

## Toxinas Produzidas por Fungos Fitopatógenos: Possibilidades de Uso no Controle de Plantas Daninhas



*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
Embrapa Amazônia Oriental  
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

## **Documentos 274**

# **Toxinas Produzidas por Fungos Fitopatógenos: Possibilidades de Uso no Controle de Plantas Daninhas**

*Célia Regina Tremacoldi  
Antônio Pedro da Silva Souza Filho*

Embrapa Amazônia Oriental  
Belém, PA  
2006

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

**Embrapa Amazônia Oriental**

Tv. Dr. Enéas Pinheiro, s/n.  
Caixa Postal 48. CEP 66095-100 – Belém, PA.  
Fone: (91) 3204-1000  
Fax: (91) 3276-9845  
www.cpatu.embrapa.br  
sac@cpatu.embrapa.br

**Comitê Local de Editoração**

Presidente: Gladys Ferreira de Sousa  
Secretário-Executivo: Moacyr Bernardino Dias-Filho  
Membros: Izabel Cristina Drulla Brandão, José Furlan Júnior, Lucilda Maria Sousa de Matos, Maria de Lourdes Reis Duarte, Vladimir Bonfim Souza, Walkymário de Paulo Lemos

**Revisão Técnica**

*Luiz Alexandre Nogueira de Sá* – Embrapa Meio Norte  
*Nilton Luiz de Souza* - Unesp

Supervisão editorial e normalização bibliográfica: *Adelina Belém*  
Editoração eletrônica: *Euclides Pereira dos Santos Filho*  
Ilustração da capa: *Vitor Trindade Lôbo*

**1ª edição**

Versão eletrônica (2006)

**Todos os direitos reservados.**

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Embrapa Amazônia Oriental**

---

Tremacoldi, Célia Regina

Toxinas produzidas por fungos fitopatógenos: possibilidades de uso no controle de plantas daninhas / Célia Regina Tremacoldi, Antônio Pedro da Silva Souza Filho.– Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2006.

22p. il. ; 21cm. - (Embrapa Amazônia Oriental. Documentos, 274).

ISSN 1517-2201

1. Doença de planta. 2. Vegetal inferior. 3. Substância tóxica. 4. Controle biológico. 5. Defesa vegetal. 6. Patógeno. 7. Produção agrícola. I. Souza Filho, Antônio Pedro da Silva. II. Título. III. Série.

---

CDD: 632.3

© Embrapa 2006

# **Autores**

## **Célia Regina Tremacoldi**

Engenheira Agrônoma, Doutora em Fitopatologia, Pesquisadora da Embrapa Amazônia Oriental, Belém, PA.

tremacol@cpatu.embrapa.br

## **Antônio Pedro da Silva Souza Filho**

Engenheiro Agrônomo, Doutor em Zootecnia, Pesquisador da Embrapa Amazônia Oriental, Belém, PA.

apedro@cpatu.embrapa.br



# Apresentação

Na agricultura moderna, altas produtividades são metas prioritárias, até mesmo em função da necessidade de atender as demandas crescentes decorrentes do aumento da população e, também, da melhoria da renda dos trabalhadores. Seu sucesso é excessivamente dependente do emprego de estimulantes de crescimento e de defensivos agrícolas, como os fungicidas, os inseticidas e, especialmente, os herbicidas. Tanto é assim, que o consumo anual desses produtos cresce em todo o mundo e no Brasil não é diferente, pois são comercializados aproximadamente US\$ 5,0 bilhões em defensivos agrícolas sendo que, desse total, US\$ 2,0 bilhões foram representados pelos herbicidas.

Essas práticas agrícolas, entretanto, tem gerado nos últimos anos insatisfações de ordem social, tanto porque são causas de poluição dos recursos naturais, quanto por contaminarem os alimentos da dieta dos animais em geral e comprometerem a saúde dos humanos e a vida silvestre. Tais questões apontam para a necessidade de se encontrar fontes alternativas e eficientes para os atuais produtos em uso.

Nos últimos anos, a ciência tem envidado esforços no sentido de encontrar, na natureza, moléculas químicas que possam ser usadas diretamente na forma de biodefensivos ou, então, servir de base para a formulação de novos produtos. Em primeira instância, moléculas químicas

produzidas por plantas foram o principal foco dessas pesquisas, as quais levaram à descoberta de importantes substâncias químicas com potente atividade herbicida. Outra fonte importante, até por sua especificidade química, têm sido as toxinas produzidas por fungos fitopatógenos, os quais podem fornecer surpreendentes moléculas químicas com propriedades bioerbicidas.

Ao publicar o presente trabalho, a Embrapa Amazônia Oriental sinaliza, claramente, seu compromisso maior com os interesses da sociedade ao mesmo tempo em que reforça seu posicionamento em relação às tecnologias que possibilitam a sustentabilidade dos diferentes sistemas agrícolas em uso.

*Jorge Alberto Gazel Yared*

Chefe-Geral da Embrapa Amazônia Oriental

# Sumário

<b>Toxinas Produzidas por Fungos Fitopatógenos: Possibilidades de Uso no Controle de Plantas Daninhas.....</b>	<b>9</b>
<b>Introdução.....</b>	<b>9</b>
<b>Os Fungos como fontes de toxinas.....</b>	<b>10</b>
<b>Modo de ação das toxinas.....</b>	<b>11</b>
<b>Toxinas seletivas e não-seletivas ao hospedeiro .....</b>	<b>12</b>
<b>Características desejáveis para a produção de toxinas.....</b>	<b>13</b>
<b>Toxinas de fitopatógenos com atividade bioerbicida.....</b>	<b>14</b>
<b>Considerações gerais sobre o uso de toxinas produzidas por fitopatógenos no controle de plantas daninhas .....</b>	<b>17</b>
<b>Referências.....</b>	<b>19</b>





# Toxinas Produzidas por Fungos Fitopatogênicos: Possibilidades de Uso no Controle de Plantas Daninhas

---

*Célia Regina Tremacoldi*

*Antônio Pedro da Silva Souza Filho*

## Introdução

Até o final do século, a população mundial poderá chegar ao dobro do que é hoje. A crescente demanda por alimentos exigirá, cada vez mais, maior produtividade das culturas agrícolas e aumento das áreas de plantio. No entanto, mesmo com os avanços tecnológicos verificados a partir da década de quarenta, os microrganismos patogênicos, insetos pragas e plantas daninhas continuam a ser sérios problemas e reduzir as perdas por eles causadas continua sendo o grande desafio da agricultura. Anualmente, os agentes bióticos promovem perdas da ordem de 37 % de toda a produção agrícola, sendo que desse total 12 % são devidos às plantas daninhas (NARWAL, 1996). Esse dado mostra, claramente, que o sucesso da atividade agrícola está correlacionado ao emprego de métodos eficientes e desejáveis de controle das plantas daninhas.

Ao redor de 30000 espécies de plantas daninhas estão distribuídas no mundo. Deste total, cerca de 1800 espécies causam 10% de perdas na produção agrícola a cada ano. No século passado, herbicidas sintéticos foram amplamente utilizados para controlar essas plantas daninhas, mas com sérias conseqüências ao equilíbrio ambiental, como o surgimento de populações de plantas resistentes aos herbicidas, redução da qualidade

dos solos e das águas, deposição de resíduos tóxicos e efeitos prejudiciais a organismos não-alvos (HEAP et al., 1993). Com o aumento da consciência ambiental global, os bioerbicidas, que são altamente eficientes no controle de plantas daninhas sem causar prejuízos ao ambiente, vêm despertando grande interesse da pesquisa científica, visando aumentar suas possibilidades de aplicação.

O controle de plantas daninhas baseado em métodos biológicos é realizado há mais de 200 anos, principalmente pelo uso de inimigos naturais como animais herbívoros e microrganismos patogênicos. No entanto, os herbicidas microbianos, por definição, começaram a ser estudados em meados do século passado e desenvolvidos rapidamente com o avanço da ciência na área de toxinas microbianas. Nos últimos dez anos, toxinas isoladas de microrganismos patogênicos a plantas daninhas mostraram atividade herbicida potencial. Muitos especialistas sugerem que essas toxinas sejam desenvolvidas como um novo tipo de bioerbicida, alternativa para os herbicidas sintéticos. Para tanto, muitos trabalhos de pesquisa ainda serão necessários para seu uso efetivo.

Este documento visa apresentar as principais toxinas isoladas de fitopatógenos e seu potencial uso como bioerbicidas no controle biológico de plantas daninhas, que causam importantes perdas na produção agrícola mundial.

## **Os Fungos como fontes de toxinas**

Alguns fungos fitopatogênicos podem ser agrupados por sua habilidade específica em produzir substâncias tóxicas, mas nesse grupo há grandes diferenças taxonômicas e no modo como interagem com as plantas hospedeiras. As toxinas são metabólitos secundários produzidos por fungos, geralmente de baixa massa molecular ( $< 1000$  Da), móveis, ativas em concentrações fisiológicas ( $< 10^{-6}$  -  $10^{-8}$  M), não apresentam características enzimáticas, hormonais ou de ácidos nucleicos (GOODMAN et al.,

1986) e são capazes de causar doenças e até a morte de plantas (SCHMELZ et al., 2003; TRUCKSESS, 2004). Embora muitos fungos, bactérias e actinomicetes possam produzir toxinas, as mesmas têm sido estudadas principalmente em fungos. As epidemias causadas por *Cochliobolus victoriae* (*Helminthosporium victoriae*) em germoplasma de aveia em 1946-1948, bem como por *Cochliobolus heterostrophus* (*Helminthosporium maydis*, raça T), em germoplasma de milho em 1970-1971, nos Estados Unidos, são exemplos clássicos da importância das toxinas como um dos principais fatores no processo destrutivo de plantas.

Espécies patogênicas produtoras de toxinas ocorrem em todos os principais grupos taxonômicos de fungos e as mais estudadas são as dos gêneros *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Claviceps*, *Alternaria*, *Strachybotrys*, *Myrothecium*, *Phoma* e *Diplodia*. Várias estirpes de uma mesma espécie podem produzir diferentes toxinas, enquanto que uma toxina pode ser produzida por vários gêneros de fungos, como a citrinina isolada de *Aspergillus*, *Penicillium* e *Pythium* (ENDO; KURUDA, 1976). Por outro lado, ainda não foram isoladas toxinas dos patógenos causadores de míldios, oídios, carvões e ferrugens (BÉLANGER et al., 2002; NEDELNIK; REPKOVÁ, 1998; SPENCER-PHILLIPS et al., 2002).

Toxinas podem ser agrupadas de acordo com suas propriedades, como: 1) características químicas (peptídeos, terpenóides, polissacarídeos, fenóis); 2) tipo do organismo produtor (fungo ou bactéria); 3) atividade biológica (inibidor enzimático, degradador de parede celular); 4) especificidade ou não ao hospedeiro (NEDELNIK; REPKOVÁ, 1998).

## Modo de ação das toxinas

Os princípios gerais que regem as interações entre plantas e microrganismos produtores de toxinas são: 1) produção de toxina versus detoxificação; 2) reconhecimento versus não-reconhecimento; 3) supressão do reconhecimento versus respostas de defesa (KNOGGE, 1996). O me-

canismo de resistência ao microrganismo produtor da toxina pode estar baseado na habilidade do produto de um gene de resistência em inativá-la, o qual, normalmente, induz necrose ou inibe a indução de respostas ativas de defesa (TAKKEN; JOOSTEN, 2000).

A determinação do modo de ação das toxinas é um desafio, devido à multiplicidade de sítios moleculares de ação em potencial. Não há protocolos ou métodos padrões estabelecidos para se determinar o modo de ação de todos os compostos naturais fitotóxicos. Os pesquisadores têm desenvolvido seus próprios métodos, de acordo com o tipo de toxina a ser testada e com suas necessidades. Um método é selecionar um sítio de ação putativo e testar numerosas moléculas biologicamente ativas, com o objetivo de obter sucesso para aquele alvo molecular específico. Embora a possibilidade desse sucesso seja remota, a identificação de inibidores da síntese de histidina foi alcançada por este método (MORI et al., 1995).

Outro método consiste em selecionar um composto específico e testá-lo sobre todos os sítios-alvos conhecidos para herbicidas, existindo ao redor de trinta sítios-alvos claramente identificados para toxinas (DUKE et al., 1997). Este método pode, certamente, conduzir à descoberta do modo de ação de uma toxina em particular, mas não assegura que outro modo de ação não possa ser descoberto.

Muitos estudos ainda são necessários para se estabelecer os mecanismos de ação de todas as toxinas já isoladas ou que ainda estejam por ser descobertas, para que se aumentem as chances de sucesso no uso dessas substâncias derivadas de patógenos de plantas daninhas.

## **Toxinas seletivas e não-seletivas ao hospedeiro**

Nos estudos de aspectos genéticos e bioquímicos de interações planta-microrganismos, envolvendo fungos que liberam toxinas seletivas ao hospedeiro, suscetibilidade ou resistência estão sempre relacionadas à sensibilidade ou insensibilidade à toxina, respectivamente (KNOGGE,

1996). Assim, estas toxinas representam fatores de patogenicidade, ou seja, são essenciais para o estabelecimento do patógeno no hospedeiro e para a manifestação dos sintomas. Isto foi demonstrado para a toxina HMT, produzida por *Cochliobolus heterostrophus* (*Helminthosporium maydis* raça T), a toxina victorina, produzida por *Cochliobolus victoriae*, a toxina PM, produzida por *Phyllosticta maydis* e a toxina AAL, produzida por *Alternaria alternata*, entre outros casos (BUIATTI; INGRAM, 1991). As toxinas seletivas ao hospedeiro agem interrompendo processos bioquímicos e geralmente levam à morte celular programada (MARKHAM; HILLE, 2001). O gene *Hm1*, que codifica uma redutase NADPH-dependente em milho, inativa a toxina HC produzida por *Cochliobolus carbonum*. Esta toxina induz sintomas da doença em plantas suscetíveis por inibição da histona deacetilase (TAKKEN; JOOSTEN, 2000). A resistência à doença neste caso é devida à detoxificação e *Hm1* foi o primeiro gene de resistência clonado de plantas (OSBOURN, 2001).

As toxinas não-seletivas ao hospedeiro agem primariamente inibindo os processos de defesa das plantas, como a detoxificação ou a atividade de enzimas localizadas na membrana (KNOGGE, 1996). São tóxicas a várias espécies de plantas, independentemente das mesmas serem ou não hospedeiras do fungo toxigênico e são vistas como fatores de virulência, por contribuírem para a severidade da doença sem serem essenciais para sua ocorrência. Dentre tantos exemplos, podem ser citadas a tentoxina, produzida por *Alternaria tenuis* do algodoeiro, a cercosporina, por *Cercospora beticola* da beterraba, o ácido oxálico, por *Endothia parasitica* da castanheira e por *Sclerotium* spp. de inúmeras espécies vegetais (PASCHOLATI, 1995).

## **Características desejáveis para a produção de toxinas**

Os patógenos que produzem toxinas com potencial herbicida devem apresentar certos requisitos (SAXENA; PANDEY, 2001):

- a) ser reproduzidos por técnicas biológicas;
- b) crescer rapidamente e liberar toxinas capazes de matar plantas daninhas em um período de tempo definido;
- c) possibilitar a produção em escala industrial;
- d) ser apropriado para embalagem e transporte, sem perder suas características fisiológicas.

## **Toxinas de fitopatógenos com atividade bioerbicida**

Toxinas com potencial bioerbicida são capazes de penetrar a planta hospedeira, desintegrar sua estrutura celular e induzir a produção de lesões necróticas ou halo clorótico, com a vantagem de não serem tóxicas aos mamíferos e serem facilmente degradadas no ambiente. A especificidade da toxina para a planta daninha hospedeira é variável, indo de uma única espécie a um conjunto de espécies, sendo que quanto menor a especificidade pela planta hospedeira mais promissora é a toxina para uso como bioerbicida (CHARUDATTAN, 1991).

Espécies de *Fusarium* são as mais frequentemente estudadas quanto à produção de substâncias tóxicas, tanto a células vegetais como a animais e ao homem (ZEMANKOVÁ; LEBEDA, 2001). O mais importante grupo de toxinas de *Fusarium* são os tricotecenos, cuja biossíntese procede do farnesil pirofosfato, que é convertido a tricodieno. O possível papel dos tricotecenos na patogênese de plantas foi inicialmente observado em estirpes mutantes UV-bloqueadas de *Fusarium sporotrichoides*, permitindo entender os mecanismos de produção dessa toxina, a organização e função dos genes tricotecenos e o papel destes nas doenças de plantas (DESJARDINS, 2003). A fitotoxicidade de tricotecenos e sua ocorrência em tecidos de plantas infectadas sugere que esta toxina deve ser importante para a patogenicidade de

*Fusarium* (DESJARDINS; HOHN, 1997), o que é comprovado por recentes resultados de pesquisa que mostram que sua produção contribui para a virulência de *F. graminearum*. Mutantes do patógeno, que perdem os genes para produção da toxina, tornam-se avirulentos ou causam menor severidade de doença que os tipos selvagens (PROCTOR et al., 2002).

Há outros exemplos de toxinas produzidas pelo gênero. *F. graminearum*, causador da queima do ponteiro do trigo e podridão da espiga em milho, produz deoxinivalenol, nivalenol e zearalenona, e há forte correlação entre a concentração dessas toxinas nıs tecidos das plantas e a severidade das doenças (LORI et al., 1997). O ácido fusárico é produzido por *F. oxysporum* f. sp. *cubense*, da bananeira, *F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum*, do algodoeiro, *F. oxysporum* f. sp. *pisi*, da ervilha e *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*, do tomateiro, também sendo comprovado seu papel no aumento da severidade dessas doenças (MATSUMOTO et al., 1995). Outra toxina, a naftazarina, é produzida por *F. solani* e está associada aos sintomas da podridão das raízes de citros (VAN RENSBURG et al., 2001).

O controle da planta daninha *Striga hermonthica* foi avaliado utilizando-se nove toxinas produzidas por *Fusarium* spp.: bovericina, fusaproliferina e moniliformina (*F. proliferatum*); deoxifusapirona e fusapirona (*F. semitectum*); deoxinivalenol e toxina T2 (*Fusarium* spp.); fumonisina B<sub>1</sub> (*F. moniliforme*); e nivalenol (*F. nivale*). A toxina T2 e deoxinivalenol foram as únicas toxinas que inibiram completamente a germinação de sementes da planta, quando testadas a 10<sup>-4</sup> M, sendo que as demais toxinas a essa concentração causaram parcial inibição da germinação. A concentrações menores, de até 10<sup>-7</sup> M, apenas a toxina T2 ainda foi capaz de inibir a germinação de *S. hermonthica*, demonstrando a maior potencialidade de uso como bioerbicida (ZONNO; VURRO, 1999).

A toxina ferricrocina, um tipo de sideróforo com atividade de quelação de ferro, foi isolada e purificada a partir de *Colletotrichum gloeosporioides* e causou danos extremos às plantas daninhas *Aeschynomene*, *Amaranthus retroflexus* e *Desmodium tortuosum*. *Sorghum halepense* sofreu necroses mas não morreu em presença do extrato da toxina (OHRA et



al., 1995). Toxinas de outros fungos fitopatogênicos também apresentam efeito bioerbicida, como a AAL-toxina (*Alternaria alternata*), cornexistina (*Paecilomyces variotii*) e tentoxina (*Alternaria tenuis*). AAL-toxina pode suprimir ceramida sintetase e resultar em acúmulo de esfingol, que causa ruptura nas membranas. A cornexistina, ativa contra monocotiledôneas e dicotiledôneas e com proteção seletiva para milho, é um inibidor de metabolismo e sua ação é semelhante à do sal aminoacético, ou seja, ela inibe uma isoenzima de asparaginas aminotransferases, mas quando um ácido do ciclo do ácido tricarbóxico, como ácido aspártico e ácido glutâmico é adicionado, a atividade da toxina desaparece. A tentoxina, ativa contra monocotiledôneas e dicotiledôneas, tem dois diferentes mecanismos de ação sob condições diferentes. Um é a interrupção da formação de cloroplastos pelo bloqueio da síntese de proteína núcleo-citoplásmica e o outro é o inibidor de energitransferase de ATPases para controlar fotofosforilação (DUKE et al., 1996).

Prehelmintosporal e dihidroprehelmintosporal foram isoladas de *Helminthosporium* sp., um patógeno de *Sorghum alpense*, e foram testadas contra *S. bicolor* e *S. alpense*. Foi verificado que prehelmintosporal foi mais ativa, em baixas concentrações, quando aplicada às folhas e é tida como uma das mais promissoras para uso agrícola, devido à sua baixa toxicidade (PENA-RODRIGUEZ et al., 1988).

Viridiol é uma toxina de amplo espectro produzida pelo fungo *Gliocladium virens*. É efetiva apenas contra dicotiledôneas (STIPANOVIC; HOWELL, 1984). *Scopulariopsis candidus*, *Cephalosporium* sp. e *Fusarium* sp. produzem a potente fitotoxina 1233A, que é um inibidor de 3-hidroxi-3-metilglutaril coenzima A sintetase (GREENSPAN et al., 1987). Toxinas como difenileter, filostina e 6-metil-salicilato foram isoladas do fungo *Phoma sorghina*, um patógeno de *Phytolacca americana*, com amplo espectro de ação contra monocotiledôneas e dicotiledôneas (VENKATASUBBIAH et al., 1992). *Aschochyta hialospora*, um patógeno causador de mancha foliar, produz ascoquitina, pirenolídeo A e hialopirona, que exibem atividade fitotóxica a nove espécies de plantas daninhas, entre elas *Chenopodium album*, *Sida spinosa*, *Ipomea* sp. e *Sorghum halepense* (VENKATASUBBIAH et al., 1992).

## **Considerações gerais sobre o uso de toxinas produzidas por fitopatógenos no controle de plantas daninhas**

As características desejáveis para que uma toxina possa ser utilizada com sucesso no controle biológico de plantas daninhas podem ser assim resumidas: que seja tóxica à planta daninha alvo mas inofensiva à cultura agrícola; que possa ser facilmente dissolvida em água para ser pulverizada sem dificuldade; que promova o controle da planta daninha a baixas concentrações; que o processo cause o mínimo possível de danos ao meio ambiente. Na prática, raramente se consegue reunir todas essas características em uma toxina, mesmo que ela apresente um excelente potencial herbicida.

Toxinas apresentam um período de atividade biológica relativamente curto e a baixas concentrações, quando comparadas aos herbicidas sintéticos, mas apresentam a vantagem de ser biodegradáveis e não deixar resíduos tóxicos no ambiente, reduzindo substancialmente a contaminação dos alimentos, dos solos e das águas. A maioria delas é solúvel em água e compostos não halogenados. Quanto à seletividade, como as toxinas são produzidas por patógenos que apresentam especificidade para a planta daninha, normalmente não causam injúrias à planta cultivada, mas isso deve ser avaliado antes de sua utilização.

Encontrar novos herbicidas com novos sítios de ação é muito importante, uma vez que o aparecimento de plantas daninhas com resistência aos herbicidas sintéticos convencionais têm aumentado em escala logarítmica e o mercado para esses produtos acaba por alcançar o nível de saturação. As toxinas microbianas são utilizadas como ferramentas para o conhecimento de novos sítios moleculares de ação ainda não descobertos para os herbicidas convencionais (CUTLER, 1991), o que contribuiria para a solução dos problemas relacionados à resistência das plantas.

Investigações sobre a química de produtos naturais levaram ao desenvolvimento de herbicidas bio-rationais, como bialafos, cimetidina e picloram. A meia-vida de bialafos no solo é de sete a oito dias e a de cimetidina é de, aproximadamente, 35 dias, sendo ativas a baixas concentrações quando comparadas aos herbicidas sintéticos.

O estudo de toxinas produzidas por patógenos de plantas é relativamente novo e pode ser a grande chance para o desenvolvimento de herbicidas comerciais que sejam efetivos contra plantas daninhas e menos prejudiciais às culturas agrícolas e ao meio ambiente.

## Referências

- BÉLANGER, R. R.; BUSHNELL, W. R.; DIK, A. J.; CARVER, T. L. W. (Ed.) **The powdery mildews: a comprehensive treatise**. St. Paul, USA: APS Press, 2002.
- BUIATTI, M.; INGRAM, D. S. Phytotoxins as tool in breeding and selection of disease resistant plants. **Experientia**, v. 47, p. 811-819, 1991.
- CHARUDATTAN, R.; DINOOR, A. Biological control of weeds using plant pathogens: accomplishments and limitations. **Crop Protection**, v.19, p. 691-695, 1991.
- CUTLER, H. G. Phytotoxins of microbial origin. In: KEELER, R. F.; TU, A.T. (Ed.) **Toxicology of plant and fungal compounds**. New York: Marcel Dekkar, 1991. 411 p. (Handbook of natural toxins, v. 6).
- DESJARDINS, A. E. Trichothecenes: from yellow rain to green wheat. **ASM News**, v. 69, p. 182-185, 2003.
- DESJARDINS, A. E.; HOHN, T. M. Mycotoxins in plant pathogenesis. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 10, n. 2, p.147-152, 1997.
- DUKE, S. O.; ABBAS, H. K.; DUKE M. V.; LEE, H. J. ; VAUGHN, K. C.; AMAGASA, T.; TANAKA, T. Microbial phytotoxins as potential herbicides. **Journal of Enviromental Science and Health**, v. 31, n. 3, p. 427-434, 1996.
- DUKE, S. O.; DAYAN, F. E.; HERNÁNDEZ, A.; DUKE, M. V.; ABBAS, H. K. Natural products as leads for new herbicide modes of action. **Proceedings, Brighton Crop Protection Conference Weeds**, v. 2, p. 579-586, 1997.
- ENDO, A.; KURODA, M. Citrinin, an inhibitor of cholesterol synthesis. **Journal of Antibiotics**, v. 29, p. 841-843, 1976.
- GOODMAN, R. N.; KIRÁLY, A.; WOOD, K. R. **The Biochemistry and physiology of plant disease**. Columbia: University of Missouri Press, 1986. 433 p.

GREENSPAN, M. D.; YUDKOVITZ, J. B.; LO, C.Y.; CHEN, J. S.; ALBERTS, A. W.; HUNT, V. M.; CHANG, M. N.; YANG, S. S.; THOMPSON, K. L.; CHIANG, Y.C.P;

CHABALA, J.C.; MONAGHAN, R. L; SCHWARTZ, R.L. Inhibition of hydroxymethylglutaryl coenzyme A synthase by L-659-669. **Proceedings of National Academy Science**, v. 84, p. 74-88, 1987.

HEAP, I. M.; MURRAY, B. G.; LOEPPKY, H. A. Resistance to aryloxyphenoxypropionate and cyclohexanedione herbicides in wild oat (*Avena fatua*). **Weed Science**, v. 41, n. 2, p. 232-238, 1993.

KNOGGE, W. Molecular basis of specificity in host-fungus interactions. **European Journal of Plant Pathology**, v. 102, p. 807-816, 1996.

LORI, G.; MONACO, C.; WOLCAN, C.; ALIPPI, H.; RIZZO, I.; VEDOYA, G.; HAIDUKOWSKI, M. Pathogenic and toxicogenic behavior of *Fusarium graminearum* populations in Argentina. **Cereal Research Community**, v. 25, p. 367-368, 1997.

MARKHAM, J. E.; HILLE, J. Host selective toxins as agents of cell death in plant-fungus interactions. **Molecular Plant Pathology**, v. 2, p. 229-239, 2001.

MATSUMOTO, K.; BARBOSA, M. L.; SOUZA, L. A. C.; TEIXEIRA, J. B. Race 1 *Fusarium* wilt tolerance on banana plants selected by fusaric acid. **Euphytica**, v. 84, p. 67-71, 1995.

MORI, I. R.; FONNE-PFISTER, R.; MATSUNAGA, S. A novel class of herbicide: specific inhibitors of imidazoleglycerol phosphate dehydratase. **Plant Physiology**, v. 107, p. 719-723, 1995.

NARWAL, S. S. Potential and prospects of allelopathy mediated weed control for sustainable agriculture. In: NARWAL, S. S.; TAURO, P. (Ed.). **Allelopathy in pests management for sustainable agriculture**. Jodhpur: Scientific Publishers, 1996. p. 23-66.

NEDÉLNICK, J.; REPKOVÁ, J. Plant selection in vitro for resistance to some pathogens using secondary toxic metabolites. **Czech Journal of Genetic Plant Breeding**, v. 34, p. 69-76, 1998.

OHRA, J.; MORITA, K.; OHRA, J.; MORITA, K.; TSUJINO, Y.; FUJIMORI, T.; GOERING, M.; EVANS, S.; ZORNER, P. Production of two phytotoxic metabolites by the fungus *Alternaria-cassiae*. **Bioscience Biotechnology and Biochemistry**, v. 59, n. 9, p.1782-1783, 2005.

OSBOURN, A. E. Tox-boxes, fungal secondary metabolites, and plant disease. **PNAS**, v. 98, p.14187-14188, 2001.

PASCHOLATI, S. F. Fitopatógenos: fitotoxinas e hormônios. In: BERGAMIM FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. (Ed.). **Manual de fitopatologia**. Piracicaba: Ceres, 1995. v.1, p. 365-392.

PENA-RODRIGUEZ, L. M.; ARMINGEON, N. A.; CHILTON, W. S. Toxins from weed pathogens. I. Phytotoxins from a *Bipolaris* pathogen of Johnsongrass. **Journal of National Production**, v. 51, p. 821-828, 1988.

PROCTOR, R. H.; DESJARDINS, A. E.; McCORMICK, S. P.; PLATTNER, R. D.; ALEXANDER, N. J.; BROWN, D. W. Genetic analysis of the role of trichothecenes and fumonisin mycotoxins in the virulence of *Fusarium*. **European Journal of Plant Pathology**, v. 108, p. 691-698, 2002.

SAXENA, S.; PANDEY, A. K. Microbial metabolites as eco-friendly agrochemicals for the next millennium. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 55, p. 395-403, 2001.

SCHMELZ, E. A.; ENGELBERTH, J.; ALBORN, H. T. O'DONNELL, P.; SAMMONS, M.; TOSHIMA, H.; TUMLINSON, J. H. Simultaneous analysis of phytohormones, phytotoxins and volatile organic compounds in plants. **PNAS**, v. 100, n. 18, p. 10551-10557, Sep. 2003.

SPENCER-PHILLIPS, P. T. N.; GISI, U.; LEBEDA, A. (Ed.). **Advances in downy mildew research**. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002.

STIPANOVIC, R. D.; HOWELL, C. R. Phytotoxicity to crop plants and herbicidal effects on weeds of viridiol produced by *Gliocladium virens*. **Phytopathology**, v. 74, p.1346, 1984.

TAKKEN, F. L. W.; JOOSTEN, M. H. A. J. Plant resistance genes: their structure, function and evolution. **European Journal of Plant Pathology**, v. 106, p. 699-713, 2000.

TRUCKSESS, M. W. Mycotoxins. **JAOAC International**, v. 87, p. 275-284, 2004.

VAN RENSBURG, J. C. J.; LABUSCHAGNE, N.; NEMEC, S. Occurrence of fusarium-produced naphthazarins in citrus tree and sensitivity of rootstocks to isomarticin in relation to citrus blight. **Plant Pathology**, v. 50, n. 2, p. 258-265, 2001.

VENKATASUBBAIAH, P.; VAN DYKE, C. G.; CHILTON, W. S. Phytotoxic metabolites of *Phoma sorghina*, a new foliar pathogen of pokeweed. **Mycologia**, v. 84, p. 715-723, 1992.

ZEMANKOVÁ, M.; LEBEDA, A. *Fusarium* species: their taxonomy, variability and significance in plant pathology. **Plant Protection Science**, v. 37, p. 25-42, 2001.

ZONNO, M. C.; VURRO, M. Effect of fungal toxins on germination of *Striga hermonthica* seeds. **Weed Research**, v. 39, p.15-20, 1999.

# **Embrapa**

---

***Amazônia Oriental***

Ministério da  
Agricultura, Pecuária  
e Abastecimento



CGPE 8675