UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MILENA ALMEIDA DO VALE

RESISTÊNCIA DA SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA: EXPRESSÃO GÊNICA E RESPOSTAS ENZIMÁTICAS

CURITIBA/PR

2024

MILENA ALMEIDA DO VALE

RESISTÊNCIA DA SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA: EXPRESSÃO GÊNICA E RESPOSTAS ENZIMÁTICAS

Artigo apresentado ao curso de Pós-Graduação Lato Sensu em Fitossanidade, Setor de Ciências Agrárias, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Especialista em Fitossanidade.

Orientador(a): Prof(a). Dr(a). Daniel Debona

CURITIBA

2024

RESISTÊNCIA DA SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA: EXPRESSÃO GÊNICA E RESPOSTAS ENZIMÁTICAS

Milena Almeida do Vale

RESUMO

A ferrugem asiática da soja, causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi*, representa um dos maiores desafios para a produção de soja, podendo causar perdas de produtividade de até 90%. Este estudo revisa a literatura existente para compreender os mecanismos moleculares e genéticos que conferem resistência da soja contra essa doença, com foco na expressão gênica e respostas enzimáticas associadas. O estudo destaca os genes de resistência, como Rpp1, Rpp2, Rpp3, Rpp4 e Rpp5, que desempenham um papel crucial na defesa contra *P. pachyrhizi.* Genótipos resistentes, como PI 561356, exibem uma resposta mais eficiente ao patógeno em comparação com genótipos suscetíveis, como Embrapa 48. A resistência da soja à ferrugem asiática é mediada por uma combinação de genes específicos e respostas bioquímicas que permitem à planta detectar e responder ao patógeno de maneira eficaz. A integração de múltiplos genes de resistência e a regulação eficiente das respostas enzimáticas são cruciais para o desenvolvimento de cultivares de soja mais resistentes.

Palavras-chave: Soja, Ferrugem Asiática, Resistência, Expressão Gênica, Respostas Enzimáticas

ABSTRACT

Asian soybean rust, caused by the fungus *Phakopsora pachyrhizi*, represents one of the biggest challenges for soybean production, potentially causing yield losses of up to 90%. This study reviews existing literature to understand the molecular and genetic mechanisms that confer soybean resistance to this disease, focusing on gene expression and associated enzymatic responses. The study highlights resistance genes, such as *Rpp1*, *Rpp2*, *Rpp3*, *Rpp4*, and *Rpp5*, which play a crucial role in defense against *P. pachyrhizi*. Resistant genotypes, such as PI 561356, exhibit a more efficient response to the pathogen compared to susceptible genotypes, such as Embrapa 48. Soybean resistance to Asian rust is mediated by a combination of specific genes and biochemical responses that enable the plant to detect and respond to the pathogen effectively. The integration of multiple resistance genes and the efficient regulation of enzymatic responses are crucial for the development of more resistant soybean cultivars.

Keywords: Soybean, Asian Rust, Resistance, Gene Expression, Enzymatic Responses

1 INTRODUÇÃO

A introdução da soja (*Glycine max (L.) Merril)* no Brasil marcou um ponto de virada significativo na agricultura do país. Inicialmente, seu cultivo era restrito a regiões específicas, localizadas na região sul do Brasil. Em conformidade com Ramalho et al. (2021), a adaptação bem-sucedida de cultivares ao cerrado brasileiro, a partir de 1970, transformou a soja em uma das culturas mais importantes e lucrativas do país. Essa transformação foi impulsionada, principalmente, pelo avanço no melhoramento genético, que permitiu a manipulação do longo período juvenil (LJP) da soja. Esse progresso genético foi fundamental para a adaptação da soja às diversas condições impostas pelo território brasileiro e foi um dos principais fatores responsáveis pelo sucesso da cultura no país.

Apesar desses avanços, a ameaça da ferrugem asiática persiste como um desafio significativo para os produtores de soja. A ferrugem asiática, que tem como agente etiológico o fungo Phakopsora pachyrhizi, é considerada uma das mais severas doenças que incide na cultura da soja, sendo responsável por perdas de produtividade de até 90% (Yorinori et al., 2005).

Como alternativas efetivas para enfrentar esse desafio, destacam-se estudos de genômica e engenharia genética, que abrem novas possibilidades para o melhoramento da soja. Foram identificados cinco loci que conferem imunidade em soja aos tipos de infecção causados pelo fungo, sendo eles Rpp1, Rpp1b, Rpp2, Rpp3, Rpp4 e Rpp5 (Cheng e Chan, 1968; Hidayat & Somaatmadja, 1977; Singh & Thapliyal, 1977; Bromfield & Hartwig, 1980; McLean e Byth, 1980; Hartwig & Bromfield, 1983; Hartwig, 1986; Monteros et al., 2007; Garcia et al., 2008). No entanto, a efetividade desses genes é limitada por isolados virulentos do fungo, que podem superar os mecanismos de resistência conferidos pelos genes (Bonde et al., 2006; Miles et al., 2006).

Compreender os mecanismos moleculares da soja que conferem resistência ao patógeno possibilita a identificação de novos genes e fornece embasamento para uma compreensão mais profunda das respostas fisiológicas, bioquímicas e das redes regulatórias envolvidas nesse processo. Essa compreensão abre caminho para o desenvolvimento, em longo prazo, de novas estratégias para a melhoria de características de interesse agronômico (Bencke, 2012).

2 REVISÃO DE LITERATURA

1. Importância Econômica e Desafios no Cultivo da Soja

Nos últimos anos, a expansão da soja no Brasil tem sido notável, com um aumento significativo na produção e exportação. Entre 2012 e 2021, a produção brasileira mais que dobrou, passando de cerca de 65 milhões de toneladas para mais de 135 milhões de toneladas, (CONAB, 2024). No mesmo período, as exportações também cresceram substancialmente, de aproximadamente 37 milhões de toneladas para mais de 85 milhões de toneladas, de acordo com o Ministério da Agricultura. Na safra 22/23, a área cultivada com soja foi de 44,1 milhões de hectares, aumentando para 45,2 milhões de hectares na safra 23/24, representando um aumento de 2,5% (CONAB, 2024).

Borém et al. 2015 afirmam que foi possível explorar o potencial produtivo da soja não apenas nas regiões tradicionais, como o Sul e o Centro-Oeste, mas também avançar para novas fronteiras agrícolas, como o Matopiba (Maranhão, Tocantins, Piauí e Bahia), graças às tecnologias aplicadas para corrigir os atributos químicos dos solos do cerrado. Além disso, nessas regiões, também se encontram boas condições de temperatura e umidade, fatores fundamentais para o sucesso da cultura no território brasileiro.

Diante do exposto, é inquestionável a importância da soja no cenário econômico brasileiro. Por essa razão, é crucial continuar investindo em pesquisa e tecnologia para aumentar a produtividade dessa cultura, tendo em vista que o cultivo da têm enfrentado desafios significativos.

Apesar da expansão territorial das áreas plantadas, foi observada uma redução na produção na safra de 23/24. A produtividade da soja na safra 23/24 foi de 3.251 kg/ha, uma redução de 7,3% em relação à safra anterior, que teve uma produtividade de 3.507 kg/ha. Isso resultou em uma produção total de 146,9 milhões de toneladas na safra 23/24, uma queda de 5,0% em relação à safra 22/23, que teve uma produção de 154,6 milhões de toneladas.

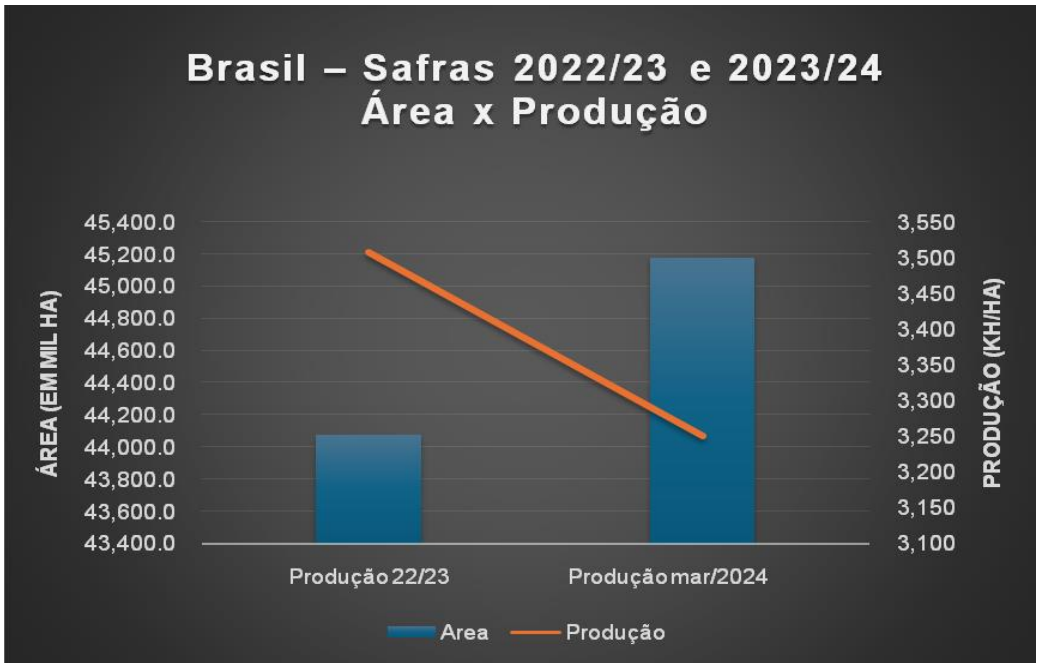

Gráfico 1. Safras de 22/23 e 23/24 – correlação entre área plantada e produção. Fonte: Conab (2024).

Uma das possíveis causas que explicam esse resultado pode ser o El Niño, descrito como um fenômeno meteorológico de escala global resultante do aquecimento anormal do Oceano Pacífico, que provoca alterações no regime de precipitações em diversas partes do planeta. Isso pode ser responsável pela redução de chuvas na região Norte e Nordeste do Brasil (Melo, 1999). Diante disso, é possível correlacionar as alterações no regime de precipitação com os dados que apontam a baixa na produção da soja.

Outro motivo pode estar relacionado aos desafios fitossanitários, como a ferrugem asiática da soja, que têm contribuído para essa redução. De acordo com a Embrapa Soja, o aumento significativo de casos dessa doença é preocupante. O Consórcio Antiferrugem relatou que, até o final de 2023, foram registrados 130 casos, um aumento de 491% em comparação com o mesmo período de 2022, que teve apenas 22 registros. A safra 2022/23 de soja terminou com 295 casos, sendo os últimos reportados em abril de 2023.

Dentro desse cenário, é importante compreender a interação entre a planta e o patógeno para buscar formas efetivas de controle da doença.

2. Patógeno: *Phakopsora pachyrhizi*

Phakopsora pachyrhizi, agente etiológico da ferrugem asiática da soja, foi detectado pela primeira vez no Brasil em 2002 e desde então tem causado grandes prejuízos aos produtores (Schneider et al., 2005). O fungo produz esporos que infectam a soja, causando lesões de coloração bronzeada ("tan") ou marrom avermelhadas ("reddish-brown" ou RB), que variam de acordo com a resistência da planta e a virulência do patógeno (Bonde et al., 2006).

Phakopsora pachyrhizi possui um ciclo de vida adaptado para uma infecção eficaz em plantas de soja. Este fungo é um patógeno biotrófico, necessitando de tecidos vivos da planta hospedeira para completar seu ciclo. O ciclo de vida inicia-se com a dispersão dos esporos (uredósporos) pelo vento, que se depositam nas folhas da soja. Sob condições favoráveis de umidade e temperatura, esses esporos germinam e formam tubos germinativos que penetram nos tecidos foliares através dos estômatos ou diretamente pela cutícula (MELO et al., 2015; DEL PONTE et al., 2006; BONET et al., 2010).

Após a penetração, P. pachyrhizi desenvolve estruturas especializadas chamadas haustórios. Esses haustórios invadem as células da planta, extraindo nutrientes essenciais para o fungo, sem matar imediatamente as células do hospedeiro (MELO et al., 2015; HENNING, 2010). Os haustórios são cruciais para a absorção de nutrientes, mantendo os tecidos da planta vivos e permitindo a progressão da infecção.

À medida que a infecção avança, P. pachyrhizi forma uredósporos na superfície das folhas infectadas. Estes esporos, visíveis como pústulas, emergem das lesões e são dispersos para novas plantas, perpetuando o ciclo infeccioso (HENNING, 2010; MELO et al., 2015).

3. Interação Planta-Patógeno

A infecção por P. pachyrhizi desencadeia uma série de respostas defensivas na planta de soja. A planta detecta o patógeno através de receptores específicos que reconhecem padrões moleculares associados ao fungo. Esta detecção inicial ativa respostas de defesa, incluindo a produção de compostos antimicrobianos e proteínas que visam limitar a infecção (HENNING, 2010).

A reação de hipersensibilidade é uma das principais respostas de defesa da soja. Esta resposta resulta na morte das células infectadas ao redor do local de entrada do fungo, formando lesões necrosadas denominadas "reddish-brown" (RB).

Essas lesões limitam a propagação do patógeno nos tecidos foliares, mas também reduzem a área foliar funcional, comprometendo a capacidade fotossintética da planta (DEL PONTE et al., 2006; HENNING, 2010). Em contrapartida, lesões "tan" indicam uma infecção mais severa, onde a defesa da planta é superada, permitindo que o fungo se espalhe mais amplamente (BONET et al., 2010).

Além disso, a planta infectada ativa genes relacionados ao estresse e à defesa, incluindo proteínas de choque térmico e enzimas antioxidantes, que ajudam a planta a lidar com o estresse oxidativo induzido pela infecção (HENNING, 2010).

A resistência da soja a P. pachyrhizi é mediada por genes de resistência específicos conhecidos como Rpp (resistência a Phakopsora pachyrhizi). Genes como Rpp1, Rpp2, Rpp3, Rpp4 e Rpp5 conferem diferentes níveis de resistência à infecção, geralmente reduzindo a formação de pústulas e a esporulação do fungo (HENNING, 2010; MELO et al., 2015; GARCIA et al., 2008). No entanto, a eficácia destes genes pode ser comprometida pela variabilidade genética do patógeno, que pode evoluir para superar a resistência fornecida (TSCHURTSCHENTHALER et al., 2012; HENNING, 2010).

A resistência genética proporcionada pelos genes Rpp, juntamente com a capacidade da planta de ativar respostas de defesa, é complementada pela tolerância da soja à infecção.

Tolerância refere-se à capacidade da planta de suportar a presença do patógeno sem grandes perdas de produtividade, sendo crucial em um manejo integrado que combina resistência genética com outras práticas de controle, como o uso de fungicidas, para minimizar o impacto da ferrugem asiática (MELO et al., 2015; YORINORI et al., 2005; BONET et al., 2010).

4. Genes e mecanismos de resistência da soja à ferrugem asiática

A interação entre a soja e P. pachyrhizi é complexa e envolve uma série de respostas moleculares e fisiológicas por parte da planta. Estudos têm demonstrado que a resistência à ferrugem asiática pode ser mediada por genes específicos, conhecidos como Rpp. Os genes Rpp1, Rpp2, Rpp3, Rpp4 e Rpp5 foram identificados como conferidores de resistência à doença. No entanto, a presença de isolados virulentos do fungo que podem superar esses genes de resistência limita a eficácia desses mecanismos (Bonde et al., 2006; Miles et al., 2006)

A resistência da soja à ferrugem asiática é mediada por genes específicos que codificam proteínas de resistência capazes de reconhecer efetores do patógeno e desencadear uma resposta de defesa. Esses genes, conhecidos como Rpp, estão frequentemente localizados em regiões genômicas denominadas QTLs (quantitative trait loci), que influenciam características quantitativas de resistência. A seleção assistida por marcadores (MAS) tem sido amplamente utilizada para introduzir esses genes de resistência em novas cultivares de soja, permitindo a seleção precisa de plantas portadoras de genes de resistência, acelerando o processo de melhoramento genético.

Yamanaka et al. (2008) e Lemos et al. (2011) realizaram a piramidação dos genes Rpp2 e Rpp4 em uma planta, e dos genes Rpp2, Rpp4 e Rpp5 em outra, utilizando marcadores SSR. Essa técnica permite rastrear e identificar genes presentes em cada geração de piramidação, verificando como esses genes estão segregando. O uso de marcadores moleculares próximos aos genes alvo é preferido, pois aumenta a precisão da seleção e a eficácia do processo.

Os marcadores microssatélites (SSRs) são amplamente utilizados em programas de melhoramento genético devido à sua alta variabilidade, co-dominância e fácil detecção. Eles são ferramentas essenciais na identificação e seleção de genes de resistência em plantas, permitindo a rastreabilidade dos genes de interesse ao longo do processo de melhoramento. Na pesquisa sobre a resistência da soja à ferrugem asiática, os marcadores microssatélites têm sido utilizados para identificar e piramidar genes de resistência em cultivares de soja.

A tabela a seguir, extraída de Viganó et al. (2018), apresenta os marcadores microssatélites utilizados na avaliação de polimorfismo entre as fontes de resistência à ferrugem asiática e o genótipo de cada fonte de resistência para os loci. A tabela fornece informações detalhadas sobre os alelos presentes em diferentes fontes de resistência, incluindo os genes Rpp1, Rpp2, Rpp3, Rpp4 e Rpp5.

Tabela 1. Marcadores microssatélites utilzados na avaliação de polimorfismo entre fontes de resistência a ASR.

Genes/LG	**Loci**	**PI200492 (Rpp1)**	**PI230970 (Rpp2)**	**PI462312 (Rpp3)**	**PI459025 (Rpp4)**	**Shiranui (Rpp5)**	**Kinoshita (Rpp5)**
Rpp1/G	Sct_187	aa	cc	bb	Bb	bb	bb
	Sat_117**	bb	bb	ab	Aa	bb	bb
	Sat_372**	aa	dd	df	Cc	ef	bb
Rpp2/J	Sat_093	cc	bb	dd	Bb	aa	aa

	Satt456	bb	aa	aa	Bb	aa	aa
	Satt529	aa	bb	aa	Aa	bb	bb
	Sct_001	aa	bb	bb	Aa	bb	bb
	Sat_366	bb	bb	bb	Bb	aa	aa
	Satt620	bb	aa	bb	Aa	bb	bb
	Sat_255**	bb	ab	cc	Cc	aa	aa
	Sat_361**	bb	aa	cc	Aa	bb	bb
	Sat_621**	bb	bb	aa	Bb	aa	aa
	Sctt_011**	bb	aa	aa	Aa	aa	aa
Rpp3/C2	Sat_263	aa	bb	cc	Aa	aa	aa
	Sat_251	bb	cc	cc	Aa	cc	cc
	Sat_402	aa	bb	aa	cc	bb	Bb
	Satt202	bb	bb	bb	bb	aa	Aa
	Satt316	cc	aa	aa	bb	aa	Aa
	Satt708**	ee	ee	be	ac	dd	Dd
	Sat_238**	cc	bb	dd	dd	aa	Aa
	Satt079**	bb	bb	aa	cc	aa	Aa
	Staga001**	cc	dd	bd	aa	bb	Bb
	Satt307**	cc	cc	dd	bb	aa	Aa
	Sat_142**	bb	bb	ab	bb	aa	Aa
Rpp4/G	Satt503	bb	aa	aa	cc	aa	Aa
	Satt612	aa	aa	aa	aa	aa	Aa
	AF162283	bb	aa	aa	aa	bb	Bb
	Satt288	aa	aa	aa	aa	aa	Aa
	Satt517**	aa	aa	cc	bb	cc	Cc
	Sat_143**	bb	aa	aa	cc	aa	Aa
	Sct_199**	aa	bb	aa	bb	aa	Aa
	Satt472**	bb	dd	cc	cc	aa	Aa
	Satt191**	cc	bb	aa	cc	cc	Cc
Rpp5/N	Satt080	bb	bb	bb	aa	bb	Bb
	Satt125	aa	bb	cc	cc	cc	Cc
	Satt485	aa	bb	aa	bb	aa	Aa
	Satt387	aa	bb	aa	aa	aa	Aa
	Satt584	aa	bb	aa	bb	aa	Aa
	Sat_084	aa	bb	aa	aa	aa	Aa
	Sat_266	cc	aa	dd	ee	bb	Bb
	Sat_275	aa	bb	bb	cc	dd	Dd
	Sat_280	cc	bb	cc	aa	dd	Dd
	Satt393**	aa	aa	aa	aa	aa	Aa
	Sat_166**	cc	bb	ab	cc	cc	Cc

A tabela de Viganó et al. (2018) demonstra o polimorfismo genético entre diferentes acessos e cultivares de soja, essencial para a análise da resistência à ferrugem asiática (ASR). Polimorfismo refere-se à presença de múltiplas formas (ou alelos) em um locus específico, refletindo a diversidade genética dentro de uma

população. Na tabela, essa diversidade é representada por diferentes combinações de alelos, como "aa", "bb" e "cc", para loci de microssatélites.

A análise desses alelos revela variações genéticas que são cruciais para identificar a resistência à ASR. Por exemplo, a presença de alelos específicos nos loci Sat_117 e Sat_372 está associada ao gene Rpp1, indicando que os acessos com esses alelos possuem resistência à ferrugem asiática. A identificação de marcadores específicos associados a genes de resistência (Rpp) permite a seleção assistida por marcadores (MAS), que é uma ferramenta poderosa no melhoramento genético. A piramidação de genes de resistência, como demonstrado por Viganó et al. (2018), pode aumentar significativamente a durabilidade e a eficácia da resistência. A utilização de marcadores SSRs na seleção de plantas com múltiplos genes de resistência (Rpp2, Rpp4 e Rpp5) permite o desenvolvimento de cultivares de soja que são mais resistentes à ferrugem asiática.

As respostas dos genes de resistência à ferrugem asiática da soja (ASR) apresentam características distintas quando expressos. Segundo Viganó et al. (2018), a expressão do gene Rpp1 confere uma resistência parcial à ferrugem, resultando na formação de lesões menores e menos densas, limitando a severidade da doença e sua disseminação. O gene Rpp2, por sua vez, leva à formação de pústulas reduzidas em tamanho e número, o que diminui a infecção e minimiza o impacto no rendimento da planta (VIGANÓ et al., 2018, p. 157).

Viganó et al. (2018) afirmam que o gene Rpp3 provoca uma resposta hipersensível, causando a morte celular localizada ao redor do local de infecção e, assim, impedindo a progressão da doença, proporcionando um controle eficaz nas áreas afetadas.

O gene Rpp4 induz a formação de pequenas lesões necróticas que restringem o desenvolvimento do fungo, controlando a expansão da ferrugem e protegendo as áreas saudáveis da planta (VIGANÓ et al., 2018).

Enquanto a expressão do gene Rpp5 que resulta em uma resistência robusta, geralmente associada à ausência ou a uma quantidade muito reduzida de pústulas, proporcionando uma proteção forte e duradoura contra infecções e reduzindo a necessidade de intervenções químicas (VIGANÓ et al., 2018).

Cada um desses genes ativa mecanismos de defesa específicos que contribuem para a resistência à ferrugem asiática da soja. Isso varia de barreiras físicas e respostas hipersensíveis até a produção de compostos antifúngicos

(VIGANÓ et al., 2018), resultando em uma abordagem abrangente para o controle da doença.

3 METODOLOGIA

A metodologia deste estudo consistiu em uma revisão bibliográfica sistemática da literatura sobre a resistência da soja à ferrugem asiática causada pelo fungo Phakopsora pachyrhizi. Foram consultadas bases de dados científicas como Scopus e PubMed, abrangendo publicações dos últimos 20 anos, e selecionados estudos relevantes que abordassem mecanismos moleculares e genéticos de resistência. A análise focou em genes de resistência, como Rpp1 a Rpp5, e comparou genótipos resistentes e suscetíveis. Os dados foram organizados em categorias temáticas, e os resultados foram integrados para entender a importância da combinação de genes de resistência e respostas enzimáticas na defesa da soja. A revisão forneceu uma visão abrangente dos mecanismos de resistência e sugeriu direções para futuras pesquisas.

4 APRESENTAÇÃO DOS RESULTADOS

Estudos realizados por Melo et al. (2015) e Henning (2010) examinaram como genótipos de soja suscetíveis e resistentes respondem à infecção por P. pachyrhizi através de análises bioquímicas e moleculares.

Esses estudos avaliaram a atividade de enzimas marcadoras de resistência para identificar como essas enzimas influenciam os mecanismos de defesa da soja. A metodologia envolveu a coleta de folhas dos genótipos Embrapa 48 (suscetível) e PI 561356 (resistente) em diferentes tempos após a inoculação com P. pachyrhizi. As proteínas foram extraídas utilizando tampões específicos e quantificadas pelo método de Bradford (BRADFORD, 1976).

A atividade de enzimas como lipoxigenases, peroxidases, fenilalanina amônia-liase, quitinases e β-1,3-glucanases foi avaliada por espectrofotometria (SAMBROOK & RUSSELL, 2001), e os dados foram analisados estatisticamente utilizando ANOVA, seguida de testes post-hoc para identificar diferenças significativas (ZAR, 2010)..

Com essas avaliações, foi possivel concluir que as lipoxigenases, catalisam a formação de hidroperóxidos de ácidos graxos, resultando em compostos voláteis e reguladores envolvidos na defesa das plantas (BAYSAL & DEMIRDOVEN, 2007). Em genótipos suscetíveis de soja, como Embrapa 48, observa-se um aumento na atividade da lipoxigenase após a infecção por P. pachyrhizi. Isso sugere uma tentativa de defesa rápida e intensa por parte da planta, na tentativa de limitar a propagação do patógeno (HENNING, 2010).

Por outro lado, em genótipos resistentes, como PI 561356, há uma diminuição na atividade da lipoxigenase após a infecção, o que pode indicar uma estratégia de desativação dessa via enzimática para favorecer outros mecanismos de defesa mais eficazes (BARACAT-PEREIRA et al., 2001).

As peroxidases estão envolvidas na oxidação de substratos orgânicos e na eliminação do peróxido de hidrogênio, um subproduto reativo do metabolismo celular que pode causar danos oxidativos (HENNING, 2010).

Genótipos suscetíveis, como Embrapa 48, mostram um aumento significativo na atividade da peroxidase após a infecção, indicando uma resposta de defesa rápida e intensa que visa minimizar o dano oxidativo e limitar a infecção (RESENDE et al., 2003). Em contraste, genótipos resistentes apresentam uma atividade da peroxidase mais estável após a infecção, sugerindo um controle mais eficiente da resposta oxidativa, o que pode contribuir para uma defesa mais eficaz e menos danosa para a planta (HENNING, 2010).

A enzima fenilalanina amônia-liase está envolvida na biossíntese de compostos fenólicos, que são cruciais para a defesa estrutural da planta, formando barreiras físicas contra a penetração de patógenos (GERASIMOVA et al., 2005). Tanto genótipos suscetíveis quanto resistentes apresentam alta atividade de PAL, no entanto, a resposta adaptativa em genótipos suscetíveis é mais pronunciada após a infecção. Isso pode refletir uma maior necessidade de reforçar as defesas estruturais em genótipos suscetíveis para combater a propagação do fungo (PREGELJ et al., 2011).

Quitinases e β-1,3-Glucanases compreendem enzimas que desempenham um papel essencial na defesa contra patógenos ao hidrolisar componentes das paredes celulares dos fungos, como quitina e β-1,3-glucanas (WU & BRADFORD, 2003). Em genótipos suscetíveis, observa-se uma indução significativa dessas enzimas após a infecção, indicando uma resposta rápida e intensiva à degradação

da parede celular do fungo (YI & HWANG, 1996). Em genótipos resistentes, a regulação dessas enzimas é mais estável, sugerindo uma resposta pré-estabelecida e mais eficaz que impede a infecção inicial do patógeno de forma mais controlada e menos dependente de uma resposta enzimática maciça (WU & BRADFORD, 2003).

Tabela 2: Atividade enzimática em genótipos de soja após Infecção por Phakopsora pachyrhizi.

Enzima	**Função**	**Genótipo Suscetível (Embrapa 48)**	**Genótipo Resistente (PI 561356)**
Lipoxigenases (LOX)	Catalisam a formação de hidroperóxidos de ácidos graxos, gerando compostos voláteis.	Aumento da atividade após infecção.	Diminuição na atividade após infecção.
Peroxidases (POX)	Oxidam substratos orgânicos, participam da eliminação do peróxido de hidrogênio.	Aumento significativo na atividade após infecção.	Atividade estável, menor aumento em comparação ao suscetível.
Fenilalanina Amônia-Liase (PAL)	Involvida na biossíntese de compostos fenólicos, fundamentais para a defesa estrutural.	Atividade alta com aumento significativo após infecção.	Atividade alta com níveis constantes após infecção.
Quitinases	Hidrolisam quitina, componente das paredes celulares dos fungos.	Indução significativa após infecção.	Regulação estável após infecção.
β-1,3-Glucanases	Hidrolisam β-1,3-glucanas, componentes das paredes celulares dos fungos.	Indução significativa após infecção.	Regulação estável após infecção.

Genótipos resistentes geralmente exibem uma regulação mais estável das enzimas de defesa, como lipoxigenases (LOX), peroxidases (POX), e fenilalanina amônia-liase (PAL), ao contrário dos genótipos suscetíveis que apresentam uma ativação rápida e intensa dessas enzimas em resposta à infecção (HENNING, 2010; MELO et al., 2015).

Os dados indicam que a expressão gênica e a atividade enzimática estão estreitamente relacionadas à capacidade de uma planta de responder à infecção. Genótipos suscetíveis, como Embrapa 48, mostram uma tentativa urgente de ativar suas defesas enzimáticas, enquanto genótipos resistentes, como PI 561356, mantêm uma resposta mais equilibrada, o que parece favorecer uma defesa mais eficiente e menos prejudicial ao metabolismo da planta (BARACAT-PEREIRA et al., 2001; WU & BRADFORD, 2003).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A resistência da soja à ferrugem asiática é mediada por uma combinação de genes específicos e respostas bioquímicas que permitem à planta detectar e responder ao patógeno de maneira eficaz. A integração de múltiplos genes de resistência e a regulação eficiente das respostas enzimáticas são cruciais para o desenvolvimento de cultivares de soja mais resistentes. As estratégias de melhoramento genético, como a piramidação de genes e o uso de marcadores moleculares, são fundamentais para enfrentar os desafios impostos pela variabilidade genética do patógeno e garantir a durabilidade da resistência.

REFERÊNCIAS

BARACAT-PEREIRA, M.C. et al. Biochemical properties of soybean leaf lipoxygenases: presence of soluble and membrane-bound forms. Plant Physiology and Biochemistry, v. 39, p. 91-98, 2001.

BAYSAL, O.; DEMIRDOVEN, A. Lipoxygenase in fruits and vegetables: a review. Enzyme and Microbial Technology, v. 40, p. 491-496, 2007.

BONET, J.A.; CABRERA, J.M.; OLIVEIRA, J.A.; OLIVEIRA, C.A. Resposta de cultivares de soja à infecção por Phakopsora pachyrhizi. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v. 45, n. 3, p. 265-272, 2010.

BONDE, M.R. et al. Phakopsora pachyrhizi and P. meibomiae: additional sources of resistance to soybean rust. Plant Disease, v. 90, p. 1450-1454, 2006.

BRADFORD, M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry, v. 72, p. 248-254, 1976.

BROMFIELD, K.R.; HARTWIG, E.E. Resistance to soybean rust and mode of inheritance. Crop Science, v. 20, p. 254-255, 1980.

CHENG, S.P.; CHAN, G.T. Genetics of resistance to soybean rust. Phytopathology, v. 58, p. 173-176, 1968.

CREGAN, P.B. et al. An integrated genetic linkage map of the soybean genome. Crop Science, v. 39, p. 1464-1490, 1999.

DEL PONTE, E.M.; MAIA, A.H.N.; PAVAN, W. Estudo do ciclo da ferrugem asiática da soja com base em um modelo de previsão epidemiológica. Fitopatologia Brasileira, Brasília, v. 31, n. 4, p. 363-373, 2006.

GARCIA, A. et al. Molecular mapping of soybean (Phakopsora pachyrhizi) resistance genes: discovery of novel locus and alleles. Theoretical and Applied Genetics, Berlin, v. 117, n. 3, p. 545-553, 2008.

GERASIMOVA, N.G. et al. Role of L-phenylalanine ammonia-lyase in the induced resistance and susceptibility of potato plants. Applied Biochemistry and Microbiology, v. 41, p. 103-105, 2005.

HARTWIG, E.E. Identification of a fourth major gene conferring resistance to soybean rust. Crop Science, v. 26, p. 1135-1136, 1986.

HARTWIG, E.E.; BROMFIELD, K.R. Relationships among three genes conferring specific resistance to rust in soybeans. Crop Science, v. 23, p. 237-239, 1983.

HENNING, F.A. Expressão de genes em plantas de soja sob infecção pela ferrugem asiática e efeito do controle químico na qualidade de sementes. 2010. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2010.

HIDAYAT, A.A.; SOMAATMADJA, R. The inheritance of soybean rust resistance. Phytopathology, v. 67, p. 556-558, 1977.

LEMSOM, F.A.; HENNING, F.A.; BAYER, M.L. Molecular characterization and genetic resistance to soybean rust in Brazilian germplasm. Breeding Science, v. 62, p. 223-231, 2011.

Mclean, R.J.; BYTH, D.E. Inheritance of resistance to soybean rust in Glycine max and Glycine soya. Euphytica, v. 29, p. 551-559, 1980.

MELO, C.L.P.; ROESE, A.D.; GOULART, A.C.P. Tolerância de genótipos de soja à ferrugem asiática. Ciência Rural, Santa Maria, v. 45, n. 8, p. 1353-1360, 2015.

MELO, Josemir Camilo. O fenômeno El Niño e as secas no Nordeste do Brasil. Raízes: Revista de Ciências Sociais e Econômicas, n. 20, p. 13-21, 1999. Disponível em: http://raizes.revistas.ufcg.edu.br/index.php/raizes/article/download/162/147. Acesso em: 15 jun. 2024.

MILES, M.R. et al. New mapping approaches suggest a single major gene for soybean rust resistance on chromosome 18. Crop Science, v. 46, p. 1939-1948, 2006.

MONTEROS, M.J. et al. Genetic and phenotypic characterization of soybean lines resistant to soybean rust. Theoretical and Applied Genetics, Berlin, v. 115, p. 105-112, 2007.

PREGELJ, L. et al. Transcription profiling of the isoflavone phenylpropanoid pathway in soybean in response to Bradyrhizobium japonicum inoculation. Journal of Experimental Botany, v. 62, n. 10, p. 3355-3367, 2011.

RESENDE, R.S. et al. Activity and isoform pattern of guaiacol peroxidase in soybean growth and development. Scientia Agricola, v. 60, n. 2, p. 247-252, 2003.

SAMBOOK, J.; RUSSELL, D.W. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. 3. ed. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2001.

SCHNEIDER, R.W. et al. First Report of Soybean Rust Caused by Phakopsora pachyrhizi in the Continental United States. Plant Disease, v. 89, p. 774, 2005.

SINGH, G.; THAPLIYAL, P.N. Inheritance of resistance to soybean rust in Glycine max and Glycine soya. Euphytica, v. 26, p. 421-425, 1977.

SONG, Q.; HYTEN, D.L.; YUAN, J. et al. A comprehensive genetic linkage map of soybean based on a composite map and integration of RFLP and SSR markers. Genome, v. 47, p. 265-282, 2004.

TSCHURTSCHENTHALER, N.N. et al. Variabilidade genética de Phakopsora pachyrhizi avaliada por meio de marcadores microssatélites. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v. 47, n. 2, p. 181-186, 2012.

VIGANÓ, L. et al. Microsatellite marker analysis of resistance to soybean rust in Brazilian soybean cultivars. Breeding Science, v. 58, p. 132-138, 2018.

WU, J.W.; BRADFORD, K.J. Class I chitinase and beta-1,3-glucanase are expressed in the embryonic axis of germinated tomato seeds. Plant Physiology, v. 121, p. 1417-1425, 2003.

YAMANAKA, N. et al. Development of class-specific SSR markers for molecular breeding of soybean rust resistance. Breeding Science, v. 58, p. 123-128, 2008.

YI, H.; HWANG, B.K. Differential induction and accumulation of beta-1,3-glucanase and chitinase isoforms in soybean hypocotyls by Phytophthora sojae infection. Physiological and Molecular Plant Pathology, v. 48, p. 41-54, 1996.

YORINORI, J.T. et al. Epidemic of soybean rust (Phakopsora pachyrhizi) in Brazil and Paraguay from 2001 to 2003. Plant Disease, St. Paul, v. 89, n. 7, p. 675-679, 2005.