/UNESP. Engenheiro Agrônomo pela UNESP, possui mestrado, doutorado e Livre-Docência em Agronomia, com ênfase em Proteção de Plantas, pela mesma instituição. Realizou estágios de pós-doutorado na UNESP e no *Natural Products Utilization Research Unit* (NPURU/USDA), nos Estados Unidos. Atua na graduação e na pós-graduação, orientando pesquisas na área de Ciência das Plantas Daninhas. Sua produção científica é amplamente reconhecida nacional e internacionalmente, com destaque para estudos sobre manejo de plantas daninhas, resistência a herbicidas, tecnologia de aplicação, dinâmica e comportamento de herbicidas no ambiente e nas plantas e desenvolvimento de estratégias sustentáveis de manejo agrícola.

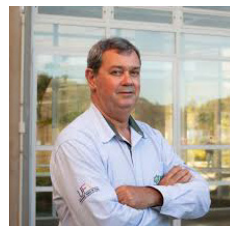
Caio Vitagliano Santi Rossi é Engenheiro Agrônomo, Doutor em Agricultura/ Proteção de Plantas pela UNESP, e especialista em manejo de plantas daninhas e herbicidas. Atuou por mais de 19 anos na indústria, Milenia, Adama, Dow AgroSciences e Corteva, com experiência em culturas estratégicas no Brasil e na América Latina, desenvolvimento de produtos, posicionamento técnico e manejo de resistência. Foi membro do HRAC, tendo presidido o HRAC-BR e o HRAC Global, com atuação na harmonização internacional dos mecanismos de ação de herbicidas. Atualmente, é diretor na Rossi&D Manejo, empresa voltada à pesquisa agronômica aplicada, consultoria técnica, treinamentos e desenvolvimento de soluções para sistemas agrícolas.



Dilma Francisca de Paula é doutoranda e Mestra em Fitotecnia pela Universidade Federal de Viçosa (UFV), com graduação em Agronomia pela mesma instituição. Desenvolve pesquisas voltadas ao manejo integrado de plantas daninhas e aos mecanismos de resistência a herbicidas. Realizou parte do doutorado na *Universidad Pública de Navarra* (UPNA), em Pamplona, Espanha,

atuando na caracterização molecular de mecanismos de resistência de plantas daninhas.

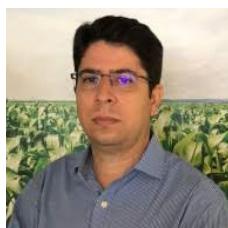
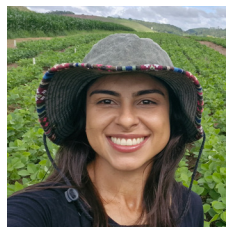
Emival Júnior Ferrão Sales é discente da Universidade Federal de Viçosa (UFV) e técnico em Agropecuária pelo IF Goiano (Campus Ceres). Atua com foco na eficiência de grandes culturas, integrando agricultura de precisão, consultoria agronômica e gestão logística, experiência ampliada durante intercâmbio na *Universidad Pública de Navarra* (UPNA).



Francisco Cláudio Lopes de Freitas é Professor Associado do Departamento de Agronomia da UFV. Engenheiro Agrônomo pela UFV, possui mestrado e doutorado em Fitotecnia pela mesma instituição. Atuou como professor da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA) entre 2006 e 2014, onde coordenou o Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia. Suas pesquisas concen-

tram-se no manejo integrado de plantas daninhas, tecnologia de aplicação, integração lavoura-pecuária e sistemas de plantio direto.

Grazielle Rodrigues Araujo é engenheira agrônoma formada pela Universidade Federal do Tocantins (UFT), mestre em Fitotecnia pela Universidade Federal de Viçosa (UFV) e atualmente doutoranda em Fitotecnia pela mesma instituição. Suas pesquisas concentram-se em manejo integrado de plantas daninhas, comportamento de herbicidas no ambiente, resíduo de herbicida no solo e influência de subdoses de glifosato em cultura agrícola.



Lúcio Nunes Lemes é Engenheiro Agrônomo e Mestre em Produção Vegetal pela Universidade Estadual Paulista (UNESP), campus de Jaboticabal. Atualmente é doutorando em Agronomia (Proteção de Plantas) na UNESP, campus de Botucatu, desenvolvendo pesquisas sobre a dinâmica de herbicidas em sistemas agrícolas. Possui mais de 20 anos de experiência no setor de proteção de cultivos. Na Syngenta, atuou na liderança do desenvolvimento de novos herbicidas para a América Latina, em colaboração com equipes globais de Pesquisa & Desenvolvimento e Marketing, além de coordenar o programa de monitoramento da resistência de plantas daninhas no Brasil. Atualmente, é responsável pelo desenvolvimento de mercado para as culturas de cana-de-açúcar, café, citros e amendoim. Desde 2022, é presidente do HRAC-BR (Comitê de Ação à Resistência aos Herbicidas), promovendo a pesquisa, a capacitação técnica e a disseminação de boas práticas para o manejo da resistência de plantas daninhas no Brasil.

Mariana Ramírez Castillo é Engenheira Agrônoma pela *Universidad de Caldas* (Colômbia) e mestranda em Fitotecnia pela Universidade Federal de Viçosa (UFV). Suas atividades de pesquisa concentram-se no manejo de plantas daninhas, com ênfase na seletividade de herbicidas e seus efeitos sobre o crescimento e desenvolvimento das culturas. Atualmente, investiga o uso de herbicidas na cultura dos citros.





Maura Gabriela da Silva Brochado é Professora Assistente da Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR). Engenheira Agrônoma pela Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), mestre e doutora em Fitotecnia pela Universidade Federal de Viçosa (UFV). Desenvolve pesquisas nas áreas de manejo integrado de plantas daninhas, comportamento e destino ambiental

de herbicidas, interações entre microplásticos e pesticidas em solos agrícolas e aplicação de técnicas analíticas para avaliação da contaminação ambiental em sistemas agrícolas.

Rafael de Prado Amián é Catedrático Emérito da Escola de Engenharia Agrônômica da *Universidad de Córdoba*, Espanha, e uma das principais referências mundiais em Ciência das Plantas Daninhas e Resistência a Herbicidas. Doutor Engenheiro Agrônomo, destacou-se por pesquisas pioneiras sobre mecanismos de resistência não relacionados ao local de ação (N-RELA), com ênfase nos processos de absorção, translocação e metabolismo de herbicidas em plantas daninhas. Desde a década de 1980, tem contribuído significativamente para o avanço da ciência dos herbicidas por meio de ampla produção científica, formação de recursos humanos e colaborações internacionais, especialmente na América Latina. Defensor do manejo integrado de plantas daninhas, promove a integração de métodos químicos, culturais e mecânicos para o controle sustentável. Em 2018, recebeu o *Honorary Member Award* da *Weed Science Society of America* (WSSA), em reconhecimento às suas contribuições globais à área.



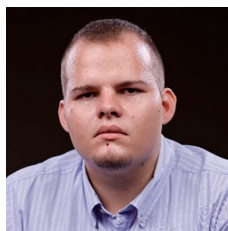
Román Eleazar Ruiz Romero é Engenheiro Agrônomo pela Universidad Autónoma Chapingo (México) e mes-trando em Fitotecnia na Universidade Federal de Viçosa (UFV). Atuou como professor substituto na *Universidad Tecnológica de la Sierra Sur de Oaxaca* (México), nas disciplinas de entomología agrícola, manejo integrado de pragas, manejo integrado de doenças e microbiologia agrícola. Suas pesquisas concentram-se na resistência a herbicidas, dinâmica de herbicidas no ambiente e manejo integrado de plantas daninhas.

Thaís Ozório dos Santos é Engenheira Agrônoma formada pela Universidade Federal de Viçosa e mestranda em Fitotecnia pela mesma instituição. Foi bolsista de iniciação científica pela FAPEMIG na área de Fertilidade do Solo, bolsista pela Sociedade de Investigações Florestais, desenvolvendo trabalhos em Anatomia Vegetal, e monitora da disciplina Agricultura Geral na UFV. Seus trabalhos de pesquisa estão focados no Manejo Integrado de Plantas Daninhas e no potencial de uso da hormese de glifosato como potencializador da produtividade agrícola.



Vinícius Pereira Cunha é engenheiro agrônomo pela Universidade Federal de Viçosa (UFV) e atualmente faz mestrado na mesma instituição. É integrante do grupo de pesquisa Manejo Integrado de Plantas Daninhas – MIPD UFV. Atua na área de biologia e manejo das plantas daninhas, com os estudos concentrados na área de tecnologia de aplicação de defensivos agrícolas, interações entre herbicidas e manejo de plantas daninhas em sistemas agrícolas. Foi campeão do Quiz HRAC de resistência do Campeonato Brasileiro de Plantas Daninhas nos anos de 2024 e 2025.

Vinícius Rocha Bihain é acadêmico em Agronomia na Universidade Federal de Viçosa (UFV). Membro do Grupo de Pesquisa em Manejo Integrado de Plantas Daninhas (MIPD/UFV) e bolsista de iniciação científica pelo CNPq, onde atua em atividades de pesquisa e extensão. Sua linha de pesquisa concentra-se em comportamento de herbicidas no solo, biologia e manejo de plantas daninhas e tecnologia de aplicação de herbicidas, e também atua como monitor acadêmico da disciplina Biologia e Controle de Plantas Daninhas (FIT 320).



Yure Marin Guidi é acadêmico em Agronomia na Universidade Federal de Viçosa (UFV). Membro do Grupo de Pesquisa em Manejo Integrado de Plantas Daninhas (MIPD/UFV) desde 2022, onde tem atuado ativamente em atividades de pesquisa e extensão, além de atuar como monitor acadêmico da disciplina de Biologia e Controle de Plantas Daninhas (FIT 320). Foi bolsista de

IC da FAPEMIG por 3 anos desenvolvendo pesquisas centradas na biologia e manejo de plantas daninhas e resistência aos herbicidas.

Dedicatória

*Ao Professor **José Alfredo Domínguez Valenzuela**,*

Algumas pessoas marcam nossa trajetória de forma tão profunda que passam a fazer parte daquilo que nos tornamos. Para mim, o senhor é uma dessas pessoas.

Em um período em que eu ainda não havia encontrado meu caminho na pesquisa e não conseguia enxergar claramente meu futuro profissional, o senhor acreditou em capacidades que eu mesmo desconhecia. Foi quem me incentivou a sair do México, buscar novas oportunidades na Espanha e ingressar na pós-graduação quando eu ainda nem compreendia plenamente o que essa jornada representava.

Ao longo de todos esses anos, seu apoio foi constante, generoso e desinteressado. Mais do que um professor, o senhor foi um mentor, um conselheiro, um amigo e, em muitos momentos, uma figura que ocupou em minha vida o lugar de um PAI. Sua confiança e suas palavras de incentivo tiveram um impacto muito maior do que qualquer ensinamento acadêmico.

Tive a felicidade de encontrar, ao longo da vida, pessoas extraordinárias que têm contribuído para minha formação pessoal e profissional. No entanto, quando penso em quem me mostrou o início do caminho e acreditou em mim antes mesmo que eu acreditasse em mim mesmo, seu nome surge inevitavelmente.

Por isso, é com enorme gratidão que lhe dedico esta obra. Fazer esta homenagem em vida é uma satisfação especial, pois me permite reconhecer publicamente não apenas sua contribuição para minha formação, mas também sua grandeza humana, que sempre se manifestou de forma simples, generosa e genuína.

Se hoje cheguei até aqui, uma parte importante dessa trajetória começou com sua confiança, seu apoio e sua disposição em abrir portas quando eu ainda nem sabia que elas existiam.

Com profunda admiração e eterna gratidão,

Ricardo Alcántara-de la Cruz

José Alfredo Domínguez Valenzuela é Professor de Biologia e Manejo de Plantas Daninhas no Departamento de Parasitologia Agrícola da *Universidad Autónoma Chapingo*, em Chapingo, Estado do México, onde atua desde 1984. É engenheiro agrônomo formado pela mesma instituição, Mestre em Ciências pelo *Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza* (CATIE), na Costa Rica, e Doutor em Agronomia e Genética de Plantas pela *University of Minnesota*, em Saint Paul, Estados Unidos. Sua pesquisa concentra-se no manejo de plantas daninhas em diferentes culturas, no manejo de plantas de cobertura em pomares e no estudo da resistência de plantas daninhas a herbicidas. Publicou numerosos trabalhos científicos sobre resistência a herbicidas e participou da autoria de três livros na área. Foi presidente da *Asociación Latinoamericana de Malezas* (ALAM) e da *Sociedad Mexicana de la Ciencia de la Maleza* (SOMECIMA). É o principal responsável pela identificação e documentação dos casos de resistência de plantas daninhas ao glifosato no México, contribuindo significativamente para o conhecimento da evolução da resistência e para o desenvolvimento de estratégias de manejo no país.



Los herbicidas se han convertido en una herramienta tecnológica tan formidable que hasta aquellos que genuinamente desean y persiguen sistemas de producción menos dependientes de la química de síntesis buscan sustancias naturales o de origen biológico para enfrentar la lucha contra las malezas. Muestra de ello es que la gran industria de los plaguicidas ya está transitando ese mismo camino.

Considerando la evolución de los herbicidas a través del siglo XX y lo que va del siglo XXI, es evidente que estos continuarán siendo una herramienta tecnológica fundamental en la llamada agricultura moderna en los siglos por venir. Lo harán con nuevos mecanismos de acción y con mejores perfiles toxicológicos para otros organismos y para el ambiente, haciendo posible una producción agrícola eficiente capaz de satisfacer las necesidades de la creciente población humana. En este desafío, la industria, impulsada por su gran interés económico, la ciencia y la sociedad deberán caminar mano a mano.

JADV

Prefácio

Agricultura brasileira e mundial vive um período em que o manejo de plantas daninhas se tornou mais complexo e mais estratégico. De um lado, observa-se o avanço contínuo da resistência a herbicidas em diferentes espécies e regiões. De outro, a disponibilidade limitada de novos mecanismos de ação reduz a velocidade com que novas soluções chegam ao campo. Nesse contexto, preservar a eficácia das tecnologias existentes por meio de uso responsável, posicionamento correto e integração com outras práticas, tornou-se tão importante quanto a inovação em novas moléculas. Esse é um desafio técnico, agrônômico e coletivo, que exige conhecimento sólido e decisões bem fundamentadas.

É com essa perspectiva que apresento a obra **Herbicidas: Mecanismos de ação e comportamento em sistemas agrícolas**, construída para dialogar com um público amplo: estudantes, pesquisadores, consultores, agricultores e profissionais da agroindústria. Com abordagem didática e atualizada, o livro integra fundamentos e aplicações para apoiar a compreensão de como os herbicidas atuam, como se comportam no sistema e como devem ser utilizados no campo.

Os capítulos iniciais estabelecem as bases para essa compreensão e contextualizam a evolução do controle químico, detalham as interações herbicida-planta, discutem o destino ambiental e apresentam uma classificação prática dos herbicidas. Na sequência, a obra aprofunda os principais grupos de herbicidas por mecanismos de ação.

Um ponto central desta obra é reconhecer que herbicidas raramente atuam de forma isolada nos sistemas agrícolas. Na prática, diferentes mecanismos de ação são combinados em misturas, aplicações sequenciais e programas de manejo. Nesses cenários, a resposta observada não depende apenas do mecanismo de ação individual de cada molécula, mas também das interações entre herbicidas, plantas e ambiente. À medida que os programas se tornam mais complexos, compreender essas interações passa a ser tão relevante quanto dominar os mecanismos isoladamente, pois é esse entendimento que sustenta decisões de posicionamento, reduz riscos de falhas e contribui para estratégias mais consistentes ao longo das safras.

O capítulo final consolida essa visão ampla. A resposta das plantas, a evolução da resistência e a eficácia do manejo resultam da interação entre processos biológicos, práticas agronômicas e condições ambientais ao longo do tempo. Por isso, o manejo bem-sucedido exige integração: diversidade de mecanismos de ação, boas práticas de aplicação, monitoramento e a combinação com métodos não químicos sempre que possível, com foco em sustentabilidade e longevidade das ferramentas.

Como membro do HRAC-BR, reforço que o conhecimento é um dos pilares do manejo de resistência e do uso responsável de herbicidas. Esta obra contribui de forma relevante ao oferecer fundamentos, critérios e integração entre temas que, muitas vezes, são estudados separadamente, mas que se encontram diariamente na realidade do campo. Que este livro apoie a formação de profissionais, fortaleça a tomada de decisão e estimule uma agricultura tecnicamente robusta, produtiva e sustentável.

Lúcio Nunes Lemes
Presidente HRAC-BR

Apresentação

Herbicidas: Mecanismos de Ação e Comportamento em Sistemas Agrícolas nasceu da percepção de que o ensino demanda uma abordagem mais integrada da ciência dos herbicidas. Embora os herbicidas sejam ferramentas essenciais para o manejo de plantas daninhas, os conhecimentos sobre fisiologia vegetal, bioquímica, mecanismos de ação, seletividade, comportamento ambiental e resistência frequentemente são apresentados de forma fragmentada, dificultando a compreensão das relações que determinam o desempenho dessas moléculas nos sistemas agrícolas.

Esta obra reúne os fundamentos científicos que sustentam o uso dos herbicidas na agricultura moderna, integrando conceitos de fisiologia vegetal, bioquímica, ecologia, ciência das plantas daninhas e manejo agrícola. Mais do que descrever grupos de herbicidas e seus efeitos, buscamos explicar os processos biológicos que determinam sua eficácia, seletividade e comportamento no sistema solo-planta-ambiente, aproximando os fundamentos científicos das aplicações práticas.

O livro foi concebido principalmente para estudantes de graduação e pós-graduação das Ciências Agrárias, mas também pretende servir como fonte de consulta para pesquisadores, professores, extensionistas, consultores e demais profissionais envolvidos com o manejo de plantas daninhas. Os capítulos foram elaborados por especialistas de diferentes instituições, preservando uma linguagem didática e fundamentada em evidências científicas, de modo que possam ser utilizados tanto em disciplinas formais quanto como material de atualização profissional.

Esperamos que esta obra contribua para fortalecer o ensino da ciência dos herbicidas, estimular uma compreensão integrada dos processos que governam a ação dos herbicidas e incentivar decisões técnicas fundamentadas em bases científicas sólidas.

Os editores.

Herbicidas: Evolução Histórica e Construção do Conhecimento Moderno

Alysson Dias Dalmas¹

Ricardo Alcântara-de la Cruz²

Caio Antonio Carbonari³

Edivaldo Domingues Velini⁴

1 INTRODUÇÃO

As plantas daninhas acompanham a agricultura desde o início da domesticação das espécies cultivadas e sempre representaram um dos principais desafios à produção de alimentos (Oerke, 2006). Entre outros fatores ligados ao processo de interferência, as plantas daninhas competem com as culturas por recursos essenciais, como luz, água, nutrientes e espaço, reduzindo o crescimento, o desenvolvimento e a produtividade das espécies de interesse econômico (Pitelli, 1985; Cobb e Reade, 2010). Por essa razão, o manejo de plantas daninhas tornou-se um componente indispensável dos sistemas agrícolas modernos.

Agricultores desenvolveram diferentes estratégias para reduzir a interferência das plantas daninhas ao longo da história. Métodos manuais e mecânicos sustentaram a produção agrícola durante séculos (Timmons, 1970; Alcântara-de la Cruz et al. 2024), mas limitações operacionais, econômicas e técnicas estimularam a busca por alternativas mais eficientes. O desenvolvimento do controle químico transformou esse cenário e permitiu ampliar significativamente a capacidade de manejo das plantas daninhas em diferentes sistemas de produção (Appleby, 2005; Cobb e Reade, 2010).

Os herbicidas passaram a desempenhar papel central na agricultura

1 Eng. Agr., M.Sc., Doutorando em Agronomia, UNESP, Botucatu, Brasil. E-mail: alysson.dalmas@unesp.br

2 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UNESP, Botucatu, Brasil. E-mail: caio.carbonari@unesp.br

4 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UNESP, Botucatu, Brasil. E-mail: edivaldo.velini@unesp.br

moderna ao possibilitar o controle seletivo de plantas daninhas em larga escala (Gianessi, 2013; Peterson et al. 2016). A introdução de novos grupos herbicidas contribuiu para a intensificação da produção agrícola, para a expansão das áreas cultivadas e para a consolidação de sistemas produtivos cada vez mais tecnificados (Evenson e Gollin, 2003; Gianessi, 2013). Como consequência, os herbicidas tornaram-se uma das tecnologias mais importantes para a produção de alimentos ao longo do século XX e continuam desempenhando papel estratégico na agricultura contemporânea (Green, 2012; Alcántara-de la Cruz et al. 2026).

A evolução dos herbicidas, entretanto, não se restringe ao desenvolvimento de novas moléculas. O avanço do conhecimento científico sobre as plantas permitiu compreender, de forma progressivamente mais detalhada, como esses compostos atuam e por que diferentes espécies respondem de maneira distinta aos tratamentos herbicidas (Taiz et al. 2015; Dayan et al. 2019). Esse processo levou à construção da ciência dos herbicidas e estabeleceu as bases científicas dos conceitos de seletividade, mecanismos de ação, metabolismo e resistência aos herbicidas (Powles e Yu, 2010; Gaines et al. 2020).

A importância dos herbicidas transcende seu papel como ferramentas de manejo. O desenvolvimento desses compostos acompanhou a evolução da fisiologia vegetal, da bioquímica e da biologia molecular (Taiz et al. 2015; Dayan et al. 2019), contribuindo simultaneamente para a modernização da agricultura e para a ampliação do conhecimento sobre o funcionamento das plantas. Além de impulsionar a produção agrícola, os herbicidas tornaram-se ferramentas experimentais fundamentais para a identificação de processos fisiológicos, vias metabólicas e alvos bioquímicos essenciais ao crescimento e ao desenvolvimento vegetal (Cobb e Reade, 2010; Traxler et al. 2023). Dessa interação surgiu a ciência dos herbicidas, área que integra princípios de química, fisiologia, bioquímica, genética e manejo agrícola.

Este capítulo apresenta os principais marcos históricos do desenvolvimento dos herbicidas e da construção do conhecimento científico que deu origem à ciência dos herbicidas. Além de contextualizar a evolução do controle químico de plantas daninhas, essa perspectiva fornece a base conceitual necessária para compreender os mecanismos de ação, a seletividade, o comportamento ambiental, a resistência e as novas estratégias de descoberta de herbicidas discutidos nos capítulos subsequentes.

2 ANTES DOS HERBICIDAS MODERNOS

2.1 Controle manual e mecânico

Muito antes do surgimento dos herbicidas, o manejo de plantas daninhas dependia exclusivamente de métodos físicos. Desde as primeiras civilizações, a remoção manual das plantas daninhas por meio da capina constituiu a principal estratégia de controle (Timmons, 1970). Embora eficiente em pequenas áreas, esse método exigia grande quantidade de mão de obra e apresentava elevado custo operacional, especialmente à medida que os sistemas agrícolas se tornavam mais extensivos (Cobb e Reade, 2010).

Com a evolução das práticas agrícolas, métodos mecânicos passaram a complementar ou substituir parcialmente o controle manual. O uso de enxadas, cultivadores de tração animal e, posteriormente, implementos mecanizados permitiu aumentar a capacidade operacional e reduzir a dependência de trabalho manual (**Figura 1**) (Appleby, 2005; Alcántara-de la Cruz et al. 2024). Além da eliminação direta das plantas daninhas, o revolvimento do solo também contribuía para o enterrio de sementes e para a interrupção do estabelecimento das plantas daninhas (Cobb e Reade, 2010).



Capina manual

Cultivo com tração animal

Cultivo mecânico

Figura 1. Métodos tradicionais de controle de plantas daninhas empregados antes da introdução dos herbicidas seletivos.

Apesar de sua ampla utilização, os métodos mecânicos apresentavam importantes limitações. A eficiência do controle dependia das condições

climáticas e do estágio de desenvolvimento das plantas daninhas, podendo ser reduzida em períodos chuvosos ou em situações de rápida reinfestação. Além disso, operações frequentes de cultivo aumentavam os custos de produção e favoreciam processos erosivos decorrentes do revolvimento excessivo do solo (Cobb e Reade, 2010). Essas limitações estimularam a busca por alternativas capazes de ampliar a eficiência do controle e reduzir a dependência de operações repetidas no campo. A necessidade de métodos mais eficientes e compatíveis com a expansão da agricultura comercial criou as condições que favoreceram o surgimento do controle químico de plantas daninhas nas décadas seguintes (Timmons, 1970; Appleby, 2005).

2.2 Primeiros compostos químicos

As primeiras tentativas de controle químico ocorreram ainda no final do século XIX, antecedendo em várias décadas o surgimento dos herbicidas modernos (Bolley, 1908; Timmons, 1970). Nessa fase inicial, os compostos utilizados eram selecionados principalmente com base em seus efeitos fitotóxicos observados em campo. Clorose, necrose, deformações e morte das plantas constituíam os principais critérios de avaliação, uma vez que o conhecimento sobre os processos fisiológicos responsáveis por esses sintomas ainda era inexistente (Appleby, 2005).

Um dos primeiros registros de controle químico seletivo foi descrito por Bonnet, em 1896, utilizando sulfato de cobre (CuSO_4) para o controle de mostarda-selvagem (*Sinapis arvensis*) em cereais. Posteriormente, sulfato de ferro (FeSO_4) e ácido sulfúrico (H_2SO_4) passaram a ser utilizados em situações semelhantes, especialmente em culturas de cereais de inverno (**Figura 2**) (Bolley, 1908; Peterson et al. 2016). Embora apresentassem utilidade prática, esses compostos possuíam baixa seletividade e frequentemente causavam danos às culturas quando utilizados de forma inadequada. Ainda assim, seus resultados demonstraram que diferentes espécies vegetais podiam responder de maneira distinta à aplicação de determinadas substâncias químicas (Appleby, 2005).

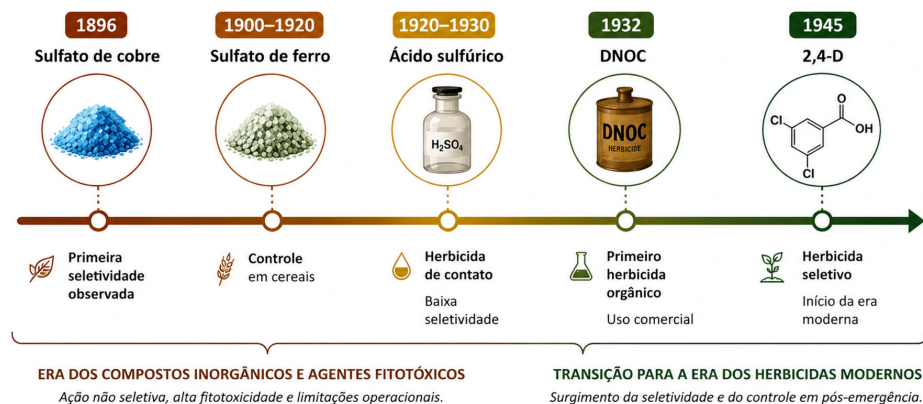


Figura 2. Evolução dos primeiros compostos utilizados no controle químico de plantas daninhas.

Nas primeiras décadas do século XX, outros compostos foram incorporados ao manejo de plantas daninhas. Entre eles destacaram-se os arsenicais, utilizados tanto como herbicidas quanto como esterilizantes do solo, e os cloratos, empregados para o controle total da vegetação em áreas não agrícolas (Timmons, 1970; Appleby, 2005). Esses produtos apresentavam elevada persistência e toxicidade, refletindo a limitada compreensão dos impactos ambientais e agronômicos associados ao seu uso.

Um avanço importante ocorreu com a introdução do dinitro-orto-cresol (DNOC), considerado um dos primeiros herbicidas orgânicos de uso comercial. Relatado por Truffaut e Pastac na década de 1930, o DNOC ampliou as possibilidades de controle químico e representou uma transição entre os compostos inorgânicos utilizados anteriormente e os herbicidas sintéticos que seriam desenvolvidos nas décadas seguintes (Appleby, 2005). Ainda assim, sua utilização estava associada a problemas de seletividade e segurança, comuns aos produtos disponíveis naquele período (Cobb e Reade, 2010).

Apesar das limitações, esses compostos estabeleceram as bases do controle químico de plantas daninhas e demonstraram que substâncias químicas poderiam ser utilizadas para reduzir a interferência nas culturas agrícolas (Timmons, 1970; Appleby, 2005). Agricultores e pesquisadores, entretanto, escolhiam esses produtos quase exclusivamente pela observação dos sintomas visíveis causados às plantas, sem qualquer compreensão dos processos fisiológicos ou bioquímicos envolvidos. A ausência de seletividade confiável e o elevado risco de danos às culturas restringiam sua adoção

em larga escala (Cobb e Reade, 2010). Esse período estabeleceu uma característica que marcaria os primeiros anos da ciência dos herbicidas: a interpretação dos herbicidas a partir dos sintomas observados nas plantas, e não dos processos biológicos afetados por eles (Cobb e Reade, 2010; Dayan et al. 2019).

Somente a partir da década de 1940, com a descoberta dos herbicidas fenoxiacéticos, particularmente o ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), o controle químico passou a dispor de compostos capazes de explorar diferenças biológicas entre espécies vegetais (Peterson, 1967; Troyer, 2001). Pela primeira vez, a seletividade deixou de ser apenas uma observação empírica e passou a refletir diferenças fisiológicas entre grupos de plantas, inaugurando uma nova etapa na história dos herbicidas e estabelecendo as bases que dariam origem à ciência dos herbicidas (Peterson et al. 2016; Troyer, 2001).

3 O NASCIMENTO DOS HERBICIDAS MODERNOS

O desenvolvimento dos herbicidas modernos está intimamente associado aos avanços da fisiologia vegetal ocorridos nas primeiras décadas do século XX. Nesse período, pesquisadores buscavam compreender os fatores responsáveis pelo crescimento e desenvolvimento das plantas, especialmente os processos relacionados ao alongamento celular, à dominância apical e aos tropismos. Esses estudos culminaram na descoberta dos hormônios vegetais e, particularmente, na identificação do ácido indol-3-acético (AIA), a principal auxina natural conhecida.

A compreensão do papel do AIA na regulação do crescimento vegetal representou um dos marcos mais importantes da fisiologia vegetal moderna e estabeleceu as bases científicas para o desenvolvimento dos reguladores de crescimento sintéticos (Troyer, 2001; Taiz et al. 2015). A relação entre estrutura química e atividade fisiológica observada em compostos análogos às auxinas seria posteriormente fundamental para o desenvolvimento dos primeiros herbicidas seletivos (Zimmerman e Hitchcock, 1942).

Durante as décadas de 1920 e 1930, pesquisadores em diferentes países passaram a sintetizar e avaliar compostos estruturalmente relacionados às auxinas naturais. Muitas dessas moléculas estimulavam o crescimento vegetal quando aplicadas em baixas concentrações. Entretanto, em doses mais elevadas, provocavam crescimento desordenado, deformações morfológicas e, em alguns casos, a morte das plantas (Zimmerman e Hitchcock,

1942). Essas observações despertaram grande interesse e revelaram que alterações relativamente pequenas na regulação do crescimento poderiam produzir efeitos profundos sobre o desenvolvimento vegetal (Troyer, 2001).

O contexto da Segunda Guerra Mundial acelerou significativamente essas pesquisas. Durante o início da década de 1940, programas de investigação financiados pelo esforço de guerra foram estabelecidos no Reino Unido e nos Estados Unidos com o objetivo de desenvolver compostos capazes de interferir no crescimento vegetal. Embora parte desses estudos estivesse inicialmente associada a interesses estratégicos e militares, os resultados obtidos revelaram um extraordinário potencial para aplicações agrícolas (Troyer, 2001; Peterson et al. 2016).

Entre 1941 e 1942, importantes avanços foram alcançados por diferentes grupos de pesquisa que trabalhavam, de forma independente, no estudo de reguladores sintéticos do crescimento vegetal. No Reino Unido, Judah H. Quastel liderou parte importante dos programas de pesquisa que contribuíram para a descoberta dos herbicidas fenoxiacéticos, enquanto I. W. Templeman e colegas da *Rothamsted Experimental Station* desempenharam papel central nos trabalhos que levaram ao desenvolvimento do ácido 4-clo-ro-2-metilfenoxiacético (MCPA), um dos principais representantes desse grupo químico. Paralelamente, diversos grupos de pesquisa nos Estados Unidos investigavam compostos semelhantes, resultando em um processo de descoberta múltipla que culminou na identificação e no desenvolvimento dos primeiros herbicidas fenoxiacéticos seletivos (Troyer, 2001; Appleby, 2005).

Os novos compostos apresentavam uma característica inédita: a capacidade de controlar seletivamente plantas daninhas de folhas largas sem causar danos significativos às culturas gramíneas. Essa resposta diferencial entre espécies vegetais forneceu uma das primeiras evidências de que características fisiológicas próprias das plantas poderiam determinar sua sensibilidade aos herbicidas (Peterson et al. 2016).

A descoberta de herbicidas fenoxiacéticos ocorreu em um período marcado pela escassez de mão de obra agrícola decorrente da guerra. Nesse contexto, a possibilidade de controlar plantas daninhas por meio de aplicações químicas reduzia a necessidade de capinas repetidas e permitia conduzir extensas áreas cultivadas com cereais com menos mão de obra. Por essa razão, esses herbicidas rapidamente se tornaram ferramentas estratégicas para a produção de alimentos (Troyer, 2001; Peterson et al. 2016).

Após o término do conflito, os conhecimentos gerados nesses programas de pesquisa foram gradualmente disponibilizados para uso agrícola. A introdução comercial do 2,4-D em 1945 marcou o início de uma nova etapa na história da agricultura e do manejo de plantas daninhas. Pela primeira vez, um herbicida permitia controlar seletivamente espécies de plantas daninhas de folhas largas em culturas gramíneas estabelecidas, sem causar danos significativos à cultura (**Figura 3**). O 2,4-D tornou-se rapidamente um dos produtos agrícolas mais importantes do século XX e foi adotado em larga escala em diferentes regiões do mundo (Peterson, 1967; Troyer, 2001; Peterson et al. 2016).

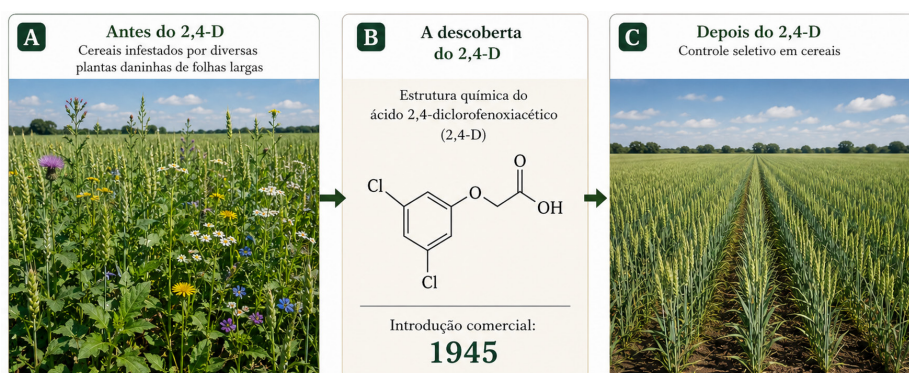


Figura 3. O 2,4-D inaugurou a era dos herbicidas seletivos ao possibilitar o controle de plantas daninhas de folhas largas em culturas gramíneas.

A principal inovação representada pelo 2,4-D não foi apenas sua eficácia agrônômica, mas sua seletividade. Diferentemente dos compostos utilizados anteriormente, que atuavam principalmente como agentes fitotóxicos de baixa especificidade, os herbicidas fenoxiacéticos exploravam diferenças fisiológicas entre grupos de plantas e permitiam o controle seletivo em pós-emergência (Cobb e Reade, 2010; Peterson et al. 2016). Pela primeira vez, o controle químico tornou-se compatível com sistemas agrícolas modernos, oferecendo uma alternativa eficiente aos métodos manuais e mecânicos que haviam predominado durante séculos.

O sucesso do 2,4-D estimulou o desenvolvimento de outros herbicidas fenoxiacéticos, incluindo MCPA, MCPB e 2,4-DB, e demonstrou ser possível desenvolver moléculas capazes de interferir seletivamente no crescimento das plantas. Mais importante, inaugurou uma mudança de paradigma na

Entre os principais marcos desse período destacam-se as triazinas, introduzidas no final da década de 1950 e representadas principalmente pela atrazina; os bipiridílios, com destaque para o paraquate na década de 1960; o glifosato, descoberto por John Franz em 1970 e lançado comercialmente em 1974; além dos herbicidas inibidores da ALS e da ACCase, introduzidos entre o final da década de 1970 e o início da década de 1980 (Fedtke e Duke, 2005; Dayan et al. 2019). Esses grupos herbicidas continuam entre os mais importantes e amplamente utilizados na agricultura mundial. Na década de 1980, esses mecanismos foram consolidados e novas alternativas passaram a integrar o manejo químico, incluindo o glufosinato (Appleby, 2005; Dayan, 2019).

Além de sua relevância agrônômica, alguns desses herbicidas tiveram papel decisivo na construção do conhecimento científico sobre o funcionamento das plantas. As triazinas, por exemplo, contribuíram diretamente para a elucidação do Fotossistema II e dos mecanismos de transporte de elétrons da fotossíntese, estabelecendo uma das primeiras conexões claras entre a ação de herbicidas e processos bioquímicos específicos das plantas. Esses avanços ajudaram a transformar os herbicidas de simples ferramentas de controle em importantes instrumentos para a investigação da fisiologia vegetal e da bioquímica das plantas (Trebst, 2007; Dayan et al. 2019).

A inovação não se restringiu ao surgimento de novos grupos herbicidas. Pesquisadores e empresas desenvolveram moléculas mais eficientes, reduzindo significativamente as doses utilizadas no campo. A evolução ocorreu não apenas nos produtos lançados, mas também nos processos de descoberta. Enquanto moléculas como a trifluralina foram identificadas principalmente por programas extensivos de triagem biológica, herbicidas mais recentes passaram a ser desenvolvidos com base em conhecimentos detalhados de fisiologia vegetal, bioquímica e relações estrutura-atividade, tornando a inovação mais direcionada e eficiente (Epp et al. 2018). Enquanto muitos dos primeiros produtos exigiam aplicações em quilogramas por hectare, diversos herbicidas introduzidos nas décadas seguintes passaram a apresentar elevada atividade biológica, ampliando a eficiência do controle e reduzindo a quantidade de ingrediente ativo necessária por unidade de área (Fedtke e Duke, 2005; Shaner, 2014).

A partir da década de 1990, a indústria continuou desenvolvendo e comercializando numerosos ingredientes ativos. Entretanto, essas moléculas

las têm estado associadas a mecanismos de ação já conhecidos. A ampla adoção das culturas transgênicas tolerantes a herbicidas, especialmente ao glifosato, reforçou o protagonismo de grupos já estabelecidos e reduziu o interesse econômico na busca por novos mecanismos de ação (Green, 2012; Alcántara-de la Cruz et al. 2026). Como consequência, a descoberta de novos alvos para herbicidas permaneceu relativamente estagnada durante várias décadas, justamente em um período no qual a evolução da resistência aumentava a necessidade de novas alternativas para o manejo de plantas daninhas (Duke, 2012; Shaner, 2014; Dayan, 2019; Gaines et al. 2021).

A redução no ritmo de descoberta de novos mecanismos de ação não esteve associada apenas a fatores econômicos e tecnológicos. Ao longo da segunda metade do século XX, a crescente compreensão dos impactos ambientais e toxicológicos dos pesticidas levou ao fortalecimento dos sistemas regulatórios em diversos países. Muitos compostos utilizados nas primeiras décadas da agricultura moderna apresentavam elevada persistência ambiental, potencial de bioacumulação ou riscos significativos à saúde humana e à fauna não alvo. Como consequência, o desenvolvimento de novos herbicidas passou a exigir critérios cada vez mais rigorosos relacionados à segurança toxicológica, ao comportamento ambiental e à sustentabilidade de uso (Dayan, 2019; Sousa et al. 2023).

A descoberta de moléculas comercialmente viáveis tornou-se progressivamente mais complexa. Além de apresentar elevada eficácia agrônômica, os novos herbicidas passaram a necessitar de baixa toxicidade para humanos e animais, reduzida persistência ambiental, baixo potencial de contaminação de solo e água e, preferencialmente, atuação sobre alvos biológicos exclusivos ou altamente específicos das plantas (Sousa et al. 2023).

Essas exigências aumentaram significativamente os custos e a complexidade dos programas de pesquisa e desenvolvimento, contribuindo para a redução no número de novos ingredientes ativos e de novos mecanismos de ação introduzidos nas últimas décadas (Duke, 2012; Dayan, 2019; Duke e Dayan, 2022). Além disso, os programas modernos de descoberta passaram a incorporar ferramentas avançadas de biologia, química computacional, triagem de alta eficiência e integração de grandes bases de dados, ampliando ainda mais a complexidade do processo de inovação (Duke et al. 2024).

A busca por novos mecanismos de ação ganhou novo impulso na década de 2020 após um período de aproximadamente 38 anos sem a intro-

dução comercial de novos sítios de ação herbicida amplamente reconhecidos (Maienfisch e Koerber, 2025). O tetflupyrolimet destaca-se como um dos exemplos mais recentes dessa nova geração de herbicidas. Associado à inibição da diidroorotato desidrogenase (DHODH), enzima envolvida na biossíntese de pirimidinas, o produto representa um importante avanço na exploração de alvos biológicos historicamente pouco utilizados para o desenvolvimento de herbicidas (He et al. 2022; Selby et al. 2023; Dayan e Duke, 2025). Embora a adoção comercial do tetflupyrolimet esteja em expansão em diferentes regiões do mundo, incluindo o Brasil, seu desenvolvimento simboliza a retomada da busca por novos mecanismos de ação em um cenário cada vez mais desafiador do ponto de vista científico, regulatório e econômico (Gaines et al. 2021; Duke et al. 2024).

4.2 Herbicidas e a transformação da agricultura

A expansão dos herbicidas ocorreu paralelamente às profundas transformações que caracterizaram a chamada Revolução Verde. A partir da década de 1950, a agricultura mundial passou por rápida modernização impulsionada pelo desenvolvimento de cultivares mais produtivas, pela expansão da mecanização agrícola, pelo uso crescente de fertilizantes minerais, pela proteção fitossanitária e pela adoção de novas tecnologias de manejo (Evenson e Gollin, 2003). Essas inovações transformaram os sistemas produtivos e criaram as condições para um aumento sem precedentes da produtividade agrícola em diversas regiões do mundo.

Os herbicidas desempenharam papel fundamental nesse processo. O controle eficiente de plantas daninhas em larga escala permitiu reduzir uma das principais limitações biológicas à produção agrícola, favorecendo a adoção de sistemas cada vez mais intensivos e tecnificados (Gianessi, 2013). Em muitas regiões, o controle químico tornou-se essencial para que os ganhos proporcionados pelo melhoramento genético, pela fertilização mineral, pela irrigação e pela mecanização fossem plenamente expressos no campo (Green, 2012).

A disponibilidade de herbicidas mais eficientes também favoreceu a expansão da agricultura para novas fronteiras produtivas. Extensas áreas com baixo potencial agrícola foram incorporadas aos sistemas agrícolas, contribuindo para o aumento da produção global de alimentos ao longo da segunda metade do século XX (Gianessi, 2013). No Brasil, os herbicidas tive-

ram papel particularmente importante na expansão da agricultura tropical, contribuindo para a consolidação do sistema plantio direto e para o desenvolvimento agrícola de regiões como o Cerrado (Fuentes-Llanillo et al. 2021).

Ao longo das décadas seguintes, os herbicidas deixaram de ser alternativa aos métodos tradicionais de manejo e tornaram-se componente estrutural dos sistemas agrícolas modernos. Sua compatibilidade com sistemas mecanizados e, posteriormente, com sistemas conservacionistas, como o plantio direto, consolidou o controle químico como uma das principais estratégias de manejo de plantas daninhas em grande parte da agricultura mundial. Dessa forma, os herbicidas passaram a integrar o conjunto de tecnologias que sustentam a produtividade e a viabilidade agrônômica de sistemas agrícolas cada vez mais complexos e intensivos (Green, 2012; Gianessi, 2013).

Embora mais de duzentos ingredientes ativos herbicidas estejam distribuídos entre diversos mecanismos de ação, sua contribuição para a agricultura moderna é bastante desigual. Alguns mecanismos concentram grande diversidade química, enquanto outros são representados por poucas moléculas, mas respondem por extensas áreas tratadas em escala global (**Figura 5**). Essa diferença evidencia que a importância agrônômica de um mecanismo de ação depende não apenas do número de ingredientes ativos disponíveis, mas também da eficiência, do espectro de controle, da seletividade e da adoção das moléculas que o compõem (Shaner, 2014; HRAC, 2026).

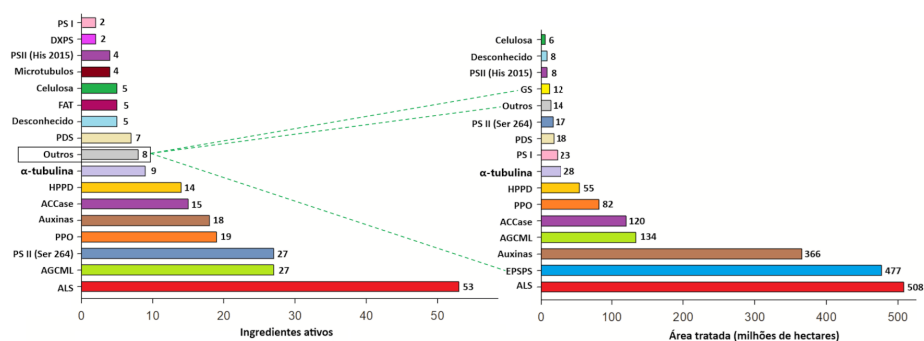


Figura 5. Número de ingredientes ativos por mecanismo de ação segundo o mapa de classificação do HRAC (2026) e área tratada globalmente pelos principais mecanismos de ação de herbicidas. Adaptado de Busi et al. (2018).

Mesmo sendo um dos últimos mecanismos de ação herbicida descobertos antes do prolongado período de estagnação na introdução de novos sítios de ação, os inibidores da ALS reúnem o maior número de ingredientes ativos, refletindo décadas de intensa inovação química (HRAC, 2026; Beffa et al. 2026). Em contraste, os inibidores da EPSPS são representados apenas pelo glifosato, mas constituem um dos mecanismos mais utilizados na agricultura mundial (Alcántara-de la Cruz et al. 2026). Situação semelhante é observada para os herbicidas auxínicos, cuja relevância agrônômica supera amplamente sua diversidade química. Por outro lado, mecanismos historicamente importantes, como os inibidores do PS II, acumulam elevado número de ingredientes ativos, mas apresentam participação relativamente menor na área tratada atualmente.

A expansão dos herbicidas transformou profundamente a agricultura moderna e consolidou o controle químico como uma das principais ferramentas de manejo de plantas daninhas. Entretanto, a história dos herbicidas não pode ser compreendida apenas pela sucessão de moléculas introduzidas no mercado. À medida que novos compostos eram desenvolvidos, surgiam questões fundamentais sobre seu funcionamento: por que alguns herbicidas controlavam determinadas espécies e não outras? Como ocorria a seletividade? Quais processos biológicos eram afetados?

A rápida expansão do controle químico evidenciou que sua eficiência dependia não apenas das moléculas disponíveis, mas também da compreensão dos processos fisiológicos e bioquímicos por elas afetados. À medida que novos mecanismos de ação eram descobertos e incorporados à agricultura, crescia a necessidade de compreender suas bases biológicas. Esse avanço do conhecimento científico estabeleceu os fundamentos da ciência dos herbicidas e dos sistemas de classificação que organizam os herbicidas segundo seus mecanismos de ação.

5 DA QUÍMICA AGRÍCOLA À CIÊNCIA DOS HERBICIDAS MODERNA

5.1 Da observação dos sintomas à seletividade

O desenvolvimento dos herbicidas ocorreu mais rapidamente do que a compreensão científica de seus efeitos sobre as plantas. Os primeiros compostos utilizados no manejo de plantas daninhas surgiram em um período no qual o conhecimento sobre fisiologia vegetal ainda era limitado (Apple-

by, 2005; Cobb e Reade, 2010). Agricultores e pesquisadores avaliavam esses produtos principalmente pelos sintomas observados após a aplicação, como clorose, necrose, deformações foliares, redução do crescimento e morte das plantas. A eficácia dos herbicidas era interpretada quase exclusivamente a partir dessas manifestações visíveis, sem que se conhecessem os processos fisiológicos e bioquímicos responsáveis por sua ocorrência (Cobb e Reade, 2010; Dayan et al. 2019).

A expansão dos herbicidas seletivos durante a segunda metade do século XX evidenciou que diferentes espécies vegetais podiam responder de maneira distinta a uma mesma molécula (Cobb e Reade, 2010). Essa constatação levantou questões que passariam a orientar grande parte das pesquisas nas décadas seguintes: por que algumas plantas eram controladas enquanto outras permaneciam praticamente inalteradas? Quais características determinavam a seletividade observada em campo?

Embora as respostas para essas perguntas ainda fossem limitadas, tornou-se evidente que os herbicidas não atuavam de forma indiscriminada. A seletividade observada em diferentes culturas e espécies de plantas daninhas sugeria a existência de diferenças biológicas fundamentais entre as plantas e indicava que os sintomas observados em campo eram apenas a manifestação final de processos internos muito mais complexos (Taiz et al. 2015). Essa percepção abriu caminho para a incorporação da fisiologia vegetal e da bioquímica ao estudo dos herbicidas (Cobb e Reade, 2010; Dayan et al. 2019).

5.2 Da fisiologia vegetal aos mecanismos de ação

O avanço da fisiologia vegetal e da bioquímica ao longo da segunda metade do século XX transformou profundamente a compreensão dos herbicidas. A expansão dos estudos sobre fotossíntese, respiração, divisão celular, síntese de aminoácidos, metabolismo de lipídios e regulação hormonal forneceu as bases necessárias para interpretar os efeitos observados após a aplicação desses compostos (Taiz et al. 2015).

Gradualmente, os sintomas deixaram de ser vistos apenas como manifestações visuais de toxicidade e passaram a ser compreendidos como consequências da interferência em processos fisiológicos específicos. Os herbicidas deixaram de ser considerados apenas compostos fitotóxicos e passaram a ser reconhecidos como ferramentas capazes de afetar funções

biológicas essenciais ao crescimento e ao desenvolvimento das plantas (Cobb e Reade, 2010). Ao mesmo tempo, passaram a ser utilizados como ferramentas experimentais para investigar processos metabólicos e fisiológicos fundamentais da biologia vegetal (Dayan et al. 2019; Traxler et al. 2023).

Os avanços das técnicas bioquímicas e analíticas permitiram identificar, com precisão crescente, enzimas, proteínas e vias metabólicas afetadas pelos herbicidas (Dayan et al. 2019). Essa nova compreensão levou ao surgimento do conceito de mecanismo de ação, entendido como o processo fisiológico ou bioquímico cuja interrupção resulta nos efeitos herbicidas observados nas plantas (Shaner, 2014).

A identificação dos mecanismos de ação transformou a ciência dos herbicidas. Pela primeira vez, tornou-se possível interpretar de forma integrada aspectos relacionados à eficácia, à seletividade e ao comportamento dos herbicidas (Cobb e Reade, 2010). Além disso, essa abordagem permitiu organizar os herbicidas de acordo com características biológicas comuns, originando os modernos sistemas de classificação atualmente utilizados por organizações internacionais, como a *Weed Science Society of America* (WSSA) e o *Herbicide Resistance Action Committee* (HRAC) (Beffa et al. 2026; HRAC, 2026).

5.3 Biologia molecular, resistência e novas fronteiras

As últimas décadas do século XX testemunharam uma nova transformação na ciência dos herbicidas. A incorporação da genética e da biologia molecular ampliou a compreensão das interações entre herbicidas e plantas, permitindo identificar genes, proteínas e vias metabólicas envolvidas em sua ação e explicar muitos fenômenos anteriormente descritos apenas sob perspectivas fisiológicas e bioquímicas (Dayan et al. 2019; Gaines et al. 2020). Esses avanços também transformaram o entendimento da resistência aos herbicidas, um dos principais desafios da agricultura moderna. A partir desse momento, pesquisadores passaram a investigar não apenas os processos afetados pelos herbicidas, mas também as alterações genéticas e metabólicas responsáveis pela sobrevivência de populações resistentes (Beckie et al. 2019; Gaines et al. 2020).

O desenvolvimento da genômica, da proteômica, da metabolômica e de outras ômicas ampliou ainda mais as possibilidades de investigação nas últimas décadas (Chen et al. 2024). Essas abordagens vêm contribuindo para

a identificação de novos alvos biológicos, para o aprimoramento das estratégias de manejo e para o desenvolvimento de futuras gerações de herbicidas (He et al. 2022; Duke et al. 2024; Dayan e Duke, 2025). Paralelamente, cresce o interesse pela prospecção de compostos naturais e de moléculas inspiradas em metabólitos produzidos por plantas e microrganismos, ampliando as fontes químicas disponíveis para a inovação em herbicidas e para o desenvolvimento de soluções potencialmente mais compatíveis com os atuais requisitos ambientais e toxicológicos (Berestetskiy, 2023).

Além das abordagens experimentais, ferramentas computacionais avançadas, inteligência artificial e modelagem molecular vêm transformando os programas de descoberta de pesticidas. Essas tecnologias permitem analisar grandes volumes de dados biológicos e químicos, acelerar a identificação de candidatos promissores e aumentar a eficiência dos processos de pesquisa e desenvolvimento, representando uma das principais fronteiras da inovação em herbicidas (Zhang et al. 2022).

A incorporação das abordagens moleculares e computacionais ampliou significativamente a capacidade de compreender a ação dos herbicidas e os mecanismos envolvidos na seletividade e na resistência. Esses avanços consolidaram a ciência dos herbicidas como uma área altamente interdisciplinar e continuam a orientar a busca por novos alvos biológicos, novas moléculas e estratégias mais sustentáveis para o manejo de plantas daninhas (Gaines et al. 2020; Beffa et al. 2026).

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A história dos herbicidas ilustra de forma exemplar como tecnologia e conhecimento científico evoluem de maneira interdependente. Os primeiros compostos utilizados no controle de plantas daninhas surgiram muito antes que se compreendessem os processos biológicos afetados. Durante décadas, agricultores e pesquisadores utilizaram substâncias capazes de controlar a vegetação com base nos resultados observados em campo, enquanto as explicações para esses efeitos permaneciam limitadas.

À medida que a fisiologia vegetal, a bioquímica e, posteriormente, a biologia molecular avançaram, os herbicidas deixaram de ser vistos apenas como ferramentas de controle e passaram a constituir importantes instrumentos para a compreensão do funcionamento das próprias plantas. O estudo da ação desses compostos contribuiu para revelar processos funda-

mentais relacionados ao crescimento vegetal, à fotossíntese, à síntese de aminoácidos, ao metabolismo de lipídios e a diversas outras funções essenciais. Assim, a ciência dos herbicidas consolidou-se não apenas como uma área aplicada da agricultura, mas também como um campo de produção de conhecimento sobre a biologia vegetal.

A trajetória dos herbicidas também evidencia que a inovação agrícola é um processo contínuo. Entre os diversos desafios que emergiram ao longo dessa evolução, a resistência de plantas daninhas aos herbicidas destaca-se como uma das principais consequências do uso repetido dessas tecnologias em larga escala. As exigências regulatórias, a necessidade de sistemas de produção mais sustentáveis e a evolução da resistência mantêm a busca por novas soluções como uma prioridade permanente. A descoberta de novos mecanismos de ação tornou-se progressivamente mais complexa, mas continua sendo fundamental para preservar a eficácia do controle químico e ampliar as alternativas disponíveis para o manejo de plantas daninhas.

Compreender a evolução histórica dos herbicidas permite enxergá-los não apenas como ferramentas para o manejo de plantas daninhas, mas como o resultado de mais de um século de descobertas envolvendo química, fisiologia vegetal, bioquímica, genética e biologia molecular. Esse percurso histórico fornece o contexto necessário para o estudo dos mecanismos de ação, da seletividade, da resistência e do comportamento dos herbicidas nas plantas e no ambiente, temas abordados ao longo desta obra. Mais do que descrever grupos herbicidas e seus efeitos, os capítulos que se seguem exploram os processos biológicos que explicam por que os herbicidas funcionam, por que falham e como podem continuar contribuindo para uma agricultura produtiva e sustentável.

Agradecimentos

Alysson Dias Dalmas agradece à CAPES pela concessão de bolsa de pesquisa.

Referências

Alcántara-de la Cruz R, Brochado MGS, Silveira HM, Domínguez-Valenzuela JA. Métodos de Control de Malezas – Métodos de Controle de Plantas Daninhas. In Alcántara-de la Cruz R, Domínguez-Valenzuela JA, Carbonari CA, editors: *Bases de la Ciencia de la Maleza – Bases da Ciência das Plantas Daninhas*. Botucatu, 2024, FEPAF, pp.

49–59.

Alcántara-de la Cruz R, Guidi YM, Ramirez-Castillo M, et al. Thirty years of glyphosate-resistant crops and weeds: Current situation and future prospects. *Pest Manag Sci* 82:5987–6009, 2026.

Appleby AP. The history of weed control in the United States and Canada—A sequel. *Weed Sci* 53:762–768, 2005.

Beckie HJ, Ashworth MB, Flower KC. Herbicide resistance management: Recent developments and trends. *Plants* 8:161, 2019.

Beckie HJ, Harker KN. Our top 10 herbicide-resistant weed management practices. *Pest Manag Sci* 73:1045–1052, 2017.

Beffa R, Menne H, Köcher H. Herbicide Resistance Action Committee (HRAC): Herbicide classification, resistance evolution, survey, and resistance mitigation activities. In Jeschke P, Lamberth C, Lorschach B, editors: *Modern Crop Protection Compounds*, 4th ed. Weinheim, 2026, Wiley-VCH, pp. 5–30.

Berestetskiy A. Modern approaches for the development of new herbicides based on natural compounds. *Plants* 12:234, 2023.

Bolley HL. *Weed control by means of chemical sprays*. Fargo, 1908, North Dakota Agricultural College. Bulletin 80.

Busi R, Goggin DE, Heap IM, et al. Weed resistance to synthetic auxin herbicides. *Pest Manag Sci* 74:2265–2276, 2018.

Chen K, Yang H, Wu D, Peng Y, Lian L, Bai L, Wang L. Weed biology and management in the multi-omics era: Progress and perspectives. *Plant Commun* 5:100816, 2024.

Cobb AH, Reade JPH. *Herbicides and Plant Physiology*, 2nd ed. Oxford, 2010, Wiley-Blackwell.

Dayan FE. Current status and future prospects in herbicide discovery. *Plants* 8:341, 2019.

Dayan FE, Barker A, Bough R, et al. Herbicide mechanisms of action and resistance. In Moo-Young M, editor: *Comprehensive Biotechnology*. Vol. 4. Amsterdam, 2019, Elsevier, pp. 36–48.

Dayan FE, Duke SO. Innovations in herbicide discovery. *Outlooks Pest Manag* 36:135–140, 2025.

Duke SO. Why have no new herbicide modes of action appeared in recent years? *Pest Manag Sci* 68:505–512, 2012.

Duke SO, Dayan FE. The search for new herbicide mechanisms of action: Is there a ‘holy grail’? *Pest Manag Sci* 78:1303–1313, 2022.

Duke SO, Twitty A, Baker C, et al. New approaches to herbicide and bioherbicide discovery. *Weed Sci* 72:444–464, 2024.

Epp JB, Schmitzer PR, Crouse GD. Fifty years of herbicide research: Comparing the discovery of trifluralin and halauxifen-methyl. *Pest Manag Sci* 74:9–16, 2018.

Evenson RE, Gollin D. Assessing the impact of the Green Revolution, 1960–2000. *Science* 300:758–762, 2003.

Fedtko C, Duke SO. Herbicides. In: Hock B, Elstner EF, editors: *Plant Toxicology*. New York, 2005, Marcel Dekker, pp. 247–330.

Fuentes-Llanillo R, Telles TS, Junior DS, Melo TR, Friedrich T, Kassam A. Expansion of no-tillage practice in conservation agriculture in Brazil. *Soil Till Res* 208:104877 (2021).

Gaines TA, Busi R, Küpper A. Can new herbicide discovery allow weed management to outpace resistance evolution? *Pest Manag Sci* 77:3036–3041, 2021.

Gaines TA, Duke SO, Morran S, et al. Mechanisms of evolved herbicide resistance. *J Biol Chem* 295:10307–10330, 2020.

Gianessi LP. The increasing importance of herbicides in worldwide crop production. *Pest Manag Sci* 69:1099–1105, 2013.

Green JM. The benefits of herbicide-resistant crops. *Pest Manag Sci* 68:1323–1331, 2012.

He B, Hu Y, Wang W, Yan W, Ye Y. The progress towards novel herbicide modes of action and targeted herbicide development. *Agronomy* 12:2792, 2022.

HRAC. 2026 HRAC Global Herbicide Mode of Action Classification, 2026. Available at: <https://hracglobal.com/tools/2026-hrac-global-herbicide-moa-classification>. Accessed 08 Jun 2026.

Maiefisch P, Koerber K. Recent innovations in crop protection research. *Pest Manag Sci* 81, 2406–2418, 2025.

Shaner DL. *Herbicide Handbook*, 10th ed. Lawrence, 2014, Weed Science Society of America.

Sousa RN, Lima AC, Godoi Junior MA. Understanding the environmental behavior of herbicides: A systematic review of practical insights. In Mendes K, editor: *Pesticides – Agronomic Application and Environmental Impact*. London, 2023, IntechOpen.

Oerke EC. Crop losses to pests. *J Agric Sci* 144:31–43, 2006.

Peterson GE (1967) The discovery and development of 2,4-D. *Agric Hist* 41:243–254.

Peterson MA, McMaster SA, Riechers DE, Skelton J, Stahlman PW. 2,4-D past, present, and future: A review. *Weed Technol* 30:303–345, 2016.

Pitelli RA. *Interferência das plantas daninhas nas plantas cultivadas*. Informe Agropecuário 11:16–27, 1985.

Powles SB, Yu Q. Evolution in action: Plants resistant to herbicides. *Annu Rev Plant Biol* 61:317–347, 2010.

Taiz L, Zeiger E, Møller IM, Murphy A. *Plant Physiology and Development*, 6th ed. Sunderland, 2015, Sinauer Associates.

Timmons FL. A history of weed control in the United States and Canada. *Weed Sci* 18:294–307, 1970.

Traxler C, Gaines TA, Küpper A, Luemmen P, Dayan FE. The nexus between reactive oxygen species and the mechanism of action of herbicides. *J Biol Chem* 299:105267, 2023.

Troyer JR. In the beginning: The multiple discovery of the first hormone herbicides. *Weed Sci* 49:290–297, 2001.

Westwood JH, Charudattan R, Duke SO, et al. Weed Management in 2050: Perspectives on the Future of Weed Science. *Weed Sci* 66:275–285, 2018.

Zhang L, Cui J, He Q, Xu Q. High-performance computation and artificial intelligence in pesticide discovery: Status and outlook. *Eng Agric* 9:150, 2022.

Zimmerman PW, Hitchcock AE. Substituted phenoxy and benzoic acid growth substances and the relation of structure to physiological activity. *Contrib Boyce Thompson Inst* 12:321–343, 1942.

Interações Herbicida-Planta

Mariana Ramirez-Castillo¹

Maura Gabriela da Silva Brochado²

Guilherme Braga Pereira Braz³

Ricardo Alcántara-de la Cruz⁴

1 INTRODUÇÃO

Os herbicidas se constituem em uma das principais ferramentas no manejo de plantas daninhas em sistemas agrícolas modernos devido à elevada eficiência, praticidade operacional e capacidade de reduzir perdas causadas pela interferência da comunidade infestante nas culturas (Duke e Dayan, 2018; Dayan et al. 2019). No entanto, a simples aplicação do herbicida sobre a planta ou no solo não garante sua atividade biológica. Para que o controle ocorra, o herbicida precisa ser absorvido pelos tecidos vegetais, redistribuído até regiões sensíveis e interagir com alvos específicos no interior das células. É por meio desse processo que haverá o comprometimento de funções fisiológicas essenciais, indução de desequilíbrios metabólicos, o que poderá levar à morte da planta sensível (Cobb e Reade, 2010a; Dayan et al. 2019). A **Figura 1** apresenta, de forma simplificada, as principais etapas da interação herbicida-planta.

O comportamento dos herbicidas nas plantas resulta da interação entre características da molécula, atributos morfoanatômicos e fisiológicos das espécies vegetais, condições edafoclimáticas e tecnologia de aplicação (Yao et al. 2014; Alcántara-de la Cruz et al. 2024a). Esses fatores influenciam diretamente a entrada do herbicida na planta, sua mobilidade nos tecidos e sua permanência em concentrações biologicamente ativas nos locais de ação.

1 Eng. Agr., Mestranda em Fitotecnia, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: mariana.castillo@ufv.br

2 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UTPFR, Santa Helena, Brasil. E-mail: maurabrochado@professores.utfpr.edu.br

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UniRV, Rio Verde, Brasil. E-mail: guilhermebraz@unirv.edu.br

4 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

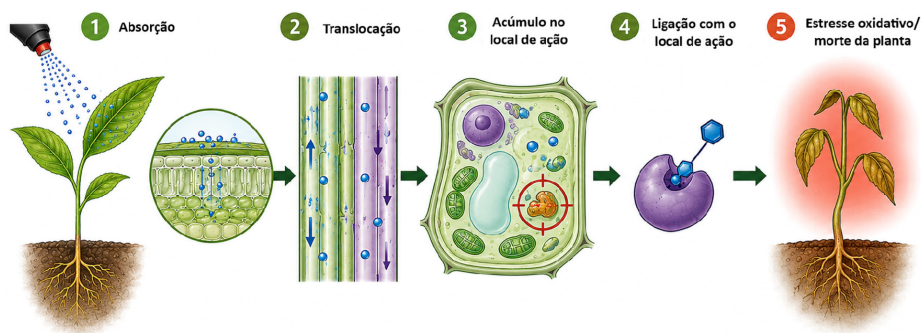


Figura 1. Etapas da interação herbicida-planta, incluindo absorção, translocação, acúmulo no local de ação, interação com o alvo celular e indução de estresse oxidativo/morte da planta.

Após a absorção, o herbicida pode ser transportado via xilema e/ou floema até regiões metabolicamente ativas. Durante esse deslocamento, parte das moléculas pode sofrer transformações metabólicas que reduzem sua toxicidade ou, em alguns casos, originam compostos biologicamente mais ativos (Nandula et al. 2019; Dimaano e Iwakami, 2021). As diferenças na capacidade de absorção, redistribuição e detoxificação dos herbicidas estão diretamente relacionadas à seletividade que o ingrediente ativo possui para as culturas e as plantas daninhas. Espécies tolerantes frequentemente apresentam menor absorção, mobilidade restrita ou maior capacidade metabólica, enquanto espécies suscetíveis acumulam concentrações tóxicas do herbicida nos tecidos-alvo (Hess, 2018; Dayan et al. 2019; Mendes et al. 2022a).

Alterações nesses processos também podem atuar como mecanismos de resistência não relacionada ao local de ação (N-RELA). Em populações resistentes, a redução da absorção, a limitação da translocação ou a rápida metabolização do herbicida diminuem sua concentração nos locais de ação, comprometendo a eficiência do controle químico (Gaines et al. 2020; Dimaano e Iwakami, 2021). Neste sentido, compreender a dinâmica de absorção, translocação, metabolismo e seletividade é essencial para interpretar o comportamento dos herbicidas nas plantas, otimizar estratégias de controle químico e entender os fatores envolvidos na evolução da resistência em plantas daninhas.

2 ABSORÇÃO DE HERBICIDAS

A absorção corresponde à entrada do herbicida nos tecidos da planta, tornando a molécula disponível para redistribuição e ação biológica (Alcántara-de la Cruz et al. 2021, 2024a). Apenas a fração que efetivamente atravessa as superfícies externas da planta pode exercer efeito fitotóxico, fazendo dessa etapa um dos principais determinantes da eficácia, seletividade e resistência aos herbicidas (Hull, 1970; Yao et al. 2014).

Para penetrar nos tecidos vegetais, as moléculas precisam atravessar estruturas como cutícula, parede celular, membrana plasmática e compartimentos apoplásticos e simplásticos (Price, 1982). Essas estruturas apresentam regiões hidrofílicas e lipofílicas alternadas, o que dificulta a absorção de compostos polares ou lipofílicos (Sterling, 1994). Em geral, herbicidas com equilíbrio entre afinidade por água e lipídios apresentam maior capacidade de penetração, redistribuição e mobilidade nos tecidos vegetais (Cobb e Reade, 2010b). A absorção pode ocorrer pelas folhas, raízes e, em algumas situações, pelos caules/colmos, além de estruturas jovens em desenvolvimento (**Figura 2**).

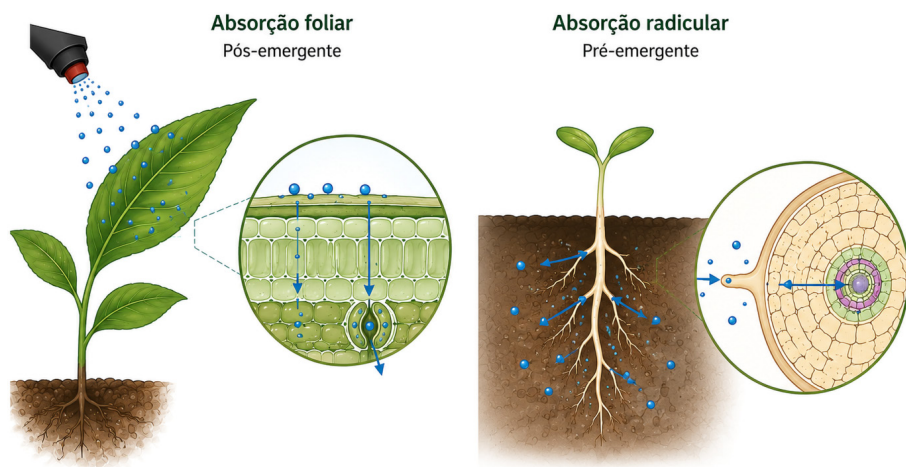


Figura 2. Principais vias de absorção de herbicidas em plantas: foliar, em aplicações em pós-emergência, e radicular, em aplicações em pré-emergência.

2.1 Absorção foliar

Em aplicações visando ao controle em pós-emergência das plantas daninhas, as folhas representam a principal via de entrada dos herbicidas. Diferentemente das raízes, os tecidos foliares não são especializados na absorção de substâncias externas. Sua organização estrutural está relacionada principalmente à proteção dos tecidos internos e à redução da perda de água, formando importantes barreiras físicas e químicas à penetração de moléculas exógenas (Hull, 1970; Cobb e Reade, 2010b).

A absorção foliar envolve etapas sucessivas de retenção da calda na superfície, espalhamento da gota e penetração do herbicida nos tecidos. Esse processo é influenciado pelo tamanho das gotas, tensão superficial da calda, uso de adjuvantes e características da superfície foliar, como presença de ceras epicuticulares, tricomas e arquitetura das folhas (Stagnari, 2007; Yao et al. 2014; Alcántara-de la Cruz et al. 2024a).

A principal barreira à entrada de herbicidas é a cutícula, estrutura composta por cutina, pectinas e ceras cuticulares e epicuticulares, responsável por regular a troca de substâncias entre a planta e o ambiente (Stagnari, 2007). As ceras epicuticulares apresentam natureza lipofílica e tendem a favorecer a retenção de moléculas com maior afinidade por lipídios. Em contraste, regiões com menor deposição de ceras, como nervuras, tricomas e células-guarda dos estômatos, geralmente apresentam maior permeabilidade (Burkhardt et al. 2012).

A penetração ocorre predominantemente por difusão passiva através da matriz cuticular e é favorecida por moléculas com balanço intermediário entre solubilidade em água e afinidade lipídica (Fernández e Eichert, 2020). Compostos altamente hidrofílicos atravessam a cutícula com dificuldade, enquanto moléculas excessivamente lipofílicas tendem a permanecer retidas nas camadas cerosas, reduzindo sua mobilidade após a entrada inicial (Mendes et al. 2022a).

Além da rota cuticular, a absorção pode ocorrer por vias alternativas, como os estômatos. Nessas regiões, a cutícula sobre as células-guarda é mais delgada, favorecendo a penetração de substâncias. Surfactantes organossiliconados podem intensificar esse processo ao reduzir a tensão superficial da gota e facilitar a entrada da solução pulverizada pelos poros estomáticos abertos (Price, 1982; Yao et al. 2014). A idade da planta também influencia a

absorção foliar. Plantas jovens geralmente apresentam cutículas menos espessas e maior permeabilidade quando comparadas a plantas em estádios mais avançados de desenvolvimento (Hess, 2018).

2.2 Absorção radicular

Em aplicações visando ao controle em pré-emergência das plantas daninhas, a absorção ocorre predominantemente pelas raízes a partir da solução do solo. Para que isso aconteça, o herbicida precisa permanecer disponível na solução e em contato com regiões ativas do sistema radicular, sem estar fortemente adsorvido às partículas do solo (Nissen, 2021).

A absorção radicular é estruturalmente menos complexa que a foliar, uma vez que as raízes não apresentam cutícula desenvolvida. As regiões com maior capacidade de absorção correspondem aos pelos radiculares e aos ápices das raízes, onde os tecidos possuem elevada atividade metabólica e maior permeabilidade (Alcántara-de la Cruz et al. 2024a). O contato entre herbicida e raiz pode ocorrer tanto pelo crescimento radicular em direção às moléculas presentes no solo quanto pela difusão do composto na solução do solo até a superfície radicular (Mendes et al. 2022a).

Após penetrar nos tecidos da raiz, o herbicida pode se deslocar pelo apoplasto até a endoderme. Entretanto, as estrias de Caspary restringem o transporte apoplástico em regiões mais desenvolvidas da raiz, exigindo que a molécula atravessasse membranas celulares para alcançar o cilindro vascular. Nos ápices radiculares, onde essas estruturas ainda não estão completamente formadas, a passagem ocorre com maior facilidade (Mendes et al. 2022a). Herbicidas polares também podem ser absorvidos juntamente com o fluxo de água transportado pelas raízes (Nissen et al. 2021).

2.3 Absorção pelo caule/colmo

Embora menos frequente, o caule/colmo também pode atuar como via de entrada de herbicidas em determinadas situações. Durante a germinação e emergência de plântulas, o caulículo apresenta cutícula pouco desenvolvida, favorecendo a absorção de herbicidas residuais (pré-emergentes), especialmente em gramíneas (Mendes et al. 2022a). Em plantas lenhosas, a absorção pode ocorrer por fissuras na casca, lenticelas ou cortes realizados durante aplicações dirigidas. Em algumas espécies arbóreas, a injeção do

herbicida diretamente no câmbio vascular constitui uma estratégia eficiente para promover o transporte sistêmico do produto (Wahlers et al. 1997; Fontes et al. 2009).

3 TRANSLOCAÇÃO DE HERBICIDAS

A translocação é o movimento do herbicida no interior da planta após sua absorção, permitindo que a molécula seja redistribuída do local de entrada aos tecidos onde ocorre sua ação biológica. Esse processo é essencial para a eficiência dos herbicidas sistêmicos, sobretudo no controle de espécies perenes, nas quais o composto precisa atingir meristemas e órgãos de reserva para evitar a rebrota (Alcántara-de la Cruz et al. 2021). O transporte ocorre pelo xilema e/ou floema, podendo apresentar fluxo ascendente, descendente ou bidirecional, conforme as propriedades físico-químicas do herbicida e o estado fisiológico da planta (**Figura 3**) (Devine e Hall, 1990; Concenço e Galon, 2011).

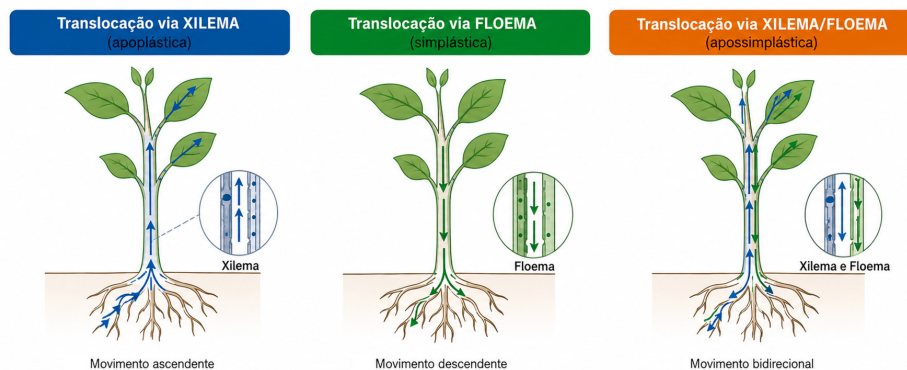


Figura 3. Principais vias de translocação de herbicidas nas plantas: via xilema (apoplástica), via floema (simplástica) e via xilema/floema (apossimplástica).

Enquanto herbicidas de contato permanecem restritos às regiões próximas ao ponto de absorção, compostos sistêmicos podem percorrer longas distâncias e alcançar tecidos metabolicamente ativos, incluindo estruturas subterrâneas. Por isso, a capacidade de translocação está diretamente associada à eficiência biológica e à seletividade de muitos herbicidas (Cobb e Reade, 2010b; Menendez et al. 2014).

3.1 Translocação via xilema (apoplástica)

No transporte apoplástico, os herbicidas absorvidos principalmente pelas raízes são conduzidos pelo xilema juntamente com o fluxo de água e nutrientes minerais até a parte aérea da planta (Nissen et al. 2021). Esse deslocamento ocorre predominantemente no sentido ascendente e acompanha a corrente transpiratória.

Por constituir uma via de baixa resistência ao movimento de solutos, o xilema favorece a movimentação de herbicidas com elevada solubilidade em água (Devine e Hall, 1990). Em consequência do fluxo transpiratório, esses compostos tendem a se acumular nas extremidades e bordas das folhas, regiões associadas à maior perda de água.

Entre os herbicidas com transporte predominante via xilema destacam-se diversos inibidores do Fotossistema II e os inibidores da biossíntese de carotenoides. Embora sejam utilizados principalmente em pré-emergência, alguns desses compostos também podem ser aplicados em pós-emergência inicial. Nesses casos, os sintomas surgem primeiro nas folhas jovens, especialmente nos ápices e bordas (margens) foliares, acompanhando o padrão de redistribuição associado à transpiração. Com a progressão da injúria, ocorre a degradação de pigmentos fotossintéticos, estresse oxidativo e morte celular (Dayan et al. 2019; Székács, 2021).

A intensidade do transporte via xilema depende diretamente da transpiração e da absorção de água pelas raízes. Assim, fatores ambientais como luminosidade, temperatura, disponibilidade hídrica e umidade relativa influenciam significativamente a movimentação dos herbicidas nessa via (Vavasi et al. 2016; Hess, 2018).

3.2 Translocação via floema (simplástica)

A translocação simplástica ocorre pelo floema e acompanha o fluxo de fotoassimilados entre órgãos influenciado pela relação fonte-dreno. Essa via permite que herbicidas aplicados nas folhas sejam redistribuídos para meristemas, raízes e órgãos subterrâneos, sendo importante no controle de plantas perenes complexas (Concenço e Galon, 2011).

A mobilidade no floema depende da capacidade da molécula de atravessar membranas celulares e permanecer parcialmente não ionizada no interior das células vivas. Em geral, compostos com solubilidade interme-

diária e caráter de ácido fraco apresentam maior mobilidade simplástica, pois conseguem atravessar membranas e permanecer nos vasos condutores por tempo suficiente para serem redistribuídos pela planta (Mendes et al. 2022a). Entre os principais herbicidas transportados predominantemente via floema destacam-se glifosato, inibidores da ALS, como clorimurrom e metsulfurom, além de auxinas sintéticas como 2,4-D e dicamba. A elevada mobilidade desses compostos permite alcançar regiões meristemáticas e estruturas de reserva, característica essencial para o controle de espécies com intensa capacidade de rebrota (Devine e Hall, 1990; Concenço e Galon, 2011).

Além das propriedades da molécula, fatores fisiológicos da planta também influenciam o transporte no floema, incluindo atividade fotossintética, relações fonte-dreno e intensidade do metabolismo vegetal (Cobb e Reade, 2010b; Hess, 2018).

3.3 Translocação via xilema/floema (apossimplástica)

Alguns herbicidas apresentam mobilidade simultânea via xilema e floema, caracterizando a translocação apossimplástica. Nesses casos, a molécula pode alternar o deslocamento entre apoplasto e simplasto, permitindo redistribuição ascendente e descendente nos tecidos vegetais (Devine e Hall, 1990; Concenço e Galon, 2011).

A transferência entre essas vias ocorre principalmente em regiões onde as barreiras anatômicas são menos desenvolvidas, como nos ápices radiculares, onde as estrias de Caspary ainda não estão completamente formadas (Alcántara-de la Cruz et al. 2024a). Além disso, células companheiras, células de transferência e tecidos parenquimáticos participam do carregamento e descarregamento de moléculas entre os vasos condutores. Entre os herbicidas com mobilidade via xilema e floema destacam-se imazapir, aminopiraldide e picloram, capazes de atingir com eficiência tecidos meristemáticos e estruturas subterrâneas de reserva (Cobb e Reade, 2010b; Hess, 2018).

3.4 Propriedades físico-químicas associadas à translocação

A translocação está diretamente relacionada às propriedades físico-químicas do herbicida, especialmente lipofilicidade ($\log K_{ow}$), grau de ionização (pKa) e solubilidade. Essas características determinam a capacidade

da molécula de atravessar membranas celulares e permanecer móvel nos vasos condutores (Mendes et al. 2022b). A relação entre $\log K_{ow}$ e pK_a é determinante para o padrão de mobilidade sistêmica nas plantas (**Figura 4**). Herbicidas com baixo $\log K_{ow}$ apresentam elevada afinidade pela fase aquosa e tendem a acompanhar o fluxo transpiratório no xilema. Entretanto, sua alta polaridade dificulta a travessia de membranas celulares, reduzindo a mobilidade no floema.

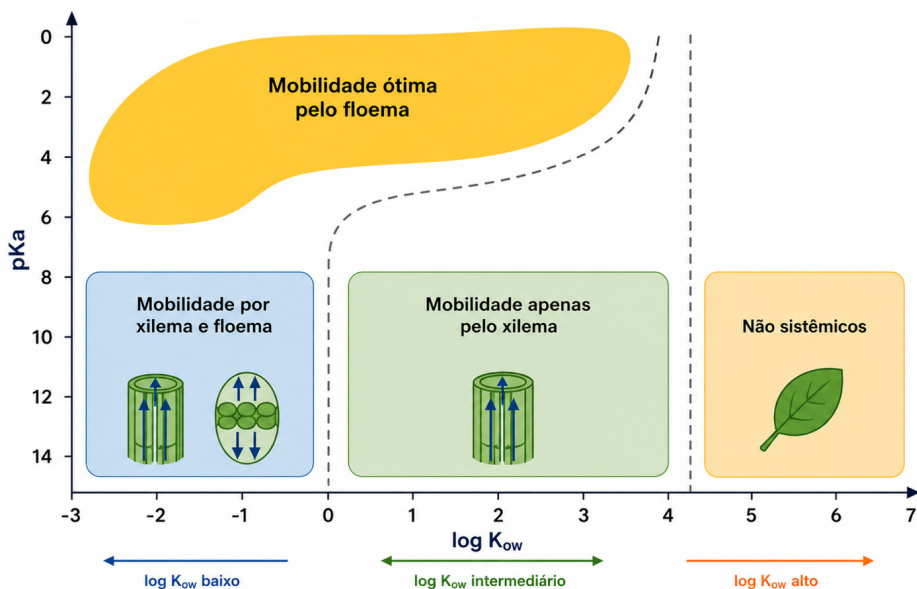


Figura 4. Relação entre grau de ionização (pK_a) e lipofilicidade ($\log K_{ow}$) associada aos padrões de translocação sistêmica dos herbicidas nas plantas.

Moléculas com valores intermediários de $\log K_{ow}$ apresentam melhor equilíbrio entre afinidade por água e lipídios, favorecendo tanto a travessia de membranas quanto a redistribuição sistêmica, especialmente via floema (Sterling, 1994; Cobb e Reade, 2010b). Em contraste, compostos altamente lipofílicos tendem a permanecer retidos nos tecidos próximos ao local de absorção, reduzindo sua mobilidade no interior da planta. Em muitos casos, apresentam comportamento predominantemente não sistêmico (Price, 1982; Hess, 2018). O grau de ionização também influencia o transporte. Herbicidas com caráter de ácido fraco e valores de pK_a compatíveis com o pH fisiológico celular conseguem alternar entre formas ionizadas e não ionizadas, característica que favorece sua redistribuição, principalmente pelo floema (Devine e Hall, 1990; Sterling, 1994).

4 METABOLISMO DE HERBICIDAS

O metabolismo corresponde ao conjunto de reações bioquímicas que modificam a estrutura molecular do composto após sua absorção e translocação, resultando, em geral, na redução de sua toxicidade para a planta. Esse processo é mediado por sistemas enzimáticos altamente especializados e altera propriedades físico-químicas da molécula, como solubilidade, mobilidade e atividade biológica (Nandula et al. 2019).

Em geral, o metabolismo vegetal converte moléculas lipofílicas em compostos mais polares e hidrossolúveis, favorecendo sua detoxificação e compartimentalização celular. Entre as principais enzimas envolvidas destacam-se as monooxigenases do citocromo P450 (Cyt-P450), glutathione S-transferases (GST), glicosiltransferases (GT), entre outras enzimas detoxificadoras capazes de atuar sobre diferentes classes químicas de herbicidas (Alcántara-de la Cruz et al. 2021, 2024a).

As reações metabólicas podem incluir processos como oxidação, redução, hidrólise, hidroxilação, entre outras, atuando sobre diferentes grupos químicos, como fenoxiacéticos, triazinas, ureias, sulfonilureias, dinitroanilinas e imidazolinonas. A diversidade dessas reações explica a capacidade das plantas em metabolizar compostos estruturalmente distintos (Nandula et al. 2019; Dimaano e Iwakami, 2021).

De acordo com sua suscetibilidade às transformações metabólicas, os herbicidas podem ser classificados em três grupos principais. Herbicidas estáveis apresentam pouca ou nenhuma desativação metabólica nas plantas, como glifosato e paraquate. Herbicidas metabolicamente desativados sofrem reações que originam compostos menos tóxicos, enquanto herbicidas metabolicamente ativados, também denominados pró-herbicidas, necessitam de transformação metabólica para adquirir atividade biológica ou aumentar sua fitotoxicidade (Cobb e Reade, 2010a; Nandula et al. 2019).

O metabolismo de herbicidas ocorre de forma sequencial e integrada, envolvendo três fases principais: modificação química da molécula, conjugação com compostos endógenos e posterior sequestro ou compartimentalização celular dos metabólitos formados (**Figura 5**).

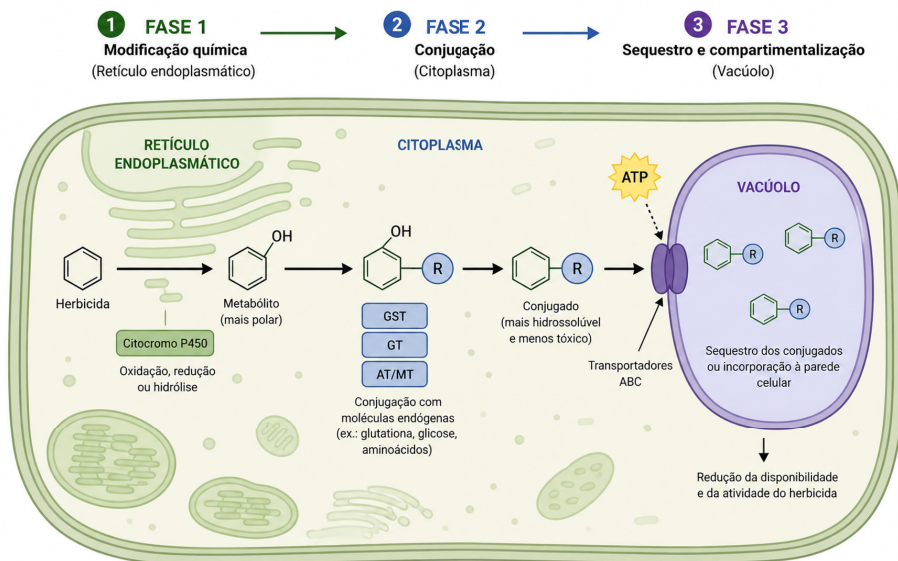


Figura 5. Principais fases do metabolismo de herbicidas nas plantas: modificação química (Fase I), conjugação (Fase II) e sequestro/compartimentalização (Fase III).

4.1 Fase I – Modificação química

A Fase I representa a etapa inicial e envolve reações de oxidação, redução ou hidrólise, frequentemente catalisadas por enzimas do complexo citocromo P450 localizadas no retículo endoplasmático (Dimaano e Iwakami, 2021). Essas transformações introduzem ou expõem grupos funcionais na molécula, aumentando sua polaridade e preparando o composto para as etapas subsequentes de conjugação. Como consequência, moléculas inicialmente lipofílicas tornam-se mais hidrofílicas. Dependendo do herbicida, a Fase I pode resultar tanto em detoxificação quanto em bioativação. Alguns pró-herbicidas necessitam dessas modificações para se tornarem biologicamente ativos. Entre os exemplos mais conhecidos estão os herbicidas do grupo dos ariloxifenoxipropionatos (FOPs), cujas formulações éster são convertidas em suas formas ácidas biologicamente ativas, como a transformação de diclofop-metílico em ácido-diclofop. Outros exemplos incluem a conversão de clomazona em cetoclomazona (Nandula et al. 2019).

4.2 Fase II – Conjugação

Na Fase II, os metabólitos formados anteriormente são conjugados com moléculas endógenas, como glutatona, açúcares, aminoácidos ou grupos malonil, originando compostos geralmente menos tóxicos e mais hidrossolúveis. Essas reações são catalisadas principalmente por GST, GT, aminoácido transferases (AT) e malonil transferases (MT) (Nandula et al. 2019; Dimaa-no e Iwakami, 2021). A conjugação reduz a reatividade química do herbicida e limita sua mobilidade no interior da planta. Em alguns casos, compostos que já possuem grupos funcionais adequados podem ingressar diretamente nessa etapa, sem necessidade de modificação prévia na Fase I. Embora os conjugados normalmente apresentem baixa toxicidade, parte deles ainda pode manter atividade biológica residual.

4.3 Fase III – Sequestro e compartimentalização

Na Fase III, os conjugados produzidos nas etapas anteriores são transportados para compartimentos celulares, principalmente vacúolos, ou incorporados à parede celular, reduzindo ainda mais sua disponibilidade e atividade biológica. Esse processo envolve proteínas transportadoras específicas, especialmente proteínas do tipo ABC (*ATP-binding cassette*), localizadas no tonoplasto e na membrana plasmática, que utilizam ATP para transportar os metabólitos conjugados (Nandula et al. 2019; Alcántara-de la Cruz et al. 2024a). O sequestro vacuolar representa uma etapa final de detoxificação, dificultando que o herbicida ou seus metabólitos retornem aos sítios de ação.

4.4 Metabolismo como base de seletividade e resistência

A maioria das plantas apresenta alguma capacidade de metabolizar herbicidas. Entretanto, a diferença entre tolerância e suscetibilidade está associada à velocidade e à eficiência com que essas transformações ocorrem. Culturas tolerantes conseguem detoxificar o herbicida antes que concentrações tóxicas se acumulem nos tecidos, enquanto espécies suscetíveis metabolizam o composto de forma lenta ou insuficiente, resultando em fitotoxicidade. Por essa razão, o metabolismo constitui um dos principais mecanismos fisiológicos associados à seletividade dos herbicidas (Nandula et al. 2019).

Nas últimas décadas, o metabolismo também passou a ocupar papel central na evolução da resistência em plantas daninhas. Populações anteriormente suscetíveis desenvolveram maior capacidade de detoxificação, tornando-se capazes de sobreviver a doses de herbicidas antes letais. Esse tipo de resistência representa atualmente um dos principais desafios do manejo de plantas daninhas (Gaines et al. 2020; Rigon et al. 2020).

Diferentemente da resistência associada a alterações no local de ação, a resistência metabólica pode conferir resistência cruzada a herbicidas com diferentes mecanismos de ação, inclusive a compostos aos quais a população nunca foi previamente exposta. Isso ocorre porque enzimas detoxificadoras conseguem atuar sobre moléculas estruturalmente distintas, reduzindo significativamente as opções de controle químico disponíveis (Délye et al. 2013; Dimaano e Iwakami, 2021).

5 SELETIVIDADE DE HERBICIDAS

As diferenças na absorção, translocação e, principalmente, no metabolismo dos herbicidas constituem a base fisiológica da seletividade agrônômica entre espécies vegetais. No entanto, a resposta seletiva não depende exclusivamente desses processos (Cobb e Reade, 2010a). Dose, formulação, tecnologia de aplicação, estágio de desenvolvimento das plantas e condições edafoclimáticas também influenciam a tolerância das culturas aos tratamentos herbicidas (Alcántara-de la Cruz et al. 2024b).

A seletividade é a capacidade de um tratamento controlar plantas daninhas sem provocar danos à cultura. Trata-se, portanto, de uma característica relativa, que varia conforme as condições de uso. Um herbicida considerado seletivo agronomicamente em determinada situação pode causar injúrias quando aplicado em doses mais elevadas, em estádios fenológicos inadequados ou sob condições ambientais desfavoráveis (Oliveira Jr e Inoue, 2011; Mendes et al. 2022b).

5.1 Tipos de seletividade

A seletividade agrônômica pode resultar de diferentes mecanismos que permitem à cultura tolerar o herbicida em maior intensidade que as plantas daninhas. Esses mecanismos envolvem características fisiológicas e metabólicas próprias da planta, alterações genéticas introduzidas artificialmente

ou ainda a separação espacial entre o herbicida e os tecidos sensíveis da cultura (Azania e Azania, 2014; Alcántara-de la Cruz et al. 2024b).

A seletividade agrônômica pode ser classificada em três grupos principais: fisiológica (ou genuína), adquirida e de posição. A interpretação dessa seletividade deve sempre considerar a combinação entre cultura, planta daninha, herbicida e ambiente. Quanto maior a diferença de tolerância entre a cultura e a espécie infestante, maior tende a ser a margem de segurança do tratamento (Oliveira Jr. e Inoue, 2011).

5.1.1 Seletividade fisiológica

A seletividade fisiológica, também denominada seletividade genuína, corresponde à capacidade natural de uma espécie ou cultivar tolerar determinado herbicida em função de características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas ou metabólicas próprias (Alcántara-de la Cruz et al. 2024b). Entre os principais mecanismos envolvidos destacam-se absorção, translocação e, sobretudo, metabolismo diferencial. Espécies tolerantes frequentemente absorvem menores quantidades do herbicida, restringem sua movimentação interna ou o metabolizam rapidamente antes do acúmulo de concentrações tóxicas nos tecidos-alvo (Cobb e Reade, 2010a; Nandula et al. 2019).

O metabolismo diferencial representa um dos mecanismos mais importantes de seletividade fisiológica. Culturas tolerantes apresentam elevada atividade de enzimas detoxificadoras, como Cyt-P450, GST e GT, capazes de converter rapidamente herbicidas em metabólitos menos tóxicos ou inativos (Cobb e Reade, 2010a; Dimaano e Iwakami, 2021). Esse processo explica, por exemplo, a seletividade de atrazina e nicosulfurom para o milho, bem como de lactofem e diclosulam para a soja (Mendes et al. 2022b).

Em outros casos, a seletividade fisiológica está relacionada à menor sensibilidade do local de ação. Herbicidas inibidores da ACCase, por exemplo, apresentam elevada seletividade para culturas dicotiledôneas porque essas espécies possuem uma forma plastídica da enzima menos sensível, permitindo o controle seletivo de gramíneas em culturas como soja, algodão e feijão. De maneira semelhante, gramíneas apresentam elevada tolerância a herbicidas auxínicos devido, entre outros fatores, à rápida metabolização desses compostos, possibilitando o uso seletivo de 2,4-D e dicamba em culturas como milho, trigo e pastagens (Reis et al. 2021; Alcántara-de la Cruz et

al. 2024b).

Características morfológicas também influenciam a seletividade fisiológica, incluindo arquitetura foliar, espessura da cutícula, composição das ceras epicuticulares, densidade de tricomas e profundidade do sistema radicular. Esses atributos afetam a retenção da calda, a absorção e a translocação do herbicida na planta (Hull, 1970; Price, 1982). Assim, a seletividade fisiológica resulta da integração de mecanismos que reduzem os efeitos fitotóxicos sem comprometer o desenvolvimento da cultura.

5.1.2 Seletividade adquirida

A seletividade adquirida corresponde à tolerância introduzida artificialmente em plantas cultivadas por meio de transgenia, mutagênese induzida, edição gênica ou programas de melhoramento genético (Yu et al. 2023; Luo et al. 2025). Essa tolerância pode resultar de alterações no local de ação, aumento da capacidade metabólica ou outros mecanismos que reduzem a sensibilidade da cultura ao herbicida. Dessa forma, cultivares geneticamente modificadas ou selecionadas tornam-se capazes de sobreviver a tratamentos originalmente tóxicos (Kumar et al. 2023; Torra et al. 2024).

Os exemplos mais conhecidos envolvem culturas transgênicas tolerantes a herbicidas de amplo espectro, como glifosato e glufosinato. Eventos transgênicos em soja, milho, algodão e canola permitiram aplicações pós-emergentes sobre as culturas, ampliando significativamente a eficiência do manejo químico (Dong et al. 2021; Yu et al. 2023).

Mais recentemente, técnicas de edição gênica passaram a ser utilizadas no desenvolvimento de cultivares tolerantes a herbicidas inibidores da ALS, ACCase e até auxínicos em culturas dicotiledôneas, ampliando as opções de manejo e diversificando os mecanismos de ação disponíveis (Dong et al. 2021; Luo e Liu, 2024). Além das tecnologias transgênicas, programas convencionais de melhoramento também têm selecionado cultivares naturalmente mais tolerantes a determinados herbicidas (Yu et al. 2023). Apesar das vantagens agronômicas, o uso repetitivo de um mesmo herbicida em sistemas com seletividade adquirida aumenta a pressão de seleção sobre as plantas daninhas e favorece a evolução da resistência (Délye et al. 2013; Gaines et al. 2020; Rigon et al. 2020).

5.1.3 Seletividade de posição

A seletividade de posição ocorre quando a tolerância diferencial entre cultura e planta daninha resulta da separação espacial entre o herbicida e os tecidos sensíveis da planta (Qasem, 2011; Reis et al. 2021). Nesse caso, a segurança do tratamento depende principalmente da posição relativa do produto em relação às estruturas de absorção, e não apenas da capacidade fisiológica da cultura em se detoxificar do herbicida. Esse mecanismo pode ocorrer tanto para aplicações em pré-emergência de herbicidas no solo como para aplicações em pós-emergência.

Para os herbicidas aplicados em pré-emergência, a seletividade toponômica está relacionada à distribuição do herbicida no perfil do solo e à profundidade de posicionamento das sementes ou estruturas de propagação da cultura, também denominada de seletividade por posição. Em muitas situações, as sementes da cultura permanecem abaixo da camada tratada, reduzindo o contato inicial com o herbicida, enquanto sementes de plantas daninhas permanecem próximas à superfície do solo, onde a concentração do produto é maior (Alcántara-de la Cruz et al. 2024b).

Herbicidas com baixa mobilidade no solo, como as dinitroanilinas, constituem exemplos clássicos desse tipo de seletividade. Compostos como trifluralina e pendimetalina permanecem concentrados nos primeiros centímetros do solo, controlando plântulas em germinação próximas à superfície, enquanto as raízes da cultura se desenvolvem abaixo da camada tratada. Mesmo herbicidas com mobilidade moderada, como diurom e metribuzim, podem apresentar seletividade de posição. Nessas situações, quando o herbicida atinge camadas mais profundas do solo, as raízes da cultura já se encontram mais desenvolvidas, reduzindo a exposição das regiões mais sensíveis ao produto (Mendes et al. 2022b).

Nas aplicações em pós-emergência, a seletividade ocorre quando herbicidas não seletivos são aplicados de forma dirigida, evitando contato direto com os tecidos capazes de absorvê-los. Essa modalidade de aplicação de herbicidas é amplamente utilizada em culturas perenes, como café e citros, e em culturas anuais de ciclo longo, como algodão e cana-de-açúcar. Aplicações dirigidas com protetores de barra, pingentes ou equipamentos de proteção permitem o uso seguro de herbicidas como glifosato, glufosinato e paraquate no controle de plantas daninhas nas entrelinhas das culturas (Qasem, 2011; Reis et al. 2021). Nesses casos, a seletividade resulta principal-

mente da separação física entre o herbicida e os tecidos sensíveis da planta cultivada.

5.2 Fatores que determinam a seletividade agrônômica de herbicidas

A seletividade agrônômica é um fenômeno dinâmico resultante da interação entre fatores relacionados à planta, ao herbicida e ao ambiente (Reis et al. 2021; Mendes et al. 2022b). Esses fatores influenciam a disponibilidade do herbicida, sua retenção e absorção, o transporte nos tecidos e sua capacidade de provocar efeito fitotóxico. Assim, a seletividade agrônômica deve sempre ser interpretada considerando a combinação entre cultura, planta daninha, herbicida, dose, estágio de desenvolvimento e condições ambientais no momento da aplicação. Entre os mecanismos fisiológicos envolvidos, destacam-se absorção, translocação e metabolismo diferencial, que permitem a determinadas espécies ou cultivares detoxificar o herbicida antes que concentrações tóxicas se acumulem nos tecidos-alvo (Alcántara-de la Cruz et al. 2024b).

A **Figura 6** apresenta os principais fatores associados ao ambiente, à planta e ao herbicida que influenciam a seletividade agrônômica dos tratamentos herbicidas.

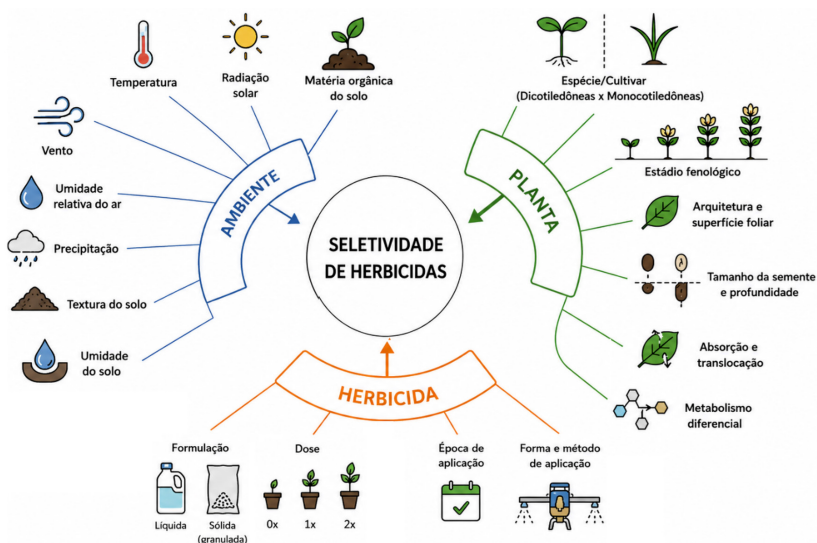


Figura 6. Principais fatores relacionados ao ambiente, à planta e aos herbicidas que influenciam a seletividade destes ingredientes ativos.

5.2.1 Fatores relacionados ao ambiente

As condições ambientais influenciam diretamente a seletividade agromônica ao alterar tanto o comportamento do herbicida no ambiente quanto a resposta fisiológica das plantas (Mendes et al. 2022b). Entre os fatores edáficos, textura do solo e teor de matéria orgânica exercem papel importante nos processos de sorção e dessorção, determinando a quantidade de herbicida disponível na solução do solo (De Prado et al. 2022). Em solos arenosos e pobres em matéria orgânica, a retenção do herbicida tende a ser menor, aumentando sua disponibilidade e o risco de fitotoxicidade. Em contraste, solos argilosos ou ricos em matéria orgânica apresentam maior capacidade de sorção, reduzindo a fração biologicamente ativa do produto. A umidade do solo também influencia a seletividade, principalmente por modificar a solubilização, movimentação e lixiviação do herbicida no perfil do solo. Em compostos mais solúveis, o excesso de água pode favorecer o deslocamento até regiões de maior atividade radicular, aumentando a absorção pelas plantas (Azania e Azania, 2014; De Prado et al. 2022).

Além das características do solo, fatores climáticos como temperatura, umidade relativa, luminosidade, nebulosidade, vento e precipitação interferem significativamente na seletividade agromônica. A temperatura afeta diretamente a atividade fisiológica e o metabolismo vegetal, alterando absorção, translocação e detoxificação dos herbicidas (Varanasi et al. 2016). Temperaturas baixas reduzem o metabolismo das plantas e podem comprometer a eficiência do tratamento, enquanto temperaturas elevadas favorecem perdas por volatilização e evaporação da calda. A umidade relativa influencia a hidratação da cutícula e o tempo de permanência das gotas na superfície foliar. Em condições de baixa umidade e alta radiação solar, ocorre maior deposição de ceras cuticulares, dificultando a absorção. Em contrapartida, ambientes mais úmidos favorecem a permeabilidade foliar e aumentam a absorção dos herbicidas (Price, 1982; Stagnari, 2007). Chuvas após a aplicação podem promover lavagem do produto, enquanto ventos intensos reduzem a deposição uniforme da pulverização sobre o alvo (Qasem, 2011; Yao et al. 2014). Na prática, a seletividade raramente é determinada por um único fator ambiental, mas sim pela interação simultânea entre solo, clima, planta e herbicida.

5.2.2 Fatores relacionados à planta

Características morfológicas, anatômicas, fisiológicas e fenológicas das plantas exercem influência sobre a seletividade agronômica dos herbicidas (Alcántara-de la Cruz et al. 2021). O estágio de desenvolvimento é um dos fatores mais importantes associados à sensibilidade das plantas. Em geral, aplicações realizadas em estádios iniciais tendem a proporcionar maior eficiência de controle. Plantas daninhas em estádios vegetativos avançados ou reprodutivos frequentemente apresentam maior tolerância em razão do maior desenvolvimento estrutural e de alterações fisiológicas (Reis et al. 2021; Mendes et al. 2022b). Da mesma forma, aplicações em fases inadequadas podem provocar injúrias mesmo em culturas normalmente seletivas ao herbicida.

A arquitetura do dossel e as características da superfície foliar também interferem na seletividade agronômica. O ângulo, número e disposição das folhas afetam a interceptação e retenção da calda. Folhas mais horizontais tendem a reter maior quantidade de herbicida, enquanto folhas inclinadas favorecem o escoamento. Além disso, densidade de tricomas, rugosidade da superfície, composição das ceras cuticulares e geometria dos estômatos influenciam diretamente a retenção e absorção foliar (Yao et al. 2014).

Diferenças entre espécies e cultivares também contribuem para a seletividade agronômica. Herbicidas auxínicos controlam preferencialmente dicotiledôneas e apresentam seletividade relativa para gramíneas como milho e trigo. Já os inibidores da ACCase permitem o controle seletivo de gramíneas em culturas dicotiledôneas devido à presença de formas menos sensíveis da enzima nos cloroplastos dessas espécies (Cobb e Reade, 2010a; Mendes et al. 2022b). Características das sementes e estruturas de propagação, como tamanho, profundidade no solo e quantidade de reservas, também influenciam a seletividade agronômica, especialmente de herbicidas pré-emergentes (Azania e Azania, 2014).

Entre os mecanismos fisiológicos envolvidos, o metabolismo diferencial representa um dos principais determinantes da tolerância. A quantidade efetivamente absorvida e redistribuída nos tecidos varia entre espécies, e em alguns herbicidas sistêmicos, como glifosato, dicamba e clorsulfurom, a translocação diferencial também desempenha papel importante na seletividade (Menendez et al. 2014; Nandula et al. 2019).

Mesmo quando o herbicida é absorvido e transportado em concentrações potencialmente tóxicas, sua atividade pode ser reduzida por processos metabólicos de detoxificação. Enzimas como Cyt-P450, GST e GT convertem herbicidas em metabólitos menos tóxicos ou inativos (Cobb e Reade, 2011; Dimaano e Iwakami, 2021). Em muitos casos, a diferença entre tolerância e suscetibilidade está diretamente relacionada à velocidade com que a planta consegue metabolizar o composto. Quando essas características estão presentes nas culturas, tornam-se altamente desejáveis do ponto de vista agrônomo. Entretanto, em plantas daninhas, representam importantes mecanismos de resistência metabólica, dificultando o manejo químico (Délye et al. 2013). Em algumas culturas, a seletividade pode ser ampliada pelo uso de protetores químicos (*safeners*), compostos capazes de induzir mecanismos de detoxificação e aumentar a tolerância da cultura ao herbicida (Jablonkai, 2013; Zhao et al. 2023).

5.2.3 Fatores relacionados ao herbicida

A seletividade agrônômica também depende das propriedades físico-químicas do herbicida e da forma como o produto é utilizado. Características como lipofilicidade, solubilidade, volatilidade, estabilidade e persistência influenciam sua interação com o solo e os tecidos vegetais, afetando absorção, mobilidade e atividade biológica (Mendes et al. 2022b).

A dose aplicada constitui um dos principais fatores determinantes da seletividade. Mesmo herbicidas considerados seletivos podem causar injúrias quando aplicados acima da capacidade de tolerância da cultura. A resposta à dose varia conforme espécie, cultivar e estágio fenológico. Embora o milho apresente tolerância natural ao nicosulfurom, por exemplo, aplicações em doses elevadas podem causar injúrias e redução de produtividade (Spader e Vidal, 2001; Oliveira Jr. e Inoue, 2011).

A formulação comercial também influencia propriedades como absorção, volatilidade, persistência e mobilidade do herbicida. Assim, diferentes formulações de um mesmo ingrediente ativo podem apresentar distintos níveis de seletividade agrônômica. Compostos formulados como sais, ésteres ou granulados apresentam comportamento diferenciado no ambiente e na planta (Qasem, 2011; Azania e Azania, 2014). Além disso, a tecnologia de aplicação exerce forte influência sobre a segurança do tratamento. Aplicações dirigidas, posicionamento adequado do herbicida no solo, escolha correta

das pontas de pulverização e uso de equipamentos de proteção reduzem o contato do produto com tecidos sensíveis da cultura (Yao et al. 2014; Reis et al. 2021).

Em herbicidas de baixa mobilidade no solo, como as dinitroanilinas, a seletividade frequentemente está associada à separação espacial entre o herbicida e os tecidos de absorção da cultura, caracterizando seletividade de posição (Mendes et al. 2022b; Alcántara-de la Cruz et al. 2024b).

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A eficiência dos herbicidas resulta da interação entre propriedades físico-químicas da molécula, processos fisiológicos das plantas e condições edafoclimáticas. A dinâmica de absorção, translocação e metabolismo determina tanto a capacidade de controle das plantas daninhas quanto a seletividade dos herbicidas, permitindo que determinadas culturas tolerem o ingrediente ativo sem comprometer seu desenvolvimento e produtividade.

As diferenças fisiológicas e metabólicas entre espécies vegetais constituem a base da seletividade agronômica e explicam por que um mesmo herbicida pode ser altamente eficiente sobre plantas daninhas e, ao mesmo tempo, apresentar segurança de uso na cultura. Entretanto, alterações nesses mesmos processos também podem favorecer a evolução da resistência, reduzindo a eficiência do controle químico ao longo do tempo.

A compreensão das interações herbicida-planta é fundamental para o uso racional dos herbicidas, para a manutenção da seletividade agronômica dos ingredientes ativos e para o desenvolvimento de estratégias de controle químico mais eficientes e sustentáveis nos sistemas agrícolas.

Agradecimentos

Mariana Ramirez-Castillo agradece à CAPES pela concessão de bolsa de pesquisa.

Referências

Alcántara-de la Cruz R, Amaral GS, Mendes KF, et al. Absorption, translocation, and metabolism studies of herbicides in weeds and crops. In Mendes KF, editor: *Radioisotopes in Weed Research*. Boca Raton, 2021, CRC Press, pp. 127–154.

Alcántara-de la Cruz R, Brochado MG, Rojano-Delgado AM, Velini ED, De Prado R. Ab-

sorção, translocação e metabolismo de herbicidas. In Alcántara-de la Cruz R, Dominguez-Valenzuela JA, Carbonari CA, editors: *Bases da Ciência das Plantas Daninhas/Bases de la Ciencia de la Maleza*. Brasil, 2024a, Fepaf, pp. 71–83.

Alcántara-de la Cruz R, Carrara T, da Silveira HM, Gomes da Silva EM, Portugal J. Seletividade e classificação de herbicidas. In Alcántara-de la Cruz R, Dominguez-Valenzuela JA, Carbonari CA, editors: *Bases da Ciência das Plantas Daninhas/Bases de la Ciencia de la Maleza*. Brasil, 2024b, Fepaf, pp. 60–70.

Azania CAM, Azania AAPM. Seletividade de herbicidas. In Monquero PA, editor: *Aspectos da Biologia e Manejo das Plantas Daninhas*. São Carlos, 2014, RIMA, pp. 217–232.

Burkhardt J, Basi S, Pariyar S, Hunsche M. Stomatal penetration by aqueous solutions – An update involving leaf surface particles. *New Phytol* 193:774–787, 2012.

Cobb AH, Reade JPH. Herbicide selectivity and metabolism. In Cobb AH, Reade JPH, editors: *Herbicides and Plant Physiology*. New York, 2010a, Wiley, pp. 70–86.

Cobb AH, Reade JPH. Herbicide uptake and movement. In Cobb AH, Reade JPH, editors: *Herbicides and Plant Physiology*. New York, 2010b, Wiley, pp. 50–69.

Concenco G, Galon L. Plasmodesmata: Symplastic transport of herbicides within the plant. In Soloneski S, Larramendy ML, editors: *Herbicides, Theory and Applications*. London, 2011, IntechOpen, pp. 455–470.

Dayan FE, Barker A, Bough R, et al. Herbicide mechanisms of action and resistance. In Moo-Young M, editor: *Comprehensive Biotechnology, Vol 4*. Pergamon, 2019, Elsevier, pp. 36–48.

De Prado R, Palma-Bautista CP, Vazquez-García JG, Alcántara-de la Cruz R. Influence of herbicide environmental behavior on weed management. In Mendes KF, editor: *Interactions of Biochar and Herbicides in the Environment*. Boca Raton, 2022, CRC Press, pp. 53–77.

Délye C, Jasieniuk M, Le Corre V. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends Genet* 29:649–658, 2013.

Devine MD, Hall LM. Implications of sucrose transport mechanisms for the translocation of herbicides. *Weed Sci* 38:299–304, 1990.

Dimaano NG, Iwakami S. Cytochrome P450-mediated herbicide metabolism in plants: Current understanding and prospects. *Pest Manag Sci* 77:22–32, 2021.

Dong H, Huang Y, Wang K. The development of herbicide resistance crop plants using CRISPR/Cas9-mediated gene editing. *Genes* 12:912, 2021.

Duke SO, Dayan FE. Herbicides. In eLS. Chichester, 2018, John Wiley e Sons, 9 p.

Fernández V, Eichert T. Uptake of hydrophilic solutes through plant leaves: Current state of knowledge and perspectives of foliar fertilization. *Crit Rev Plant Sci* 28:36–68, 2020.

Fontes HR, Procópio SO, Cargnelutti Filho A, Ferreira JMS, Fernandes MF. Avaliação

de diferentes herbicidas para erradicação química de coqueiros infectados com re-sinose. *Planta Daninha* 27:849-857, 2009.

Gaines TA, Duke SO, Morran S, et al. Mechanisms of evolved herbicide resistance. *J Biol Chem* 295:10307–10330, 2020.

Hess FD. Herbicide absorption and translocation and their relationship to plant tolerances and susceptibility. In Duke SO, editor: *Weed Physiology, Vol II: Herbicide Physiology*. Boca Raton, 2018, CRC Press, pp. 191–214.

Hull HM. Leaf structure as related to absorption of pesticides and other compounds. In Gunther FA, Gunther JD, editors: *Residue Reviews*. New York, 1970, Springer, pp. 1–150.

Jablonkai I. Herbicide safeners: Effective tools to improve herbicide selectivity. In Price AJ, Kelton JA, editors: *Herbicides – Current Research and Case Studies in Use*. London, 2013, IntechOpen, pp. 589–620.

Kumar K, Gambhir G, Dass A, et al. Genetically modified crops: Current status and future prospects. *Planta* 251:91, 2020.

Luo Q, Liu Y. Breeding herbicide-resistant rice using CRISPR-Cas gene editing and other technologies. *Plant Commun* 6:101172, 2025.

Mendes KF, Mielke KC, D'Antonino L, Silva AA. Absorption, translocation, and metabolism of herbicides in plants. In Ferreira KF, Silva AA, editors: *Applied Weed and Herbicide Science*. Cham, 2022a, Springer Nature Switzerland AG, pp. 157–186.

Mendes KF, Silva AA, Mielke KC. Classificação, seletividade e mecanismo de ação de herbicidas. In Mendes KF, Silva AA, editors: *Plantas Daninhas – Herbicidas*. São Paulo, 2022b, Oficina de Textos, pp. 7–56.

Menendez J, Rojano-Delgado MA, De Prado R. Differences in herbicide uptake, translocation, and distribution as sources of herbicide resistance in weeds. *Amer Chem Soc Symp Ser* 1171:141–157, 2014.

Nandula VK, Riechers DE, Ferhatoglu Y, et al. Herbicide metabolism: Crop selectivity, bioactivation, weed resistance, and regulation. *Weed Sci* 67:149–175, 2019.

Nissen SJ, Sterling TM, Namuth DM. Root absorption and xylem translocation. Website, 2021. Available at: <http://passel-test.unl.edu/beta/pages/printinformationmodule.php?idinformationmodule=1057703469>. Accessed 25 Apr 2024.

Oliveira Jr RS, Inoue MH. Seletividade de herbicidas para culturas e plantas daninhas. In Oliveira Jr RS, Constantin J, Inoue MH, editors: *Biologia e Manejo de Plantas Daninhas*. Curitiba, 2011, Omnipax, pp. 243–262.

Price CE. A review of the factors influencing the penetration of pesticides through plant leaves. In Cutler DF, Alvin KL, Price CE, editors: *The Plant Cuticle*. New York, 1982, Academic Press, pp. 237–252.

Qasem JR. Herbicides applications: Problems and considerations. In Kortekamp A,

editor: *Herbicides and Environment*. London, 2011, IntechOpen, pp. 643–664.

Reis FC, Mendes KF, Baccini L, et al. Seletividade, hormesis e fisiologia dos herbicidas nas plantas. In Barroso AAM, Murata AT, editors: *Matologia: Estudos sobre Plantas Daninhas*. Jaboticabal, 2021, Fábrica da Palavra, pp. 295–323.

Rigon CA, Gaines TA, Küpper A, Dayan FE. Metabolism-based herbicide resistance, the major threat among the non-target site resistance mechanisms. *Outlooks Pest Manag* 31:162–168, 2020.

Stagnari F. A review of the factors influencing the absorption and efficacy of lipophilic and highly water-soluble post-emergence herbicides. *Eur J Plant Sci Biotechnol* 1:22–35, 2007.

Sterling TM. Mechanisms of herbicide absorption across plant membranes and accumulation in plant cells. *Weed Sci* 42:263–276, 1994.

Spader V, Vidal RA. Selectivity and rate of economic injury of nicosulfuron on corn treated at different growth stages. *Cien Rural* 31:929–934, 2001.

Székács A. Herbicide mode of action. In Zaller JG, editor: *Herbicides*. Amsterdam, 2021, Elsevier, pp. 41–86.

Torra J, Alcántara-de la Cruz R, Figueiredo MRA, et al. Metabolism of 2,4-D in plants: Comparative analysis of metabolic detoxification pathways in tolerant crops and resistant weeds. *Pest Manag Sci* 80:6041–6052, 2024.

Varanasi A, Prasad PVV, Jugulam M. Impact of climate change factors on weeds and herbicide efficacy. *Adv Agron* 135:107–146, 2016.

Wahlers RL, Burton JD, Maness EP, Skroch WA. Physiological characteristics of a stem cut and blade delivery method of application. *Weed Sci* 45:746–749, 1997.

Yao C, Myung K, Wang N, Johnson A. Spray retention of crop protection agrochemicals on the plant surface. *Amer Chem Soc Symp Ser* 1171:1–22, 2014.

Yu X, Sun Y, Lin C, et al. Development of transgenic maize tolerant to both glyphosate and glufosinate. *Agronomy* 13:226, 2023.

Zhao Y, Ye F, Fu Y. Research progress on the action mechanism of herbicide safeners: A review. *J Agric Food Chem* 71:3639–3650, 2023.

Destino Ambiental dos Herbicidas em Sistemas Agrícolas

Yure Marin Guidi¹

Caio Antonio Carbonari²

Edivaldo Domingues Velini³

Ricardo Alcántara-de la Cruz⁴

1 INTRODUÇÃO

As propriedades físico-químicas dos herbicidas desempenham papel central em seu comportamento ambiental, influenciando processos como sorção, lixiviação, volatilização, degradação, mobilidade e disponibilidade na solução do solo para absorção pelas plantas. Essas propriedades determinam a afinidade das moléculas pelas diferentes fases do sistema solo-água-plantas e condicionam sua interação com o solo, a água e os organismos, afetando tanto a eficácia agrônômica quanto os riscos associados ao seu uso (Shaner, 2014). Consequentemente, estão diretamente relacionadas à seletividade, à persistência e à eficiência biológica dos herbicidas.

A compreensão integrada dessas propriedades permite prever o desempenho de diferentes herbicidas em distintas condições edafoclimáticas e orientar estratégias de manejo mais eficientes e sustentáveis (De Prado et al. 2022). Modelos preditivos e classificações baseados em parâmetros físico-químicos são amplamente utilizados para estimar o potencial de lixiviação e risco ambiental, constituindo ferramentas importantes para a pesquisa e a regulamentação desses compostos (Mendes et al. 2023).

Após a aplicação, os herbicidas passam a interagir com o sistema solo-plantas-atmosfera, podendo sofrer retenção nas partículas do solo, transpor-

1 Graduando em Agronomia, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: yure.guidi@ufv.br

2 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UNESP, Botucatu, Brasil. E-mail: caio.carbonari@unesp.br

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UNESP, Botucatu, Brasil. E-mail: edivaldo.velini@unesp.br

4 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

te no perfil do solo ou na atmosfera e transformação química ou biológica (Sarker et al. 2024). A intensidade desses processos depende da interação entre as propriedades da molécula, do solo, as condições ambientais e as práticas de manejo adotadas (**Figura 1**).

De forma geral, o comportamento dos herbicidas no ambiente resulta da interação entre diferentes grupos de fatores (De Prado et al. 2022). Entre eles destacam-se: (i) fatores de manejo, como dose aplicada, tecnologia de aplicação, sistema de cultivo e cobertura vegetal; (ii) propriedades físico-químicas do herbicida, que determinam sua solubilidade, sorção, volatilização e persistência; (iii) condições ambientais, incluindo temperatura, precipitação, radiação solar e atividade microbiana; e (iv) propriedades do solo, como teor de matéria orgânica (MO), textura, pH e capacidade de troca catiônica (CTC).

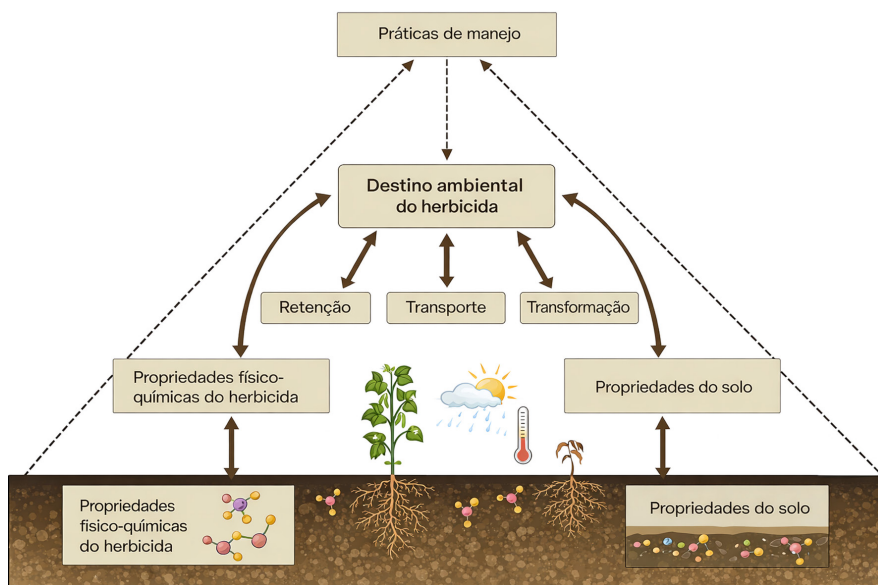


Figura 1. Principais fatores que influenciam o comportamento e a dinâmica ambiental dos herbicidas em sistemas agrícolas. A interação entre propriedades físico-químicas das moléculas, características do solo, condições climáticas e práticas de manejo determina processos ambientais no sistema solo-planta-atmosfera.

Este capítulo está organizado em três partes. Inicialmente, discutem-se as propriedades físico-químicas que influenciam o comportamento dos herbicidas; em seguida, os fatores do sistema agrícola que modulam a dinâmica

desses pesticidas no ambiente; e, por fim, os principais processos que determinam o destino dessas moléculas.

2 PROPRIEDADES FÍSICO-QUÍMICAS DOS HERBICIDAS

As diferenças nas propriedades físico-químicas dos herbicidas determinam variações na retenção, mobilidade, persistência e disponibilidade das moléculas na solução do solo, tornando o conhecimento dessas propriedades essencial para um uso racional, eficiente e sustentável desses compostos (Haevens et al. 2017). Essas propriedades constituem a base para compreender o comportamento ambiental dos herbicidas em sistemas agrícolas. Diversos parâmetros físico-químicos são utilizados para descrevê-las e interpretar o comportamento ambiental das moléculas, incluindo propriedades relacionadas à ionização, partição entre fases, sorção no solo e persistência no ambiente. A predição da dinâmica ambiental dos herbicidas no ambiente considera a interação entre suas propriedades físico-químicas; portanto, não é coerente analisá-las de forma isolada.

2.1 Coeficientes de dissociação

O coeficiente de dissociação ácido-base (pK_a/pK_b) expressa a tendência de uma molécula se dissociar em função do pH do meio (De Prado et al. 2022; Found et al. 2024). As formas ionizadas apresentam comportamento distinto das formas neutras, influenciando retenção, mobilidade e absorção pelas plantas. De modo geral, quanto maior o pK_a , mais fraca é a acidez da molécula e menor sua tendência de se dissociar em forma aniônica (Mendes et al. 2022b). Herbicidas ácidos tendem a doar prótons, enquanto herbicidas básicos tendem a aceitá-los; moléculas não ionizáveis apresentam comportamento predominantemente neutro (Kah e Brown, 2007). Assim, as propriedades ácido-base influenciam a distribuição do herbicida entre a solução do solo e a fase sólida, condicionando seu movimento e absorção pelas plantas. Em termos práticos, variações de pH na calda de aplicação ou no solo, como ocorre na calagem, podem alterar a forma molecular de herbicidas ionizáveis e, conseqüentemente, sua dinâmica e eficácia.

2.2 Coeficiente de partição octanol-água

O coeficiente de partição octanol-água (K_{ow}) expressa a afinidade de uma molécula pela fase polar (água) ou apolar (n-octanol), constituindo um

indicativo de sua lipofilicidade (Finizio et al. 1997). Esse parâmetro permite interpretar sua distribuição entre fases aquosas e orgânicas no ambiente. Valores baixos de K_{ow} indicam elevada solubilidade em água, maior mobilidade e maior suscetibilidade à metabolização e biodegradação, resultando em menor persistência no solo. Em contraste, valores elevados de K_{ow} indicam maior tendência de sorção à matéria orgânica e às partículas do solo, reduzindo a mobilidade e aumentando a persistência da molécula (Kah e Brown, 2007; Carpio et al. 2021). Adicionalmente, o K_{ow} também se relaciona com a retenção na palhada, sendo que moléculas mais lipofílicas tendem a permanecer mais adsorvidas nesse material. Em sistemas de plantio direto, a presença de resíduos culturais pode limitar a chegada do herbicida ao solo, comprometendo sua eficácia.

2.3 Solubilidade em água

A solubilidade em água (S_w) corresponde à quantidade máxima de uma molécula de herbicida (mg) que se dissolve em água a 20–25 °C, representando um importante indicador de sua disponibilidade na solução do solo. Esse parâmetro está diretamente relacionado ao potencial de transporte das moléculas na fase aquosa do solo. Herbicidas hidrofílicos (mais polares) apresentam maior afinidade pela água (Kah e Brown, 2007; Taylor et al. 2020). Herbicidas com valores elevados de S_w , geralmente associados a baixos valores de K_{ow} , tendem a apresentar maior mobilidade no ambiente, especialmente por escoamento superficial e lixiviação (Finizio et al. 1997; Mendes et al. 2023).

2.4 Pressão de vapor

A pressão de vapor (**PV**) expressa a tendência de um herbicida volatilizar a partir de seu estado sólido ou líquido, indicando sua propensão a ser transferido para a atmosfera na forma de vapor. Herbicidas com maiores valores de PV tendem a apresentar menor persistência no solo devido às perdas por volatilização (Pires et al. 2022). A volatilização aumenta com a elevação da temperatura e com a redução da umidade relativa do ar, embora esse parâmetro isoladamente não determine a taxa efetiva de volatilização observada em condições de campo (Bedos et al. 2002, 2006).

2.5 Constante da lei de Henry

A constante da lei de Henry (K_H), também denominada coeficiente de partição ar-água, integra informações relacionadas à S_w e à PV, sendo utilizada como indicador do potencial de volatilização de herbicidas presentes na solução do solo (Bedos et al. 2002), sendo mais relevante para compostos predominantemente presentes na fase aquosa e com baixa sorção ao solo. Enquanto a PV descreve a tendência de uma molécula volatilizar a partir da fase pura, a K_H expressa o equilíbrio entre as fases aquosa e gasosa quando o composto está dissolvido em água. Dessa forma, a K_H expressa a relação entre a pressão parcial do herbicida na fase gasosa e sua concentração na fase aquosa em determinada temperatura, geralmente reportada a 20–25 °C (Sharkey et al. 2022).

2.6 Coeficiente de sorção-dessorção

O coeficiente de sorção (K_d) relaciona a quantidade de herbicida presente na solução do solo com a quantidade sorvida pela fase sólida após o sistema atingir o equilíbrio (Mendes et al. 2020b). Como a MO apresenta elevada capacidade de sorção, o K_d frequentemente é normalizado em relação ao teor de carbono orgânico, originando o coeficiente K_{oc} . Esses parâmetros indicam a afinidade do herbicida pela fase sólida do solo, considerando a fração mineral (K_d) e a fração orgânica (K_{oc}) (Chianese et al. 2020). Valores elevados de K_{oc} indicam maior sorção e menor mobilidade das moléculas no perfil do solo (Mendes et al. 2020b).

2.7 Tempo de meia-vida da degradação

O tempo de meia-vida de degradação (DT_{50}) corresponde ao período necessário para que 50% da quantidade inicial do herbicida seja degradada no ambiente. Esse parâmetro pode variar de poucos dias a vários anos, dependendo do tipo de solo, pH, condições climáticas e sistema de cultivo (Mendes et al. 2020a). Além disso, a dose aplicada também pode influenciar a dinâmica de dissipação da molécula no ambiente (Kah et al. 2012).

2.8 Vida média residual

A vida média residual (RL_{50}) indica o tempo necessário para que 50% da atividade residual do herbicida deixe de ser detectável no sistema agrícola, en-

quanto a fração restante ainda pode causar efeitos fitotóxicos em plantas sensíveis (Paula et al. 2023). Diferentemente do DT_{50} , que descreve a degradação química da molécula, o RL_{50} está relacionado à duração da atividade residual do herbicida no ambiente. Por essa razão, esse parâmetro é particularmente relevante para avaliar o risco de *carryover* em culturas subsequentes (Curran, 2016). O RL_{50} pode ser avaliado por parâmetros biológicos, como a resposta de plantas bioindicadoras ao longo do tempo. Diversos fatores, como condições ambientais, tipo de solo, práticas agrícolas, propriedades químicas do herbicida e sensibilidade das plantas, influenciam o RL_{50} (Figura 2).

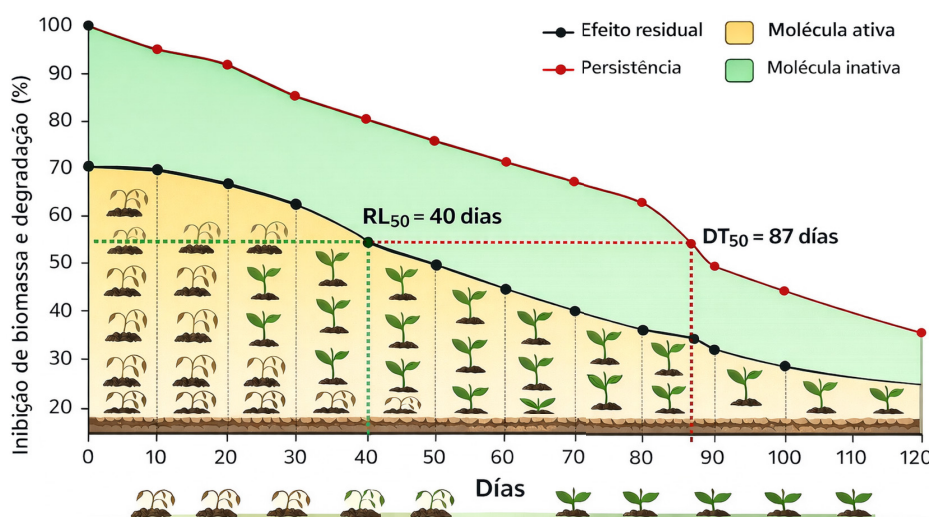


Figura 2. Representação conceitual da diferença entre DT_{50} (tempo para degradação de 50% da molécula no ambiente) e RL_{50} (duração da atividade residual biologicamente detectável do herbicida no sistema de cultivo). Fonte: Mendes et al. (2020a).

2.9 Influência das propriedades físico-químicas no destino dos herbicidas

Embora as propriedades físico-químicas das moléculas de herbicidas estabeleçam o potencial básico de mobilidade, persistência e retenção dos herbicidas, o comportamento observado no campo também depende das condições ambientais e de manejo nas quais esses compostos são aplicados.

Tabela 1. Principais características físico-químicas (Car. F-Q) associadas ao comportamento ambiental de herbicidas, com faixas indicativas e exemplos representativos

Car. F-Q	Definição	Implicação	Faixa indicativa	Tendência ambiental	Exemplos comuns
pK_a/pK_b	dissociação (grau de ionização)	mobilidade / absorção	depende da molécula	forma ionizada ou neutra	2,4-D, imazetapir
K_{ow}	partição hidrofóbica (distribuição entre fases)	sorção vs mobilidade	< 2	alta solubilidade, baixa sorção	glifosato, bentazona
			2 – 4	mobilidade moderada	atrazina, metribuzim
			> 4	baixa solubilidade, sorção elevada	trifluralina, pendimetalina
S_w	dissolução (transporte em água)	mobilidade no solo	< 10	baixa lixiviação	pendimetalina
			10 – 100	moderada	atrazina
			> 100	alta lixiviação	glifosato, metribuzim
PV	volatilização (perda para atmosfera)	volatilização	< 10^{-7}	baixa	glifosato
			10^{-7} – 10^{-4}	moderada	atrazina
			> 10^{-4}	elevada	trifluralina
K_H	equilíbrio ar-água (volatilização a partir da solução)	volatilização	< 10^{-5}	baixa	glifosato
			10^{-5} – 10^{-2}	moderada	atrazina
			> 10^{-2}	elevada	trifluralina
K_{oc}	sorção (interação com o solo)	mobilidade no solo	< 100	alta (sorção baixa)	imazetapir
			100 – 500	moderada	atrazina
			> 500	baixa (sorção elevada)	pendimetalina
DT_{50}	degradação (meia-vida)	persistência química	< 30 dias	baixa	glufosinate
			30 – 100 dias	moderada	atrazina
			> 100 dias	alta	imazapir
RL_{50}	efeito residual	persistência biológica	varia conforme o herbicida	risco de <i>carryover</i>	imazapir, sulfometuron

Nesse contexto, os parâmetros discutidos nesta seção constituem importantes indicadores para interpretar o destino ambiental dessas moléculas. A **Tabela 1** sintetiza os principais parâmetros físico-químicos associados ao comportamento ambiental dos herbicidas, incluindo faixas indicativas associadas a diferentes tendências de mobilidade, sorção, volatilização e persistência no ambiente.

3 FATORES AMBIENTAIS QUE REGEM A DINÂMICA DOS HERBICIDAS

O comportamento ambiental dos herbicidas em sistemas agrícolas resulta da interação entre condições ambientais e práticas de manejo adotadas no sistema de produção. Entre esses componentes destacam-se as propriedades do solo, as condições climáticas e as decisões agronômicas relacionadas ao manejo das culturas. A interação entre esses elementos modula processos como retenção, transporte e transformação das moléculas no ambiente.

3.1 Propriedades físicas, químicas e biológicas do solo

O solo é constituído pelas fases sólida, líquida e gasosa. A fase sólida é formada por minerais e MO em constante renovação, enquanto a fase líquida, onde os herbicidas se distribuem principalmente, contém água e solutos; a fase gasosa é composta principalmente por oxigênio e dióxido de carbono (Parven et al. 2025).

No solo, as moléculas de herbicidas passam por diferentes processos físicos, químicos e biológicos que determinam seu destino no ambiente, sendo a persistência um dos aspectos centrais dessa dinâmica (Peña et al. 2020; Sarker et al. 2024). A persistência pode ser desejável para herbicidas aplicados em pré-emergência, mas também ocorre em moléculas que são posicionadas na pós-emergência ou aqueles herbicidas que apresentam atividade dupla (pré- e pós-emergente). Quando prolongada, pode resultar em *carryover* e afetar culturas subsequentes (**Figura 3**). A duração da persistência depende da interação entre propriedades físico-químicas da molécula, atributos do solo (textura, composição mineralógica, teor de MO e atividade microbiana) e as condições ambientais (Gevao et al. 2000; Fenner et al. 2013).

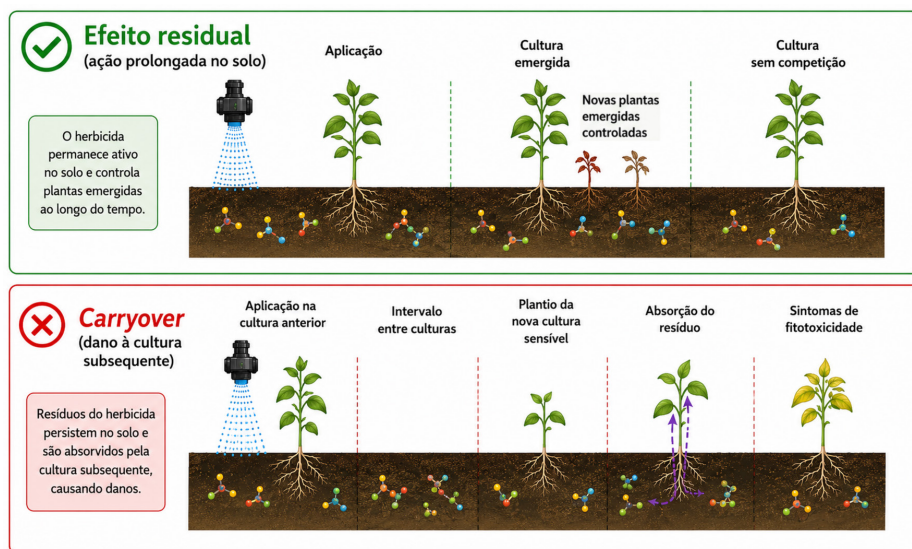


Figura 3. Representação conceitual da diferença entre efeito residual e *carryover* de herbicidas em sistemas agrícolas.

3.1.1 Textura do solo

A proporção de areia, silte e argila influencia o espaço poroso e o transporte de água, solutos e gases, impactando a atividade e persistência de herbicidas por meio de sorção, lixiviação e volatilização (Kah et al. 2012; Fenner et al. 2013). Em solos com maior teor de MO e argila, a persistência dos herbicidas tende a ser maior devido à maior sorção nesses componentes, o que pode aumentar o risco de efeitos residuais em culturas subsequentes (Kah e Brown, 2007). Herbicidas básicos fracos (atrazina, hexazinona, simazina) e não iônicos (alocloro) apresentam maior tendência de sorção que herbicidas ácidos fracos (inibidores da ALS) (Sousa, 2022). A textura do solo também influencia a atividade microbiana, afetando a taxa de degradação dos herbicidas no ambiente.

3.1.2 Mineralogia

Argilas como montmorilonita e vermiculita possuem maior capacidade de sorção de herbicidas devido à sua capacidade de expansão e à maior área superficial específica. Essas propriedades favorecem interações químicas entre as superfícies minerais e as moléculas de herbicidas, aumentando

sua retenção no solo (Sparks e Swift, 2002; Curran, 2016). A formação de cargas nas argilas ocorre por substituição isomórfica nas camadas tetraédricas e octaédricas, permitindo que água e herbicidas penetrem entre os planos basais e causem expansão do material. Os óxidos de ferro e alumínio, presentes em altas concentrações em solos altamente intemperizados, como os Latossolos, também contribuem para a sorção de herbicidas, principalmente ácidos fracos (Gomes et al. 2001; De Prado et al. 2022). A **Figura 4** apresenta alguns dos principais constituintes do solo e sua capacidade relativa de sorção.

Constituinte do Solo	Tamanho de Partícula	Área Superficial Específica ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$)	CTC ($\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$)	Capacidade de Sorção
 Matéria Orgânica	Coloidal ($< 0,002 \text{ mm}$)	500 – 800	200 – 400	Muito Alta
 Vermiculita	Argila expansiva (2:1)	600 – 800	100 – 150	Alta
 Montmorilonita	Argila expansiva (2:1)	600 – 800	80 – 150	Alta
 Illita	Argila não expansiva (2:1)	65 – 100	10 – 40	Média
 Clorita	Argila estruturada (2:1:1)	25 – 40	10 – 40	Baixa a Média
 Caolinita	Argila não expansiva (1:1)	10 – 30	3 – 15	Baixa
 Óxidos de Fe e Al	Óxidos e hidróxidos	100 – 800	2 – 6	Muito Baixa
Menor tamanho → Maior sorção Maior área superficial → Maior sorção Maior CTC → Maior sorção				

Figura 4. Capacidade relativa de sorção de herbicidas por diferentes constituintes do solo, considerando características como tamanho de partículas, área superficial específica e capacidade de troca catiônica (CTC). Adaptado de Oliveira et al. (2011).

3.1.3 Matéria orgânica

A MO exerce forte influência na sorção de herbicidas no solo, especialmente de herbicidas pré-emergentes. Em geral, a sorção tende a ser mais estável na MO em comparação com minerais do solo (Kah e Brown, 2007; Carpio et al. 2021). A MO pode ser dividida em substâncias humificadas e não humificadas, sendo as substâncias húmicas (ácidos fúlvicos, ácidos húmicos e humina) mais ativas na sorção de herbicidas. A intensidade da sorção depende tanto do tipo de herbicida quanto da proporção dessas frações orgânicas. Por exemplo, herbicidas iônicos e não iônicos apresentam maior afinidade pela humina do que pelos ácidos húmicos ou fúlvicos (Alister et

al. 2020). Solos com maior teor de MO reduzem a lixiviação de herbicidas, diminuindo o risco de contaminação de águas superficiais e subterrâneas (Aguiar et al. 2023).

3.1.4 Atividade microbiana

A atividade microbiana é um fator central na biodegradação de herbicidas no solo e está fortemente relacionada ao teor de MO (Mendes et al. 2020a). Solos ricos em MO apresentam maior diversidade microbiana, o que tende a favorecer a degradação dessas moléculas. Em muitos casos, a adição de MO acelera esse processo; entretanto, a sorção do herbicida na MO pode reduzir sua disponibilidade para os microrganismos, prolongando sua persistência no ambiente (Guimarães et al. 2022). A interação entre textura do solo, teor de MO e atividade microbiana deve ser considerada na definição de doses de herbicidas pré-emergentes.

3.1.5 pH do solo

O pH do solo influencia a sorção e a degradação dos herbicidas, estando diretamente relacionado à sua capacidade de dissociação eletrolítica (Kah e Brown, 2007). Solos ácidos podem apresentar maior capacidade de retenção de determinados herbicidas, afetando sua disponibilidade e persistência. No entanto, nestes solos, o aumento de pH pode reduzir a sorção de herbicidas como 2,4-D e imidazolinonas, aumentando a disponibilidade dessas moléculas na solução do solo e o risco de lixiviação (Fouad et al. 2024). O pH também influencia a atividade microbiana do solo, podendo modificar a taxa de biodegradação de alguns herbicidas, como observado para o clorosulfuron.

3.2 Condições climáticas e ambientais

As condições climáticas exercem forte influência sobre o comportamento ambiental dos herbicidas ao afetar processos físicos, químicos e biológicos no sistema solo-planta-atmosfera (**Figura 5**). Entre os principais fatores destacam-se temperatura, umidade do solo, umidade relativa do ar, vento e radiação solar, que podem alterar a persistência, a mobilidade e a eficiência agronômica desses produtos (Parven et al. 2025).

3.2.1 Temperatura

A temperatura influencia diretamente o comportamento ambiental dos herbicidas ao modificar a intensidade de processos físicos, químicos e biológicos. Em geral, o aumento da temperatura acelera reações químicas e a atividade microbiana, favorecendo a degradação de muitas moléculas (Park et al. 2021). Temperaturas elevadas também podem aumentar perdas por volatilização em herbicidas com maior PV, favorecendo o deslocamento do produto para fora da área alvo, embora a volatilização efetiva no campo dependa também de fatores como formulação, sorção ao solo e condições ambientais. Assim, temperaturas elevadas durante ou após a aplicação podem alterar a persistência e a distribuição dos herbicidas no ambiente.



Figura 5. Principais fatores climáticos que influenciam o comportamento ambiental de herbicidas em sistemas agrícolas e sua relação com processos de transporte e transformação no sistema solo-planta-atmosfera.

3.2.2 Umidade do solo e precipitação

A umidade do solo exerce papel importante na disponibilidade e no transporte de herbicidas no perfil do solo (Curran, 2016). Níveis moderados de umidade geralmente favorecem a atividade microbiana e a degradação de muitos compostos. Por outro lado, eventos de precipitação intensos ou excesso de água no solo podem promover redistribuição das moléculas, aumentando o potencial de escoamento superficial ou lixiviação, especialmente em herbicidas mais solúveis e pouco sorvidos (Silburn et al. 2023). A ocorrência de chuva logo após a aplicação também pode alterar a distribuição do produto na superfície do solo e sua eficiência agrônômica (Ulrich et al. 2013).

3.2.3 Umidade relativa do ar

A umidade relativa do ar influencia principalmente o comportamento das gotas durante a pulverização e o tempo de permanência da calda sobre as superfícies tratadas (Mendes et al. 2023). Em condições de baixa umidade relativa, a evaporação das gotas tende a ocorrer mais rapidamente, o que pode favorecer perdas durante a aplicação. Por outro lado, valores elevados de umidade relativa favorecem a deposição das gotas no alvo, embora condições associadas à presença de água livre nas superfícies possam contribuir para o escoamento do produto logo após a aplicação (Pires et al. 2022).

3.2.4 Vento

A velocidade e a direção do vento representam fatores importantes para a distribuição do herbicida durante a aplicação. Ventos intensos podem favorecer o deslocamento de gotas para fora da área alvo, aumentando o risco de deriva e reduzindo a eficiência (Felsot et al. 2011; Desmarteau et al. 2019). Além disso, em moléculas suscetíveis à volatilização, o vento pode contribuir para o transporte do herbicida na atmosfera após a aplicação. Por esse motivo, as condições de vento são consideradas um dos principais critérios para a definição de momentos adequados de aplicação.

3.2.5 Radiação solar

A radiação solar também pode influenciar o destino ambiental de herbicidas ao favorecer processos de degradação (fotólise) ou transformação fotoquímica quando as moléculas permanecem expostas na superfície do

solo, em resíduos vegetais ou sobre as folhas das plantas. A intensidade desses processos depende das propriedades físico-químicas da molécula, das condições ambientais no momento da aplicação e características da superfície receptora. Em geral, após o contato com o solo, muitas moléculas tornam-se menos suscetíveis à ação direta da radiação (Xi et al. 2022).

3.3 Práticas de manejo agrícola

As práticas de manejo adotadas no sistema de produção também influenciam o comportamento ambiental dos herbicidas ao modificar sua distribuição e atividade residual no solo. Embora as propriedades da molécula e as condições edafoclimáticas determinem seu potencial de persistência, decisões agronômicas podem ampliar ou reduzir o período de atividade biológica dessas moléculas (Curran, 2016). Entre os principais fatores de manejo destacam-se a dose aplicada, a tecnologia de aplicação, a formulação do produto, o manejo do solo e da cobertura vegetal, bem como o planejamento do sistema de produção agrícola.

3.3.1 Dose aplicada

A dose aplicada influencia diretamente a concentração inicial do herbicida no solo e, conseqüentemente, o tempo necessário para sua dissipação. Doses mais elevadas tendem a aumentar a quantidade de molécula no ambiente, podendo prolongar o efeito residual e elevar o risco de *carryover* em culturas subsequentes, especialmente quando associadas a condições ambientais desfavoráveis à degradação (Kah et al. 2012). Por outro lado, doses inferiores às recomendadas podem comprometer a eficiência do controle de plantas daninhas e favorecer a seleção de biótipos resistentes. Assim, a definição da dose deve considerar a eficácia agronômica, o potencial de persistência e os riscos ambientais associados ao uso do herbicida (Guimarães et al. 2022; Paula et al. 2023).

3.3.2 Tecnologia de aplicação e formulação

A tecnologia de aplicação exerce papel fundamental na deposição e distribuição do herbicida no ambiente. Fatores como tipo de ponta, tamanho de gotas, volume de calda, pressão de pulverização, altura da barra e velocidade de aplicação influenciam a deposição no alvo, podendo afetar tanto a eficiência do controle quanto perdas por deriva ou redistribuição da calda

(Ellis et al. 2004). A formulação também pode modificar o comportamento da molécula no ambiente. Formulações líquidas, granulares ou microencapsuladas podem apresentar diferentes padrões de liberação, volatilização ou mobilidade no solo, influenciando a biodisponibilidade do herbicida para absorção pelas plantas e sua persistência no sistema solo-planta (El-Nahhal et al. 2003; Li et al. 2021).

3.3.3 Sistema de preparo do solo e cobertura vegetal

O manejo do solo também pode modificar a dinâmica dos herbicidas no ambiente. Em sistemas de plantio direto, a presença de resíduos vegetais na superfície pode interceptar parte da calda aplicada e retardar a chegada do herbicida ao solo, influenciando sua disponibilidade para o controle de plantas daninhas. A quantidade e tipo de cobertura vegetal também podem afetar processos de retenção, degradação e redistribuição no ambiente. Em contraste, com preparo convencional, a incorporação mecânica pode alterar a distribuição do herbicida no perfil do solo e influenciar sua persistência (Khalil et al. 2018; Maia et al. 2024).

3.3.4 Rotação de culturas e planejamento do manejo

O planejamento do sistema de produção, incluindo a rotação de culturas e o intervalo entre aplicações, constitui outro fator importante para o uso seguro de herbicidas. Algumas moléculas podem permanecer biologicamente ativas no solo por períodos prolongados e afetar culturas subsequentes sensíveis. O conhecimento da persistência dos herbicidas e do histórico de manejo da área é essencial para reduzir o risco de *carryover* e garantir maior sustentabilidade no uso desses produtos (Curran, 2016). Decisões relacionadas ao momento de aplicação, à escolha do herbicida e ao manejo da irrigação também podem influenciar a redistribuição e dissipação dessas moléculas no ambiente, alterando sua distribuição ao longo do perfil do solo.

4 PROCESSOS QUE DETERMINAM O DESTINO DOS HERBICIDAS NO CAMPO

Os fatores discutidos nas seções anteriores condicionam a ocorrência e a intensidade dos processos que determinam o comportamento e o destino

ambiental dos herbicidas. Os solos fornecem diversos serviços ecossistêmicos essenciais para a agricultura, incluindo fertilidade, armazenamento e purificação da água, regulação do clima, suporte ao crescimento das plantas e conservação da microfauna (Andrea et al. 2018). No entanto, práticas de manejo utilizadas no controle de plantas daninhas podem influenciar esses serviços e alterar o destino ambiental dessas moléculas.

Após a aplicação, a maioria dos herbicidas se deposita no solo, onde podem permanecer na solução, serem retidos nos coloides ou sofrer transporte e transformação (De Prado et al. 2022). As moléculas podem ser removidas do sistema por volatilização, escoamento superficial, lixiviação ou absorção pelas plantas, ou transformadas por processos biológicos, fotoquímicos ou reações químicas (**Figura 6**) (Mendes et al. 2023). Por exemplo, herbicidas solúveis e pouco sorvidos, como algumas imidazolinonas, tendem a apresentar maior mobilidade no solo, enquanto moléculas mais hidrofóbicas, como dinitroanilinas, apresentam maior retenção nas partículas do solo.

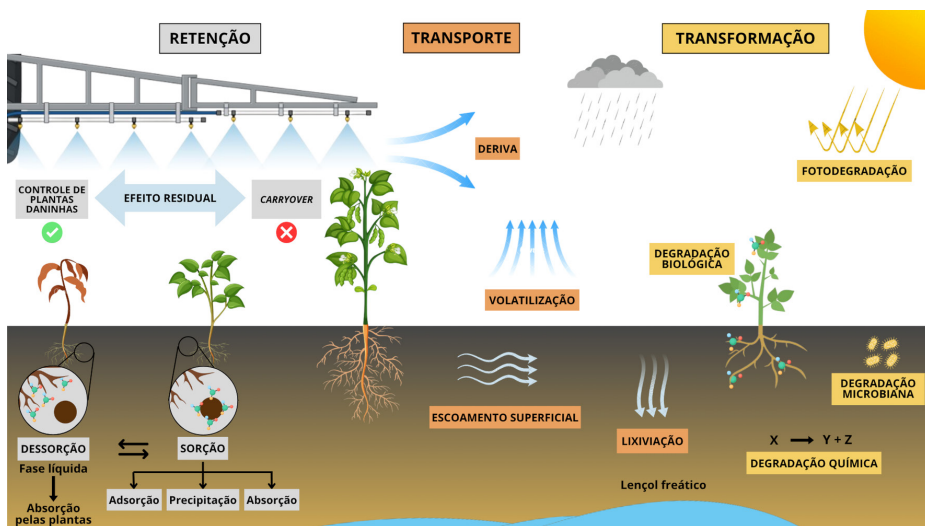


Figura 6. Principais processos que determinam o destino ambiental dos herbicidas em sistemas agrícolas. As moléculas podem ser retidas no solo por sorção, transportadas no ambiente por deriva, volatilização, escoamento superficial e lixiviação, ou transformadas por processos químicos, biológicos e fotoquímicos no sistema solo-planta-atmosfera.

A ocorrência e a intensidade da persistência, da mobilidade e da atividade residual das moléculas variam conforme as propriedades físico-químicas do herbicida, o tipo e pH do solo, as condições climáticas antes, durante e após a aplicação, a atividade microbiana e o sistema de cultivo (El-Nahhal et al. 2003; Khalid et al. 2020).

4.1 Processos de retenção no solo

A sorção refere-se à capacidade do herbicida de se ligar aos coloides do solo, sendo um dos principais mecanismos que controlam a mobilidade e a biodisponibilidade. As propriedades físico-químicas do solo são influenciadas por componentes coloidais minerais e orgânicos, que apresentam áreas superficiais específicas variáveis (Spark e Swift, 2002; Mendes et al. 2020b). Além disso, a CTC é utilizada para estimar o potencial de sorção de diferentes frações coloidais do solo.

4.1.1 Sorção

A sorção de herbicidas em solos ricos em MO e/ou minerais argilosos é elevada devido à maior reatividade química, ao grande número de sítios de ligação, à maior área superficial específica e à maior CTC desses constituintes. Como consequência, uma fração menor das moléculas permanece disponível na solução do solo para processos de transporte, absorção pelas plantas ou degradação (Spark e Swift, 2002; Aguiar et al. 2023). Herbicidas hidrofóbicos, como pendimetalina ou trifluralina, apresentam elevada afinidade por MO e tendem a permanecer mais fortemente associados à fase sólida do solo (Takeshita et al. 2018).

4.1.2 Dessorção

A dessorção é a liberação de moléculas de herbicida previamente sorvidas nos coloides para a solução do solo. Em geral, a quantidade de herbicida dessorvida é menor que a inicialmente sorvida. O equilíbrio entre sorção e dessorção determina a fração da molécula disponível na solução do solo, influenciando sua mobilidade e disponibilidade para absorção pelas plantas. Processos de dessorção podem ocorrer gradualmente ao longo do tempo, contribuindo para a liberação lenta de herbicidas previamente retidos nas partículas do solo. Esse equilíbrio pode ser estimado por meio de coeficien-

tes de partição do solo, como K_d , K_{oc} e K_f (coeficiente de sorção obtido pela isoterma de Freundlich) (Mendes et al. 2020b).

4.2 Processos de transformação química e biológica

A degradação de herbicidas é fundamental na redução do risco de *carryover* em culturas subsequentes e na mitigação de impactos ambientais. Esse processo pode ocorrer por vias biológicas, físicas ou químicas, dependendo das propriedades da molécula e das condições ambientais (Khalid et al. 2020). Em muitos casos, a degradação leva à formação de metabólitos com menor atividade biológica, embora alguns produtos possam apresentar atividade herbicida ou relevância toxicológica no ambiente.

4.2.1 Degradação microbiana

A degradação microbiana constitui uma das principais rotas de dissipação de herbicidas no solo. Bactérias, fungos e algas podem degradar esses compostos de forma adaptativa, quando sua atividade metabólica é estimulada pela presença do herbicida, ou incidental, quando o composto não representa sua principal fonte de energia (Singh e Singh, 2016). Nesse contexto, a degradação pode ocorrer por catabolismo, quando o herbicida é utilizado como fonte de carbono ou energia, ou por co-metabolismo, quando sua transformação ocorre durante o metabolismo de outros compostos presentes no ambiente (Huang et al. 2017). Herbicidas como atrazina e metribuzim apresentam rotas de degradação microbiana bem documentadas em solos agrícolas (Mendes et al. 2020a).

4.2.2 Fotodegradação

Outra via importante de transformação é a fotodegradação, que ocorre quando moléculas de herbicidas absorvem radiação ultravioleta, na faixa de 290 a 450 nm, promovendo excitação eletrônica e ruptura de ligações químicas na molécula (Burrows et al. 2002; Meng et al. 2022). A suscetibilidade a esse processo varia entre herbicidas e pode contribuir para a redução de sua persistência, especialmente quando permanecem expostos na superfície do solo ou sobre resíduos vegetais (Fenner et al. 2013). Herbicidas do grupo das dinitroanilinas, por exemplo, podem sofrer fotodegradação quando permanecem expostos na superfície do solo (Coleman et al. 2020), motivo pelo

qual se recomenda sua incorporação após a aplicação.-

4.2.3 Transformação química

Reações químicas como hidrólise, hidroxilação, metilação e oxidação também participam da degradação de herbicidas. A intensidade dessas transformações depende de fatores como temperatura, umidade e pH do solo. Em geral, temperaturas mais elevadas e adequada disponibilidade de água favorecem essas reações, enquanto valores extremos de pH podem acelerar processos específicos, como a hidrólise de determinadas moléculas (Meng et al. 2022; Founad et al. 2024). Sulfonilureias, por exemplo, apresentam maior suscetibilidade à hidrólise em solos com pH mais ácido.

4.2.4 Metabolismo em plantas

A degradação de herbicidas também pode ocorrer nas plantas, por meio de reações metabólicas que transformam a molécula original em compostos menos tóxicos e mais facilmente compartimentalizados nos tecidos vegetais. Esse processo envolve etapas como oxidação e conjugação, frequentemente catalisadas por enzimas como citocromos P450 e diferentes transferases, desempenhando papel importante na seletividade e tolerância das culturas aos herbicidas (Gaines et al. 2020; Dimaano e Iwakami, 2021). Esse mecanismo é particularmente relevante para herbicidas seletivos, nos quais culturas tolerantes apresentam maior capacidade de metabolização.

4.3 Processos de transporte no ambiente

Os herbicidas podem ser transportados no ambiente por diferentes processos, incluindo deriva, volatilização, lixiviação e escoamento superficial (Khalid et al. 2020). Esses mecanismos representam importantes vias de perda após a aplicação e influenciam a distribuição dessas moléculas no sistema solo-planta-atmosfera. A importância relativa de cada processo depende das propriedades da molécula e das condições ambientais predominantes no sistema agrícola (Mendes et al. 2023).

4.3.1 Lixiviação

A lixiviação corresponde ao movimento descendente do herbicida no perfil do solo, sendo a principal forma de transporte para compostos não

voláteis e relativamente solúveis em água. Para que ocorra lixiviação, o herbicida deve estar presente na solução do solo, livre ou associado a pequenas partículas (Aguiar et al. 2023; Medeiros et al. 2024). Quanto maior for a sorção do herbicida às partículas do solo, menor é seu potencial de lixiviação. Chuvas frequentes ou intensas podem favorecer esse processo, resultando em perdas estimadas entre 0 e 4% do produto aplicado (Guimarães et al. 2022).

Herbicidas como tebutiurum e hexazinona são frequentemente citados na literatura por apresentarem elevada mobilidade no perfil do solo. Embora a lixiviação se refira ao movimento descendente, herbicidas com alta mobilidade no solo também podem se deslocar no sentido ascendente por fluxo capilar, especialmente em períodos de baixa disponibilidade hídrica, retornando às camadas superficiais do solo.

4.3.2 Volatilização

A volatilização ocorre quando moléculas de herbicida passam para a fase gasosa e são perdidas para a atmosfera, podendo em situações específicas atingir valores elevados, especialmente para compostos altamente voláteis e sob condições ambientais favoráveis (Bedos et al. 2002; Sharkey et al. 2022). Esse processo é influenciado por fatores como temperatura, umidade relativa do ar, pressão de vapor, solubilidade, estrutura química e peso molecular do herbicida. Herbicidas com maior pressão de vapor ou formulações mais voláteis apresentam maior risco de perdas por volatilização, especialmente sob temperaturas elevadas e baixa umidade relativa.

Em alguns casos, a volatilização pode ser suficientemente intensa para justificar a incorporação do produto ao solo após a aplicação. Herbicidas pré-emergentes como trifluralina apresentam histórico de perdas relevantes quando não incorporados ao solo. Além disso, auxinas sintéticas como 2,4-D e dicamba podem apresentar volatilização significativa em determinadas formulações, com risco de injúrias a culturas sensíveis fora da área tratada. Compostos como clomazona também apresentam volatilização relevante após a aplicação, particularmente em condições de altas temperaturas (Bedos et al. 2006; Hwang et al. 2022). Uma vez na atmosfera, o herbicida pode ser transportado longas distâncias e posteriormente redepositado por deposição seca ou úmida com chuva, orvalho ou neblina (Goel et al. 2005; Sharkey et al. 2022).

4.3.3 Escoamento superficial

O escoamento refere-se ao transporte de herbicidas na superfície ou subsuperfície do solo após eventos de precipitação intensa, frequentemente descrito como *run-off*. Esse processo pode resultar em perdas próximas a 5% do produto aplicado (Silburn et al. 2022). Herbicidas pré-emergentes com elevada solubilidade e baixo potencial de sorção são particularmente suscetíveis a esse transporte; entretanto, chuvas intensas também podem mobilizar partículas do solo por erosão, permitindo que até mesmo herbicidas fortemente sorvidos sejam carregados para corpos d'água. Esse processo é associado à presença de resíduos de herbicidas em corpos d'água superficiais em regiões agrícolas (Baker e Mickelson, 2017).

4.3.4 Deriva

A deriva corresponde ao deslocamento de gotas ou vapores de herbicidas para fora da área-alvo durante ou após a aplicação, podendo atingir culturas vizinhas, áreas sensíveis e corpos d'água. Esse processo depende principalmente do tamanho de gotas, da velocidade do vento, da altura da barra de pulverização, da temperatura e da umidade relativa do ar. Além de reduzir a eficiência do controle, a deriva pode ampliar o risco de impactos ambientais fora da área tratada (Wang et al. 2021). Herbicidas auxínicos, como 2,4-D e dicamba, frequentemente estão envolvidos em relatos de injúrias em culturas sensíveis devido à deriva de gotas ou à movimentação na fase de vapor. Outros herbicidas, como clomazona, também podem apresentar elevada suscetibilidade à movimentação atmosférica em determinadas condições de aplicação e ambiente.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A compreensão das interações entre herbicidas e o ambiente é essencial para garantir o uso eficiente desses produtos e minimizar seus impactos na agricultura. O comportamento dos herbicidas, especialmente no solo, resulta da interação entre processos de retenção, transporte e transformação, que podem ocorrer simultaneamente e em diferentes intensidades. Esses processos são condicionados pelas propriedades físico-químicas das moléculas, pelas propriedades do solo, pelas condições climáticas e pelas práticas de manejo adotadas no sistema de produção.

Nesse contexto, o conhecimento integrado desses fatores é fundamental para aumentar a eficiência do controle de plantas daninhas e promover o uso tecnicamente adequado e ambientalmente seguro dos herbicidas. Entretanto, o comportamento dessas moléculas em campo nem sempre corresponde às previsões teóricas, devido à complexidade e à variabilidade dos sistemas agrícolas. Por essa razão, estudos conduzidos em diferentes condições edafoclimáticas, particularmente em solos brasileiros, são essenciais para ampliar a compreensão da dinâmica ambiental dos herbicidas e reduzir os riscos associados ao seu uso. Esse conhecimento constitui também base importante para o desenvolvimento de estratégias de manejo de plantas daninhas mais eficientes e ambientalmente sustentáveis.

Agradecimentos

Yure M. Guidi à FAPEMIG pela concessão de bolsa de iniciação científica.

Referências

- Aguiar ACM, Silva EMG, Barcellos Jr LH, et al. Sorption, leaching, and degradation of dicamba in two Brazilian soils: A study into soil layers. *Crop Prot* 174:106393, 2023.
- Alister C, Araya M, Cordova A, Saavedra J, Kogan M. Humic substances and their relation to pesticide sorption in eight volcanic soils. *Planta Daninha* 38:e020200021, 2020.
- Andrea F, Bini C, Amaducci S. Soil and ecosystem services: Current knowledge and evidences from Italian case studies. *Appl Soil Ecol* 123:693–698, 2018.
- Baker JL, Mickelson SK. Application technology and best management practices for minimizing herbicide runoff. *Weed Technol* 31:661–666, 2017.
- Bedos C, Cellier P, Calvet R, Barriuso E, Gabrielle B. Mass transfer of pesticides into the atmosphere by volatilization from soils and plants: overview. *Agronomie* 22:21–33, 2002.
- Bedos C, Rousseau-Djabri MF, Gabrielle B, et al. Measurement of trifluralin volatilization in the field: Relation to soil residue and effect of soil incorporation. *Environ Poll* 144:958–966, 2006.
- Burrows HD, Santaballa JA, Steenken S. Reaction pathways and mechanisms of photodegradation of pesticides. *J Photochem Photobiol B* 67:71–108, 2002.
- Ellis MCB, Tuck CR, Miller PCH. How surface tension of surfactant solutions influences the characteristics of sprays produced by hydraulic nozzles used for pesticide application. *Colloids Surf A* 235:143–153, 2004.

Carpio MJ, Sánchez-Martín MJ, Rodríguez-Cruz MS, Marín-Benito JM. Effect of organic residues on pesticide behavior in soils: a review of laboratory research. *Environments* 8:32, 2021.

Chianese S, Fenti A, Iovino P, Musmarra D, Salvestrini S. Sorption of organic pollutants by humic acids: A review. *Molecules* 25:918, 2020.

Coleman NV, Rich DJ, Tang FHM, Vervoort RW, Maggi F. Biodegradation and abiotic degradation of trifluralin: a commonly used herbicide with a poorly understood environmental fate. *Environ. Sci. Technol.* 54:10399–10410, 2020.

Curran WS. Persistence of herbicides in soil. *Crops Soils*, 49:16–21, 2016.

De Prado R, Palma-Bautista CP, Vazquez-García JG, Alcántara-de la Cruz R. Influence of herbicide environmental behavior on weed management. In Mendes KF, editor: *Interactions of Biochar and Herbicides in the Environment*, Boca Raton, 2022, CRC Press, pp 53–77.

Desmarteau DA, Ritter AM, Hendley P, Guevara MW. Impact of wind speed and direction and key meteorological parameters on potential pesticide drift mass loadings from sequential aerial applications. *Integr Environ Assess Manag* 16:197–210, 2019.

Dimaano NG, Iwakami S. Cytochrome P450-mediated herbicide metabolism in plants: current understanding and prospects. *Pest Manag Sci.* 77:22–32, 2021.

El-Nahhal, Y. Persistence, mobility, efficacy and activity of chloroacetanilide herbicide formulation under greenhouse and field experiments. *Environ Poll*, 124, 33–38, 2003.

Felsot AS, Unsworth JB, Linders JBHJ, et al. Agrochemical spray drift; assessment and mitigation—a review. *J Environ Sci Health B* 46:1–23, 2011.

Fenner K, Canonica S, Wackett LP, Elsner M. Evaluating pesticide degradation in the environment: Blind spots and emerging opportunities. *Science* 341:752–758, 2013.

Finizio A, Vighi M, Sandroni D. Determination of n-octanol/water partition coefficient (Kow) of pesticide: critical review and comparison of methods. *Chemosphere* 34:131–161, 1997.

Fouad MR, El-Aswad AF, Badawy MEI, Aly MI. Effect of pH variation and temperature on pesticides sorption characteristics in calcareous soil. *Curr Chem Lett* 13:141–150, 2024.

Gaines TA, Duke SO, Morran S, et al. Mechanisms of evolved herbicide resistance. *J Biol Chem* 71:1–29, 2020.

Gevao B, Semple KT, Jones KC. Bound pesticide residues in soils: A review. *Environ Pollut* 108:3–14, 2000.

Goel A, McConnell LL, Torrents A. Atmospheric concentrations and dry and wet deposits of some herbicides currently used on the Canadian Prairies. *Chemosphere* 58:693–703, 2005.

Gomes JB, Spadotto CA, Lavorenti A, Tornisiello VL. Sorption of imazaquin in soils with different physical and chemical properties. *Weed Sci* 49:609–613, 2001.

Guimarães ACD, Paula DFD, Mendes KF, et al. Can soil type interfere in sorption-desorption, mobility, leaching, degradation, and microbial activity of the ^{14}C -tebuthiuron herbicide? *J Hazard Mat Adv* 6:100074, 2022.

Huang X, He J, Yan X, et al. Microbial catabolism of chemical herbicides: microbial resources, metabolic pathways and catabolic genes. *Pestic Biochem Physiol* 143:272–297, 2017.

Hwang JI, Norsworthy JK, Houston MM, et al. Large-scale evaluation of physical drift and volatility of 2,4-D choline in cotton: a four-year field study. *Pest Manag Sci* 78:3337–3344, 2022.

Kah M, Beulke S, Brown CD, Rankin S. Factors influencing degradation of pesticides in soil. *J Agric Food Chem* 60:9347–9356, 2012.

Kah M, Brown CD. Adsorption of ionizable pesticides in soils. *Rev Environ Contam Toxicol* 188:149–217, 2007.

Khalid S, Shahid M, Murtaza B, et al. A critical review of different factors governing the fate of pesticides in soil under biochar application. *Sci Total Environ* 711:134645, 2020.

Khalil Y, Flower KC, Siddique KHM, Ward PR. Effect of crop residues on interception and activity of prosulfocarb, pyroxasulfone, and trifluralin. *PLOS ONE* 13:e0208274, 2018.

Li N, Sun C, Jiang J, et al. Advances in controlled-release pesticide formulations with improved efficacy and targetability. *J Agric Food Chem* 69, 12579–12597, 2021.

Maia LOR, Piveta LB, Johnson WG. Residual herbicide in cover cropping systems. *Agriculture*

Medeiros RCA, Silva TS, Teófilo TMS, et al. Herbicide leaching in soil with different properties: perspectives from commercial formulations and analytical standards. *Toxics* 12:199, 2024.

Mendes KF, Inoue MH, Tornisiello VL, editors: *Herbicida no ambiente: comportamento e destino*, Viçosa, 2022, Ed. UFV.

Mendes KF, Mielke KC, Barcellos Jr LH., Alcántara-de La Cruz RA, Sousa RN. Anaerobic and aerobic degradation studies of herbicides and radiorespirometry of microbial activity in soil. In Mendes KF, editor: *Radioisotopes in Weed Research*, Boca Raton, 2020a, CRC Press, pp 17-60.

Mendes KF, Sousa RN, Lima AC, Godoi Jr MA. Understanding the environmental behavior of herbicides: a systematic review of practical insights. In: *Recent Insights into Weed Science*. London, IntechOpen, 2023.

Mendes KF, Souza RN, Soares MB, Viana MB, Sousa AJ. Sorption and desorption stu-

dies of herbicides in the soil by batch equilibrium and stirred flow methods. In Mendes KF, editor: *Radioisotopes in Weed Research*, Boca Raton, 2020b, CRC Press, pp 93-124.

Meng X, Guo Y, Wang Y, et al. A systematic review of photolysis and hydrolysis degradation modes, degradation mechanisms, and identification methods of pesticides. *J Chem* 2022;9552466, 2022.

Parven A, Meftaul IM, Venkateswarlu K, Megharaj M. Herbicides in modern sustainable agriculture: environmental fate, ecological implications, and human health concerns. *Int J Environ Sci Technol* 22:1181–1202, 2025.

Park HH, Lee DJ, Kuk YI. Effects of various environmental conditions on the growth of *Amaranthus patulus* Bertol. and changes of herbicide efficacy caused by increasing temperatures. *Agronomy* 11:1773, 2021.

Paula DF, Ferreira GAP, Guimarães T, et al. Oxyfluorfen and linuron: Residual effect of pre-emergence herbicides in three tropical soils. *Agrochemicals* 2:18–33, 2023.

Paula DF, Ferreira GAP, Guimarães T, et al. Oxyfluorfen and linuron: Residual effect of pre-emergence herbicides in three tropical soils. *Agrochemicals* 2:18–33, 2023.

Peña A, Delgado L, Rodríguez LJA. A review of the impact of wastewater on the fate of pesticides in soils: Effect of some soil and solution properties. *Sci Total Environ*, 718:134468, 2020.

Pires JLM, Saab OGA, Sachs LG, et al. Effect of relative humidity in the volatility of herbicides. *Braz J Dev* 8:24943–24953, 2022.

Sarker A, Kim D, Jeong W-T. Environmental fate and sustainable management of pesticides in soils: A critical review focusing on sustainable agriculture. *Sustainability* 16:10741, 2024.

Shaner DL. Herbicide handbook. 10th ed. Lawrence, *Weed Science Society of America*. 513p, 2014.

Sharkey SM, Audrey JD, Anamika CC, et al. Amine volatilization from herbicide salts: implications for herbicide formulations and atmospheric chemistry. *Environ Sci Technol* 56:13644–13653, 2022.

Silburn DM, Fillols E, Rojas-Ponce S, Lewis S, McHugh AD. Direct comparison of runoff of residual and knockdown herbicides in sugarcane using a rainfall simulator finds large difference in runoff losses and toxicity relative to diuron. *Sci Total Environ* 863: 160976, 2023.

Singh B, Singh K. Microbial degradation of herbicides. *Crit Rev Microbiol* 42:245–261, 2016.

Sousa RN, Soares MB, Santos FH, Leite CM, Mendes KF. Interaction mechanisms between biochar and herbicides. In Mendes KF, editors: *Interactions of Biochar and Herbicides in the Environment*, Boca Rotan, 2022, CRC Press, pp 79–130.

Spark KM, Swift RS. Effect of soil composition and dissolved organic matter on pesticide sorption. *Sci Total Environ* 298:147–161, 2002.

Takeshita V, Mendes KF, Alonso FG, Tornisielo VL. Effect of organic matter on the behavior and control effectiveness of herbicides in soil. *Planta Daninha* 37:e019214401, 2019.

Taylor AC, Fones G R, Mills, GA. Trends in the use of passive sampling for monitoring polar pesticides in water. *Trends Environ Anal Chem* 27:e00096, 2020.

Ulrich U, Dietrich A, Fohrer N. Herbicide transport via surface runoff during intermittent artificial rainfall: a laboratory plot scale study. *Catena* 101:38–49, 2013.

Wang Q, Xiongkui H, Herbst A, et al. Fluid dynamic approaches for prediction of spray drift from ground pesticide applications: A review. *Agronomy* 11:1182, 2021.

Xi N, Li Y, Xia X. A review of pesticide phototransformation on the leaf surface: Models, mechanism, and influencing factors. *Chemosphere* 308:136260, 2022.

Classificação dos Herbicidas: Fundamentos, Evolução e Aplicações

Ricardo Alcántara-de la Cruz¹

Lúcio Nunes Lemes²

Caio Vitagliano Santi Rossi³

Guilherme Braga Pereira Braz⁴

1 INTRODUÇÃO

O desenvolvimento dos herbicidas ao longo do século XX resultou na disponibilização de centenas de ingredientes ativos com características químicas, agronômicas e biológicas distintas. À medida que novos compostos foram introduzidos na agricultura, tornou-se necessário estabelecer sistemas de classificação capazes de organizar esse conhecimento e facilitar sua utilização por pesquisadores, extensionistas, estudantes e profissionais envolvidos no manejo de plantas daninhas (Vats, 2015; Duke e Dayan, 2018).

A classificação dos herbicidas possui diversas finalidades. Além de facilitar a identificação e comparação entre moléculas, permite compreender diferenças relacionadas ao espectro de controle, seletividade, comportamento na planta, persistência ambiental e potencial de uso em diferentes sistemas agrícolas. Dessa forma, os sistemas de classificação constituem importantes ferramentas para a recomendação agronômica, interpretação de resultados experimentais e tomada de decisão no manejo de plantas daninhas (Mendes et al. 2022; Alcántara-de la Cruz et al. 2024).

Um mesmo herbicida pode ser classificado segundo diferentes critérios, dependendo do objetivo da análise. Entre os principais encontram-se as classificações baseadas na seletividade, espectro de controle, época de

1 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

2 Eng. Agr., M.Sc., Doutorando em Agronomia (UNESP-Botucatu), Syngenta, Paulínia, Brasil. E-mail: lucio.lemes@syngenta.com

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Rossi&D Manejo, Uberlândia. E-mail: cavsragro@gmail.com

4 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UniRV, Rio Verde, Brasil. E-mail: guilhermebraz@unirv.edu.br

aplicação, capacidade de translocação, estrutura química e mecanismo de ação. Cada uma dessas abordagens enfatiza aspectos particulares dos herbicidas e fornece informações complementares para sua utilização e compreensão (Forouzesh et al. 2015; Mendes et al. 2022).

Entre os diferentes sistemas disponíveis, a classificação por mecanismo de ação tornou-se a principal referência internacional para estudos de fisiologia vegetal, manejo da resistência e desenvolvimento de estratégias de controle (Dayan et al. 2019; Székács, 2021). Atualmente, as classificações propostas pelo Comitê de Ação à Resistência de Herbicidas (HRAC – *Herbicide Resistance Action Committee*) e pela Sociedade Americana de Ciência das Plantas Daninhas (WSSA – *Weed Science Society of America*) constituem a base dos sistemas utilizados mundialmente para a identificação e organização dos mecanismos de ação dos herbicidas (Beffa et al. 2026; HRAC, 2026a; WSSA, 2026).

Este capítulo apresenta os principais sistemas de classificação de herbicidas, os conceitos de sítio, mecanismo e modo de ação, a evolução histórica dessas classificações e sua harmonização internacional pelo HRAC Global. Além disso, discute a estrutura da classificação atual e propõe uma organização fisiológica dos mecanismos de ação que servirá de base para os capítulos seguintes.

2 CLASSIFICAÇÕES EMPÍRICAS DOS HERBICIDAS

Antes do desenvolvimento das classificações baseadas em mecanismo de ação, os herbicidas eram agrupados principalmente de acordo com características observáveis relacionadas ao seu uso agrônomo, comportamento nas plantas e espectro de controle. Embora essas classificações não descrevam diretamente os processos fisiológicos afetados pelos herbicidas, continuam sendo amplamente utilizadas na recomendação técnica e no manejo de plantas daninhas (Mendes et al. 2022).

2.1 Seletividade e espectro de controle

A seletividade do herbicida corresponde à capacidade de controlar determinadas espécies de plantas daninhas sem comprometer o desenvolvimento da cultura quando aplicado nas condições recomendadas (Alcántara-de la Cruz et al. 2024).

Herbicidas seletivos controlam grupos específicos de plantas daninhas, preservando a cultura. Entretanto, essa seletividade é relativa e pode variar em função da espécie vegetal, estágio de desenvolvimento, condições ambientais, tipo de solo e dose utilizada (Nandula et al. 2019; Alcántara-de la Cruz et al. 2024). Em contraste, herbicidas não seletivos apresentam atividade sobre grande número de espécies vegetais e são frequentemente utilizados em dessecação pré-plantio, áreas não agrícolas ou aplicações dirigidas (**Figura 1**).

Relacionado à seletividade, o espectro de controle permite classificar os herbicidas segundo os grupos de plantas controlados. Os graminicidas apresentam maior atividade sobre monocotiledôneas, embora possam controlar também algumas dicotiledôneas, como ocorre com herbicidas residuais como trifluralina, pendimetalina e diversos inibidores da biossíntese de ácidos graxos de cadeia muito longa (AGCML). Também existem graminicidas exclusivos que controlam apenas gramíneas e são seletivos para dicotiledôneas, sendo os inibidores da ACCase os exemplos mais representativos.

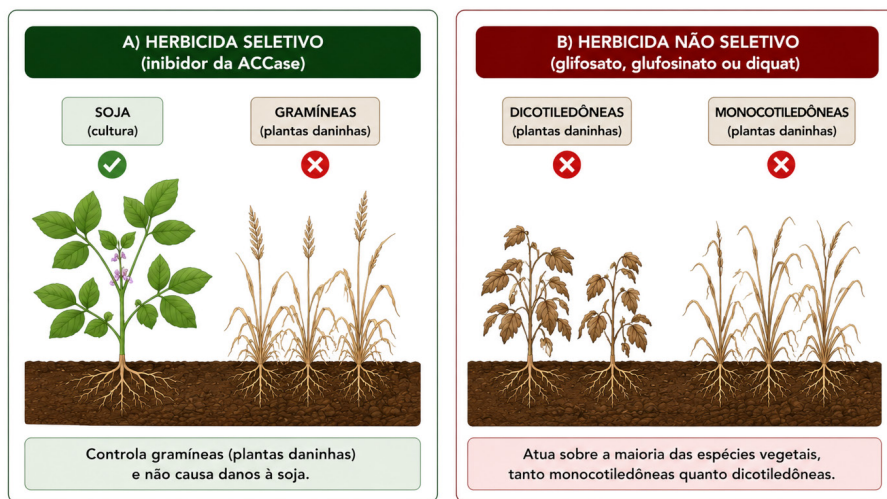


Figura 1. Representação esquemática da seletividade dos herbicidas.

De forma análoga, os latifolicidas apresentam maior atividade sobre espécies dicotiledôneas, embora possam controlar também algumas monocotiledôneas. Exemplos incluem atrazina, simazina, diurom e linurom. Em contraste, alguns herbicidas apresentam ação predominantemente restrita às plantas de folhas largas, sendo seletivos para a maioria das gramíneas cultivadas. Nesse grupo destacam-se os herbicidas auxínicos, como 2,4-D e

dicamba, além de compostos como bentazona, lactofem e fomesafem (Alcántara-de la Cruz et al. 2024).

Os herbicidas de amplo espectro apresentam atividade simultânea sobre espécies monocotiledôneas e dicotiledôneas. Moléculas como glifosato, glufosinato e diquate são exemplos clássicos desse grupo, amplamente utilizadas em operações de dessecação e manejo não seletivo da vegetação.

2.2 Época de aplicação

Outra forma tradicional de classificação de herbicidas considera o momento em que o herbicida é aplicado em relação ao desenvolvimento da cultura e das plantas daninhas. Diferentemente da classificação em pré- ou pós-emergência (PRÉ e PÓS), que se refere ao estágio das plantas daninhas no momento da aplicação, a classificação quanto à época de aplicação considera o posicionamento do herbicida dentro do sistema de produção, desde o preparo da área até o desenvolvimento da cultura (**Figura 2**) (Mendes et al. 2022).

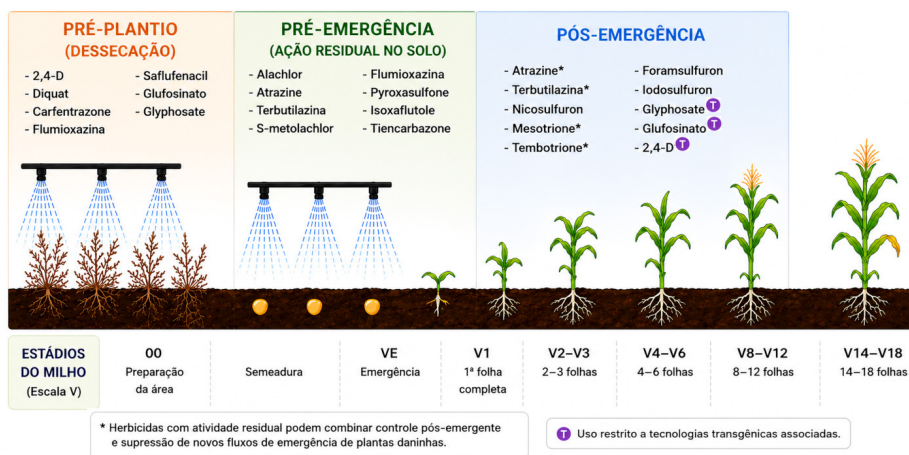


Figura 2. Classificação dos herbicidas quanto à época de aplicação em relação ao desenvolvimento da cultura.

As aplicações em pré-plantio são realizadas antes da semeadura da cultura com o objetivo de eliminar a vegetação existente e facilitar a implantação da lavoura, especialmente em sistemas de plantio direto. Nessa situação, utilizam-se principalmente herbicidas de amplo espectro aplicados em pós-emergência das plantas daninhas, como glifosato, glufosinato e diquate. Herbicidas auxínicos, como 2,4-D e dicamba, também são frequentemente

te empregados para complementar o controle de espécies dicotiledôneas.

Os herbicidas aplicados em PRÉ são posicionados no solo antes da emergência das plantas daninhas e atuam principalmente sobre sementes em germinação e plântulas recém-emergidas. Em geral, apresentam atividade residual e constituem a principal ferramenta para o controle inicial das infestações. Em alguns casos, para moléculas suscetíveis à volatilização ou à fotodegradação, recomenda-se a incorporação ao solo, caracterizando as aplicações em pré-plantio incorporado (PPI) (Mendes et al. 2022).

Os herbicidas PÓS são aplicados sobre plantas daninhas já emergidas e dependem da interceptação e absorção pelos tecidos vegetais para exercer sua atividade herbicida. Esses produtos podem ser utilizados em diferentes momentos do sistema de produção, incluindo dessecações pré-plantio, aplicações pós-emergentes em diferentes estádios da cultura e, em alguns casos, operações de dessecação pré-colheita.

Embora a classificação em PRÉ e PÓS seja amplamente utilizada, algumas moléculas apresentam elevada flexibilidade de uso. Herbicidas como atrazina, terbutilazina, mesotriona e flumioxazina podem combinar atividade residual no solo com ação sobre plantas já emergidas, dificultando sua inclusão em uma única categoria. Nesses casos, a classificação reflete predominantemente a forma de utilização do produto.

2.3 Translocação na planta

Após a absorção, os herbicidas diferem quanto à sua capacidade de translocação nos tecidos vegetais. Com base nessa característica, os herbicidas são tradicionalmente classificados em herbicidas de contato e herbicidas sistêmicos (**Figura 3**) (Menendez et al. 2014; Alcántara-de la Cruz et al. 2021).

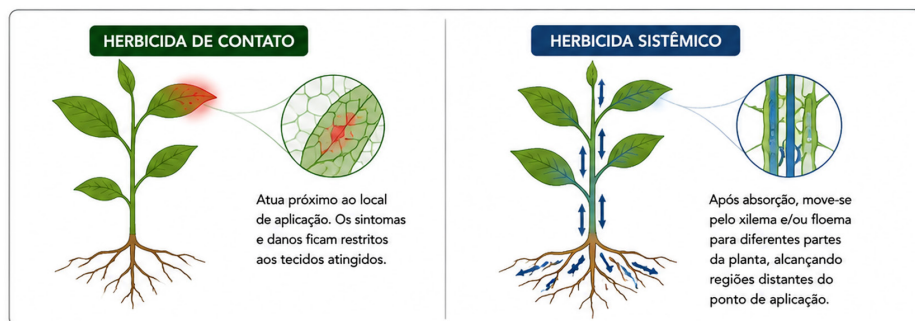


Figura 3. Classificação dos herbicidas quanto à capacidade de translocação

na planta.

Os herbicidas de contato apresentam mobilidade limitada e atuam predominantemente nos tecidos diretamente atingidos pela aplicação. Como consequência, os sintomas tendem a permanecer restritos às áreas expostas ao produto, exigindo elevada cobertura durante a pulverização para maximizar a eficiência de controle. Herbicidas pós-emergentes como diquate, glufosinato e diversos inibidores da PPO são exemplos representativos dessa categoria (Menendez et al. 2014).

Os herbicidas sistêmicos são capazes de se movimentar pelo xilema, floema ou ambos, alcançando órgãos distantes do local de absorção. Essa característica permite que o herbicida atinja meristemas, estruturas subterrâneas e pontos de crescimento não diretamente expostos à pulverização, aumentando sua eficiência sobre espécies perenes e plantas que apresentam rizomas, estolões ou outras estruturas de propagação vegetativa. Herbicidas como glifosato, 2,4-D, dicamba e os inibidores da ALS e ACCase constituem exemplos clássicos desse grupo (Nandula et al. 2019).

Embora essa classificação seja amplamente utilizada, ela representa uma simplificação do comportamento dos herbicidas na planta. Na prática, a mobilidade ocorre em diferentes graus, existindo moléculas com translocação limitada, intermediária ou elevada, dependendo de suas propriedades físico-químicas e das características fisiológicas da espécie vegetal.

2.4 Estrutura química

Historicamente, os herbicidas também foram agrupados de acordo com sua estrutura química. Nesse sistema, moléculas que compartilham características estruturais semelhantes são reunidas em famílias químicas, como triazinas, sulfonilureias, imidazolinonas, dinitroanilinas, fenoxicarboxilatos, bipiridílios e cloroacetamidas (**Figura 4**) (Forouzesh et al. 2015; Vats, 2015). A classificação química dos herbicidas continua amplamente utilizada na pesquisa, no desenvolvimento de novos produtos e na descrição de ingredientes ativos. No entanto, a estrutura química nem sempre reflete o mecanismo de ação ou o comportamento agrônômico dos herbicidas. Por isso, surgiram sistemas de classificação baseados nos mecanismos pelos quais essas moléculas interferem nos processos biológicos das plantas (Forouzesh et al. 2015).

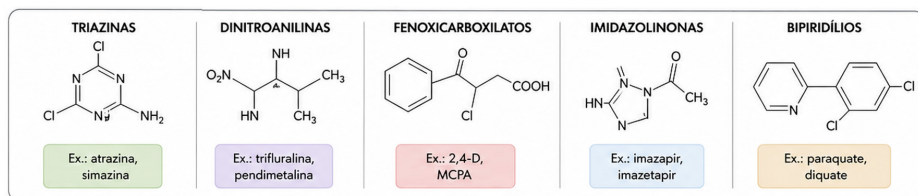


Figura 4. Exemplos de famílias químicas de herbicidas tradicionalmente utilizadas para a classificação dos ingredientes ativos.

3 CONCEITOS FUNDAMENTAIS

As classificações baseadas em mecanismo de ação surgiram à medida que os avanços em fisiologia vegetal, bioquímica e biologia molecular permitiram compreender com maior precisão como os herbicidas interferem nos processos essenciais ao crescimento e à sobrevivência das plantas (Duke, 1990; Dayan et al. 2019). Nesse contexto, a interpretação das classificações modernas requer a distinção entre três conceitos fundamentais: local de ação, mecanismo de ação e modo de ação. Embora frequentemente utilizados como sinônimos, esses termos descrevem etapas distintas da interação entre o herbicida e a planta (Székács, 2021; Beffa et al. 2026).

3.1 Local de ação

O **local** ou **sítio de ação** corresponde ao alvo molecular com o qual o herbicida interage após ser absorvido pela planta. Em termos práticos, o local de ação indica **onde** o herbicida atua na planta. Essa interação constitui o evento inicial que desencadeia a interrupção de processos fisiológicos, metabólicos ou celulares essenciais ao crescimento e à sobrevivência vegetal (Duke e Dayan, 2018; Dayan et al. 2019).

Os locais de ação podem ser classificados em *enzimáticos* e não *enzimáticos* (Gaines et al. 2020). Nos sítios de ação *enzimáticos*, o herbicida interage com enzimas responsáveis por etapas críticas do metabolismo vegetal, frequentemente competindo com o substrato natural pelo mesmo local de ligação e impedindo a formação dos produtos da reação (**Figura 5**). Como consequência, processos biológicos essenciais são interrompidos, comprometendo o crescimento e o desenvolvimento da planta (Dayan et al. 2019; Gaines et al. 2020). Entre os principais exemplos encontram-se enzimas envolvidas na biossíntese de aminoácidos, lipídios e pigmentos.

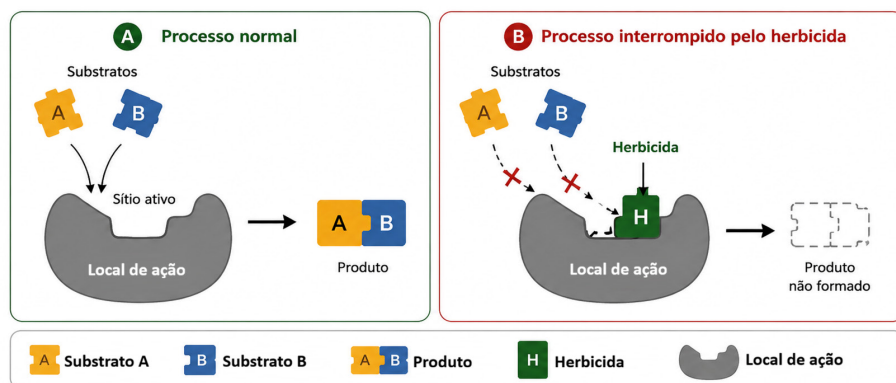


Figura 5. Representação esquemática do conceito do local de ação.

Os locais de ação *não enzimáticos* envolvem outras estruturas celulares, como proteínas do aparato fotossintético, proteínas estruturais associadas à divisão celular, transportadores de membrana ou receptores hormonais, responsáveis por processos como o transporte de elétrons, a organização dos microtúbulos e a percepção de sinais hormonais (Gaines et al. 2020).

3.2 Mecanismo de ação

O **mecanismo de ação** descreve a consequência funcional da interação entre o herbicida e seu local de ação. Em outras palavras, explica **como** o herbicida interfere no funcionamento da planta após atingir seu local de ação (Duke, 1990; Dayan et al. 2019).

A forma de nomear os mecanismos de ação varia entre os diferentes grupos herbicidas (Székács, 2021). Em alguns casos, utiliza-se o nome da enzima-alvo inibida, como ocorre com os inibidores da ALS, ACCase, EPSPS e HPPD. Em outros, a denominação enfatiza o processo fisiológico ou metabólico afetado, como ocorre com os inibidores da biossíntese de AGCML, cujo local de ação está associado a enzimas elongases envolvidas na síntese desses lipídios (Dayan et al. 2019; Beffa et al. 2026).

Situação semelhante ocorre em herbicidas que atuam sobre alvos não enzimáticos, nos quais o mecanismo de ação geralmente é descrito pelo processo fisiológico ou celular afetado. Um exemplo clássico é representado pelos herbicidas inibidores do fotossistema II (PS II). Nesses compostos, o local de ação corresponde à proteína D1 do complexo fotossintético, enquanto o mecanismo de ação está relacionado à interrupção do transporte

de elétrons entre o PS II e o PS I durante a fotossíntese (Duke e Dayan, 2018; Dayan et al. 2019).

Os principais sítios-alvo dos herbicidas encontram-se distribuídos em diferentes compartimentos celulares, refletindo a diversidade de processos fisiológicos que podem ser interrompidos por essas moléculas (**Figura 6**) (Beffa et al. 2026; HRAC, 2026a).

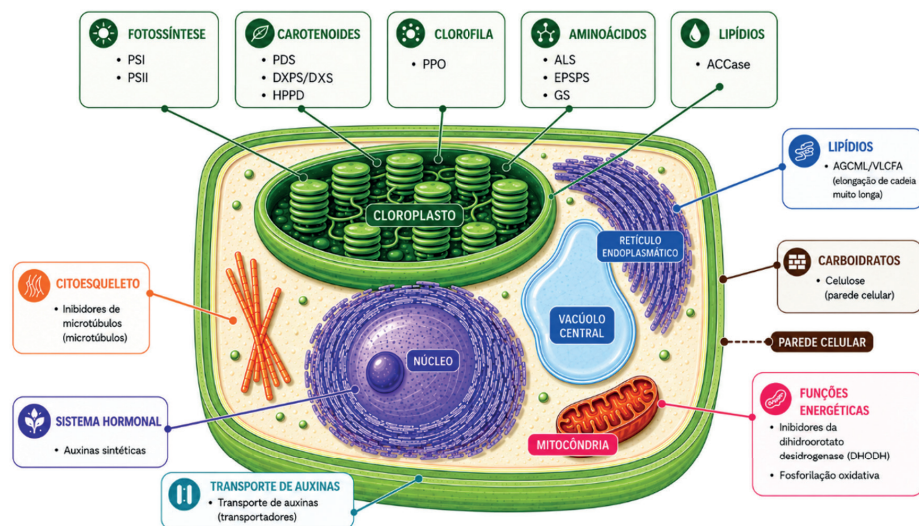


Figura 6. Localização celular dos principais locais de ação dos herbicidas e dos processos fisiológicos afetados. Adaptado de Délye et al. (2013).

3.3 Modo de ação

O **modo de ação** corresponde à sequência de alterações fisiológicas e metabólicas desencadeadas após a interferência inicial do herbicida em seu alvo biológico, ou seja, descreve **quais alterações e sintomas** resultam dessa interferência (Duke, 1990; Dayan et al. 2019). Essas alterações conectam a interrupção do processo afetado aos sintomas observados na planta e, eventualmente, à sua morte. Dependendo do mecanismo envolvido, essas alterações podem incluir deficiência de metabólitos essenciais, acúmulo de compostos tóxicos, desregulação hormonal, interrupção da divisão celular, perda da integridade das membranas ou redução da atividade fotossintética, resultando em sintomas como clorose, necrose, deformações, epinastia e paralisação do crescimento (Duke e Dayan, 2018; Székács, 2021).

Diferentemente do local e do mecanismo de ação, que ocorrem em nível molecular, o modo de ação manifesta-se por meio dos sintomas observados na planta. Por essa razão, seu conhecimento auxilia no diagnóstico de intoxicações, na identificação de falhas de controle e no reconhecimento preliminar dos grupos herbicidas em condições de campo (**Figura 7**) (Dayan et al. 2019).

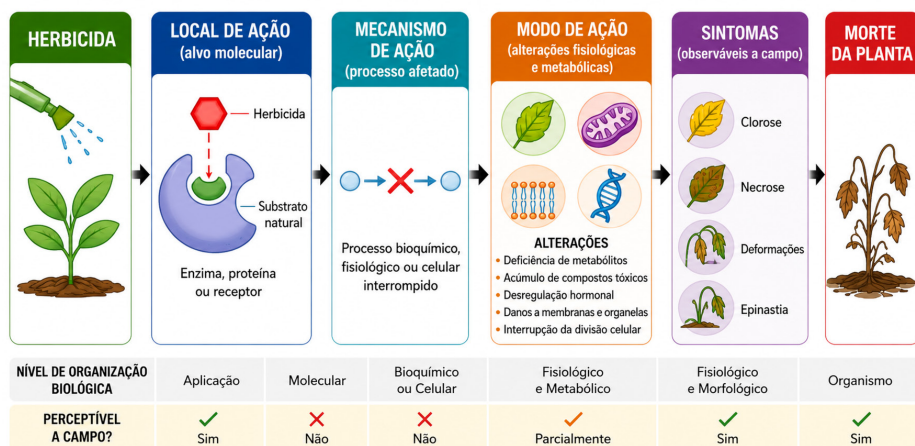


Figura 7. Relação hierárquica entre local de ação, mecanismo de ação e modo de ação.

Embora representem níveis distintos da interação entre herbicidas e plantas, a distinção entre local de ação, mecanismo de ação e modo de ação constitui o fundamento conceitual das classificações modernas de herbicidas.

4 EVOLUÇÃO DAS CLASSIFICAÇÕES POR MECANISMO DE AÇÃO

4.1 Dos agrupamentos empíricos às classificações biológicas

O avanço do conhecimento sobre os sítios e mecanismos de ação dos herbicidas permitiu o desenvolvimento de sistemas de classificação fundamentados nos processos biológicos afetados nas plantas. Esse processo foi acelerado pelo aumento dos casos de resistência, que demonstrou que moléculas pertencentes a diferentes famílias químicas podiam atuar sobre o mesmo alvo biológico e selecionar mecanismos de resistência semelhantes (Gaines et al. 2020). Como consequência, surgiu a necessidade de sistemas

capazes de relacionar os herbicidas aos seus sítios e mecanismos de ação, fornecendo uma base mais consistente para a pesquisa e o manejo da resistência (Duke, 1990; Délye et al. 2013; Dayan et al. 2019).

4.2 Surgimento dos sistemas de classificação por mecanismo de ação

Os sistemas modernos de classificação de herbicidas surgiram de forma relativamente independente em diferentes regiões do mundo durante o início da década de 1990 (Heap, 2026a). Uma das primeiras classificações foi proposta por Ian Heap no Canadá, utilizando grupos numerados para orientar a rotação de herbicidas e reduzir a evolução da resistência (Heap e Morrison, 1991).

A proposta de Heap influenciou o desenvolvimento dos sistemas posteriormente adotados por diferentes organizações. Em 1997, a WSSA publicou sua classificação numérica baseada em grupos de mecanismo de ação (Retzinger e Mallory-Smith, 1997). Paralelamente, a CropLife Australia e o HRAC Global desenvolveram sistemas próprios que utilizavam códigos alfabéticos e, posteriormente, também passaram a empregar identificadores alfanuméricos (CropLife Australia, 2008; Heap, 2026a). Embora utilizassem nomenclaturas distintas, as três classificações compartilhavam o mesmo princípio fundamental: agrupar herbicidas que atuavam sobre o mesmo sítio ou mecanismo de ação (Menne e Köcher, 2007; Beffa et al. 2026).

A difusão internacional dessas classificações não ocorreu apenas por seus méritos técnicos. A ampla influência da WSSA, especialmente por meio dos periódicos *Weed Science* e *Weed Technology*, contribuiu para a adoção de sua nomenclatura por pesquisadores de diferentes países, que frequentemente adequavam seus manuscritos às convenções utilizadas nessas revistas (WSSA, 2008, 2010). Em contrapartida, periódicos vinculados à comunidade europeia de ciência das plantas daninhas frequentemente empregavam a terminologia associada ao HRAC (Forouzesh et al. 2015).

4.3 O papel do HRAC e da WSSA

Com a expansão global da resistência de plantas daninhas, os sistemas desenvolvidos pela WSSA e pelo HRAC consolidaram-se como as principais referências internacionais para a classificação dos herbicidas e a comunica-

ção entre pesquisadores, indústria, consultores e agricultores. No entanto, diferenças na nomenclatura e na estrutura de classificação resultaram na coexistência de sistemas paralelos durante várias décadas (Menne e Köcher, 2007; Heap, 2026a; Forouzesh et al. 2015; Beffa et al. 2026).

As divergências não se restringiam aos códigos utilizados para identificar os grupos. Em alguns casos, havia diferenças na delimitação de mecanismos de ação, na forma de agrupar herbicidas semelhantes e na velocidade com que novos grupos eram incorporados às classificações. Como consequência, um mesmo mecanismo de ação podia ser identificado por códigos distintos em diferentes regiões ou publicações, dificultando a padronização da comunicação científica e das recomendações de manejo (Heap, 2026a; WSSA, 2026).

Apesar dessas diferenças, os códigos desenvolvidos pela WSSA e pelo HRAC passaram a ser utilizados em rótulos de produtos, recomendações técnicas, materiais de extensão e publicações científicas, tornando-se elementos centrais das estratégias de manejo da resistência (HRAC, 2020; Beffa et al. 2026; Heap, 2026a; WSSA, 2026).

4.4 Harmonização internacional das classificações

As divergências entre os sistemas desenvolvidos pela WSSA, HRAC e CropLife Australia evidenciaram a necessidade de uma classificação harmonizada que pudesse ser utilizada globalmente (Beffa et al. 2026; HRAC, 2026b). Como resposta a esse desafio, o HRAC Global iniciou, em 2017, um amplo processo de revisão de sua classificação em colaboração com a WSSA e a CropLife Australia (HRAC, 2020a; Beffa et al. 2026). O objetivo não era apenas harmonizar os códigos, mas estabelecer uma linguagem global fundamentada no conhecimento atual sobre os sítios e mecanismos de ação dos herbicidas (HRAC, 2026b). A evolução desses sistemas e os principais marcos que culminaram na classificação atual são apresentados na **Figura 8**.

A harmonização promovida pelo HRAC representou mais do que a substituição de letras por números. O processo incorporou avanços acumulados em fisiologia vegetal, bioquímica, biologia molecular e resistência de plantas daninhas, resultando na reorganização de diversos grupos, na redefinição de categorias e na criação de novos mecanismos de ação. Como consequência, o tradicional sistema alfabético do HRAC foi substituído por uma estrutura numérica alinhada aos princípios adotados pela WSSA, criando

uma classificação mais consistente, expansível e adequada à incorporação de novos mecanismos de ação (WSSA, 2010; HRAC, 2020a,b, 2026b; Beffa et al. 2026).

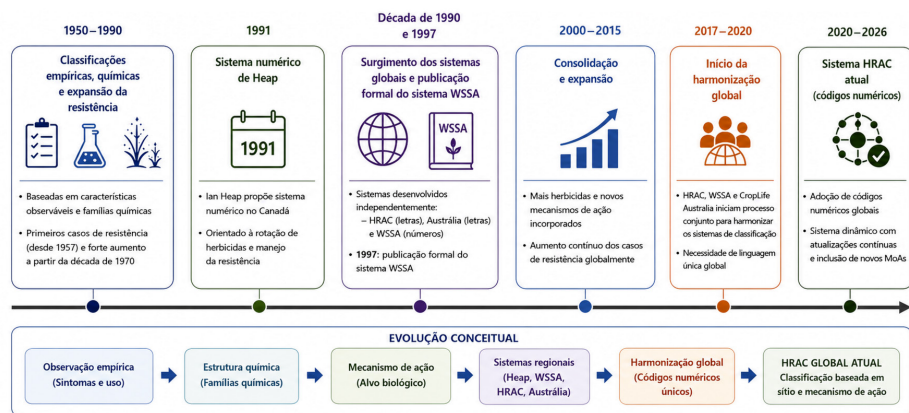


Figura 8. Evolução histórica dos sistemas de classificação de herbicidas por mecanismo de ação, desde os agrupamentos químicos iniciais até a harmonização global das classificações.

A harmonização constitui um dos marcos mais importantes na evolução das classificações de herbicidas e deu origem ao sistema atualmente adotado pelo HRAC Global, descrito na seção seguinte.

5 O SISTEMA HRAC ATUAL

O sistema atualmente adotado pelo HRAC Global organiza os herbicidas de acordo com seus sítios e mecanismos primários de ação por meio de uma classificação numérica harmonizada internacionalmente (HRAC, 2026a; Beffa et al. 2026). Cada grupo reúne herbicidas que compartilham o mesmo sítio ou mecanismo primário de ação, estabelecendo uma linguagem padronizada para sua identificação, classificação e manejo da resistência (HRAC, 2026a; WSSA, 2026).

A correspondência entre a classificação harmonizada do HRAC e os sistemas históricos do HRAC, da WSSA e da CropLife Austrália evidencia que a classificação atual não resulta de uma simples conversão entre códigos, mas de um processo de reorganização que incorporou avanços no conhecimento dos sítios-alvo e mecanismos de ação dos herbicidas (**Tabela 1**) (HRAC, 2020a; Beffa et al. 2026).

Tabela 1. Correspondência entre a classificação HRAC harmonizada (2026), os sistemas históricos do HRAC, WSSA e CropLife Australia (CLA) e os respectivos sítios e mecanismos primários de ação dos herbicidas

HRAC 2026	Anteriores			Mecanismo/Sítio de ação
	HRAC	WSSA	CLA	
1	A	1	A	Acetil-CoA carboxilase (ACCase)
2	B	2	B	Acetolactato sintase (ALS/AHAS)
3	K1	3	D	Montagem de microtúbulos (α -tubulina)
4	O	4	I	Auxinas sintéticas
5	C1/C2	5 e 7	C	Inibidores do PSII (sítio D1 – Ser264 e relacionados)
6	C3	6	C	Inibidores do PSII (sítio D1 – His215 e relacionados)
9	G	9	M	5-enolpiruvilchiquimato-3-fosfato sintase (EPSPS)
10	H	10	N	Glutamina sintetase (GS)
—	F3 [†]	11	—	Biossíntese de carotenoides (alvo desconhecido)
12	F1	12	F	Fitoeno dessaturase (PDS)
13	F3/F4	13	Q	1-desoxi-D-xilulose-5-fosfato sintase (DXPS/DXS)
14	E	14	G	Protoporfirinogênio oxidase (PPO)
15	K3	15	K	Ácidos graxos de cadeia muito longa (AGCML/VLCFA)
18	I	18	R	Dihidropteroato sintase (DHPS)
19	P	19	P	Transporte de auxinas
22	D	22	L	Fotossistema I (PS I)
23	K2	23	E	Organização dos microtúbulos
24	M	24	—	Desacopladores
27	F2	27	H	4-hidroxifenilpiruvato dioxigenase (HPPD)
—	N [‡]	8 e 26	J	Inibição da síntese de lípidios (não ACCase)
28	—	—	—	Di-hidroorotato desidrogenase (DHODH)
29	L	20 + 21 + parte do 26	O	Síntese de celulose
30	Q	—	T	Tioesterase de ácidos graxos (FAT)
31	R	—	—	Proteína fosfatase Ser/Thr (STPP)
32	S/F3	—	—	Solanesil difosfato sintase (SDPS)
33	T	—	—	Homogentisato solanesiltransferase (HST)
Ø	Z [§]	17 e 25	Z	Modo e/ou sítio de ação desconhecido ou não completamente caracterizado

†: Grupo histórico relacionado à biossíntese de carotenoides, sem correspondência direta na classificação HRAC atual. ‡: Grupo histórico que reunia os antigos grupos WSSA 8 e 26, posteriormente redistribuídos na classificação harmonizada. §: Grupo histórico para herbicidas com mecanismo de ação desconhecido ou não completamente caracterizado. Atualmente representado pelo símbolo Ø.

Atualmente, o HRAC Global disponibiliza a classificação em três formatos complementares: (i) o pôster de classificação utilizado para ensino, extensão e rotulagem; (ii) a *Master List*, que reúne todos os ingredientes ativos classificados; e (iii) o *Classification Lookup*, ferramenta dinâmica de consulta por ingrediente ativo, continuamente atualizada (HRAC, 2026a,c).

Uma das principais características da classificação atual é sua estrutura numérica expansível. Diferentemente do sistema alfabético utilizado anteriormente, a nova organização permite a incorporação de novos mecanismos de ação sem impor limitações relacionadas ao número de códigos disponíveis (HRAC, 2020a,b).

Outro aspecto importante é que a sequência numérica não é contínua. Grupos como 7, 8, 11, 16, 17, 20, 21, 25 e 26 não possuem correspondência direta na classificação harmonizada atual. Esses espaços foram mantidos para preservar a relação histórica entre os códigos antigos e os novos grupos de mecanismos de ação. Essa estratégia reduziu o impacto da mudança sobre a literatura científica, os registros de produtos, os materiais técnicos e as recomendações agrônomicas. Além disso, a existência de números vagos oferece flexibilidade para a incorporação de novos mecanismos de ação sem a necessidade de reorganizar toda a classificação (HRAC, 2020a,b; Beffa et al. 2026).

O sistema HRAC possui caráter dinâmico e é continuamente atualizado à medida que novos conhecimentos científicos se tornam disponíveis. A atualização mais recente resultou de um amplo processo de revisão conduzido pelo Grupo de Trabalho de Mecanismos de Ação do HRAC Global entre 2024 e 2025 (HRAC, 2026b). Os trabalhos incluíram a revisão dos mecanismos de ação reconhecidos, das classes químicas associadas, dos ingredientes ativos comercializados e dos critérios utilizados para sua inclusão na classificação.

Entre as principais mudanças da atualização de 2026 destacam-se a inclusão de novos ingredientes ativos, a revisão de nomenclaturas de alguns grupos e a remoção de ingredientes ativos com reduzida relevância comercial ou limitada importância para o manejo da resistência. A avaliação con-

siderou inicialmente 266 ingredientes ativos, dos quais 41 foram removidos do pôster oficial após análise de dados globais de comercialização e relevância agrônômica. Esses compostos permanecem registrados na planilha mestre do HRAC, mas deixaram de integrar a versão resumida da classificação utilizada para fins de comunicação e manejo da resistência. Como resultado, o mapa HRAC 2026 passou a contemplar aproximadamente 230 ingredientes ativos considerados relevantes para o manejo da resistência de plantas daninhas (HRAC, 2026b).

A atualização de 2026 também promoveu refinamentos em grupos específicos. Os grupos 3 e 23, ambos relacionados aos microtúbulos, tiveram suas denominações revisadas para refletir adequadamente o conhecimento atual sobre seus possíveis sítios de ação (HRAC, 2026b). Essas modificações ilustram o caráter evolutivo da classificação HRAC, que continua sendo aperfeiçoada à medida que novos mecanismos de ação são descobertos e os processos biológicos afetados pelos herbicidas passam a ser compreendidos com maior precisão (Beffa et al. 2026; HRAC, 2026b).

Além de organizar os herbicidas de acordo com seus mecanismos de ação, a classificação HRAC desempenha papel central no manejo da resistência de plantas daninhas. A identificação do grupo HRAC permite reconhecer herbicidas com potencial semelhante de seleção de biótipos resistentes, informação fundamental para o planejamento de programas de manejo (HRAC, 2026a; Beffa et al. 2026).

Tanto as classificações anteriores quanto a atual auxiliam na elaboração de programas que evitem o uso repetido de herbicidas pertencentes ao mesmo grupo. Elas também permitem identificar situações em que ingredientes ativos de diferentes famílias químicas compartilham o mesmo local de ação e, por isso, não representam uma verdadeira alternância de mecanismos de ação (Retzinger e Mallory-Smith, 1997; Beffa et al. 2026).

Essas classificações também são úteis para interpretar casos de resistência cruzada, selecionar misturas e sequências de aplicação e planejar programas de manejo integrado de plantas daninhas. Entretanto, a rotação de grupos HRAC deve ser considerada apenas um dos componentes do manejo da resistência, sendo mais eficaz quando associada a práticas como rotação de culturas, uso de plantas de cobertura, controle mecânico, controle cultural e redução da produção de sementes pelas plantas daninhas.

6 ORGANIZAÇÃO FISIOLÓGICA DOS MECANISMOS DE AÇÃO

Embora seja fundamental para a identificação dos mecanismos de ação e para o manejo da resistência, a classificação HRAC atual não representa diretamente as relações fisiológicas entre os diferentes mecanismos de ação (HRAC, 2026a; Beffa et al. 2026). Assim, herbicidas classificados em grupos consecutivos podem atuar sobre processos biológicos distintos, enquanto mecanismos numericamente distantes podem afetar rotas metabólicas intimamente relacionadas.

Tradicionalmente, os mecanismos de ação foram apresentados de acordo com a sequência numérica ou alfabética dos grupos HRAC ou WSSA. Embora essa abordagem seja útil para consulta e identificação dos códigos presentes em rótulos, recomendações técnicas e materiais de ensino, ela nem sempre favorece a compreensão das relações fisiológicas entre os diferentes mecanismos (Menne e Köcher, 2007; Beffa et al. 2026). Como consequência, processos relacionados à fotossíntese, ao metabolismo celular e ao crescimento vegetal frequentemente foram tratados de forma fragmentada.

As versões mais recentes da classificação do HRAC organizam os mecanismos de ação em três grandes domínios fisiológicos: os dependentes da luz e associados à formação de espécies reativas de oxigênio (EROs), os relacionados ao metabolismo celular e os que afetam o crescimento e a divisão celular (**Figura 9**) (Traxler et al. 2023; HRAC, 2026a).

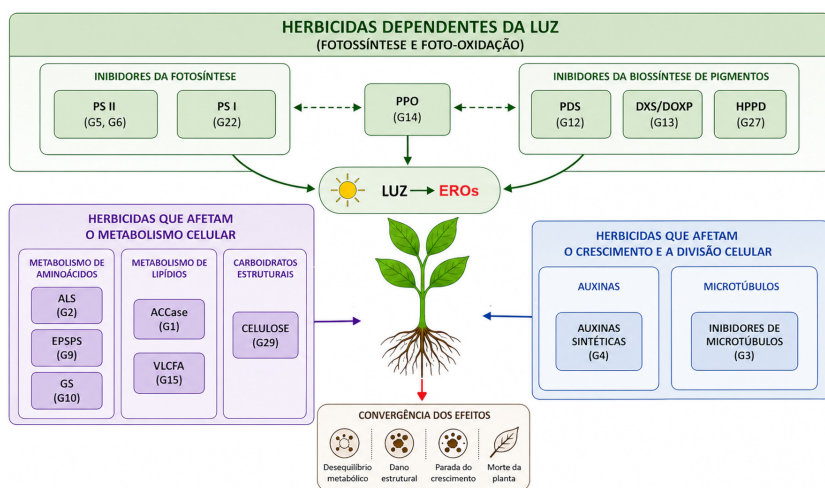


Figura 9. Organização fisiológica dos principais mecanismos de ação de herbicidas. Adaptado de Traxler et al. (2023)

Os herbicidas dependentes da luz reúnem mecanismos que atuam direta ou indiretamente na fotossíntese. Esse domínio pode ser subdividido em dois grupos fisiológicos principais: os herbicidas que interferem diretamente na captura e na transferência de energia luminosa pelos fotossistemas, como os inibidores do PS II e do PS I, e aqueles que afetam a biossíntese de pigmentos fotossintéticos ou fotoprotetores, como os inibidores da biossíntese de carotenoides (Dayan et al. 2019; Traxler et al. 2023).

O subgrupo dos inibidores de pigmentos inclui os herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides, como os inibidores de PDS, DXS e HPPD. Embora atuem sobre alvos distintos, todos reduzem a disponibilidade de carotenoides ou de seus cofatores. Como consequência, sua deficiência favorece a formação de EROs, a degradação fotooxidativa dos pigmentos e a peroxidação das membranas celulares. As plantas desenvolvem, então, sintomas característicos de branqueamento (albinismo), frequentemente seguidos por necrose e morte da planta. Os inibidores da PPO ocupam posição intermediária nesse subgrupo com os inibidores da fotossíntese por atuarem em uma rota metabólica associada à biossíntese de tetrapirróis, incluindo a clorofila, mas desencadearem intenso estresse fotooxidativo após a exposição à luz (Traxler et al. 2023).

O segundo domínio compreende os herbicidas que afetam o metabolismo celular. Esse domínio pode ser subdividido em três grupos principais: os mecanismos que interferem na biossíntese de aminoácidos, representados pelos inibidores da ALS, EPSPS e GS; os que afetam a biossíntese de lipídios, representados pelos inibidores da ACCase e AGCML (VLCFA); e aqueles que interferem na formação de carboidratos estruturais, incluindo os inibidores da síntese de celulose (Dayan et al. 2019; Traxler et al. 2023).

Apesar da diversidade de sítios-alvo, os mecanismos que afetam o metabolismo celular comprometem a produção de moléculas essenciais ao funcionamento das células, resultando em paralisação progressiva do crescimento e da formação de novos tecidos (Székács, 2021). Por outro lado, embora o glufosinato, inibidor da glutamina sintetase (GS), tenha sido recentemente associado aos herbicidas dependentes da luz em função do papel do estresse fotooxidativo na morte das plantas, nesta obra esse herbicida é discutido neste domínio por atuar diretamente sobre o metabolismo do nitrogênio.

O terceiro domínio engloba os herbicidas que afetam o crescimento e a divisão celular, incluindo os mecanismos relacionados à organização dos microtúbulos e à regulação hormonal por auxinas (Dayan et al. 2019; Traxler et al. 2023). Diferentemente dos mecanismos predominantemente metabólicos, esses herbicidas interferem diretamente na divisão celular, na expansão dos tecidos e na coordenação do crescimento vegetal.

A delimitação desses domínios também reflete a evolução do conhecimento sobre os mecanismos de ação. Em classificações mais antigas, alguns grupos atualmente associados ao metabolismo celular eram posicionados entre os herbicidas que afetam o crescimento devido aos sintomas observados durante a germinação e o estabelecimento das plântulas. Esse foi o caso dos inibidores da biossíntese de AGCML e da síntese de celulose. À medida que seus sítios de ação foram elucidados, esses mecanismos passaram a ser associados ao metabolismo celular. Essa transição ilustra a evolução de uma classificação baseada nos sintomas para outra fundamentada nos processos fisiológicos e moleculares afetados pelos herbicidas (Traxler et al. 2023).

A organização adotada nos capítulos seguintes segue essa lógica fisiológica. Contudo, não deve ser interpretada como uma divisão rígida, pois diversos mecanismos interagem com mais de uma rota metabólica. Essas conexões serão destacadas ao longo da obra para melhorar a compreensão dos sintomas, da seletividade, da resistência e das relações entre diferentes mecanismos de ação.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Classificar herbicidas sempre foi uma tentativa de organizar a crescente diversidade de moléculas disponíveis para o manejo de plantas daninhas. Entretanto, à medida que o conhecimento sobre fisiologia vegetal, bioquímica e biologia molecular evoluiu, tornou-se evidente que uma classificação eficiente deveria refletir não apenas as características dos produtos, mas também os processos biológicos que eles afetam.

Os sistemas modernos de classificação ultrapassam sua função original de catalogação. Os mecanismos de ação passaram a constituir uma linguagem comum que conecta pesquisa básica, desenvolvimento de tecnologias, manejo da resistência e recomendação agrônômica. Mais do que identificar grupos herbicidas, essas classificações permitem compreender como diferentes processos essenciais à vida vegetal podem ser interrompidos de for-

ma seletiva.

Sob essa perspectiva, os herbicidas podem ser vistos como ferramentas que permitem explorar diferentes dimensões da fisiologia das plantas. Cada mecanismo de ação revela a importância de uma rota metabólica, de uma estrutura celular ou de um processo regulatório para o funcionamento vegetal. Assim, a classificação deixa de ser apenas um sistema de códigos e passa a representar uma síntese do conhecimento acumulado sobre a biologia dos herbicidas e das plantas.

Essa visão integrada serve como base para os capítulos seguintes, nos quais os diferentes mecanismos de ação serão analisados em maior profundidade, sempre considerando suas conexões fisiológicas, agrônômicas e os mecanismos de resistência associados.

Referências

Alcántara-de la Cruz R, Amaral GS, Mendes KF, et al. Absorption, translocation, and metabolism studies of herbicides in weeds and crops. In Mendes KF, editor: *Radioisotopes in Weed Research*. Boca Raton, 2021, CRC Press, pp. 127–154.

Alcántara-de la Cruz R, Carrara T, da Silveira HM, Gomes da Silva EM, Portugal J. Seletividade e classificação de herbicidas. In Alcántara-de la Cruz R, Dominguez-Valenzuela JA, Carbonari CA, editors: *Bases da Ciência das Plantas Daninhas/Bases de la Ciencia de la Maleza*. Brasil, 2024, Fepaf, pp. 60–70.

Beffa R, Menne H, Köcher H. Herbicide Resistance Action Committee (HRAC): Herbicide Classification, Resistance Evolution, Survey, and Resistance Mitigation Activities. In Jeschke P, Lamberth C, Lorschach B, editors: *Modern Crop Protection Compounds*, 4th ed. Weinheim, 2026, Wiley-VCH, pp. 5–30.

CropLife Australia. Herbicide Mode of Action Classification, 2008. Available at: <https://www.weedscience.org/Documents/ShowDocuments.aspx?DocumentID=1190>. Accessed 07 Jun 2026.

Dayan FE, Barker A, Bough R, et al. Herbicide mechanisms of action and resistance. In Moo-Young M, editor: *Comprehensive Biotechnology*. Vol. 4. Amsterdam, 2019, Elsevier, pp. 36–48.

Délye C, Jasieniuk M, Le Corre V. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends Genet* 29:649–658, 2013.

Duke SO. Overview of herbicide mechanisms of action. *Environ Health Perspect* 87:263–271, 1990.

Duke SO, Dayan FE. Herbicides. In eLS. Chichester, 2018, John Wiley e Sons, 9 p.

Forouzesh A, Zand E, Soufizadeh S, Samadi Foroushani S. Classification of herbici-

des according to chemical family for weed resistance management strategies—an update. *Weed Res* 55:334–358, 2015.

Gaines TA, Duke SO, Morran S, et al. Mechanisms of evolved herbicide resistance. *J Biol Chem* 295:10307–10330, 2020.

Heap I. Three Herbicide Site of Action Classification Systems, 2026a. Available at: <https://www.weedscience.org/Pages/SOADescription.aspx>. Accessed 08 Jun 2026.

Heap I. HRAC Classification of Herbicides According to Site of Action, 2026b. Available at: <https://www.weedscience.org/Documents/ShowDocuments.aspx?DocumentID=1193>. Accessed 08 Jun 2026.

Heap I, Morrison I, 1991. Herbicide-resistant weeds. Available at: <https://www.weedscience.org/Documents/ShowDocuments.aspx?DocumentID=1294>. Accessed 08 Jun 2026.

HRAC. 2020 HRAC Global Herbicide MoA Classification: Transition From Letters to Numbers, 2020a. Available at: <https://hracglobal.com/tools/2020-review-of-the-herbicide-moa-classification>. Accessed 07 Jun 2026.

HRAC. HRAC MoA Classification Factsheet, 2020b. Available at: https://hracglobal.com/files/HRAC-MoA-classification-Factsheet_ENG.pdf. Accessed 07 Jun 2026.

HRAC. 2026 HRAC Global Herbicide Mode of Action Classification, 2026a. Available at: <https://hracglobal.com/tools/2026-hrac-global-herbicide-moa-classification>. Accessed 08 Jun 2026.

HRAC. Global MoA Classification Working Group Report 2024–2025, 2026b. Available at: <https://hracglobal.com/files/HRAC-Global-MoA-Classification-Working-Group-Report-2024-25.pdf>. Accessed 08 Jun 2026.

HRAC. Global Herbicide Classification Lookup, 2026c. Available at: <https://hracglobal.com/tools/classification-lookup>. Accessed 08 Jun 2026.

Mendes KF, Silva AA, Mielke KC. Classificação, seletividade e mecanismo de ação de herbicidas. In Mendes KF, Silva AA, editors: *Plantas Daninhas – Herbicidas*. São Paulo, 2022, Oficina de Textos, pp. 7–56.

Menendez J, Rojano-Delgado MA, De Prado R. Differences in herbicide uptake, translocation, and distribution as sources of herbicide resistance in weeds. *Amer Chem Soc Symp Ser* 1171:141–157, 2014.

Menne H, Köcher H. HRAC Classification of Herbicides and Resistance Development. In Nauen R, editor: *Modern Crop Protection Compounds*, 1st ed. Weinheim, 2007, Wiley-VCH, pp. 5–26.

Nandula VK, Riechers DE, Ferhatoglu Y, et al. Herbicide metabolism: Crop selectivity, bioactivation, weed resistance, and regulation. *Weed Sci* 67:149–175, 2019.

Retzinger EJ, Mallory-Smith C. Classification of herbicides by site of action for weed resistance management strategies. *Weed Technol* 11:384–393, 1997.

Székács A. Herbicide mode of action. In Zaller JG, editor: *Herbicides*. Amsterdam, 2021, Elsevier, pp. 41–86.

Traxler C, Gaines TA, Küpper A, Luemmen P, Dayan FE. The nexus between reactive oxygen species and the mechanism of action of herbicides. *J Biol Chem* 299:105267, 2023.

Vats S. Herbicides: history, classification and genetic manipulation of plants for herbicide resistance. In Lichtfouse E, editor: *Sustainable Agriculture Reviews*. Vol. 15. Cham, 2015, Springer International Publishing, pp. 153–192.

WSSA. Herbicide Mode of Action Table. Website, 2008. Available at: <https://www.weedscience.org/Documents/ShowDocuments.aspx?DocumentID=1192>. Accessed 08 Jun 2026.

WSSA. Common and chemical names approved by the Weed Science Society of America. *Weed Sci* 58:511–518, 2010.

WSSA. Herbicides, 2026. Available at: <https://wssa.net/weed/herbicides/>. Accessed 08 Jun 2026.

Herbicidas Inibidores da Fotossíntese

Vinícius Rocha Bihain¹

Dilma Francisca de Paula²

Ricardo Alcántara-de la Cruz³

1 INTRODUÇÃO

A fotossíntese constitui o principal processo bioenergético das plantas, responsável pela conversão da energia luminosa em energia química que sustenta o crescimento, o metabolismo e a produtividade vegetal. Esse processo ocorre nos cloroplastos e depende de uma cadeia integrada de transporte de elétrons associada aos Fotossistemas II (PSII) e I (PSI), localizados nas membranas dos tilacoides. A eficiência dessa etapa fotoquímica é essencial para a geração de ATP e NADPH, que alimentam as reações de assimilação de carbono e sustentam a homeostase metabólica da planta. Quando o fluxo de elétrons é interrompido ou desviado, ocorre desbalanço redox e comprometimento progressivo da integridade dos cloroplastos (Apel e Hirt, 2004; Gill e Tuteja, 2010).

O funcionamento coordenado entre PSII e PSI estabelece um fluxo contínuo de elétrons que converte energia luminosa em poder redutor e gradientes eletroquímicos. Embora altamente eficiente, esse sistema é sensível a perturbações no transporte eletrônico, pois alterações localizadas podem comprometer o equilíbrio redox celular. Por essa razão, a fase fotoquímica da fotossíntese representa um importante ponto de vulnerabilidade fisiológica nas plantas.

Essa vulnerabilidade é explorada por herbicidas que interferem no transporte de elétrons dependente de luz, comprometendo a dissipação da energia absorvida e promovendo a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). Entre os principais mecanismos de ação associados a esse processo destacam-se os inibidores do PSII e do PSI (Trebst, 2007; Dayan e Duke, 2014). Embora esses grupos atuem sobre a mesma etapa geral da fotossín-

1 Graduando em Agronomia, UFV, Brasil. E-mail: vinicius.bihain@ufv.br

2 Eng. Agr., M.Sc., Doutoranda em Fitotecnia, UFV, Brasil. E-mail: dilma.paula@ufv.br

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

tese, diferem quanto ao ponto de interferência no fluxo eletrônico, às respostas fisiológicas desencadeadas e às implicações agrônomicas associadas, com reflexos diretos em seletividade, mobilidade e eficácia agrônômica (Duke e Dayan, 2018).

No tópico seguinte, a organização funcional da fase fotoquímica será apresentada como base para a compreensão dos mecanismos de ação, padrões de seletividade, sintomatologia e evolução da resistência relacionados a esses herbicidas.

2 ORGANIZAÇÃO DA VIA FOTOSSINTÉTICA

A fase fotoquímica da fotossíntese ocorre nas membranas dos tilacoides do cloroplasto, responsável pelo transporte de elétrons entre complexos proteicos organizados nos PSII e PSI (**Figura 1**). Esse transporte está diretamente acoplado à formação de ATP e NADPH, que fornecem energia e poder redutor para o metabolismo do carbono no ciclo de Calvin (Nelson e Ben-Shem, 2004; Taiz et al. 2017). O fluxo de elétrons conecta os dois fotossistemas, enquanto o fluxo cíclico ao redor do PSI ajusta a razão ATP:NADPH conforme demanda celular.

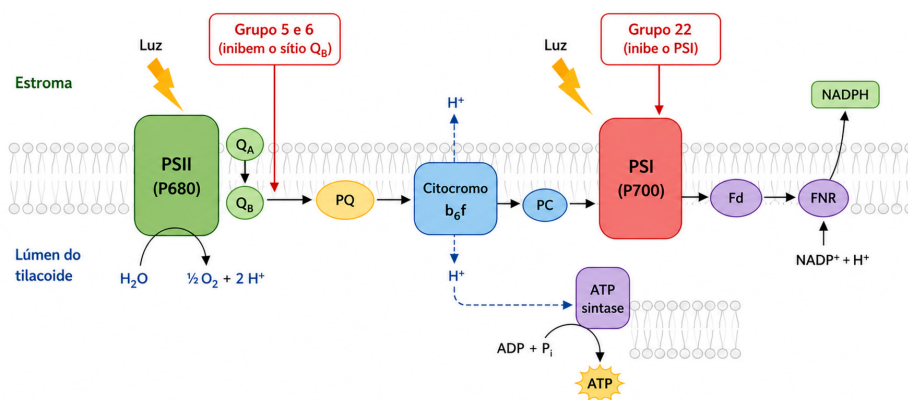


Figura 1. Cadeia transportadora de elétrons na fotossíntese e pontos de ação dos herbicidas inibidores do PSII (Grupos 5 e 6) e do PSI (Grupo 22).

O PSII e o PSI atuam como centros fotoquímicos que capturam energia luminosa e promovem a transferência sequencial de elétrons na cadeia transportadora (Twitty e Dayan, 2024). Entretanto, as consequências fisiológicas da perturbação dependem diretamente da posição onde o fluxo eletrônico é alterado.

Quando o bloqueio ocorre no PSII, a cadeia transportadora se reduz progressivamente, limitando o fornecimento de elétrons aos complexos subsequentes (Battaglini et al. 2021). Em contraste, quando o PSI atua como ponto de desvio redox, o fluxo pode ser mantido ou intensificado, sendo direcionado a reações paralelas que amplificam a formação de EROs. Assim, a velocidade e a magnitude do dano dependem da posição da interferência e da dinâmica eletrônica no sistema (Tian et al. 2024).

O processo inicia no PSII (P680), onde a energia luminosa promove a excitação de elétrons e a fotólise da água, com liberação de oxigênio (O_2), prótons (H^+) e elétrons. Estes são transferidos ao acceptor primário Q_A e, posteriormente, ao acceptor secundário Q_B , ambos associados à proteína D1 do complexo PSII. A plastoquinona (PQ) reduzida transfere elétrons ao complexo citocromo b_6f , contribuindo para o gradiente de prótons no lúmen do tilacoide. Em seguida, os elétrons seguem para a plastocianina (PC) e alcançam o PSI (P700), onde uma nova excitação luminosa promove sua transferência à ferredoxina (Fd). A ferredoxina-NADP⁺ redutase (FNR) catalisa então a redução do NADP⁺ a NADPH, enquanto o gradiente de prótons impulsiona a produção de ATP pela ATP sintase (Traxler et al. 2023).

A proteína D1 do PSII, associada ao sítio Q_B , apresenta alta taxa de renovação (*turnover*) como mecanismo de reparo, refletindo a elevada sensibilidade do PSII a perturbações no fluxo de elétrons.

O transporte eletrônico organiza-se como uma cadeia funcional interdependente, na qual alterações localizadas afetam todo o sistema fotossintético. Nessa organização eletrônica, pontos da cadeia transportadora de elétrons entre PSII e PSI tornam-se suscetíveis à ação de herbicidas (Twitty e Dayan, 2024).

3 GRUPOS HRAC QUE INIBEM A FOTOSSÍNTESE

Os herbicidas que interferem na fase fotoquímica da fotossíntese classificam-se, segundo o HRAC (2026), em três grupos principais associados ao transporte de elétrons dependente de luz. A classificação baseia-se no ponto específico de interferência na cadeia transportadora de elétrons e na interação das moléculas com seus sítios de ação.

O Grupo 5 inclui herbicidas inibidores do PSII que bloqueiam o transporte de elétrons nesse fotossistema ao competir com a PQ. Agronomicamente, estes herbicidas apresentam ampla utilização em aplicações realizadas

tanto em pré, como em pós-emergência, caracterizando-se por possuírem atividade residual no solo (Wang et al. 2024; Umurzokov et al. 2025). O Grupo 6 também inclui herbicidas que inibem o PSII, porém com modo de interação distinto, resultando em diferenças na afinidade pelo local de ação e no espectro de resistência cruzada (Jugulam et al. 2025).

O Grupo 22 inclui os inibidores do PSI, que se caracterizam por sua ação rápida (contato) e pela ausência de atividade residual no solo, sendo empregados no manejo pré-semeadura ou dessecação pré-colheita de determinadas culturas (Tian et al. 2024).

Embora esses três grupos comprometam a fase fotoquímica da fotossíntese, diferem no ponto de interferência no fluxo eletrônico, no comportamento agrônomo e no perfil de resistência, critérios que sustentam a classificação do HRAC.

4 INIBIDORES DO FOTOSSISTEMA II

4.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

O PSII é alvo de herbicidas dos Grupos 5 e 6, que atuam no sítio QB da proteína D1, competindo com a PQ e impedindo a transferência de elétrons de QA para QB (**Figura 2**) (Devine e Shukla, 2000; Trebst, 2007). Esse bloqueio ocorre em um dos primeiros pontos do transporte linear de elétrons, comprometendo a eficiência fotoquímica do PSII. Inicialmente, a interrupção do transporte eletrônico promove o acúmulo progressivo de energia excitada e de centros de reação reduzidos, aumentando a probabilidade de transferência dessa energia ao oxigênio molecular. Diferentemente do que ocorre com os inibidores do PSI, o bloqueio do PSII não provoca dano celular imediato.

Embora ambos os grupos se liguem ao sítio funcional Q_B , diferem na orientação e na interação molecular na proteína D1. Herbicidas do Grupo 5 interagem principalmente com a posição Ser264 do gene *psbA*, enquanto os herbicidas do Grupo 6 apresentam maior interação com a posição His215 e aminoácidos adjacentes. Essa diferença de interação modula a afinidade pelo sítio ativo e os padrões de resistência cruzada observados em campo (Svyantek et al. 2016; Lu et al. 2019).

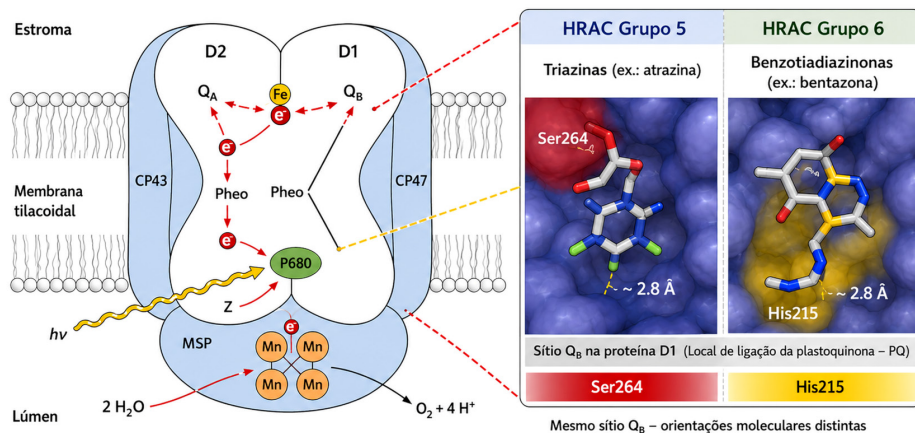


Figura 2. Sítio QB da proteína D1 no Fotossistema II (PSII), mostrando o local de ligação de herbicidas do Grupo 5 (ex.: atrazina) com Ser264 e do Grupo 6 (ex.: bentazona) com His215. Adaptado de Twitty e Dayan (2024).

A interrupção da etapa $Q_A \rightarrow Q_B$ impede a reoxidação de Q_A e reduz o fluxo eletrônico em direção ao complexo citocromo b_6f . Como consequência, a energia absorvida pela clorofila deixa de ser utilizada pelo transporte eletrônico e passa a acumular-se progressivamente no sistema fotoquímico. Sob iluminação contínua, esse excesso de energia favorece a formação de clorofila no estado tripleto (^3Chl) e oxigênio singleto ($^1\text{O}_2$), importantes EROs associadas à inibição do PSII (Apel e Hirt, 2004; Traxler et al. 2023). Esse processo leva à peroxidação lipídica nas membranas tilacoidais, causando à perda de integridade do cloroplasto.

O PSII possui um mecanismo de reparo baseado na renovação contínua da proteína D1. Entretanto, o bloqueio persistente do sítio Q_B supera essa capacidade de reparo, provocando degradação progressiva de pigmentos, perda de compartimentalização celular e colapso metabólico. Em populações resistentes com mutações no gene *psbA*, a redução na afinidade do herbicida pode restaurar parcialmente o fluxo eletrônico. Substituições em Ser264 estão associadas à resistência às triazinas (Grupo 5), enquanto outras mutações podem modificar a sensibilidade aos herbicidas do Grupo 6. Em alguns casos, essas mutações estão associadas a leve redução na eficiência fotossintética na ausência do herbicida, sugerindo custo adaptativo (Pitty, 2018; Twitty e Dayan, 2024).

4.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

Os inibidores do PSII estão entre os mecanismos de ação mais importantes no manejo de plantas daninhas em culturas anuais e perenes. Sua ampla adoção em sistemas de milho, sorgo e cana-de-açúcar está associada ao uso de herbicidas residuais no controle de folhas largas e algumas gramináceas, bem como à possibilidade de aplicação em pré e pós-emergência dessas culturas. No Grupo 5 se destacam as triazinas (atrazina, terbutilazina), triazinonas (metribuzim, hexazinona), uracilas (bromacila), amidas (propanil) e ureias substituídas (diurom, tebutiurom) (**Figura 3**) (Giraldeli et al. 2024).

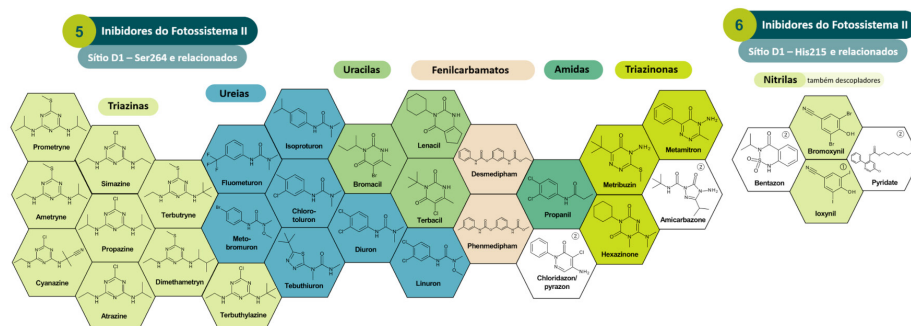


Figura 3. Principais classes químicas de herbicidas inibidores do Fotossistema II (PSII), pertencentes aos Grupos 5 e 6 do HRAC. Adaptado de HRAC (2026).

A atrazina permanece como a molécula mais emblemática, amplamente utilizada em milho e sorgo, com aplicação em pré e pós-emergência precoce e combinação de ação foliar e residual (Jakelaitis et al. 2005). A terbutilazina mantém relevância em cana-de-açúcar e milho, especialmente em programas com controle residual e manejo de resistência. O metribuzim apresenta uso diversificado em culturas como soja, batata e tomate, com posicionamento dependente da seletividade varietal e das condições edafoclimáticas (Bottcher et al. 2022).

Outros compostos do Grupo 5 mantêm importância em nichos específicos. O propanil foi central no controle químico de plantas daninhas em arroz irrigado, com ação em pós-emergência e seletividade associada à rápida metabolização pela cultura (Hoagland et al. 2004). Ureias substituídas, como diurom e tebutiurom, apresentam alta persistência e são utilizadas em ca-

na-de-açúcar, áreas não agrícolas e cultivos perenes. A bromacila destaca-se em culturas perenes e citros como herbicida pré-emergente residual.

Funcionalmente, herbicidas do Grupo 5 apresentam atividade residual moderada no solo, contribuindo para a supressão dos fluxos iniciais de emergência de plantas daninhas. A absorção pelas raízes, seguida da translocação via xilema, explica a manifestação sistêmica dos sintomas em plântulas emergentes.

O desempenho agrônômico depende de fatores como textura do solo, teor de matéria orgânica, regime de precipitação e histórico de uso. Em solos arenosos ou sob elevados volumes pluviométricos, aumenta o potencial de lixiviação desses herbicidas, podendo alterar sua distribuição no perfil do solo e influenciar a persistência e a seletividade para culturas subsequentes (Giraldeli et al. 2024).

Herbicidas do Grupo 6, como bentazona (benzotiadiazinona) e bromoxinila (nitrilo), apresentam perfil agrônômico distinto, sendo utilizados predominantemente em pós-emergência, com comportamento de contato e menor persistência no solo. Sua eficácia depende da cobertura da pulverização e do estágio das plantas daninhas. O uso em rotação ou mistura com herbicidas sistêmicos amplia o espectro de controle e reduz a pressão de seleção associada às triazinas.

A importância agrônômica dos inibidores do PSII tem sido reconfigurada pela adoção de culturas transgênicas tolerantes a herbicidas e pela evolução da resistência às triazinas. Ainda assim, permanecem relevantes em programas de manejo integrado, especialmente quando associados a mecanismos residuais complementares ou estratégias de diversificação.

Entre as principais limitações destacam-se: (i) ampla disseminação de resistência; (ii) potencial de *carryover*; e (iii) redução de eficácia sob baixa luminosidade ou em aplicações tardias (Trebst, 2007).

A diversidade físico-química dos inibidores do PSII, aliada à flexibilidade de uso em pré e pós-emergência, sustenta sua relevância em diferentes sistemas produtivos. A escolha do ingrediente ativo nos Grupos 5 e 6 deve considerar o espectro de controle, propriedades da molécula, tipo de solo, estágio das plantas daninhas, histórico de resistência e integração com outros mecanismos. Além disso, seu posicionamento no manejo é determinante para maximizar a eficácia e prolongar a vida útil do mecanismo.

4.3 Sintomatologia

Os sintomas induzidos pelos inibidores do PSII refletem a perda progressiva da funcionalidade fotossintética nos tecidos expostos, manifestando-se inicialmente em folhas jovens e em regiões com maior incidência de radiação, onde a demanda energética e a taxa fotossintética são mais elevadas (Traxler et al. 2023). Essa evolução gradual ocorre porque o bloqueio do PSII não causa destruição imediata dos tecidos, mas promove o acúmulo progressivo de energia não dissipada e a formação subsequente de EROs.

O sintoma inicial típico é clorose internerval, decorrente da degradação gradual de pigmentos e da desestruturação funcional dos cloroplastos (**Figura 4A**). Com a intensificação do dano, desenvolvem-se áreas de necrose localizada, frequentemente nas margens foliares ou em regiões de maior exposição solar (**Figura 4B**). A evolução é mais lenta que a observada com inibidores do PSI, podendo demandar vários dias para manifestação completa. A progressão ocorre de forma gradual, com transição de clorose para necrose e manutenção temporária de tecidos parcialmente funcionais.

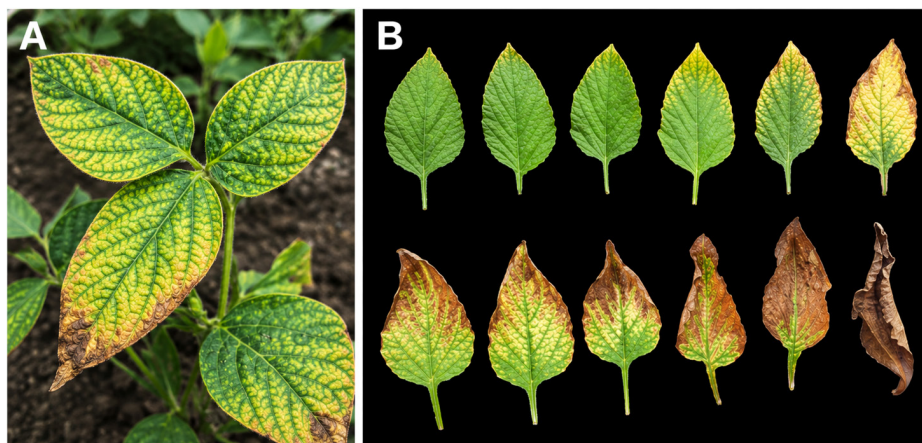


Figura 4. Sintomas típicos de inibidores do PSII em eudicotiledônea: (A) Clorose internerval inicial. (B) Progressão dos sintomas com desenvolvimento de necrose marginal. Fonte: Pitty (2018).

Em aplicações pós-emergência, compostos com maior mobilidade via xilema podem induzir sintomas sistêmicos, observados em folhas mais jovens após absorção radicular ou foliar. Em contraste, moléculas de menor mobilidade tendem a produzir injúrias localizadas no tecido interceptado

pela pulverização (Duke e Dayan, 2018).

A intensidade e a velocidade de progressão variam conforme a espécie, o estágio de desenvolvimento e as condições ambientais. Como a formação de EROs depende da luz, fatores ambientais modulam a injúria: alta irradiância e temperaturas elevadas aceleram a necrose, enquanto baixa luminosidade retarda a manifestação visual, mesmo quando o bloqueio bioquímico já ocorreu (Pitty, 2018).

4.4 Seletividade

A seletividade dos inibidores do PSII está associada principalmente à capacidade metabólica diferencial entre espécies vegetais. Como o local de ação (Q_b) é estruturalmente conservado, a tolerância raramente decorre de modificações no alvo molecular, mas da capacidade da cultura em detoxificar o herbicida antes que ele atinja concentrações críticas no cloroplasto (Devine e Shukla, 2000; Shukla et al. 2008).

Em culturas como milho e sorgo, a tolerância a triazinas está associada à conjugação com glutathione, catalisada por glutathione-S-transferases (GSTs), reduzindo a fração biologicamente ativa do herbicida (Trebst, 2008). Reações oxidativas mediadas por citocromos P450 também contribuem para ampliar essa capacidade metabólica.

Compostos naturais presentes nas raízes de gramíneas, como os benzoxazinoides (DIMBOA), podem reagir com triazinas, formando metabólitos não tóxicos. Além disso, a seletividade também pode resultar da metabolização do herbicida pela planta. Um exemplo é o propanil em arroz, rapidamente hidrolisado por arilacilamidases, reduzindo sua concentração ativa nos tecidos. Além do metabolismo, fatores fisiológicos, como absorção, mobilidade e compartimentalização, também influenciam a seletividade. Diferenças na retenção foliar, na espessura da cutícula, na absorção e na translocação podem reduzir a quantidade de herbicida que atinge o local de ação (Nandula et al. 2019).

Herbicidas aplicados ao solo podem apresentar seletividade de posição, quando a separação espacial entre o herbicida e os sítios de absorção reduz a exposição da cultura. Esse mecanismo ocorre com herbicidas como a metribuzim, cuja mobilidade depende da textura do solo, teor de matéria orgânica e umidade.

Nos Grupos 5 e 6, a seletividade também depende do posicionamento da aplicação. Compostos do Grupo 5, geralmente aplicados em pré-emergência, dependem da metabolização radicular, enquanto os do Grupo 6, aplicados em pós-emergência, estão associados à metabolização foliar (Teixeira et al. 2024).

Como a expressão do dano depende da atividade fotossintética, tecidos jovens e expostos à luz tendem a ser mais sensíveis. A intensidade luminosa modula a velocidade de aparecimento dos sintomas, podendo ampliar diferenças na eficiência metabólica entre culturas e espécies suscetíveis. Assim, a seletividade dos inibidores do PSII resulta da interação entre metabolismo diferencial, absorção, mobilidade na planta, padrão de uso e condições ambientais.

4.5 Comportamento ambiental

Os inibidores do PSII apresentam comportamento ambiental variável, dependente de propriedades físico-químicas como solubilidade em água, coeficiente de adsorção ao carbono orgânico do solo (K_{oc}), estabilidade química e meia-vida. Essas características determinam a mobilidade, a persistência e o risco de efeitos residuais no ambiente.

Entre os compostos do Grupo 5, como atrazina, terbutilazina e metribuzim, observa-se persistência moderada, variável conforme as condições edafoclimáticas. A mobilidade no perfil do solo depende principalmente da solubilidade em água e da afinidade da molécula por partículas minerais e matéria orgânica.

O atrazina apresenta mobilidade moderada e já foi detectada em águas superficiais e subterrâneas, especialmente em solos arenosos ou sob chuvas intensas. Em função de seu potencial de contaminação de recursos hídricos e persistência ambiental, a atrazina foi banida ou restrita em diversos países da União Europeia, mantendo uso autorizado em outras regiões sob regulamentações específicas (Pan, 2024).

A metribuzim, por apresentar maior solubilidade, tende a exibir mobilidade superior, enquanto a terbutilazina apresenta comportamento intermediário. O tebutiurum destaca-se pela elevada persistência no solo, com efeitos residuais que podem ultrapassar 18 a 24 meses em determinadas condições ambientais. Amplamente utilizado em áreas de cana-de-açúcar, esse herbicida apresenta controle residual prolongado, o que explica sua efi-

cácia no manejo de plantas daninhas perenes, mas também eleva o risco de *carryover* e impactos ambientais em solos de baixa capacidade de retenção. Essas características explicam tanto a eficácia em aplicações pré-emergentes quanto o potencial de lixiviação em condições específicas (Stipičević et al. 2015; Araújo et al. 2022).

Solos com baixo teor de matéria orgânica e elevada precipitação favorecem maior deslocamento no perfil do solo, enquanto solos argilosos e biologicamente ativos tendem a reduzir a mobilidade e acelerar a degradação. A dissipação ocorre principalmente por degradação microbiana, além de processos de hidrólise e fotodegradação, sendo a atividade biológica determinante na velocidade de transformação desses compostos (Curran, 2016). A fração adsorvida à matéria orgânica pode atuar como reservatório temporário, modulando a biodisponibilidade e prolongando efeitos residuais.

Em determinadas condições, como doses elevadas, solos de baixa capacidade de retenção ou períodos prolongados de estiagem, resíduos podem resultar em *carryover* para culturas subsequentes. Esse risco é particularmente relevante em sistemas de rotação intensiva, nos quais diferenças na sensibilidade entre culturas sucessoras podem amplificar efeitos residuais não intencionais.

4.6 Resistência

A resistência aos inibidores do PSII foi uma das primeiras documentadas em plantas daninhas e permanece amplamente distribuída. O uso intensivo de triazinas por várias décadas, especialmente em sistemas de milho e sorgo, impôs elevada pressão de seleção, favorecendo a evolução de biótipos resistentes.

Globalmente, os inibidores do PSII (Grupo 5) acumulam 386 casos de resistência em 87 espécies, configurando o segundo mecanismo de ação com maior número de registros. A atrazina apresenta 66 casos únicos, sendo o ingrediente ativo com maior número de casos, superando ao glifosato (62 casos) (Heap, 2026). Esses dados indicam que a vulnerabilidade do sítio Q_B contribui para o elevado risco evolutivo desse mecanismo. No Brasil, há seis casos registrados de resistência a inibidores do PSII (Heap, 2026), envolvendo espécies como *Bidens subalternans*, *Sagittaria montevidensis*, *Amaranthus retroflexus*, *Amaranthus viridis*, *Bidens pilosa* e *Conyza sumatrensis* (**Figura 5**). Apesar do número ainda limitado, o histórico global indica alta

propensão à seleção de resistência sob uso contínuo, reforçando a necessidade de rotação de mecanismos de ação e integração de estratégias de manejo.

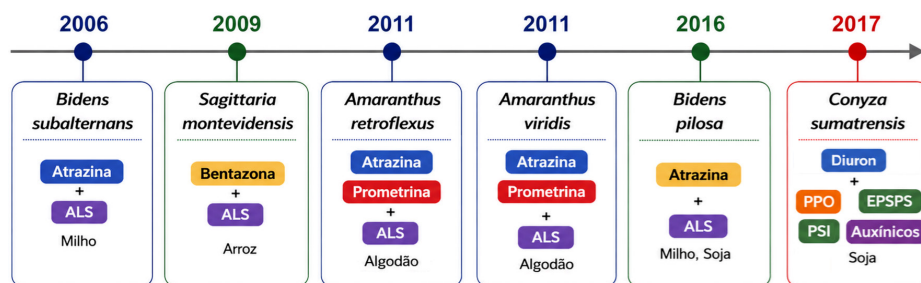


Figura 5. Registro cronológico de casos de resistência a herbicidas inibidores do PSII no Brasil. Adaptado de Heap (2026).

O principal mecanismo de resistência envolve mutações no gene *psbA*, que codifica a proteína D1 do PSII (Devine e Shukla, 2000; Trebst, 2007). Mutações pontuais nesse gene são evolutivamente eficientes, pois reduzem a ligação do herbicida sem comprometer totalmente a função fotossintética, permitindo a sobrevivência sob pressão de seleção. Em alguns casos, essas mutações estão associadas a leve redução na eficiência fotossintética na ausência do herbicida, sugerindo custo adaptativo.

Diversas mutações no gene *psbA* têm sido descritas, com diferentes efeitos na interação herbicida-proteína. Entre as mais reportadas destacam-se Ser264Gly, Ser264Thr, Val219Ile e Ala251Val, frequentemente associadas à resistência a triazinas. Como os herbicidas do Grupo 6 apresentam padrão de ligação distinto dentro do mesmo domínio funcional, mutações que conferem resistência ao Grupo 5 nem sempre reduzem a sensibilidade ao Grupo 6, explicando variações nos padrões de resistência cruzada observados em campo (Battaglini et al. 2021).

Além da alteração no local de ação, mecanismos metabólicos envolvendo GSTs e citocromos P450 também podem reduzir a concentração do herbicida antes do bloqueio do transporte eletrônico (Hoagland et al. 2004; Jugulam et al. 2025). Esses mecanismos geralmente conferem níveis moderados de resistência e podem atuar isoladamente ou em combinação com mutações em *psbA*, aumentando os níveis de resistência.

5 INIBIDORES DE FOTOSSISTEMA I

5.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

Os inibidores do PSI atuam como aceptores artificiais de elétrons após a excitação do centro de reação P700. Em condições normais, os elétrons são transferidos à ferredoxina (Fd) e utilizados na redução do NADP^+ a NADPH. Na presença de bupiridílios (**Figura 6**), esse fluxo é desviado para o herbicida, que é rapidamente reduzido (Traxler et al. 2023).

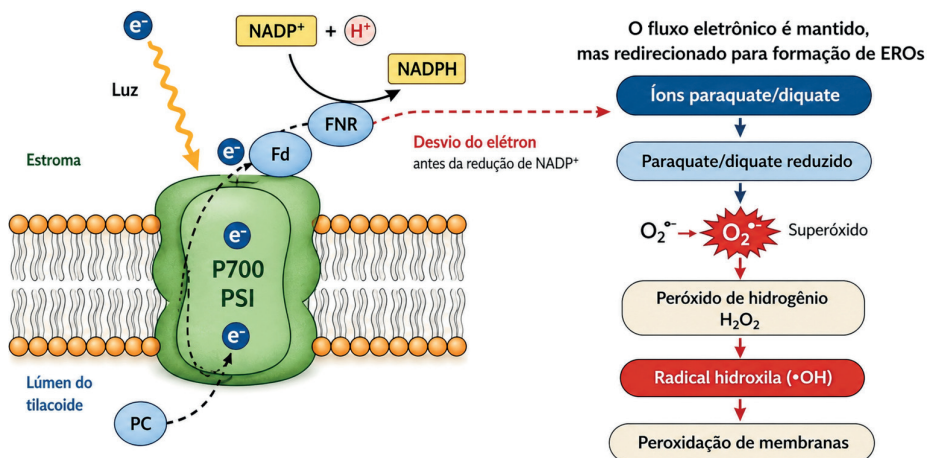


Figura 6. Mecanismo de ação dos inibidores do Fotossistema I (PSI).

O herbicida reduzido reage com o oxigênio molecular, gerando radical superóxido ($\text{O}_2^{\cdot -}$), que dá início a uma cadeia de reações redox com formação de EROs. Esse processo se propaga em ciclo redox contínuo, pois o herbicida é reoxidado e pode novamente aceitar elétrons, amplificando o estresse oxidativo. Como consequência, ocorre peroxidação lipídica nas membranas celulares, perda de integridade estrutural e colapso rápido das células. Diferentemente dos inibidores do PSII, esse processo não depende do acúmulo progressivo de centros reduzidos, mas da rápida amplificação do desvio redox.

Como o processo oxidativo depende da excitação luminosa e da disponibilidade de oxigênio, o dano manifesta-se poucas horas após a aplicação, especialmente sob alta radiação solar. Fisiologicamente, o PSI permanece estruturalmente intacto; porém, o desvio contínuo de elétrons explica a rapidez e a severidade do efeito fitotóxico (Tahmasebi et al. 2018).

5.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

Os inibidores do PSI são utilizados principalmente em situações que exigem dessecação rápida da vegetação. Historicamente, os principais representantes foram paraquate e diquate (**Figura 7**). O paraquate teve papel agrônomo estratégico nas últimas décadas, especialmente como ferramenta complementar no manejo de populações resistentes ao glifosato, atuando como mecanismo de ação alternativo em sistemas de dessecação pré-plantio. No entanto, atualmente apenas o diquate permanece registrado para uso agrícola no Brasil, após o banimento do paraquate.

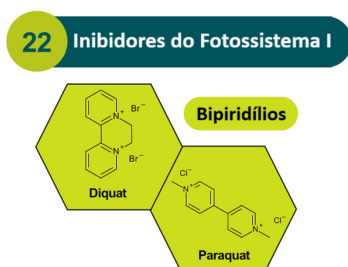


Figura 7. Herbicidas inibidores do PSI Grupo 22 (HRAC) que atuam por desvio de elétrons.

O diquate é empregado em dessecação pré-plantio, manejo de plantas daninhas em áreas não cultivadas e dessecação pré-colheita em culturas específicas, conforme a regulamentação vigente (Oliveira et al. 2022). Como herbicidas de contato, os inibidores do PSI dependem fortemente da cobertura da pulverização para controle eficaz. Plantas com elevado volume foliar, arquitetura complexa ou estruturas protegidas podem rebrotar quando a deposição é inadequada.

A ausência de atividade residual no solo confere flexibilidade para culturas subsequentes, mas limita o controle à parte aérea já emergida. Por isso, os inibidores do PSI são frequentemente integrados a programas que incluem herbicidas sistêmicos ou residuais, ampliando o espectro de controle e a eficiência do manejo (Giraldeli et al. 2024).

Entre as principais limitações destacam-se: (i) necessidade de excelente cobertura de pulverização; (ii) controle restrito aos tecidos atingidos; (iii) menor eficácia sobre plantas perenes com estruturas subterrâneas protegidas.

5.3 Sintomatologia

Os inibidores do PSI provocam injúria rápida nos tecidos expostos, observável poucas horas após a aplicação sob alta radiação solar. O tecido afetado apresenta escurecimento, murcha e desidratação imediata, resultantes da peroxidação lipídica e da ruptura das membranas celulares (Dodge e Harris, 1970). Como resultado, o padrão sintomatológico caracteriza-se por necrose rápida das áreas atingidas, sem fase prévia prolongada de clorose, resultando em dessecação localizada (**Figura 8**).



Figura 8. Dessecação rápida induzida por inibidores do PS I (Grupo 22) em mono- e dicotiledôneas.

Por se tratar de herbicidas de contato, a injúria restringe-se às áreas atingidas pela pulverização. Assim, a eficácia do controle depende da cobertura da aplicação. Plantas perenes ou com gemas protegidas podem rebrotar quando a deposição é insuficiente. A severidade e a velocidade do dano são moduladas pela irradiância, sendo maiores sob alta luminosidade e reduzidas em condições de menor radiação (Tahmasebi et al. 2018).

5.4 Seletividade

Os inibidores do PSI são herbicidas não seletivos. A rapidez do dano oxidativo limita a seletividade baseada em metabolismo diferencial entre espécies, de modo que pequenas variações na capacidade metabólica raramente evitam o colapso celular após a absorção do herbicida (Twitty e Dayan, 2024).

A seletividade associada a esses herbicidas é essencialmente operacional, estando relacionada à tecnologia de aplicação e ao posicionamento no sistema produtivo. Em culturas perenes, podem ser utilizados em aplicações dirigidas, com uso de protetores de barra ou chapéu de Napoleão, evitando o contato com a parte aérea da cultura e permitindo o controle de plantas daninhas nas entrelinhas.

5.5 Comportamento ambiental e Riscos à saúde

Os inibidores do PSI apresentam comportamento ambiental caracterizado por elevada polaridade e forte adsorção às partículas do solo, especialmente argilas e matéria orgânica, resultando em mobilidade vertical extremamente baixa e reduzido potencial de lixiviação (Baldwin, 1963; Funderburk e Lawrence, 1964).

A adsorção intensa do diquate/paraquate limita a biodisponibilidade destes ingredientes ativos no solo e reduz significativamente a atividade residual agronomicamente relevante. Embora a fração adsorvida possa persistir, a ligação estável às partículas do solo reduz a disponibilidade biológica destes herbicidas e o risco de absorção por culturas subsequentes, mesmo em condições de elevada umidade do solo.

Do ponto de vista ambiental, a baixa mobilidade contribui para menor risco de contaminação de águas subterrâneas. Contudo, os bipiridílios apresentam elevada toxicidade intrínseca, o que exige rigoroso controle de manuseio, aplicação e medidas de segurança ocupacional. Em razão dos riscos toxicológicos associados ao paraquate, sua comercialização e uso foram proibidos no Brasil em 2020. Portanto, apesar das características ambientais relacionadas à baixa mobilidade no solo, a elevada toxicidade representa o principal fator limitante para o uso seguro desses herbicidas.

5.6 Resistência

Os casos documentados de resistência aos herbicidas inibidores do PSI são menos frequentes quando comparados a outros mecanismos de ação amplamente utilizados em pós-emergência, como ALS, ACCase e EPSPS. Globalmente, há aproximadamente 79 casos de resistência associados ao Grupo 22 em 33 espécies (**Figura 9**) (Heap, 2026), indicando risco evolutivo baixo em escala global.

No Brasil, há três casos registrados de resistência ao paraquate, todos em *Conyza sumatrensis*, frequentemente associados com resistência múltipla a outros herbicidas (Heap, 2026). Esse padrão reflete não apenas a menor pressão de seleção, mas também o fato de os inibidores do PSI atuarem como herbicidas de contato, com baixa persistência e pouca redistribuição na planta, reduzindo a probabilidade de seleção de biótipos resistentes em comparação aos herbicidas sistêmicos.

Até o momento, não há relatos de mutações no local de ação que confirmem resistência aos inibidores do PSI. O mecanismo de ação desses herbicidas torna altamente improvável que alterações estruturais nesse fotossistema impeçam sua ação fitotóxica. Os casos de resistência documentados envolvem mecanismos não relacionados ao local de ação. Entre os mais relatados estão o sequestro vacuolar, alterações na translocação, que reduzem sua distribuição nos tecidos fotossinteticamente ativos, e o aumento da capacidade antioxidante celular, associado à maior atividade de enzimas envolvidas na detoxificação de EROs (Brunharo e Hanson, 2017).

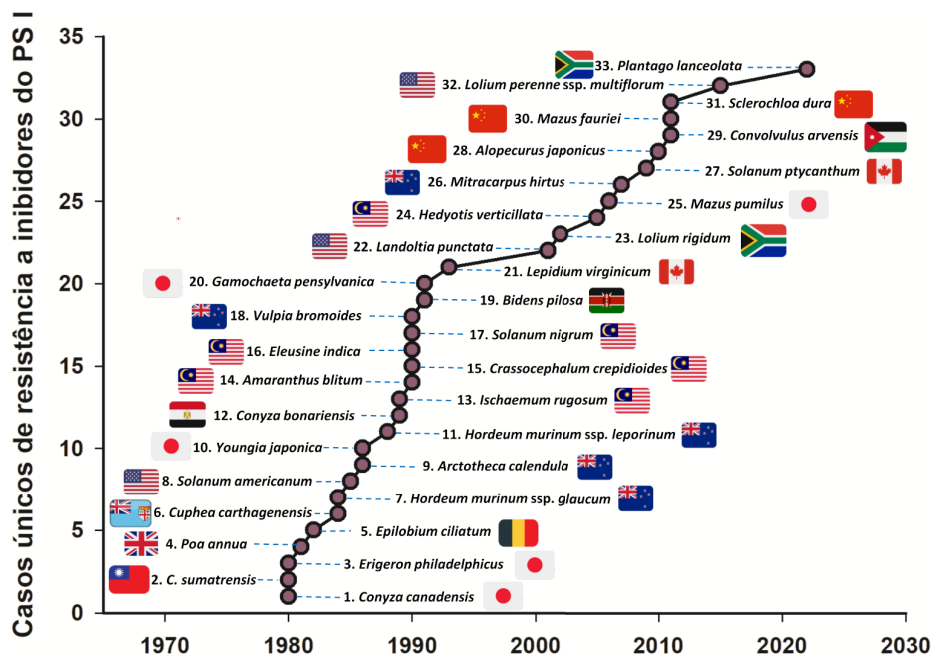


Figura 9. Evolução acumulativa dos casos únicos de resistência a inibidores da PSI (Grupo 22 – HRAC) no mundo (1980–2022). Adaptado de Heap (2026).

Os mecanismos de resistência geralmente conferem diferentes magnitudes de resposta diferencial em bioensaios e resultam de ajustes fisiológicos complexos, envolvendo múltiplos processos celulares. Essa complexidade provavelmente contribui para a menor frequência de casos registrados em comparação com resistências baseadas em mutações pontuais. Ainda assim, o uso repetido e isolado de bipiridílios pode exercer pressão de seleção para favorecer populações com adaptações compensatórias, especialmente em sistemas com resistência múltipla. Nesses contextos, a integração de diferentes práticas de manejo é essencial para reduzir a pressão de seleção do Grupo 22.

6 ANÁLISE COMPARATIVA E SÍNTESE FINAL

Herbicidas inibidores do PSII e do PSI interferem na fase fotoquímica da fotossíntese, comprometendo o transporte de elétrons dependente de luz, alterando o balanço redox do cloroplasto e promovendo a formação de EROs (**Tabela 1**). A dependência da luz torna a fotossíntese um dos processos fisiológicos mais vulneráveis à ação de herbicidas. Embora ambos os grupos explorem essa dependência, o fazem por estratégias distintas.

Os inibidores do PSII bloqueiam o fluxo de elétrons, promovendo acúmulo progressivo de energia não dissipada e evolução gradual do estresse oxidativo, estando frequentemente associados à seleção de resistência por mutações no gene *psbA*. Já os inibidores do PSI promovem desvio redox amplificado, provocando dano celular rápido e apresentando menor número de casos de resistência, geralmente relacionados a mecanismos não relacionados ao local de ação.

Essas diferenças bioquímicas refletem-se diretamente no comportamento agrônomo. Compostos que inibem o PSII apresentam maior versatilidade de uso, podendo atuar por absorção radicular ou foliar, com mobilidade predominante via xilema e atividade residual variável no solo. Já os inibidores do PSI apresentam comportamento típico de herbicidas de contato, sem atividade residual e com eficácia dependente da interceptação da pulverização pelas folhas.

Tabela 1. Comparação entre herbicidas que inibem a fotossíntese

Critério	PSII (Grupos 5 e 6)	PSI (Grupo 22)
Alvo bioquímico	Sítio Q _B da proteína D1 no PSII	Transporte eletrônico após P700 no PSI
Alteração metabólica chave	Bloqueio da transferência QA → QB	Desvio de elétrons para o herbicida
Processo fisiológico dominante	Acúmulo de centros de reação reduzidos e formação de ¹ O ₂	Ciclo redox com formação intensa de superóxido
Dinâmica bioquímica	Interrupção do transporte eletrônico	Ciclo redox contínuo
Espécies reativas predominantes	Progressiva – oxigênio singlete- (¹ O ₂)	Explosiva e amplificada – superóxido (O ₂ ^{•-}), H ₂ O ₂ e radical hidroxila (•OH)
Velocidade de ação	Lenta a moderada	Muito rápida
Mobilidade na planta	Frequentemente sistêmica (via xilema)	Herbicidas de contato
Sintoma diagnóstico	Clorose progressiva seguida de necrose	Necrose rápida e dessecação dos tecidos
Dependência da luz	Alta	Muito alta
Momento de aplicação	Pré e pós-emergência inicial	Pós-emergência
Residualidade no solo	Moderada (dependente do composto)	Sem atividade residual
Risco de resistência	Alto	Baixo a moderado
Base da resistência mais comum	Mutação no gene <i>psbA</i> (ex.: Ser264) e metabolismo	Não relacionada ao local de ação (ex. sequestro vacuolar)
Espectro de controle	Preferencialmente folhas largas	Amplo espectro
Principais ingredientes ativos	Atrazina, terbutilazina, metribuzim, bentazona, bromoxynil	Diquate (paraquate banido no Brasil)

A comparação tem aplicação diagnóstica em campo. Necrose intensa poucas horas após a aplicação, restrita aos tecidos atingidos, caracteriza a ação de inibidores do PSI. Em contraste, clorose internerval com evolução gradual para necrose em folhas jovens indica interferência no PSII. A associação entre o padrão sintomatológico e sua base fisiológica permite inferir o mecanismo de ação mesmo sem informação prévia sobre o produto aplicado.

As diferenças entre os herbicidas dos Grupos 5, 6 e 22 definem a velocidade de dano, o padrão sintomatológico e o posicionamento agrônomico, constituindo base conceitual para o diagnóstico em campo e para estratégias de manejo e prevenção da resistência.

Agradecimentos

Vinícius R. Bihain agradece ao CNPq e Dilma F. Paula agradece à CAPES pela concessão de bolsas de pesquisa.

Referências

- Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* 55:373–399, 2004.
- Araújo EP, Caldas ED, Oliveira EC. Pesticides in surface freshwater: a critical review. *Environ Monit Assess* 194:452, 2022.
- Baldwin BC. Translocation of diquat in plants. *Nature* 198:872–873, 1963.
- Battaglino B, Grinzato A, Pagliano C. Binding properties of photosynthetic herbicides with the QB site of the D1 protein in plant photosystem II: a combined functional and molecular docking study. *Plants* 10:1501, 2021.
- Bottcher AA, Albrecht AJP, Albrecht LP, et al. Terbutylazine herbicide: an alternative to atrazine for weed control in glyphosate-tolerant maize. *J Environ Sci Health B* 57:609–616, 2022.
- Brunharo CACG, Hanson BD. Vacuolar sequestration of paraquat is involved in the resistance mechanism in *Lolium perenne* L. spp. *multiflorum*. *Front Plant Sci* 8:1485, 2017.
- Curran WS. Persistence of herbicides in soil. *Crops Soils* 49:16–21, 2016.
- Dayan FE, Duke SO. Natural compounds as next-generation herbicides. *Plant Physiol* 166:1090–1105, 2014.
- Devine MD, Shukla A. Altered target sites as a mechanism of herbicide resistance. *Crop Prot* 19:881–889, 2000.

Dodge AD, Harris N. The mode of action of paraquat and diquat. *Biochem J* 118:43–44, 1970.

Duke SO, Dayan FE. Discovery of new herbicide modes of action with natural phyto-toxins. *Pest Manag Sci* 74:1045–1051, 2018.

Funderburk HH Jr, Lawrence JM. Mode of action and metabolism of diquat and paraquat. *Weeds* 12:259–264, 1964.

Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance. *Plant Physiol Biochem* 48:909–930, 2010.

Giraldeli AL, Silva AFM, Oliveira GMP, Dalazen G. Herbicidas inibidores do fotossistema II e I. In Piasecki C, editor: *Modo de ação e sintomatologia: como funcionam os herbicidas, da absorção aos efeitos tóxicos que controlam as plantas daninhas*. Santo Ângelo, 2024, Metrics.

Heap I. The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Website, 2026. Available at: <http://www.weedscience.org>. Accessed 8 Mar 2026.

Herbicide Resistance Action Committee (HRAC). Classification of herbicides according to mode of action. Website, 2020. Available at: <https://www.hracglobal.com>. Accessed 2026.

Hoagland RE, Norsworthy JK, Carey F, Talbert RE. Metabolically based resistance to the herbicide propanil in *Echinochloa* species. *Weed Sci* 52:475–486, 2004.

Jakelaitis A, Silva AA, Silva AF, Ferreira LR. Controle de plantas daninhas na cultura de milho-pipoca com herbicidas aplicados em pós-emergência. *Planta Daninha* 23:509–516, 2005.

Jugulam M, Pandian BA, Prasad PV. Overview of metabolism-based resistance to PS-II inhibitors in weed species. In Nandula VK, Beffa R, editors: *Resistance in Weeds from Herbicide Metabolism*. Hoboken, 2025, John Wiley & Sons, pp. 217–232.

Lu H, Yu Q, Han H, Owen MJ, Powles SB. A novel psbA mutation (Phe274–Val) confers resistance to PSII herbicides in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). *Pest Manag Sci* 75:144–151, 2019.

Nandula VK, Riechers DE, Ferhatoglu Y, et al. Herbicide metabolism: crop selectivity, bioactivation, weed resistance, and regulation. *Weed Sci* 67:149–175, 2019.

Nelson N, Ben-Shem A. The complex architecture of oxygenic photosynthesis. *Nat Rev Mol Cell Biol* 5:971–982, 2004.

Oliveira P, Mendes G, Aguiar e Silva MA, Dalazen G. Growth inhibition of sourgrass as a function of period of darkness after diquat application. *Biosci J* 38:e38087, 2022.

PAN – Pesticide Action Network International. International consolidated list of banned pesticides. Website, 2024. Available at: <https://pan-international.org/pan-international-consolidated-list-of-banned-pesticides>. Accessed 20 Jan 2026.

Pitty A. Modo de acción y resistencia de los herbicidas que interfieren en el fotosiste-

ma II de la fotosíntesis. *Ceiba* 55:45–59, 2018.

Stipičević S, Galzina N, Udiković-Kolić N, et al. Distribution of terbuthylazine and atrazine residues in crop-cultivated soil: the effect of herbicide application rate on herbicide persistence. *Geoderma* 259:300–309, 2015.

Svyantek AW, Aldahir P, Chen S, et al. Target and nontarget resistance mechanisms induce annual bluegrass (*Poa annua*) resistance to atrazine, amicarbazone, and diuron. *Weed Technol* 30:773–782, 2016.

Tahmasebi BK, Alcantara-De La Cruz R, Alcántara E. Multiple resistance evolution in bipyridylium-resistant *Epilobium ciliatum* after recurrent selection. *Front Plant Sci* 9:695, 2018.

Taiz L, Zeiger E, Møller IM, Murphy A. *Plant Physiology and Development*. 6th ed. Sunderland, 2017, Sinauer Associates.

Teixeira MM, Aguiar GR, da Silva JM, et al. Photosystem II inhibitor herbicides. *Observ De La Econ Latinoam* 22:e5856, 2024.

Tian LR, Chen JH. Photosystem I: a paradigm for understanding biological environmental adaptation mechanisms in cyanobacteria and algae. *Int J Mol Sci* 25:8767, 2024.

Traxler C, Gaines TA, Küpper A, et al. The nexus between reactive oxygen species and the mechanism of action of herbicides. *J Biol Chem* 299:105267, 2023.

Trebst A. Inhibitors in the functional dissection of the photosynthetic electron transport system. *Photosynth Res* 92:217–224, 2007.

Twitty A, Dayan FE. Is there a place for new herbicides targeting photosynthetic electron transport? *Weed Sci* 72:305–312, 2024.

Umurzokov M, Kim D, Kim JS, et al. Discovery of new PSII inhibitors: systematic investigation for herbicidal activity screening, properties, and mode of action. *Pest Manag Sci* 81:7219–7231, 2025.

Wang Y, Wang D, Dong B, et al. Potential candidate molecule of photosystem II inhibitor herbicide—Brassicinate A sulfoxide. *Int J Mol Sci* 25:2400, 2024.

Yu Q, Huang S, Powles S. Direct measurement of paraquat in leaf protoplasts indicates vacuolar paraquat sequestration as a resistance mechanism in *Lolium rigidum*. *Pestic Biochem Physiol* 98:104–109, 2010.

Herbicidas Inibidores da Biossíntese de Pigmentos

Vinicius Pereira Cunha¹

Emival Junior Ferrão Sales²

Francisco Cláudio Lopes de Freitas³

Ricardo Alcântara-de la Cruz⁴

1 INTRODUÇÃO

Os pigmentos fotossintéticos desempenham papel central na captura e na transferência da energia luminosa nas plantas. Complexos pigmento-proteína localizados nas membranas dos tilacoides organizam esses pigmentos e permitem a absorção da radiação solar e sua conversão em energia química, sustentando o fluxo de elétrons responsável pela produção de ATP e NADPH nas reações fotoquímicas da fotossíntese (Nelson e Ben-Shem, 2004; Blankenship, 2014; Taiz et al. 2017). Clorofilas e carotenoides constituem os principais pigmentos presentes nos cloroplastos e exercem funções complementares na organização e na estabilidade do aparato fotossintético.

As clorofilas atuam como pigmentos primários na captura da energia luminosa e na condução inicial do fluxo eletrônico nos fotossistemas. Os carotenoides transferem energia para as clorofilas e exercem papel essencial na proteção fotoquímica do aparato fotossintético. Esses pigmentos dissipam o excesso de energia excitada, neutralizam espécies reativas de oxigênio (EROs) e evitam danos fotooxidativos aos componentes da fotossíntese, preservando a integridade das membranas tilacoidais e a funcionalidade dos complexos fotossintéticos sob diferentes condições de irradiância (Apel e Hirt, 2004; Cazzonelli, 2011; Nisar et al. 2015).

Rotas metabólicas localizadas nos plastídios controlam a biossíntese

1 Eng. Agr., Mestrando em Fitotecnia, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: vinicius.p.cunha@ufv.br

2 Graduando em Agronomia, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: emival.sales@ufv.br

3 Eng. Agr., M.S., D.S., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: francisco.freitas@ufv.br

4 Eng. Agr., M.S., D.S., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

dos pigmentos fotossintéticos. Entre elas, destacam-se a via dos tetrapirróis, responsável pela formação da clorofila, e o metabolismo dos isoprenoides, que originam os carotenoides. Essas rotas interagem com outros componentes plastidiais, como a plastoquinona e o sistema de transporte de elétrons da fotossíntese, constituindo uma rede essencial para a manutenção do equilíbrio redox celular. Devido à sua importância fisiológica, a biossíntese de pigmentos é um importante alvo de herbicidas. A interferência nesses processos compromete a formação e a função de clorofilas e carotenoides, provocando instabilidade fotoquímica e intensificando os processos fotooxidativos nos tecidos vegetais (Duke e Dayan, 2012; Dayan e Duke, 2014).

Entre os principais mecanismos de ação de herbicidas que afetam a biossíntese dos pigmentos fotossintéticos destacam-se os herbicidas que inibem a protoporfirinogênio oxidase (PPO), enzima da via dos tetrapirróis envolvida na biossíntese de clorofila e heme, e aqueles que interferem na biossíntese de carotenoides por meio da inibição de enzimas do metabolismo plastidial dos isoprenoides, como a 4-hidroxifenilpiruvato dioxigenase (HPPD), a phytoene desaturase (PDS) e a 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate synthase (DXS/DXPS). A compreensão dessas vias metabólicas e dos pontos de interferência dos herbicidas permite interpretar sintomas observados em plantas tratadas, explicar padrões de seletividade entre culturas e plantas daninhas e compreender processos evolutivos associados à resistência.

Este capítulo apresenta inicialmente a organização da biossíntese de pigmentos fotossintéticos e, em seguida, discute os herbicidas que interferem nessas vias metabólicas, com ênfase nos inibidores da PPO, HPPD, PDS e DXS.

2 ORGANIZAÇÃO DA VIA DE BIOSÍNTESE DE PIGMENTOS

A biossíntese dos pigmentos fotossintéticos ocorre nos plastídios e integra três vias metabólicas interdependentes (**Figura 1**). A clorofila é produzida pela via dos tetrapirróis, enquanto os carotenoides derivam da via plastidial do metileritritol fosfato (MEP). A integração entre essas rotas depende da plastoquinona, molécula que atua simultaneamente como transportadora móvel de elétrons na fotossíntese e como cofator redox da biossíntese de carotenoides. A plastoquinona é sintetizada a partir do metabolismo da tirosina em reações que envolvem a HPPD, responsável pela formação do homogentisato, seu precursor imediato (Nisar et al. 2015).

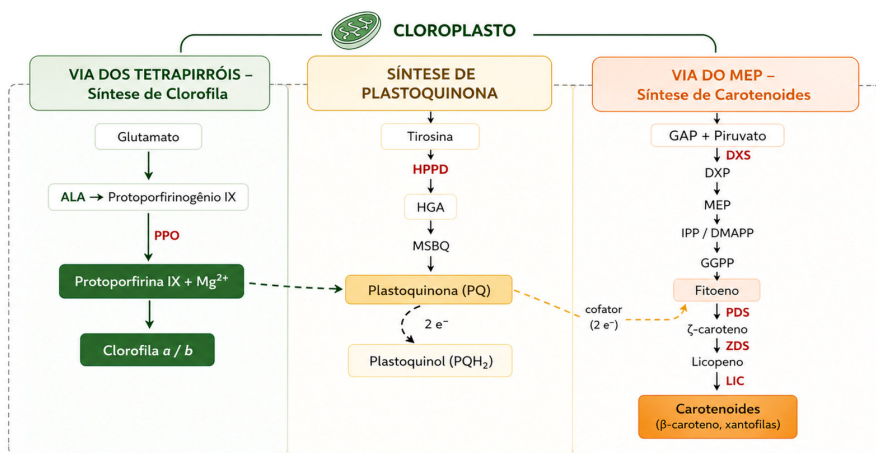


Figura 1. Organização das vias plastidiais envolvidas na síntese de pigmentos fotossintéticos.

A via dos tetrapirróis inicia-se com a conversão do glutamato em ácido δ -aminolevulínico (ALA) (Tanaka e Tanaka, 2008). Reações sucessivas conduzem à formação de protoporfirina IX, importante ponto de ramificação metabólica. A inserção de ferro nesse intermediário origina heme, enquanto a inserção de magnésio direciona a via para a biossíntese de clorofila (Tanaka et al. 2011). Etapas subsequentes resultam na formação de clorofila a, da qual deriva posteriormente a clorofila b.

Na via do MEP, a formação de 1-desoxi-D-xilulose-5-fosfato (DOXP), catalisada pela DXS, constitui a etapa inicial da biossíntese dos isoprenoides plastidiais e controla o fluxo metabólico da via (Lichtenthaler, 1999). As unidades isoprenoides produzidas originam o geranylgeranyl difosfato (GGPP), precursor imediato dos carotenoides. A condensação de duas moléculas de GGPP forma o fitoeno, primeiro intermediário específico dessa rota. As reações subsequentes de dessaturação e isomerização, iniciadas pela PDS e dependentes da plastoquinona como cofator redox, conduzem à formação de licopeno, precursor dos principais carotenos e xantofilas, incluindo β -caroteno, luteína, violaxantina e zeaxantina.

A estreita integração entre as vias dos tetrapirróis, da plastoquinona e dos carotenoides evidencia o elevado grau de coordenação metabólica do cloroplasto. Alterações em qualquer uma dessas rotas comprometem simultaneamente a biossíntese de pigmentos, o transporte fotossintético de elétrons e o equilíbrio redox, justificando a existência de múltiplos alvos

bioquímicos explorados por herbicidas que interferem na biossíntese ou na funcionalidade dos pigmentos fotossintéticos.

3 GRUPOS HRAC QUE INTERFEREM NA BIOSÍNTESE DE PIGMENTOS

Herbicidas dos grupos 14, 27, 12 e 13 do HRAC (2026) atuam direta ou indiretamente na biossíntese de pigmentos fotossintéticos.

O Grupo 14 inclui herbicidas inibidores da PPO, associados à biossíntese de clorofila. Esses herbicidas promovem acúmulo de intermediários fotodinâmicos que, na presença de luz, desencadeiam rápida peroxidação lipídica e desorganização das membranas celulares. Inibidores de PPO apresentam ação rápida e produzem lesões necróticas características nos tecidos vegetais expostos à luz.

O Grupo 27 (HPPD) interfere na biossíntese de pigmentos de forma indireta ao reduzir a formação de plastoquinona. A redução de carotenoides compromete a proteção fotoquímica dos fotossistemas e favorece a degradação fotooxidativa da clorofila, causando o branqueamento dos tecidos vegetais. Herbicidas do Grupo 12 (PDS) atuam em etapas iniciais da biossíntese de carotenoides, enquanto os do Grupo 13 (DXS) interferem em etapas iniciais da via dos isoprenoides, reduzindo a produção de metabólitos plastidiais derivados dessa rota.

Embora atuem em diferentes etapas metabólicas, os herbicidas inibidores da biossíntese de pigmentos fotossintéticos convergem para um mesmo desfecho fisiológico: a perda da estabilidade fotoquímica do cloroplasto e o consequente dano oxidativo aos tecidos vegetais sob luz. O ponto de interferência metabólica determina diferenças na velocidade de ação, nos sintomas, na seletividade entre culturas e no comportamento agrônomo desses herbicidas.

4 INIBIDORES DA BIOSÍNTESE DA CLOROFILA

4.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

Herbicidas inibidores da PPO bloqueiam uma etapa central da biossíntese de tetrapirróis ao impedir a conversão do protoporfirinogênio IX em protoporfirina IX, reação que integra a via metabólica responsável pela for-

mação de clorofila e heme (Tanaka e Tanaka, 2006; Dayan e Duke, 2014; Duke e Dayan, 2018). Essa reação ocorre principalmente nos plastídios, embora isoformas da enzima também estejam presentes nas mitocôndrias. Após a aplicação foliar, os herbicidas penetram nos tecidos vegetais e alcançam as células do mesófilo, onde interagem com a enzima PPO associada aos plastídios (**Figura 2**).

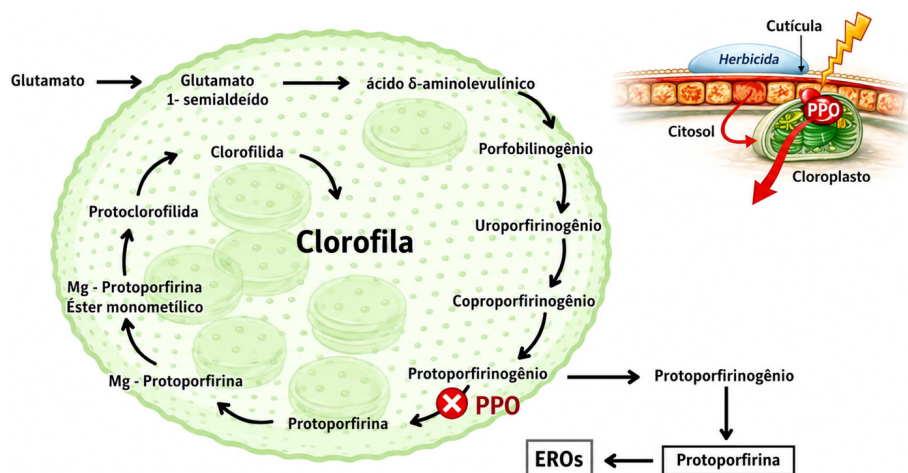


Figura 2. Mecanismo de ação dos herbicidas inibidores da protoporfirinogênio oxidase (PPO).

A inibição da PPO interrompe o fluxo normal da via dos tetrapirróis e provoca acúmulo de protoporfirinogênio IX no interior dos plastídeos. Parte do protoporfirinogênio IX difunde-se para o citoplasma, onde é rapidamente oxidado de forma não enzimática a protoporfirina IX, uma molécula altamente fotossensível que, na presença de luz, transfere energia ao oxigênio molecular, gerando oxigênio singlete e outras EROs (Dayan e Duke, 2014; Barker et al. 2023). Essas espécies reativas desencadeiam intensa peroxidação lipídica, afetando principalmente as membranas plasmáticas e os tilacoides.

A degradação oxidativa dos lipídios de membrana compromete a integridade estrutural das células, provocando vazamento de solutos, perda da compartimentalização celular e rápida necrose dos tecidos. Por esse motivo, os sintomas característicos consistem em lesões necróticas de rápida evolução, cuja intensidade depende diretamente da presença de luz, uma vez que a protoporfirina IX atua como um potente agente fotodinâmico.

4.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

Os herbicidas inibidores da PPO constituem um dos grupos mais diversificados e importantes para o controle químico de plantas daninhas. Esses herbicidas podem ser aplicados em pré-emergência, atuando sobre plântulas em germinação, ou em pós-emergência, quando exercem ação predominantemente de contato sobre os tecidos foliares. Em geral, os inibidores da PPO apresentam ação rápida e dependente de luz, com necrose visível poucas horas após a aplicação sob elevada irradiância. Esses herbicidas são altamente eficazes no controle de plantas daninhas eudicotiledôneas anuais e de algumas gramíneas sensíveis em estádios iniciais de desenvolvimento. Nas aplicações pós-emergentes, a eficácia depende do estágio fenológico das plantas daninhas e da cobertura da pulverização, pois o efeito de contato pode permitir a sobrevivência de plantas com maior área foliar ou elevada capacidade de rebrota.

Os inibidores da PPO apresentam diferentes estruturas e distribuem-se em distintas famílias químicas. Entre as principais classes destacam-se os difeniléteres (acifluorfem, fomesafen, oxifluorfem), as feniltalimidas (flumioxazina, saflufenacil), as triazolinonas (carfentrazone, sulfentrazone), e as oxadiazolonas (oxadiazona)(**Figura 3**).

14 Inibidores da Protoporfirinogênio Oxidase (PPO)

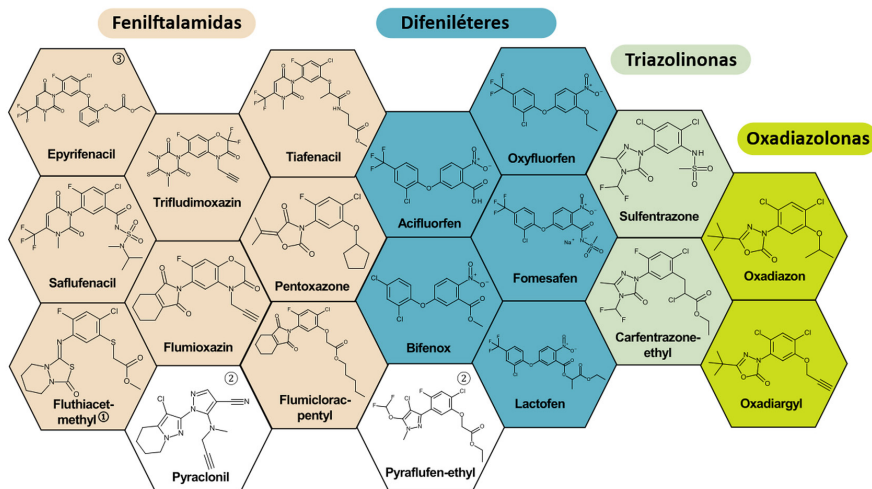


Figura 3. Principais classes químicas de herbicidas inibidores da protoporfirinogênio oxidase (PPO), pertencentes ao Grupo 14. Adaptado de HRAC (2026).

Agronomicamente, os inibidores da PPO integram diferentes estratégias de manejo. Em sistemas de plantio direto, são amplamente utilizados na dessecação pré-plantio devido à rápida ação foliar dependente de luz, proporcionando controle eficiente de plantas daninhas estabelecidas. Ingredientes ativos como saflufenacil e carfentrazona são amplamente empregados nessa finalidade. Esses herbicidas também são utilizados em aplicações pré-emergentes, especialmente em culturas anuais e perenes. Compostos como sulfentrazona proporcionam controle residual de plantas daninhas durante o estabelecimento inicial de culturas como soja, cana-de-açúcar e café.

Em aplicações em pós-emergência, herbicidas como acifluorfen e fomesafen são amplamente utilizados em culturas como soja e feijoeiro para o controle de plantas daninhas eudicotiledôneas jovens. Mais recentemente, o tiafenacil tem sido utilizado como dessecante no manejo de populações de plantas daninhas resistentes a outros mecanismos de ação, incluindo espécies como capim-pé-de-galinha (*Eleusine indica*). Alguns compostos deste grupo também podem ser empregados em pré-colheita ou como desfolhantes, particularmente em culturas como soja e algodão. Em programas de manejo integrado, os inibidores da PPO frequentemente são posicionados em misturas ou aplicações sequenciais com herbicidas de outros mecanismos de ação, ampliando o espectro de controle e contribuindo para a diversificação das estratégias de manejo.

4.3 Sintomas

Herbicidas inibidores da PPO causam sintomas associados à rápida degradação oxidativa das membranas celulares. Os danos manifestam-se principalmente nas partes da planta expostas à radiação luminosa.

Em aplicações pré-emergentes, os sintomas tornam-se visíveis durante a emergência das plântulas. Lesões localizadas surgem nas regiões que entram em contato com o herbicida no solo, especialmente no hipocótilo, no caule jovem e nas primeiras folhas. Essas injúrias apresentam coloração escura ou aspecto encharcado e frequentemente comprometem o estabelecimento inicial das plantas daninhas (**Figura 4A**). Em aplicações pós-emergentes, surgem inicialmente pequenas manchas cloróticas ou translúcidas que evoluem rapidamente para lesões necróticas. Essas lesões geralmente correspondem às áreas de deposição das gotas do herbicida na superfície

foliar. A progressão do dano leva ao colapso localizado dos tecidos e à necrose rápida das folhas tratadas (**Figura 4B**).

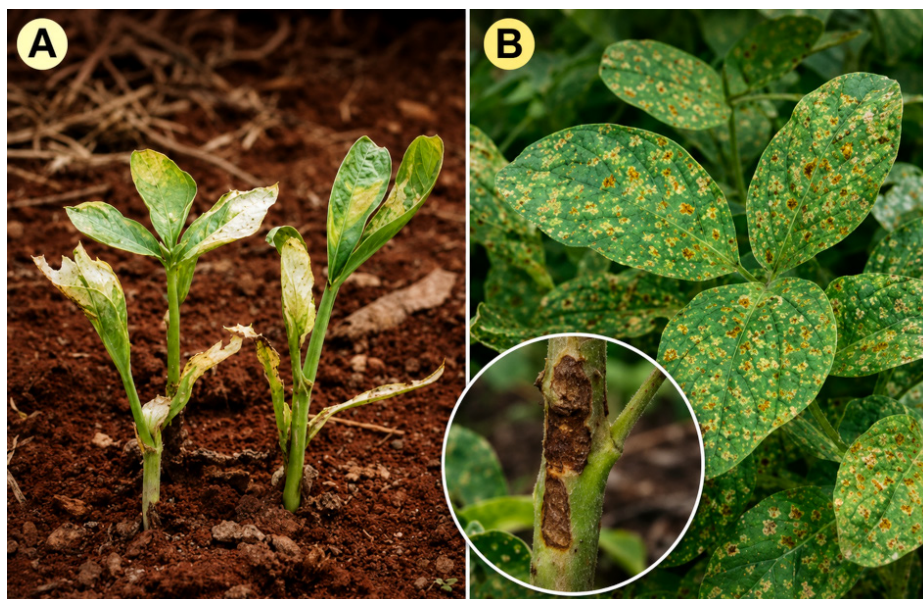


Figura 4. Sintomas de herbicidas inibidores da PPO. (A) Injúria em plântulas após aplicação em pré-emergência. (B) Lesões necróticas em folhas e caule após aplicação em pós-emergência.

Os sintomas evoluem rapidamente e tornam-se visíveis poucas horas após a aplicação, especialmente sob elevada irradiância. A morte das plantas ocorre em poucos dias, dependendo da espécie, do estágio de desenvolvimento e das condições ambientais.

4.4 Seletividade

A seletividade dos inibidores da PPO resulta principalmente do metabolismo diferencial do herbicida pelas culturas. Enzimas envolvidas na detoxificação de xenobióticos, como citocromos P450, glutatona-S-transferases (GSTs) e glicosiltransferases, metabolizam esses herbicidas, reduzindo a concentração da molécula ativa nos tecidos sensíveis e limitando o acúmulo de protoporfirina IX. Em espécies como soja e feijoeiro, moléculas como aci-fluorfen, fomesafen e lactofen são rapidamente conjugadas por GSTs. Reações oxidativas mediadas por citocromos P450 também contribuem para o metabolismo de herbicidas como saflufenacil e sulfentrazone, limitando sua persistência nos tecidos da cultura.

Fatores relacionados à absorção do herbicida e à posição dos tecidos meristemáticos também contribuem para a seletividade observada em campo. Em aplicações pré-emergentes, a profundidade de semeadura e a posição dos meristemas em relação à zona de maior concentração do herbicida no solo influenciam diretamente o nível de tolerância da cultura. Aplicações pós-emergentes podem provocar necrose foliar temporária em algumas culturas. Espécies como soja e feijoeiro, por exemplo, apresentam elevada capacidade de metabolizar herbicidas difeniléteres e regenerar rapidamente a área foliar danificada, geralmente sem impactos significativos na produtividade.

Características morfológicas também contribuem para a tolerância em determinadas culturas. Em espécies como cebola e *Pinus* spp., o acúmulo de cera cuticular ao longo do desenvolvimento reduz o molhamento da superfície foliar e limita a absorção de herbicidas como oxifluorfen, aumentando a tolerância à medida que as plantas avançam no estágio de crescimento. Em culturas perenes, como citros e café, a seletividade também pode ser obtida por meio de aplicações dirigidas às entrelinhas, evitando o contato direto do herbicida com os tecidos da cultura.

Assim, a seletividade dos inibidores da PPO resulta da interação entre metabolismo diferencial, características morfológicas das culturas e fatores operacionais associados ao posicionamento do herbicida no sistema de cultivo.

4.5 Comportamento ambiental

O comportamento ambiental dos herbicidas inibidores da PPO depende de suas propriedades físico-químicas, da formulação utilizada e das condições edafoclimáticas no momento da aplicação. A persistência desses herbicidas no solo é altamente variável entre moléculas e pode influenciar tanto a duração do efeito residual quanto o risco de *carryover* para culturas subsequentes.

Alguns compostos apresentam persistência relativamente elevada. O sulfentrazona apresenta persistência relativamente elevada, podendo permanecer ativo por períodos prolongados em determinados solos, enquanto herbicidas como fomesafem apresentam persistência moderada, geralmente entre 90 e 120 dias. Mesmo assim, em determinadas condições de solo e clima, resíduos desse herbicida podem causar efeitos de *carryover* em cultu-

ras subsequentes, como milho cultivado em sucessão.

Em geral, estes herbicidas apresentam baixa mobilidade no solo, associada à moderada ou elevada afinidade por partículas de matéria orgânica, o que limita sua lixiviação em condições normais de manejo. Quando aplicados em pré-emergência, permanecem predominantemente na camada superficial do solo, onde exercem atividade sobre plântulas em germinação. A degradação ocorre principalmente por processos microbianos, fotodegradação e transformações químicas no solo, incluindo reações de hidrólise e oxidação. A velocidade desses processos depende de fatores como temperatura, umidade, textura do solo e teor de matéria orgânica.

Em aplicações em pós-emergência, o desempenho agrônômico desses herbicidas depende fortemente da qualidade da cobertura foliar e das condições ambientais durante e após a aplicação. Condições de elevada radiação solar, temperatura adequada e boa absorção foliar favorecem sua atividade. O uso de adjuvantes, como sulfato de amônio (AMS) ou óleos metilados de sementes (MSO), pode aumentar a absorção foliar e melhorar a eficácia no controle de plantas daninhas (Matzenbacher et al. 2014; Barker et al. 2023).

Esses herbicidas também podem apresentar interações sinérgicas com produtos de outros mecanismos de ação. Um exemplo é a associação com herbicidas inibidores da glutamina sintetase (GS), como o glufosinato de amônio. Nessas combinações, alterações no metabolismo do glutamato podem intensificar os danos oxidativos nas plantas suscetíveis (Takano et al. 2020).

4.6 Resistência

A resistência de plantas daninhas aos herbicidas inibidores da PPO tem sido relatada em diversas regiões agrícolas do mundo. Atualmente, mais de 50 casos estão registrados em 18 espécies (**Figura 5**) (Heap, 2026), refletindo o uso intensivo desse mecanismo de ação em diferentes sistemas de produção. Espécies do gênero *Amaranthus* (*A. tuberculatus*, *A. palmeri*, *A. retroflexus* e *A. hybridus*), juntamente com *Ambrosia artemisiifolia*, respondem por cerca de 35 casos, ou aproximadamente 70% dos registros.

No Brasil, casos de resistência a inibidores da PPO já foram registrados em espécies como *Euphorbia heterophylla*, *Amaranthus retroflexus*, *Conyza sumatrensis* e *Bidens pilosa* (Heap, 2026), evidenciando que esse mecanismo de ação também está sujeito à pressão de seleção nos sistemas agrícolas nacionais.

O mecanismo de resistência mais frequentemente descrito envolve mutações no gene que codifica a PPO, resultando em alterações estruturais que reduzem a afinidade do herbicida pelo sítio de ligação enzimática. Entre as alterações mais conhecidas destacam-se a deleção da glicina na posição 210 ($\Delta G210$), substituições de aminoácidos na posição Arg128 (R128G ou R128M) e a substituição G399A. Essas mutações alteram a conformação do sítio ativo da enzima e reduzem a capacidade de inibição pelos herbicidas.

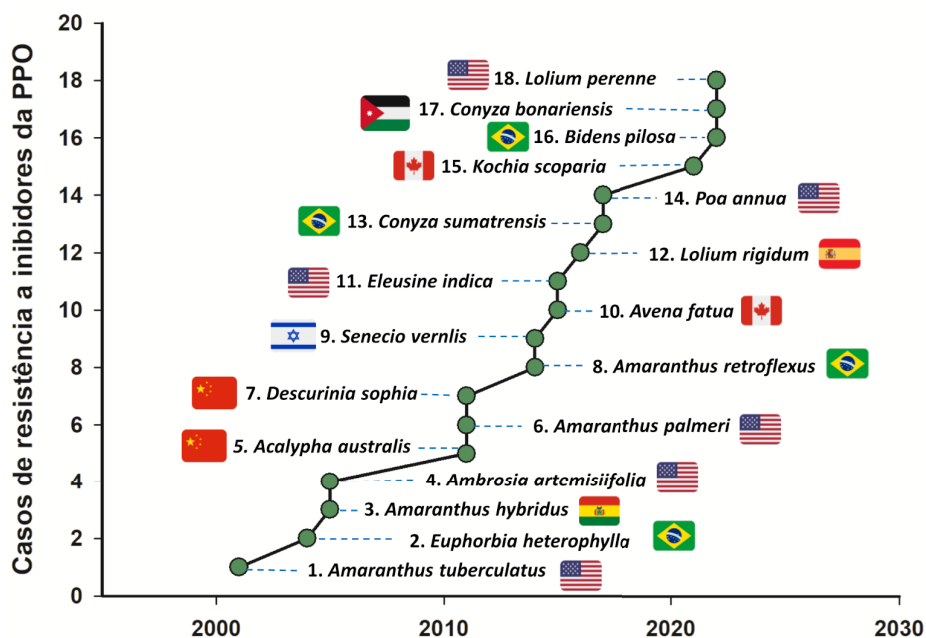


Figura 5. Casos inéditos de resistência a herbicidas inibidores da PPO reportados mundialmente até junho de 2026. Adaptado de Heap (2026).

Além da alteração no local de ação, mecanismos metabólicos também têm sido descritos, envolvendo aumento da capacidade de detoxificação do herbicida antes que alcance o local de ação. Esse processo pode reduzir a sensibilidade das plantas daninhas e, em alguns casos, contribuir para padrões de resistência múltipla envolvendo herbicidas de diferentes mecanismos de ação.

5 INIBIDORES DE CAROTENOIDES

5.1 Mecanismo de ação e consequências metabólicas

Os carotenoides exercem papel essencial na fotoproteção do aparato fotossintético, dissipando o excesso de energia absorvida pelas clorofilas e neutralizando EROs. Dessa forma, preservam a integridade das membranas tilacoidais e a funcionalidade dos fotossistemas (Nisar et al. 2015).

Herbicidas dos Grupos 12, 13 e 27 interferem em diferentes etapas da biossíntese de carotenoides ou da formação de seus cofatores (**Figura 6**). Os inibidores da PDS bloqueiam etapas iniciais da biossíntese de carotenoides, os inibidores da HPPD reduzem a formação de plastoquinona e os inibidores da DXS comprometem o suprimento de precursores isoprenoides da via MEP. Embora atuem sobre alvos bioquímicos distintos, todos reduzem a disponibilidade de carotenoides funcionais e comprometem os mecanismos de fotoproteção do cloroplasto (Dayan et al. 2026).

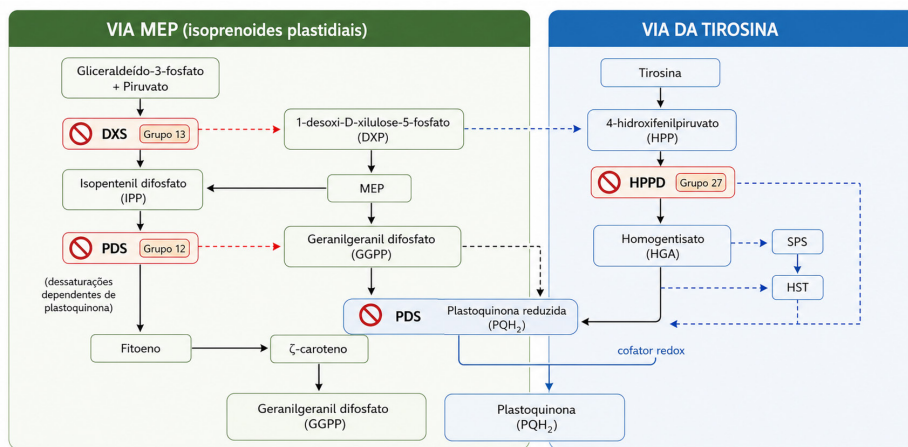


Figura 6. Rotas plastidiais de biossíntese de plastoquinona e carotenoides e principais sítios de ação de herbicidas (HPPD, DXS e PDS).

Independentemente do ponto de interferência metabólica, a deficiência de carotenoides impede a dissipação segura da energia luminosa absorvida pelos fotossistemas. Nessas condições, a clorofila excitada transfere energia ao oxigênio molecular, formando oxigênio singlete e outras EROs, que promovem degradação oxidativa de pigmentos, peroxidação lipídica e desorganização das membranas tilacoidais (Dayan et al. 2026). A perda da

fotoproteção compromete progressivamente a estabilidade estrutural e funcional do aparato fotossintético, reduzindo a eficiência do transporte de elétrons e da conversão de energia luminosa em energia química.

5.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agrônômicas

Herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides pertencem principalmente aos grupos 27, 12 e 13 do HRAC (**Figura 7**), que atuam em diferentes etapas da formação desses pigmentos ou em rotas metabólicas associadas à sua síntese. Esses herbicidas são amplamente utilizados no manejo de plantas daninhas em diversos sistemas agrícolas e podem ser aplicados em pré- ou pós-emergência, dependendo da molécula e da cultura. Em geral, apresentam amplo espectro de controle sobre plantas daninhas anuais, incluindo gramíneas e eudicotiledôneas, sendo particularmente importantes em culturas como milho, cana-de-açúcar, arroz, soja e algodão.

O Grupo 27 inclui os inibidores da HPPD, entre os quais se destacam mesotriona, tembotriona, topramezona, biciclopirona e isoxaflutol, pertencentes principalmente às classes químicas das tricetonas e pirazolonas. Esses compostos apresentam elevada importância agrônômica no controle de plantas daninhas de folhas largas e de algumas gramíneas, sendo amplamente utilizados em culturas como milho e cana-de-açúcar, frequentemente em programas de manejo em pós-emergência.

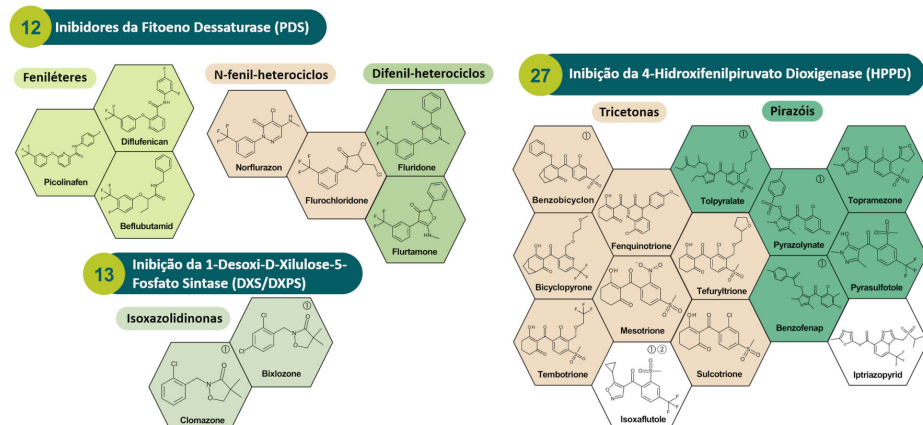


Figura 7. Principais grupos químicos de herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides, incluindo inibidores da HPPD (Grupo 27), PDS (Grupo 12) e DXS/DXPS (Grupo 13).

O Grupo 12 reúne herbicidas que inibem a PDS, enzima envolvida em etapas iniciais da biossíntese de carotenoides. Entre os principais ingredientes ativos destacam-se norflurazona, diflufenicã e picolinafem. Estes herbicidas apresentam atividade residual no solo e são utilizados em diferentes culturas e sistemas de manejo, muitas vezes em mistura com herbicidas de outros mecanismos de ação.

O Grupo 13 compreende herbicidas que inibem a DXS, enzima responsável pela formação de precursores isoprenoides plastidiais. O principal representante desse grupo é o clomazona, amplamente utilizado em aplicações pré-emergentes em culturas como arroz, soja, algodão e cana-de-açúcar, contribuindo para o controle inicial de plantas daninhas durante o estabelecimento das culturas.

A diversidade de grupos químicos e ingredientes ativos associados à inibição da biossíntese de carotenoides amplia as opções para o manejo químico de plantas daninhas e favorece a diversificação das estratégias de controle nos sistemas agrícolas.

5.3 Sintomas

O sintoma característico associado aos herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides é o branqueamento dos tecidos vegetais, frequentemente denominado *bleaching*. Esse sintoma resulta da degradação fotooxidativa da clorofila em tecidos incapazes de sintetizar carotenoides funcionais, pigmentos responsáveis pela dissipação do excesso de energia luminosa nos fotossistemas.

Em aplicações pré-emergentes, os sintomas tornam-se evidentes durante a emergência das plântulas. As folhas jovens apresentam inicialmente clorose que evolui rapidamente para coloração branca ou creme, refletindo a deficiência de carotenoides no desenvolvimento inicial (**Figura 8A**). Em aplicações pós-emergentes, muitos desses herbicidas apresentam translocação predominantemente via xilema, sendo transportados para tecidos em crescimento ativo. Os sintomas manifestam-se inicialmente nas folhas mais jovens e nas regiões apicais, com clorose progressiva seguida de branqueamento, enquanto tecidos mais velhos podem permanecer relativamente verdes nos estágios iniciais (**Figura 8B**).



Figura 8. Sintomas de herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides. (A) Plântulas cloróticas e brancas após aplicação em pré-emergência. (B) Branqueamento em folhas jovens após aplicação em pós-emergência.

Em algumas espécies, os tecidos afetados podem apresentar coloração rosada ou arroxeadas associada ao acúmulo de antocianinas, pigmentos frequentemente produzidos em resposta ao estresse fotooxidativo. Sob elevada irradiância, o branqueamento pode evoluir para necrose secundária devido à intensificação dos processos fotooxidativos e à desorganização das membranas celulares, podendo culminar na morte da planta.

5.4 Seletividade

A seletividade dos herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides resulta principalmente do metabolismo diferencial do herbicida pelas culturas, que reduz a concentração da molécula ativa antes que ela atinja níveis tóxicos nos tecidos em crescimento. Enzimas envolvidas na detoxificação de xenobióticos, como citocromos P450 e GSTs, desempenham papel importante nesse processo.

Em culturas como milho, a rápida metabolização de herbicidas inibidores da HPPD contribui para a elevada tolerância observada em condições de campo. A seletividade de herbicidas que interferem na via dos isoprenoides, como o clomazona, também pode ser ampliada pelo uso de *safeners* aplicados no tratamento de sementes. Um exemplo ocorre no tratamento de sementes de algodão com dietholate, composto que inibe enzimas do sistema citocromo P450 responsáveis pela bioativação metabólica do clomazona (um pró-herbicida) em sua forma ativa, o 5-cetoclomazona, aumentando a

tolerância da cultura sem comprometer o controle das plantas daninhas.

Mesmo em culturas tolerantes, como o milho, podem ocorrer sintomas transitórios de branqueamento após a aplicação desses herbicidas. Entretanto, devido à capacidade de metabolização e recuperação fisiológica, as plantas geralmente restabelecem a síntese de pigmentos e retomam o crescimento normal, sem prejuízos significativos ao desenvolvimento ou à produtividade.

Fatores agronômicos também influenciam a expressão da seletividade em campo, incluindo profundidade de semeadura, posicionamento do herbicida no solo, estágio fenológico das plantas e condições ambientais.

5.5 Comportamento ambiental

O comportamento ambiental dos herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides depende principalmente de suas propriedades físico-químicas, das características do solo e das condições ambientais após a aplicação. Em geral, estes herbicidas apresentam mobilidade moderada e persistência variável, dependendo do ingrediente ativo e das condições edafoclimáticas.

Alguns compostos utilizados em pré-emergência, como clomazona e isoxaflutol, apresentam atividade residual que contribui para o controle inicial de plantas daninhas durante o estabelecimento das culturas. A persistência desses herbicidas depende de fatores como textura do solo, teor de matéria orgânica, umidade e atividade microbiana, que influenciam processos de adsorção, degradação e disponibilidade na solução do solo.

A volatilização constitui um processo importante no destino ambiental de alguns herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides. O clomazona destaca-se por sua maior suscetibilidade à volatilização e à deriva por vapor após a aplicação. Esse processo pode resultar em sintomas de branqueamento em culturas sensíveis localizadas fora da área tratada. Sintomas de branqueamento decorrentes de deriva por vapor de clomazona são frequentemente observados em culturas sensíveis como hortaliças, videira e eucalipto. A intensidade da volatilização depende de fatores como temperatura, umidade do solo, formulação do produto e incorporação do herbicida no solo.

A degradação desses herbicidas ocorre principalmente por processos microbianos, hidrólise e fotodegradação, podendo gerar metabólitos com

mobilidade variável no solo. Em determinadas condições, especialmente em solos arenosos e com baixo teor de matéria orgânica, a maior disponibilidade do herbicida na solução do solo pode aumentar o risco de fitotoxicidade ou *carryover* para culturas subsequentes.

5.6 Resistência

A resistência a herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides tem sido relatada em diferentes regiões do mundo, embora o número de casos ainda seja inferior ao observado para mecanismos amplamente utilizados, como os inibidores da ALS ou da EPSPS. O uso crescente desses herbicidas em sistemas produtivos intensivos tem ampliado a pressão de seleção sobre populações de plantas daninhas.

O principal mecanismo de resistência descrito é metabolismo aprimorado, associado ao aumento da capacidade de detoxificação dos herbicidas antes que atinjam concentrações tóxicas nos tecidos em crescimento. Esse processo geralmente envolve maior atividade de enzimas de metabolização, especialmente citocromos P450 e glutatona-S-transferases (GSTs), que participam de reações de oxidação e conjugação que facilitam a inativação e o sequestro celular dessas moléculas.

Entre os herbicidas desse grupo, a maior parte dos registros de resistência envolve os inibidores da HPPD (Grupo 27), para os quais são atualmente relatados 22 casos em sete espécies no mundo (**Figura 9**) (Heap, 2026). As espécies com maior número de registros pertencem ao gênero *Amaranthus*, particularmente *A. palmeri* e *A. tuberculatus*, frequentemente associadas a sistemas agrícolas com uso intensivo desses herbicidas. Estudos conduzidos nessas espécies indicam que a resistência está predominantemente associada à detoxificação metabólica mediada por citocromos P450 e GSTs.

A ocorrência relativamente limitada de mutações no local de ação em populações resistentes a inibidores da HPPD pode estar relacionada ao próprio mecanismo de inibição desses herbicidas. Muitos compostos desse grupo, especialmente as tricetonas, inibem a HPPD por meio da quelatação do ferro catalítico presente no centro ativo. Como esse metal é indispensável para a catálise, alterações estruturais que reduzam a ligação do herbicida tendem também a comprometer a atividade da enzima, impondo restrições evolutivas à seleção de mutações capazes de conferir resistência.

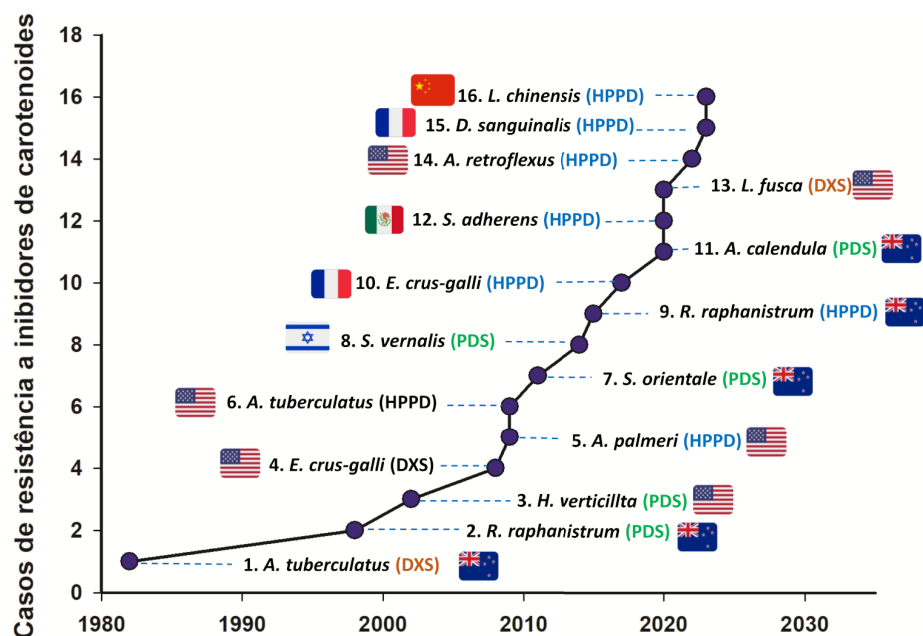


Figura 9. Casos de resistência registrados para herbicidas inibidores da HPPD (Grupo 27), PDS (Grupo 12) e DXS (Grupo 13) em nível mundial. Adaptado de Heap (2026).

Para os inibidores da PDS (Grupo 12), são atualmente registrados oito casos de resistência distribuídos em cinco espécies, a maioria envolvendo o herbicida diflufenicã (Heap, 2026). Em algumas populações, foram identificadas mutações no gene que codifica a PDS, capazes de reduzir a afinidade do herbicida pelo sítio de ligação. Entretanto, embora essas mutações possam conferir resistência experimental a inibidores da PDS, como o norflurazona, a resistência observada em populações de campo ao diflufenicã está predominantemente relacionada à detoxificação metabólica. A maioria dos casos foi registrada em populações de nabiça (*Raphanus raphanistrum*) na Austrália, frequentemente em cenários de resistência múltipla em sistemas de produção de cereais.

Embora o número total de casos ainda seja relativamente limitado, a evolução de resistência nesses grupos evidencia o elevado potencial adaptativo das populações de plantas daninhas sob pressão de seleção contínua. Esse cenário reforça a importância da adoção de estratégias de manejo integrado, incluindo rotação de mecanismos de ação, uso de herbicidas resi-

duais e integração com práticas culturais e mecânicas.

6 ANÁLISE COMPARATIVA E SÍNTESE FINAL

Os inibidores da clorofila (Grupo 14 – PPO) e os herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides (Grupos 27, 12 e 13 – HPPD, PDS e DXS) atuam em etapas metabólicas distintas no cloroplasto, mas convergem para um mesmo desfecho fisiológico: a perda da estabilidade fotoquímica do aparato fotossintético.

A inibição da PPO promove o acúmulo de protoporfirina IX, um intermediário altamente fotossensibilizador que, na presença de luz e oxigênio, desencadeia intensa formação de EROs e rápida peroxidação lipídica das membranas celulares. Como consequência, os tecidos afetados desenvolvem necrose aguda pouco tempo após a aplicação. Em contraste, herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides comprometem os mecanismos de dissipação segura da energia excitada associada às clorofilas. A deficiência desses pigmentos torna os fotossistemas suscetíveis à fotooxidação, resultando na degradação progressiva da clorofila e no desenvolvimento do sintoma característico de branqueamento dos tecidos vegetais. Essas diferenças metabólicas refletem-se diretamente no comportamento fisiológico e agrônomo desses herbicidas, incluindo variações na velocidade de ação, na mobilidade na planta e no padrão sintomatológico. A **Tabela 1** sintetiza as principais diferenças bioquímicas, fisiológicas e agrônômicas entre esses mecanismos de ação.

Essa distinção possui também importante valor diagnóstico. Em aplicações pós-emergentes, o aparecimento rápido de manchas necróticas escuras em tecidos expostos à luz é característico da ação de inibidores da PPO. Por outro lado, o desenvolvimento progressivo de clorose seguido de branqueamento, frequentemente iniciando nas folhas mais jovens, indica interferência na biossíntese de carotenoides.

Tabela 1. Comparação entre herbicidas que interferem na biossíntese de pigmentos fotossintéticos

Critério	Clorofila (Grupo 14)	Carotenoides (Grupos 27, 12 ou 13)
Enzima-alvo principal	PPO	HPPD, PDS ou DXS
Via metabólica afetada	Tetrapirróis (clorofila e heme)	Carotenoides e rotas associadas
Efeito bioquímico inicial	Acúmulo de protoporfirina IX	Deficiência de carotenoides
Processo fisiológico resultante	Formação intensa de EROs e peroxidação lipídica	Fotooxidação progressiva da clorofila
Velocidade de ação	Muito rápida (horas a poucos dias)	Progressiva (dias a semanas)
Sintoma predominante	Necrose	Branqueamento
Local inicial dos sintomas	Tecidos atingidos	Folhas jovens e regiões meristemáticas
Mobilidade na planta	Predominantemente de contato	Sistêmica (xilema)
Dependência de luz	Muito alta	Alta
Espectro de controle	Principalmente eudicotiledôneas	Gramíneas e eudicotiledôneas anuais

A distinção entre inibidores da PPO e herbicidas que interferem na biossíntese de carotenoides transcende o ponto bioquímico isolado e condiciona o padrão sintomatológico, o posicionamento agrônomo e o comportamento fisiológico das plantas tratadas. A compreensão integrada dessas diferenças é fundamental para o diagnóstico correto em campo e para o manejo racional e sustentável dos mecanismos de ação associados à biossíntese de pigmentos.

Agradecimentos

Vinicius Pereira Cunha agradece à CAPES pela concessão da bolsa de pós-graduação.

Referências

- Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* 55:373–399, 2004.
- Barker AL, Pawlak J, Duke SO, et al. Discovery, mode of action, resistance mechanisms, and plan of action for sustainable use of Group 14 herbicides. *Weed Sci* 71:173–188, 2023.
- Blankenship RE. *Molecular Mechanisms of Photosynthesis*. New York, 2002, Wiley.
- Cazzonelli CI. Carotenoids in nature: insights from plants and beyond. *Funct Plant Biol* 38:833–848, 2011.
- Dayan FE, Duke SO. Natural compounds as next-generation herbicides. *Plant Physiol* 166:1090–1105, 2014.
- Dayan FE, Mejia-Solorzano AM, Pelon A, et al. Mode of action of current herbicides and future prospects. *Ref Mod Life Sci* (In Press), doi: 10.1016/B978-0-443-24738-5.00074-4.
- Dayan FE, Owens DK, Duke SO. Rationale for a natural products approach to herbicide discovery. *Pest Manag Sci* 68:519–528, 2012.
- Duke SO, Dayan FE. Herbicides. In *Encyclopedia of Life Sciences*. Hoboken, 2018, Wiley, pp. 1–9.
- Heap I. The International Herbicide-Resistant Weed Database, 2026. Available at: <https://www.weedscience.org/> Accessed 9 Mar 2026.
- Ikeda H, Yamato S, Kajiwara Y, et al. Evaluation of novel sulfonylurea derivatives with a fused heterocyclic moiety as paddy herbicides that control sulfonylurea-resistant weeds. *Weed Biol Manag* 11:167–174, 2011.
- Lichtenthaler HK. The 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50:47–65, 1999.
- Matzenbacher FO, Vidal RA, Merotto Jr A, Trezzi MM. Environmental and physiological factors that affect the efficacy of herbicides that inhibit the enzyme protoporphyrinogen oxidase: a literature review. *Planta Daninha* 32:457–463, 2014.
- Nelson N, Ben-Shem A. The complex architecture of oxygenic photosynthesis. *Nat Rev Mol Cell Biol* 5:971–982, 2004.
- Nisar N, Li L, Lu S, et al. Carotenoid metabolism in plants. *Mol Plant* 8:68–82, 2015.
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM, Murphy A. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 6ª ed. Porto Alegre, 2017, Artmed.
- Takano HK, Dayan FE. Glufosinate-ammonium: a review of the current state of knowledge. *Pest Manag Sci* 76:3911–3925, 2020.
- Tanaka A, Tanaka R. Chlorophyll metabolism. *Curr Opin Plant Biol* 9:248–255, 2006.

Tanaka M, Takei K, Kojima M, Sakakibara H, Mori H. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. *Plant J* 45:1028–1036, 2006.

Tanaka Y, Sasaki N, Ohmiya A. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *Plant J* 54:733–749, 2008.

Herbicidas Inibidores da Biossíntese de Aminoácidos

Ana Paula da Silva Santana¹

Thaís Ozório dos Santos²

Grazielle Rodrigues Araujo³

Ricardo Alcântara-de la Cruz⁴

1 INTRODUÇÃO

A biossíntese de aminoácidos ocupa posição central no metabolismo vegetal e sustenta processos fundamentais associados ao crescimento, desenvolvimento e funcionamento celular. Além de constituírem os blocos estruturais das proteínas, os aminoácidos participam da formação de enzimas, transportadores, componentes do citoesqueleto e diversos metabólitos essenciais à atividade celular (Trovato et al. 2021). Sua produção contínua é indispensável para a renovação proteica e enzimática, especialmente em tecidos meristemáticos em intensa divisão e expansão celular.

Além da síntese proteica, diversos aminoácidos atuam como precursores de metabólitos secundários importantes para a fisiologia vegetal. Aminoácidos aromáticos derivados da via do chiquimato participam da formação de lignina, flavonoides, alcaloides, compostos fenólicos e hormônios vegetais, enquanto aminoácidos de cadeia ramificada desempenham funções no metabolismo energético (Pratelli e Pilot, 2014; Xing e Last, 2017). A glutamina, por sua vez, ocupa posição central na assimilação e redistribuição do nitrogênio reduzido nas plantas (Dellero, 2020).

A biossíntese de aminoácidos integra vias metabólicas associadas aos metabolismos de carbono e nitrogênio e envolve enzimas altamente conservadas, localizadas principalmente nos plastídios e no citosol (Joshi et al. 2020). Essas vias convertem intermediários derivados da glicólise, da via das

1 Eng. Agr., M.Sc., Doutoranda em Fitotecnia, UFV, Brasil. E-mail: ana.paula.santana@ufv.br

2 Eng. Agr., M.Sc., Mestranda em Fitotecnia, UFV, Brasil. E-mail: thaís.ozorio@ufv.br

3 Eng. Agr., M.Sc., Doutoranda em Fitotecnia, UFV, Brasil. E-mail: grazielle.araujo@ufv.br

4 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

pentoses-fosfato e do metabolismo energético em aminoácidos essenciais à síntese proteica e à formação de compostos indispensáveis à atividade celular (Xin et al. 2019). A importância fisiológica dessas enzimas, aliada à sua posição estratégica no metabolismo primário, tornou várias etapas dessas vias alvos altamente eficientes para herbicidas.

Entre os principais mecanismos de ação associados a essas vias destacam-se os herbicidas que inibem a glutamina sintetase (GS), a 5-enolpiruvilshiquimato-3-fosfato sintase (EPSPS) e a acetolactato sintase (ALS). Embora atuem em rotas metabólicas distintas, esses herbicidas convergem para um mesmo desfecho fisiológico: a interrupção do crescimento vegetal em decorrência do comprometimento da síntese de aminoácidos e proteínas. Entretanto, diferenças no ponto de interferência metabólica determinam respostas fisiológicas contrastantes. Inibidores da GS promovem rápido desequilíbrio do metabolismo nitrogenado, acúmulo de amônio e necrose foliar acelerada, enquanto inibidores da EPSPS e da ALS provocam redução progressiva da síntese proteica e paralisação gradual do crescimento meristemático (Richmond, 2018; Takano e Dayan, 2020; Alcántara-de la Cruz et al. 2026).

Nos tópicos seguintes serão discutidas as principais rotas de biossíntese de aminoácidos e os mecanismos de ação dos herbicidas que interferem nesses processos metabólicos, com ênfase nos inibidores da GS, da EPSPS e da ALS, que constituem alguns dos mecanismos de ação mais importantes no manejo químico de plantas daninhas.

2 ORGANIZAÇÃO DA VIA DE BIOSÍNTESE DE AMINOÁCIDOS

A biossíntese de aminoácidos nas plantas constitui uma rede metabólica integrada que conecta os metabolismos de carbono, nitrogênio e energia. Essas rotas utilizam intermediários provenientes da glicólise, da via das pentoses-fosfato, do ciclo dos ácidos tricarboxílicos e da assimilação de nitrogênio para formar aminoácidos essenciais à síntese proteica e ao funcionamento celular (Xin et al. 2019). Grande parte dessas reações ocorre nos plastídios, onde se localizam importantes vias associadas à assimilação de nitrogênio, à síntese de aminoácidos aromáticos e à formação de aminoácidos de cadeia ramificada. Essas rotas mantêm estreita integração com processos metabólicos do citosol e das mitocôndrias, formando uma rede bioquímica responsável pela produção de proteínas, enzimas e diversos compostos essenciais ao crescimento e ao metabolismo vegetal (**Figura 1**).

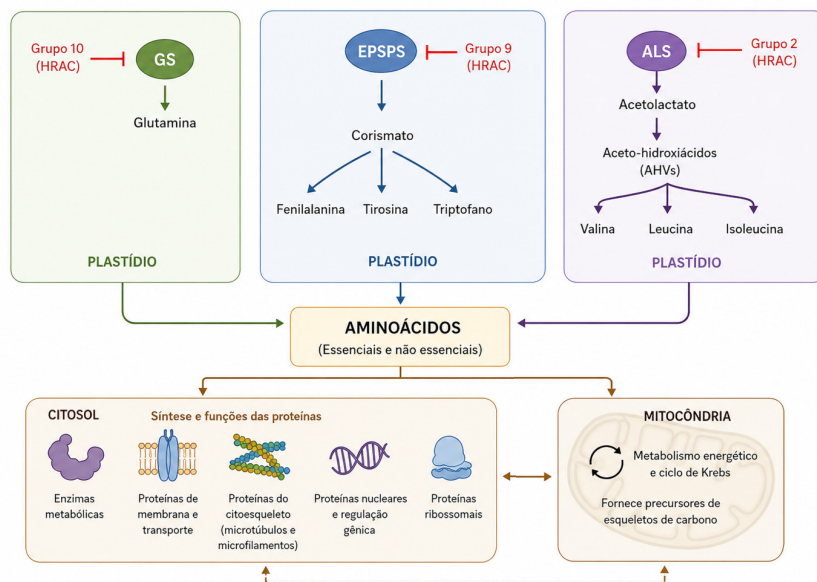


Figura 1. Organização das principais rotas de biossíntese de aminoácidos nas plantas e pontos de ação dos herbicidas inibidores da GS (Grupo 10), EPSPS (Grupo 9) e ALS (Grupo 2).

A assimilação inicial do nitrogênio reduzido ocorre principalmente pelo sistema glutamina sintetase/glutamato sintase (GS/GOGAT), responsável pela incorporação do amônio ao metabolismo orgânico. A glutamina e o glutamato produzidos nessa etapa constituem as principais fontes de nitrogênio para diferentes rotas biossintéticas (Dellero, 2020). Nos plastídios também ocorrem a via do chiquimato, responsável pela formação dos aminoácidos aromáticos fenilalanina, tirosina e triptofano, mediada pela EPSPS, e a biossíntese dos aminoácidos de cadeia ramificada valina, leucina e isoleucina, iniciada pela ALS. Além da síntese proteica, esses aminoácidos participam da produção de metabólitos secundários, do metabolismo energético e da regulação do crescimento vegetal (Binder, 2010; Tzin e Galili, 2010).

A importância da biossíntese de aminoácidos torna a GS, a EPSPS e a ALS alvos eficientes para herbicidas. Embora atuem em diferentes etapas metabólicas, todos esses mecanismos comprometem a síntese proteica e interrompem o crescimento das plantas.

3 GRUPOS HRAC QUE INTERFEREM NA BIOSÍNTESE DE AMINOÁCIDOS

Os principais mecanismos de ação que interferem na biossíntese de aminoácidos são classificados pelo *Herbicide Resistance Action Committee* (HRAC) de acordo com a enzima-alvo afetada. Entre os grupos mais importantes destacam-se os inibidores da GS (Grupo 10), da EPSPS (Grupo 9) e da ALS (Grupo 2) (HRAC, 2026).

Os herbicidas do Grupo 10 interferem na assimilação de nitrogênio ao inibir a GS, provocando rápido acúmulo de amônio e intenso desequilíbrio metabólico. Os herbicidas do Grupo 9 atuam sobre a EPSPS, interrompendo a via do chiquimato e a biossíntese dos aminoácidos aromáticos fenilalanina, tirosina e triptofano (Richmond, 2018). Os herbicidas do Grupo 2 inibem a ALS, enzima responsável pelas etapas iniciais da formação dos aminoácidos de cadeia ramificada valina, leucina e isoleucina (Zhou et al. 2007; Takanono e Dayan, 2020).

Diferenças no ponto de interferência dos inibidores de aminoácidos resultam em contrastes importantes na velocidade de ação, na mobilidade na planta, no padrão sintomatológico, na seletividade e no comportamento agrônomo desses herbicidas.

4 INIBIDORES DA GLUTAMINA SINTETASE

4.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

Herbicidas inibidores da GS interferem em uma etapa central da assimilação de nitrogênio nas plantas. A GS catalisa a incorporação de amônio ao glutamato, formando glutamina em uma reação dependente de ATP. A glutamina ocupa posição central no metabolismo nitrogenado das plantas, atuando como principal doadora de grupos amina para a biossíntese de aminoácidos, nucleotídeos e diversos outros compostos nitrogenados (Takanono et al. 2020).

O principal representante desse mecanismo de ação é o glufosinato, molécula estruturalmente semelhante ao glutamato. Essa similaridade permite que o herbicida seja reconhecido pelo sítio ativo da GS e participe das etapas iniciais da reação catalítica normalmente realizada pela enzima. Após sua ligação à GS, ocorre a formação do intermediário fosforilado deno-

minado P-glufosinato, que permanece fortemente associado ao sítio ativo e impede a continuidade da reação. Esse intermediário bloqueia a atividade da GS e interrompe a formação de glutamina (**Figura 2A**) (Hall et al. 2020).

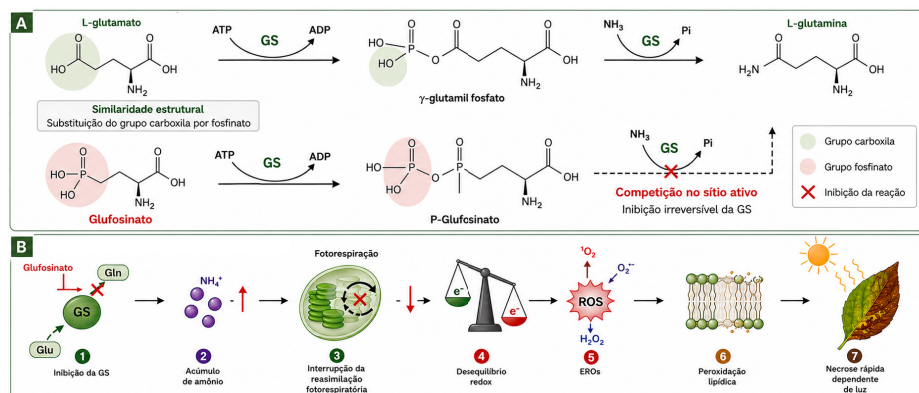


Figura 2. Principais consequências fisiológicas da inibição da glutamina sintetase (GS) pelo glufosinato (Grupo 10).

A inibição da GS promove rápido acúmulo de amônio nos tecidos vegetais (**Figura 2B-2**), especialmente em células fotossinteticamente ativas. Os efeitos fisiológicos mais imediatos, entretanto, decorrem da interrupção da reassimilação do amônio continuamente produzido durante a fotorrespiração. Como resultado, a planta perde parte da capacidade de reciclar nitrogênio nos cloroplastos e desorganiza o metabolismo fotorrespiratório (**Figura 2B-3**). A combinação entre o acúmulo de amônio e a interrupção da fotorrespiração compromete o balanço redox dos cloroplastos (**Figura 2B-4**), favorece o desvio de elétrons para reações oxidativas e aumenta a produção de EROs, como radical superóxido, peróxido de hidrogênio e oxigênio singlete (**Figura 2B-5**), que desencadeiam intensa peroxidação lipídica das membranas celulares e dos tilacoides (**Figura 2B-6**), resultando na rápida perda da integridade celular (Takano et al. 2019).

Embora o bloqueio da GS represente o evento bioquímico inicial, o glufosinato mata a planta principalmente pelo intenso estresse fotooxidativo que se desenvolve em seguida. A rápida formação de EROs e a degradação de membranas tornam os inibidores da GS fisiologicamente semelhantes a outros mecanismos dependentes da luz, nos quais o colapso oxidativo celular precede os efeitos da deficiência metabólica de longo prazo (Takano et al. 2020). Em condições de elevada irradiância, esse processo se intensifica e

acelera a necrose foliar e o colapso dos tecidos tratados (**Figura 2B-7**). Essa característica levou o HRAC a reposicionar recentemente o glufosinato entre os herbicidas dependentes da luz. Entretanto, nesta obra ele é abordado entre os inibidores da biossíntese de aminoácidos, pois seu alvo bioquímico primário permanece sendo a GS.

4.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

Os herbicidas inibidores da GS pertencem ao Grupo 10 do HRAC e são representados comercialmente pelo glufosinato de amônio (**Figura 3**). Embora esse mecanismo de ação seja conhecido há várias décadas, sua importância agrônoma aumentou significativamente com a adoção de sistemas agrícolas que exigem alternativas eficazes para o manejo de plantas daninhas resistentes ao glifosato e a outros mecanismos de ação amplamente utilizados.

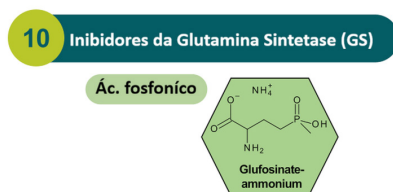


Figura 3. Herbicidas inibidores da glutamina sintetase (GS – Grupo 10). Adaptado de HRAC (2026).

O glufosinato é um herbicida não seletivo aplicado predominantemente em pós-emergência, com absorção foliar e limitada translocação na planta. Em razão de sua ação predominantemente de contato, o desempenho depende fortemente da cobertura da pulverização, do estágio de desenvolvimento das plantas daninhas e das condições ambientais durante e após a aplicação. Em geral, os melhores resultados são obtidos sobre plantas jovens em crescimento ativo, com adequada interceptação da calda pela superfície foliar (Takano et al. 2019).

Agronomicamente, o glufosinato ocupa posição de destaque em programas de dessecação pré-plantio, especialmente em sistemas de semeadura direta, onde é utilizado isoladamente ou em associação com herbicidas sistêmicos para ampliar o espectro de controle e reduzir a pressão de seleção sobre mecanismos específicos. O herbicida também é amplamente empregado em aplicações pré-colheita em algumas culturas e em sistemas

perenes, nos quais a rápida dessecação da vegetação constitui uma característica desejável (Albrecht et al. 2022).

A principal expansão desse mecanismo de ação ocorreu com o desenvolvimento de culturas geneticamente modificadas tolerantes ao glufosinato (Green, 2014). Eventos transgênicos em culturas como milho, soja, algodão e canola permitem aplicações pós-emergentes do herbicida sem prejuízos à cultura. Entre as principais plataformas comerciais destacam-se Liberty Link® (LL®), Enlist® e outras tecnologias que combinam tolerância ao glufosinato com resistência a herbicidas adicionais.

A ampla adoção dessas tecnologias consolidou o glufosinato como uma das principais ferramentas para o controle de plantas daninhas com resistência simples ou múltipla em diversos sistemas agrícolas. Em muitas regiões, este ingrediente ativo compõe programas de manejo baseados na rotação, mistura ou aplicações sequenciais de herbicidas com diferentes mecanismos de ação (Norsworthy et al. 2012). Apesar de sua elevada eficácia sobre ampla gama de gramíneas e eudicotiledôneas anuais, a limitada translocação pode limitar o controle de plantas perenes ou de espécies com elevada capacidade de rebrota quando a cobertura da pulverização é insuficiente.

4.3 Sintomas

Os sintomas causados pelos herbicidas inibidores da GS refletem os processos de dano fotooxidativo desencadeados após a inibição da enzima. Em razão da rápida formação de EROs e da intensa peroxidação lipídica, os sintomas desenvolvem-se inicialmente nos tecidos que receberam diretamente a pulverização e apresentam forte dependência da luminosidade (Takano et al. 2020).

Os sintomas aparecem entre algumas horas e até dois dias após a aplicação, manifestando-se inicialmente como clorose e aspecto encharcado nas áreas de deposição do herbicida. À medida que o dano oxidativo evolui, essas regiões desenvolvem lesões necróticas que se expandem rapidamente, adquirindo coloração castanha e aspecto seco característico (**Figura 4**) (Brunharo et al. 2014).

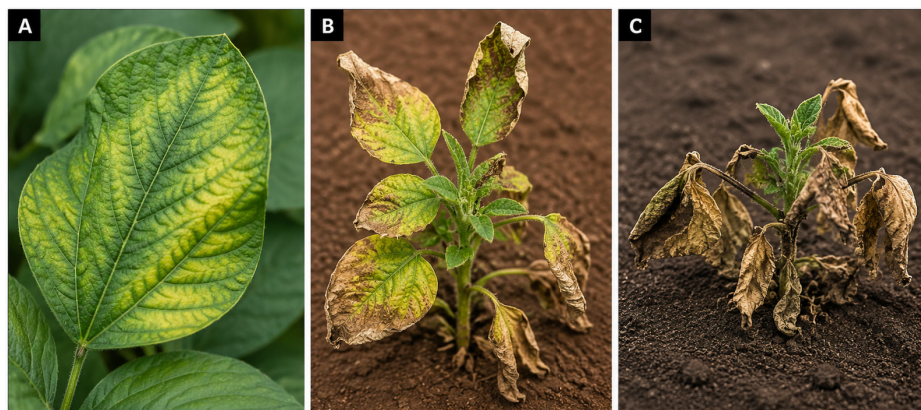


Figura 4. Sintomas de plantas suscetíveis tratadas com glufosinato: (A) clorose e necrose inicial; (B) progressão da necrose e dessecação; e (C) morte da planta.

As lesões frequentemente apresentam distribuição irregular nas folhas, refletindo o padrão de interceptação das gotas de pulverização. Como o glufosinato apresenta mobilidade limitada na planta, os sintomas concentram-se nos tecidos diretamente expostos ao herbicida, embora aplicações eficientes possam provocar a destruição de grande parte da área foliar e o colapso da planta (Takano et al. 2020).

A progressão dos sintomas é fortemente influenciada pelas condições ambientais. Sob elevada irradiância, temperaturas favoráveis ao crescimento e intensa atividade fotossintética, o desenvolvimento das lesões ocorre de forma mais rápida e severa. Em contrapartida, condições de baixa luminosidade podem retardar a evolução dos sintomas em razão da menor intensidade dos processos fotooxidativos associados ao mecanismo de ação (Takano e Dayan, 2020). Em plantas suscetíveis, a necrose evolui rapidamente para dessecação dos tecidos foliares, interrupção do crescimento e morte da planta em poucos dias após a aplicação. Esse padrão distingue os inibidores da GS de herbicidas que atuam por deficiência metabólica progressiva, uma vez que o colapso celular decorre principalmente do intenso estresse oxidativo induzido pela luz.

4.4 Seletividade

A seletividade dos herbicidas inibidores da GS está associada principalmente ao desenvolvimento de culturas geneticamente modificadas toleran-

tes ao glufosinato (Carbonari et al. 2016). Em culturas anuais, a utilização pós-emergente do glufosinato depende predominantemente de tecnologias transgênicas que conferem tolerância ao herbicida (Liberty Link®, Enlist® e outras variantes).

A tolerância ao glufosinato é normalmente conferida pela expressão dos genes *bar* (bialaphos resistance) ou *pat* (phosphinothricin acetyltransferase), originalmente isolados de espécies de *Streptomyces*. Esses genes codificam a enzima fosfotricina N-acetiltransferase (PAT), responsável pela acetilação e consequente detoxificação do glufosinato (**Figura 5**). A conversão do herbicida em N-acetil-L-glufosinato reduz sua capacidade de inibir a GS, impedindo o acúmulo de concentrações tóxicas nos tecidos da cultura (Carbonari et al. 2016). Como resultado, a GS permanece funcional, evitando o acúmulo de amônio e os processos fisiológicos associados à intoxicação pelo herbicida.

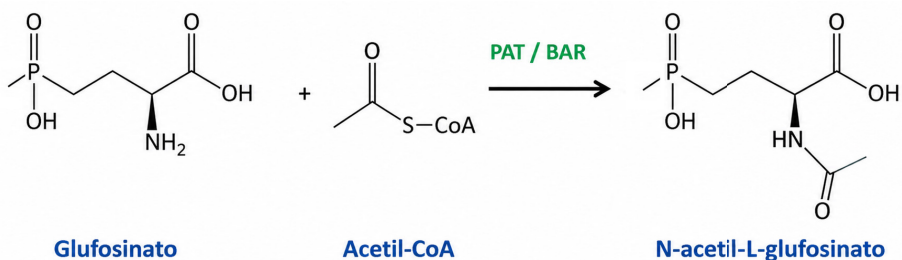


Figura 5. Detoxificação do glufosinato pela fosfotricina N-acetiltransferase (PAT), codificada pelos genes *pat* ou *bar*, em culturas tolerantes.

Além do componente genético, fatores agronômicos também influenciam a seletividade observada em campo. A dose aplicada, o estágio de desenvolvimento da cultura, as condições ambientais e a qualidade da pulverização podem afetar a intensidade da injúria inicial observada após a aplicação. Em algumas situações, cultivares tolerantes podem apresentar sintomas transitórios de clorose ou pequenas lesões necróticas, especialmente quando aplicações são realizadas sob condições ambientais desfavoráveis ou em estádios mais sensíveis de desenvolvimento. Entretanto, a rápida detoxificação do glufosinato permite a recuperação da cultura sem impactos significativos sobre o crescimento ou a produtividade.

4.5 Comportamento ambiental

O comportamento ambiental do glufosinato é fortemente influenciado por suas propriedades físico-químicas e pela interação com os componentes do solo. Embora apresente elevada solubilidade em água, o herbicida possui forte afinidade por partículas minerais e matéria orgânica, o que reduz significativamente sua mobilidade no perfil do solo e limita o potencial de lixiviação para camadas mais profundas (Lewis et al. 2016).

Após a aplicação, o glufosinato é rapidamente adsorvido pelos colóides do solo, reduzindo sua disponibilidade na solução do solo e sua absorção por raízes (Sharma e Chaudhary, 2025). Em razão desse comportamento, os herbicidas inibidores da GS apresentam atividade residual limitada e são utilizados predominantemente em aplicações pós-emergentes ou em programas de dessecação.

A degradação do glufosinato ocorre principalmente por atividade microbiana, resultando na formação de metabólitos com reduzida atividade herbicida. A velocidade desse processo é influenciada por fatores como temperatura, umidade, textura do solo, teor de matéria orgânica e atividade biológica (Takano e Dayan, 2020). Em condições favoráveis, a dissipação do herbicida ocorre relativamente rápida quando comparada a mecanismos de ação com elevada persistência residual. A limitada persistência do glufosinato no solo reduz o risco de *carryover* para culturas subsequentes e confere maior flexibilidade aos sistemas de sucessão e rotação de culturas.

4.6 Resistência

A resistência de plantas daninhas aos herbicidas inibidores da GS permanece relativamente rara quando comparada à observada para outros mecanismos de ação amplamente utilizados na agricultura. Até 2025 foram registrados apenas 11 casos de resistência envolvendo herbicidas do Grupo 10 do HRAC, distribuídos em sete espécies de plantas daninhas (**Figura 6**) (Heap, 2026).

Os primeiros casos de resistência foram relatados em populações de *Eleusine indica* na Malásia em 2009. Posteriormente, novos registros ocorreram em espécies dos gêneros *Lolium*, *Poa* e *Amaranthus*, expandindo gradualmente o número de espécies resistentes registradas. Embora a frequência de resistência ainda seja baixa em escala global, os registros mais

recentes demonstram que aplicações repetidas de glufosinato podem exercer pressão de seleção suficiente para favorecer a evolução de biótipos resistentes.

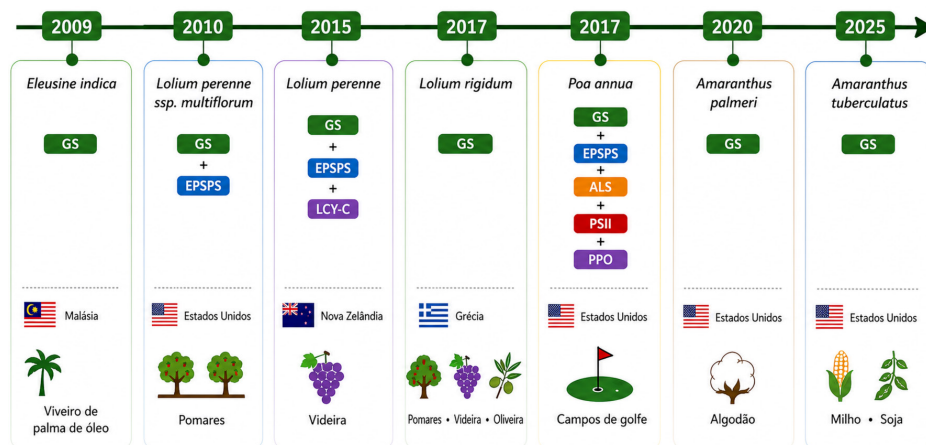


Figura 6. Cronologia dos primeiros registros de resistência a herbicidas inibidores da GS (Grupo 10 do HRAC) até maio de 2026. Adaptado de Heap (2026).

A resistência aos inibidores da GS permaneceu por muitos anos pouco compreendida, pois diversas populações resistentes não apresentavam alterações na absorção, translocação, metabolismo ou sensibilidade da enzima-alvo (Jalaludin et al. 2017). Mais recentemente, avanços nos estudos moleculares demonstraram que diferentes mecanismos podem conferir resistência ao glufosinato. Entre eles destacam-se mutações no gene da GS, como a substituição Ser59Gly descrita em *Eleusine indica* (Zhang et al. 2022), além da amplificação e superexpressão da isoforma plastidial GS2 relatadas em populações de *Amaranthus palmeri* (Noguera et al. 2022). Evidências recentes também indicam a participação do metabolismo aprimorado via citocromo P450 e glutatona-S-transferases em populações resistentes de *E. indica* e *Lolium rigidum* (Han et al. 2021).

Um aspecto importante é que vários dos casos registrados envolvem populações com resistência múltipla a outros mecanismos de ação. Além dos inibidores da EPSPS e da ALS, existem registros associados a inibidores da ACCase, PPO, PSII, microtúbulos, biossíntese da celulose e outros mecanismos de ação (Gaines et al. 2020; Heap, 2025). Esse cenário reflete o histórico de seleção sucessiva por diferentes herbicidas em sistemas agrícolas intensivos e reforça a importância da diversificação das estratégias de con-

trole.

Embora o número de casos documentados de resistência aos inibidores da GS ainda seja limitado, a crescente utilização do glufosinato em sistemas baseados em culturas transgênicas tolerantes aumenta a importância do monitoramento dessas populações. A adoção de programas de manejo integrado, incluindo rotação de mecanismos de ação, uso de misturas eficazes, controle de escapes e integração com práticas culturais e mecânicas, permanece fundamental para preservar a longevidade desse importante mecanismo de ação.

5 INIBIDORES DA 5-ENOLPIRUVILSHIQUIMATO-3-FOSFATO SINTASE

5.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

Os herbicidas inibidores da EPSPS interferem na via do ácido chiquímico, uma rota metabólica presente em plantas, fungos e diversos microrganismos, responsável pela biossíntese dos aminoácidos aromáticos fenilalanina, tirosina e triptofano. Nessa via, a enzima EPSPS catalisa a transferência do grupo enolpiruvil do fosfoenolpiruvato (PEP) para o chiquimato-3-fosfato (S3P), formando 5-enolpiruvilchiquimato-3-fosfato (EPSP), precursor do ácido corísmico (**Figura 7**) (Richmond, 2018; Alcántara-de la Cruz et al. 2026).

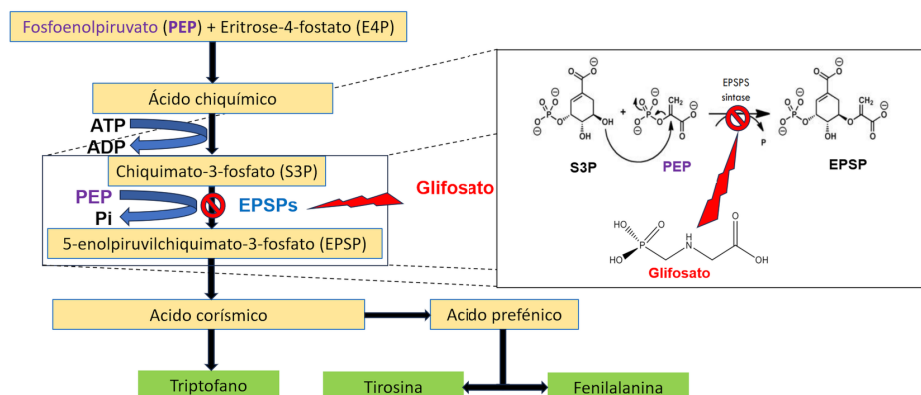


Figura 7. Via do ácido chiquímico e local de ação dos herbicidas inibidores da EPSPs.

O principal representante desse mecanismo de ação é o glifosato, molécula estruturalmente semelhante ao PEP. Após a ligação do S3P ao sítio ati-

vo da EPSPS, o herbicida atua como competidor do PEP, formando um complexo estável com a enzima e impedindo a formação de EPSP (Schönbrunn et al. 2001). Como consequência, bloqueia a produção de ácido corísmico.

A inibição da EPSPS promove rápido acúmulo de chiquimato e de seus intermediários metabólicos, resposta considerada uma das principais evidências bioquímicas da ação do glifosato (Shaner et al. 2005). Simultaneamente, a redução da síntese de ácido corísmico limita a formação de fenilalanina, tirosina e triptofano, comprometendo processos essenciais ao crescimento e ao desenvolvimento vegetal. Além da síntese proteica, esses aminoácidos aromáticos são precursores de lignina, flavonoides, compostos fenólicos, alcaloides e reguladores de crescimento derivados do triptofano. Sua menor disponibilidade compromete a biossíntese desses compostos e diversos processos fisiológicos (Tzin e Galili, 2010; Dayan et al. 2026).

Os inibidores da EPSPS desencadeiam um colapso metabólico progressivo. A interrupção da síntese de aminoácidos aromáticos compromete gradualmente o crescimento dos tecidos meristemáticos, reduz a formação de novos órgãos e leva à paralisação do desenvolvimento vegetal. Como resultado, os sintomas surgem de forma relativamente lenta, enquanto a morte da planta geralmente ocorre vários dias ou semanas após a aplicação (Gomes et al. 2014).

5.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

O herbicida inibidor da EPSPS pertence ao Grupo 9 do HRAC e é representado comercialmente pelo glifosato (**Figura 8**). Desde sua introdução na década de 1970, esse herbicida tornou-se o mais utilizado no mundo, desempenhando papel central no manejo de plantas daninhas em sistemas agrícolas, florestais e não agrícolas (Beckie et al. 2020).

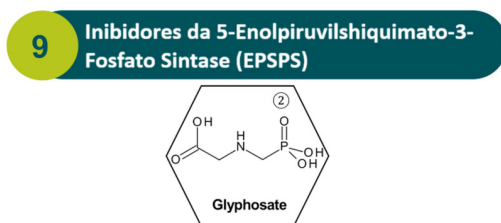


Figura 8. Herbicidas inibidores da 5-enolpiruvilshiquimato-3-fosfato sintase (EPSPS – Grupo 9). Adaptado de HRAC (2026).

O glifosato é um herbicida não seletivo aplicado predominantemente em pós-emergência, caracterizado por elevada absorção foliar e ampla translocação via simplasto (Alcántara-de la Cruz et al. 2026). Após a absorção, o herbicida movimenta-se juntamente com os fotoassimilados em direção aos tecidos de crescimento ativo, incluindo meristemas apicais, órgãos reprodutivos, rizomas, estolões e estruturas de reserva (Shaner, 2009). Essa característica confere elevada eficiência no controle de espécies anuais e perenes, incluindo plantas daninhas com capacidade de rebrota.

Outra característica marcante do glifosato é a ampla diversidade de formulações comerciais disponíveis. O herbicida é comercializado sob a forma de diferentes sais, incluindo isopropilamina, potássio, amônio, diamônio, dimetilamina e monoetanolamina, frequentemente associados a surfactantes e outros adjuvantes destinados a otimizar a absorção foliar e o desempenho agronômico (Martins-Gomes et al. 2022). Embora essas formulações apresentem diferenças físico-químicas e operacionais, todas atuam por meio da inibição da EPSPS.

Agronomicamente, o glifosato desempenha papel central em programas de dessecação pré-plantio, especialmente em sistemas de semeadura direta (Beckie et al. 2020). Sua ampla eficácia sobre gramíneas e eudicotiledôneas favoreceu sua adoção na formação da palhada e no manejo da vegetação em pré-plantio. Além das aplicações em pré-plantio, o glifosato é amplamente utilizado no manejo da vegetação em culturas perenes, áreas florestais, pastagens, bordaduras e ambientes não agrícolas. Em algumas situações, também pode ser empregado em aplicações pré-colheita, desde que observadas as recomendações específicas para cada cultura e as regulamentações vigentes (Alcántara-de la Cruz et al. 2026).

A expansão mais expressiva do uso do glifosato ocorreu com o desenvolvimento de culturas geneticamente modificadas tolerantes ao herbicida. Entre as principais plataformas comerciais destacam-se Roundup Ready® (RR®) e suas derivações, que permitiram aplicações pós-emergentes e consolidaram o glifosato como um dos pilares do manejo moderno de plantas daninhas.

Atualmente, o germoplasma RR® serve de base para plataformas que combinam tolerância ao glifosato com resistência a outros herbicidas. Entretanto, seu uso intensivo selecionou numerosas populações resistentes em diferentes regiões do mundo, tornando necessária sua integração com

herbicidas de outros mecanismos de ação e práticas complementares de manejo.

5.3 Sintomas

Os sintomas causados pelos herbicidas inibidores da EPSPS refletem a interrupção progressiva da biossíntese de aminoácidos aromáticos e dos metabólitos derivados dessa via. Em contraste com mecanismos que promovem danos oxidativos rápidos, os sintomas do glifosato desenvolvem-se lentamente e geralmente tornam-se evidentes apenas alguns dias após a aplicação (Duke e Powles, 2008; Gomes et al. 2014).

Os primeiros efeitos visíveis consistem na paralisação do crescimento dos tecidos meristemáticos, observada poucos dias após a aplicação. Como o herbicida é translocado para os pontos de crescimento ativo, os sintomas iniciais manifestam-se preferencialmente em folhas jovens, gemas apicais e estruturas em desenvolvimento (Monquero et al. 2004; Shaner, 2009). Entre 7 e 14 dias após a aplicação, é comum o aparecimento de clorose nas folhas mais jovens, frequentemente acompanhada por perda do vigor vegetativo e redução da emissão de novos tecidos (**Figura 9**) (Gomes et al. 2014; Fernandez-Escalada et al. 2016). Em algumas espécies, especialmente sob condições favoráveis ao crescimento, também pode ocorrer acúmulo de antocianinas, resultando em coloração avermelhada ou arroxeada das folhas e dos meristemas (Alcántara-de la Cruz et al. 2026).



Figura 9. Evolução dos sintomas em plantas tratadas com glifosato: paralisação do crescimento, clorose, necrose e morte da planta.

À medida que a intoxicação evolui, os tecidos meristemáticos tornam-se necróticos e deformados, comprometendo o desenvolvimento normal da planta. Folhas novas podem apresentar encarquilhamento, redução do limbo foliar, deformações e morte dos pontos de crescimento, características frequentemente observadas em espécies suscetíveis tratadas com glifosato (Dayan et al. 2019). Em plantas anuais, a morte ocorre entre duas e quatro semanas após a aplicação, dependendo da espécie, da fase fenológica e das condições ambientais. Em espécies perenes, os sintomas evoluem mais lentamente, uma vez que o herbicida necessita ser translocado para rizomas, estolões e outras estruturas de reserva antes que ocorra o colapso da planta (Monquero et al. 2004; Shaner, 2009).

O padrão sintomatológico dos inibidores da EPSPS caracteriza-se, portanto, pela paralisação inicial do crescimento, seguida por clorose, avermelhamento, necrose dos meristemas e morte gradual da planta. Essa evolução relativamente lenta constitui uma das principais diferenças em relação aos inibidores da GS, nos quais o estresse fotooxidativo provoca necrose rápida dos tecidos poucos dias após a aplicação.

5.4 Seletividade

A seletividade dos herbicidas inibidores da EPSPS pode ser obtida tanto pelo posicionamento da aplicação quanto pelo uso de culturas geneticamente modificadas tolerantes ao glifosato. Em culturas perenes, o herbicida é frequentemente utilizado em aplicações dirigidas sobre as plantas daninhas, evitando o contato com os tecidos verdes da cultura. Nesses casos, a seletividade resulta do posicionamento da aplicação e não de diferenças fisiológicas entre a cultura e as plantas daninhas (Monquero et al. 2004). Entretanto, a ampla utilização do glifosato em pós-emergência de culturas anuais tornou-se possível principalmente com o desenvolvimento de cultivares transgênicas.

As primeiras tecnologias comerciais exploraram tanto enzimas capazes de metabolizar o glifosato, como a enzima oxidoredutase do glifosato (GOX), quanto versões da EPSPS com reduzida sensibilidade ao herbicida (Heck et al. 2005). Entretanto, as estratégias baseadas em EPSPS insensíveis consolidaram-se e predominam nas tecnologias atualmente utilizadas (Alcántara-de la Cruz et al. 2026).

A forma mais difundida de tolerância utiliza a enzima CP4-EPSPS, originalmente isolada de *Agrobacterium* sp. Diferentemente da EPSPS das plantas suscetíveis, a CP4-EPSPS apresenta reduzida afinidade pelo glifosato, permitindo a formação de EPSP mesmo após a aplicação do herbicida (Heck et al. 2005). Outras tecnologias utilizam variantes da EPSPS derivadas de diferentes microrganismos ou versões modificadas da enzima contendo alterações específicas, como a combinação Thr102Ile + Pro106Ser (TIPS) (Funke et al. 2009). Essas modificações reduzem a sensibilidade da EPSPS ao glifosato sem comprometer significativamente sua atividade catalítica (**Figura 10**). Como consequência, a via do ácido chiquímico permanece funcional e a síntese de aminoácidos aromáticos continua mesmo na presença do herbicida.

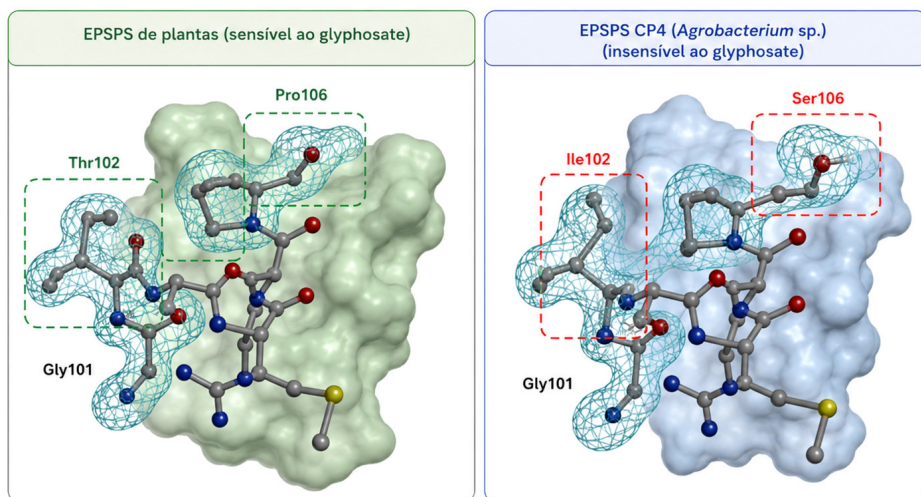


Figura 10. Comparação estrutural entre a EPSPS sensível ao glifosato e a enzima CP4-EPSPS utilizada em culturas transgênicas tolerantes. Adaptado de Funke et al. (2009).

A tecnologia de tolerância ao glifosato está amplamente difundida em culturas como soja, milho, algodão e canola. Entre as principais plataformas comerciais destacam-se RR[®], Enlist[®] e Xtend[®]. Mais recentemente, a tecnologia Intacta 5 foi aprovada para uso comercial, com introdução em larga escala prevista para as próximas safras (Araujo et al. 2026). Em grande parte dessas plataformas, o germoplasma RR[®] constitui a base para incorporar resistência a outros herbicidas e características agrônômicas adicionais.

Fatores agronômicos também influenciam a seletividade observada em campo. A dose aplicada, o estágio de desenvolvimento da cultura, as condições ambientais e a qualidade da pulverização podem afetar a intensidade da injúria inicial após a aplicação. Entretanto, quando utilizados de acordo com as recomendações técnicas, os cultivos tolerantes ao glifosato normalmente apresentam elevados níveis de seletividade e recuperação sem impactos significativos sobre o crescimento ou a produtividade.

5.5 Comportamento ambiental e Riscos à saúde

O comportamento ambiental do glifosato é influenciado por suas propriedades físico-químicas e pela interação com os constituintes do solo. Embora apresente elevada solubilidade em água, o herbicida possui alta afinidade por coloides minerais, óxidos de ferro e alumínio e matéria orgânica, reduzindo sua mobilidade e limitando o potencial de lixiviação para camadas mais profundas do perfil do solo (Lewis et al. 2016).

Após atingir o solo, o glifosato é rapidamente adsorvido pelos coloides e pela matéria orgânica, reduzindo sua concentração na solução do solo e sua disponibilidade para absorção pelas raízes das plantas (Simonsen et al. 2008). Em razão desse comportamento, o herbicida apresenta atividade residual limitada e é utilizado predominantemente em aplicações pós-emergentes ou em programas de dessecação, nos quais o controle depende principalmente da absorção foliar (Alcántara-de la Cruz et al. 2026).

A degradação do glifosato ocorre predominantemente por atividade microbiana. Durante esse processo, forma-se uma série de metabólitos, sendo o ácido aminometilfosfônico (AMPA) o principal produto de degradação identificado em solos agrícolas (Simonsen et al. 2008). A velocidade de dissipação é influenciada por fatores como temperatura, umidade, textura do solo, teor de matéria orgânica e atividade biológica. Apesar da forte adsorção ao solo, a persistência do glifosato pode variar conforme as condições edafoclimáticas e o histórico de manejo da área (Richmond, 2018). Entretanto, quando utilizado de acordo com as recomendações agronômicas, o herbicida apresenta baixo potencial de *carryover* para culturas subsequentes, conferindo flexibilidade aos sistemas de sucessão e rotação de culturas (Beckie et al. 2020).

De modo geral, a combinação entre forte adsorção ao solo, limitada mobilidade e degradação predominantemente microbiana resulta em reduzida persistência biológica e baixo potencial de transporte no ambiente quando comparado a herbicidas residuais utilizados em pré-emergência (Lewis et al. 2016).

Além dos aspectos relacionados ao destino ambiental, o glifosato tem sido objeto de intenso debate científico e regulatório em relação aos seus potenciais efeitos sobre a saúde humana (Alcántara-de la Cruz et al. 2026). Em 2015, a Agência Internacional para Pesquisa sobre o Câncer (IARC) classificou o herbicida como “provavelmente carcinogênico para humanos” (Grupo 2A). Em contrapartida, avaliações conduzidas por órgãos reguladores, incluindo a Agência Nacional de Vigilância Sanitária (ANVISA), a Autoridade Europeia para a Segurança dos Alimentos (EFSA), a Agência Europeia de Produtos Químicos (EFSA) e a Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos (EPA), concluíram que as evidências disponíveis não sustentam a associação entre o uso do produto conforme as recomendações e o aumento do risco de câncer (Alcántara-de la Cruz et al. 2026). Essas divergências refletem diferenças metodológicas entre avaliações de perigo e avaliações de risco, bem como os critérios adotados para interpretação das evidências científicas.

5.6 Resistência

A resistência de plantas daninhas aos herbicidas inibidores da EPSPS representa um dos exemplos mais importantes da evolução adaptativa induzida pela pressão de seleção exercida pelo uso contínuo de herbicidas. Embora seja o herbicida mais utilizado no mundo, o glifosato ocupa a segunda posição em número de espécies resistentes registradas, atrás apenas da atrazina, para a qual já foram documentadas 66 espécies resistentes. O primeiro caso de resistência ao glifosato foi registrado em *Lolium rigidum* no Estado de Victoria, Austrália, em 1996. Desde então, foram registradas 62 espécies resistentes e aproximadamente 400 casos distintos distribuídos em diferentes sistemas agrícolas ao redor do mundo (Heap, 2026).

Apesar do elevado número de espécies resistentes registradas, a resistência ao glifosato deve ser analisada considerando a magnitude sem precedentes de seu uso na agricultura moderna. Durante décadas, esse herbicida foi utilizado em centenas de milhões de hectares como uma das principais ferramentas de manejo de plantas daninhas em escala global. Mesmo sob

intensa pressão de seleção, o número de espécies resistentes permanece inferior ao observado para mecanismos de ação como os inibidores da ALS e os inibidores do PSII (Heap, 2026). Esse contraste evidencia que o risco de evolução da resistência não depende apenas da intensidade de uso do herbicida, mas também das características biológicas das espécies e dos mecanismos genéticos e fisiológicos envolvidos na adaptação das populações.

No Brasil, os primeiros casos de resistência ao glifosato foram registrados em populações de *Lolium perenne* ssp. *multiflorum* no início dos anos 2000. Atualmente, já foram documentados 21 casos de resistência envolvendo 12 espécies de plantas daninhas (Heap, 2026). Entre as principais espécies resistentes destacam-se *Conyza bonariensis*, *Conyza canadensis*, *Digitaria insularis*, *Eleusine indica*, *Chloris elata*, espécies do gênero *Amaranthus* e, mais recentemente, espécies do gênero *Echinochloa* (**Figura 11**). A evolução temporal desses registros evidencia a crescente importância da resistência ao glifosato nos sistemas agrícolas brasileiros.

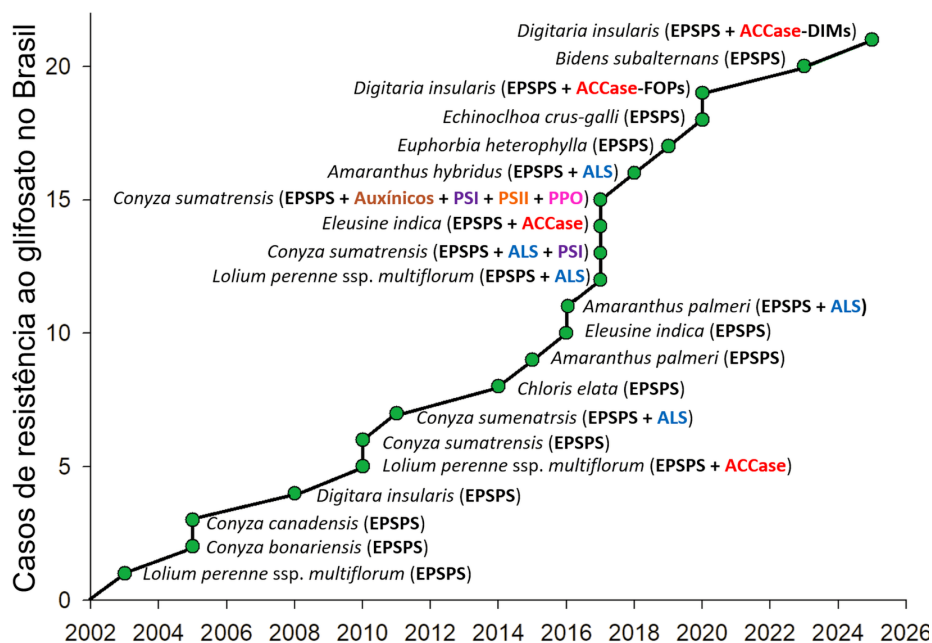


Figura 11. Evolução temporal dos relatos de resistência ao glifosato (Grupo 9) no Brasil. Adaptado de Heap (2026).

Os mecanismos de resistência descritos para os inibidores da EPSPS podem ser classificados em mecanismos relacionados ao local de ação (RELA)

e mecanismos não relacionados ao local de ação (N-RELA). Entre os mecanismos RELA destacam-se mutações na enzima EPSPS capazes de reduzir sua afinidade pelo herbicida. As substituições envolvendo o códon Pro106 estão entre as mais frequentemente relatadas, embora combinações de múltiplas mutações possam resultar em maiores fatores R/S ou maior magnitude de resposta diferencial, como TIPS e TAP-IVS (Thr102Ile, Ala103Val e Pro106Ser). Outro mecanismo amplamente documentado envolve a amplificação do gene EPSPS, resultando no aumento da quantidade da enzima produzida pela planta e permitindo a manutenção da atividade metabólica mesmo na presença do herbicida (Sammons e Gaines, 2014; Gaines et al. 2020; Alcántara-de la Cruz et al. 2026).

Os mecanismos N-RELA incluem redução da absorção e translocação, sequestro vacuolar, exclusão celular, metabolismo do glifosato e, em alguns casos, respostas de hipersensibilidade (Shaner, 2009; Gaines et al. 2020). Diferentemente do observado para diversos outros herbicidas, os mecanismos metabólicos descritos para glifosato não estão associados à resistência múltipla a diferentes mecanismos de ação, mas contribuem para a redução da sensibilidade ao próprio herbicida (Alcántara-de la Cruz et al. 2026).

Um aspecto singular da resistência ao glifosato é a elevada diversidade de mecanismos já descritos. Entre os herbicidas utilizados no manejo de plantas daninhas, os inibidores da EPSPS apresentam a maior diversidade de mecanismos de resistência (Heap e Duke, 2018). Isoladamente, muitos desses mecanismos podem resultar em menor magnitude de resposta diferencial em bioensaios. Entretanto, populações resistentes frequentemente acumulam mecanismos RELA e N-RELA em um mesmo genótipo, produzindo efeitos aditivos ou sinérgicos que aumentam a expressão fenotípica da resistência e podem comprometer o controle em condições de campo (Gaines et al. 2020).

Além da combinação de mecanismos de resistência ao glifosato, diversas populações também apresentam resistência a herbicidas de outros mecanismos de ação, incluindo ALS, ACCase, PPO, PSI e auxinas sintéticas (Powles e Yu, 2010). Esse cenário reflete décadas de seleção por diferentes herbicidas em sistemas agrícolas intensivos e reduz as alternativas para o controle químico (Heap e Duke, 2018). A crescente disseminação da resistência ao glifosato reforça a necessidade da adoção do manejo integrado de plantas daninhas. Estratégias como rotação de mecanismos de ação, uso de misturas eficazes, controle de plantas remanescentes, práticas culturais

e redução da dependência de um único herbicida são fundamentais para retardar a evolução da resistência e preservar a eficácia desse importante mecanismo de ação (Beckie e Harker, 2017).

6 INIBIDORES DA ACETOLACTATO SINTASE

6.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

Os herbicidas inibidores da ALS, também denominada acetohidroxiácido sintase (AHAS), interferem na biossíntese dos aminoácidos de cadeia ramificada (Tranel e Wright, 2002). Essa via ocorre nos cloroplastos e utiliza intermediários do metabolismo primário do carbono para produzir aminoácidos essenciais ao crescimento e ao desenvolvimento das plantas (Binder, 2010). A ALS catalisa as etapas iniciais dessa biossíntese, promovendo a condensação de duas moléculas de piruvato para formar acetolactato, precursor da valina e da leucina, ou de uma molécula de piruvato com α -cetobutirato para formar acetohidroxibutirato, precursor da isoleucina, ou de uma molécula de piruvato com α -cetobutirato para formar acetohidroxibutirato, precursor da isoleucina (Figura 12) (Dayan et al. 2026).

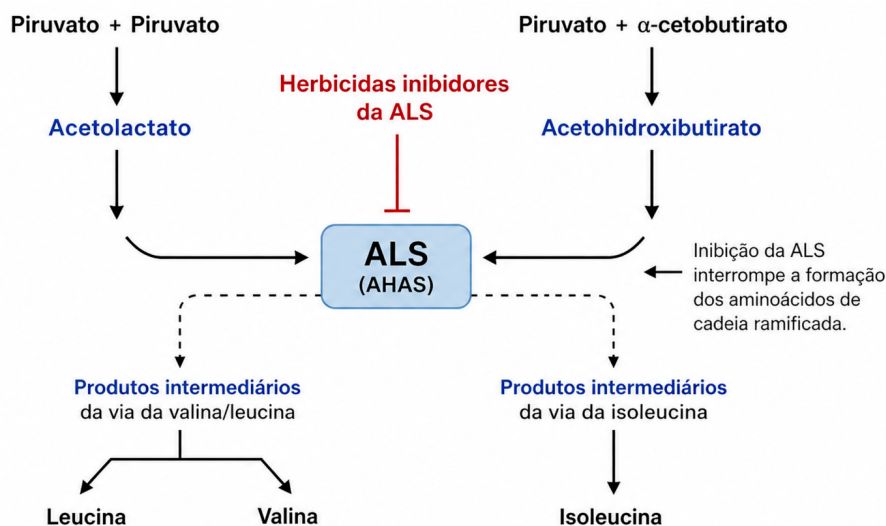


Figura 12. inibição da enzima interrompe a produção de valina, leucina e isoleucina. Biossíntese dos aminoácidos de cadeia ramificada e local de ação dos herbicidas inibidores da ALS (AHAS).

Os herbicidas inibidores da ALS não são análogos estruturais dos substratos naturais da reação. Ao ligarem-se a regiões específicas da enzima, bloqueiam o acesso dos substratos ao centro catalítico, interrompendo a biosíntese dos aminoácidos ramificados (McCourt et al. 2006; Duggleby et al. 2008). Como consequência, ocorre redução progressiva da síntese proteica e comprometimento de diversos processos metabólicos essenciais ao crescimento vegetal (Singh e Shaner, 1995; Zhou et al. 2007).

Embora a deficiência de aminoácidos represente a principal consequência bioquímica da inibição da ALS, estudos demonstram que seus efeitos fisiológicos envolvem alterações metabólicas mais amplas. A interrupção dessa via promove o acúmulo de precursores, como piruvato e α -cetobutirato, além de alterar o metabolismo de carbono e nitrogênio nas células vegetais (Zhou et al. 2007; Binder, 2010).

Os tecidos meristemáticos são particularmente sensíveis a essas alterações. A redução da síntese proteica, associada à desregulação metabólica provocada pela inibição da ALS, compromete rapidamente a divisão e a expansão celular, resultando na paralisação do crescimento das plantas tratadas (Ray, 1984; Duggleby et al. 2008). Por essa razão, a interrupção do crescimento geralmente constitui o primeiro efeito fisiológico observado após a aplicação dos herbicidas inibidores da ALS (Yu e Powles, 2014; Kaur et al. 2024).

6.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

Os herbicidas inibidores da ALS pertencem ao Grupo 2 do HRAC e constituem um dos mecanismos de ação mais importantes no manejo químico de plantas daninhas. Embora o glifosato seja o herbicida individual mais utilizado no mundo, os inibidores da ALS constituem o mecanismo de ação mais utilizado na agricultura global (Heap, 2026). Essa posição resulta da grande diversidade de ingredientes ativos disponíveis, atualmente superior a 50 moléculas distribuídas em diferentes famílias químicas, o que confere elevada versatilidade agronômica e ampla adaptação a diferentes culturas e sistemas de produção (Duggleby et al. 2008; HRAC, 2026).

Os ingredientes ativos desse grupo estão distribuídos em diferentes famílias químicas (Shaner, 2014; HRAC, 2026). Entre as mais importantes destacam-se as sulfonilureias (SU), imidazolinonas (IMI), triazolopirimidinas (TP), pirimidinil-tiobenzoatos (PTB) e sulfonilaminocarbonil-triazolinonas (SCT).

Entre os ingredientes ativos mais utilizados encontram-se clorsulfurom, metsulfurom, nicosulfurom, clorimurom, imazapir, imazamox, imazapique, piroxsulam, florasulam, bispiribaque, piroxsulam e flucarbazona empregados em culturas como trigo, arroz, milho, soja, cana-de-açúcar, pastagens e sistemas florestais (**Figura 13**) (Senseman, 2007; Shaner, 2014).

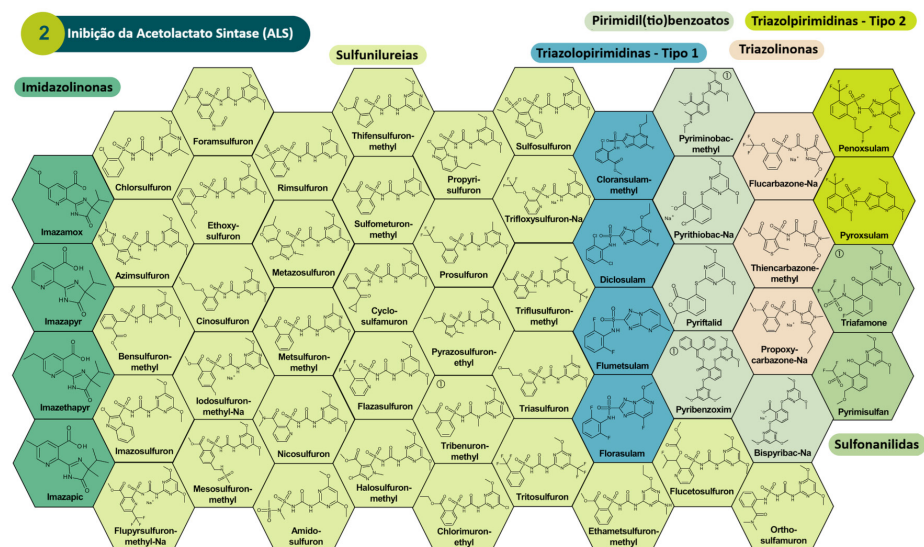


Figura 13. Famílias químicas e principais ingredientes ativos dos herbicidas inibidores da acetolactato sintase (ALS – Grupo 2). Adaptado de HRAC (2026).

Uma característica dos inibidores da ALS é a grande diversidade de espectros de controle entre as diferentes moléculas. Alguns herbicidas apresentam elevada eficácia principalmente sobre eudicotiledôneas, como clorimurom, metsulfurom e florasulam, enquanto outros são particularmente eficientes no controle de gramíneas, como nicosulfurom, piroxsulam e bispiribaque (Shaner, 2014). Por outro lado, moléculas como imazetapir, imazamox e imazapique apresentam amplo espectro de ação, controlando tanto gramíneas quanto eudicotiledôneas (Tan et al. 2005). Essa ampla variação de espectros contribuiu para a utilização dos inibidores da ALS em diferentes sistemas de produção e programas de manejo de plantas daninhas (Yu e Powles, 2014).

Os herbicidas inibidores da ALS podem ser aplicados tanto em pré-emergência quanto em pós-emergência, dependendo das características da molécula, da cultura e das espécies de plantas daninhas presentes na área

(Senseman, 2007). Muitos apresentam elevada absorção foliar e translocação sistêmica, concentrando-se nos tecidos meristemáticos, onde ocorre a inibição da ALS (Kraemer et al. 2009). Além do controle em pós-emergência, diversas moléculas apresentam atividade residual suficiente para controlar fluxos subsequentes de emergência de plantas daninhas (Lewis et al. 2016).

A expansão do uso das imidazolinonas foi impulsionada pelo desenvolvimento de cultivares tolerantes a esses herbicidas, como a tecnologia Clearfield®, amplamente utilizada em culturas como arroz, milho, canola e girassol (Tan et al. 2005). Ademais, nos últimos anos híbridos de sorgo contendo tolerância genética aos herbicidas deste grupo químico vêm ganhando destaque nos sistemas de produção brasileiro, dada a perspectiva de controle de gramíneas nestas culturas (ADVANTA, 2026).

Embora a atividade residual constitua importante vantagem agrônômica, também pode representar uma limitação operacional. Algumas moléculas apresentam persistência suficiente para causar injúrias em culturas sensíveis cultivadas em sucessão (*carryover*), especialmente sob baixa precipitação, temperaturas reduzidas ou solos com pH elevado (Loux e Reese, 1993; Shaner, 2014). Por essa razão, os intervalos de rotação de culturas e as recomendações de manejo devem ser respeitados.

A elevada eficácia, a ampla diversidade de ingredientes ativos e a flexibilidade de uso consolidaram os inibidores da ALS como um dos grupos de herbicidas mais importantes da agricultura moderna. Entretanto, a intensa utilização desse mecanismo de ação também contribuiu para a seleção de numerosas populações resistentes em diferentes regiões do mundo, tornando necessária sua integração com herbicidas de outros mecanismos de ação e com estratégias complementares de manejo.

6.3 Sintomas

Os sintomas causados pelos herbicidas inibidores da ALS refletem a interrupção da biossíntese dos aminoácidos de cadeia ramificada valina, leucina e isoleucina (Zhou et al. 2007; Hall et al. 2020). Em razão da natureza predominantemente metabólica desse mecanismo de ação, os sintomas desenvolvem-se lentamente e geralmente tornam-se evidentes apenas vários dias após a aplicação. O primeiro efeito fisiológico observado é a paralisação do crescimento dos tecidos meristemáticos. Pouco tempo após a aplicação, o desenvolvimento de novas folhas, raízes e perfilhos é interrompido, em-

bora as plantas possam permanecer visualmente verdes durante vários dias (Dayan et al. 2026).

À medida que a intoxicação evolui, surgem sintomas associados à desorganização metabólica dos tecidos jovens. Clorose das folhas recém-formadas, redução do vigor vegetativo e diminuição da emissão de novos órgãos constituem sintomas frequentes em espécies suscetíveis (**Figura 14**). Em muitas espécies, especialmente dicotiledôneas, ocorre acúmulo de antocianinas, resultando em coloração avermelhada das nervuras e dos tecidos jovens (Marchi et al. 2008; Lonhienne et al. 2018).



Figura 14. Sintomas típicos causados por herbicidas inibidores da ALS: (A) acúmulo de antocianinas; (B) encartuchamento de folhas; e (C) clorose foliar e necrose de raízes.

A interrupção da divisão e da expansão celular pode provocar deformações nos meristemas, encarquilhamento de folhas, encurtamento de entrenós e desenvolvimento anormal de tecidos em crescimento. Em gramináceas, são comuns sintomas de malformação e enrolamento das folhas emergentes, frequentemente acompanhados por necrose dos pontos de crescimento. Em estágios mais avançados, observa-se clorose generalizada, necrose dos tecidos meristemáticos e redução do crescimento radicular. As raízes tornam-se curtas, pouco ramificadas e podem apresentar escurecimento e morte dos tecidos, comprometendo a absorção de água e nutrientes. A intoxicação evolui de forma relativamente lenta e a morte das plantas suscetíveis geralmente ocorre apenas uma a várias semanas após a aplicação, dependendo da espécie, da fase fenológica e das condições ambientais (Marchi et al. 2008).

6.4 Seletividade

A seletividade dos herbicidas inibidores da ALS pode resultar de diferenças fisiológicas, bioquímicas ou genéticas entre as culturas e as plantas daninhas. Em diversas culturas agrícolas, a tolerância está associada principalmente à capacidade de metabolizar o herbicida antes que este atinja concentrações suficientes para inibir a ALS nos tecidos meristemáticos (Tranel e Wright, 2002; Nandula et al. 2019; Dimaano e Iwakami, 2021).

A metabolização diferencial constitui um dos mecanismos de seletividade mais importantes para os inibidores da ALS. Enzimas envolvidas no metabolismo de xenobióticos, especialmente citocromos P450 e glutatona-S-transferases, participam da detoxificação de moléculas de diferentes famílias químicas (Cummins et al. 2013; Dimaano e Iwakami, 2021). Esse processo confere seletividade a diversas combinações herbicida-cultura, incluindo nicosulfurom (SU) em milho, diclosulam (TP) e clorimurom (SU) em soja, metsulfurom (SU) e piroxsulam (TP) em trigo, penoxsulam (TP) e bispiribaque (PTB) em arroz, e piritiobaque (PTB) e trifloxissulfurom (SU) em algodão (Xian e Zhang, 2018; Nandula et al. 2019).

Além dos processos de detoxificação, a seletividade também pode resultar de alterações na enzima-alvo. Esse princípio foi explorado no desenvolvimento de cultivares tolerantes, inicialmente obtidas por seleção de mutações naturais ou mutagênese induzida no gene da ALS (Yu e Powles, 2014). Substituições em posições como Ala122 e Ser653 reduzem a afinidade de imidazolinonas, como imazamox, imazapir e imazapique, pelo sítio ativo da ALS sem comprometer significativamente sua atividade catalítica (Yu e Powles, 2014). Como consequência, a biossíntese dos aminoácidos de cadeia ramificada continua mesmo após a aplicação do herbicida.

A aplicação mais bem-sucedida dessa estratégia ocorreu com o desenvolvimento das tecnologias Clearfield®. Essas plataformas encontram ampla utilização em culturas como arroz, milho, canola, girassol, trigo e soja (Tan et al. 2005). No Brasil, sua adoção é particularmente importante na cultura do arroz irrigado, onde desempenha papel fundamental no manejo do arroz-vermelho (*Oryza sativa*) e de outras espécies de plantas daninhas (Roso et al. 2010). Em outros países, especialmente na Europa, onde o cultivo comercial de culturas transgênicas é mais restrito, sistemas baseados em alterações na ALS são amplamente utilizados em culturas como canola, girassol, trigo e beterraba açucareira (Tan et al. 2005).

6.5 Comportamento ambiental

As propriedades físico-químicas dos inibidores da ALS variam consideravelmente entre ingredientes ativos, resultando em diferenças significativas quanto à persistência, mobilidade e atividade residual no solo. A sorção e a disponibilidade desses herbicidas são fortemente influenciadas pelas características do solo, especialmente pH, textura e teor de matéria orgânica (Lewis et al. 2016). De modo geral, muitos inibidores da ALS apresentam maior persistência e mobilidade em solos com pH elevado, condição que reduz sua degradação e aumenta a permanência da molécula na solução do solo. Em contrapartida, solos com maiores teores de matéria orgânica tendem a aumentar a sorção do herbicida e reduzir sua disponibilidade biológica (Jabusch et al. 2005).

A degradação dos inibidores da ALS ocorre principalmente por atividade microbiana e por processos químicos, como a hidrólise da ponte sulfonilureia, sendo ambos mecanismos fundamentais na dissipação desses herbicidas no ambiente (Sarmah e Sbadie, 2002; Lei et al. 2023). A importância relativa de cada mecanismo varia entre as diferentes famílias químicas, uma vez que a estrutura molecular influencia diretamente a susceptibilidade à degradação química e biológica, bem como a estabilidade no solo. Em muitas sulfonilureias (SU), a hidrólise química é favorecida em condições de pH ácido, o que acelera a clivagem da ponte sulfonilureia e reduz a persistência do composto, enquanto em solos alcalinos essa reação ocorre mais lentamente, resultando em maior estabilidade e prolongamento da meia-vida do herbicida no ambiente (Sarmah e Sbadie, 2002). A atividade residual constitui uma característica agronomicamente importante de diversos inibidores da ALS. Moléculas como diclosulam, clorimurom, imazetapir, imazapique e imazapir podem permanecer biologicamente ativas no solo por períodos suficientes para controlar fluxos subsequentes de emergência de plantas daninhas (Lewis et al. 2016). Essa característica contribui significativamente para a eficácia agrônômica desses herbicidas, especialmente em culturas como soja e arroz. Entretanto, a mesma persistência pode aumentar o risco de *carryover* em culturas sensíveis cultivadas em sucessão. A magnitude desse efeito depende da molécula utilizada, da dose aplicada e das condições ambientais após a aplicação.

Períodos de seca, baixas temperaturas, reduzida atividade microbiana e solos com pH elevado podem retardar a dissipação de herbicidas no

solo e prolongar sua permanência no ambiente, uma vez que esses fatores reduzem tanto a degradação microbiana quanto a velocidade de reações químicas, como a hidrólise (Sarmah e Sbadie, 2002; Kaur et al. 2023). Em especial, a atividade microbiana é fortemente dependente da umidade e da temperatura do solo, sendo significativamente reduzida sob condições de estresse hídrico e térmico, o que compromete a biodegradação de compostos herbicidas (Kaur et al. 2021; Lei et al. 2023). Por essa razão, a escolha das culturas em sucessão deve considerar os intervalos de segurança estabelecidos para cada ingrediente ativo, a fim de evitar efeitos residuais e possíveis fitotoxicidades em culturas subsequentes (Senseman, 2007; Robinson et al. 2012). Embora a atividade residual se constitua em uma vantagem em muitos programas de manejo, especialmente quando se busca o controle prolongado de plantas daninhas, seu uso requer planejamento adequado para evitar efeitos indesejáveis sobre culturas subsequentes. O conhecimento das características do solo e das propriedades específicas de cada molécula é fundamental para maximizar a eficiência agrônômica e minimizar riscos de *carryover*.

6.6 Resistência

A resistência de plantas daninhas aos herbicidas inibidores da ALS constitui um dos exemplos mais emblemáticos da evolução adaptativa induzida pela pressão de seleção exercida pelo uso contínuo de herbicidas. Em razão da elevada eficácia agrônômica, ampla seletividade e grande diversidade de ingredientes ativos disponíveis, os inibidores da ALS tornaram-se o mecanismo de ação mais utilizado no manejo químico de plantas daninhas em escala global (Tranel e Wright, 2002; Powles e Yu, 2010). Como consequência, também representam atualmente o mecanismo de ação com o maior número de casos de resistência registrados no mundo (Heap, 2026).

O primeiro caso de resistência a herbicidas inibidores da ALS foi relatado em 1987 em populações de *Lactuca serriola* nos Estados Unidos (Mallory-Smith et al. 1990). Desde então, foram registrados 760 casos totais envolvendo 176 espécies de plantas daninhas resistentes em diferentes sistemas agrícolas ao redor do mundo (Heap, 2026). Esse número supera amplamente o observado para qualquer outro mecanismo de ação e reflete décadas de intensa utilização desses herbicidas em culturas anuais, perenes e sistemas não agrícolas.

No Brasil, os primeiros casos de resistência aos inibidores da ALS foram registrados no final da década de 1990. Atualmente, já foram documentados 33 casos envolvendo 21 espécies de plantas daninhas (Heap, 2026). Entre as espécies resistentes de maior importância agrônômica destacam-se *Conyza sumatrensis*, *Echinochloa crus-galli*, *Lolium perenne*, *Bidens pilosa*, *Bidens subalternans*, *Amaranthus retroflexus*, *Amaranthus hybridus*, *Euphorbia heterophylla* e *Sagittaria montevidensis* (**Figura 15**).

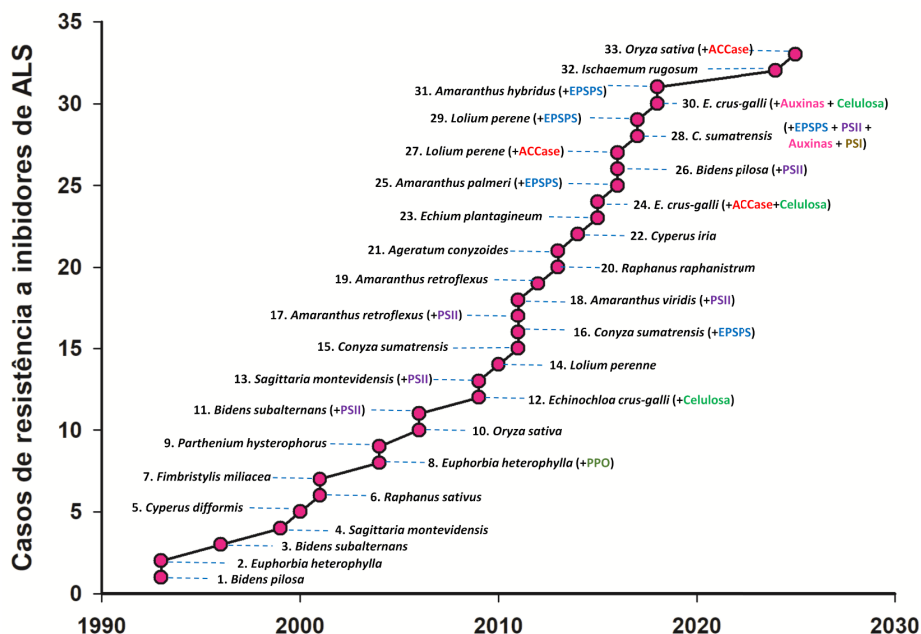


Figura 15. Evolução temporal dos relatos de resistência aos herbicidas inibidores da ALS (Grupo 2) no Brasil. Adaptado de Heap (2026).

Os casos de resistência estão frequentemente associados ao uso de clorimurum e imazetapir em soja, metsulfurom e piroxsulam em trigo, nicosulfurom em milho e penoxsulam, bispiribaque, imazapir e imazapique em sistemas de arroz irrigado (Heap, 2026). A elevada dependência desses herbicidas em sucessivos ciclos de cultivo contribuiu para a seleção de populações resistentes em diversas regiões produtoras do país, refletindo-se no aumento progressivo dos registros de resistência observado nas últimas décadas (Tranel e Wright, 2002).

Os mecanismos de resistência descritos para os inibidores da ALS podem ser classificados em mecanismos RELA e N-RELA. Embora as mutações

no local de ação representem o principal mecanismo RELA para esse grupo de herbicidas, casos de amplificação do gene ALS também têm sido descritos recentemente em algumas espécies de plantas daninhas, contribuindo para a redução da sensibilidade aos herbicidas desse mecanismo de ação (Murphy e Tranel, 2019; Loubet et al. 2021).

Entre os mecanismos de ação utilizados no manejo de plantas daninhas, os inibidores da ALS apresentam o maior número de mutações de resistência já descritas no local de ação, refletindo a forte pressão de seleção exercida por décadas de uso intensivo desses herbicidas (Heap, 2026). Até o momento, foram descritas mutações em oito diferentes posições da ALS, incluindo Ala122, Pro197, Ala205, Asp376, Arg377, Trp574, Ser653 e Gly654. Essas alterações podem conferir diferentes magnitudes de resposta diferencial e distintos padrões de resistência cruzada entre as famílias químicas que compõem esse mecanismo de ação (Murphy e Tranel, 2019; Lonhienne et al. 2022). De modo geral, mutações em Pro197 estão frequentemente associadas à resistência a SU, enquanto alterações em Trp574 e Ser653 costumam conferir resistência a múltiplas famílias de inibidores da ALS (Lonhienne et al. 2022). Algumas das mutações utilizadas no desenvolvimento de culturas tolerantes a imidazolinonas (Clearfield®) são semelhantes às encontradas em populações resistentes selecionadas em campo.

Além das mutações, mecanismos N-RELA também foram descritos em diversas espécies de plantas daninhas. Esses mecanismos envolvem principalmente aumento da metabolização dos herbicidas por enzimas como citocromos P450 e glutathione-S-transferases. Diferentemente das mutações na ALS, os mecanismos metabólicos frequentemente conferem resistência cruzada a múltiplos herbicidas, podendo inclusive envolver mecanismos de ação distintos (Délye, 2013; Yu e Powles, 2014).

Uma característica da resistência aos inibidores da ALS é a elevada frequência de resistência cruzada. Em muitas populações resistentes, uma única mutação na ALS pode reduzir a sensibilidade a diversas famílias químicas desse grupo, incluindo SU, IMI, TP, PTB e SCT. Essa característica reduz significativamente o número de alternativas disponíveis dentro do próprio mecanismo de ação (Tranel e Wright, 2002; Heap, 2026).

A resistência aos inibidores da ALS afeta ingredientes ativos amplamente utilizados em culturas como soja, milho, trigo, arroz, cana-de-açúcar e pastagens. Herbicidas como clorimurom, metsulfurom, nicosulfurom,

imazetapir, imazapique, imazapir, penoxsulam, bispiribaque e piroxsulam figuram entre os compostos mais frequentemente envolvidos em casos de resistência ao redor do mundo (Tranel e Wright, 2002; Matzrafi et al. 2021; Heap, 2026).

O elevado número de casos documentados de resistência aos inibidores da ALS reforça a necessidade da adoção de programas de manejo integrado de plantas daninhas. Estratégias como rotação de mecanismos de ação, uso de misturas eficazes, controle de plantas remanescentes, utilização de práticas culturais e redução da dependência de um único mecanismo de ação são fundamentais para retardar a evolução da resistência e preservar a utilidade agrônômica desse importante grupo de herbicidas.

7 ANÁLISE COMPARATIVA E SÍNTESE FINAL

A **Tabela 1** sintetiza as principais características dos herbicidas que interferem na biossíntese de aminoácidos, destacando seus alvos bioquímicos, consequências fisiológicas, mecanismos de seletividade e riscos de evolução da resistência. Embora atuem em diferentes etapas do metabolismo vegetal, todos convergem para um mesmo desfecho: a interrupção do crescimento e do desenvolvimento das plantas suscetíveis.

As diferenças bioquímicas entre esses mecanismos também se refletem em sua importância agrônômica. Os inibidores da EPSPS destacam-se pelo elevado espectro de controle proporcionado pelo glifosato, o herbicida individual mais utilizado no mundo. Os inibidores da ALS reúnem o maior número de ingredientes ativos disponíveis comercialmente, abrangendo moléculas seletivas para gramíneas, eudicotiledôneas e de amplo espectro. Já os inibidores da GS ocupam nichos mais específicos, associados principalmente ao uso do glufosinato em culturas tolerantes.

Os mecanismos de seletividade também diferem entre esses grupos. Nos inibidores da GS e da EPSPS, a utilização em pós-emergência de culturas anuais depende principalmente de tecnologias transgênicas capazes de detoxificar o herbicida ou reduzir a sensibilidade da enzima-alvo. Nos inibidores da ALS, além do metabolismo diferencial observado em diversas culturas, a seletividade pode resultar de alterações na enzima-alvo, como nas tecnologias Clearfield®.

Tabela 1. Síntese comparativa das características bioquímicas, fisiológicas e agrônômicas dos herbicidas inibidores da biossíntese de aminoácidos

Critério	Grupo 10	Grupo 9	Grupo 2
Enzima-alvo	GS	EPSPS	ALS (AHAS)
Função metabólica afetada	Assimilação de nitrogênio	Biossíntese de aminoácidos aromáticos	Biossíntese de aminoácidos de cadeia ramificada
Consequência bioquímica principal	Acúmulo de amônio	Bloqueio da síntese de corimato	Bloqueio da síntese de acetolactato
Velocidade de ação	Rápida	Lenta a moderada	Lenta
Mobilidade na planta	Baixa	Alta	Moderada a alta
Posicionamento predominante	Pós-emergência	Pós-emergência	Pré e pós-emergência
Sintoma característico	Clorose e necrose rápida	Clorose progressiva	Paralisação do crescimento e avermelhamento
Base da seletividade	Transgenia – Detoxificação (PAT)	Transgenia – EPSPS tolerante	Metabolização diferencial ou ALS alterada
Risco de resistência	Baixo	Baixo a moderado	Muito alto
Espécies resistentes (2026)	7	62	176
Mecanismos predominantes de resistência	Mutação, amplificação gênica e metabolismo	Diversidade de mecanismos RELA e N-RELA	Mutações na ALS e metabolismo aprimorado
Principais ingredientes ativos	Glufosinato	Glifosato	Clorimurom, imazamox, bispiribaque, penoxsulam

O risco de evolução da resistência constitui outra diferença relevante entre esses mecanismos de ação. Os inibidores da ALS apresentam o maior número de espécies resistentes registradas mundialmente, reflexo do amplo uso e da diversidade de ingredientes ativos disponíveis. Os inibidores da EPSPS também apresentam numerosos casos de resistência; entretanto, considerando a elevada utilização global do glifosato, o número de espécies

resistentes permanece inferior ao observado para ALS e PSII. Os inibidores da GS apresentam menor número de casos documentados até o momento, condição influenciada pelo histórico de uso e pela pressão de seleção.

Embora compartilhem o mesmo desfecho final, a interrupção do crescimento vegetal, os inibidores da GS, EPSPS e ALS diferem substancialmente quanto aos efeitos fisiológicos, ao comportamento agrônômico e ao potencial de evolução da resistência. Essas diferenças explicam grande parte das respostas observadas em campo e devem ser consideradas no planejamento dos programas de manejo.

Agradecimentos

Ana Paula da S. Santana, Thaís O. dos Santos e Grazielle R. Araujo agradecem à CAPES pela concessão de suas bolsas de pesquisa.

Referências

- ADVANTA. Sorgo grânifero: ADV 1151 IG. 2026. Disponível em: <https://br.advantaseeds.com/produtos/adv-1151-ig>. Acesso em: 18 Jun 2026.
- Albrecht LP, Yokoyama AS, Albrecht AJP, Kosinski R, Milleo R, et al. Glufosinate and diquat in pre-harvest desiccation of soybean at four phenological stages, and their impact on seed quality. *Chilean J Agric Res* 82:448-456, 2022.
- Alcántara-de la Cruz R, Guidi YM, Ramirez-Castillo M, et al. Thirty years of glyphosate-resistant crops and weeds: Current situation and future prospects. *Pest Manag Sci* 82:5987-6009, 2026.
- Araujo GR, Silva FL, Adegas FS, et al. Brazil as a global leader in soybean production: Historical trends, current status, and future perspectives. *Int J Plant Prod* 20:56, 2026.
- Beckie HJ, Flower KC, Ashworth MB. Farming without glyphosate? *Plants* 9:96, 2020.
- Beckie HJ, Harker KN. Our top 10 herbicide-resistant weed management practices. *Pest Manag Sci* 73:1045-1052, 2017.
- Benbrook CM. Trends in glyphosate herbicide use in the United States and globally. *Environ Sci Eur* 28:3, 2016.
- Binder S. Branched-chain amino acid metabolism in *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Book* 8:e0137, 2010.
- Brunharo CACG, Christoffoleti PJ, Nicolai M. Aspects of the mechanism of action of the ammonium glufosinate: resistant crops and resistance of weeds. *Rev Bras Herbic* 13:163-177, 2014.

Carbonari CA, Latorre DO, Gomes GL, et al. Resistance to glufosinate is proportional to phosphinothricin acetyltransferase expression and activity in LibertyLink® and WideStrike® cotton. *Planta* 243:925-933, 2016.

Cummins I, Wortley DJ, Sabbadin F, et al. Key role for a glutathione transferase in multiple-herbicide resistance in grass weeds. *Proc Natl Acad Sci USA* 110:5812-5817, 2013.

Dayan FE, Barker A, Bough R, et al. Herbicide mechanisms of action and resistance. In: *Comprehensive biotechnology*. Amsterdam, 2019, Elsevier, pp. 36-48.

Dayan FE, Mejia-Solorzano AM, Pelon A, et al. Mode of action of current herbicides and future prospects. *Ref Mod Life Sci* (In Press), doi: 10.1016/B978-0-443-24738-5.00074-4.

Dellero Y. Manipulating amino acid metabolism to improve crop nitrogen use efficiency for a sustainable agriculture. *Front Plant Sci* 11:602548, 2020.

Délye C. Unravelling the genetic bases of non-target-site-based resistance (NTSR) to herbicides: a major challenge for weed science in the forthcoming decade. *Pest Manag Sci* 69:176-187, 2013.

Dimaano NG, Iwakami S. Cytochrome P450-mediated herbicide metabolism in plants: current understanding and prospects. *Pest Manag Sci* 77:22-32, 2021.

Duggleby RG, McCourt JA, Guddat LW. Structure and mechanism of inhibition of plant acetohydroxyacid synthase. *Plant Physiol Biochem* 46:309-324, 2008.

Duke SO. Glyphosate: uses other than in glyphosate-resistant crops, mode of action, degradation in plants, and effects on non-target plants and agricultural microbes. *Rev Environ Contam Toxicol* 255:1-65, 2021.

Duke SO, Powles SB. Glyphosate: a once-in-a-century herbicide. *Pest Manag Sci* 64:319-325, 2008.

Fernández-Escalada M, Gil-Monreal M, Zabalza A, Royuela M. Characterization of the *Amaranthus palmeri* physiological response to glyphosate in susceptible and resistant populations. *J Agric Food Chem* 64:95-106, 2016

Funke T, Yang Y, Han H, et al. Structural basis of glyphosate resistance resulting from the double mutation Thr97 → Ile and Pro101 → Ser in 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase from *Escherichia coli*. *J Biol Chem* 284:9854-9860, 2009.

Gaines TA, Duke SO, Morran S, et al. Mechanisms of evolved herbicide resistance. *J Biol Chem* 295:10307-10330, 2020.

Gomes MP, Smedbol E, Chalifour A, et al. Alteration of plant physiology by glyphosate and its by-product aminomethylphosphonic acid: an overview. *J Exp Bot* 65:4691-4703, 2014.

Green JM. Current state of herbicides in herbicide-resistant crops. *Pest Manag Sci* 70:1351-1357, 2014.

Hall CJ, Mackie ER, Gendall AR, Perugini MA, Soares da Costa TP. Amino acid biosynthesis as a target for herbicide development. *Pest Manag Sci* 76:3896-3904, 2020.

Han H, Yu Q, Beffa R, et al. Cytochrome P450 CYP81A10v7 in *Lolium rigidum* confers metabolic resistance to herbicides across at least five modes of action. *Plant J* 105:79-92, 2021.

Heap I. The International Herbicide-Resistant Weed Database. Website, 2026. Disponível em: <https://www.weedscience.org>. Acesso em: 9 Jun 2026.

Heap I, Duke SO. Overview of glyphosate-resistant weeds worldwide. *Pest Manag Sci* 74:1040-1049, 2018.

Heck GR, Armstrong CL, Astwood JD, et al. Development and characterization of a CP4 EPSPS-based, glyphosate-tolerant corn event. *Crop Sci* 45:329-339, 2005.

Herbicide Resistance Action Committee (HRAC). 2026 HRAC Global Herbicide Mode of Action Classification. Website, 2026. Disponível em: <https://hracglobal.com/tools/2026-hrac-global-herbicide-moa-classification>. Acesso em: 9 Jun 2026.

Jabusch TW, Tjeerdema RS. Partitioning of penoxsulam, a new sulfonamide herbicide. *J Agric Food Chem* 53:7179-7183, 2005.

Jalaludin A, Yu Q, Zoellner P, Beffa R, Powles SB. Characterisation of glufosinate resistance mechanisms in *Eleusine indica*. *Pest Manag Sci* 73:1091-1100, 2017.

Joshi V, Joshi M, Penalosa A. Comparative analysis of tissue-specific transcriptomic responses to nitrogen stress in spinach (*Spinacia oleracea*). *PLoS ONE* 15:e0232011, 2020.

Kaur A, Kaur S, Grewal SK, et al. Molecular characterization of acetolactate synthase genes in lentil (*Lens culinaris* Medik.): a key target enzyme of imazethapyr herbicide resistance. *Crop Prot* 175:106438, 2024.

Kaur R, Singh D, Kumari A, et al. Pesticide residues degradation strategies in soil and water: a review. *Int J Environ Sci Technol* 20:3537-3560, 2023.

Kraemer AF, Marchesan E, Avila LA, Machado SLO, Grohs M. Environmental fate of imidazolinone herbicides: a review. *Planta Daninha* 27:629-639, 2009.

Lei Q, Zhong J, Chen SF, et al. Microbial degradation as a powerful weapon in the removal of sulfonylurea herbicides. *Environ Res* 235:116570, 2023.

Lewis KA, Tzilivakis J, Warner DJ, Green A. An international database for pesticide risk assessments and management. *Hum Ecol Risk Assess* 22:1050-1064, 2016.

Lonhienne T, Garcia MD, Pierens G, et al. Structural insights into the mechanism of inhibition of AHAS by herbicides. *Proc Natl Acad Sci USA* 115:E1945-E1954, 2018.

Lonhienne T, Cheng Y, Garcia MD, et al. Structural basis of herbicide resistance in acetohydroxyacid synthase. *Nat Commun* 13:3368, 2022.

Loubet I, Caddoux L, Fontaine S, et al. A high diversity of mechanisms endows ALS-i-

nhibiting herbicide resistance in the invasive common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Sci Rep* 11:19904, 2021.

Loux MM, Reese KD. Effect of soil type and pH on persistence and carryover of imidazolinone herbicides. *Weed Technol* 7:452-458, 1993.

Mallory-Smith C, Thill DC, Dial MJ. Identification of sulfonylurea herbicide-resistant prickly lettuce (*Lactuca serriola*). *Weed Technol* 4:163-168, 1990.

Marchi G, Marchi ECS, Guimarães TG. *Herbicidas: mecanismos de ação e uso*. 1ª ed. Planaltina, 2008, Embrapa Cerrados, 34 p.

Martins-Gomes C, Silva TL, Andreani T, Silva AM. Glyphosate vs. glyphosate-based herbicides exposure: a review on their toxicity. *J Xenobiot* 12:21-40, 2022.

Matzrafi M, Peleg Z, Lati R. Herbicide resistance in weed management. *Agronomy* 11:280, 2021.

McCourt JA, Pang SS, King-Scott J, Guddat LW, Duggleby RG. Herbicide-binding sites revealed in the structure of plant acetohydroxyacid synthase. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:569-573, 2006.

Monquero PA, Christoffoleti PJ, Osuna MD, De Prado RA. Absorção, translocação e metabolismo do glyphosate por plantas tolerantes e suscetíveis a este herbicida. *Planta Daninha* 22:445-451, 2004.

Murphy BP, Tranel PJ. Target-site mutations conferring herbicide resistance. *Plants* 8:382, 2019.

Nandula VK, Riechers DE, Ferhatoglu Y, et al. Herbicide metabolism: crop selectivity, bioactivation, weed resistance, and regulation. *Weed Sci* 67:149-175, 2019.

Noguera MM, Porri A, Werle IS, et al. Involvement of glutamine synthetase 2 (GS2) amplification and overexpression in *Amaranthus palmeri* resistance to glufosinate. *Planta* 256:57, 2022.

Norsworthy JK, Ward SM, Shaw DR, et al. Reducing the risks of herbicide resistance: best management practices and recommendations. *Weed Sci* 60:31-62, 2012.

Powles SB, Yu Q. Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Pest Manag Sci* 66:236-243, 2010.

Pratelli R, Pilot G. Regulation of amino acid metabolic enzymes and transporters in plants. *J Exp Bot* 65:5535-5556, 2014.

Ray TB. Site of action of chlorsulfuron: inhibition of valine and isoleucine biosynthesis in plants. *Plant Physiol* 75:827-831, 1984.

Richmond ME. Glyphosate: a review of its global use, environmental impact, and potential health effects on humans and other species. *J Environ Stud Sci* 8:416-434, 2018.

Robinson DE, McNaughton KE. Saflufenacil carryover injury varies among rotational

crops. *Weed Technol* 26:177-182, 2012.

Roso AC, Merotto Jr A, Delatorre CA, Menezes VG. Regional scale distribution of imidazolinone herbicide-resistant alleles in red rice (*Oryza sativa* L.) determined through SNP markers. *Field Crops Res* 119:175-182, 2010.

Sammons RD, Gaines TA. Glyphosate resistance: state of knowledge. *Pest Manag Sci* 70:1045-1050, 2014.

Sarmah AK, Sabadie J. Hydrolysis of sulfonylurea herbicides in soils and aqueous solutions: a review. *J Agric Food Chem* 50:6253-6265, 2002.

Schönbrunn E, Eschenburg S, Shuttleworth WA, et al. Interaction of the herbicide glyphosate with its target enzyme 5-enolpyruvylshikimate 3-phosphate synthase in atomic detail. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:1376-1380, 2001.

Shaner DL. Role of translocation as a mechanism of resistance to glyphosate. *Weed Sci* 57:118-123, 2009.

Shaner DL, Nadler-Hassar T, Henry WB, Koger CH. A rapid in vivo shikimate accumulation assay with excised leaf discs. *Weed Sci* 53:769-774, 2005.

Shaner DL. *Herbicide Handbook*. 10^a ed. Lawrence, KS, 2014, *Weed Science Society of America*, 513 p.

Sharma N, Chaudhary A. Assessing the role of soil amendments on sorption-desorption behaviour of glufosinate-ammonium herbicide in soils: kinetic, isotherm and thermodynamic investigations. *Soil Sediment Contam* 34:1592-1613, 2025.

Simonsen L, Fomsgaard IS, Svensmark B, Spliid NH. Fate and availability of glyphosate and AMPA in agricultural soil. *J Environ Sci Health B* 43:365-375, 2008.

Singh BK, Shaner DL. Biosynthesis of branched chain amino acids: from test tube to field. *Plant Cell* 7:935, 1995.

Takano HK, Beffa R, Preston C, Westra P, Dayan FE. Reactive oxygen species trigger the fast action of glufosinate. *Planta* 249:1837-1849, 2019.

Takano HK, Dayan FE. Glufosinate-ammonium: a review of the current state of knowledge. *Pest Manag Sci* 76:3911-3925, 2020.

Takano HK, Beffa R, Preston C, Westra P, Dayan FE. Physiological factors affecting uptake and translocation of glufosinate. *J Agric Food Chem* 68:3026-3032, 2020.

Tan S, Evans RR, Dahmer ML, Singh BK, Shaner DL. Imidazolinone-tolerant crops: history, current status and future. *Pest Manag Sci* 61:246-257, 2005.

Tranel PJ, Wright TR. Resistance of weeds to ALS-inhibiting herbicides: what have we learned? *Weed Sci* 50:700-712, 2002.

Traxler C, Gaines TA, Küpper A, Luemmen P, Dayan FE. The nexus between reactive oxygen species and the mechanism of action of herbicides. *J Biol Chem* 299:105267, 2023.

- Trovato M, Funck D, Forlani G, Okumoto S, Amir R. Editorial: amino acids in plants: regulation and functions in development and stress defense. *Front Plant Sci* 12:772810, 2021.
- Tzin V, Galili G. New insights into the shikimate and aromatic amino acids biosynthesis pathways in plants. *Mol Plant* 3:956-972, 2010.
- Vencill WK, Nichols RL, Webster TM, et al. Herbicide resistance: toward an understanding of resistance development and the impact of herbicide-resistant crops. *Weed Sci* 60:2-30, 2012.
- Xing A, Last RL. A regulatory hierarchy of the Arabidopsis branched-chain amino acid metabolic network. *Plant Cell* 29:1480-1499, 2017.
- Xian X, Zhang HH. Genomic and transcriptomic insights into cytochrome P450 monooxygenase genes involved in nicosulfurom tolerance in maize (*Zea mays* L.). *J Integr Agric* 17:1790-1799, 2018.
- Xin W, Zhang L, Zhang W, et al. An integrated analysis of the rice transcriptome and metabolome reveals differential regulation of carbon and nitrogen metabolism in response to nitrogen availability. *Int J Mol Sci* 20:2349, 2019.
- Yu Q, Powles SB. Resistance to AHAS inhibitor herbicides: current understanding. *Pest Manag Sci* 70:1340-1350, 2014.
- Zhang C, Yu Q, Han H, et al. A naturally evolved mutation (Ser59Gly) in glutamine synthetase confers glufosinate resistance in plants. *J Exp Bot* 73:2251-2262, 2022.
- Zhou Q, Liu W, Zhang Y, Liu KK. Action mechanisms of acetolactate synthase-inhibiting herbicides. *Pestic Biochem Physiol* 89:89-96, 2007.

Herbicidas Inibidores da Biossíntese de Ácidos Graxos

Grazielle Rodrigues Araujo¹

Yure Marin Guidi²

Rafael De Prado³

Ricardo Alcántara-de la Cruz⁴

1 INTRODUÇÃO

Os lipídios desempenham papel central na organização estrutural e funcional das células vegetais. Diferentemente de carboidratos e proteínas, frequentemente associados à geração de energia e à atividade enzimática, os lipídios constituem os principais componentes das membranas biológicas, dos sistemas de compartimentalização celular e das barreiras hidrofóbicas responsáveis pela manutenção da homeostase vegetal (Ohlrogge e Browse, 1995; Taiz et al. 2017). A integridade dessas estruturas é indispensável para processos como crescimento, divisão celular, transporte de solutos, fotossíntese e adaptação a estresses ambientais.

O crescimento vegetal depende diretamente da capacidade de sintetizar novos lipídios e formar novas membranas. Dessa forma, a interrupção da biossíntese de ácidos graxos não provoca destruição imediata das estruturas existentes, mas impede a formação de novos tecidos e compromete progressivamente o desenvolvimento da planta.

A biossíntese de ácidos graxos em plantas superiores ocorre de forma compartimentalizada, envolvendo etapas nos plastídios e no retículo endoplasmático (Sasaki e Nagano, 2004). Essa organização metabólica constitui alvo de importantes grupos de herbicidas utilizados no manejo de plantas daninhas, destacando-se os inibidores da acetil-CoA carboxilase (ACCase), classificados no Grupo 1 do HRAC, e os inibidores da elongação de ácidos

1 Eng. Agr., M.Sc., Doutoranda em Fitotecnia, UFV, Brasil. E-mail: grazielle.araujo@ufv.br

2 Graduando em Agronomia, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: yure.guidi@ufv.br

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UCO, Córdoba, Espanha. E-mail: qe1pramr@uco.br

4 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

graxos de cadeia muito longa (AGCML; do inglês *very-long-chain fatty acids*, VLCFA), pertencentes ao Grupo 15 (Jhala et al. 2024, 2026).

Embora ambos os grupos de herbicidas interfiram na biossíntese de ácidos graxos, diferem quanto ao ponto de bloqueio metabólico, às respostas fisiológicas e às implicações agrônômicas. No tópico seguinte, será apresentada essa via biossintética, com ênfase nas etapas plastidiais e reticulares associadas à ação dos herbicidas dos Grupos 1 e 15 (Shaner, 2014; Jhala et al. 2024, 2026), fornecendo a base para compreender a seletividade, a sintomatologia e a evolução da resistência.

2 ORGANIZAÇÃO DA VIA DE BIOSÍNTESE DE ÁCIDOS GRAXOS

A síntese plastidial de ácidos graxos ocorre no estroma do cloroplasto, onde o acetil-CoA é carboxilado a malonil-CoA pela ACCase. Essa reação constitui o primeiro passo comprometido da biossíntese de ácidos graxos e regula o fluxo de carbono por essa via metabólica (Sasaki e Nagano, 2004). O malonil-CoA fornece unidades de dois carbonos ao complexo sintase de ácidos graxos (FAS, fatty acid synthase), responsável por sucessivos ciclos de condensação, redução e desidratação que culminam na formação de ácidos graxos de 16 e 18 carbonos, como os ácidos palmítico (16:0) e esteárico (18:0) (**Figura 1**) (Ohlrogge e Browse, 1995).

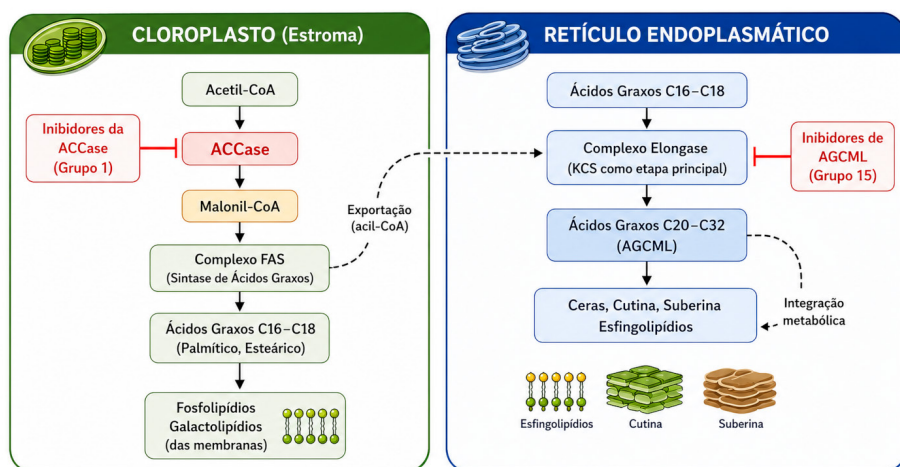


Figura 1. Biossíntese de ácidos graxos em plantas e pontos de ação dos herbicidas inibidores da ACCase (Grupo 1) e da síntese de ácidos graxos de cadeia muito longa (AGCML; Grupo 15).

Os ácidos graxos de cadeia curta (C16-C18) são os principais precursores de diversos lipídios estruturais celulares, incluindo fosfolipídios e galactolipídios. Parte permanece no cloroplasto para a formação de lipídios estruturais, enquanto outra fração é exportada e direcionada ao retículo endoplasmático na forma ativada (acil-CoA), onde pode sofrer modificações adicionais (Bates et al. 2013).

No retículo endoplasmático, esses ácidos graxos tornam-se substratos do complexo elongase associado à membrana. A elongação envolve quatro reações sequenciais mediadas por enzimas do complexo elongase que adicionam sucessivamente unidades de dois carbonos à cadeia original. Esse processo resulta na formação de AGCML com 20 a 32 carbonos (C20–C32) (Millar e Kunst, 1997; Dayan et al. 2019).

Os AGCML desempenham papel estrutural fundamental em diversos componentes celulares, incluindo ceras cuticulares, cutina, suberina e esfingolipídios, associados à formação de barreiras hidrofóbicas e à organização estrutural de tecidos em expansão. Durante a germinação e o estabelecimento inicial, a síntese dessas cadeias longas é essencial para o desenvolvimento de tecidos funcionais. Alterações nesse sistema comprometem a formação desses lipídios, afetando principalmente tecidos em diferenciação ativa (Haslam e Kunst, 2013).

3 GRUPOS HRAC QUE INTERFEREM NA BIOSÍNTESE DE ÁCIDOS GRAXOS

Os herbicidas que interferem na biossíntese de lipídios pertencem principalmente a dois grupos do HRAC: o Grupo 1 e o Grupo 15. O Grupo 1 inclui herbicidas que inibem a ACCase, bloqueando a síntese inicial de ácidos graxos e interrompendo o crescimento celular (Takano et al. 2021). O Grupo 15 inibe a elongação de AGCML, limitando a formação de componentes estruturais de cadeia longa necessários à organização de membranas e barreiras hidrofóbicas, o que afeta principalmente tecidos em desenvolvimento e plântulas em emergência (Böger et al. 2000; Haslam e Kunst, 2013; Jhala et al. 2024).

Embora ambos interfiram no metabolismo de ácidos graxos, os inibidores da ACCase atuam sobre meristemas de gramíneas em crescimento ativo e são utilizados em pós-emergência, enquanto os inibidores de AGCML afetam principalmente plântulas durante a emergência e o estabelecimento, sendo empregados em pré-emergência.

Além desses grupos, o HRAC reconhece o Grupo 30, composto por inibidores da *fatty acid thioesterase* (FAT), que também interfere na biossíntese de ácidos graxos. Entretanto, devido à sua limitada importância agrônômica e ao reduzido número de ingredientes ativos disponíveis, este capítulo concentra-se nos Grupos 1 e 15, que representam os principais mecanismos de ação relacionados ao metabolismo lipídico em plantas (Dayan et al. 2019; HRAC, 2026).

4 INIBIDORES DA ACETIL-COA CARBOXILASE

4.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

Os herbicidas do Grupo 1 inibem a ACCase. Essa inibição ocorre no domínio carboxiltransferase (CT) da ACCase, impedindo a transferência do grupo carboxila da biotina para o acetil-CoA e reduzindo a concentração plastidial de malonil-CoA (**Figura 2**) (Matthews et al. 2000; Kaundun, 2014; Takano et al. 2021). A interação herbicida-enzima envolve resíduos específicos do domínio CT, e mutações pontuais em posições como Ile-1781, Trp-2027, Asp-2078 e Gly-2096 podem alterar a conformação do sítio de ligação e reduzir a afinidade pelos diferentes grupos químicos (Délye, 2005; Powles e Yu, 2010; Kaundun, 2014).

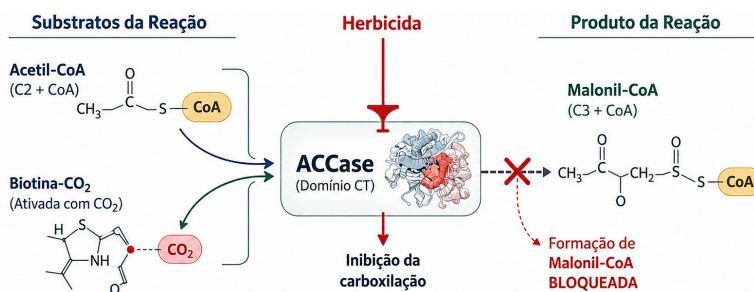


Figura 2. Reação catalisada pela ACCase e seu bloqueio por herbicidas inibidores da acetil CoA carboxilase (ACCase – Grupo 1), que inibem a formação de malonil-CoA.

A redução de malonil-CoA compromete o fornecimento de carbono ao complexo sintase de ácidos graxos (FAS), reduzindo a síntese de ácidos graxos C16–C18. Como consequência, há limitação na formação de novos fosfolipídios e galactolipídios necessários para a expansão celular (Ohlrogge e Browse, 1995; Li-Beisson et al. 2013).

Como as células meristemáticas apresentam elevada taxa de divisão e intensa atividade biossintética, são particularmente sensíveis à inibição da ACCase. A interrupção da síntese de ácidos graxos impede a formação de novas membranas, essenciais para a expansão e a divisão celular. Embora as membranas previamente formadas permaneçam funcionais por certo período, a incapacidade de sintetizar novos lipídios compromete a reposição estrutural necessária ao crescimento. Como consequência, ocorre desorganização progressiva dos meristemas, interrupção da citocinese e paralisação irreversível do desenvolvimento (Devine e Shukla, 2000).

A sensibilidade diferencial entre grupos de plantas está associada à organização estrutural da ACCase no plastídio. Em monocotiledôneas, a enzima é homomérica (tipo eucariótico), constituída por um único polipeptídeo multifuncional que reúne todos os domínios catalíticos, o que resulta em alta afinidade pelos herbicidas inibidores da ACCase. Em eudicotiledôneas, por outro lado, a ACCase plastidial é heteromérica (tipo procariótico), formada por subunidades independentes (BC, BCCP e CT) que se associam em um complexo enzimático, reduzindo a interação herbicida-enzima e conferindo tolerância natural aos compostos do Grupo 1 (**Figura 3**). Embora eudicotiledôneas também possuam uma ACCase homomérica, essa isoforma ocorre predominantemente no citosol, de modo que sua inibição não afeta a biossíntese plastidial de ácidos graxos nem compromete o crescimento da planta (Délye, 2005; Kaundun, 2014).

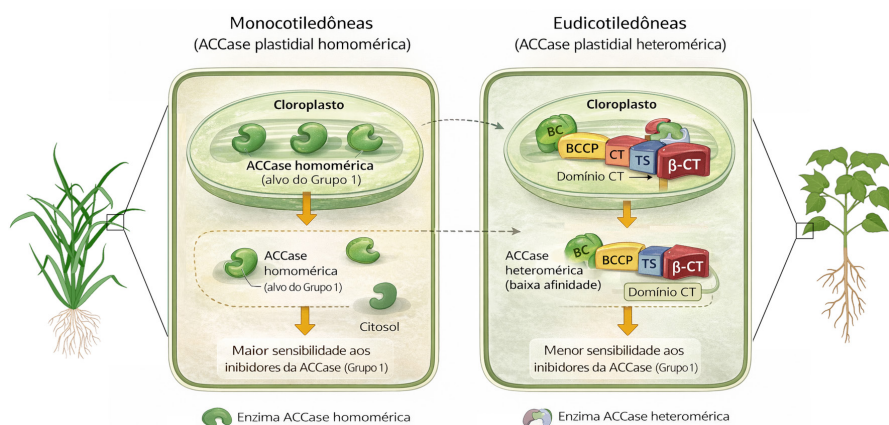


Figura 3. Diferenças estruturais da ACCase plastidial entre monocotiledôneas e eudicotiledôneas. Em gramíneas, a enzima apresenta organização homomérica, enquanto em eudicotiledôneas a ACCase plastidial é heteromérica, formada pelas subunidades BC, BCCP e CT.

4.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

Os inibidores da ACCase são herbicidas sistêmicos aplicados em pós-mergência, com absorção foliar e translocação via floema (Jhala et al. 2026). A eficácia é maior quando aplicados sobre plantas jovens em crescimento ativo, condição que favorece a absorção e a concentração do herbicida nos tecidos meristemáticos.

Esses herbicidas são amplamente utilizados no controle de gramíneas em culturas dicotiledôneas, como soja, algodão, feijão e hortaliças, e também em cereais de inverno, conforme o ingrediente ativo e o sistema de cultivo. No Brasil, desempenham papel central no manejo de espécies como *Digitaria insularis*, *Eleusine indica* e *Lolium perenne*, frequentemente associadas a sistemas de produção intensivos (Pagnoncelli et al. 2024; Vázquez-García et al. 2021).

As principais classes químicas incluem os ariloxifenoxipropionatos (FOPs), como fluazifope, haloxyfope e quizalofope; as ciclohexanodionas (DIMS), como setoxidim e cletodim; e as fenilpirazolininas (DENS), representadas pelo pinoxadem (**Figura 4**). Embora compartilhem o mesmo local de ação no domínio CT da ACCase plastidial, esses compostos diferem quanto à mobilidade, velocidade de ação e espectro de controle, fatores que influenciam o desempenho sob diferentes condições ambientais.

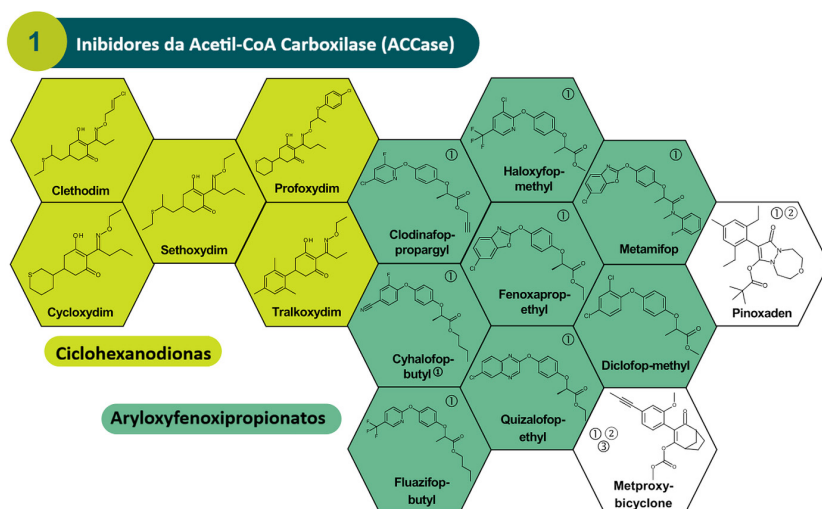


Figura 4. Principais classes químicas de herbicidas inibidores da acetil CoA carboxilase (ACCase), pertencentes ao Grupo 1. Adaptado de HRAC (2026).

A metproxibiciclona, considerado representante de uma quarta geração de inibidores da ACCase, foi introduzido recentemente (Scutt et al. 2024; Jhala, 2026). Esse herbicida apresenta estrutura química distinta, desenvolvida com o objetivo de ampliar a eficácia em populações com histórico prolongado de uso intensivo de FOPs e DIMs.

Nos sistemas produtivos, a introdução de transgênicos e de cultivares tolerantes a herbicidas tem influenciado o uso dos inibidores da ACCase. Em cereais de inverno, a adoção do sistema Clearfield, baseado na tolerância a imidazolinonas (inibidores da ALS), alterou programas de pós-emergência no trigo, reduzindo a dependência de graminicidas para o controle de avejém (*L. multiflorum*) e modificando a pressão de seleção sobre populações de gramíneas (Powles e Yu, 2010; Délye et al. 2013). O milho com tecnologia Enlist, além da tolerância a 2,4-D, glifosato e glufosinato de amônio, apresenta tolerância ao haloxyfope. Nesse caso, a seletividade não decorre de alteração estrutural na ACCase, mas da expressão do gene *aad-1*, que codifica a enzima aryloxyalkanoate dioxygenase responsável pela metabolização do herbicida (Wright et al. 2010).

O desempenho dos inibidores da ACCase depende de fatores como estágio da planta daninha, condições de aplicação, qualidade da cobertura foliar e compatibilidade em misturas. Antagonismos podem ocorrer quando esses herbicidas são aplicados em associação com herbicidas hormonais ou, em alguns casos, com inseticidas organofosforados, exigindo planejamento criterioso das combinações e do momento de aplicação. Compostos como o malationa podem inibir citocromos P450 envolvidos na bioativação de alguns herbicidas da família dos FOPs, cuja atividade depende da conversão para a forma ácida ativa no interior da planta. Como consequência, a formação do metabólito ativo é reduzida, comprometendo a eficácia do controle.

4.3 Sintomatologia

Os sintomas decorrentes da inibição da ACCase manifestam-se inicialmente nos tecidos em crescimento ativo, especialmente nos meristemas apicais e nas zonas de alongamento foliar das gramíneas. A paralisação do crescimento pode iniciar poucas horas após a aplicação, embora os sintomas visíveis se desenvolvam de forma gradual nos dias subsequentes. Inicialmente observa-se redução ou interrupção do alongamento das folhas jovens, seguida por clorose nas regiões mais novas (Délye, 2005; Takano et

al. 2021).

A clorose está associada à perda progressiva da atividade meristemática e à limitação na formação de novos componentes de membrana. O acúmulo de antocianinas pode ocorrer em resposta ao estresse metabólico secundário, conferindo coloração avermelhada aos tecidos. À medida que o crescimento permanece bloqueado, ocorre necrose do meristema apical, culminando no desprendimento do cartucho central, sintoma clássico conhecido como “coração morto” (**Figura 5**) (Délye, 2005; Jhala et al. 2026).



Figura 5. Sintomas típicos de gramíneas tratadas com inibidores da ACCase: (A) paralisação do crescimento e clorose; (B) desprendimento do cartucho central (“pull test”); e (C) necrose do meristema apical observada em corte longitudinal da base do colmo.

O desenvolvimento dos sintomas é independente de luz e apresenta evolução relativamente lenta. Como o dano primário é biossintético, e não oxidativo, tecidos previamente formados podem manter funcionalidade temporária. A morte completa da planta pode ocorrer entre 7 e 21 dias, variando conforme espécie, estágio de desenvolvimento e condições ambientais. A sintomatologia é característica em gramíneas suscetíveis e auxilia no diagnóstico de campo, especialmente pela associação entre paralisação do crescimento e necrose do ponto de crescimento. Em espécies tolerantes, os meristemas mantêm atividade normal nas doses recomendadas (Délye, 2005).

4.4 Seletividade

A seletividade dos inibidores da ACCase está associada a diferenças na sensibilidade da enzima plastidial entre monocotiledôneas e eudicotiledôneas (**Figura 3**). Enquanto muitas gramíneas apresentam elevada suscetibilidade, diversas dicotiledôneas exibem menor afinidade herbicida-enzima, resultando em tolerância natural (Matthews et al. 2000; Délye, 2005; Takano et al. 2021).

A seletividade, entretanto, não se explica apenas pela interação herbicida-enzima. Em diversas culturas, especialmente cereais de inverno, a tolerância está fortemente associada à capacidade de metabolização do herbicida antes que atinja concentrações inibitórias no meristema. No trigo, por exemplo, pinoxadem e clodinafop-propargyl são metabolizados rapidamente por citocromos P450, reduzindo a fração biologicamente ativa do herbicida (Délye, 2005; Kaundun, 2014; Yu e Powles, 2014).

Além da detoxificação metabólica, fatores fisiológicos também contribuem para o perfil seletivo observado em campo, incluindo diferenças na absorção foliar e na translocação interna. Assim, a seletividade resulta da integração entre sensibilidade estrutural da enzima-alvo e capacidade metabólica da planta tratada.

No ambiente agrícola, a expressão prática da seletividade depende também do estágio fenológico, tanto da cultura quanto das plantas daninhas, e das condições ambientais no momento da aplicação. Em cereais, aplicações fora da janela recomendada ou sob estresse ambiental podem reduzir a capacidade metabólica e aumentar o risco de injúria. Portanto, a seletividade dos inibidores da ACCase é multifatorial, envolvendo componentes estruturais, metabólicos e operacionais (Gaines et al. 2020).

4.5 Comportamento ambiental

Os inibidores da ACCase apresentam baixa persistência no solo, pois são utilizados predominantemente em pós-emergência e possuem atividade residual limitada, reduzindo o controle de fluxos tardios de emergência e o risco de *carryover* para culturas subsequentes (Shaner, 2014). Esse comportamento resulta da rápida degradação, principalmente microbiana, associada à baixa mobilidade decorrente da afinidade por matéria orgânica. A dissipação também pode ocorrer por hidrólise e fotodegradação. Quando

utilizados conforme as recomendações técnicas, apresentam baixo potencial de impacto ambiental (Silva et al. 2019; EFSA, 2023).

Os FOPs são frequentemente formulados como ésteres lipofílicos, característica que favorece a penetração cuticular. Entretanto, essa mesma propriedade pode aumentar as perdas por volatilização sob condições de alta temperatura, baixa umidade relativa e ventos moderados. A volatilização reduz a fração disponível para absorção, comprometendo a eficiência agrônômica e aumentando o risco de deriva secundária. Em regiões tropicais, o manejo adequado do horário e das condições de aplicação é fundamental para minimizar essas perdas (Shaner, 2014).

Os DIMs e os DENs apresentam menor tendência à volatilização quando comparados a alguns FOPs e tendem a apresentar maior estabilidade operacional sob variações moderadas de temperatura e umidade. Ainda assim, o desempenho permanece condicionado às condições ambientais no momento da aplicação.

Do ponto de vista agrônômico, a expressão prática da eficácia depende das condições ambientais predominantes no momento da aplicação. Condições de estresse hídrico ou térmico podem reduzir a absorção e a redistribuição sistêmica, limitando o transporte até os pontos de crescimento e comprometendo o desempenho em campo (Kaundun, 2014).

4.6 Resistência

A resistência aos inibidores da ACCase é um dos exemplos mais bem documentados de evolução de resistência a herbicidas em plantas daninhas. Os primeiros casos foram relatados aproximadamente seis anos após a introdução comercial desses compostos, razão pela qual esse mecanismo passou a ser considerado de alto risco evolutivo (Kaundun, 2014). Atualmente, embora superado por inibidores da ALS e da EPSPS em número de casos registrados, permanece agronomicamente relevante. Segundo a base de dados internacional de resistência, 52 espécies já evoluíram resistência aos inibidores da ACCase, acumulando aproximadamente 300 casos confirmados (Heap, 2026).

No Brasil, existem atualmente 13 relatos confirmados de resistência a herbicidas inibidores da ACCase, envolvendo espécies como *Urochloa plantaginea*, *Digitaria ciliaris*, *E. indica*, *L. perenne*, *Avena fatua*, *E. crus-galli* e *Digitaria insularis* em culturas de soja, milho e trigo (**Figura 6**). Algumas

dessas espécies apresentam resistência múltipla aos inibidores da ACCase, bem como a herbicidas inibidores da EPSPS, da ALS e da síntese da celulose, refletindo a intensa pressão de seleção decorrente do uso repetitivo desses mecanismos de ação em sistemas agrícolas intensivos (Heap, 2026).

O mecanismo predominante envolve alterações no gene que codifica a ACCase capazes de reduzir a afinidade do herbicida pelo sítio de ligação, preservando a atividade catalítica da enzima (Kaundun, 2014; Yang et al. 2024). Dependendo da posição da substituição no domínio CT, podem ocorrer diferentes padrões de resistência cruzada entre FOPs, DIMs e DENs. Substituições como Ile-1781-Leu e Asp-2078-Gly estão frequentemente associadas à resistência ampla aos três grupos de herbicidas. Em contraste, mutações como Trp-2027-Cys tendem a conferir resistência a FOPs e DENs, enquanto Ile-2041-Asn e Gly-2096-Ala estão associadas principalmente à resistência a FOPs (Kaundun, 2014; Gaines et al. 2020).

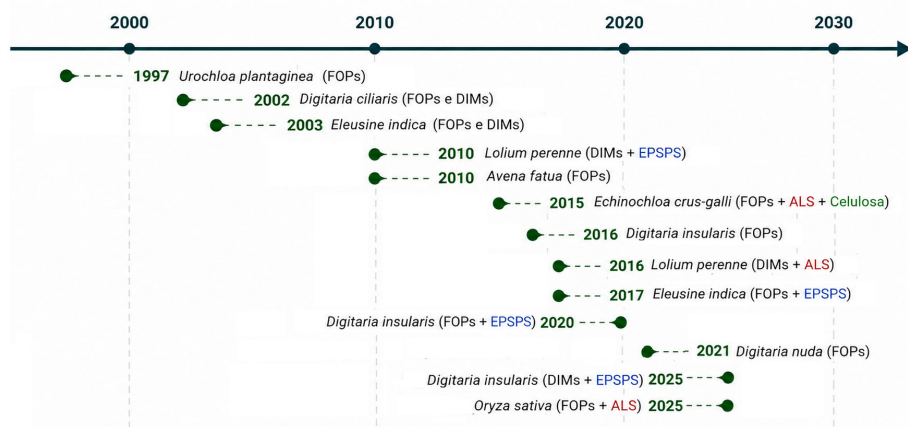


Figura 6. Evolução acumulativa dos casos de resistência a inibidores da ACCase no Brasil (1997–2025). Adaptada de Heap (2026).

As mutações são herdadas de forma nuclear e, na maioria dos casos, apresentam padrão de herança semidominante ou dominante parcial, favorecendo sua rápida disseminação (Ghanizadeh et al. 2019). O custo adaptativo associado costuma ser baixo ou pouco detectável em condições de campo, contribuindo para a manutenção das frequências alélicas resistentes ao longo do tempo (Vila-Aiub, 2019).

Além das alterações no local de ação, mecanismos metabólicos de resistência, frequentemente associados ao aumento da atividade de citocromos

P450, podem acelerar a detoxificação dos herbicidas. Embora geralmente resultem em reduções moderadas de sensibilidade, esses mecanismos aumentam o risco de resistência múltipla quando associados a mutações no local de ação (Yu e Powles, 2014; Gaines et al. 2020).

Embora o número anual de novos registros tenha apresentado certa estabilização recente em nível mundial, o Grupo 1 permanece evolutivamente vulnerável (Gaines et al. 2020; Heap, 2026). Essa estabilização tem sido associada à reorganização dos programas de manejo após a adoção de sistemas transgênicos tolerantes a herbicidas, que reduziram temporariamente a dependência de graminicidas ACCase em algumas culturas (Powles e Yu, 2010). Contudo, a subsequente seleção de gramíneas resistentes a outros herbicidas, como o glifosato, levou à retomada do uso intensivo desses herbicidas em diversos sistemas produtivos, restabelecendo a pressão seletiva (Somerville et al. 2017).

A resistência aos inibidores da ACCase ilustra a interação entre especificidade molecular do alvo e arquitetura do sistema de produção, reforçando a necessidade de rotação de mecanismos de ação e integração com práticas culturais (Powles e Yu, 2010). Em contraste, herbicidas que atuam em etapas posteriores da biossíntese de ácidos graxos, como os inibidores da elongação de AGCML, apresentam dinâmica agrônômica e evolutiva distinta.

5 INIBIDORES DE ÁCIDOS GRAXOS DE CADEIA MUITO LONGA

5.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

Os inibidores de AGCML atuam na elongação de ácidos graxos no retículo endoplasmático (Böger, 2003; Jhala et al. 2024). Essa via é mediada por um complexo multienzimático de membrana, cujo passo determinante é catalisado pela 3-cetoacil-CoA sintase (KCS), enzima de uma família multigênica que determina a especificidade da cadeia durante a elongação (Trenkamp et al. 2004; Busi, 2014). Após a síntese plastidial, os ácidos graxos C16–C18 são exportados para o retículo endoplasmático, onde a KCS catalisa a condensação com unidades de dois carbonos, originando os ácidos graxos de cadeia muito longa (AGCML) (**Figura 7**) (Jhala et al. 2024).

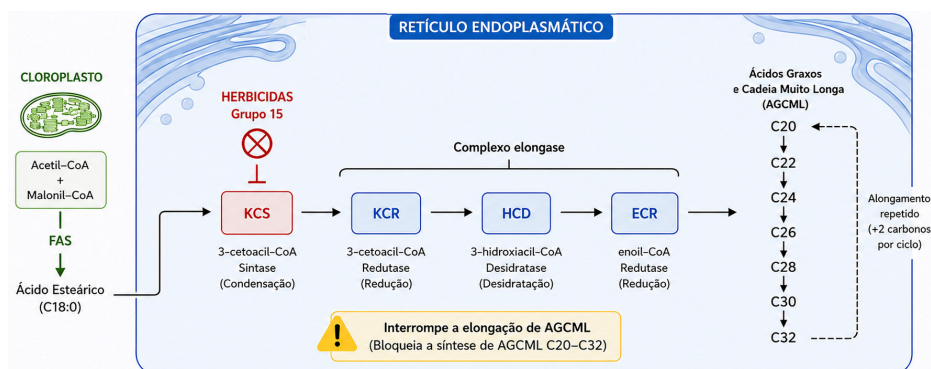


Figura 7. Mecanismo de ação dos herbicidas inibidores de AGCML (Grupo 15). A inibição da 3-cetoacil-CoA sintase (KCS) bloqueia a elongação de ácidos graxos no retículo endoplasmático e reduz a formação de lipídios estruturais.

Herbicidas do Grupo 15 atuam predominantemente sobre essa etapa de condensação, reduzindo a eficiência da reação catalisada por isoformas de KCS e limitando a formação de AGCML. Como consequência, a síntese de lipídios estruturais, como esfingolipídios e ceras cuticulares, é comprometida, afetando a organização e a estabilidade das membranas celulares em tecidos em divisão ativa. A síntese de AGCML é intensa durante a germinação; portanto, sua inibição compromete o crescimento radicular e caulinar de plântulas. O dano resulta da incapacidade de formar novas membranas e barreiras lipídicas necessárias à expansão celular. Em termos fisiológicos, esses herbicidas não matam imediatamente a plântula; eles impedem que ela complete sua formação e estabelecimento (Jhala et al. 2024).

5.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

Os inibidores de AGCML são utilizados predominantemente em pré-emergência, com aplicação ao solo e absorção por brotos e raízes em germinação. Sua principal função é fornecer controle residual durante o estabelecimento da cultura, suprimindo os fluxos iniciais de emergência de plantas daninhas (Jhala et al. 2024). Entre os ingredientes ativos mais importantes destacam-se as α -cloroacetamidas, como S-metolaclo e acetocloro; as isoxazolinas, representadas principalmente por piroxasulfona e fenoxasulfona; e as α -oxiacetamidas, como flufenacete (**Figura 8**). Esses herbicidas são amplamente empregados em culturas como milho, soja, arroz, algodão, trigo e cana-de-açúcar, com ênfase no controle de gramíneas anuais e algumas

dicotiledôneas de sementes pequenas. Espécies dos gêneros *Echinochloa*, *Digitaria*, *Setaria*, *Lolium* e *Avena* estão entre os principais alvos em diferentes sistemas agrícolas (Busi et al. 2013).

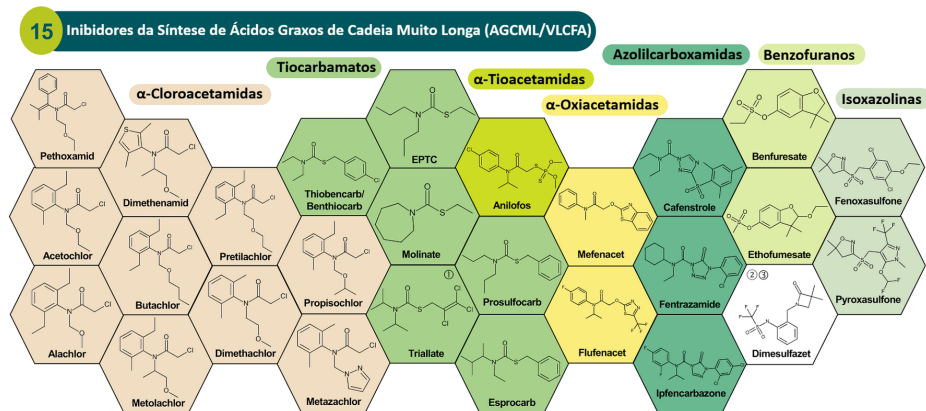


Figura 8. Recorte adaptado do mapa oficial do HRAC (2026), ilustrando as principais subclasses estruturais do Grupo 15 (AGCML): α-cloroacetamidas, tiocarbamatos, α-oxiacetamidas, isoxazolinás, oxiranos, benzofuranos e azolilcarboxamidas.

Nos últimos anos, piroxasulfona e fenoxasulfona ganharam destaque no manejo de *E. indica* e *D. insularis* resistentes ao glifosato, especialmente em sistemas de produção de soja e milho que dependem de programas residuais robustos para reduzir os fluxos de emergência ao longo do ciclo da cultura. A importância desses herbicidas aumentou com a expansão da resistência a glifosato e a outros mecanismos de ação amplamente utilizados em pós-emergência, consolidando os inibidores de AGCML como ferramentas estratégicas para programas de manejo da resistência.

As α-cloroacetamidas, como S-metolachloro e acetochloro, permanecem entre os herbicidas residuais mais utilizados em milho e soja devido à sua eficácia sobre gramíneas anuais e ao controle na camada superficial do solo. As α-oxiacetamidas, representadas principalmente pelo flufenacet, desempenham papel importante em cereais de inverno, especialmente no manejo de gramíneas problemáticas na Europa e na América do Norte (Le Ruyet et al. 2025). Compostos como o etofumesato apresentam uso mais específico, dependendo da cultura e do sistema produtivo.

Os inibidores de AGCML integram programas de manejo integrado, compondo misturas ou sequências com herbicidas pós-emergentes. A redu-

ção da densidade inicial de plantas daninhas contribui para diminuir a pressão de seleção sobre outros mecanismos de ação. A expansão de sistemas transgênicos tolerantes a herbicidas pós-emergentes intensificou esse papel estratégico, uma vez que a seleção de populações resistentes a mecanismos como EPSPS e ALS aumentou a dependência de herbicidas residuais no início do ciclo da cultura (Délye, 2013; Gaines et al. 2020).

O desempenho agrônômico depende da disponibilidade do herbicida na zona de germinação, sendo influenciado por umidade do solo, uniformidade de aplicação e características edáficas. Como não apresentam atividade significativa sobre plantas estabelecidas, sua eficácia depende da manutenção de concentrações adequadas na camada superficial do solo durante a emergência da cultura. Assim, os inibidores de AGCML constituem ferramentas centrais em sistemas que dependem de controle residual e estratégias preventivas de manejo da resistência.

5.3 Sintomatologia

Os sintomas associados aos inibidores de AGCML concentram-se em plântulas recém-emergidas e tecidos jovens em rápida expansão. Como a elongação de AGCML é particularmente crítica durante a germinação, os efeitos visíveis manifestam-se principalmente após a emergência. Em aplicações pré-emergentes, a germinação geralmente ocorre, porém a emergência é retardada devido à limitação do crescimento radicular e da parte aérea. Esse padrão sintomatológico reflete o fato de que a semente mantém capacidade de germinar utilizando reservas previamente acumuladas. Entretanto, a incapacidade de sintetizar os lipídios estruturais necessários ao crescimento impede a formação normal dos novos tecidos.

Em gramíneas, observa-se frequentemente emergência incompleta, com paralisação do desenvolvimento, folhas enroladas ou retidas no interior do coleóptilo, encurtamento dos entrenós, redução do crescimento radicular e deformações no coleóptilo ou na bainha foliar (**Figura 9**) (Rangani et al. 2021; Jhala et al. 2024).

Os tecidos afetados podem apresentar espessamento anormal, aspecto translúcido e crescimento assimétrico. Alterações na deposição de ceras podem conferir aparência vítrea à superfície foliar. Quando presente, a necrose resulta da interrupção do crescimento, não constituindo o dano primário do mecanismo (Blyth et al. 2025).

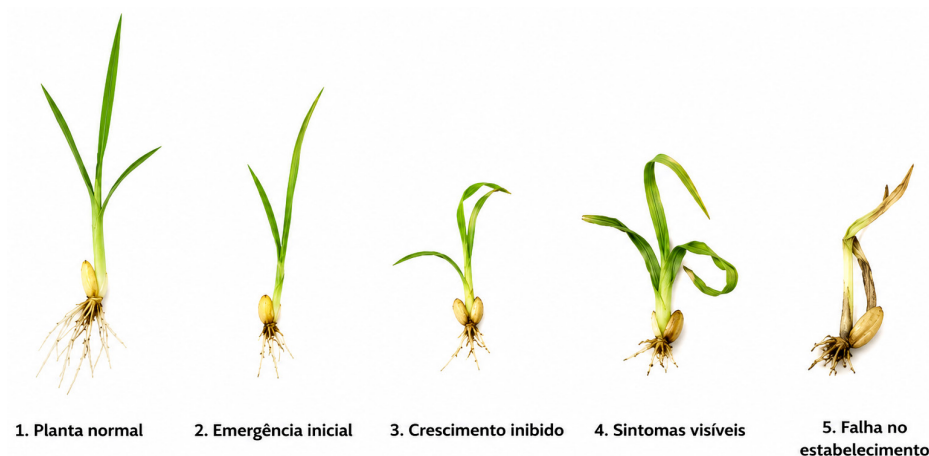


Figura 9. Sintomas de S-metolachlor em plântulas: sistema radicular reduzido, hipocótilo/mesocótilo encurtado, folhas deformadas e dificuldade de emergência, decorrentes da inibição da elongação de AGCML.

Diferentemente dos inibidores da ACCase, cujo sintoma característico é a necrose do meristema apical (“coração morto”), os inibidores de AGCML causam principalmente falhas na emergência e deformações estruturais precoces. A morte da planta ocorre de forma relativamente lenta, como resultado da limitação progressiva da divisão e expansão celular. Em culturas tolerantes, a emergência e o estabelecimento inicial ocorrem normalmente, refletindo maior capacidade de metabolização ou menor concentração do herbicida nos tecidos meristemáticos (Jhala et al. 2024).

5.4 Seletividade

A seletividade dos inibidores de AGCML é predominantemente metabólica e fisiológica. O complexo elongase envolvido na síntese de AGCML é altamente conservado entre espécies vegetais, de modo que variações estruturais no local de ação raramente determinam a tolerância (Busi, 2014).

Culturas tolerantes apresentam maior capacidade de metabolizar o herbicida antes que concentrações inibitórias sejam atingidas nos tecidos meristemáticos. Reações mediadas por glutationa-S-transferases (GSTs) e citocromos P450 promovem sua conjugação e detoxificação, reduzindo a fração biologicamente ativa capaz de interferir na elongação lipídica (Shaner, 2014; Jhala et al. 2024). Nas α -cloroacetamidas, como S-metolachlor e acetochlor, a elevada atividade de GSTs em culturas como o milho explica

a ampla tolerância observada. Para moléculas como a piroxasulfona, a seletividade está associada à rápida metabolização e ao menor acúmulo do herbicida nos meristemas.

Além da detoxificação metabólica, a seletividade também apresenta um componente posicional (seletividade toponômica). Devido à limitada mobilidade no solo, esses herbicidas concentram-se na zona de germinação das plantas daninhas. Culturas semeadas em maior profundidade emergem de camadas com menor concentração do herbicida, reduzindo a exposição dos meristemas ao composto (Godwin et al. 2018).

Fatores como profundidade de semeadura, velocidade de emergência, vigor inicial da cultura e condições que favoreçam metabolismo ativo influenciam o nível de tolerância observado em campo. Assim, a seletividade dos inibidores de AGCML resulta da interação entre metabolização diferencial e posicionamento do herbicida no perfil do solo, mais do que por diferenças estruturais no alvo enzimático.

5.5 Comportamento ambiental

O comportamento ambiental dos inibidores de AGCML é determinado por suas propriedades físico-químicas e pelo uso predominante em pré-emergência. Parâmetros como solubilidade em água, coeficiente de adsorção ao carbono orgânico (K_{oc}), meia-vida no solo (DT_{50}) e estabilidade química condicionam sua persistência, mobilidade e potencial de impacto ambiental (Godwin et al. 2018; Kouame et al. 2022).

De modo geral, os inibidores de AGCML apresentam persistência moderada, suficiente para garantir atividade residual durante o estabelecimento da cultura. A dissipação ocorre principalmente por degradação microbiana, influenciada por temperatura, umidade e teor de matéria orgânica. Solos com elevada atividade biológica aceleram a degradação, enquanto ambientes frios ou secos podem prolongar sua permanência. Persistência excessiva pode aumentar o risco de *carryover* para culturas subsequentes (Shaner, 2014; Kouame et al. 2022).

A mobilidade destes herbicidas varia conforme a molécula. α -cloroacetamidas como S-metolaclo e acetocloro apresentam mobilidade moderada e podem se redistribuir na camada superficial do solo. Em condições de chuvas intensas ou em solos arenosos pode ocorrer lixiviação com potencial risco para águas superficiais ou subterrâneas desses herbicidas (Shaner,

2014). Isoxazolinas como piroxasulfona tendem a apresentar maior adsorção e menor mobilidade relativa, embora possam apresentar maior longevidade no solo (Busi, 2014; Godwin et al. 2018).

A fotodegradação contribui para a dissipação quando os compostos permanecem expostos na superfície do solo sem incorporação. A umidade do solo exerce papel central tanto no destino ambiental quanto na eficácia agronômica. Umidade adequada favorece a difusão na zona de germinação; por outro lado, excesso de precipitação logo após a aplicação pode promover redistribuição vertical e alterar a concentração no perfil superior do solo (Shaner, 2014; Jhala et al. 2024).

Comparativamente, apresentam maior residualidade que herbicidas exclusivamente pós-emergentes, como os inibidores da ACCase, porém menor persistência que alguns herbicidas residuais de longa permanência no solo. Esse perfil intermediário explica sua ampla utilização em programas de manejo preventivo, especialmente quando associados a práticas adequadas de rotação e posicionamento.

5.6 Resistência

Os inibidores de AGCML são herbicidas considerados de baixo risco evolutivo, especialmente quando comparados a herbicidas pós-emergentes como os inibidores da ALS, ACCase e EPSPS. Apesar de décadas de uso em arroz, milho, soja e cereais de inverno, o número de espécies resistentes permanece limitado (Busi, 2014; Jhala et al. 2024), com 10 espécies confirmadas globalmente. Entre elas destacam-se *Alopecurus myosuroides*, *Avena fatua*, espécies de *Echinochloa* e *Lolium rigidum*, além de *Amaranthus palmeri* e *A. tuberculatus* na América do Norte (**Figura 10**), frequentemente associadas a resistência múltipla a herbicidas com diferentes mecanismos de ação (Heap, 2026). No Brasil, não há relatos confirmados, o que reforça a importância estratégica de herbicidas do Grupo 15 em programas preventivos de manejo. Em relação aos mecanismos de resistência, até o momento não há evidências consistentes de mutações pontuais na KCS ou em outros componentes do complexo elongase como mecanismo predominante de resistência. Os casos descritos estão majoritariamente associados à resistência metabólica, especialmente ao aumento da detoxificação mediada por citocromos P450 e, em menor grau, por GSTs (Busi, 2014; Jhala et al. 2024). A ausência de mutações recorrentes em genes que codificam isoformas de KCS sugere forte

restrição funcional do complexo elongase, indicando que alterações nesses loci podem impor elevado custo adaptativo.

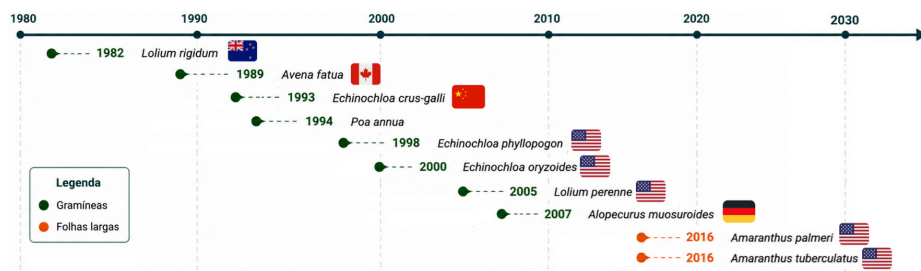


Figura 10. Evolução temporal do número acumulado de espécies de plantas daninhas resistentes a herbicidas inibidores de AGCML no mundo. Adaptado de Heap (2026).

Além dos aspectos bioquímicos, fatores demográficos e operacionais também contribuem para a baixa frequência de resistência observada a herbicidas inibidores de AGCML. O uso predominante desses herbicidas em pré-emergência reduz a sobrevivência inicial e a densidade populacional das plantas daninhas, diminuindo a probabilidade de seleção direta de indivíduos parcialmente sensíveis. Esse posicionamento residual, associado à natureza conservada da via biossintética dos AGCML e à possível atuação de múltiplas isoformas de elongases, ajuda a explicar o número limitado de casos de resistência até o momento.

A consolidação de sistemas transgênicos tolerantes a herbicidas pós-emergentes e a crescente resistência a mecanismos como ALS e EPSPS têm ampliado a dependência de herbicidas residuais no início do ciclo. Esse rearranjo na arquitetura do manejo pode intensificar progressivamente a pressão seletiva sobre os inibidores de AGCML, indicando que o histórico de poucos casos não deve ser interpretado como garantia de estabilidade evolutiva permanente. A manutenção desse cenário depende da rotação de mecanismos de ação e da integração com práticas culturais que evitem o uso repetitivo isolado.

6 ANÁLISE COMPARATIVA E SÍNTESE FINAL

Os inibidores da ACCase (Grupo 1) e os inibidores de AGCML (Grupo 15) atuam na mesma rota metabólica, a biossíntese de ácidos graxos, porém em pontos bioquímicos distintos e com implicações agrônômicas claramente di-

ferenciadas. Os inibidores da ACCase bloqueiam a etapa inicial da formação de ácidos graxos C16–C18 nos plastídios, enquanto os inibidores de AGCML interferem na etapa subsequente de elongação no retículo endoplasmático, limitando a produção de cadeias superiores a C18.

Tabela 1. Comparação entre herbicidas que inibem a biossíntese de ácidos graxos

Critério	ACCase (Grupo 1)	AGCML (Grupo 15)
Alvo bioquímico	ACCase plastidial (domínio CT)	Complexo elongase (KCS)
Tipo de alvo	Sítio enzimático específico	Complexo multienzimático
Local de ação	Cloroplasto	Retículo endoplasmático
Via metabólica afetada	Síntese de ácidos graxos C16–C18	Elongação para AGCML
Mobilidade na planta	Sistêmica	Mobilidade limitada
Posicionamento agrônomo	Pós-emergência	Pré-emergência
Sintoma diagnóstico	Necrose do meristema (“coração morto”)	Falha na emergência e deformações em plântulas
Plantas daninhas-alvo	Gramíneas	Principalmente gramíneas e algumas folhas largas
Base da seletividade/resistência	Mutação + metabolismo	Metabolização + seletividade toponômica
Risco de resistência	Alto	Baixo a moderado
Mecanismo predominante de resistência	Mutações no gene da ACCase	Metabolismo (P450, GST)
Principais ingredientes ativos	Fenoxaprop, haloxyfope, cletodim, pinoxaden	S-metolacoloro, acetocoloro, piroxasulfona, flufenacete

A diferença no ponto de bloqueio metabólico explica os contrastes observados em campo. A inibição da ACCase provoca paralisação do crescimento meristemático, culminando na necrose do ponto de crescimento (“coração morto”). Em contraste, a inibição de AGCML compromete processos estruturais durante a germinação e emergência, resultando em deformações e atraso no desenvolvimento inicial das plântulas. Além das diferenças fisiológicas, os dois grupos contrastam quanto à mobilidade sistêmica, à re-

sidualidade, ao posicionamento no sistema produtivo e ao risco evolutivo. A **Tabela 1** sintetiza as principais diferenças entre esses grupos.

A comparação possui aplicação diagnóstica direta em campo. Em uma área tratada em pós-emergência, a paralisação do crescimento acompanhada de necrose do meristema apical e do posterior desprendimento do cartucho central constitui sintoma típico de inibidores da ACCase. Em contraste, falhas na emergência, plântulas malformadas e hipocótilos ou coleóptilos engrossados sugerem inibição da elongação de AGCML.

Apesar de atuarem em etapas distintas da biossíntese de ácidos graxos, os Grupos 1 e 15 compartilham um mesmo princípio fisiológico: o crescimento vegetal depende da formação contínua de novos lipídios e membranas. Por essa razão, esses herbicidas não causam destruição imediata dos tecidos já formados. Em vez disso, impedem a produção das estruturas necessárias para a divisão celular, expansão dos tecidos e desenvolvimento da planta. Em ambos os casos, o efeito final é a interrupção progressiva do crescimento, embora por mecanismos distintos e com manifestações agromômicas características.

Agradecimentos

Grazielle R. Araujo agradece à CAPES e Yure M. Guidi à FAPEMIG pela concessão de bolsas de pesquisa.

Referências

- Bates PD, Stymne S, Ohlrogge J. Biochemical pathways in seed oil synthesis. *Curr Opin Plant Biol* 16:358–364, 2013.
- Blyth HR, Cornette L, Hunt B, et al. Group 15 pre-emergent herbicides differentially affect plant growth, cuticular wax composition, and fatty acid metabolism in black-grass. *Front Agron* 7:1704268, 2025.
- Böger P, Matthes B, Schmalfuß J. Towards the primary target of chloroacetamides—new findings pave the way. *Pest Manag Sci* 56:497–508, 2000.
- Böger P. Mode of action for chloroacetamides and functionally related compounds. *J Pestic Sci* 28:324–329, 2003.
- Busi R, Neve P, Powles S. Evolved polygenic herbicide resistance in *Lolium rigidum* by low-dose herbicide selection within standing genetic variation. *Evol Appl* 6:231–242, 2013.
- Busi R. Resistance to herbicides inhibiting the biosynthesis of very-long-chain fatty

acids. *Pest Manag Sci* 70:1378–1384, 2014.

Dayan FE, Barker AL, Bough R, et al. Herbicide Mechanisms of Action and Resistance. *Compr Biotechnol* 4:36–48, 2019.

Délye C, Jasieniuk M, Le Corre V. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends Genet* 29:649–658, 2013.

Délye C. Weed resistance to acetyl coenzyme A carboxylase inhibitors: an update. *Weed Sci* 53:728–746, 2005.

Devine MD, Shukla A. Herbicides that inhibit acetyl-CoA carboxylase. *Weed Sci* 48:1–12, 2000.

European Food Safety Authority, Álvarez F, Arena M, et al. Peer review of the pesticide risk assessment of the active substance glyphosate. *EFSA J* 21:e08164, 2023.

Gaines TA, Duke SO, Morran S, et al. Mechanisms of evolved herbicide resistance. *J Biol Chem* 295:10307–10330, 2020.

Ghanizadeh H, Buddenhagen CE, Harrington KC, James TK. The genetic inheritance of herbicide resistance in weeds. *Crit Rev Plant Sci* 38:295–312, 2019.

Godwin J, Norsworthy JK, Scott RC. Selectivity of very-long-chain fatty acid-inhibiting herbicides in rice as influenced by application timing and soil texture. *Crop Forage Turfgrass Manag* 4:1–9, 2018.

Haslam TM, Kunst L. Extending the story of very-long-chain fatty acid elongation. *Plant Sci* 210:93–107, 2013.

Heap I. The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Disponível em: <http://www.weedscience.org> (acesso: 3 Mar 2026).

Herbicide Resistance Action Committee. HRAC mode of action classification. Disponível em: <https://hracglobal.com> (acesso: 15 Mar 2026).

Jhala AJ, Singh M, Sarangi D, et al. Acetyl-CoA carboxylase (ACCase)-inhibiting herbicides: Past, present, and future. *Weed Technol* 40:1–45, 2026.

Jhala AJ, Singh M, Shergill L, et al. Very long chain fatty acid-inhibiting herbicides: Current uses, site of action, herbicide-resistant weeds, and future. *Weed Technol* 38:e1, 2024.

Kaundun SS. Resistance to acetyl-CoA carboxylase-inhibiting herbicides. *Pest Manag Sci* 70:1405–1417, 2014.

Kouame KBJ, Savin MC, Willett CD, et al. S-metolachlor persistence in soil as influenced by within-season and inter-annual herbicide use. *Environ Adv* 9:100318, 2022.

Le Ruyet C, Pascal S, Usunow G, et al. Structurally diverse herbicides inhibit β -keto-acyl-CoA synthases from monocotyledonous and dicotyledonous plant species. *Biochimie*, 2025.

Li-Beisson Y, Shorrosh B, Beisson F, et al. Acyl-lipid metabolism. *Arabidopsis Book*

11:e0161, 2013.

Matthews N, Powles SB, Preston C. Mechanisms of resistance to acetyl-coenzyme A carboxylase-inhibiting herbicides in a *Hordeum leporinum* population. *Pest Manag Sci* 56:441–447, 2000.

Millar AA, Kunst L. Very long chain fatty acid biosynthesis is controlled through the expression and specificity of the condensing enzyme. *Plant J* 12:121–131, 1997.

Ohlrogge J, Browse J. Lipid biosynthesis. *Plant Cell* 7:957–970, 1995.

Pagnoncelli Jr FDB, Losada FB, Alvear MJG, et al. Response characterization and target-site mechanism study in glyphosate-resistant populations of *Lolium multiflorum* L. from Brazil. *Pestic Biochem Physiol* 198:105737, 2024.

Powles SB, Yu Q. Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annu Rev Plant Biol* 61:317–347, 2010.

Rangani G, Noguera M, Salas-Perez R, Benedetti L, Roma-Burgos N. Mechanism of resistance to S-metolachlor in Palmer amaranth. *Front Plant Sci* 12:652581, 2021.

Sasaki Y, Nagano Y. Plant acetyl-CoA carboxylase: structure, biosynthesis, regulation, and gene manipulation for plant breeding. *Biosci Biotechnol Biochem* 68:1175–1184, 2004.

Scutt JN, Willetts NJ, Fernandes Campos B, et al. Metproxybicyclone, a novel carbocyclic aryl-dione acetyl-CoA carboxylase-inhibiting herbicide for the management of sensitive and resistant grass weeds. *J Agric Food Chem* 72:21380–21392, 2024.

Shaner DL. Herbicide Handbook. Lawrence, *Weed Science Society of America*, 2014.

Silva V, Mol HGJ, Zomer P, et al. Pesticide residues in European agricultural soils – A hidden reality unfolded. *Sci Total Environ* 653:1532–1545, 2019.

Somerville GJ, Powles SB, Walsh MJ, Renton M. Why was resistance to shorter-acting pre-emergence herbicides slower to evolve? *Pest Manag Sci* 73: 844-851, 2017.

Taiz L, Zeiger E, Møller IM, Murphy A. Plant Physiology and Development. *Sunderland, Sinauer Associates*, 2017.

Takano HK, Ovejero RFL, Belchior GG, Maymone GPL, Dayan FE. ACCase-inhibiting herbicides: mechanism of action, resistance evolution and stewardship. *Sci Agric* 78:e20190102, 2021.

Trenkamp S, Martin W, Tietjen K. Specific and differential inhibition of very-long-chain fatty acid elongases from *Arabidopsis thaliana* by different herbicides. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:11903–11908, 2004.

Vila-Aiub MM. Fitness of herbicide-resistant weeds: current knowledge and implications for management. *Plants* 8:469, 2019.

Wright TR, Shan G, Walsh TA, et al. Robust crop resistance to broadleaf and grass herbicides provided by aryloxyalkanoate dioxygenase transgenes. *Proc Natl Acad Sci*

USA 107:20240–20245, 2010.

Yang Q, Deng W, Liu L, et al. Resistance patterns and molecular basis to ACCase-inhibiting herbicides. *Weed Sci* 72:352-359, 2024.

Yu Q, Powles SB. Metabolism-based herbicide resistance and cross-resistance in crop weeds: a threat to herbicide sustainability. *Plant Physiol* 166:1106–1118, 2014.

Herbicidas Inibidores da Biossíntese de Carboidratos Estruturais

Thaís Ozório dos Santos¹

Ana Paula da Silva Santana²

Ricardo Alcántara-de la Cruz³

1 INTRODUÇÃO

Os carboidratos desempenham funções essenciais no metabolismo vegetal, atuando como fontes de energia, compostos de reserva e componentes estruturais (Polko e Kieber, 2019), com destaque para os polissacarídeos que compõem a parede celular, estrutura responsável pela sustentação mecânica, proteção das células e regulação da expansão e do desenvolvimento dos tecidos (Ribeiro et al. 2025). Além de conferir resistência mecânica, a parede celular constitui uma estrutura dinâmica, continuamente remodelada durante o crescimento e a diferenciação celular, sendo indispensável para a formação e a arquitetura dos órgãos vegetais.

A celulose constitui o principal componente estrutural da parede celular vegetal e exerce papel central na organização e no crescimento das plantas (Polko e Kieber, 2019). Como a expansão celular depende da deposição contínua de novos componentes da parede celular, a biossíntese de celulose representa um importante alvo para o controle químico de plantas daninhas (Dayan et al. 2026). A interferência nesse processo compromete a formação de novos tecidos e afeta principalmente regiões meristemáticas em crescimento ativo (Pedersen et al. 2022; Polko e Kieber, 2019).

Embora representem um grupo relativamente pequeno entre os mecanismos de ação disponíveis, os herbicidas que afetam a formação da parede celular possuem elevada relevância agrônoma em programas de manejo visando ao controle de plantas daninhas em pré-emergência, por meio da ação residual que estes ingredientes ativos possuem quando aplicados no

1 Eng. Agr., M.Sc., Mestranda em Fitotecnia, UFV, Brasil. E-mail: thaís.ozorio@ufv.br

2 Eng. Agr., M.Sc., Doutoranda em Fitotecnia, UFV, Brasil. E-mail: ana.paula.santana@ufv.br

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

solo. O Grupo 29 do HRAC reúne os principais herbicidas inibidores da síntese de celulose. Além desses compostos, o quinclorac, embora classificado como auxina sintética (Grupo 4), também será abordado neste capítulo por comprometer a deposição de componentes estruturais da parede celular em gramíneas suscetíveis (Laber e Dietrich, 2026).

Este capítulo apresenta os principais aspectos relacionados à biossíntese de carboidratos estruturais, aos mecanismos de ação dos herbicidas do Grupo 29 e do quinclorac e às suas implicações agrônômicas, incluindo seletividade, comportamento ambiental e evolução da resistência.

2 ORGANIZAÇÃO DA VIA DE BIOSÍNTESE DE CARBOIDRATOS ESTRUTURAIS

A celulose constitui o principal componente estrutural da parede celular primária, sendo formada por longas cadeias de glicose organizadas em microfibrilas altamente resistentes (**Figura 1**) (Pedersen et al. 2022; Dayan et al. 2026). Essas microfibrilas formam a principal estrutura de sustentação da parede celular e atuam em conjunto com hemiceluloses e pectinas para conferir resistência mecânica, controlar a expansão celular e manter a integridade dos tecidos vegetais.

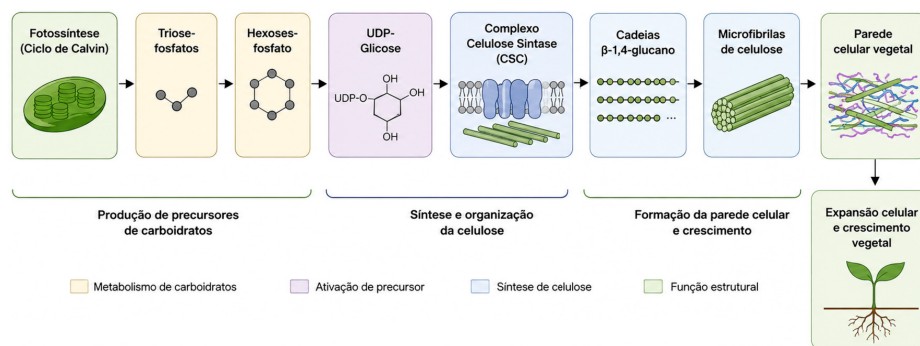


Figura 1. Biossíntese de carboidratos estruturais e formação da parede celular. O carbono assimilado na fotossíntese origina UDP-glicose, precursora da celulose sintetizada pelo complexo celulose sintase (CSC).

A biossíntese de celulose inicia-se a partir do carbono fixado durante a fotossíntese. Os produtos do ciclo de Calvin são convertidos em hexoses-fosfato e, posteriormente, em UDP-glicose, principal precursor utilizado na síntese desse polímero (Amor et al. 1995; Polko e Kieber, 2019). A polimerização

das unidades de glicose ocorre por meio do complexo celulose sintase (CSC), localizado na membrana plasmática, o qual é constituído por proteínas celulose sintase (CESA) (McFarlane et al. 2014; Pedersen et al. 2023).

As cadeias de β -1,4-glucano sintetizadas pelo CSC associam-se para formar microfibrilas de celulose, que são incorporadas à parede celular em conjunto com hemiceluloses e pectinas. A orientação das microfibrilas é controlada pelos microtúbulos corticais, que direcionam o posicionamento dos CSC na membrana plasmática. Essa organização confere resistência mecânica à parede celular e permite a expansão coordenada dos tecidos vegetais (McFarlane et al. 2014).

Como a parede celular é indispensável para a expansão celular e o desenvolvimento de órgãos jovens, alterações na síntese ou na deposição de celulose comprometem rapidamente o crescimento vegetal. Por essa razão, a biossíntese de carboidratos estruturais constitui um importante alvo para determinados herbicidas.

3 GRUPOS HRAC QUE INTERFEREM NA BIOSÍNTESE DE CARBOIDRATOS ESTRUTURAIS

A biossíntese de carboidratos estruturais constitui um alvo relativamente restrito entre os mecanismos de ação de herbicidas. Os inibidores da síntese de celulose, classificados no Grupo 29 do HRAC, representam o principal grupo associado a essa via e incluem ingredientes ativos como indaziflam, isoxabem, diclobenil, flupoxam e triaziflam (HRAC, 2026). Embora atuem em diferentes componentes relacionados ao CSC, todos reduzem a deposição de celulose e comprometem o crescimento de tecidos meristemáticos (Laber e Dietrich, 2026; Dayan et al. 2026).

O quinclorac, do grupo das auxinas sintéticas, também merece destaque neste contexto. Em gramíneas suscetíveis, esse herbicida reduz a incorporação de glicose em celulose e hemicelulose, produzindo efeitos fisiológicos semelhantes aos observados para os inibidores da síntese de celulose (Koo et al. 1997).

3.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

A redução da deposição de polissacarídeos estruturais da parede celular constitui a principal consequência fisiológica da ação dos herbicidas do Grupo 29 e do quinclorac em gramíneas suscetíveis (**Figura 2**). Embora apre-

sentem alvos moleculares distintos, ambos comprometem o crescimento vegetal por interferirem na formação e organização da parede celular (Polko e Kieber, 2019; Dayan et al. 2026).

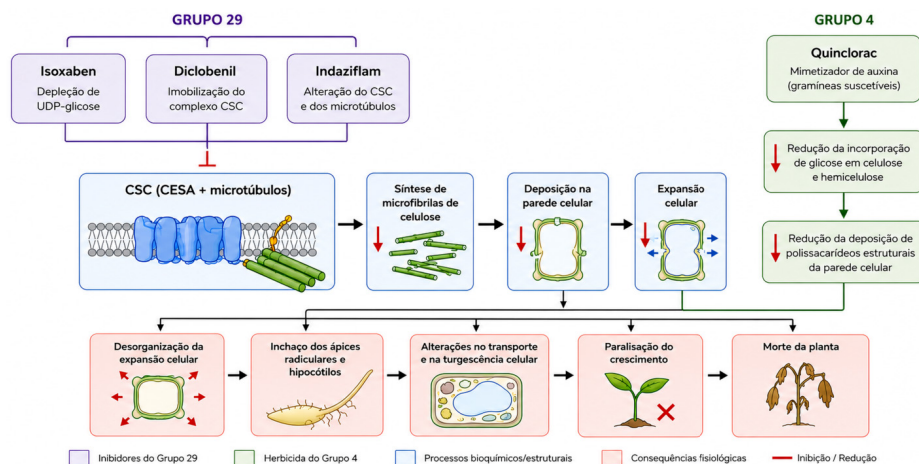


Figura 2. Herbicidas que interferem na formação da parede celular vegetal. Os inibidores da síntese de celulose (Grupo 29) e o quinclorac comprometem a expansão celular e o crescimento das plantas. Adaptado de HRAC (2026).

Entre os herbicidas do Grupo 29, diferentes mecanismos têm sido propostos para explicar a inibição da síntese de celulose. O isoxabem promove a depleção das proteínas CESA da membrana plasmática, reduzindo a atividade do CSC (Worden et al. 2014).

O diclobenil promove a imobilização e o acúmulo do CSC, impedindo seu deslocamento na membrana plasmática durante a deposição das microfibrilas. O indaziflam, por sua vez, compromete a interação entre o CSC e os microtúbulos corticais, alterando a orientação da síntese de celulose. Embora os detalhes moleculares ainda não estejam completamente esclarecidos para todos os compostos, o resultado final é a redução da deposição de microfibrilas de celulose e o comprometimento da formação da parede celular (Brabham et al. 2014; Sebastian et al. 2017; Laber e Dietrich, 2026).

A redução da síntese de celulose compromete a resistência mecânica da parede celular e o controle da expansão celular. Como consequência, observam-se perda da organização tecidual, expansão celular desordenada e alterações no desenvolvimento de órgãos jovens (Polko e Kieber, 2019; Dayan et al. 2026).

Nas gramíneas suscetíveis, o quinclorac reduz a incorporação de glicose em celulose e hemicelulose, comprometendo a deposição de componentes estruturais da parede celular (Koo et al. 1997). Esse efeito decorre de alterações na sinalização hormonal, associadas à produção de etileno e cianeto e a modificações no metabolismo celular, que culminam na redução da deposição da parede celular (Fipke e Vidal, 2016).

Os tecidos meristemáticos respondem primeiro à ação desses herbicidas, pois apresentam elevada demanda por síntese de parede celular. A desorganização da expansão celular provoca inchaço dos ápices radiculares e hipocótilos, seguido pela redução do crescimento radicular e da parte aérea. Em condições severas, ocorre paralisação do desenvolvimento e morte da planta (Laber e Dietrich, 2026). A elevada atividade meristemática durante a germinação e os estádios iniciais de crescimento explica a maior eficácia desses herbicidas sobre plântulas em emergência e plantas jovens (Sabba, 2003; Dayan et al. 2026).

3.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agrônômicas

Os inibidores da síntese de celulose (Grupo 29) constituem o principal grupo de herbicidas que interfere na formação da parede celular. Embora classificado como auxina sintética (Grupo 4), o quinclorac também merece destaque por comprometer a deposição de componentes estruturais da parede celular em gramíneas suscetíveis, ilustrando como mecanismos de ação distintos podem convergir para respostas fisiológicas semelhantes (**Figura 3**) (HRAC, 2026; Laber e Dietrich, 2026).

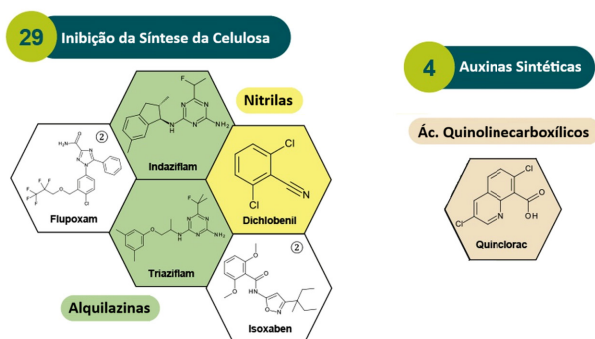


Figura 3. Herbicidas associados à biossíntese de carboidratos estruturais: Grupo 29 (inibidores da síntese de celulose) e quinclorac (Grupo 4, auxinas sintéticas). Adaptado de HRAC (2026).

O indaziflam constitui o principal representante comercial do Grupo 29, destacando-se pela elevada atividade residual, amplo espectro de controle e eficácia no manejo de fluxos sucessivos de emergência de gramíneas e dicotiledôneas anuais (Ahrens, 2015). Essa característica favorece seu emprego em culturas perenes, como citros, café, cana-de-açúcar, videira e pomares, além de áreas não agrícolas.

O isoxabem apresenta maior atividade sobre espécies dicotiledôneas anuais e é empregado principalmente em ornamentais, viveiros, áreas urbanas e algumas culturas perenes. O diclobenil foi um dos primeiros herbicidas desenvolvidos para esse mecanismo de ação e, embora atualmente tenha menor importância agrônômica, ainda é utilizado em pomares, viveiros e áreas não cultivadas (Brabham et al. 2014). Outros compostos do Grupo 29, como flupoxam e triaziflam, possuem uso mais restrito.

O quinclorac constitui uma das principais ferramentas para o manejo de espécies do gênero *Echinochloa* em arroz irrigado, uma vez que apresenta eficácia sobre espécies de gramíneas anuais (Andres et al. 2007; Polko e Kieber, 2019).

3.3 Sintomas

A interferência na deposição de componentes estruturais da parede celular compromete a expansão celular em tecidos jovens e regiões meristemáticas. Como a celulose é essencial para esse processo, sua redução provoca alterações morfológicas características, principalmente durante a germinação e os estádios iniciais de desenvolvimento (McFarlane et al. 2014).

As raízes constituem o primeiro local de manifestação dos sintomas, apresentando redução do crescimento e engrossamento dos ápices radiculares (Laber e Dietrich, 2026). Em nível celular, a desorganização do meristema e a expansão celular anormal resultam na formação de raízes curtas e espessadas, com menor capacidade de exploração do solo (**Figuras 4A e 4B**) (Ma et al. 2024). O aumento da dose intensifica a inibição do crescimento radicular e reduz a emergência das plântulas, podendo levar à paralisação completa do desenvolvimento das plantas (**Figura 4C**) (Brabham et al. 2014). Hipocótilos, coleóptilos e outros tecidos meristemáticos também podem apresentar espessamento, deformações e redução do vigor, causando falhas de emergência e morte precoce.

Os inibidores da síntese de celulose e o quinclorac produzem sintomas semelhantes em gramíneas suscetíveis, caracterizados por redução do crescimento radicular, inchaço de tecidos meristemáticos e interrupção do desenvolvimento vegetal (Grossmann e Kwiatkowski, 2000; Laber e Dietrich, 2026).

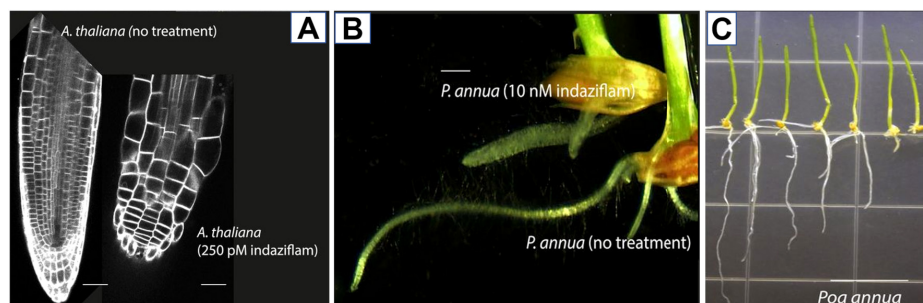


Figura 4. Efeitos do indaziflam sobre o crescimento radicular. A) Desorganização do meristema radicular de Arabidopsis thaliana. B) Redução do crescimento radicular e engrossamento do ápice em Poa annua. C) Resposta de P. annua a doses crescentes de indaziflam. Adaptado de Brabham et al. (2014).

3.4 Seletividade

A exposição diferencial das plantas ao herbicida determina grande parte da seletividade observada entre os compostos discutidos neste capítulo. Nos inibidores da síntese de celulose do Grupo 29, especialmente o indaziflam, a seletividade é predominantemente toponômica, estando relacionada à posição do herbicida no perfil do solo em relação aos órgãos de absorção das culturas e das plantas daninhas.

Culturas perenes com sistemas radiculares profundos apresentam menor contato com o herbicida, enquanto plântulas em germinação são mais suscetíveis (Laber e Dietrich, 2026). Como a absorção ocorre pelas raízes, a seletividade depende da separação espacial entre a zona tratada e os tecidos sensíveis da cultura. Fatores como profundidade de semeadura, velocidade de emergência, vigor inicial e capacidade de recuperação também influenciam a tolerância das culturas.

Diferenças fisiológicas e metabólicas entre espécies constituem a principal base da seletividade do quinclorac. A cultura do arroz apresenta elevada tolerância, enquanto gramíneas daninhas, especialmente espécies do

gênero *Echinochloa*, são altamente suscetíveis, permitindo seu uso seletivo em sistemas de arroz irrigado (Grossmann e Kwiatkowski, 2000; Rangani et al. 2022).

3.5 Comportamento ambiental

As propriedades físico-químicas dos herbicidas, como solubilidade, adsorção, mobilidade e persistência, condicionam seu comportamento no ambiente. Como os herbicidas do Grupo 29 e o quinclorac são utilizados principalmente em pré-emergência, sua eficácia depende da permanência na camada superficial do solo, onde ocorre a germinação das plantas daninhas.

De modo geral, os inibidores da biossíntese de celulose apresentam elevada atividade residual, permitindo o controle prolongado dos fluxos de emergência. A persistência e disponibilidade destes herbicidas no solo são influenciadas pelas propriedades físicas, químicas e biológicas do ambiente.

A elevada persistência residual do indaziflam prolonga o controle dos fluxos de emergência, mas exige atenção na sucessão de culturas. Sua retenção tende a ser maior em solos argilosos e com elevado teor de matéria orgânica, reduzindo a fração disponível para absorção pelas plantas (Alonso et al. 2011; Lewis et al. 2016). Materiais ricos em carbono, como biochars, também podem aumentar a adsorção do herbicida e reduzir sua atividade no solo (Mendes et al. 2021). A degradação ocorre principalmente por processos microbianos, enquanto a mobilidade varia conforme as características do solo e as condições de umidade (Jhala e Singh, 2012). Além disso, processos de dissipação e lixiviação podem variar em função da cobertura do solo e das condições locais de manejo, influenciando sua persistência e disponibilidade (Lima et al. 2024).

O quinclorac apresenta comportamento ambiental dependente das características do solo e do manejo hídrico. Sua persistência, mobilidade e potencial de transporte variam conforme as condições edafoclimáticas, influenciando simultaneamente a eficácia do controle e o risco ambiental associado ao seu uso (Song et al. 2022). Em sistemas de arroz irrigado, o manejo da irrigação afeta diretamente sua distribuição e permanência na zona de absorção das plantas, condicionando sua disponibilidade para controle das espécies suscetíveis (Lewis et al. 2016).

3.6. Resistência

Os casos documentados de resistência ao quinclorac e aos inibidores da síntese de celulose permanece menos frequentes quando comparados aos observados para mecanismos de ação amplamente utilizados, como os inibidores da ALS, ACCase e EPSPS. Ainda assim, o número de casos documentados tem aumentado nas últimas décadas (**Figura 5**) (Heap, 2026), evidenciando a capacidade adaptativa das populações de plantas daninhas submetidas à pressão contínua de seleção e o potencial de evolução da resistência.

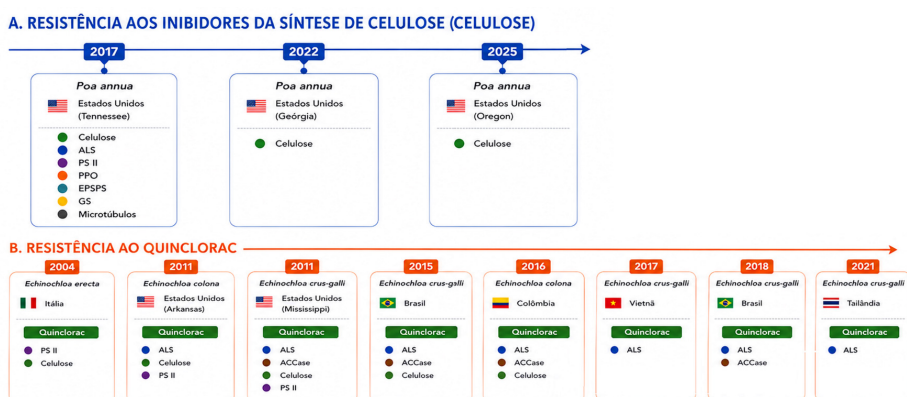


Figura 5. Cronologia dos primeiros registros de resistência ao quinclorac (Grupo 4) e aos inibidores da síntese de celulose (Grupo 29), até 2026. Adaptado de Heap (2026).

Estudos indicam que a resistência ao quinclorac em espécies de *Echinochloa* pode envolver alterações integradas em processos hormonais e metabólicos que reduzem os efeitos fisiológicos desencadeados pelo herbicida (Yasuor et al. 2012). Essas espécies também concentram a maioria dos casos de resistência reportados para o quinclorac, principalmente em sistemas de arroz irrigado, frequentemente associados à resistência múltipla a outros mecanismos de ação (Andres et al. 2007; Heap, 2026).

A resistência aos inibidores da síntese de celulose, particularmente ao indaziflam, é relativamente recente e concentra-se principalmente em populações de *Poa annua* nos Estados Unidos. O primeiro caso foi registrado em 2017 e envolveu resistência múltipla a diferentes mecanismos de ação (Miranda et al. 2026). Desde então, novas populações de *P. annua* com resis-

tência ao indaziflam também foram identificadas, evidenciando o potencial evolutivo dessa espécie sob intensa pressão de seleção (Heap, 2026).

Embora o número de casos de resistência ainda seja reduzido, registros em *Echinochloa* spp. e *Poa annua* demonstram que o quinclorac e os inibidores da síntese de celulose estão sujeitos à seleção de biótipos resistentes quando utilizados repetidamente, reforçando a importância da diversificação dos mecanismos de ação e da adoção de estratégias integradas de manejo. A **Tabela 1** apresenta uma síntese das principais características desses herbicidas.

Tabela 1. Resumo das principais características dos herbicidas que interferem na biossíntese de carboidratos estruturais.

Característica	Grupo 29	Quinclorac
Mecanismo de ação	Inibição da biossíntese de celulose	Interferência na deposição de componentes estruturais da parede celular
Aplicação predominante	Pré-emergência	Pré e pós-emergência inicial
Espectro de ação	Gramíneas e dicotiledôneas anuais	Espécies do gênero <i>Echinochloa</i>
Sintomas	Desorganização meristemática e inibição do crescimento radicular	Redução do crescimento e deformações em tecidos jovens
Seletividade	Predominantemente toponômica	Predominantemente fisiológica e metabólica
Persistência no solo	Elevada (indaziflam)	Moderada a variável
Principais espécies resistentes	<i>Poa annua</i>	<i>Echinochloa</i> spp.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A biossíntese de carboidratos estruturais constitui um importante alvo para o controle químico de plantas daninhas. Embora os inibidores da síntese de celulose (Grupo 29) e o quinclorac apresentem mecanismos primários distintos, ambos comprometem a formação da parede celular e produzem efeitos fisiológicos semelhantes, especialmente durante a germinação e os estádios iniciais de desenvolvimento.

Agradecimentos

Thaís O. dos Santos e Ana Paula da S. Santana agradecem à CAPES pela concessão de suas bolsas de pesquisa.

Referências

- Ahrens H. Indaziflam: an innovative broad spectrum herbicide. In Maienfisch P, Stevenson TM, editors: *Discovery and Synthesis of Crop Protection Products*. Washington, DC, 2015, American Chemical Society, pp. 233–245.
- Alonso DG, Koskinen WC, Oliveira Jr RS, Constantin J, Mislankar S. Sorption–desorption of indaziflam in selected agricultural soils. *J Agric Food Chem* 59:13096–13101, 2011.
- Amor Y, Haigler CH, Johnson S, Wainscott M, Delmer DP. A membrane-associated form of sucrose synthase and its potential role in synthesis of cellulose and callose in plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 92:9353–9357, 1995.
- Andres A, Concenção G, Melo PTBS, Schmidt M, Resende RG. Detecção da resistência de capim-arroz (*Echinochloa* sp.) ao herbicida quinclorac em regiões orizícolas do sul do Brasil. *Planta Daninha* 25:221–226, 2007.
- Brabham C, Lei L, Gu Y, et al. Indaziflam herbicidal action: A potent cellulose biosynthesis inhibitor. *Plant Physiol* 166:1177–1185, 2014.
- Dayan FE, Mejia-Solorzano AM, Pelon A, et al. Mode of action of current herbicides and future prospects. *Ref Mod Life Sci* (In Press), doi: 10.1016/B978-0-443-24738-5.00074-4.
- Fipke MV, Vidal RA. Integrative theory of the mode of action of quinclorac: literature review. *Planta Daninha* 34:393–402, 2016.
- Grossmann K, Kwiatkowski J. The mechanism of quinclorac selectivity in grasses. *Pestic Biochem Physiol* 66:83–91, 2000.
- Heap I. The International Herbicide-Resistant Weed Database. Available at: www.weedscience.org. Accessed 5 Jun 2026.
- HRAC – Herbicide Resistance Action Committee Global. 2026 HRAC Global Herbicide MOA Classification. Available at: <https://hracglobal.com/tools/2026-hrac-global-herbicide-moa-classification>. Accessed 09 Jun 2026.
- Jhala AJ, Singh M. Leaching of indaziflam compared with residual herbicides commonly used in Florida citrus. *Weed Technol* 26:602–607, 2012.
- Koo SJ, Neal JC, DiTomaso JM. Mechanism of action and selectivity of quinclorac in grass roots. *Pest Biochem Physiol* 57:44–53, 1997.
- Laber B, Dietrich H. Inhibitors of Cellulose Biosynthesis. In Jeschke P, Lamberth C,

Lorsbach B, editors: *Modern Crop Protection Compounds*, 4th ed. Weinheim, 2026, Wiley-VCH, pp. 421–462.

Lewis KA, Tzilivakis J, Warner D, Green A. An international database for pesticide risk assessments and management. *Hum Ecol Risk Assess* 22:1050–1064, 2016.

Lima AC, Fontes DR, Brochado MG, Reis MR, Mendes KF. Field dissipation and leaching potential of indaziflam in soil columns from coffee-cultivated areas with different soil cover materials. *Adv Weed Sci* 42:e020240025, 2024.

Ma Y, Xu J, Qi J, et al. Crosstalk among plant hormone regulates the root development. *Plant Signal Behav* 19:2404807, 2024.

McFarlane HE, Döring A, Persson S. The cell biology of cellulose synthesis. *Annu Rev Plant Biol* 65:69–94, 2014.

Mendes KF, Furtado IF, Sousa RN, et al. Cow bonechar decreases indaziflam pre-emergence herbicidal activity in tropical soil. *J Environ Sci Health B* 56:532–539, 2021.

Miranda JW, Gaines TA, Moretti ML. *Poa annua* becomes the first weed to evolve resistance to indaziflam applied preemergence and early-postemergence. *Pest Manag Sci* 82:539–551, 2026.

Pedersen GB, Blaschek L, Frandsen KEH, Noack LC, Persson S. Cellulose synthesis in land plants. *Mol Plant* 16:206–231, 2023.

Polko JK, Kieber JJ. The regulation of cellulose biosynthesis in plants. *Plant Cell* 31:282–296, 2019.

Rangani G, Rouse CE, Saski C, et al. High resistance to quinclorac in multiple-resistant *Echinochloa colona* associated with elevated stress tolerance gene expression and enriched xenobiotic detoxification pathway. *Genes* 13:515, 2022.

Ribeiro ER, Simionatto HH, Valério TS, et al. The unexplored challenge of indaziflam in agroecosystems. *Discov Soil* 2:78, 2025.

Sabba RP. Herbicides: Cellulose Biosynthesis Inhibitors. In Plimmer JR, Gammon DW, Ragsdale NA, editors: *Encyclopedia of Agrochemicals*. Hoboken, 2003, Wiley, pp. 1-5.

Sebastian DJ, Fleming MB, Patterson EL, Sebastian JR, Nissen SJ. Indaziflam: a new cellulose-biosynthesis-inhibiting herbicide provides long-term control of invasive winter annual grasses. *Pest Manag Sci* 73:2149–2162, 2017.

Song D, Jiang X, Wang D, Fang S, Zhou H, et al. From the effective herbicide to the environmental contaminant: A review of recent studies on quinclorac. *Environ Exp Bot* 193:104706, 2022.

Yasuor H, Milan M, Eckert JW, Fischer AJ. Quinclorac resistance: a concerted hormonal and enzymatic effort in *Echinochloa phyllopogon*. *Pest Manag Sci* 68:108–115, 2012.

Herbicidas que Afetam o Crescimento Vegetal

Alysson Dias Dalmas¹

Román Eleazar Ruiz-Romero²

Caio Antonio Carbonari³

Edivaldo Domingues Velini⁴

Ricardo Alcántara-de la Cruz⁵

1 INTRODUÇÃO

O crescimento vegetal resulta da formação contínua de novos tecidos e órgãos ao longo do ciclo de vida das plantas. Esse processo determina a arquitetura vegetal, a capacidade de exploração dos recursos do ambiente e o potencial competitivo das plantas em ecossistemas naturais e agrícolas (Dayan et al. 2026).

Os herbicidas que interferem na divisão e no crescimento celular afetam processos regulatórios essenciais ao desenvolvimento vegetal. Como consequência, alteram a organização dos tecidos, a formação de órgãos e a atividade dos meristemas, produzindo sintomas morfológicos característicos (Chen et al. 2021; Dayan et al. 2026). Ao comprometer a sinalização hormonal ou a organização estrutural das células, esses herbicidas perturbam a diferenciação e o desenvolvimento dos tecidos, culminando na interrupção do crescimento e, eventualmente, na morte da planta (Traxler et al. 2023).

Entre os principais grupos de herbicidas associados a esses processos destacam-se as auxinas sintéticas (Grupo 4) e os inibidores da formação de microtúbulos (Grupo 3). Embora atuem sobre alvos biológicos distintos,

1 Eng. Agr., M.Sc., Doutorando em Agronomia, UNESP, Botucatu, Brasil. E-mail: alysson.dalmas@unesp.br

2 Eng. Agr., Mestrando em Fitotecnia, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: roman.romero@ufv.br

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UNESP, Botucatu, Brasil. E-mail: caio.carbonari@unesp.br

4 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UNESP, Botucatu, Brasil. E-mail: edivaldo.velini@unesp.br

5 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

ambos comprometem processos essenciais da divisão, expansão e diferenciação celular, resultando na interrupção do crescimento vegetal. Por isso, constituem importantes ferramentas para o manejo de plantas daninhas.

2 ORGANIZAÇÃO DO CRESCIMENTO VEGETAL

O crescimento vegetal depende da integração entre regulação hormonal, divisão celular e expansão celular (**Figura 1**). Esses processos controlam a formação dos tecidos e o desenvolvimento dos órgãos vegetais. A divisão celular constitui a base para a formação de novas células e ocorre predominantemente em tecidos meristemáticos. Durante esse processo, a correta segregação dos cromossomos depende da formação do fuso mitótico, uma estrutura composta por microtúbulos que orienta o movimento do material genético durante a mitose (Taiz et al. 2024).

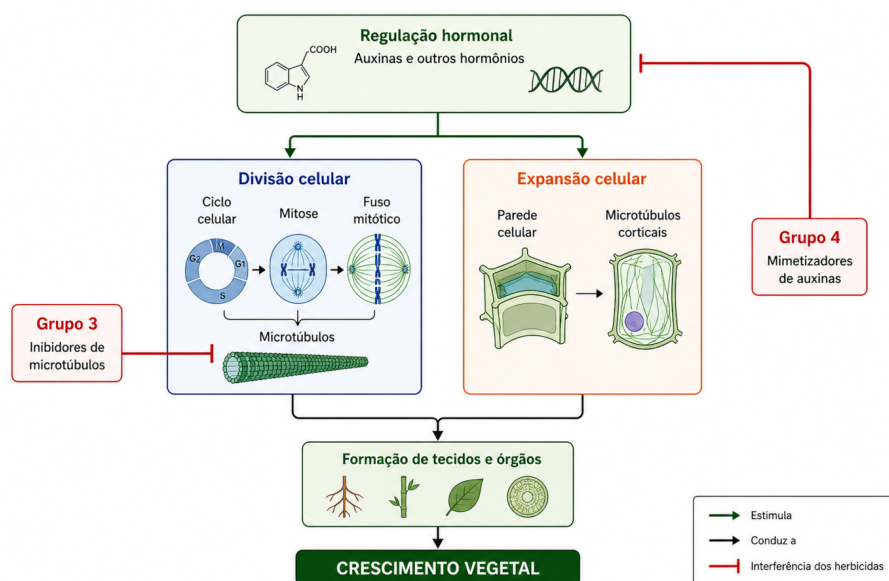


Figura 1. Organização da divisão e do crescimento celular vegetal e pontos de ação das auxinas sintéticas (Grupo 4) e dos inibidores dos microtúbulos (Grupo 3).

Após a divisão celular, o crescimento dos órgãos vegetais depende da expansão das células recém-formadas. Esse processo está associado à plasticidade da parede celular, ao acúmulo de água e à deposição organizada de novos componentes estruturais (Cosgrove, 2016). Os microtúbulos corticais

também participam dessa etapa ao orientar a deposição das microfibrilas de celulose na parede celular, determinando a direção do alongamento celular (Baskin, 2001).

A coordenação entre divisão e expansão celular é regulada por redes de sinalização hormonal, nas quais as auxinas desempenham papel central (Woodward e Bartel, 2005; Dayan et al. 2026). As auxinas regulam processos relacionados à divisão celular, diferenciação tecidual, formação de órgãos e expansão dos tecidos, estabelecendo uma conexão funcional entre o crescimento celular e o desenvolvimento da planta (Yu et al. 2022; Dayan et al. 2026).

Em razão de sua importância para o desenvolvimento vegetal, esses processos constituem alvos eficientes para herbicidas que interferem no crescimento das plantas.

3 GRUPOS HRAC QUE AFETAM O CRESCIMENTO VEGETAL

O HRAC classifica os herbicidas que afetam o crescimento vegetal em diferentes grupos de mecanismos de ação. Entre eles destacam-se as auxinas sintéticas (Grupo 4), que atuam por meio da desregulação da sinalização hormonal relacionada ao crescimento e desenvolvimento das plantas (Grossmann, 2010; Dayan et al. 2024). Embora diferentes denominações sejam encontradas na literatura, o termo auxinas sintéticas será adotado neste capítulo. Outro grupo é representado pelos inibidores da formação de microtubulos (Grupo 3), especificamente a α -tubulina, que interferem, que interferem diretamente na divisão celular por meio da desorganização dos microtúbulos do citoesqueleto vegetal (Dayan et al. 2024).

Além desses mecanismos, outros grupos de herbicidas também podem interferir em processos relacionados ao crescimento vegetal. Entre eles destacam-se os inibidores do transporte de auxina (Grupo 19), os herbicidas que interferem na organização dos microtúbulos por mecanismos distintos daqueles observados no Grupo 3 (Grupo 23) e determinados compostos classificados como desacopladores da fosforilação oxidativa (Grupo 24), cujos efeitos sobre o crescimento decorrem de alterações mais amplas no metabolismo energético celular (HRAC, 2026). Entretanto, esses grupos apresentam menor importância agronômica ou utilização mais restrita quando comparados às auxinas sintéticas e aos inibidores da formação de microtúbulos.

4 AUXINAS SINTÉTICAS

4.1 Mecanismo de ação e Consequências metabólicas

As auxinas sintéticas constituem um grupo singular de herbicidas por não atuarem diretamente sobre uma enzima específica ou uma rota metabólica isolada. Esses herbicidas interferem na sinalização mediada por auxinas, um sistema regulatório central para o crescimento e o desenvolvimento vegetal (Moreno-Serrano et al. 2024). Como consequência, desencadeiam alterações fisiológicas amplas que culminam na perda da homeostase celular e na morte da planta (Todd et al. 2020).

A percepção das auxinas ocorre por meio de proteínas receptoras pertencentes à família TIR1/AFB (*Transport Inhibitor Response 1/Auxin Signaling F-Box*), que participam da regulação da expressão de genes responsivos à auxina (Calderón Villalobos et al. 2012). As auxinas sintéticas são reconhecidas pelos mesmos sistemas celulares responsáveis pela percepção da principal auxina natural, o ácido indol-3-acético (AIA) (Tena, 2023). Em condições fisiológicas, o AIA atua como um sinal transitório. Após induzir as respostas necessárias ao crescimento e desenvolvimento, seus níveis são ajustados por mecanismos de conjugação, compartimentalização, transporte e degradação metabólica. As auxinas sintéticas, por outro lado, apresentam maior estabilidade química e menor suscetibilidade aos mecanismos naturais de detoxificação presentes nas plantas (Moreno-Serrano et al. 2024). Como consequência, permanecem biologicamente ativas por períodos prolongados, mantendo continuamente ativado o sistema de sinalização da auxina (Todd et al. 2020).

Após sua ligação aos receptores TIR1/AFB, ocorre a degradação das proteínas repressoras AUX/IAA (*Auxin/Indole-3-Acetic Acid*), liberando fatores de transcrição conhecidos como ARFs (*Auxin Response Factors*) (Tan et al. 2007). Esses fatores controlam a expressão de genes envolvidos na divisão celular, diferenciação tecidual, formação de órgãos e regulação hormonal (Hagen e Guilfoyle, 2002). A persistência do herbicida mantém esse sistema continuamente ativado, promovendo expressão gênica desregulada (**Figura 2**).

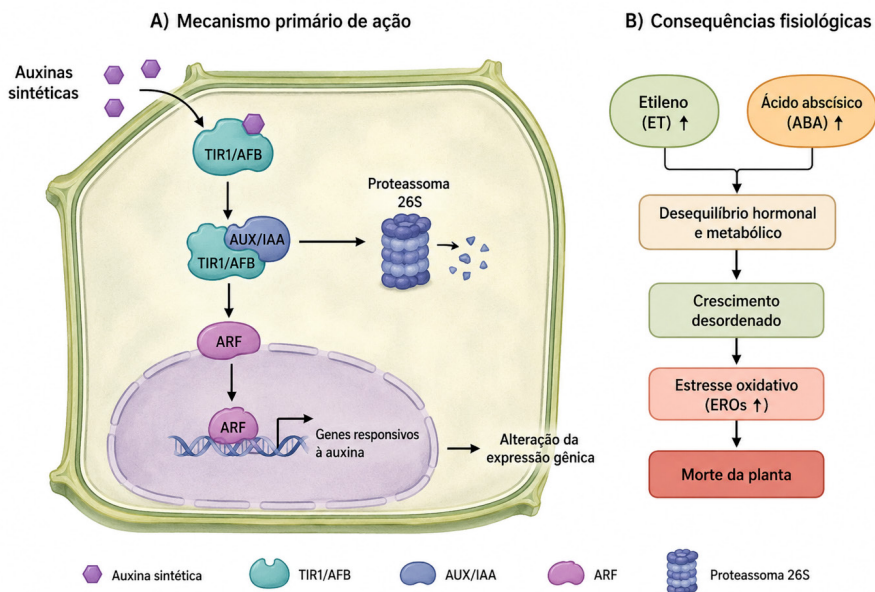


Figura 2. Representação esquemática do mecanismo de ação das auxinas sintéticas. A percepção do herbicida pelos receptores TIR1/AFB promove a degradação das proteínas AUX/IAA, ativação dos fatores ARF e alteração da expressão gênica.

Como resultado, processos normalmente coordenados no tempo e no espaço passam a ocorrer de forma simultânea e desorganizada, incluindo alterações na biossíntese e na sinalização de outros hormônios vegetais, especialmente etileno e ácido abscísico (ABA) (McCauley et al. 2020). O aumento da produção de etileno contribui para epinastia, deformação dos tecidos e crescimento desordenado. Paralelamente, o acúmulo de ABA favorece o fechamento estomático, reduzindo as trocas gasosas e comprometendo a fotossíntese e o balanço hídrico da planta (Todd et al. 2020; Aicklen et al. 2025).

A ativação simultânea de múltiplos programas de crescimento, diferenciação e senescência impõe elevada demanda energética às células vegetais, contribuindo para o esgotamento metabólico e para a perda progressiva da homeostase celular. Paralelamente, o desequilíbrio hormonal favorece o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (EROs), que promovem danos oxidativos em membranas, proteínas e pigmentos (Aicklen et al. 2025; Busi et al. 2018). A combinação entre desregulação hormonal, esgotamento metabólico e estresse oxidativo compromete progressivamente a atividade fo-

tossintética, os sistemas de transporte e a integridade celular, culminando na morte da planta suscetível (Busi et al. 2018; Song, 2014; Todd et al. 2020).

4.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

As auxinas sintéticas constituem o primeiro mecanismo de ação herbicida amplamente utilizado na agricultura moderna e representam um marco na história da proteção de plantas (Peterson et al. 2016). A introdução do 2,4-D na década de 1940 revolucionou o manejo de plantas daninhas ao demonstrar que era possível controlar seletivamente espécies dicotiledôneas sem causar danos significativos às culturas gramíneas (Torra et al. 2024). Esse avanço inaugurou a era dos herbicidas seletivos e estabeleceu as bases do controle químico moderno de plantas daninhas. Os mecanismos de ação desenvolvidos posteriormente surgiram em um cenário transformado pelo sucesso das auxinas sintéticas, que fundamentaram o desenvolvimento científico e agrônomo da herbologia moderna (Busi et al. 2018).

Ao longo das décadas, diversas famílias químicas foram desenvolvidas com base no mesmo princípio fisiológico de desregulação da sinalização de auxina, ampliando o espectro de controle, a seletividade e as possibilidades de uso desses herbicidas (**Figura 3**). Esses compostos também são frequentemente denominados herbicidas auxínicos ou mimetizadores de auxina, embora o termo auxinas sintéticas seja adotado neste capítulo. Entre os principais grupos destacam-se os fenoxicarboxilatos, representados por compostos como 2,4-D e MCPA; os cloropicolinatos, que incluem picloram, clopiralide e aminopiralide; os benzoatos, cujo principal representante é o dicamba; os quinolinecarboxilatos, representados pelo quinclorac; e os arilpicolinatos, grupo mais recentemente introduzido, que inclui moléculas como halauxifem e florpyrauxifem (HRAC, 2026).

As auxinas sintéticas são empregadas principalmente em aplicações pós-emergentes para o controle seletivo de plantas daninhas de folhas largas em culturas gramíneas, como cereais, milho, arroz e cana-de-açúcar. A eficiente translocação pelo floema e pelo xilema favorece o acúmulo dos herbicidas em tecidos meristemáticos e órgãos de reserva, permitindo o controle de espécies perenes e de plantas com estruturas subterrâneas de propagação (Todd et al. 2020; Torra et al. 2024).

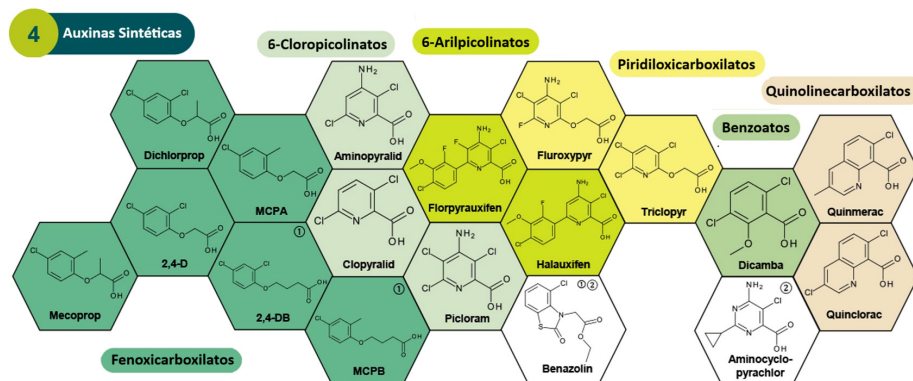


Figura 3. Principais famílias químicas das auxinas sintéticas (Grupo 4) e exemplos de ingredientes ativos representativos. Adaptado de HRAC (2026).

Uma exceção importante dentro do Grupo 4 é o quinclorac, pertencente à família dos quinolinecarboxilatos. Embora seu mecanismo primário de ação resulte da desregulação da sinalização de auxina, característica que fundamenta sua classificação como auxina sintética, seu comportamento fisiológico apresenta particularidades em relação a compostos como 2,4-D, dicamba e picloram. Em gramíneas suscetíveis, parte de seus efeitos herbicidas também está associada a alterações na biossíntese de celulose e na integridade da parede celular (Grossmann e Kwiatkowski, 2000). Como consequência, o quinclorac é frequentemente associado ao controle de gramíneas anuais, particularmente em sistemas de arroz irrigado, diferindo do perfil das demais auxinas sintéticas, utilizadas predominantemente para o controle de plantas daninhas dicotiledôneas (Grossmann e Kwiatkowski, 2000).

Embora as auxinas sintéticas sejam tradicionalmente associadas ao controle seletivo de dicotiledôneas, moléculas mais recentes, especialmente os arilpicolinatos, ampliaram significativamente seu espectro de ação. Herbicidas como florpyrauxifem apresentam elevada atividade sobre determinadas gramíneas, incluindo espécies de *Echinochloa*, e vêm sendo incorporados a programas de dessecação pré-semeadura do milho e, mais recentemente, de dessecação pré-colheita da soja (Lim et al. 2021).

Além das culturas anuais, as auxinas sintéticas desempenham papel importante no manejo de plantas daninhas em pastagens. Herbicidas como 2,4-D, picloram, aminopiralde, fluroxipir e triclopir são amplamente utilizados para o controle seletivo de espécies arbustivas, subarborescentes e outras

dicotiledôneas (Peterson et al. 2016). O triclopir destaca-se por apresentar menor persistência no solo que o picloram, mantendo elevada eficiência no controle de espécies lenhosas e ampliando as opções de manejo nessas áreas (Cessna et al. 2002). Esses herbicidas também são empregados em sistemas florestais e áreas não agrícolas, como margens de rodovias, ferrovias, linhas de transmissão e áreas industriais, para o manejo seletivo da vegetação.

Nas últimas décadas, a importância agronômica das auxinas sintéticas foi ampliada pelo desenvolvimento de culturas transgênicas tolerantes a esses herbicidas. Tecnologias como Enlist® e Xtend®, baseadas na tolerância ao 2,4-D e dicamba, respectivamente, ampliaram as opções de manejo de plantas daninhas resistentes (Todd et al. 2020). Especificamente em relação à tecnologia Enlist®, na literatura já foi descrito que o gene que confere tolerância ao 2,4-D também transfere insensibilidade nos materiais genéticos de soja aos herbicidas fluroxipir e triclopir (Nandula, 2019). Mais recentemente, plataformas de tolerância múltipla, como Intacta 5®, passaram a incorporar simultaneamente tolerância a diferentes herbicidas, incluindo dicamba e 2,4-D, reforçando o papel das auxinas sintéticas nos sistemas modernos de produção agrícola.

4.3 Sintomas

Os primeiros sintomas geralmente surgem em tecidos jovens e regiões meristemáticas, podendo ser observados poucas horas ou alguns dias após a aplicação. As alterações iniciais incluem deformação de folhas novas, crescimento irregular dos pecíolos e mudanças na orientação normal dos órgãos vegetais (Jacob et al. 2015).

A epinastia constitui um dos sintomas mais característicos das auxinas sintéticas, sendo representada pela curvatura descendente de folhas e pecíolos decorrente do crescimento diferencial entre os tecidos das faces superior e inferior dos órgãos vegetais (**Figura 4A**) (Jacob et al. 2015). Com a progressão da intoxicação, surgem encurvamento, torção e deformação de caules, pecíolos e folhas (**Figura 4B**). Em espécies dicotiledôneas, são frequentes folhas estreitas, enrugadas ou deformadas, além de crescimento irregular dos meristemas (Sandalio et al. 2016). Outro sintoma característico é a formação de raízes adventícias e tumorações em caules e pecíolos, especialmente após exposição a baixas doses ou deriva (**Figura 4C**) (Grossmann,

2010), podendo anteceder o aparecimento de deformações mais severas.



Figura 4. Sintomas característicos induzidos por herbicidas auxínicos em plantas suscetíveis. A) Epinastia; B) deformação do caule; e C) emissão de raízes adventícias aéreas.

Com o avanço da intoxicação, ocorre redução progressiva do vigor, interrupção do crescimento, senescência precoce e necrose dos tecidos, culminando na morte da planta em aplicações de doses letais (Todd et al. 2020).

4.4 Seletividade

A elevada seletividade das auxinas sintéticas para culturas gramíneas constitui uma das principais razões para o amplo uso desses herbicidas na agricultura (Garcia et al. 2025; Todd et al. 2020). De modo geral, espécies monocotiledôneas apresentam elevada tolerância, enquanto a maioria das dicotiledôneas é altamente suscetível. Essa diferença resulta da interação entre mecanismos metabólicos, fisiológicos e anatômicos que determinam a quantidade de herbicida capaz de alcançar e afetar os tecidos sensíveis da planta (Torra et al. 2024; Garcia et al. 2025).

O principal mecanismo de seletividade está associado ao metabolismo diferencial. Em monocotiledôneas, as auxinas sintéticas são rapidamente detoxificadas por reações de oxidação, conjugação e compartimentalização celular, formando metabólitos estáveis e biologicamente inativos (Mithila et al. 2011; Todd et al. 2020). Em muitas dicotiledôneas suscetíveis, esses processos são menos eficientes ou resultam na formação de conjugados metabolicamente reversíveis, permitindo que parte do herbicida permaneça ativa por tempo suficiente para desencadear os efeitos tóxicos associados à desregulação da sinalização de auxina (Torra et al. 2024).

Diferenças na absorção e na translocação também contribuem para a seletividade. Em espécies suscetíveis, o herbicida é transportado com maior eficiência pelo floema até regiões meristemáticas e tecidos em crescimento, onde desencadeia alterações fisiológicas mais intensas (Busi et al. 2018). Em espécies tolerantes, a rápida metabolização ou a menor mobilidade do herbicida reduzem a quantidade de moléculas biologicamente ativas que alcançam esses tecidos-alvo (Mithila et al. 2011).

Características anatômicas e fisiológicas também contribuem para a tolerância das gramíneas. A presença de meristemas intercalares protegidos na base das folhas, a organização dos tecidos vasculares e a menor dependência de crescimento secundário atenuam os efeitos da proliferação celular desordenada induzida pelas auxinas sintéticas, favorecendo a recuperação das plantas após a exposição ao herbicida (Jacob et al. 2015).

Entretanto, a seletividade das monocotiledôneas não é absoluta (Lim et al. 2021). A tolerância varia entre espécies e depende da dose aplicada e do estágio de desenvolvimento da cultura. Aplicações em doses elevadas ou fora das recomendações podem provocar redução do crescimento radicular, malformações, alterações vasculares e esterilidade floral, resultando em perdas de produtividade mesmo em culturas consideradas tolerantes (Garcia et al. 2025; Peterson et al. 2016).

Embora o metabolismo diferencial seja um dos principais determinantes da seletividade entre monocotiledôneas e dicotiledôneas, essa distinção não é universal. A atividade de algumas auxinas sintéticas sobre gramíneas demonstra que a suscetibilidade também depende de diferenças na percepção, na intensidade da resposta e na capacidade de adaptação fisiológica ao herbicida (Torra et al. 2024).

O quinclorac constitui o exemplo mais conhecido dessa exceção. Embora seu mecanismo primário corresponda ao das auxinas sintéticas (Grupo 4), parte de sua atividade herbicida em gramíneas está associada a alterações na biossíntese de celulose e na integridade da parede celular (Grossmann e Kwiatkowski, 2000). Essa característica contribui para sua elevada eficácia no controle de espécies de *Echinochloa* em sistemas de arroz irrigado (Lim et al. 2021).

Arilpicolinatos, como o florpyrauxifem, apresentam elevada atividade sobre determinadas gramíneas (Lim et al. 2021). Evidências indicam que diferenças na afinidade dos receptores TIR1/AFB e na sensibilidade das vias de

sinalização de auxina podem contribuir para essa resposta diferenciada entre espécies vegetais (Wang et al. 2024). Esses exemplos demonstram que a seletividade das auxinas sintéticas resulta da interação entre metabolismo, translocação, percepção do herbicida e regulação da sinalização hormonal (Busi et al. 2018; Todd et al. 2020).

Além da seletividade natural, o desenvolvimento de culturas geneticamente modificadas ampliou significativamente a segurança de uso desses herbicidas. Nesses sistemas, a tolerância é obtida pela introdução de genes capazes de metabolizar rapidamente os herbicidas antes que atinjam concentrações suficientes para desregular a sinalização de auxina. No sistema Enlist®, a tolerância ao 2,4-D é conferida por genes da família AAD (aryloxyalkanoate dioxygenase), originalmente isolados de bactérias do gênero *Delftia* (Wright et al. 2010).

Essas enzimas catalisam a degradação oxidativa do 2,4-D, convertendo-o em metabólitos biologicamente inativos. De forma semelhante, a tolerância ao dicamba é obtida pela expressão da enzima DMO (*dicamba monooxygenase*), derivada de *Stenotrophomonas maltophilia*, que promove a desmetilação oxidativa do herbicida, resultando em compostos sem atividade herbicida (Behrens et al. 2007). Em ambos os casos, a rápida detoxificação impede o acúmulo do herbicida em níveis capazes de ativar a cascata de sinalização responsável pelos efeitos tóxicos observados em plantas suscetíveis (Behrens et al. 2007; Wright et al. 2010).

4.5 Comportamento ambiental

Devido à ampla diversidade estrutural e físico-química, as auxinas sintéticas apresentam diferenças marcantes quanto à persistência no solo e ao potencial de transporte para áreas não alvo, características que determinam grande parte de seu comportamento ambiental (Peterson et al. 2016; Todd et al. 2020).

A principal via de dissipação das auxinas sintéticas no ambiente é a degradação microbiana. A atividade dos microrganismos do solo, associada a fatores como temperatura, umidade, pH e teor de matéria orgânica, exerce forte influência sobre a velocidade de degradação desses compostos (Johnson et al. 1995; Passos et al. 2018). Em condições favoráveis, herbicidas como 2,4-D, MCPA e fluroxipir apresentam persistência relativamente baixa, sendo degradados em poucas semanas.

Entretanto, existem diferenças importantes entre os ingredientes ativos do grupo. O picloram destaca-se por sua elevada persistência e mobilidade no solo, podendo permanecer biologicamente ativo por vários meses após a aplicação (Passos et al. 2018). Como consequência, apresenta maior risco de *carryover* e de injúrias em culturas sensíveis estabelecidas em sucessão. Essas características contribuem para sua elevada eficácia no controle de espécies perenes, arbustivas e lenhosas, mas exigem maior atenção ao planejamento da rotação de culturas. Herbicidas como o triclopir, por sua vez, apresentam menor persistência residual (Johnson et al. 1995; Passos et al. 2018), reduzindo os riscos associados à permanência de resíduos no ambiente e ampliando a flexibilidade de uso em sistemas agrícolas e pecuários.

Além do comportamento no solo, o transporte para áreas não alvo constitui uma das principais preocupações associadas ao uso das auxinas sintéticas. Esse transporte pode ocorrer por deriva física de gotas durante a pulverização, movimentação atmosférica após a aplicação ou volatilização do herbicida a partir da superfície tratada (Behrens et al. 2007; Egan e Mortensen, 2012). Como resultado, culturas altamente sensíveis podem apresentar sintomas de intoxicação mesmo quando localizadas a considerável distância da área tratada (Oseland et al. 2021; Garcia et al. 2025).

Historicamente, a volatilização representou uma importante limitação de determinadas auxinas sintéticas. No caso do dicamba, formulações mais antigas apresentavam maior potencial de volatilização, especialmente sob temperaturas elevadas e baixa umidade relativa do ar (Egan e Mortensen, 2012). O desenvolvimento de novos sais reduziu expressivamente esse risco, destacando-se DGA (*diglycolamine*), BAPMA (*bis-aminopropyl methylamine*) e, mais recentemente, MEA (*monoethanolamine*), todos com menor potencial de volatilização. De forma semelhante, os ésteres de 2,4-D foram progressivamente substituídos por formulações amina e, posteriormente, pelo sal colina, que também apresenta menor potencial de volatilização (Mueller et al. 2022).

Além da evolução das formulações, o desenvolvimento de agentes redutores de volatilidade, adjuvantes específicos e tecnologias de aplicação têm contribuído significativamente para reduzir a movimentação para áreas não alvo. Estudos recentes demonstram que fatores como a formulação, a composição da mistura em tanque, a superfície de deposição, as condições meteorológicas e o uso de redutores de volatilidade influenciam direta-

te a volatilização e o potencial de injúria em culturas sensíveis (Carbonari et al. 2020; Carbonari et al. 2022a,b; Antuniassi et al. 2024; Costa et al. 2025). Assim, o risco de movimentação das auxinas sintéticas não depende exclusivamente do ingrediente ativo, mas da interação entre formulação, tecnologia de aplicação e condições ambientais.

Em razão desses fatores, o uso seguro das auxinas sintéticas depende da adoção rigorosa de boas práticas de aplicação, incluindo a escolha da formulação mais adequada, a utilização de tecnologias para redução da deriva e da volatilização, o monitoramento das condições meteorológicas e o respeito às zonas de amortecimento próximas a culturas sensíveis (Peterson et al. 2016).

4.6 Resistência

Durante décadas, as auxinas sintéticas foram consideradas herbicidas de baixo risco para evolução de resistência em razão da complexidade de seu mecanismo de ação (Todd et al. 2020). Apesar dessa expectativa, o primeiro caso de resistência a herbicidas registrado no mundo foi justamente relacionado a esse grupo. Em 1957, foram descritas populações de cenoura-selvagem (*Daucus carota*) resistentes ao 2,4-D no Canadá, poucos anos após a introdução comercial desse herbicida (Busi et al. 2018; Heap, 2026).

Atualmente, são reconhecidos mais de 40 casos de resistência a auxinas sintéticas (Heap, 2026). Embora esse número permaneça inferior ao observado para grupos como os inibidores da ALS, ACCase ou EPSPS, demonstra que a resistência a esse mecanismo de ação constitui um fenômeno evolutivo estabelecido (Busi et al. 2018). Os casos concentram-se principalmente na América do Norte, Europa e Austrália, incluindo *Bassia scoparia*, *Raphanus raphanistrum*, *Amaranthus palmeri*, *Papaver rhoeas* e espécies dos gêneros *Conyza* e *Echinochloa* (Heap, 2026).

No Brasil, os casos de resistência às auxinas sintéticas permanecem relativamente limitados e concentram-se principalmente em sistemas de arroz irrigado (**Figura 5**). Os primeiros registros envolveram populações de *Echinochloa crus-galonis* e *E. crus-galli* resistentes ao quinclorac, seguidos por casos de resistência múltipla em *E. crus-galli* envolvendo quinclorac, inibidores da ALS e, mais recentemente, florpyrauxifem (Heap, 2026). Também foi relatada resistência de *Sagittaria montevidensis* ao florpyrauxifem, representando um dos primeiros casos de resistência aos arilpicolinatos (Ga-

likovski et al. 2024). Fora do arroz irrigado, destaca-se *Conyza sumatrensis* com resistência múltipla incluindo o 2,4-D (Heap, 2026).

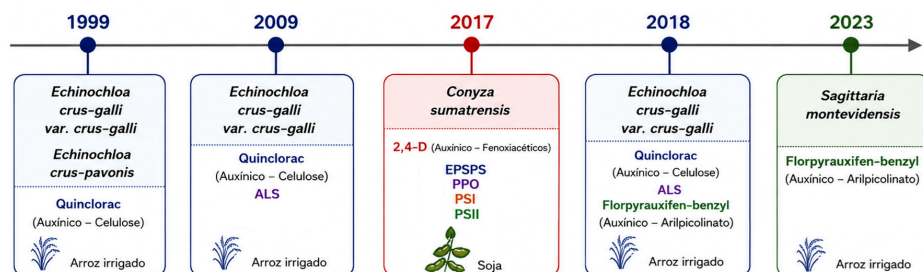


Figura 5. Cronologia dos casos de resistência a herbicidas auxínicos (Grupo 4) reportados no Brasil até maio de 2026. Adaptado de Heap (2026).

Historicamente, a maioria dos casos de resistência às auxinas sintéticas foi atribuída a mecanismos não relacionados ao local de ação (N-RELA). Esses mecanismos envolvem principalmente metabolismo acelerado do herbicida, frequentemente mediado por citocromos P450, glicosiltransferases e outras enzimas associadas à detoxificação (Todd et al. 2020). Alterações na absorção, translocação e compartimentalização também foram descritas em algumas espécies (Torra et al. 2024).

Nos últimos anos, entretanto, avanços na compreensão da sinalização de auxina revelaram diversos mecanismos de resistência relacionados ao local de ação (RELA) (Aicklen et al. 2025; Montgomery et al. 2025; Wang et al. 2024). Atualmente, esses mecanismos concentram-se principalmente em três componentes da via de sinalização: proteínas AUX/IAA, receptores TIR1/AFB e ARF (Todd et al. 2020).

As proteínas AUX/IAA representam o principal componente associado aos mecanismos RELA descritos até o momento. Mutações pontuais, deleções e inserções de elementos transponíveis na região de degradação reduzem a interação dessas proteínas com o complexo receptor, dificultando sua degradação e mantendo a sinalização de auxina reprimida. Esse mecanismo já foi descrito em espécies como *Bassia scoparia*, *Chenopodium album*, *Sisymbrium orientale*, *Arctotheca calendula* e *Brassica tournefortii* (Figueiredo et al. 2022; Ghanizadeh et al. 2024; Qi et al. 2025a,b).

Em populações de *E. crus-galli* resistentes ao florpyrauxifem, a redução da expressão de AFB4 diminui a capacidade de percepção do herbicida e atenua a resposta fisiológica normalmente desencadeada pela sua aplica-

ção (Wang et al. 2024). Recentemente, mecanismos envolvendo fatores ARF passaram a ser reconhecidos. Em populações de *Amaranthus palmeri* resistentes ao MCPA, alterações associadas ao gene ARF9 resultaram em menor ativação de genes envolvidos na biossíntese de etileno e ácido abscísico, reduzindo a intensidade das respostas fisiológicas normalmente associadas à intoxicação (Aicklen et al. 2025). Embora distintos, esses mecanismos convergem para um mesmo resultado: reduzir a capacidade da planta de perceber ou responder ao sinal hormonal artificial induzido pelo herbicida.

A crescente adoção de auxinas sintéticas em sistemas agrícolas modernos tende a ampliar a pressão de seleção sobre as populações de plantas daninhas. Nesse contexto, a rotação de mecanismos de ação, a integração de métodos de controle e a redução da dependência exclusiva desses herbicidas permanecem fundamentais para preservar sua eficácia no longo prazo.

5 INIBIDORES DOS MICROTÚBULOS

5.1 Mecanismo de ação e consequências metabólicas

Os herbicidas inibidores dos microtúbulos atuam ligando-se a sítios específicos da α -tubulina, proteína responsável pela formação dos microtúbulos. Essa interação bloqueia a polimerização das subunidades de α -tubulina, impedindo a formação e a dinâmica dos microtúbulos e, consequentemente, do fuso mitótico necessário para a segregação dos cromossomos durante a divisão celular (**Figura 6**) (Appleby e Valverde, 1989).

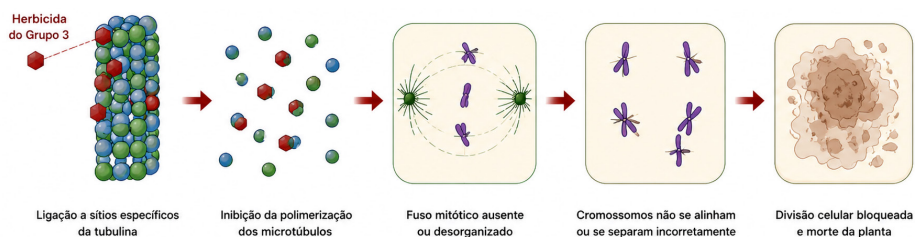


Figura 6. Mecanismo de ação dos herbicidas inibidores dos microtúbulos (Grupo 3). A inibição da polimerização da α -tubulina impede a formação do fuso mitótico, bloqueia a divisão celular e interrompe o crescimento dos tecidos meristemáticos.

A ausência de um fuso mitótico funcional impede o alinhamento e a segregação dos cromossomos, resultando em bloqueio da mitose ou em di-

visões celulares anormais (Appleby e Valverde, 1989). Como consequência, a proliferação celular é interrompida e os tecidos meristemáticos deixam de produzir novas células (Hashimoto, 2015). Os inibidores dos microtúbulos atuam predominantemente por um mecanismo estrutural. A morte da planta não decorre de alterações fisiológicas generalizadas, mas da interrupção da divisão celular nos meristemas, comprometendo o crescimento e a formação de novos tecidos (Vaughn e Lehn, 1991).

Os efeitos mais pronunciados ocorrem em regiões de crescimento ativo, especialmente nos ápices radiculares e caulinares (Oliveira Jr., 2011). Em plântulas recém-germinadas, a interrupção da divisão celular reduz drasticamente a produção de novas células, resultando em raízes curtas, espessadas e deformadas (Baskin, 2005). Como esses herbicidas são aplicados predominantemente ao solo e atuam durante a germinação e emergência, as plantas suscetíveis frequentemente morrem antes da emergência ou apresentam desenvolvimento severamente comprometido nos estádios iniciais.

A desorganização dos microtúbulos também pode afetar a orientação da deposição de microfibrilas de celulose na parede celular, contribuindo para alterações na forma e na expansão das células (Paredes et al. 2006). Entretanto, esses efeitos são secundários em relação ao bloqueio da divisão celular, que constitui o principal evento responsável pela atividade herbicida desse grupo.

5.2 Principais ingredientes ativos e Aplicações agronômicas

Os herbicidas inibidores dos microtúbulos compreendem diferentes famílias químicas, sendo as dinitroanilinas o grupo de maior importância agronômica e econômica (**Figura 7**). Essa família reúne a maioria dos ingredientes ativos historicamente utilizados na agricultura, incluindo trifluralina e pendimetalina. Embora outras famílias químicas também estejam incluídas no Grupo 3, como as piridinas e as fosforoamidatas, sua participação no mercado é significativamente menor.

A trifluralina e a pendimetalina constituem os principais representantes desse mecanismo de ação. Ambas são utilizadas predominantemente em pré-emergência para o controle de gramíneas anuais e algumas espécies dicotiledôneas. A principal diferença entre elas está relacionada ao comportamento físico-químico: enquanto a trifluralina apresenta elevada volatilidade e suscetibilidade à fotodegradação, exigindo incorporação ao solo após a

aplicação (Rodrigues e Almeida, 2018), a pendimetalina possui menor volatilidade e maior flexibilidade operacional, favorecendo seu uso em aplicações superficiais e sistemas de plantio direto (Derr et al. 2015).

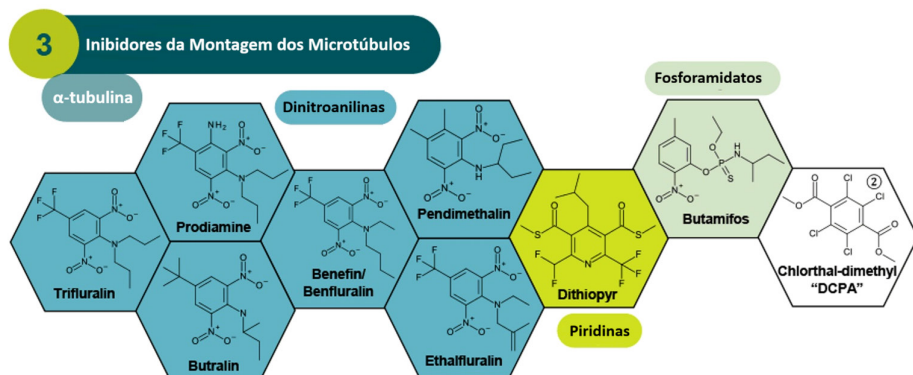


Figura 7. Principais famílias químicas dos herbicidas inibidores dos microtúbulos (Grupo 3) e exemplos de ingredientes ativos. Adaptado de HRAC (2026).

Por atuarem durante a germinação e emergência, os herbicidas inibidores dos microtúbulos apresentam elevada eficácia sobre plântulas, mas pouca ou nenhuma atividade sobre plantas já estabelecidas (Oliveira Jr., 2011). Seu espectro de controle está fortemente associado ao manejo de gramíneas anuais, incluindo espécies dos gêneros *Echinochloa*, *Digitaria*, *Eleusine* e *Urochloa*, embora algumas espécies dicotiledôneas também sejam controladas. Esse perfil contrasta com o das auxinas sintéticas, tradicionalmente utilizadas para o manejo de plantas daninhas de folhas largas.

Além do controle direto de plantas daninhas, os inibidores dos microtúbulos desempenham papel relevante em programas de manejo da resistência. Por apresentarem mecanismo de ação distinto dos herbicidas amplamente utilizados em pós-emergência, contribuem para diversificar os mecanismos de ação empregados nas áreas agrícolas e ampliar o controle residual (Norsworthy et al. 2012). Embora sua participação relativa tenha diminuído com a introdução de herbicidas mais recentes, permanecem componentes importantes de programas de manejo integrado de plantas daninhas.

5.3 Sintomas

Os sintomas provocados pelos herbicidas inibidores dos microtúbulos manifestam-se principalmente durante a germinação e os estádios iniciais de desenvolvimento. Em aplicações eficientes, as plantas suscetíveis podem morrer antes da emergência. Quando esta ocorre, as plântulas apresentam crescimento reduzido e baixo vigor (**Figura 8**).

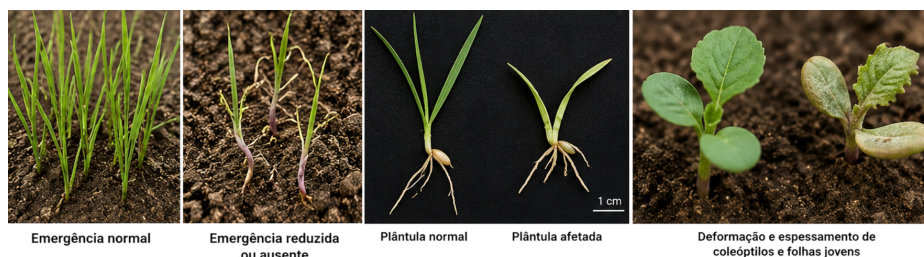


Figura 8. Sintomas característicos induzidos pelos herbicidas inibidores dos microtúbulos (Grupo 3), incluindo redução da emergência, encurtamento de plântulas e deformação de coleóptilos, folhas jovens e raízes.

Nas gramíneas, os sintomas mais característicos são observados no sistema radicular e no coleóptilo. As raízes tornam-se curtas, espessadas e frequentemente deformadas, enquanto o coleóptilo apresenta encurtamento e espessamento, dificultando a emergência da plântula. Como consequência, são frequentes falhas de emergência e redução do estande em áreas tratadas. Em espécies dicotiledôneas, predominam redução do crescimento, deformação de folhas jovens e alterações no desenvolvimento dos tecidos em expansão. Embora menos específicos que os observados em gramíneas, esses sintomas também refletem a interrupção da atividade meristemática e da formação de novos tecidos.

Diferentemente das auxinas sintéticas, os inibidores dos microtúbulos não induzem respostas sistêmicas complexas. Seus efeitos restringem-se aos órgãos jovens expostos ao herbicida durante a germinação e a emergência, principalmente raízes e coleóptilos. Por essa razão, esses herbicidas apresentam maior eficiência quando aplicados em pré-emergência ou imediatamente após a germinação das plantas daninhas.

5.4 Seletividade

A seletividade dos herbicidas inibidores dos microtúbulos está associada principalmente ao posicionamento do herbicida no solo e à capacidade das culturas de evitar a exposição de seus tecidos em crescimento a concentrações tóxicas. Diferentemente das auxinas sintéticas, cuja seletividade depende fortemente de processos fisiológicos e metabólicos, os inibidores dos microtúbulos apresentam seletividade predominantemente determinada por fatores físicos e morfológicos.

Após a aplicação, os herbicidas do grupo 3 permanecem concentrados nos primeiros centímetros do solo, formando uma zona tratada que intercepta as plântulas durante a germinação e emergência. Assim, a intensidade dos danos depende diretamente do contato entre os órgãos em crescimento e essa camada herbicida (Chen et al. 2021). Em muitas culturas, a maior profundidade de semeadura contribui para manter os pontos de crescimento afastados da zona tratada do solo, por meio de seletividade toponômica.

Diferenças morfológicas entre espécies também influenciam a seletividade. A posição dos meristemas, a arquitetura das plântulas e o desenvolvimento dos órgãos de absorção durante a germinação determinam o grau de exposição ao herbicida. Como resultado, culturas como soja, algodão e amendoim apresentam tolerância suficiente para permitir o uso seletivo desses produtos nas doses recomendadas, enquanto muitas gramíneas anuais são altamente sensíveis durante os estádios iniciais de desenvolvimento.

Processos metabólicos também podem contribuir para a tolerância, embora sua importância seja geralmente secundária em relação aos fatores físicos e morfológicos. Algumas culturas apresentam maior capacidade de metabolizar ou compartimentalizar pequenas quantidades do herbicida absorvido, reduzindo sua disponibilidade para interação com a tubulina.

A seletividade desses herbicidas também é influenciada pelas condições de aplicação. Doses excessivas, incorporação inadequada, chuvas intensas após a aplicação ou semeadura superficial podem aumentar a exposição das culturas ao herbicida e elevar o risco de fitotoxicidade. Nessas situações, podem ocorrer redução da emergência, encurtamento radicular e deformações de plântulas mesmo em espécies normalmente tolerantes. Em razão dessas características, os inibidores dos microtúbulos apresentam

seletividade relativamente estável e previsível quando utilizados de acordo com as recomendações agronômicas.

5.5 Comportamento ambiental

Os herbicidas inibidores dos microtúbulos do Grupo 3 são aplicados predominantemente ao solo e caracterizam-se por forte adsorção à matéria orgânica e às partículas de argila (Weber, 1990). Como consequência, permanecem concentrados na camada superficial, apresentando baixa mobilidade, reduzido potencial de lixiviação e elevada persistência na zona de germinação das sementes. Essa característica favorece a atividade residual e o controle dos fluxos iniciais de emergência das plantas daninhas, reduzindo o risco de movimentação para camadas mais profundas do perfil do solo (Vighi et al. 2017).

Entre os principais ingredientes ativos, a trifluralina destaca-se pela maior volatilidade e suscetibilidade à fotodegradação, razão pela qual tradicionalmente requer incorporação ao solo logo após a aplicação para minimizar perdas. A pendimetalina apresenta menor volatilidade e maior estabilidade na superfície do solo, favorecendo sua utilização em sistemas de plantio direto e em aplicações sem incorporação mecânica.

A persistência de herbicidas do grupo 3 varia conforme a molécula e as condições ambientais, sendo influenciada principalmente pela atividade microbiana, temperatura, umidade e teor de matéria orgânica (White et al. 2015; Coleman et al. 2020). Embora resíduos possam permanecer ativos por períodos prolongados em algumas situações, o risco de contaminação de águas subterrâneas é geralmente baixo devido à forte adsorção ao solo (Weber, 1990).

Do ponto de vista ambiental, a principal via de transporte ocorre pelo carregamento de partículas de solo associadas à erosão, especialmente após chuvas intensas. Em relação à saúde humana, os herbicidas do Grupo 3 apresentam toxicidade aguda geralmente baixa a moderada quando utilizados de acordo com as recomendações de segurança. A maior afinidade pela tubulina vegetal do que pela tubulina animal contribui para sua reduzida toxicidade em mamíferos, embora medidas adequadas de proteção individual permaneçam essenciais durante o manuseio e a aplicação.

5.6 Resistência

Os herbicidas inibidores dos microtúbulos apresentam um dos menores números de casos de resistência entre os mecanismos de ação utilizados na agricultura moderna. Até 2025, foram registrados mais de 40 casos distribuídos em apenas 12 espécies de plantas daninhas em todo o mundo (**Figura 9**) (Heap, 2026). A maioria dos registros concentra-se nos Estados Unidos e na Austrália em sistemas de produção de cereais e algodão.

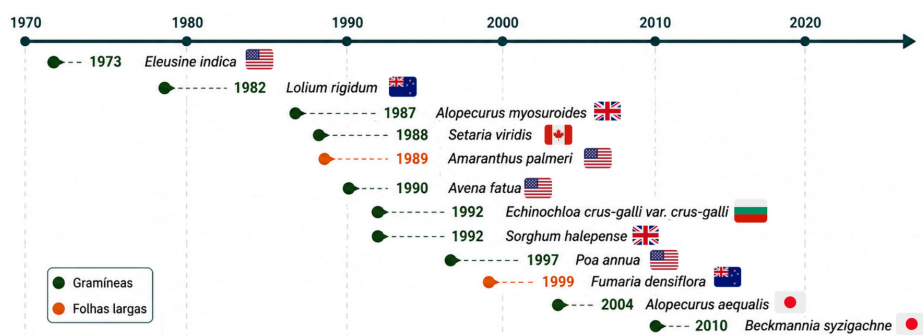


Figura 9. Cronologia dos primeiros casos de resistência a herbicidas inibidores dos microtúbulos (Grupo 3) registrados mundialmente.

A resistência ocorre predominantemente em gramíneas, com destaque para espécies dos gêneros *Eleusine*, *Lolium*, *Poa*, *Setaria*, *Alopecurus*, *Avena* e *Echinochloa*. Os primeiros casos foram descritos em *Eleusine indica* durante a década de 1970, poucos anos após a ampla adoção das dinitroanilinas (Mudge et al. 1984).

A resistência aos inibidores dos microtúbulos está associada principalmente a alterações no local de ação. Os mecanismos mais bem caracterizados envolvem mutações no gene da α -tubulina, que reduzem a afinidade das dinitroanilinas pela proteína e permitem a formação dos microtúbulos mesmo na presença do herbicida. Alterações nas posições 136, 202, 239, 243 e 268 da proteína já foram descritas em diferentes espécies resistentes (Chen et al. 2021). Mecanismos N-RELA, incluindo alterações na absorção, translocação e detoxificação, também foram relatados, porém com menor frequência.

Casos de resistência múltipla envolvendo inibidores da ALS, ACCase, EPSPS, PPO e fotossistemas I e II reforçam a importância da rotação de me-

canismos de ação e da integração de diferentes estratégias de manejo para preservar a eficácia desse grupo.

6 ANÁLISE COMPARATIVA E SÍNTESE FINAL

As auxinas sintéticas (Grupo 4) e os inibidores dos microtúbulos (Grupo 3) interferem em processos essenciais ao crescimento vegetal, porém por mecanismos distintos. As auxinas sintéticas desregulam a sinalização hormonal que controla o crescimento e o desenvolvimento das plantas, enquanto os inibidores dos microtúbulos atuam diretamente na divisão celular ao impedir a formação do fuso mitótico.

Essas diferenças explicam os contrastes observados em campo. As auxinas sintéticas promovem alterações sistêmicas associadas ao crescimento desordenado dos tecidos, enquanto os inibidores dos microtúbulos comprometem a formação de novas células, afetando principalmente a germinação e o desenvolvimento inicial das plântulas. Como consequência, os grupos diferem quanto aos sintomas, ao posicionamento no sistema produtivo, aos mecanismos de seletividade e ao risco de resistência. A **Tabela 1** sintetiza as principais diferenças entre esses mecanismos de ação.

O contraste agrônômico mais evidente está relacionado ao espectro de controle e à forma de utilização. As auxinas sintéticas são empregadas predominantemente em pós-emergência para o controle seletivo de espécies dicotiledôneas, enquanto os inibidores dos microtúbulos são utilizados principalmente em pré-emergência e apresentam elevada atividade sobre gramíneas anuais. Essas diferenças tornam os dois grupos complementares em programas de manejo de plantas daninhas.

Embora atuem por mecanismos distintos, ambos continuam desempenhando papel importante na agricultura moderna. As auxinas sintéticas permanecem entre as principais ferramentas para o controle de plantas daninhas de folhas largas, enquanto os inibidores dos microtúbulos mantêm relevância no manejo residual de gramíneas e na diversificação de mecanismos de ação. Em conjunto, esses grupos ilustram como a interferência sobre diferentes componentes do crescimento vegetal — sinalização hormonal e divisão celular — pode ser explorada de forma eficiente para o manejo sustentável de plantas daninhas.

Tabela 1. Comparação entre grupos de herbicidas que afetam o crescimento vegetal

Característica	Auxinas sintéticas (Grupo 4)	Inibidores dos microtúbulos (Grupo 3)
Processo afetado	Sinalização hormonal	Divisão celular
Alvo primário	Complexo receptor de auxina	α -tubulina
Principal efeito fisiológico	Crescimento desregulado	Bloqueio da mitose
Local de ação predominante	Tecidos meristemáticos e sistema vascular	Meristemas radiculares e caulinares
Aplicação predominante	Pós-emergência	Pré-emergência
Translocação	Sistêmica	Limitada
Espectro de controle	Principalmente dicotiledôneas	Principalmente gramíneas
Sintoma característico	Epinastia e encurvamento de caules	Raízes curtas e espessadas
Seletividade	Metabólica, fisiológica e anatômica	Posicional, morfológica e parcialmente metabólica
Persistência	Variável	Residual no solo
Risco de deriva	Elevado para alguns compostos (2,4-D e dicamba)	Baixo
Principais mecanismos de resistência	Metabolismo, alterações em receptores e sinalização de auxina	Mutações na α -tubulina
Principais ingredientes ativos	2,4-D, dicamba, picloram, triclopir e halauxifem	Trifluralina e pendimetalina

Agradecimentos

Alysson Dias Dalmas e Román Eleazar Ruiz-Romero agradecem à CAPES pela concessão de bolsas de pós-graduação.

Referências

- Aicklen I, Jugulam M, Gaines T, et al. Determination of the mechanisms of MCPA resistance in *Amaranthus powellii*. *Plant Direct* 9:e70105, 2025.
- Antuniassi UR, Carbonari CA, Mota AAB, et al. Dicamba volatility assessment in a tropical environment. *Adv Weed Sci* 42:e020240062, 2024.
- Appleby AP, Valverde BE. Behavior of dinitroaniline herbicides in plants. *Weed Technol* 3:198–206, 1989.
- Baskin TI. Anisotropic expansion of the plant cell wall. *Annu Rev Cell Dev Biol* 21:203–222, 2005.
- Baskin TI. On the alignment of cellulose microfibrils by cortical microtubules: a review and a model. *Protoplasma* 215:150–171, 2001.
- Behrens MR, Mutlu N, Chakraborty S, et al. Dicamba resistance: enlarging and preserving biotechnology-based weed management strategies. *Science* 316:1185–1188, 2007.
- Busi R, Goggin DE, Heap IM, et al. Weed resistance to synthetic auxin herbicides. *Pest Manag Sci* 74:2265–2276, 2018.
- Carbonari CA, Costa RN, Bevilaqua NC, et al. Volatilization of standalone dicamba and dicamba plus glyphosate as function of volatility reducer and different surfaces. *Agriculture* 10:495, 2020.
- Carbonari CA, Costa RN, Giovanelli BF, et al. Volatilization of dicamba diglycolamine salt in combination with glyphosate formulations and volatility reducers in Brazil. *Agronomy* 12:1001, 2022a.
- Carbonari CA, Costa RN, Giovanelli BF, Velini ED. Evaluating methods and factors that affect dicamba volatility. *Adv Weed Sci* 40:e020220014, 2022b.
- Costa RN, Gomes GGC, Palhano M, et al. Effect of pesticide and other crop protection product mixtures on dicamba volatilization. *Front Agron* 7:1627437, 2025.
- Calderón Villalobos LIA, Lee S, De Oliveira C, et al. A combinatorial TIR1/AFB–Aux/IAA co-receptor system for differential sensing of auxin. *Nat Chem Biol* 8:477–485, 2012.
- Cessna AJ, Grover R, Waite DT. Environmental fate of triclopir. *Rev Environ Contam Toxicol* 174:19–48, 2002.
- Chen J, Yu Q, Patterson E, Sayer C, Powles SB. Dinitroaniline herbicide resistance and mechanisms in weeds. *Front Plant Sci* 12:634018, 2021.
- Coleman NV, Rich DJ, Tang FHM, Vervoort RW, Maggi F. Biodegradation and abiotic degradation of trifluralin: a commonly used herbicide with a poorly understood environmental fate. *Environ Sci Technol* 54:10399–10410, 2020.
- Cosgrove DJ. Plant cell wall extensibility: connecting plant cell growth with cell wall structure, mechanics, and the action of wall-modifying enzymes. *J Exp Bot* 67:463–

476, 2016.

Dayan FE, Barker A, Bough R, et al. Herbicide mechanisms of action and resistance. In Moo-Young M, editor: *Comprehensive Biotechnology*. Vol. 4. Amsterdam, 2019, Elsevier, pp. 36–48.

Dayan FE, Mejia-Solorzano AM, Pelon A, et al. Mode of action of current herbicides and future prospects. *Ref Mod Life Sci* (In Press), doi: 10.1016/B978-0-443-24738-5.00074-4.

Derr J, Robertson L, Watson E. Leaching behavior of two pendimethalin formulations in a soilless growing medium. *Weed Sci* 63:555–560, 2015.

Egan JF, Mortensen DA. Quantifying vapor drift of dicamba herbicides applied to soybean. *Environ Toxicol Chem* 31:1023–1031, 2012.

Figueiredo MRA, Küpper A, Malone JM, et al. An in-frame deletion mutation in the degron tail of auxin coreceptor IAA2 confers resistance to the herbicide 2,4-D in *Sisymbrium orientale*. *Proc Natl Acad Sci USA* 119:e2105819119, 2022.

Galikovski GC, Vinciguera V, Schelter ML, et al. First report of giant arrowhead (*Sagittaria montevidensis*) with resistance to the synthetic auxin florpyrauxifen-benzyl. *Adv Weed Sci* 42, 2024.

Garcia NS, Dayan FE, Camargo ER, et al. Auxin-mimic herbicides dilemma: their benefits and limitations. *Pest Manag Sci* 81:4973–4992, 2025.

Ghanizadeh H, He L, Griffiths AG, et al. A novel mutation in IAA16 is associated with dicamba resistance in *Chenopodium album*. *Pest Manag Sci* 80:3675–3683, 2024.

Grossmann K, Kwiatkowski J. The mechanism of quinclorac selectivity in grasses. *Pestic Biochem Physiol* 66:83–91, 2000.

Grossmann K. Auxin herbicides: current status of mechanism and mode of action. *Pest Manag Sci* 66:113–120, 2010.

Hagen G, Guilfoyle T. Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors. *Plant Mol Biol* 49:373–385, 2002.

Hashimoto T. Microtubules in plants. *Arabidopsis Book* 13:e0179, 2015.

Heap I. *The International Herbicide-Resistant Weed Database*, 2025. Available at: <https://www.weedscience.org>. Accessed 07 Jun 2026.

HRAC. 2026 HRAC Global Herbicide MoA Classification, 2026. Available at: <https://hracglobal.com/tools/2026-hrac-global-herbicide-moa-classification>. Accessed 07 Jun 2026.

Jacob P, Figueiredo MRA, Peres LEP, Nissen S, Gaines T. Auxinic herbicides, mechanisms of action, and weed resistance: a look into recent plant science advances. *Sci Agric* 72:356–362, 2015.

Johnson WG, Lavy TL, Gbur EE. Sorption, mobility and degradation of triclopyr and

2,4-D on four soils. *Weed Sci* 43:678–684, 1995.

Lim SH, Kim H, Noh TK, et al. Baseline sensitivity of *Echinochloa crus-galli* and *E. oryzicola* to florypyrauxifen-benzyl, a new synthetic auxin herbicide, in Korea. *Front Plant Sci* 12:656642, 2021.

McCauley CL, McAdam SAM, Bhide K, et al. Transcriptomics in *Erigeron canadensis* reveals rapid photosynthetic and hormonal responses to auxin herbicide application. *J Exp Bot* 71:3701–3709, 2020.

Mithila J, Hall JC, Johnson WG, Kelley KB, Riechers DE. Evolution of resistance to auxinic herbicides: historical perspectives, mechanisms of resistance, and implications for broadleaf weed management in agronomic crops. *Weed Sci* 59:445–457, 2011.

Montgomery JS, Soni N, Marques Hill S, et al. A transposable element insertion in AUX/IAA16 disrupts splicing and causes auxin resistance in *Bassia scoparia*. *Plant J* 123:e70339, 2025.

Moreno-Serrano D, Gaines TA, Dayan FE. Current status of auxin-mimic herbicides. *Outlooks Pest Manag* 35:105–112, 2024.

Mudge LC, Gossett BJ, Murphy TR. Resistance of goosegrass (*Eleusine indica*) to dinitroaniline herbicides. *Weed Sci* 32:591–594, 1984.

Mueller TC, Steckel LE, Shekoofa A. Effect of 2,4-D formulation on volatility under field conditions. *Weed Technol* 36:462–467, 2022.

Nandula, V.K. Herbicide resistance traits in maize and soybean: current status and future outlook. *Plants*, 8:337, 2019

Norsworthy JK, Ward SM, Shaw DR, et al. Reducing the risks of herbicide resistance: best management practices and recommendations. *Weed Sci* 60:31–62, 2012.

Oliveira Júnior RS, Constantin J, Inoue MH. Mecanismos de ação de herbicidas. In Oliveira Júnior RS, Constantin J, Inoue MH, editors: *Biologia e Manejo de Plantas Daninhas*. Curitiba, 2011, Omnipax, pp. 141–192.

Oseland E, Shannon K, Zhou J, et al. Evaluating the spectral response and yield of soybean following exposure to sublethal rates of 2,4-D and dicamba at vegetative and reproductive growth stages. *Remote Sens* 13:3682, 2021.

Paredes AR, Somerville CR, Ehrhardt DW. Visualization of cellulose synthase demonstrates functional association with microtubules. *Science* 312:1491–1495, 2006.

Passos ABRJ, Souza MF, Silva DV, et al. Persistence of picloram in soil with different vegetation managements. *Environ Sci Pollut Res* 25:23986–23991, 2018.

Peterson MA, McMaster SA, Riechers DE, Skelton J, Stahlman PW. 2,4-D past, present, and future: a review. *Weed Technol* 30:303–345, 2016.

Qi Y, Krishnan M, Tucker M, Boutsalis P, Preston C. A deletion upstream of the degreen of AclAA27 leads to auxinic herbicide resistance in *Arctotheca calendula*. *Pest Manag Sci* 81:6377–6384, 2025a.

- Qi Y, Krishnan M, Tucker M, Boutsalis P, Preston C. An 18 base pair in-frame deletion in the degron tail of IAA2 provides resistance to 2,4-D and dicamba in *Brassica tournefortii*. *Pestic Biochem Physiol* 213:106481, 2025b.
- Rodrigues BN, Almeida FS. *Guia de Herbicidas*. 7ª ed. Londrina, 2018, Edição dos Autores, 764 p.
- Sandalio LM, Rodríguez-Serrano M, Romero-Puertas MC. Leaf epinasty and auxin: a biochemical and molecular overview. *Plant Sci* 253:187–193, 2016.
- Song Y. Insight into the mode of action of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) as an herbicide. *J Integr Plant Biol* 56:106–113, 2014.
- Taiz L, Møller IM, Murphy A, Zeiger E. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 7ª ed. Porto Alegre, 2024, Artmed, 864 p.
- Tan X, Calderon-Villalobos LIA, Sharon M, et al. Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase. *Nature* 446:640–645, 2007.
- Tena G. TIR1 and AFB1, so close yet so different. *Nat Plants* 9:1171, 2023.
- Todd OE, Figueiredo MRA, Morran S, et al. Synthetic auxin herbicides: finding the lock and key to weed resistance. *Plant Sci* 300:110631, 2020.
- Torra J, Alcántara-de la Cruz R, de Figueiredo MRA, et al. Metabolism of 2,4-D in plants: comparative analysis of metabolic detoxification pathways in tolerant crops and resistant weeds. *Pest Manag Sci* 80:6041–6052, 2024.
- Traxler C, Gaines TA, Küpper A, Luemmen P, Dayan FE. The nexus between reactive oxygen species and the mechanism of action of herbicides. *J Biol Chem* 299:105267, 2023.
- Vaughn KC, Lehnert LP. Mitotic disrupter herbicides. *Weed Sci* 39:450–457, 1991.
- Vighi M, Matthies M, Solomon KR. Critical assessment of pendimethalin in terms of persistence, bioaccumulation, toxicity, and potential for long-range transport. *J Toxicol Environ Health B Crit Rev* 20:1–21, 2017.
- Wang H, Li X, Ren Y, et al. Low expression of auxin receptor EcaFB4 confers resistance to florpyrauxifen-benzyl in *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. *Pestic Biochem Physiol* 204:106099, 2024.
- Weber JB. Behavior of dinitroaniline herbicides in soils. *Weed Technol* 4:394–406, 1990.
- White PM, Potter TL, Lima IM. Sugarcane and pinewood biochar effects on activity and aerobic soil dissipation of metribuzin and pendimethalin. *Ind Crops Prod* 74:737–744, 2015.
- Woodward AW, Bartel B. Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann Bot* 95:707–735, 2005.
- Wright TR, Shan G, Walsh TA, et al. Robust crop resistance to broadleaf and grass

herbicides provided by aryloxyalkanoate dioxygenase transgenes. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:20240–20245, 2010.

Yu Z, Zhang F, Friml J, Ding Z. Auxin signaling: research advances over the past 30 years. *J Integr Plant Biol* 64:371–392, 2022.

Integração Fisiológica e Agronômica dos Herbicidas e Perspectivas Futuras

Román Eleazar Ruíz-Romero¹

Vinicius Pereira Cunha²

Caio Vitagliano Santi Rossi³

Guilherme Braga Pereira Braz⁴

Ricardo Alcántara-de la Cruz⁵

1 INTRODUÇÃO

Ao longo desta obra, os herbicidas foram abordados sob diferentes perspectivas, incluindo sua evolução histórica, interação com as plantas e o ambiente, classificação e mecanismos de ação. Esses temas foram apresentados de forma complementar, permitindo compreender desde os fundamentos do controle químico até os processos fisiológicos e bioquímicos responsáveis pela atividade herbicida. Entretanto, os herbicidas raramente atuam de forma isolada nos sistemas agrícolas. Na prática, diferentes mecanismos de ação são combinados em misturas (em tanque ou formuladas comercialmente), aplicações sequenciais e programas de manejo. Nessas situações, a resposta observada não depende exclusivamente do mecanismo de ação de cada molécula, mas também das interações estabelecidas entre os ingredientes ativos, plantas e a dinâmica no ambiente (Damalas, 2004; Beckie e Harker, 2017).

À medida que os programas de manejo se tornaram mais complexos, compreender como diferentes herbicidas interagem passou a ser tão importante quanto conhecer seus mecanismos de ação individuais. Além de ampliar o espectro de controle, as combinações de herbicidas podem modificar processos fisiológicos e alterar a intensidade da resposta biológica, resultan-

1 Eng. Agr., Mestrando em Fitotecnia, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: roman.romero@ufv.br

2 Eng. Agr., Mestrando em Fitotecnia, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: vinicius.p.cunha@ufv.br

3 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Rossi&D Manejo, Uberlândia. E-mail: cavsragro@gmail.com

4 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UniRV, Rio Verde, Brasil. E-mail: guilhermebraz@unirv.edu.br

5 Eng. Agr., M.Sc., D.Sc., Professor, UFV, Viçosa, Brasil. E-mail: ricardo.delacruz@ufv.br

do em interações aditivas, sinérgicas ou antagônicas (Colby, 1967; Barbieri et al. 2022). Compreender essas interações é fundamental para interpretar a eficácia agrônômica das aplicações e definir o posicionamento mais adequado dos herbicidas nos sistemas de produção.

Ao mesmo tempo, a disponibilidade limitada de novos mecanismos de ação renovou o interesse por sítios bioquímicos pouco explorados, mecanismos não convencionais e estratégias capazes de aumentar a longevidade das tecnologias existentes (Duke e Dayan, 2022; Maienfisch e Koerber, 2025). Esse cenário também reforçou a necessidade de utilizar de forma mais eficiente os herbicidas já disponíveis. Assim, a eficácia dos herbicidas depende não apenas das moléculas utilizadas, mas também da forma como elas são posicionadas nos programas de manejo.

Este capítulo amplia a discussão apresentada nos capítulos anteriores ao explorar como diferentes mecanismos de ação se relacionam entre si, como essas interações influenciam o desempenho dos herbicidas e como esse conhecimento pode ser utilizado para construir estratégias de manejo mais eficientes e sustentáveis.

2 LIMITES DOS MECANISMOS CLÁSSICOS E EVOLUÇÃO DA RESISTÊNCIA

A evolução dos herbicidas ao longo do século XX disponibilizou diferentes mecanismos de ação para o controle de plantas daninhas. Entretanto, poucos grupos herbicidas passaram a concentrar grande parte das aplicações realizadas nos principais sistemas agrícolas. O uso intensivo e repetitivo desses mecanismos ao longo das últimas décadas exerceu elevada pressão de seleção sobre populações de plantas daninhas, favorecendo o aumento da frequência de indivíduos resistentes (Powles e Yu, 2010; Délye et al. 2013).

A resistência aos herbicidas constitui um exemplo clássico de evolução adaptativa sob pressão de seleção. Ao longo do tempo, a seleção de indivíduos capazes de sobreviver às aplicações reduziu a eficácia dos herbicidas e dificultou o controle das espécies que compõem a comunidade infestante (Powles e Yu, 2010; Gaines et al. 2020). Inicialmente restrita a poucos casos documentados, a resistência tornou-se um dos principais desafios do manejo moderno de plantas daninhas, sendo registrada em diversas espécies e associada a diferentes grupos de herbicidas utilizados na agricultura (Heap, 2026). Entre as situações mais preocupantes estão a resistência cruzada, na

qual um biótipo apresenta capacidade de sobrevivência a diferentes ingredientes ativos de um mesmo mecanismo de ação, e a resistência múltipla, caracterizada pela capacidade de sobreviver a herbicidas que atuam por diferentes mecanismos de ação (Délye et al. 2013; Gaines et al. 2020). Em ambos os casos, as opções de controle tornam-se mais limitadas e o manejo passa a exigir estratégias progressivamente mais complexas.

A distribuição dos casos de resistência entre os mecanismos de ação também evidencia que a evolução da resistência não depende exclusivamente da intensidade de uso dos herbicidas. Alguns mecanismos amplamente utilizados apresentam número relativamente moderado de casos de resistência, enquanto outros acumulam grande quantidade de casos mesmo representando pequena proporção da área tratada (**Figura 1**). Essa diferença reflete a interação entre pressão de seleção, características do mecanismo de ação e capacidade adaptativa das populações de plantas daninhas, resultando em diferentes níveis de risco para a evolução da resistência (Busi et al. 2018; Moss et al. 2019; Heap, 2026).

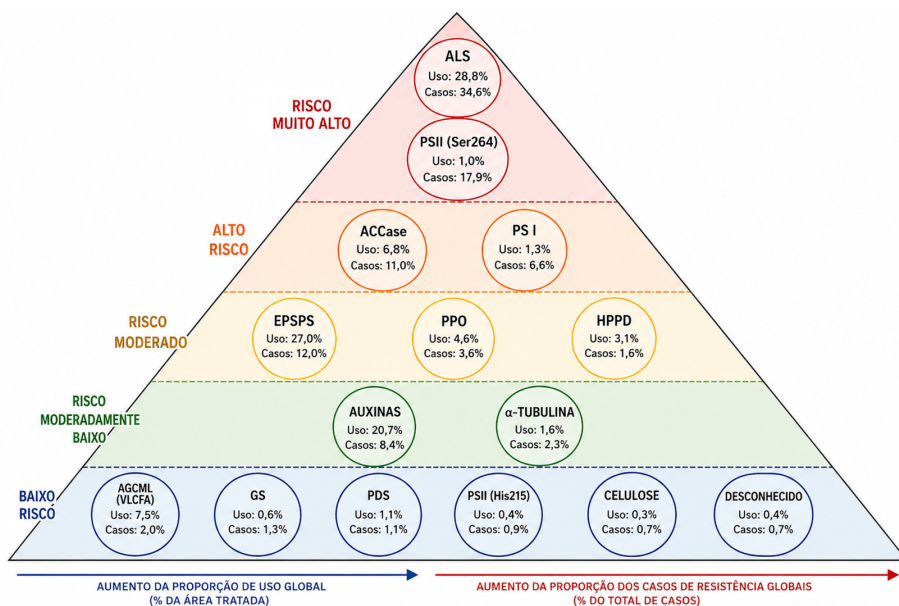


Figura 1. Classificação atualizada do risco de evolução da resistência para diferentes mecanismos de ação de herbicidas, considerando a proporção de uso global (% da área tratada) e a proporção dos casos de resistência registrados mundialmente (% casos únicos). Dados de uso adaptados de Busi et al. (2018) e casos de resistência adaptados de Heap (2026).

Embora alguns mecanismos de ação apresentem maior propensão à seleção de resistência, essa classificação não deve ser interpretada como uma característica fixa ou permanente. A evolução da resistência depende da interação entre pressão de seleção, intensidade de uso dos herbicidas, características biológicas das espécies e capacidade adaptativa das populações de plantas daninhas. Portanto, alterações nesses fatores podem modificar a dinâmica evolutiva da resistência ao longo do tempo, resultando em mudanças na classificação relativa de risco dos mecanismos de ação conforme novos casos são documentados.

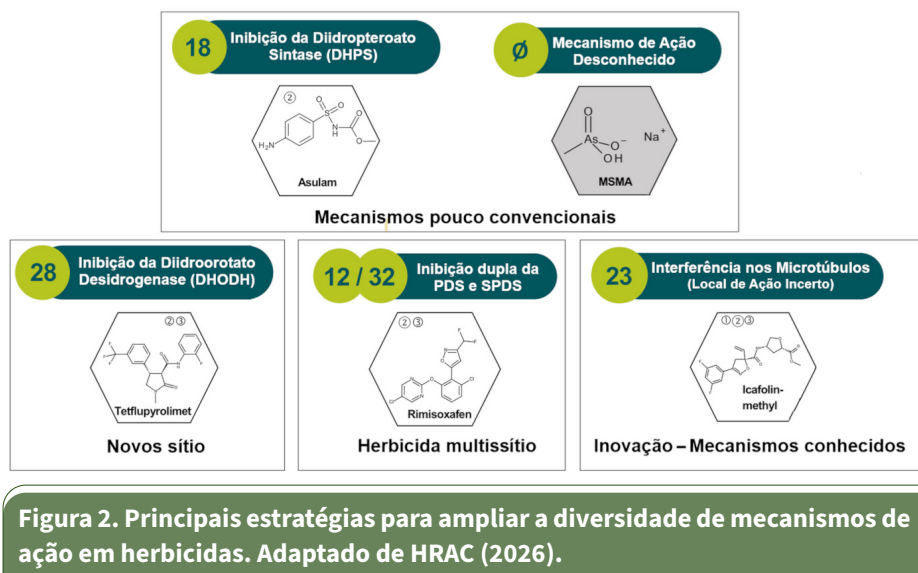
Ao mesmo tempo em que a resistência tem aumentado, a descoberta de novos mecanismos de ação tem se tornado progressivamente mais lenta. A identificação de sítios bioquímicos inéditos, associada às exigências técnicas e regulatórias do desenvolvimento de herbicidas, reduziu a frequência de novas introduções de ingredientes ativos em nível comercial (Duke e Dayan, 2022; Maiefisch e Koerber, 2025). Além disso, as companhias direcionaram maior investimento ao desenvolvimento de culturas geneticamente modificados (transgênicos) tolerantes a herbicidas em vez de novos mecanismos de ação. Como consequência, a agricultura passou a conviver com uma combinação desafiadora: o aumento contínuo da resistência e a disponibilidade limitada de novos mecanismos de ação. Nessas condições, preservar a eficácia das tecnologias existentes tornou-se tão importante quanto desenvolver novas moléculas (Gaines et al. 2021; Duke e Dayan, 2022; Dayan et al. 2026).

A busca por soluções para o manejo da resistência passou a seguir diferentes caminhos, incluindo a exploração de novos sítios bioquímicos, mecanismos pouco convencionais, moléculas com múltiplos sítios e novas estruturas químicas associadas a mecanismos já conhecidos (Duke e Dayan, 2022). Essas abordagens ampliam as opções disponíveis para o manejo de plantas daninhas e refletem algumas das principais tendências observadas no desenvolvimento recente de herbicidas.

3 INOVAÇÃO EM MECANISMOS DE AÇÃO E DESCOBERTA DE HERBICIDAS

A inovação em herbicidas não depende exclusivamente da descoberta de novos mecanismos de ação. A exploração de processos fisiológicos pouco utilizados, a identificação de novos sítios bioquímicos, o desenvolvimento

de herbicidas multissítio e a introdução de novas moléculas associadas a mecanismos já conhecidos representam diferentes estratégias de inovação na ciência dos herbicidas (Duke e Dayan, 2022; Duke et al. 2024; Maienfisch e Koerber, 2025). Os exemplos apresentados a seguir incluem herbicidas já comercializados, moléculas recentemente introduzidas e compostos ainda em desenvolvimento, ilustrando algumas das principais tendências observadas na pesquisa e no desenvolvimento de herbicidas (**Figura 2**).



3.1 Herbicidas de mecanismos pouco convencionais

Embora a maioria dos herbicidas utilizados na agricultura esteja associada a mecanismos de ação amplamente estabelecidos, alguns compostos atuam sobre processos fisiológicos menos explorados ou apresentam mecanismos ainda não completamente esclarecidos. Esses exemplos evidenciam que a diversidade funcional dos mecanismos de ação vai além dos grupos tradicionalmente utilizados no manejo de plantas daninhas (Duke et al. 2024).

3.1.1 Asulam: inibição da biossíntese de folatos

O asulam é um herbicida seletivo pertencente à família química dos carbamatos, utilizado principalmente no controle de samambaias e algumas espécies de plantas daninhas em culturas específicas. Classificado pelo

HRAC (2026) no Grupo 18, atua sobre o metabolismo dos folatos por meio da inibição da enzima diidropteroato sintase (DHPS), responsável por uma etapa fundamental dessa via biossintética (Pallett, 2002; Vadlamani et al. 2022). Estudos anteriores já indicavam que o asulam interferia em processos relacionados à síntese de nucleotídeos e ao crescimento celular, embora seu mecanismo de ação ainda não estivesse completamente esclarecido à época (Kidd et al. 1982).

Os folatos desempenham papel central nas reações de transferência de carbono, participando da síntese de ácidos nucleicos e aminoácidos. Como consequência, a inibição da DHPS compromete a divisão e o crescimento celular, afetando principalmente tecidos meristemáticos (Vadlamani et al. 2022). Os sintomas mais característicos incluem redução do crescimento, clorose e necrose de tecidos jovens (Pallett, 2002).

3.1.2 MSMA: *toxicidade arsenical multifatorial*

O ácido monossódico metanoarsenato (MSMA) pertence ao grupo dos herbicidas organoarsenicais e é utilizado principalmente no manejo de plantas daninhas em gramados, áreas não agrícolas e algumas culturas perenes, como cana-de-açúcar. Recentemente, esse herbicida tem sido avaliado para uso na dessecação pré-semeadura de diferentes culturas, por não apresentar atividade residual prolongada. Do ponto de vista do mecanismo de ação, o MSMA é classificado pelo HRAC (2026) no Grupo Ø, que reúne herbicidas com mecanismo e/ou sítio de ação desconhecido ou não completamente caracterizado. Diferentemente da maioria dos herbicidas, o MSMA apresenta atividade associada à interferência em múltiplos processos metabólicos, sendo considerado um herbicida de ação multissítio.

Após a absorção, o MSMA pode ser convertido em diferentes espécies de arsênio capazes de alterar múltiplas funções celulares. Compostos arsenicais afetam a produção de energia, modificam a atividade enzimática e promovem estresse oxidativo, resultando em danos a membranas, proteínas e ácidos nucleicos (Chen e Rosen, 2020; Eldan e Masue-Slowey, 2024). Como consequência, os sintomas incluem clorose, necrose e redução do crescimento. A fitotoxicidade do MSMA resulta da perturbação simultânea de diferentes processos fisiológicos, e não da inibição de um único sítio bioquímico.

3.2 Novos sítios bioquímicos

A identificação de sítios metabólicos ainda não explorados comercialmente continua sendo uma das principais estratégias para ampliar o número de mecanismos de ação disponíveis (Duke e Dayan, 2022; Maienfisch e Koerber, 2025).

3.2.1 *Tetflupyrolimet: inibição da DHODH*

O tetflupyrolimet representa um dos exemplos mais recentes da busca por novos mecanismos de ação. Descoberto em 2014 e recentemente aprovado para uso em alguns mercados, encontra-se em processo de expansão regulatória e comercial em diferentes países, incluindo o Brasil. Classificado pelo HRAC (2026) no novo Grupo 28, atua no metabolismo vegetal por meio da inibição da diidroorotato desidrogenase (DHODH), enzima responsável por uma etapa essencial da biossíntese de pirimidinas (Selby et al. 2023).

As pirimidinas constituem componentes fundamentais dos ácidos nucleicos e participam diretamente dos processos de replicação do DNA, transcrição do RNA e síntese proteica. Ao limitar a disponibilidade desses compostos, a inibição da DHODH compromete o crescimento e a divisão celular, afetando principalmente tecidos com elevada atividade metabólica. Como consequência, os sintomas incluem redução do crescimento, clorose e morte de tecidos meristemáticos (Selby et al. 2023). O tetflupyrolimet exemplifica o potencial de vias metabólicas historicamente pouco exploradas como fonte de novos mecanismos de ação herbicida.

3.3 Herbicidas multissítio

Grande parte dos herbicidas comerciais foi desenvolvida para atuar sobre um único sítio molecular. Mais recentemente, entretanto, surgiram estratégias voltadas à interferência simultânea em múltiplos processos fisiológicos dentro do desenvolvimento de novos herbicidas (Duke et al. 2024; Maienfisch e Koerber, 2025).

3.3.1 *Rimisoxafem: integração de múltiplos sítios fisiológicos*

O rimisoxafem, atualmente em fase pré-comercial, representa um exemplo da estratégia multissítio ao combinar a inibição da fitoeno desa-

turase (PDS – Grupo 12) e da solanesil difosfato sintase (SDPS – Grupo 32) (Maienfisch e Koerber, 2025; HRAC, 2026). Por interferir simultaneamente na biossíntese de carotenoides e plastoquinona, sua atividade está associada principalmente a processos dependentes da luz e à manutenção da integridade funcional do aparato fotossintético.

A PDS participa da biossíntese de carotenoides, pigmentos responsáveis pela proteção dos tecidos fotossintéticos contra danos fotooxidativos. A SDPS, por sua vez, está envolvida na biossíntese de plastoquinona, molécula essencial para o transporte de elétrons na fotossíntese. A inibição simultânea dessas vias compromete tanto a proteção quanto o funcionamento do sistema fotossintético. Como consequência, ocorre intensa desorganização metabólica, acompanhada pelo aumento da suscetibilidade ao estresse oxidativo e pelo comprometimento do crescimento das plantas (Kang et al. 2023, 2025).

3.4 Inovação química em mecanismos conhecidos

A inovação também pode ocorrer sem a descoberta de novos mecanismos de ação. O desenvolvimento de novas moléculas associadas a sítios já conhecidos continua sendo uma importante fonte de avanços na ciência dos herbicidas (Duke et al. 2024, 2026).

3.4.1 Icafolin: uma nova geração de inibidores da tubulina

O icafolin-metil representa uma nova geração de herbicidas em desenvolvimento que atuam sobre a tubulina. Classificado pelo HRAC (2026) no Grupo 23, interfere em processos relacionados ao crescimento e à divisão celular. Embora esse mecanismo seja conhecido há décadas, a molécula apresenta características químicas e biológicas que ampliam seu potencial agrônomo, incluindo elevada atividade herbicida, seletividade e eficácia sobre populações resistentes a outros mecanismos de ação (Haaf et al. 2025; Eckelmann et al. 2026). A principal inovação do icafolin reside na atividade pós-emergente, característica incomum entre os inibidores da α -tubulina (Grupo 3) tradicionalmente utilizados em aplicações pré-emergentes. Essa característica amplia as possibilidades de utilização agrônoma dos inibidores da tubulina em programas de manejo.

Além dos exemplos apresentados nesta seção, diversos outros herbicidas e candidatos encontram-se em diferentes fases de desenvolvimento e

avaliação regulatória, incluindo compostos que atuam sobre a biossíntese lipídica, como o dimesulfazet, novos inibidores da PPO, como o epirifenacil e os trifluorometilpirazóis, além de novas gerações de inibidores da ACCase derivadas da classe dos ketoenóis (Maienfisch e Koerber, 2025). Em conjunto, essas iniciativas demonstram que a inovação em herbicidas continua ativa e ocorre por múltiplas abordagens complementares.

Independentemente da estratégia utilizada, a resposta final das plantas depende da integração entre os mecanismos de ação envolvidos e os processos fisiológicos afetados. Essa interação constitui a base dos fenômenos de aditividade, antagonismo e sinergismo discutidos na próxima seção.

4 INTERAÇÕES FISIOLÓGICAS ENTRE HERBICIDAS

A aplicação de misturas herbicidas constitui uma das principais estratégias do manejo moderno de plantas daninhas. Além de ampliar o espectro de controle, as misturas permitem combinar mecanismos de ação distintos e reduzir a dependência de um número limitado de herbicidas. Por isso, a utilização conjunta de ingredientes ativos tornou-se prática rotineira em diversos sistemas agrícolas, especialmente em programas voltados ao manejo da resistência (Beckie et al. 2019; Gaines et al. 2021).

A resposta das plantas às misturas de herbicidas nem sempre corresponde à simples soma dos efeitos observados para cada ingrediente ativo aplicado isoladamente. As interações resultam de processos fisiológicos que podem modificar a absorção, a translocação, o metabolismo ou a expressão dos danos celulares, influenciando a intensidade e a natureza da resposta biológica observada (Damalas, 2004; Ritz et al. 2021; Barbieri et al. 2022). Assim, a resposta final depende da integração entre mecanismos de ação, fisiologia vegetal e ambiente.

As interações entre herbicidas podem manifestar-se como aditividade, antagonismo ou sinergismo (**Figura 3**). Embora essas categorias simplifiquem processos fisiológicos complexos, fornecem uma estrutura útil para interpretar o comportamento das misturas em condições experimentais e de campo (Colby, 1967; Ritz et al. 2021).

As interações fisiológicas entre herbicidas diferem das incompatibilidades físico-químicas de calda. As interações fisiológicas resultam de alterações em processos da planta, incluindo absorção, translocação, metabolismo ou expressão dos danos causados pelos herbicidas. Em contraste, as

incompatibilidades de calda resultam de alterações físico-químicas da mistura, como precipitação, floculação, separação de fases, mudanças no pH ou redução da estabilidade da calda. Embora ambos os processos possam influenciar o desempenho dos herbicidas em campo, representam fenômenos distintos.

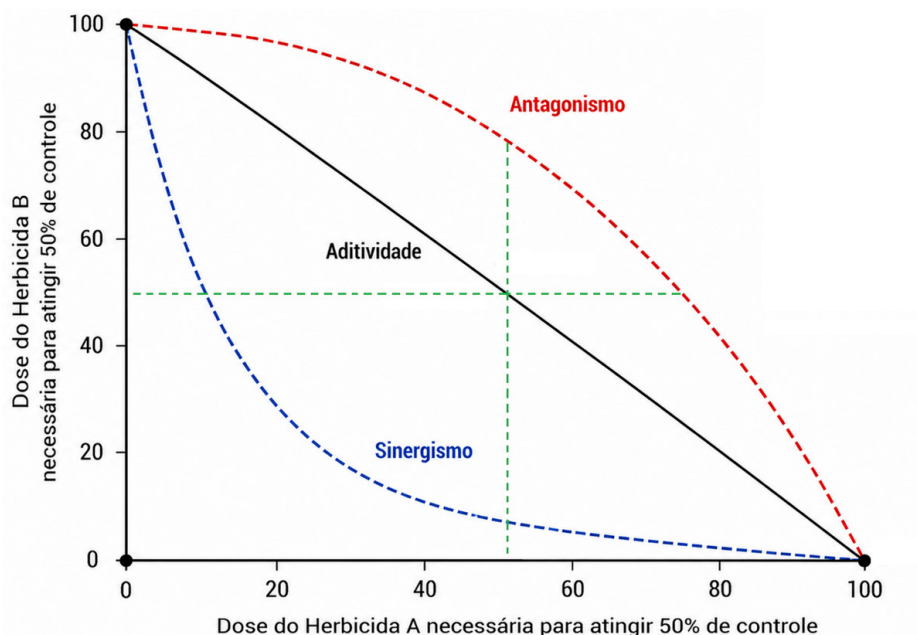


Figura 3. Representação conceitual das relações entre antagonismo, aditividade e sinergismo em misturas herbicidas.

4.1 Aditividade

A aditividade ocorre quando a resposta observada corresponde à soma dos efeitos individuais dos herbicidas aplicados isoladamente (Colby, 1967; Ritz et al. 2021). Embora receba menos atenção que o antagonismo e o sinergismo, esse é provavelmente o resultado mais comum das misturas em condições de campo.

Respostas aditivas já justificam o uso de misturas, especialmente quando o objetivo é ampliar o espectro de controle, reduzir o custo operacional para pulverização ou combinar mecanismos de ação distintos em programas de manejo da resistência. Exemplos típicos incluem associações entre graminicidas e latifolicidas, nas quais cada componente atua sobre grupos

distintos de plantas daninhas sem interferir significativamente na atividade do outro. De forma semelhante, a combinação entre herbicidas aplicados em pós-emergência e àqueles contendo ação residual produz efeitos aditivos ao integrar controle imediato e supressão de novos fluxos de emergência.

4.2 Antagonismo

O antagonismo ocorre quando a resposta obtida com a aplicação da mistura em tanque entre herbicidas é inferior àquela prevista a partir dos efeitos individuais dos ingredientes ativos (Ritz et al. 2021; Barbieri et al. 2022). Esse comportamento pode resultar de alterações na absorção, translocação e/ou metabolismo dos compostos e representa uma das interações mais estudadas.

Um dos exemplos mais conhecidos envolve associações entre herbicidas sistêmicos e de contato. Compostos como diquate, glufosinato e saflufenacil promovem rápida destruição dos tecidos foliares, podendo reduzir a absorção e a translocação dos sistêmicos aplicados em mistura (**Figura 4A**). Esse fenômeno é importante quando o sucesso do controle depende da movimentação desses herbicidas para tecidos meristemáticos ou órgãos subterrâneos de reserva (Bethke et al. 2013; Moraes et al. 2021).

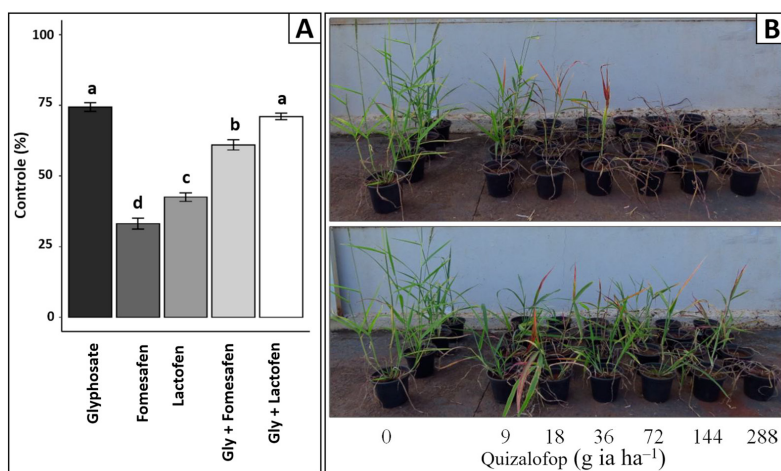


Figura 4. Exemplos de antagonismo fisiológico entre herbicidas. A) Antagonismo entre glifosato e inibidores da PPO no controle de *Amaranthus palmeri*. B) Antagonismo entre quizalofope e 2,4-D no controle de *Digitaria insularis*. Adaptado de Gomes et al. (2020) e Moraes et al. (2021).

O antagonismo também pode ocorrer entre herbicidas sistêmicos. Um exemplo clássico envolve associações entre inibidores da ACCase e herbicidas auxínicos, nas quais alterações fisiológicas induzidas pelos auxínicos comprometem a atividade dos graminicidas. Esse comportamento é observado em aplicações envolvendo inibidores da ACCase e 2,4-D para o manejo de *Digitaria insularis* (**Figura 4B**) (Gomes et al. 2020).

4.3 Sinergismo

O sinergismo ocorre quando a resposta observada supera aquela prevista pela soma dos efeitos individuais dos herbicidas. Em muitos casos, esse comportamento resulta da convergência sobre processos fisiológicos comuns ou da amplificação de danos celulares provocados por diferentes mecanismos de ação.

Um exemplo ocorre na associação entre inibidores da HPPD e do PSII (Barbieri et al. 2022). A redução da disponibilidade de plastoquinona promovida pelos inibidores da HPPD aumenta a suscetibilidade das plantas aos efeitos do bloqueio do transporte de elétrons causado pelos inibidores do PSII. Como resultado, ocorre intensificação do estresse fotooxidativo e dos danos celulares (**Figura 5A**) (Hugie et al. 2008).

Outro exemplo envolve a associação entre glufosinato e inibidores da PPO. A inibição da glutamina sintetase pelo glufosinato afeta a disponibilidade de glutamato, um metabólito central que participa de múltiplas vias biossintéticas, incluindo a formação de tetrapirróis. Simultaneamente, os inibidores da PPO bloqueiam etapas da biossíntese da clorofila e favorecem o acúmulo de intermediários fotossensibilizantes. A convergência desses processos aumenta a formação de espécies reativas de oxigênio e intensifica os danos fotooxidativos, resultando em níveis de controle superiores aos esperados para os herbicidas aplicados isoladamente (**Figura 5B**) (Takano et al. 2020).

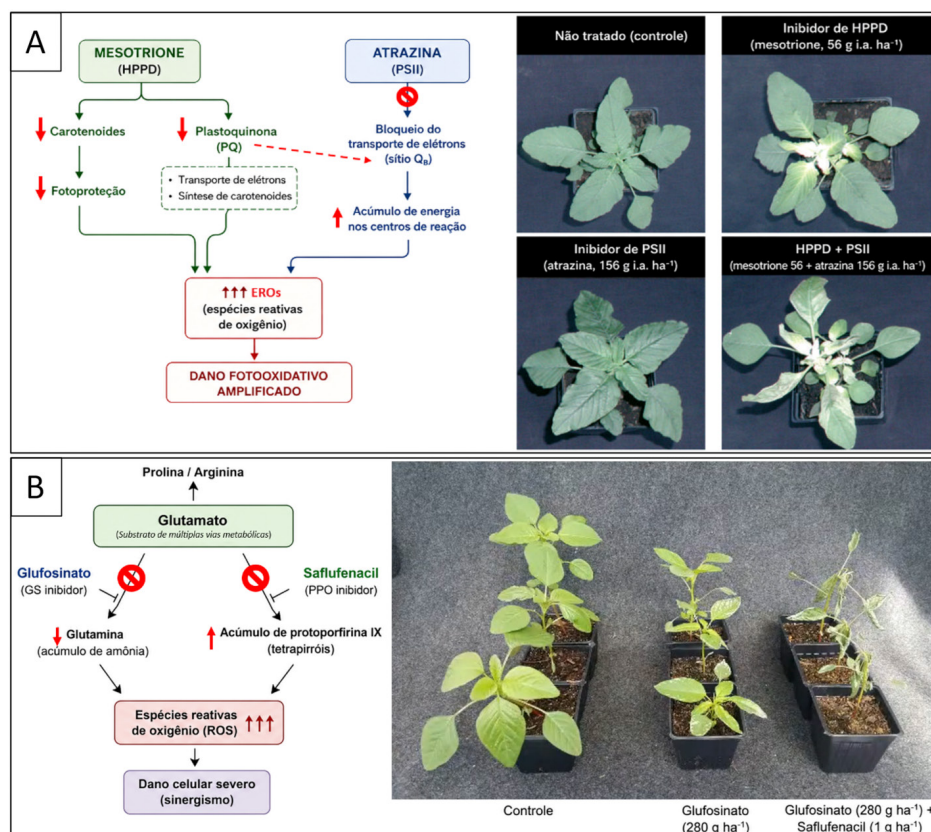


Figura 5. A) Sinergismo entre mesotriona (inibidor da HPPD) e atrazina (inibidor do PSII) em *Amaranthus retroflexus*. B) Sinergismo entre glufosinato (inibidor da GS) e saflufenacil (inibidor da PPO) em *A. palmeri*. Adaptado de Hugie et al. (2008) e Takano et al. (2020).

5 INTEGRAÇÃO DE HERBICIDAS NO MANEJO DE PLANTAS DANINHAS

As interações entre herbicidas não devem ser interpretadas exclusivamente sob a perspectiva fisiológica. Embora conceitos como aditividade, antagonismo e sinergismo sejam fundamentais para compreender o comportamento das misturas, sua relevância agrônoma depende dos objetivos do manejo, das características biológicas das espécies infestantes e da forma como os herbicidas são posicionados no sistema produtivo.

Em sistemas agrícolas, a eficácia de uma estratégia não é determinada apenas pela intensidade da injúria provocada pelos herbicidas, mas por sua capacidade de interromper o ciclo biológico das plantas daninhas e redu-

zir sua interferência sobre a cultura (Norsworthy et al. 2012; Westwood et al. 2018). Portanto, a escolha entre misturas em tanque, aplicações sequenciais, herbicidas sistêmicos ou de contato depende da biologia das plantas daninhas, da dinâmica de infestação e dos objetivos do manejo.

5.1 A forma de reprodução como critério para o manejo

A forma de reprodução das plantas daninhas constitui um dos principais fatores que determinam a interpretação agrônômica das interações herbicidas. Espécies cuja perpetuação depende predominantemente da produção de sementes apresentam exigências de manejo distintas daquelas capazes de se propagar por estruturas vegetativas (Cousens e Mortimer, 1995; Radosevich et al. 2007).

Em espécies que se propagam por sementes, o principal objetivo do manejo consiste em impedir a reposição do banco de sementes do solo. A eliminação eficiente e rápida da parte aérea com herbicidas de contato normalmente é suficiente para interromper o ciclo da planta e reduzir sua contribuição para futuras infestações. Espécies dos gêneros *Conyza* spp. (complexo de buvas), *Amaranthus* spp. (complexo de carurus) e *Bidens* spp. (complexo de picão-preto) exemplificam essa condição, na qual a persistência da infestação está diretamente associada à elevada produção e dispersão de sementes (Radosevich et al. 2007).

A forma de reprodução não explica sozinha a resposta das plantas ao controle herbicida. Algumas espécies propagadas exclusivamente por sementes podem apresentar elevada capacidade de regeneração após aplicações pouco eficazes. O capim-pé-de-galinha (*Eleusine indica*), por exemplo, não possui estruturas vegetativas especializadas de propagação, mas plantas desenvolvidas apresentam intensa capacidade de perfilhamento e rebrota a partir de meristemas basais (Alcántara-de la Cruz et al. 2025). Nessas situações, a sobrevivência desses tecidos pode permitir a recuperação da planta, conferindo comportamento semelhante ao observado em espécies perenes.

Por outro lado, espécies capazes de se propagar vegetativamente apresentam desafios adicionais ao manejo. Rizomas, tubérculos, bulbos, estolões e outras estruturas de reserva permitem a regeneração da planta mesmo após a destruição da parte aérea. Nesses casos, o sucesso do controle depende não apenas da intensidade da injúria da parte aérea, mas da

capacidade dos herbicidas de atingir os tecidos responsáveis pela rebrota (Radosevich et al. 2007). Espécies como tiririca (*Cyperus rotundus*), grama-seda (*Cynodon dactylon*) e capim-massambará (*Sorghum halepense*) ilustram essa condição. O capim-amargoso (*Digitaria insularis*) ocupa posição intermediária, pois sua disseminação ocorre principalmente por sementes, mas plantas perenizadas podem desenvolver rizomas que favorecem sua sobrevivência e regeneração após o controle. Nesses casos, a translocação dos herbicidas para meristemas e órgãos de reserva assume maior importância que a velocidade de dessecação da parte aérea.

A distinção entre espécies anuais e perenes, embora útil, nem sempre é suficiente para orientar decisões de manejo. Em muitos casos, compreender quais estruturas garantem a sobrevivência e a perpetuação da infestação é mais importante do que apenas o ciclo biológico. Por isso, determinadas interações entre herbicidas (sistêmicos) podem apresentar excelente desempenho em algumas espécies e resultados limitados em outras.

5.2 Misturas em tanque

A utilização de misturas em tanque constitui uma das estratégias mais difundidas no manejo moderno de plantas daninhas. Entre suas principais vantagens destacam-se a ampliação do espectro de controle, a combinação de mecanismos de ação distintos e a possibilidade de controlar simultaneamente espécies com diferentes padrões de suscetibilidade (Beckie e Harker, 2017). Além dos benefícios operacionais, as misturas representam uma ferramenta importante para programas de manejo da resistência, uma vez que reduzem a probabilidade de sobrevivência de indivíduos resistentes (Norsworthy et al. 2012; Beckie et al. 2019).

Os benefícios das misturas nem sempre dependem da ocorrência de sinergismo fisiológico. Em muitos casos, o ganho agrônomo decorre da complementaridade entre os herbicidas envolvidos. Enquanto uma molécula apresenta maior eficácia sobre determinadas espécies, outra amplia o espectro de controle, contribui com diferente local de ação ou acrescenta atividade residual. Esse princípio está presente em diversas formulações comerciais e programas de manejo, especialmente na associação entre herbicidas pós-emergentes e residuais (**Tabela 1**), em que o benefício resulta principalmente da combinação de características complementares, como controle da vegetação estabelecida e redução de novos fluxos de emergên-

cia, e não necessariamente da intensificação da atividade biológica de um herbicida sobre o outro (Beckie e Harker, 2017). Da mesma forma, a ocorrência de antagonismo fisiológico não implica necessariamente redução da viabilidade agrônômica da mistura, desde que o nível final de controle atenda aos objetivos do manejo.

Tabela 1. Exemplos de associações herbicidas e seus principais benefícios agrônômicos

Objetivo agrônômico	Herbicidas associados	Principal benefício
Ampliação do espectro de controle	Atrazina + mesotriona	Controle complementar de gramíneas e folhas largas
Manejo da resistência	2,4-D + glifosato	Diversificação de mecanismos de ação e ampliação do espectro de controle
Dessecação associada ao controle residual	S-metolaclo-ro + glifosato	Controle da vegetação existente e de novos fluxos de emergência
Controle residual ampliado	Diflufenican + metribuzim	Controle residual de amplo espectro e diversificação de mecanismos de ação

5.3 Antagonismo fisiológico e suas implicações agrônômicas

O antagonismo é frequentemente interpretado como um resultado indesejável das misturas herbicidas. Entretanto, sua relevância prática depende do contexto biológico e agrônômico em que ocorre (Damalas, 2004; Beckie e Harker, 2017). Associações entre herbicidas de contato e sistêmicos ilustram bem essa situação: embora o antagonismo fisiológico esteja amplamente documentado, suas consequências agrônômicas podem variar de acordo com a espécie-alvo e os objetivos do manejo.

Em plantas anuais, nas quais o principal objetivo é impedir a produção de sementes, a rápida dessecação da parte aérea frequentemente possui maior importância agrônômica que a máxima translocação do herbicida sistêmico. Nessas condições, associações envolvendo glifosato e herbicidas de contato podem apresentar desempenho satisfatório, mesmo quando ocorre algum grau de antagonismo fisiológico. Um exemplo é a associação entre glifosato e glufosinato que, embora apresente controle inferior ao esperado para uma resposta aditiva, pode chegar a superar o obtido com cada herbicida aplicado isoladamente (**Figura 6**) (Besançon et al. 2018).

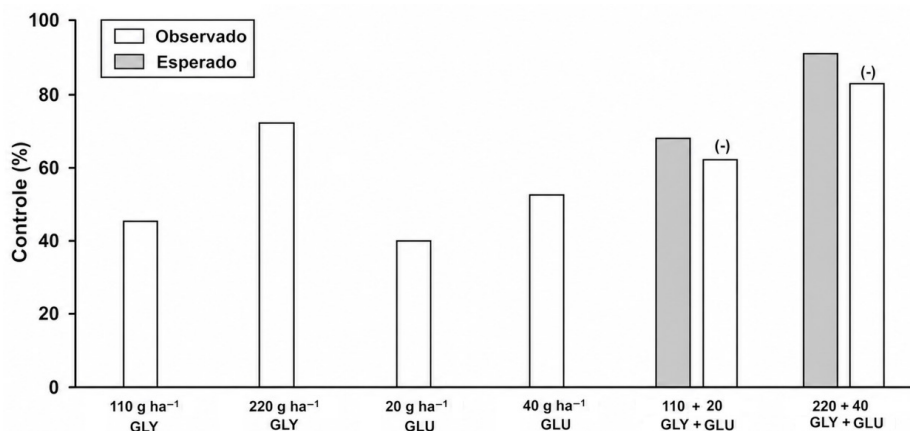


Figura 6. Antagonismo entre glifosato (GLY) e glufosinato (GLU) em *Abutilon theophrasti* aos 14 dias após a aplicação. O controle observado foi inferior ao esperado pelo modelo de aditividade de Colby. Adaptado de Besançon et al. (2018).

Em situações de entressafra curta ou quando há necessidade de rápida implantação da cultura subsequente, esse tipo de resposta pode justificar agronomicamente o uso da mistura, mesmo na presença de antagonismo fisiológico. Nesses casos, a velocidade de dessecação proporcionada pelo herbicida de contato e a eficiência operacional frequentemente assumem maior relevância prática do que a maximização da atividade do herbicida sistêmico, tornando o antagonismo fisiológico de menor importância do ponto de vista agrônomo.

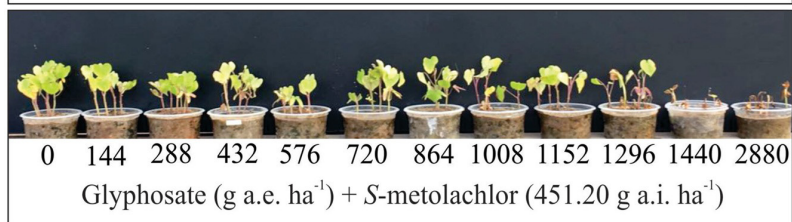
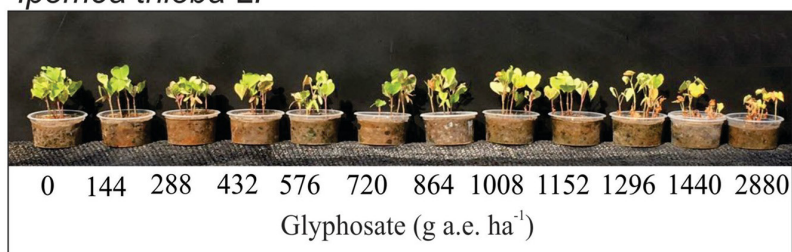
Em contrapartida, em espécies perenes ou propagadas vegetativamente, a limitação da translocação pode comprometer o controle de rizomas, tubérculos e outras estruturas de reserva, favorecendo a rebrota. Nesses casos, preservar a atividade sistêmica assume maior importância que a velocidade de dessecação. Assim, a mesma mistura pode ser inadequada para espécies perenes e perfeitamente aceitável em programas voltados ao controle de plantas anuais (Norsworthy et al. 2012).

5.4 Aplicações sequenciais

As aplicações sequenciais representam uma alternativa importante para explorar os benefícios de diferentes mecanismos de ação sem necessariamente submetê-los às mesmas condições de interação observadas

em misturas em tanque (Norsworthy et al. 2012; Beckie e Harker, 2017). Em programas de dessecação pré-plantio, por exemplo, herbicidas sistêmicos podem ser utilizados inicialmente para maximizar a translocação para tecidos meristemáticos e estruturas subterrâneas. Posteriormente, herbicidas de contato podem ser aplicados para acelerar a dessecação da parte aérea, reduzir a interferência das plantas daninhas e facilitar a implantação da cultura.

Ipomea triloba L.



Euphorbia heterophylla L.

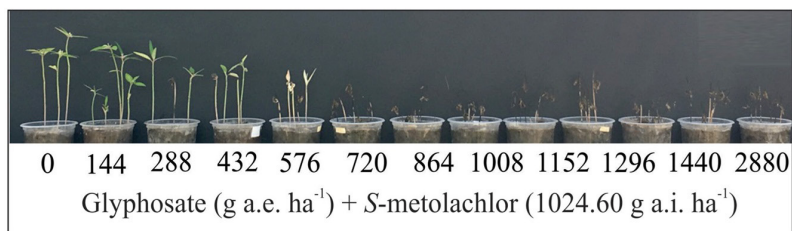
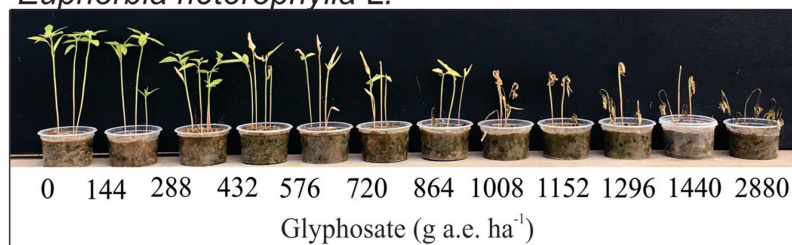


Figura 7. Efeito do S-metolachloro aplicado em pré-emergência sobre a eficácia do glifosato em *Ipomea triloba* e *Euphorbia heterophylla*. Adaptado de Files et al. (2025).

Estratégias semelhantes podem ser utilizadas no manejo de espécies perenes, nas quais a eficiência do controle depende da movimentação inicial dos herbicidas sistêmicos para órgãos de reserva. Nesses casos, a separação temporal das aplicações permite preservar a atividade sistêmica antes da destruição dos tecidos foliares.

As aplicações sequenciais também podem alterar a suscetibilidade das plantas aos tratamentos subsequentes. O S-metolacoloro, aplicado em pré-emergência, pode reduzir a deposição de ceras cuticulares/epicuticulares em espécies como corda-de-viola (*Ipomoea triloba*) e leiteiro (*Euphorbia heterophylla*), favorecendo a absorção do glifosato aplicado posteriormente em pós-emergência e aumentando os níveis de controle (**Figura 7**) (Files et al. 2025). Nesse caso, o benefício resulta não apenas da complementaridade temporal entre os herbicidas, mas também da alteração da resposta da planta ao tratamento subsequente.

5.5 Integração entre dessecação e controle residual

Uma das transformações mais importantes do manejo moderno de plantas daninhas foi a integração entre herbicidas destinados à dessecação da vegetação existente e herbicidas residuais capazes de controlar fluxos subsequentes de emergência (Norsworthy et al. 2012; Westwood et al. 2018).

Historicamente, a dessecação pré-plantio tinha como principal objetivo eliminar a vegetação presente na área antes da semeadura. O aumento de espécies de difícil controle e a evolução da resistência aos herbicidas colocaram os herbicidas residuais novamente em posição de destaque nos programas de manejo. Nessa abordagem, herbicidas pós-emergentes promovem o controle da vegetação estabelecida, enquanto moléculas residuais reduzem a emergência de novas plantas durante o estabelecimento da cultura (Norsworthy et al. 2012).

Herbicidas como S-metolacoloro, sulfentrazona, diclosulam, flumioxazina e metribuzim são frequentemente utilizados nesse contexto, isoladamente ou em associação com herbicidas de dessecação. A ampla adoção dessa estratégia levou ao desenvolvimento de formulações e programas de manejo que combinam ação imediata e atividade residual na mesma operação. Nesses casos, o benefício agrônômico resulta da complementaridade temporal dos mecanismos de ação e não necessariamente da interação fisiológica entre os herbicidas (Beckie e Harker, 2017). Portanto, o sucesso

do manejo depende não apenas da escolha dos mecanismos de ação, mas também da forma e do momento em que são integrados ao longo do ciclo da cultura e da planta daninha.

Em sistemas tropicais intensivos, como aqueles baseados na sucessão soja-milho e em curtas janelas de entressafra, essa integração assume importância ainda maior. A sobreposição de fluxos de emergência, a presença de plantas remanescentes da cultura anterior e a pressão de seleção contínua exigem estratégias que combinem o controle da vegetação estabelecida com a supressão de novos fluxos de emergência, considerando a biologia das espécies-alvo e a dinâmica do sistema produtivo.

6 INTEGRAÇÃO DOS MECANISMOS DE AÇÃO EM PROGRAMAS DE MANEJO

A evolução da resistência aos herbicidas evidenciou que a eficácia de um mecanismo de ação não depende apenas de sua capacidade de controlar plantas daninhas, mas também da forma como é utilizado ao longo do tempo. O uso repetitivo dos mesmos mecanismos favorece a seleção de populações resistentes e reduz a longevidade das tecnologias disponíveis (Powles e Yu, 2010; Alcántara-de la Cruz et al. 2026). Portanto, a preservação da eficácia dos herbicidas e tecnologias existentes tem se tornado parte central dos programas de manejo.

A integração de mecanismos de ação busca reduzir a pressão de seleção sobre as populações de plantas daninhas e manter a eficiência do controle ao longo das sucessivas safras. Para isso, diferentes estratégias podem ser utilizadas, incluindo misturas, aplicações sequenciais, herbicidas residuais e a combinação de práticas químicas e não químicas (Norsworthy et al. 2012; Beckie e Harker, 2017).

6.1 Diversificação da pressão de seleção

A diversificação da pressão de seleção constitui um dos fundamentos do manejo da resistência. O objetivo não é apenas utilizar diferentes mecanismos de ação, mas evitar que uma mesma população seja continuamente submetida ao mesmo processo seletivo ao longo das gerações (Norsworthy et al. 2012; Beckie et al. 2019).

A diversificação pode ser obtida por meio da rotação de mecanismos de ação entre safras, da utilização de misturas efetivas e da integração entre herbicidas residuais e pós-emergentes. Entretanto, a simples alternância entre grupos herbicidas não garante redução da pressão de seleção. Para que a estratégia seja efetiva, os mecanismos empregados devem contribuir de forma significativa para o controle das espécies-alvo. Caso contrário, os mesmos indivíduos continuarão sendo selecionados independentemente do número de mecanismos presentes no programa de manejo (Beckie e Harker, 2017; Gaines et al. 2021). Assim, a diversificação dos mecanismos de ação deve ser entendida como uma estratégia para reduzir oportunidades de seleção e não apenas como a alternância de grupos herbicidas.

6.2 Integração entre controle químico e manejo integrado

Embora os herbicidas permaneçam entre as principais ferramentas para o manejo de plantas daninhas, sua utilização isolada raramente oferece uma solução duradoura para os desafios impostos pela resistência. Essa constatação fortaleceu o conceito de manejo integrado de plantas daninhas, no qual diferentes práticas são utilizadas de forma complementar para reduzir a dependência exclusiva do controle químico (Norsworthy et al. 2012; Westwood et al. 2018). Rotação de culturas, plantas de cobertura, controle de escapes, redução da produção de sementes e monitoramento das populações resistentes acrescentam novas fontes de mortalidade às plantas daninhas e reduzem a intensidade da seleção exercida pelos herbicidas.

6.3 Tomada de decisão em sistemas agrícolas

A escolha de herbicidas em condições de campo envolve fatores que vão além da eficácia biológica de uma molécula isolada. Espécies de plantas daninhas, estágio de desenvolvimento, histórico da área, presença de resistência, cultura implantada e objetivos do manejo influenciam diretamente na tomada de decisão.

Em muitas situações, o tratamento que proporciona o maior nível de controle imediato não é necessariamente aquele que oferece o melhor resultado para o sistema produtivo ao longo do tempo. Por isso, a escolha entre misturas, aplicações sequenciais, herbicidas residuais ou outras estratégias deve considerar não apenas a eficácia da aplicação atual, mas também seus efeitos sobre a dinâmica futura das populações de plantas daninhas

(Norsworthy et al. 2012; Beckie e Harker, 2017).

O manejo da resistência, portanto, não representa uma prática adicional ao controle químico, mas um componente do próprio processo de tomada de decisão. A escolha dos mecanismos de ação e sua integração com outras práticas de manejo influenciam tanto o controle obtido em uma safra quanto a preservação dessas tecnologias para as safras futuras (Norsworthy et al. 2012; Gaines et al. 2021).

7 PERSPECTIVAS FUTURAS DA CIÊNCIA DOS HERBICIDAS

A ciência dos herbicidas atravessa um período de transformação marcado pela expansão da resistência, pelo aumento das exigências regulatórias e ambientais e pela necessidade de manter elevados níveis de produtividade agrícola. O avanço da área dependerá tanto da inovação tecnológica quanto da capacidade de compreender os herbicidas dentro de sistemas agrícolas cada vez mais complexos (Westwood et al. 2018; Dayan et al. 2026).

7.1 Inovação e descoberta de herbicidas

A descoberta de novos herbicidas continuará desempenhando papel importante no manejo de plantas daninhas. A introdução recente de moléculas associadas a novos sítios bioquímicos demonstra que ainda existem oportunidades para ampliar a diversidade de mecanismos de ação disponíveis (Duke e Dayan, 2022; Maienfisch e Koerber, 2025).

Entretanto, o desenvolvimento de novos herbicidas ocorre em um contexto mais complexo do que aquele observado durante os períodos de maior expansão da indústria. Além da eficácia agronômica, novas moléculas devem atender exigências relacionadas à seletividade, segurança toxicológica, comportamento ambiental e viabilidade econômica. Como consequência, a inovação tende a depender cada vez mais da integração entre química, bioquímica, biologia molecular e ferramentas computacionais aplicadas à descoberta racional de compostos (Duke e Dayan, 2022).

O impacto dessas tecnologias dependerá não apenas de suas características biológicas, mas também da forma como serão incorporadas aos programas de manejo.

7.2 Agricultura digital e manejo de precisão

Paralelamente ao desenvolvimento de novos herbicidas, avanços em sensoriamento remoto, inteligência artificial, monitoramento em tempo real e aplicação localizada vêm transformando a forma como o controle químico é realizado (Westwood et al. 2018).

A crescente capacidade de detectar e identificar plantas daninhas em campo permite direcionar aplicações apenas para áreas infestadas, reduzindo o consumo de herbicidas e aumentando a eficiência operacional. Sistemas de pulverização seletiva, plataformas de suporte à decisão e ferramentas de análise de dados ampliam a precisão das intervenções e favorecem o manejo localizado das infestações.

Essas tecnologias não substituem os herbicidas, mas tornam sua utilização mais precisa, eficiente e integrada às necessidades de cada sistema de produção. Ao reduzir aplicações desnecessárias, considerar a variabilidade espacial das infestações e otimizar o posicionamento dos herbicidas, ferramentas digitais podem diminuir custos operacionais, reduzir impactos ambientais e atenuar a pressão de seleção exercida sobre as populações de plantas daninhas (Westwood et al. 2018).

À medida que essas tecnologias se tornam mais acessíveis, a tendência é que o manejo das plantas daninhas evolua de estratégias uniformes para abordagens cada vez mais específicas, adaptadas às características de cada área, infestação e sistema produtivo.

7.3 A ciência dos herbicidas como ciência de sistemas

Os desafios atuais evidenciam que a eficácia dos herbicidas não pode ser compreendida apenas a partir das características das moléculas ou dos mecanismos de ação envolvidos. A resposta observada em campo resulta da interação entre fisiologia vegetal, ambiente, dinâmica populacional das plantas daninhas e práticas de manejo adotadas no sistema produtivo. Da mesma forma, a evolução da resistência emerge da interação entre processos genéticos, ecológicos e agronômicos que atuam simultaneamente ao longo do tempo (Westwood et al. 2018; Gaines et al. 2021). A recente ascensão do capim-pé-de-galinha (*Eleusine indica*) como uma das plantas daninhas mais problemáticas dos sistemas agrícolas brasileiros ilustra essa complexidade, envolvendo simultaneamente elevada adaptação ecológica,

ampla produção de sementes, evolução de resistência a herbicidas e capacidade de persistência em ambientes intensivamente manejados (Alcántara-de la Cruz et al. 2025).

Em cenários desafiadores de manejo, conceitos oriundos da ecologia, da biologia evolutiva, da ciência de dados e da agricultura de precisão passam a complementar o conhecimento tradicional da química e da fisiologia vegetal. O avanço da ciência dos herbicidas dependerá cada vez mais da integração entre essas diferentes áreas do conhecimento, conectando processos moleculares, respostas fisiológicas e estratégias de manejo dentro de uma mesma estrutura conceitual (Westwood et al. 2018; Maienfisch e Koerber, 2025).

8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os herbicidas transformaram profundamente a agricultura moderna, mas sua contribuição vai além do controle de plantas daninhas. Ao longo de sua história, essas moléculas também se tornaram ferramentas para compreender o funcionamento das plantas, revelando processos fisiológicos, metabólicos e bioquímicos fundamentais para a biologia vegetal. Nesse sentido, esta obra procurou mostrar que compreender os herbicidas é também compreender as plantas e sua interação dinâmica com os sistemas agrícolas, fornecendo os fundamentos científicos para o desenvolvimento de estratégias de manejo mais eficientes e sustentáveis.

A eficácia de um herbicida resulta da interação entre suas propriedades, a fisiologia vegetal, o ambiente e as práticas de manejo. Da mesma forma, resistência, seletividade, metabolismo e comportamento ambiental representam diferentes manifestações de processos biológicos interconectados. Essa perspectiva evidencia a complexidade dos sistemas agrícolas e reforça a importância de integrar fatores biológicos, ambientais e agronômicos na construção de sistemas de manejo mais resilientes e sustentáveis, capazes de enfrentar os desafios atuais da ciência dos herbicidas.

A expansão da resistência, a crescente complexidade dos sistemas produtivos e a incorporação de novas tecnologias mostram que o avanço da ciência dos herbicidas depende não apenas da descoberta de novos herbicidas, mas também da compreensão das interações que ocorrem nos agroecossistemas. Mais do que identificar novos alvos bioquímicos ou desenvolver novas moléculas, o desafio consiste em compreender como diferentes

processos biológicos, agronômicos e ambientais influenciam a resposta das plantas e a sustentabilidade do manejo ao longo do tempo.

Uma das principais transformações da ciência dos herbicidas foi a ampliação da escala de análise. Se antes o foco estava na molécula e em seu mecanismo de ação, hoje os herbicidas são compreendidos como parte dos sistemas agrícolas em que são utilizados. A resposta das plantas, a evolução da resistência e a eficácia do manejo resultam da interação dinâmica entre processos biológicos, práticas agronômicas e condições ambientais ao longo do tempo e em diferentes escalas de produção.

Os herbicidas continuarão ocupando papel central na agricultura moderna. Entretanto, seu valor vai além da capacidade de controlar plantas daninhas. Novos mecanismos de ação, casos de resistência e avanços no manejo ampliam continuamente o conhecimento sobre as plantas e os sistemas agrícolas. Portanto, o estudo dos mecanismos de ação, do comportamento dos herbicidas e dos processos envolvidos na evolução da resistência não representa um ponto final, mas parte de um processo contínuo de aprofundamento da compreensão dos processos biológicos, agronômicos e ecológicos que sustentam a produtividade e a sustentabilidade dos sistemas agrícolas.

Agradecimentos

Román Eleazar Ruiz-Romero e Vinicius Pereira Cunha agradecem à CAPES pela concessão de bolsas de pós-graduação.

Referências

- Alcántara-de la Cruz R, Silva LBX, Takano HK, Barcellos Júnior LH, Mendes KF. The rise of *Eleusine indica* as Brazil's most troublesome weed. *Agronomy* 15:1759, 2025.
- Alcántara-de la Cruz R, Guidi YM, Ramirez-Castillo M, et al. Thirty years of glyphosate-resistant crops and weeds: Current situation and future prospects. *Pest Manag Sci* 82:5987–6009, 2026.
- Barbieri GF, Young BG, Dayan FE, et al. Herbicide mixtures: Interactions and modeling. *Adv Weed Sci* 40, e020220051, 2022.
- Beckie HJ, Ashworth MB, Flower KC. Herbicide resistance management: Recent developments and trends. *Plants* 8:161, 2019.
- Beckie HJ, Harker KN. Our top 10 herbicide-resistant weed management practices. *Pest Manag Sci* 73:1045–1052, 2017.

Besançon TE, Penner D, Everman WJ. Reduced translocation is associated with antagonism of glyphosate by glufosinate in giant foxtail (*Setaria faberi*) and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). *Weed Sci* 66:159–167, 2018.

Busi R, Goggin DE, Heap IM, et al. Weed resistance to synthetic auxin herbicides. *Pest Manag Sci* 74:2265–2276, 2018.

Chen J, Rosen BP. The Arsenic Methylation Cycle: How microbial communities adapted methylarsenicals for use as weapons in the continuing war for dominance. *Front Environ Sci* 8, 2020.

Colby SR. Calculating synergistic and antagonistic responses of herbicide combinations. *Weeds* 15:20–22, 1967.

Cousens R, Mortimer M. *Dynamics of Weed Populations*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

Damalas CA. Herbicide tank mixtures: Common interactions. *Int J Agric Biol* 6:209–212, 2004.

Dayan FE, Mejia-Solorzano AM, Pelon A, et al. Mode of action of current herbicides and future prospects. *Ref Mod Life Sci* (In Press), doi: 10.1016/B978-0-443-24738-5.00074-4.

Délye C, Jasieniuk M, Le Corre V. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends Genet* 29:649–658, 2013.

Duke SO, Dayan FE. The search for new herbicide mechanisms of action: Is there a ‘holy grail’? *Pest Manag Sci* 78:1303–1313, 2022.

Duke SO, Twitty A, Baker C, et al. New approaches to herbicide and bioherbicide discovery. *Weed Sci* 72:444–464, 2024.

Eckelmann D, Ribbe K, Barkowski T. Diastereomer specificity in soil degradation of icafofin-methyl – A new herbicide with favorable environmental fate properties. *Pestic Biochem Physiol* 219:106927, 2026.

Eldan M, Masue-Slowey Y. Environmental fate of monosodium methanearsonate (MSMA)—Part 1: Conceptual model. *Integr Environ Assess Manag* 20:1859–1875, 2024.

Files MC, Viana VE, Camargo ER, et al. S-metolachlor in pre-emergence reduces the leaf cuticular wax and increases the efficiency of glyphosate. *Pest Manag Sci* 81:1478–1486, 2025.

Gaines TA, Busi R, Küpper A. Can new herbicide discovery allow weed management to outpace resistance evolution? *Pest Manag Sci* 77:3036–3041, 2021.

Gaines TA, Duke SO, Morran S, et al. Mechanisms of evolved herbicide resistance. *J Biol Chem* 295:10307–10330, 2020.

Gomes HLL, Sambatti VC, Dalazen G. Sourgrass control in response to the association of 2,4-D to ACCase inhibitor herbicides. *Biosci J* 36:1126–1136, 2020.

Haaf KB, Peters O, Laber B, et al. The novel herbicide icafolin-methyl is a plant-specific inhibitor of tubulin polymerization. *Pest Manag Sci* 81:2652–2661, 2025.

Heap I. *The International Survey of Herbicide Resistant Weeds*. Available at: <http://www.weedscience.org>. Accessed 19 june 2026.

Herbicide Resistance Action Committee (HRAC). *Classification of Herbicides According to Mode of Action*. Available at: <https://www.hracglobal.com>. Accessed 19 june 2026.

Hugie JA, Bollero GA, Tranel PJ, Riechers DE. Defining the rate requirements for synergism between mesotrione and atrazine in redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Sci* 56:265–270, 2008.

Kang IH, Brabham C, Lee J, et al. Dual mode of action herbicide rimisoxafen targets both phytoene desaturase and solanesyl diphosphate synthase. *Pest Manag Sci* 81:6330–6339, 2025.

Kang IH, Emptage RP, Kim SI, Gutteridge S. A novel mechanism of herbicide action through disruption of pyrimidine biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA* 120:e2313197120, 2023.

Kidd BR, Stephen NH, Duncan HJ. The effect of asulam on purine biosynthesis. *Plant Sci Lett* 26:211–217, 1982.

Maienfish P, Koerber K. Recent innovations in crop protection research. *Pest Manag Sci* 81, 2406–2418, 2025.

Moraes JG, Butts TR, Anunciato VM, et al. Nozzle selection and adjuvant impact on the efficacy of glyphosate and PPO-inhibiting herbicide tank-mixtures. *Agronomy* 11:754, 2021.

Moss S, Ulber L, den Hoed I. A herbicide resistance risk matrix. *Crop Prot* 115:13–19, 2019.

Norsworthy JK, Ward SM, Shaw DR, et al. Reducing the risks of herbicide resistance: Best management practices and recommendations. *Weed Sci* 60:31–62, 2012.

Pallett KE. Herbicides, Asulam. In: Plimmer JR, Gammon DW, Ragsdale NA, editors. *Encyclopedia of Agrochemicals*. Hoboken: John Wiley e Sons; 2003.

Powles SB, Yu Q. Evolution in action: Plants resistant to herbicides. *Annu Rev Plant Biol* 61:317–347, 2010.

Ritz C, Streibig JC, Kniss A. How to use statistics to claim antagonism and synergism from binary mixture experiments. *Pest Manag Sci* 77:3890–3899, 2021.

Selby TP, Satterfield AD, Puri A, et al. Bioisosteric tactics in the discovery of tetflu-pyrolimet: A new mode-of-action herbicide. *J Agric Food Chem* 71:18197–18204, 2023.

Radosevich SR, Holt JS, Ghera CM. *Ecology of Weeds and Invasive Plants: Relationship to Agriculture and Natural Resource Management*. 3rd ed. Hoboken: John

Wiley e Sons, 2007.

Takano HK, Beffa R, Preston C, Westra P, Dayan FE. Glufosinate enhances the activity of protoporphyrinogen oxidase inhibitors. *Weed Sci* 68:324–332, 2020.

Vadlamani G, Sukhoverkov KV, Haywood J, et al. Crystal structure of *Arabidopsis thaliana* HPPK/DHPS, a bifunctional enzyme and target of the herbicide asulam. *Plant Commun* 3:100322, 2022.

Westwood JH, Charudattan R, Duke SO, et al. Weed Management in 2050: Perspectives on the Future of Weed Science. *Weed Sci* 66:275–285, 2018.

Apêndice – Conceitos e critérios técnicos relacionados à resistência de plantas daninhas a herbicidas

Esta seção apresenta conceitos fundamentais relacionados à resposta de plantas daninhas aos herbicidas, visando padronizar a terminologia utilizada ao longo da obra e estabelecer critérios técnicos para interpretar os mecanismos de resistência e os relatos documentados.

1 Suscetibilidade, tolerância e resistência

A resposta de plantas daninhas aos herbicidas pode variar conforme características genéticas, fisiológicas e bioquímicas das espécies e populações. Nesse contexto, é importante diferenciar os conceitos de suscetibilidade, tolerância e resistência.

- **Suscetibilidade** refere-se à resposta esperada de uma população de plantas daninhas a um herbicida aplicado conforme a dose recomendada em bula e as condições técnicas de uso, resultando no controle efetivo da espécie-alvo.
- **Tolerância** é a capacidade natural e herdável dos indivíduos de uma espécie sobreviverem e se reproduzirem após a aplicação de determinado herbicida, independentemente da seleção prévia pelo seu uso.
- **Resistência** é a capacidade herdável de indivíduos ou biótipos de uma espécie de planta daninha sobreviverem e se reproduzirem após exposição a um herbicida que, aplicado conforme as recomendações de bula e as condições técnicas de uso, normalmente controlaria indivíduos suscetíveis dessa mesma espécie. A resistência pode ser classificada conforme o padrão de resposta aos herbicidas em:
 - *Resistência simples* ocorre quando um biótipo apresenta resistência a um único herbicida.
 - *Resistência cruzada* ocorre quando um biótipo resistente a determinado herbicida também apresenta resistência a outros herbicidas com o mesmo mecanismo de ação.

- *Resistência múltipla* ocorre quando um biótipo apresenta resistência a dois ou mais herbicidas pertencentes a dois ou mais mecanismos de ação distintos.

2 Pressão de seleção e evolução da resistência

A evolução da resistência ocorre pela seleção de indivíduos resistentes presentes naturalmente nas populações de plantas daninhas. O herbicida não é o agente causador da resistência, mas atua como fator de seleção, favorecendo o aumento da frequência desses indivíduos ao longo das gerações. A velocidade desse processo depende da pressão de seleção exercida, do sistema de manejo, da biologia da espécie e do mecanismo de resistência envolvido.

Além da seleção local, a resistência também pode se estabelecer pela introdução de biótipos resistentes provenientes de outras áreas. A dispersão de sementes, propágulos ou fluxo gênico, assim como o transporte por máquinas, implementos agrícolas, água, vento ou animais, pode favorecer a ocorrência de resistência em áreas sem histórico prévio de seleção pelo mesmo herbicida. Esse processo reforça a importância do monitoramento de escapes, da redução da dispersão de sementes e de práticas que limitem a introdução de novos biótipos resistentes.

3 Mecanismos de resistência

Os mecanismos de resistência correspondem a alterações fisiológicas, bioquímicas ou moleculares que reduzem a atividade do herbicida. Esses mecanismos podem ser classificados como relacionados ao local de ação (RELA; *Target-Site Resistance* – TSR) ou não relacionados ao local de ação (N-RELA; *Non-Target-Site Resistance* – NTSR).

Os mecanismos **N-RELA** reduzem a quantidade efetiva de herbicida que alcança o local de ação em concentração suficiente para causar efeito fitotóxico. Incluem alterações na absorção, translocação, metabolismo, compartimentalização celular e outros processos fisiológicos que limitam a atividade do herbicida. Os mecanismos **RELA** envolvem alterações diretamente associadas ao alvo molecular do herbicida, incluindo mutações na proteína-alvo, alterações na expressão gênica ou amplificação do gene-alvo, permitindo a manutenção da atividade de processos essenciais mesmo

após a exposição ao herbicida.

Os mecanismos RELA e N-RELA podem ocorrer isoladamente ou combinados em um mesmo indivíduo ou biótipo resistente, contribuindo para diferentes padrões de resposta aos herbicidas.

4 Magnitude da resposta diferencial e fator R/S

A caracterização experimental da resistência utiliza frequentemente curvas dose-resposta para comparar populações suscetíveis e resistentes. Parâmetros como GR_{50} , ED_{50} ou LD_{50} permitem quantificar diferenças na resposta ao herbicida. A relação R/S (fator de resistência) corresponde à razão entre os parâmetros estimados para populações resistentes e suscetíveis, sendo utilizada como ferramenta comparativa em estudos de caracterização da resistência.

Expressões relacionadas à magnitude da resposta, diferenças entre populações ou fatores R/S são utilizadas exclusivamente em contexto experimental e comparativo. O fator R/S não constitui critério mínimo isolado para confirmação da resistência. Para fins de relato de novos casos no Brasil, devem prevalecer os critérios técnicos estabelecidos pela SBCPD e pelo HRAC-BR, incluindo resposta à dose recomendada em bula, confirmação experimental e herdabilidade, não havendo categorias oficiais de resistência baixa, média ou alta.

5 Confirmação e relato de novos casos de resistência

A confirmação de resistência deve seguir critérios técnicos padronizados que diferenciem falhas de controle decorrentes de fatores operacionais, ambientais ou de aplicação da ocorrência real de resistência. No Brasil, a SBCPD e o HRAC-BR recomendam um processo estruturado baseado nos 10 passos para confirmação e relato de resistência de plantas daninhas a herbicidas, incluindo:

1. histórico da área e suspeita inicial;
2. coleta adequada de sementes ou material vegetal;
3. comparação com população suscetível;
4. condução de bioensaios controlados;
5. avaliação da resposta à dose recomendada;

6. caracterização da resposta diferencial;
7. confirmação da herdabilidade;
8. identificação dos mecanismos envolvidos, quando aplicável;
9. validação técnica das informações;
10. documentação e relato do caso confirmado.

Informações adicionais sobre critérios de confirmação, relato e manejo da resistência podem ser consultadas no site do HRAC-BR.

6 Registros de resistência utilizados na obra

Os relatos de resistência apresentados nesta obra têm como referência o *International Herbicide-Resistant Weed Database (WeedScience)*, considerando a data de consulta indicada nas referências bibliográficas. Esses registros correspondem aos casos documentados disponíveis no momento da consulta e podem variar conforme a atualização das bases de dados e a inclusão de novos relatos. Recomenda-se consultar periodicamente o site do HRAC-BR e do *International Herbicide-Resistant Weed Database* para informações atualizadas sobre casos confirmados, espécies resistentes, locais de ação envolvidos e distribuição geográfica.

Nota técnica: Ao longo do texto, foi adotada a nomenclatura padronizada pelo Ministério da Agricultura e Pecuária (MAPA) para a denominação dos ingredientes ativos. Entretanto, em algumas figuras adaptadas de fontes originais, optou-se por manter a nomenclatura química estabelecida pela IUPAC (*International Union of Pure and Applied Chemistry*), a fim de preservar a terminologia utilizada na fonte original e respeitar a propriedade intelectual dos autores.

COMPREENDER PARA MANEJAR, CONHECER PARA INOVAR

Esta obra reúne, de forma integrada e atualizada, os principais conhecimentos sobre herbicidas, abordando desde a história da herbicidologia até os mais recentes avanços em biologia molecular, resistência de plantas daninhas e novas tecnologias.

Os capítulos exploram mecanismos de ação, seletividade, comportamento em plantas e no ambiente, resistência de plantas daninhas e estratégias de manejo, oferecendo uma visão ampla e profunda para estudantes, pesquisadores, consultores e profissionais do setor agrícola.

Uma referência essencial para compreender a ciência por trás dos herbicidas e sua aplicação sustentável nos sistemas agrícolas modernos.



MECANISMOS DE AÇÃO

Como os herbicidas atuam nas plantas.



SELETIVIDADE E COMPORTAMENTO

Fatores que determinam eficácia e segurança.



RESISTÊNCIA DE PLANTAS DANINHAS

Mecanismos, detecção e manejo integrado.



APLICAÇÃO E MANEJO

Boas práticas para maior eficiência e sustentabilidade.



NOVAS FRONTEIRAS

Biotecnologia, química verde e inovação no controle de plantas daninhas.



Sociedade Brasileira da
Ciência das Plantas Daninhas
(Brazilian Weed Science Society)



<https://www.hrac-br.org>

