

UNIVERSIDADE TECNOLÓGICA FEDERAL DO PARANÁ

LUANE BOSETTO

**MARCADORES MOLECULARES ASSOCIADOS A RESISTÊNCIA DA SOJA
(*Glycine max*) AO NEMATOIDE DO CISTO (*Heterodera glycines*): UMA
REVISÃO SISTEMÁTICA**

**DOIS VIZINHOS
2025**

LUANE BOSETTO

**MARCADORES MOLECULARES ASSOCIADOS A RESISTÊNCIA DA SOJA
(*Glycine max*) AO NEMATOIDE DO CISTO (*Heterodera glycines*): UMA
REVISÃO SISTEMÁTICA**

**Molecular markers associated with soy (*Glycine max*) resistance to cyst
nematode (*Heterodera glycines*): a systematic review**

Trabalho de conclusão de curso de pós-graduação
apresentado como requisito para obtenção do título de
Especialista em Curso de Especialização em Biologia
Molecular aplicada à Bioinformática da Universidade
Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR).

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Juliana Morini Küpper Cardoso

**DOIS VIZINHOS
2025**



[4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

Esta licença permite download e compartilhamento do trabalho desde que sejam atribuídos créditos ao(s) autor(es), sem a possibilidade de alterá-lo ou utilizá-lo para fins comerciais. Conteúdos elaborados por terceiros, citados e referenciados nesta obra não são cobertos pela licença.

LUANE BOSETTO

**MARCADORES MOLECULARES ASSOCIADOS A RESISTÊNCIA DA SOJA
(*Glycine max*) AO NEMATOIDE DO CISTO (*Heterodera glycines*): UMA
REVISÃO SISTEMÁTICA**

Trabalho de conclusão de curso de pós-graduação apresentado como requisito para obtenção do título de Especialista em Curso de Especialização em Biologia Molecular aplicada à Bioinformática da Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR).

Data de aprovação: 18 de junho de 2025.

Juliana Morini Küpper Cardoso
Doutora em Genética e Biologia Molecular
Universidade Tecnológica Federal do Paraná

Simone Neumann Wendt
Doutora em Processos Biotecnológicos
Universidade Tecnológica Federal do Paraná

Laila Cristina Lopes
Mestre em Biotecnologia
Universidade Tecnológica Federal do Paraná

**DOIS VIZINHOS
2025**

RESUMO

A soja (*Glycine max*) é uma cultura de grande importância mundial em diversos aspectos, desde econômicos até nutricionais. Os programas de melhoramento genético desta espécie buscam cultivares que, além de possuir destaque na produtividade, tenham características que permitam atingir o potencial produtivo e garantir um bom manejo, como no caso de resistência à patógenos. Um dos microrganismos que tem trazido prejuízos a cultura é o nematoide do cisto (*Heterodera glycines*), e, um dos manejos que tem se demonstrado eficiente, é o uso de cultivares resistentes. O uso de marcadores moleculares em programas de melhoramento genético pode ser uma ferramenta que otimiza a seleção de variedades resistentes, agilizando o processo para o desenvolvimento e seleção de um novo genótipo. Os marcadores moleculares com sistema de amplificação TaqMan® tem se destacado, devido a sua alta especificidade e qualidade de resultados. Portanto, o presente trabalho teve como objetivo realizar um estudo, com base em artigos publicados, visando a busca de marcadores moleculares, principalmente do locus *Rhg*, com a possibilidade de amplificação por TaqMan®. A metodologia incluiu uma revisão de literatura, visando catalogar os marcadores moleculares existentes baseados em sequências genômicas identificadas, buscando identificar marcadores eficientes e que possam ser inseridos na rotina de programas de melhoramento. Foram encontrados marcadores moleculares específicos para os loci *Rhg1*, *Rhg4* e *Rhg2*, como aqueles baseados nos genes *GmSNAP18*, *GmSHMT08* e *GmSNAP11*, respectivamente, que podem ser empregados em programas de melhoramento genético via utilização da plataforma TaqMan®. Esses marcadores moleculares permitem a identificação precisa de alelos de resistência e a piramidação de genes, sendo ferramentas que contribuem para a obtenção de cultivares com resistência e mais adaptadas as exigências atuais para o cultivo da soja. Portanto, aplicação desses marcadores moleculares em programas de melhoramento utilizando a metodologia por seleção assistida via marcadores moleculares, é uma estratégia eficiente para acelerar o melhoramento genético da soja, especialmente visando o desenvolvimento de cultivares resistentes ao nematoide de cisto.

Palavras-chave: TaqMan®; *Rhg*; Melhoramento de plantas; Seleção assistida por marcadores.

ABSTRACT

Soybean (*Glycine max*) is a crop of great global importance in various aspects, ranging from economic to nutritional. Breeding programs for this species aim to develop cultivars that not only excel in yield but also possess traits that enable the expression of their productive potential and ensure effective management, such as resistance to pathogens. One of the microorganisms that has caused significant damage to soybean crops is the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*), and one of the most effective management strategies has been the use of resistant cultivars. The use of molecular markers in breeding programs can serve as a valuable tool to optimize the selection of resistant varieties, accelerating the development and identification of new genotypes. Molecular markers based on the TaqMan® amplification system have gained prominence due to their high specificity and reliable results. Therefore, the present study aimed to conduct a review, based on published articles, to identify molecular markers, particularly those associated with the Rhg locus, that are compatible with TaqMan® amplification. The methodology consisted of a literature review to catalog existing molecular markers based on identified genomic sequences, with the goal of pinpointing efficient markers that could be incorporated into the routine workflow of breeding programs. Specific molecular markers were identified for the Rhg1, Rhg4, and Rhg2 loci, such as those based on the *GmSNAP18*, *GmSHMT08*, and *GmSNAP11* genes, respectively, which can be utilized in breeding programs through the TaqMan® platform. These molecular markers enable the precise identification of resistance alleles and gene pyramiding, making them valuable tools for the development of cultivars with resistance and better adaptation to the current demands of soybean cultivation. Therefore, the application of these molecular markers in breeding programs through marker-assisted selection is an efficient strategy to accelerate soybean genetic improvement, particularly for the development of cultivars resistant to the soybean cyst nematode.

Keywords: TaqMan®; Rhg; Plant breeding; Marker-assisted selection.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Nematóide do cisto da soja (*Heterodera glycines*) no estágio juvenil (J2).....18
- Figura 2. (A) Nematóides do cisto alojados na raiz da soja. (B) Cistos de *Heterodera glycines* nas fases madura (marrom) e imatura (amarela ou branca). A fase imatura corresponde a fêmea que acumula ovos em seu corpo, enquanto a fase madura ocorre quando o corpo da fêmea se degenera e forma uma estrutura resistente, marrom, que protege os ovos. (C) Cisto maduro, contendo ovos que ficarão protegidos na estrutura de resistência.19
- Figura 3. (A) Diferença entre a população de uma cultivar suscetível (esquerda) e uma cultivar resistente (direita). (B) Diferença entre o sistema radicular de uma planta resistente (esquerda) a plantas suscetíveis (direita) ao nematóide do cisto da soja.20
- Figura 4. Gráfico de agrupamento de indivíduos analisados para marcador molecular referente a resistência de doenças em soja, utilizando a plataforma KASP® no equipamento Roche LightCycler 480. A fluorescência do eixo Y corresponde aos genótipos homozigotos resistentes, enquanto a fluorescência do eixo X está relacionada aos homozigotos suscetíveis.26
- Figura 5. Detecção alélica na plataforma TaqMan® durante a amplificação por PCR. O alelo alvo contendo o SNP é detectado por sondas específicas, cada uma complementar a um dos alelos e marcada com dois corantes fluorescentes (FAM ou VIC). Após o pareamento com a sequência alvo, o corante fluorescente (R) da sonda é liberado, gerando um sinal fluorescente, pois o *quencher* (Q) é clivado pela atividade de DNA Polimerase nas etapas subsequentes da PCR.28
- Figura 6. A PCR da plataforma KASP® utiliza dois primers *forward* alelo-específicos e um primer *reverse* comum. Os primers *forward* contêm caudas específicas na extremidade 5' e um SNP na extremidade 3' dos oligonucleotídeos. O *MasterMix* do KASP® contém os denominados cassete FRET (*Fluorescence Resonance Energy Transfer*), que são complementares às novas caudas. Quando o cassete FRET do KASP® estão intactos, a proximidade entre o corante repórter (FAM ou VIC) e o *quencher* impede a emissão de fluorescência. Nas ciclagens subsequentes da PCR, as caudas alelo-específicas são amplificadas e o cassete FRET se liga à nova cauda, sendo posteriormente clivado pela DNA polimerase, separando os corantes e permitindo assim a detecção da fluorescência.....29

- Figura 7. Flowchart do PRISMA, mostrando o fluxo de obtenção dos dados para inclusão na cienciometria, para a análise de marcadores moleculares para a seleção de genótipos de soja (*Glycine max*) resistentes ao nematoide do cisto (*Heterodera glycines*).33**
- Figura 8. Evolução temporal das publicações e citações relacionadas ao uso de marcadores moleculares no melhoramento da soja visando à resistência ao nematoide de cisto (*Heterodera glycines*) entre 2001 e 2025. As barras representam o número de publicações por ano (eixo da esquerda), enquanto a linha indica a quantidade de citações anuais (eixo da direita).36**
- Figura 9. Distribuição geográfica das publicações científicas sobre o uso de marcadores moleculares no melhoramento genético da soja visando a resistência ao nematoide de cisto (*Heterodera glycines*). (A) Gráfico de árvore representando a quantidade de publicações por país, com destaque para os Estados Unidos, China, Canadá, Alemanha e Brasil. (B) Mapa de calor mundial indicando a intensidade de publicações conforme a escala de registros, evidenciando a concentração das pesquisas em países da América do Norte, Europa e Ásia Oriental. 37**
- Figura 10. Distribuição das publicações científicas por áreas do conhecimento relacionadas ao uso de marcadores moleculares no melhoramento genético da soja para resistência ao nematoide de cisto.38**
- Figura 11. Gráfico de agrupamento de uma população segregante referente aos marcadores MU-SNAP18-B (A) MU-SNAP18-C (B). O eixo X (FAM) representa os genótipos homozigotos resistentes (HR - azul), enquanto o eixo Y (VIC), representa os genótipos homozigotos suscetíveis (WT - verde).....42**
- Figura 12. Gráfico de agrupamento de uma população segregante referente ao marcador MU-SNAP18-A. O eixo X (FAM) representa os genótipos com maior número de cópias (azul), enquanto o eixo Y (VIC), representa os genótipos com menor número de cópias (verde).....43**
- Figura 13. Gráfico de agrupamento de uma população segregante referente ao marcador MU-SHMT08. O eixo X (FAM) representa os genótipos homozigotos resistentes (HR - azul), enquanto o eixo Y (VIC), representa os genótipos homozigotos suscetíveis (WT - verde).....45**
- Figura 14. Gráfico de agrupamento de uma população segregante referente ao marcador MU-SNAP11-SP. O eixo X (FAM) representa os genótipos homozigotos suscetíveis (WT - azul), enquanto o eixo Y (VIC), representa os genótipos homozigotos resistentes (HR - verde).....47**

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1. Comparativo entre os principais marcadores moleculares SNP que podem ser utilizados para detecção de genótipos resistentes de soja ao nematoide do cisto, englobando os locus Rhg1, Rhg2 e Rhg4. ...48**
- Tabela 2. Sugestão de painel contendo cinco marcadores moleculares com amplificação via plataforma TaqMan®, contemplando os locus Rhg1, Rhg2 e Rhg4. Estão descritas as sequências de iniciadores e sondas (FAM e VIC) para identificação dos genótipos resistentes (HR – homozigoto resistente) e suscetíveis (WT – wildtype).....50**

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
2. REVISÃO DE LITERATURA	11
2.1. A Cultura da Soja	11
2.1.1. Descrição botânica	11
2.1.2. Importância econômica	12
2.2. Melhoramento genético da soja	14
2.2.1. Impacto do melhoramento na cultura da soja.....	14
2.2.2. Melhoramento genético para resistência a doenças	15
2.3. Nematóide do cisto (<i>Heterodera glycines</i>)	17
2.3.1. Impacto na cultura	17
2.3.2. Descrição do patógeno e sintomatologia.....	17
2.3.3. Classificação em raças.....	20
2.3.4. Manejo do patógeno.....	21
2.3.5. Mecanismo molecular de resistência das plantas	22
2.4. Marcadores moleculares para <i>Heterodera glycines</i>	25
3. MATERIAL E MÉTODOS	32
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	35
4.1 Análise cienciométrica	35
4.2. Marcadores moleculares para seleção de genótipos resistentes ao SCN	41
4.2.1. Marcadores associados ao locus Rhg1	41
4.2.2. Marcadores associados ao locus Rhg4	44
4.2.3. Outros genes associados à resistência ao SCN	45
4.3. Aplicações em programas de melhoramento	48
5. CONCLUSÃO	52
REFERÊNCIAS	53

1. INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max*) é uma cultura de grande importância econômica e nutricional em todo o mundo. Originária da Ásia, tem sido cultivada há milhares de anos e tornou-se uma das principais culturas agrícolas globais devido à sua ampla gama de aplicações, que vão desde a alimentação humana e animal até a produção de biocombustíveis e produtos industriais. Sua versatilidade, alto teor proteico e capacidade de fixação biológica de nitrogênio a tornam essencial para a sustentabilidade agrícola e segurança alimentar em diversas regiões do planeta (Bortoluzzi et al., 2021; Vieira Filho, 2024).

No entanto, a produtividade da soja enfrenta ameaças significativas de pragas e doenças, dentre as quais o nematoide do cisto da soja (*Heterodera glycines*) se destaca como um dos mais devastadores. Este patógeno é responsável por perdas substanciais de rendimento em diversas regiões produtoras, especialmente em áreas com histórico de monocultura e práticas inadequadas de rotação de culturas. O nematoide parasita as raízes das plantas de soja, formando cistos que comprometem severamente o desenvolvimento radicular, limitam a absorção de nutrientes e água, e favorecem o surgimento de infecções secundárias por outros microrganismos (Allen et al., 2017; Andres, Grabau, 2025).

Para combater esse problema, a resistência genética é uma característica de grande interesse, e os marcadores moleculares têm se mostrado ferramentas promissoras na identificação e desenvolvimento de variedades de soja resistentes (Anderle et al., 2021). Alguns dos marcadores moleculares mais estudados para o nematoide do cisto são aqueles associados aos loci de resistência Rhg (*resistance to Heterodera glycines*), com destaque para os loci Rhg1 e Rhg4, que contêm genes funcionais associados à resposta imune da planta e têm sido amplamente utilizados como alvos em programas de melhoramento genético (Patil et al., 2019; Shaibu et al., 2020).

A utilização desses marcadores na seleção assistida por marcadores (SAM) permite a triagem eficiente de genótipos nas fases iniciais de desenvolvimento, otimizando tempo e recursos, além de garantir maior precisão na introdução de características desejáveis. Essa abordagem biotecnológica representa uma evolução em relação aos métodos convencionais de melhoramento, pois possibilita a

identificação precoce de genótipos portadores de resistência, mesmo na ausência de sintomas fenotípicos (Krishna et al., 2023; Sun et al., 2022).

Dentre as tecnologias utilizadas para a genotipagem, destaca-se a plataforma TaqMan®, baseada em sondas fluorescentes específicas para os alelos de interesse. A tecnologia TaqMan® proporciona alta especificidade, sensibilidade e reprodutibilidade, sendo capaz de detectar alelos com base em pequenas variações de sequência. Além disso, sua eficiência na detecção em amostras de baixa concentração ou qualidade de DNA a torna ideal para aplicações em larga escala, como nos programas de melhoramento vegetal (Anderle et al., 2021; Usovsky et al., 2025).

A pesquisa sobre marcadores moleculares associados à resistência ao nematoide do cisto da soja tem avançado significativamente nas últimas décadas. Abordagens como utilização de marcadores moleculares do tipo SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) para genotipagem têm sido cruciais para a identificação de novos loci e a validação funcional de genes envolvidos na resistência. Essas informações têm sido incorporadas em bancos de dados genômicos públicos, facilitando o desenvolvimento de primers e sondas específicas para uso em ferramentas de diagnóstico molecular (Butler, et al., 2021; Kandoth et al., 2017).

Nesse contexto, o presente trabalho tem como objetivo explorar, por meio de uma revisão sistemática da literatura, os avanços recentes na identificação e utilização de marcadores moleculares associados à detecção de resistência de genótipos de soja (*Glycine max*) ao nematoide do cisto (*Heterodera glycines*). Mais especificamente, pretende-se buscar marcadores para os loci Rhg1 e Rhg4, que sejam compatíveis com o sistema de amplificação TaqMan®, bem como determinar sua aplicabilidade na rotina de programas de melhoramento genético da soja, por meio da seleção assistida por marcadores moleculares, contribuindo para o desenvolvimento de cultivares resistentes, sustentáveis e com alto desempenho agronômico.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. A Cultura da Soja

2.1.1. Descrição botânica

A espécie *Glycine max* (L.) Merr., pertence à família botânica Fabaceae, subfamília Faboideae, tribo Phaseoleae, e subtribo Glycininae. Trata-se de uma leguminosa de grande importância econômica e agrônômica, cultivada mundialmente como uma das principais fontes de proteína vegetal e óleo comestível (Bortoluzzi et al., 2021).

A soja é uma planta herbácea anual, com ciclo vegetativo variável entre 70 a 200 dias, dependendo da cultivar, latitude, fotoperíodo e condições climáticas. Apresenta altura que pode variar de 30 a 250 cm, com tipos de crescimento classificados como determinado, semi-determinado ou indeterminado, o que influencia diretamente na arquitetura da planta, manejo e produtividade (Matsuo et al., 2022).

As flores são autógamias, ou seja, realizam autopolinização, com coloração geralmente branca ou roxa, dispostas em inflorescências do tipo racemo. As vagens possuem resistência à deiscência, o que reduz perdas por abertura espontânea no campo, e apresentam pubescência (presença de tricomas) nas hastes e vagens, com coloração que varia entre cinza e marrom, sendo essa, uma característica frequentemente utilizada na classificação varietal e em estudos de melhoramento genético (Matsuo et al., 2022).

Cada vagem geralmente contém de uma a cinco sementes, predominantemente esféricas ou elipsoidais, com coloração que pode variar entre amarela, preta, ou outras de acordo com a variedade (Matsuo et al., 2022). As sementes são compostas por alto teor de proteína (cerca de 35 a 40%) e lipídios (18 a 22%), o que as torna fundamentais para a alimentação humana, formulação de rações animais e diversas aplicações industriais, como produção de biodiesel, lecitina, entre outros (Carrão-Panizzi et al., 2021).

Além disso, a soja é uma planta com notável capacidade de fixação biológica de nitrogênio, realizada em simbiose com bactérias do gênero *Bradyrhizobium*, o que

contribuiu significativamente para a sustentabilidade dos sistemas agrícolas ao reduzir a necessidade de fertilizantes nitrogenados (Hennecke, 1990; Holland et al., 2023).

2.1.2. Importância econômica

No cenário produtivo, a soja tem sido uma das leguminosas de maior importância econômica e estratégica na agricultura mundial, sendo amplamente utilizada como fonte de proteína vegetal, óleo comestível, ração animal e matéria-prima para diversos produtos industriais (Bortoluzzi et al., 2021). Acredita-se que sua origem remonta há mais de 5.000 anos, na região nordeste da China, especificamente na Manchúria, onde foi domesticada a partir da espécie selvagem *Glycine soja* (Oliveira, 2021).

A introdução da soja no Brasil ocorreu em 1908, inicialmente com propósitos alimentares, trazida por imigrantes japoneses que se estabeleceram no Estado de São Paulo. No entanto, sua adoção como cultura comercial foi limitada nas primeiras décadas devido à falta de adaptação das cultivares asiáticas às condições tropicais e subtropicais do país. A cultura encontrou condições edafoclimáticas mais favoráveis no Rio Grande do Sul, especialmente no que diz respeito ao clima temperado, fotoperíodo e solos férteis, propiciando os primeiros avanços significativos na produção nacional (Bezerra et al., 2022).

A partir da década de 1960, a soja passou a receber maior atenção de pesquisadores, institutos de pesquisa e políticas agrícolas, impulsionando o melhoramento genético da cultura. Foram desenvolvidas cultivares adaptadas a diferentes latitudes, ciclos de desenvolvimento mais curtos, resistência a doenças e pragas, além de maior produtividade. Essa evolução permitiu a expansão progressiva da área plantada para o Centro-Oeste, Sudeste, Norte e Nordeste do país, consolidando o Brasil como um dos maiores produtores e exportadores mundiais de soja (Bortoluzzi et al., 2021).

Outros fatores que contribuíram para a expansão da soja no Brasil incluem a expansão da fronteira agrícola, especialmente no Cerrado, com uso de tecnologias de correção e fertilização do solo, a mecanização e modernização do sistema de produção, com uso de plantio direto, cultivares transgênicas e controle fitossanitário eficiente, a integração lavoura-pecuária-floresta (ILPF), que possibilitou maior

sustentabilidade e diversificação da atividade agrícola, a demanda crescente do mercado externo, principalmente da China, para alimentação animal e industrial e os incentivos governamentais e políticas de crédito agrícola (Bezerra et al., 2022).

Atualmente, a soja é cultivada em praticamente todas as regiões agrícolas brasileiras, sendo destaque nos Estados de Mato Grosso, Paraná, Rio Grande do Sul, Goiás e Mato Grosso do Sul. O Brasil disputa anualmente com os Estados Unidos o posto de maior produtor mundial da oleaginosa, com safras que ultrapassam 150 milhões de toneladas, movimentando bilhões de dólares em exportações e desempenhando papel crucial na balança comercial brasileira (Bezerra et al., 2022).

A cultura tem se destacado no desenvolvimento econômico do Brasil, tendo construído uma complexa cadeia produtiva, como a manufatura de farelo, de farinhas e óleos vegetais ou de biodiesel, podendo ser utilizada como produto primário, ou ser submetida a essa transformação industrial, tendo influência em outros subprodutos, como a produção de carnes, utilização na indústria alimentícia como emulsificante (lecitina) ou uso na indústria farmacêutica e cosmética. O país exporta significativamente em todos os elos dessa cadeia, mas também consome internamente uma grande parte da produção (Vieira Filho, 2024).

Além de sua expressiva relevância produtiva e industrial, a soja também exerce um papel estratégico como ativo econômico e instrumento de negociação no mercado agropecuário. Em diversas regiões produtoras do Brasil, a oleaginosa é amplamente utilizada como moeda de troca por agricultores, cooperativas, cerealistas e corretores, servindo como unidade de pagamento para a aquisição de insumos agrícolas, arrendamentos de terras, maquinários e serviços técnicos. Essa dinâmica de mercado da soja, cria oportunidades de valorização da commodity, beneficiando agricultores e empresas que detêm conhecimento técnico e visão estratégica do setor. Essa força comercial e financeira da soja contribui significativamente para o aumento do Produto Interno Bruto (PIB) brasileiro, principalmente por meio de geração de divisas via exportações, valorização de áreas rurais e geração de emprego e renda (Carvalho et al., 2024).

2.2. Melhoramento genético da soja

2.2.1. Impacto do melhoramento na cultura da soja

O melhoramento genético da soja tem sido uma das principais razões para a expansão e consolidação da cultura no Brasil e no mundo. Essa trajetória vem sendo construída ao longo de décadas por instituições públicas de pesquisa, como a EMBRAPA e Universidades Federais, bem como por empresas privadas nacionais e multinacionais, que investem significativamente em ciência, tecnologia e inovação (Silva et al., 2017).

Os programas de melhoramento genético da soja tradicionalmente baseiam-se em métodos convencionais, como hibridações controladas entre linhagens parentais com características desejáveis e posterior seleção fenotípica em populações segregantes. Esses processos são realizados ao longo de múltiplas gerações, com avaliações em ambientes distintos e sob diferentes condições de cultivo, visando identificar genótipos superiores com elevado potencial produtivo, resistência a estresses bióticos (pragas e doenças) e abióticos (déficit hídrico, acidez do solo, altas temperaturas), além de qualidade de grão e adaptação ao fotoperíodo (Bacaxixi et al., 2021).

A seleção desses genótipos envolve análises rigorosas de estabilidade e adaptabilidade fenotípica, com o objetivo de garantir que a cultivar final mantenha um desempenho consistente em distintas regiões produtoras. Esse rigoroso processo pode durar mais de 10 anos, desde a primeira hibridação até o lançamento comercial da nova cultivar (Silva et al., 2017).

Nas últimas décadas, entretanto, o melhoramento genético da soja passou por uma revolução com a integração de ferramentas modernas de biotecnologia, tais como a utilização de marcadores moleculares, que permitem a seleção assistida por características genéticas específicas (Anderle et al., 2021), transformação genética, com inserção de genes que conferem resistência a herbicidas (como glifosato), tolerância a insetos-praga (Bt) ou melhoria na composição do óleo, edição gênica (CRISPR/Cas9), com perspectivas promissoras para o desenvolvimento de cultivares mais precisas e sustentáveis (Naves et al., 2024). Esses avanços possibilitam reduzir o tempo de desenvolvimento de novas cultivares, aumentar a eficiência dos

programas de melhoramento e permitir a customização de características específicas de acordo com as demandas de mercado, clima ou sistemas de manejo (Anderle et al., 2021).

Do ponto de vista econômico, a adoção de cultivares melhoradas tem impacto direto no aumento da produtividade por hectare, na redução de perdas e no uso mais racional de defensivos e fertilizantes, contribuindo para a sustentabilidade econômica e ambiental da produção. Já do ponto de vista científico, o melhoramento genético estimula o avanço de áreas como genômica vegetal, bioinformática, fisiologia de plantas, estatística experimental e inteligência artificial aplicada a agricultura (Bonacelli et al., 2015).

2.2.2. Melhoramento genético para resistência a doenças

Dentre os principais objetivos dos programas de melhoramento genético da soja, destaca-se a busca por resistência a doenças, uma vez que os fitopatógenos representam um dos maiores entraves à estabilidade da produção e à maximização do potencial produtivo das cultivares. As doenças causadas por fungos, bactérias, vírus e nematoides podem resultar em significativas perdas econômicas, comprometendo a qualidade e a quantidade da produção de grãos (Lin et al., 2022).

O impacto dos fitopatógenos no cultivo vai além das perdas diretas de produtividade. A incidência de doenças severas aumentam a dependência de aplicações de fungicidas e nematicidas, elevando o custo de produção, aceleram a seleção de populações patogênicas resistentes a agroquímicos, exigindo rotatividade de princípios ativos e maior complexidade no manejo, reduzem a qualidade fisiológica das sementes, afetando a germinação, vigor e a formação de plântulas na safra subsequente e comprometem a sustentabilidade do sistema produtivo, em função do impacto ambiental do uso intensivo de defensivos (Dias et al., 2015; Khaskheli et al., 2025).

Portanto, o desenvolvimento e a adoção de cultivares resistentes constituem uma estratégia central e duradoura para o controle fitossanitário da soja, sendo complementar às boas práticas de manejo, como a rotação de culturas, o uso de cultivares precoces, o vazio sanitário e a aplicação racional de defensivos. Essa abordagem integrada contribui para preservar o potencial produtivo da cultura, reduzir

riscos econômicos e garantir a sustentabilidade do sistema agrícola brasileiro (Lin et al., 2022).

Nesse contexto, o melhoramento genético para resistência a doenças visa minimizar o uso de defensivos químicos, reduzir os custos de produção, preservar o meio ambiente e garantir maior estabilidade produtiva, mesmo em condições adversas. As estratégias envolvem a identificação de genes de resistência e sua incorporação por meio de hibridações dirigidas, seleção assistida por marcadores moleculares (SAM), que acelera o processo de obtenção de linhagens resistentes, inserção de resistência proveniente de acessos selvagens ou cultivares tradicionais, que possuem genes de interesse não presentes nas variedades comerciais modernas, além do emprego de ferramentas de genômica e transcriptômica, para compreensão dos mecanismos de defesa da planta e identificação de novos alvos para melhoramento (Krishna et al., 2023; Sun et al., 2022).

Dentre os fitopatógenos que afetam a cultura da soja, os nematoides fitoparasitas têm ganhado crescente relevância nas últimas décadas, especialmente em áreas com histórico de cultivo contínuo, baixa rotação de culturas e alta compactação do solo. Estes microrganismos, embora invisíveis a olho nu, podem causar danos severos ao sistema radicular da planta, comprometendo sua capacidade de absorção de água e nutrientes, o que leva à redução expressiva do vigor vegetativo e da produtividade. As espécies de nematoides com maiores danos descritos a produção de soja são o nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*), nematoide das galhas (*Meloidogyne* spp.) e nematoide das lesões radiculares (*Pratylenchus brachyurus*) (Barros et al., 2022; Oyekanmi, Fawole, 2010).

O impacto econômico dos nematoides na soja é significativo, tanto em perdas diretas de rendimento, quanto nos custos adicionais com produtos químicos (nematicidas), análises de solo, e medidas corretivas, o que compromete a rentabilidade da atividade agrícola (Bandara et al., 2020). Além disso, sua presença pode inviabilizar a continuidade do cultivo em determinadas áreas se não forem adotadas estratégias integradas de controle (Haris, 2024).

Portanto, os nematoides representam um dos principais desafios fitossanitários da sojicultura moderna, exigindo uma combinação de inovação genética, manejo agrônomico e diagnóstico precoce (Arantes et al., 2023). O desenvolvimento de cultivares resistentes, associado a práticas agrícolas

sustentáveis, é essencial para mitigar os prejuízos causados por esses patógenos e assegurar a longevidade produtiva das áreas cultivadas (Afzal, Mukhtar, 2024).

2.3. Nematóide do cisto (*Heterodera glycines*)

2.3.1. Impacto na cultura

O nematóide de cisto da soja (*Heterodera glycines*) – SCN (*Soybean Cyst Nematode*) – é amplamente reconhecido como um dos fitopatógenos mais devastadores da cultura da soja, devido à sua alta capacidade de sobrevivência, agressividade, ampla distribuição geográfica e dificuldade de erradicação. Trata-se de um nematóide endoparasita sedentário que ataca o sistema radicular da planta, comprometendo a fisiologia da soja desde os estágios iniciais do desenvolvimento (Allen et al., 2017).

Uma das características mais preocupantes de *H. glycines* é sua habilidade de formar estruturas de resistência denominadas cistos, que correspondem ao corpo das fêmeas mortas contendo centenas de ovos em seu interior. Esses cistos são extremamente resistentes a condições ambientais adversas, podendo permanecer viáveis no solo por até 10 anos, mesmo na ausência de plantas hospedeiras, o que garante sua persistência em áreas cultivadas e dificulta significativamente as estratégias de erradicação (Andres, Grabau, 2025).

As perdas econômicas associadas à presença do SCN podem ultrapassar 50% da produtividade potencial em áreas com elevada densidade populacional do patógeno, especialmente em sistemas de cultivo contínuo de soja sem rotação de culturas. Além disso, muitos danos causados pelo nematóide são de difícil detecção visual no campo, sendo frequentemente confundidos com deficiências nutricionais ou estresse hídrico, o que dificulta o diagnóstico precoce e favorece sua disseminação silenciosa (Allen et al., 2017).

2.3.2. Descrição do patógeno e sintomatologia

O nematóide do cisto estabelece-se no sistema radicular das plantas hospedeiras, onde penetra como juvenil de segundo estágio (J2) (Figura 1) e se instala

permanentemente em uma célula do córtex da raiz, induzindo a formação de estruturas especializadas de alimentação, que seriam conglomerados de células vegetais fundidas, hipertrofiadas e hiperativas metabolicamente. Essas estruturas funcionam como fontes contínuas de nutrientes para o nematoide, prejudicando drasticamente o funcionamento normal do sistema radicular (Andres, Grabau, 2025; Mahecha-Garnica et al., 2022).

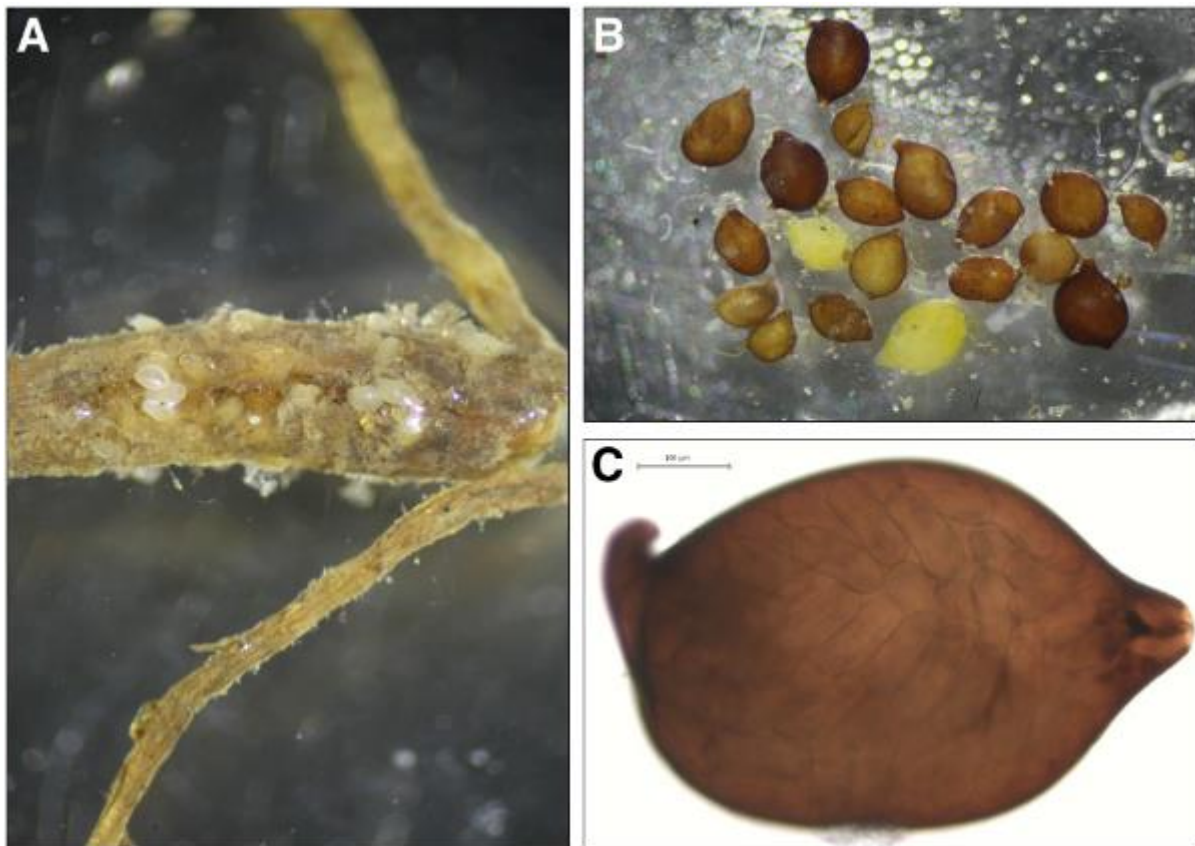
Figura 1. Nematoide do cisto da soja (*Heterodera glycines*) no estágio juvenil (J2).



Fonte: Andres, Grabau, 2025.

Ao longo de seu desenvolvimento, a fêmea de *H. glycines* rompe os tecidos externos da raiz e permanece parcialmente exposta no solo. Após a reprodução, seu corpo transforma-se em um cisto resistente (Figura 2), encapsulando centenas de ovos protegidos por uma parede cuticular espessa e lignificada. Esses cistos podem sobreviver no solo por mais de uma década, mesmo na ausência de soja ou outras plantas hospedeiras, o que favorece sua persistência em áreas cultivadas e torna o controle extremamente difícil (Andres, Grabau, 2025; Mahecha-Garnica et al., 2022).

Figura 2. (A) Nematoides do cisto alojados na raiz da soja. (B) Cistos de *Heterodera glycines* nas fases madura (marrom) e imatura (amarela ou branca). A fase imatura corresponde a fêmea que acumula ovos em seu corpo, enquanto a fase madura ocorre quando o corpo da fêmea se degenera e forma uma estrutura resistente, marrom, que protege os ovos. (C) Cisto maduro, contendo ovos que ficarão protegidos na estrutura de resistência.



Fonte: Mahecha-Garnica et al., 2022.

A presença de cistos nas raízes interrompe o transporte normal de água e nutrientes, afetando significativamente a fisiologia da planta. Isso resulta em plantas enfraquecidas, cloróticas, com sistema radicular atrofiado (Figura 3) e desenvolvimento comprometido, especialmente em condições de estresse hídrico ou nutricional. Os sintomas em campo frequentemente se manifestam em manchas circulares de baixo vigor ou falhas de estande, com plantas que exibem sintomas semelhantes a deficiências nutricionais, o que dificulta o diagnóstico precoce (Mahecha-Garnica et al., 2022). Além da perda direta de produtividade, o SCN favorece infecções secundárias por patógenos fúngicos e bacterianos, como *Fusarium spp.*, *Rhizoctonia solani* e *Pythium spp.*, formando complexos patogênicos que ampliam o dano ao sistema radicular (Westphal, Xing, 2011; Westphal et al., 2014).

Figura 3. (A) Diferença entre a população de uma cultivar suscetível (esquerda) e uma cultivar resistente (direita). (B) Diferença entre o sistema radicular de uma planta resistente (esquerda) a plantas suscetíveis (direita) ao nematoide do cisto da soja.



Fonte: Agrios, 2005.

2.3.3. Classificação em raças

Um fator preocupante em relação ao patógeno, é a elevada variabilidade genética e fenotípica dentro da espécie, expressa na forma de diferentes raças fisiológicas, também chamadas de populações diferenciadas. Essas raças são definidas com base na capacidade do nematoide de infectar ou não um conjunto de genótipos diferenciadores de soja, os quais expressam diferentes mecanismos de resistência. A identificação e classificação dessas raças são de extrema importância para o desenvolvimento e uso eficiente de cultivares resistentes, bem como para o manejo integrado da praga (Moreira et al., 2020; Muniz et al., 2025).

O sistema clássico de diferenciação de raças de *H. glycines* foi proposto por Riggs e Schmitt (1988), utilizando sete genótipos de soja diferenciadores e uma cultivar suscetível como controle. Cada isolado do nematoide é inoculado em cada um desses genótipos, e a capacidade de reprodução é avaliada por meio do índice feminino (FI). Se o nematoide for capaz de formar fêmeas férteis em determinado genótipo, ele é considerado virulento sobre aquele material. Com base nas combinações de virulência observadas, são definidas 16 raças fisiológicas, numeradas de Raça 1 a Raça 16. Por exemplo, a raça 1 é virulenta sobre PI 548402 (Peking), PI 88788 e Pickett; a raça 3 é virulenta sobre PI 88788 apenas; e a raça 14 é virulenta sobre PI 437654, PI 90763, Pickett e PI 88788. Esse sistema permite padronizar a identificação de populações do nematoide em diferentes regiões e

orientar a escolha de cultivares resistentes com base na composição das raças predominantes no campo (Muniz et al., 2025; Riggs; Schmitt, 1988).

Dado o surgimento de novas populações do patógeno com perfis de virulência mais complexos, o sistema de classificação tradicional foi complementado por um sistema mais descritivo denominado HG Type (“Tipo” de *Heterodera glycines*), proposto em 2002 por Niblack et al. Neste sistema, utiliza-se um conjunto de sete linhagens diferenciadoras, e cada uma é numerada de 1 a 7. A nomenclatura do isolado é feita com base nos genótipos sobre os quais ele é virulento. Por exemplo, um isolado classificado como HG Type 2.5.7 é virulento sobre os diferenciadores PI 88788 (nº 2), PI 209332 (nº 5) e PI 548316 (nº 7). Esse sistema fornece maior precisão na descrição do perfil de virulência e é amplamente utilizado em estudos atuais de diagnóstico e monitoramento populacional (Mahecha-Garnica et al., 2022; Niblack et al., 2002).

O conhecimento das raças fisiológicas presentes em uma determinada área é fundamental para o sucesso do manejo genético da resistência. Cultivares resistentes desenvolvidas com base em uma única fonte genética, como a linhagem PI 88788, que está presente em grande parte das variedades comerciais, podem perder efetividade quando utilizadas repetidamente em áreas com populações do nematoide adaptadas a essa fonte de resistência, fenômeno conhecido como quebra de resistência. Por esse motivo, é recomendada a rotação de cultivares resistentes baseadas em diferentes fontes genéticas (ex.: PI 88788, PI 437654, Peking, PI 89772), bem como o monitoramento periódico do tipo de população presente no solo, utilizando bioensaios em laboratório ou ferramentas moleculares (Moreira et al., 2020; Muniz et al., 2025).

2.3.4. Manejo do patógeno

O manejo do SCN representa um dos principais desafios fitossanitários da sojicultura moderna, exigindo uma abordagem integrada, contínua e regionalmente adaptada para garantir a sustentabilidade da produção. Devido à sua ampla distribuição, elevada capacidade de sobrevivência e variabilidade genética, o controle isolado deste patógeno tem se mostrado ineficaz a longo prazo, o que reforça a

necessidade de estratégias complementares baseadas nos princípios do manejo integrado de nematoides (Wendimu, 2022).

Dentre as medidas mais eficazes, o controle cultural destaca-se por sua viabilidade técnica e econômica, sendo amplamente utilizado em áreas com histórico de infestação. A rotação de culturas com espécies não hospedeiras, como milho (*Zea mays*), trigo (*Triticum aestivum*), sorgo (*Sorghum bicolor*), avevém (*Lolium multiflorum*), painço (*Setaria italica*) ou centeio (*Secale cereale*), reduz significativamente a população do nematoide no solo ao interromper seu ciclo de vida (Acharya et al., 2021). Outras culturas de cobertura com efeito nematicida ou supressivo, como crotalária ou milheto, também têm sido utilizadas com sucesso para reduzir a densidade de cistos (Araujo et al., 2023).

O uso de cultivares de soja geneticamente resistentes constitui outra estratégia essencial e amplamente adotada, especialmente em áreas de alta pressão do patógeno. No entanto, a diversidade de raças fisiológicas de *H. glycines*, muitas das quais apresentam virulência sobre as fontes genéticas mais utilizadas, como PI 88788 e Peking, torna necessário um monitoramento constante das populações do nematoide em campo (Muniz et al., 2025).

Nos programas de melhoramento genético, a seleção precoce de genótipos resistentes representa um avanço significativo. Utilizando ferramentas de seleção assistida por marcadores moleculares (SAM ou MAS – *marker-assisted selection*), os melhoristas conseguem identificar, ainda nas fases iniciais do programa, linhagens que carregam alelos associados à resistência a *H. glycines*. Dessa forma, somente os genótipos portadores desses alelos de interesse avançam para as fases subsequentes, como os ensaios fitopatológicos e os testes de desempenho agrônomico em campo, o que confere maior eficiência, menor custo e maior precisão ao processo de seleção (Shaibu et al., 2020).

2.3.5. Mecanismo molecular de resistência das plantas

A resistência da soja ao SCN é amplamente reconhecida como um caráter quantitativo, ou seja, controlado por múltiplos loci (QTLs – *quantitative trait loci*), cuja expressão depende de interações complexas entre genes e o ambiente. Ao contrário de resistências monogênicas, que costumam ser específicas e facilmente superadas

por variantes patogênicas, a resistência quantitativa oferece uma barreira mais durável, pois envolve múltiplos mecanismos fisiológicos e bioquímicos atuando de forma coordenada na planta hospedeira (Lin et al., 2022).

O primeiro locus de resistência, denominado Rhg (*resistance to Heterodera glycines*), foi descrito por Ross & Brim em 1957, a partir de estudos com introduções de germoplasma exótico da coleção *Plant Introduction* (PI), destacando os acessos PI 88788 e Peking (PI 548402) como fontes promissoras de resistência ao SCN (*soybean cyst nematode*). Esses acessos foram amplamente utilizados em programas de melhoramento genético via hibridações e retrocruzamentos, permitindo a introgresso de genes de resistência em cultivares adaptadas, preservando características agronômicas de interesse.

Os genes Rhg1 e Rhg4 representam os principais loci de resistência genética ao nematoide do cisto da soja e são amplamente utilizados em programas de melhoramento. Ambos exercem papel central na expressão de resistência, porém atuam por mecanismos distintos e complementares, sendo frequentemente empregados de forma combinada para ampliar a eficácia e a durabilidade da resistência (Patil et al., 2019; Shaibu et al., 2020).

O gene Rhg1 está localizado no cromossomo 18 (Gm18) da soja e é caracterizado pela presença de múltiplas cópias de um fragmento genômico específico, o que representa um caso clássico de variação no número de cópias (*copy number variation* – CNV). A versão resistente de Rhg1, presente em genótipos como PI 88788, possui de 3 a 10 cópias repetidas em tandem, enquanto cultivares suscetíveis geralmente apresentam apenas uma cópia. Dentro dessa região repetida, encontram-se três genes funcionalmente relevantes para a resistência: um transportador de aminoácidos, uma proteína do tipo alpha-SNAP (Soluble NSF Attachment Protein) e uma proteína induzida por ferimento. Dentre esses, a alpha-SNAP tem papel particularmente importante, pois em sua forma mutada e superexpressa promove alterações no tráfego vesicular celular, prejudicando o desenvolvimento do sincício (célula multinucleada que fornece nutrientes aos nematoide), levando à morte celular programada (hipersensibilidade) no sítio de infecção (Butler, et al., 2021; Chaiprom et al., 2024; Cook et al., 2012).

O gene Rhg4, por sua vez, está localizado no cromossomo 8 (Gm08) e apresenta um mecanismo de ação completamente distinto. A resistência conferida por Rhg4 decorre de uma mutação em um gene que codifica a enzima serina

hidroximetiltransferase (SHMT), envolvida no ciclo do folato e no metabolismo de compostos de um carbono, essenciais à síntese de nucleotídeos e aminoácidos. A variante resistente de SHMT altera a funcionalidade da enzima, comprometendo o metabolismo do sincício e inibindo seu pleno desenvolvimento, o que interrompe o ciclo biológico do nematoide. O gene *Rhg4* é particularmente importante nas linhagens derivadas de Peking (PI 548402), nas quais a resistência ao SCN depende da ação combinada de *Rhg1* (com baixa cópia) e *Rhg4* funcional. Essa associação sinérgica resulta em um perfil de resistência mais robusto, com menor suscetibilidade à quebra por populações virulentas (Kandoth et al., 2017; Liu et al., 2012; Shi et al., 2015).

A eficácia da resistência mediada por *Rhg1* e *Rhg4* está diretamente relacionada à presença e à interação entre esses loci, além de fatores epigenéticos e ambientais que modulam a expressão gênica. No entanto, a ampla utilização comercial de cultivares contendo apenas o *Rhg1* derivado de PI 88788 tem levado à seleção de populações adaptadas de *H. glycines*, capazes de superar esse mecanismo de defesa, especialmente em regiões de monocultivo contínuo de soja. Isso evidencia a necessidade de diversificação das fontes genéticas de resistência e reforça a importância do emprego simultâneo de múltiplos genes, por meio da piramidação gênica, como estratégia para conter a evolução da virulência no patógeno (Yu et al., 2016).

A seleção assistida por marcadores moleculares (SAM) tem se mostrado uma ferramenta altamente eficiente no melhoramento genético da soja, especialmente na identificação precoce de genótipos portadores dos genes de resistência *Rhg1* e *Rhg4* ao SCN. Por meio do uso de marcadores específicos ligados a esses loci, é possível realizar a triagem de plantas ainda nas fases iniciais do programa de melhoramento, mesmo na ausência do patógeno em condições de campo. Isso permite acelerar o processo de seleção, reduzir custos operacionais com ensaios fitopatológicos e garantir maior precisão na incorporação desses genes em novas linhagens. Além disso, a SAM possibilita a identificação de indivíduos com combinações gênicas desejáveis, como a presença simultânea de *Rhg1* e *Rhg4*, favorecendo estratégias de piramidação de resistência e contribuindo para o desenvolvimento de cultivares com resistência mais ampla e durável frente à variabilidade genética das populações de *H. glycines* (Afzal, Mukhtar, 2024; Shaibu et al., 2020; Shi et al., 2015).

2.4. Marcadores moleculares para *Heterodera glycines*

A análise molecular com uso de marcadores moleculares é uma ferramenta essencial no melhoramento genético moderno, permitindo a identificação precisa de loci de interesse agrônômico e a seleção indireta de genótipos superiores com base em sua composição genotípica. Essa ferramenta pode ser incorporada aos programas de melhoramento, por meio da SAM, reduzindo o tempo necessário para desenvolver novas variedades comerciais, trazendo diversos benefícios, como a precisão na seleção, permitindo a identificação de plantas com características desejáveis, reduzindo o tempo e custos para a obtenção de uma nova cultivar (Fang et al., 2021; Krishna et al., 2023; Sun et al., 2022). O uso dessa seleção genômica, por meio da SAM, tem apresentado grande evolução, permitindo a seleção de genótipos superiores, inclusive quanto a questões nutricionais, possibilitando o uso de informações genéticas para acelerar o processo de melhoramento (Singer et al., 2023).

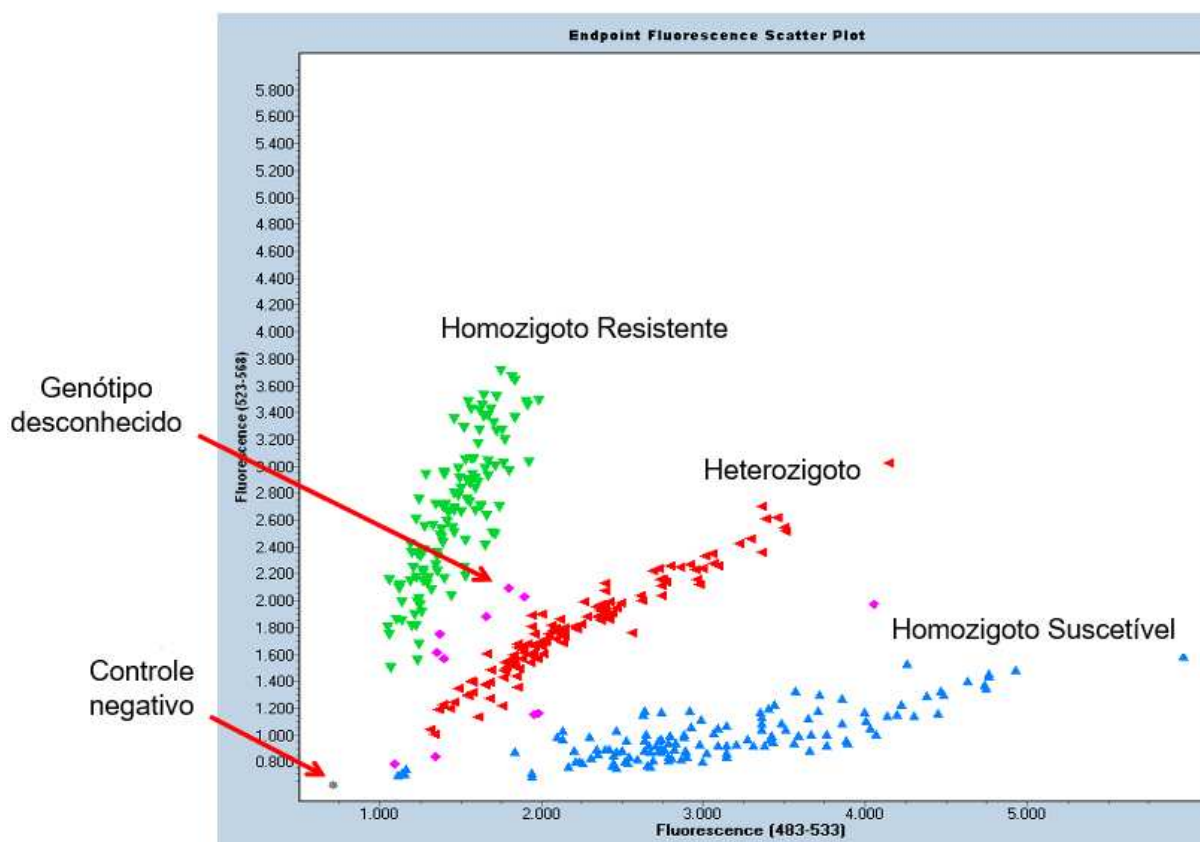
Dentre os diferentes tipos de marcadores disponíveis, os SNPs (*Single Nucleotide Polymorphisms*) destacam-se por sua alta abundância no genoma, estabilidade, reprodutibilidade e capacidade de detecção em larga escala, sendo atualmente os mais utilizados em programas de seleção assistida. Esses marcadores correspondem a variações em um único nucleotídeo na sequência de DNA entre indivíduos da mesma espécie. Essas variações, quando localizadas em regiões genômicas associadas a características de interesse, como resistência a doenças, produtividade ou tolerância a estresses abióticos, tornam-se ferramentas extremamente úteis para o rastreamento de alelos favoráveis (He et al., 2014; Sakiyama et al., 2014). A identificação de SNPs é feita a partir de técnicas de sequenciamento de DNA (como NGS) ou por painéis pré-estabelecidos baseados em plataformas comerciais, como KASP® ou TaqMan® (Anderle et al., 2021).

Para a cultura da soja, os SNPs têm sido amplamente empregados na detecção de alelos associados à resistência ao SCN, especialmente nos loci Rhg1 e Rhg4. A aplicação de seleção assistida por marcadores SNP (SNP-MAS) permite rastrear com alta acurácia a presença de alelos resistentes nesses loci, como as variantes do gene alpha-SNAP no Rhg1 ou da enzima SHMT no Rhg4. A partir dessa informação, os genótipos portadores dos alelos desejáveis podem ser selecionados

já nas fases iniciais do programa de melhoramento, antes mesmo da manifestação fenotípica ou da exposição ao patógeno (Butler, et al., 2021; Kandoth et al., 2017).

O processo básico da análise molecular com marcadores SNP envolve a extração de DNA genômico de folhas jovens ou sementes, seguida da amplificação por PCR (*Polymerase Chain Reaction*) de regiões-alvo contendo os SNPs, realizando a genotipagem por plataformas específicas, como KASP® ou TaqMan®, que discriminam os alelos com base na fluorescência emitida durante a reação, e por fim, a análise dos dados genotípicos, com interpretação dos resultados por softwares apropriados (Figura 4). Essa abordagem pode ser utilizada tanto para a seleção de plantas individuais quanto para a caracterização genética de populações segregantes (Anderle et al., 2021).

Figura 4. Gráfico de agrupamento de indivíduos analisados para marcador molecular referente a resistência de doenças em soja, utilizando a plataforma KASP® no equipamento Roche LightCycler 480. A fluorescência do eixo Y corresponde aos genótipos homocigotos resistentes, enquanto a fluorescência do eixo X está relacionada aos homocigotos suscetíveis.



Fonte: adaptado de Yuan et al., 2014.

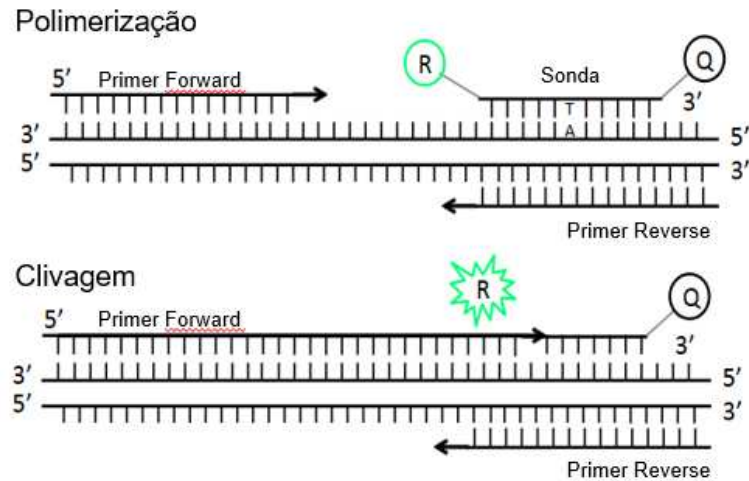
Para a PCR são utilizados iniciadores (primers), que consistem em oligonucleotídeos sintéticos de fita simples, geralmente com comprimento aproximado de 20 pares de bases, projetados para serem complementares às regiões flanqueadoras da sequência-alvo de DNA. Eles delimitam a região genômica que será amplificada e fornecem um ponto de partida para a enzima DNA Polimerase, que catalisa a síntese da nova fita de DNA (Green; Sambrook, 2019).

No contexto das reações de PCR em tempo real (qPCR) aplicadas à genotipagem, os primers são utilizados em conjunto com sondas fluorescentes específicas, que permitem a detecção em tempo real da amplificação do DNA-alvo. As sondas são projetadas para se ligarem especificamente ao sítio onde ocorre um SNP, sendo a fluorescência emitida apenas quando a sonda é clivada ou ativada durante a amplificação. Esse princípio garante alta especificidade e sensibilidade, fundamental para distinguir alelos que diferem por apenas um nucleotídeo (Arya et al., 2005; Navarro et al., 2015).

Dentre as principais tecnologias utilizadas para esse tipo de análise, destacam-se as plataformas TaqMan® e KASP® (*Kompetitive Allele-Specific PCR*). Ambas são plataformas de genotipagem altamente específicas, e são amplamente utilizadas em laboratórios de genética molecular aplicada ao melhoramento vegetal (Anderle et al., 2021).

As sondas TaqMan®, desenvolvidas pela Thermo Fisher Scientific, operam com base no princípio da clivagem enzimática durante a extensão da fita de DNA. A sonda é composta por uma sequência de DNA curta, complementar ao alelo de interesse, com um fluoróforo (reporter) acoplado à extremidade 5' e um quencher na extremidade 3'. Em sua conformação intacta, o quencher suprime a emissão de fluorescência do reporter. Quando a DNA Polimerase encontra a sonda durante a fase de extensão, a sua atividade 5'→3' exonuclease cliva a sonda, separando o reporter do quencher. Essa separação permite que o fluoróforo emita luz, a qual é captada pelo equipamento de qPCR, garantindo que a fluorescência detectada está diretamente relacionada à amplificação específica do DNA-alvo (Figura 5) (Woodward, 2014; Yuan et al., 2014).

Figura 5. Detecção alélica na plataforma TaqMan® durante a amplificação por PCR. O alelo alvo contendo o SNP é detectado por sondas específicas, cada uma complementar a um dos alelos e marcada com dois corantes fluorescentes (FAM ou VIC). Após o pareamento com a sequência alvo, o corante fluorescente (R) da sonda é liberado, gerando um sinal fluorescente, pois o *quencher* (Q) é clivado pela atividade de DNA Polimerase nas etapas subsequentes da PCR.

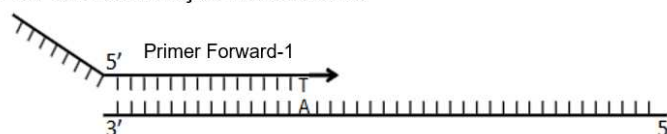


Fonte: adaptado de Yuan et al., 2014.

Já a tecnologia KASP®, desenvolvida pela LGC Genomics, utiliza dois primers alelo-específicos contendo caudas sintéticas universais que interagem com cassetes FRET (*Förster Resonance Energy Transfer*), compostos por pares de fluoróforos doador-receptor. Durante a fase de anelamento, a hibridação do primer específico ao seu alelo complementar promove a proximidade física entre os fluoróforos, permitindo a transferência de energia e emissão de fluorescência. Essa técnica dispensa a necessidade de clivagem por exonuclease e permite rápida detecção da amplificação, com alta precisão para diferenciação alélica (Figura 6) (Kumpatla et al., 2012; Yuan et al., 2014).

Figura 6. A PCR da plataforma KASP® utiliza dois primers *forward* alelo-específicos e um primer *reverse* comum. Os primers *forward* contêm caudas específicas na extremidade 5' e um SNP na extremidade 3' dos oligonucleotídeos. O *MasterMix* do KASP® contém os denominados cassete FRET (*Fluorescence Resonance Energy Transfer*), que são complementares às novas caudas. Quando o cassete FRET do KASP® estão intactos, a proximidade entre o corante repórter (FAM ou VIC) e o *quencher* impede a emissão de fluorescência. Nas ciclagens subsequentes da PCR, as caudas alelo-específicas são amplificadas e o cassete FRET se liga à nova cauda, sendo posteriormente clivado pela DNA polimerase, separando os corantes e permitindo assim a detecção da fluorescência.

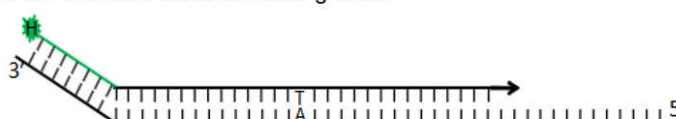
PCR-1: Desnaturação e anelamento



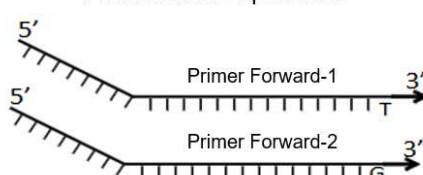
PCR-2: primeiro amplicon com cauda específica para o alelo sintetizado



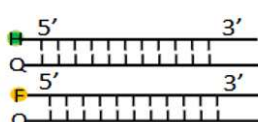
PCR-3: sinal da fluorescência gerado



Primers alelo específicos



Cassete de FRET



Fonte: adaptado de Yuan et al., 2014.

Para que a genotipagem por sondas seja funcional, é imprescindível o uso de fluorescências distintas para cada alelo, geralmente as mais utilizadas são FAM (6-carboxifluoresceína) e VIC (2'-cloro-7'-fenil-1,4-dicloro-6-carboxifluoresceína). Dessa forma, no momento do desenho dos primers ou sondas, o pesquisador deve indicar qual alelo está associado à característica desejada (por exemplo, resistência a uma doença) e qual representa a condição de susceptibilidade. Assim, torna-se possível a criação de dois sistemas de detecção independentes, um para o alelo de resistência (ligado ao FAM) e outro para o alelo de susceptibilidade (ligado ao VIC), permitindo

uma discriminação genotípica precisa de plantas homocigotas e heterocigotas com base na fluorescência emitida (Anderle et al., 2021; Malkki; Petersdorf, 2012; Green; Sambrook, 2019)

Alguns marcadores moleculares específicos têm sido descritos na literatura para a detecção e discriminação de alelos de resistência ao SCN, utilizando a tecnologia de genotipagem KASP®. Marcadores baseados em SNPs foram desenvolvidos para detectar com precisão alelos específicos associados aos tipos de resistência Peking (PI 548402) e PI 88788, as duas principais fontes de resistência utilizadas em cultivares comerciais de soja (Shi et al., 2015).

Além de permitir a identificação do tipo de resistência presente no genótipo, os marcadores também foram aplicados para a diferenciação da variação no número de cópias (*copy number variation* – CNV) do locus Rhg1. Com o uso de marcadores específicos, foi possível classificar os genótipos de soja em três grupos distintos, sendo eles: (1) genótipos com alta resistência, como PI 88788, que apresentam três ou mais cópias do locus; (2) genótipos com resistência moderada a baixa, como Peking, que possuem uma única cópia funcional do Rhg1, mas cuja resistência depende da interação com o gene Rhg4; e (3) genótipos suscetíveis, como Williams 82, que possuem apenas uma cópia não funcional de Rhg1 (Kadam et al., 2016).

Entretanto, embora a tecnologia KASP® seja amplamente reconhecida por sua eficiência, especificidade e baixo custo por reação, sua aplicação ainda apresenta algumas limitações técnicas importantes, principalmente no que se refere à qualidade e concentração da amostra de DNA utilizada. Para garantia de uma amplificação precisa e emissão de fluorescência confiável, é essencial que o DNA extraído apresente elevado grau de pureza, ausência de contaminantes inibidores (como polifenóis, polissacarídeos ou proteínas), e concentração mínima ideal para reação (Majeed et al., 2019).

Essa exigência representa um desafio prático, sobretudo em laboratórios que realizam genotipagem de alta demanda, onde se prioriza a rapidez e o baixo custo nos processos de extração. Protocolos simplificados, como os baseados em métodos alcalinos ou extrações por moagem direta com soluções tampão, são frequentemente utilizados por sua alta produtividade e custo reduzido, mas produzem DNA de qualidade inferior, com elevada presença de impurezas e concentrações variáveis. Como consequência, essas amostras frequentemente comprometem a eficiência da amplificação por KASP®, resultando em falhas de reação, curvas de fluorescência

inconsistentes ou genótipos não definidos, o que inviabiliza sua aplicação em painéis genotípicos confiáveis (Ayalew et al., 2019).

Nesse contexto, o uso de marcadores moleculares baseados na tecnologia TaqMan® tem ganhado destaque em programas de melhoramento genético de soja, especialmente quando se considera a necessidade de detecção eficiente de alelos específicos de resistência em condições laboratoriais com limitações técnicas e operacionais ou de alta demanda. Uma das principais vantagens desse sistema é sua capacidade de detecção via qPCR em amostras de DNA de menor qualidade e concentração, o que permite sua integração a protocolos de extração de DNA mais simples, rápidos e de baixo custo, como aqueles amplamente empregados em genotipagem em larga escala (Usovsky et al., 2025).

O mecanismo dessa tecnologia permite que o sistema TaqMan® seja altamente específico, sensível e quantitativo, capaz de distinguir genótipos homocigotos e heterocigotos com elevada confiabilidade, mesmo em amostras com níveis reduzidos de pureza, concentração variável de DNA ou extraídas de tecidos vegetais com alto teor de inibidores, como polifenóis e polissacarídeos. Assim, é uma opção vantajosa em ambientes de laboratório com alta demanda, onde a obtenção de DNA de alta qualidade pode não ser viável de forma rotineira (Usovsky et al., 2025; Woodward, 2014).

A utilização de marcadores TaqMan® em programas de melhoramento genético tem acelerado o processo de seleção de plantas resistentes. A precisão dos marcadores TaqMan® permite a seleção precoce de plantas, reduzindo o tempo e os custos associados à avaliação fenotípica tradicional. A incorporação desses marcadores moleculares em programas de melhoramento tem potencial para aumentar significativamente a eficiência da seleção, permitindo que os melhoristas identifiquem e selecionem genótipos com resistência ao nematoide do cisto em estágios iniciais de desenvolvimento (Hui et al., 2008; Usovsky et al., 2025).

Neste contexto, o presente trabalho teve como objetivo realizar uma revisão sistemática da literatura visando identificar marcadores moleculares associados à resistência de genótipos de soja ao SCN, com ênfase nos loci Rhg1 e Rhg4, buscando marcadores compatíveis com a tecnologia de amplificação TaqMan®, avaliando sua aplicabilidade em programas de melhoramento genético por meio da seleção assistida por marcadores, com o intuito de subsidiar o desenvolvimento de cultivares resistentes, sustentáveis e de elevado desempenho agrônômico.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Para a aquisição e consolidação das informações apresentadas, foram realizadas buscas sistematizadas em bases de dados científicas reconhecidas internacionalmente. Para a seleção dos artigos a serem analisados, foi utilizada a recomendação PRISMA (Moher et al., 2010).

Na base de dados do Web of Science (WoS), o script utilizado foi TS=(*Glycine max** AND (*Heterodera glycines**)), resultando em um total de 722 artigos, dos quais foram filtrados os artigos publicados entre o período de 2001 até 2025, resultando em 447 registros. Dessa base de dados, foram selecionados os artigos e artigos de revisão, na seção Tipo de documento, resultando em 437 artigos. Foi realizado o refinamento mediante a leitura do título e resumo dos artigos, e foram excluídos 335 artigos, por não se adequarem ao tema da pesquisa, resultando em 102 registros.

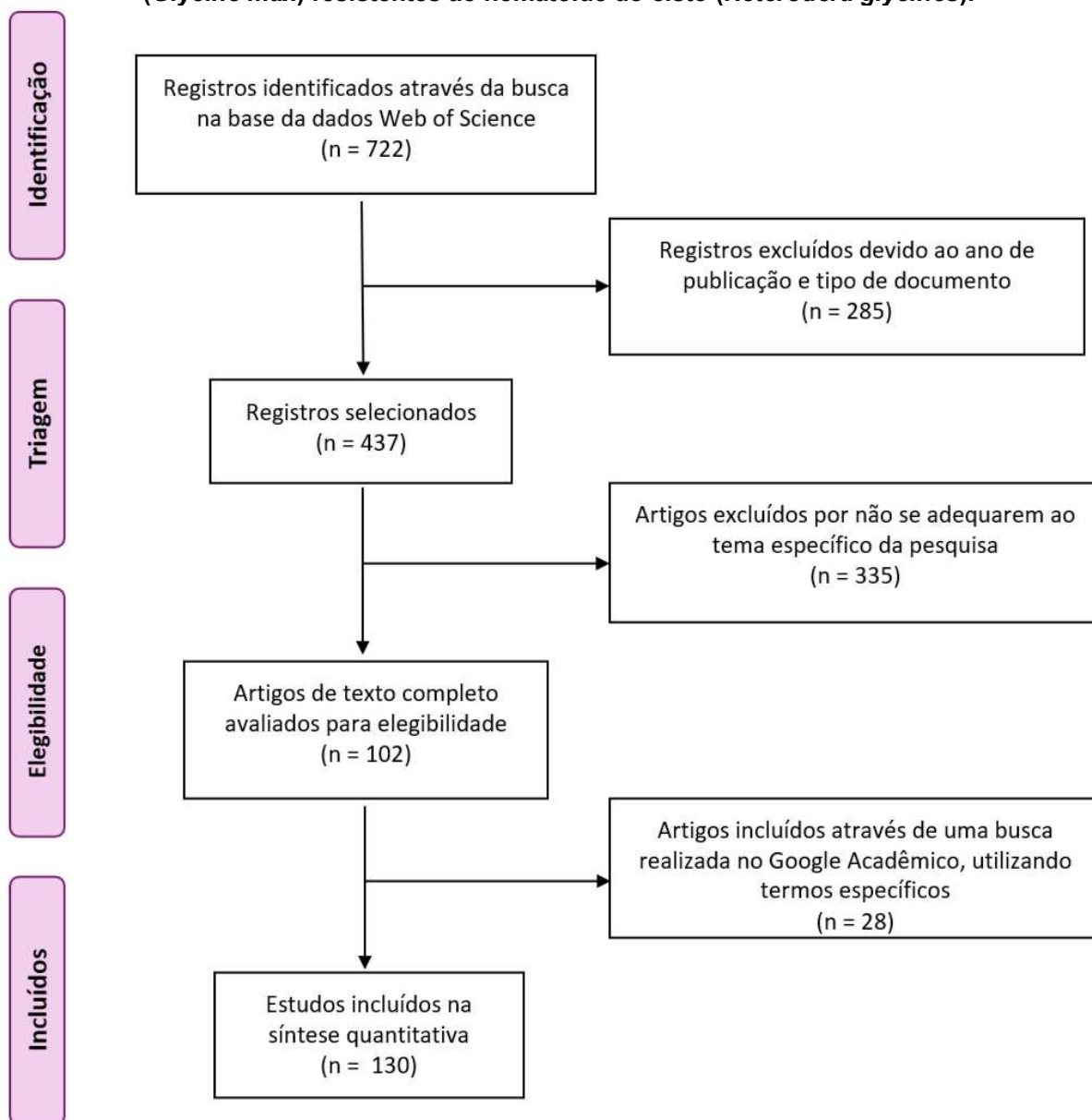
Após o refinamento dos artigos no banco de dados do WoS, foi realizada uma pesquisa adicional no banco de dados do Google Acadêmico, utilizando os seguintes termos de busca:

- “*Glycine max*” AND “*Heterodera glycines*” AND “marker assisted selection”;
- “*Glycine max*” AND “*Heterodera glycines*” AND “molecular markers”;
- “*Glycine max*” AND “*Heterodera glycines*” AND “Rhg1”;
- “*Glycine max*” AND “*Heterodera glycines*” AND “Rhg4”;
- “*Glycine max*” AND “*Heterodera glycines*” AND “Rhg”;
- “*Glycine max*” AND “*Heterodera glycines*” AND “SNP genotyping”;
- “*Glycine max*” AND “*Heterodera glycines*” AND “TaqMan genotyping”.
- “Soybean cyst nematode resistance”;
- “Soybean cyst nematode resistance” AND “molecular markers”;
- “Soybean cyst nematode resistance” AND “marker assisted selection”.

Dos artigos que retornaram nas buscas utilizando esses termos, foram selecionados os registros entre o período de 2001 e 2025. Foi realizada a leitura do título e resumo dos trabalhos, sendo incluídos na pesquisa, àqueles artigos que traziam informações referentes ao tema buscado, que ainda não haviam sido adicionados. Após esse refinamento, foram selecionados um total de 28 artigos para análise, que somados aos 102 artigos encontrados na base do WoS, totalizaram um número de 130 registros, que foram utilizados como fonte de dados para o presente

trabalho (Figura 7). Para a representação gráfica dos parâmetros de análise bibliométrica foram utilizados os recursos do Web of Science.

Figura 7. Flowchart do PRISMA, mostrando o fluxo de obtenção dos dados para inclusão na bibliometria, para a análise de marcadores moleculares para a seleção de genótipos de soja (*Glycine max*) resistentes ao nematoide do cisto (*Heterodera glycines*).



Fonte: a autora.

Com base no conjunto de publicações identificado, foi conduzida uma revisão criteriosa e seletiva da literatura científica, com o objetivo de identificar e caracterizar marcadores moleculares previamente desenvolvidos e validados experimentalmente, cuja aplicação seja tecnicamente viável em rotinas laboratoriais de programas de melhoramento genético da soja. A análise concentrou-se, prioritariamente, em

estudos que abordassem marcadores do tipo SNP associados à resistência ao nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*), com ênfase nos loci Rhg1 e Rhg4, amplamente reconhecidos como os principais alvos genéticos de interesse em programas de seleção assistida por marcadores (SAM).

Foram priorizados trabalhos que utilizaram sistemas de amplificação compatíveis com a tecnologia TaqMan®, em virtude de sua elevada robustez frente a variações na qualidade do DNA, alta precisão na discriminação alélica e adaptabilidade a protocolos de genotipagem em larga escala. Também foram incluídos estudos que demonstraram validação funcional dos marcadores SNP em diferentes fontes genéticas de resistência, como as linhagens PI 88788 e Peking, assim como aqueles que estabeleceram correlações diretas entre o número de cópias do locus Rhg1 e o nível de resistência conferido à planta hospedeira.

A seleção dos marcadores com maior potencial de aplicação prática foi baseada em critérios como: acurácia na detecção de alelos resistentes e suscetíveis, compatibilidade com ensaios de qPCR, reprodutibilidade dos resultados em diferentes backgrounds genéticos, e adequação às condições operacionais de laboratórios de melhoramento vegetal. Essa abordagem visou identificar ferramentas moleculares confiáveis e acessíveis para acelerar a incorporação de genes de resistência em cultivares comerciais de soja.

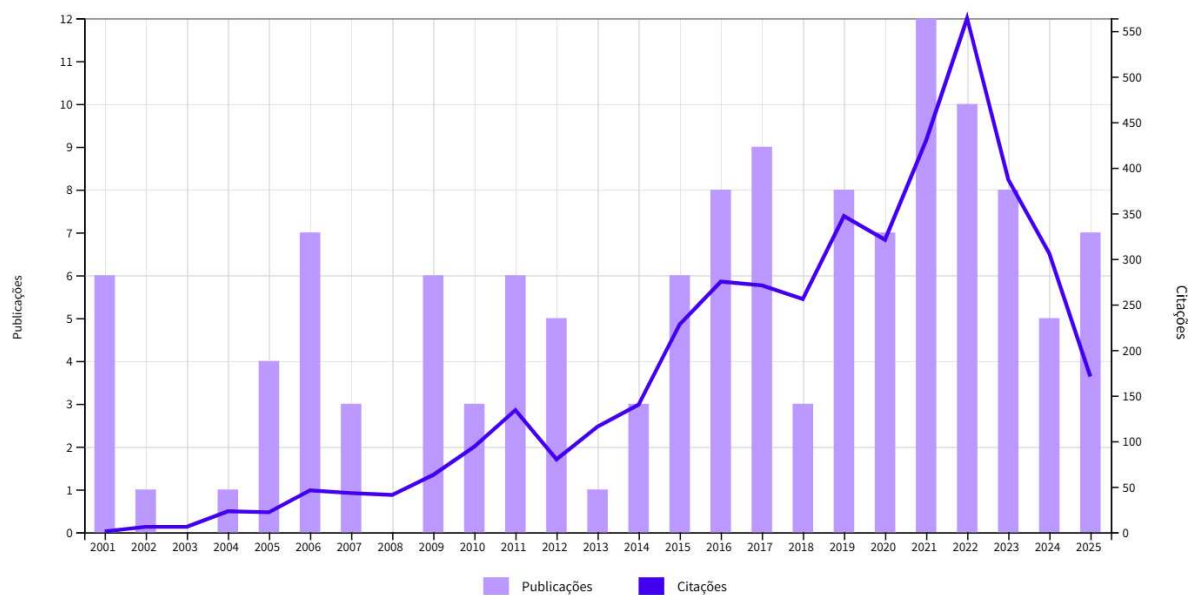
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análise cienciométrica

Inicialmente foram encontradas 722 referências, após refinamento e outras pesquisas, foram totalizadas 130 publicações relacionadas ao tema em estudo, os quais foram publicados na língua inglesa independente do seu país de origem, que é o principal idioma de comunicação ou divulgação no meio científico. As publicações foram classificadas em dois tipos de documentos, sendo 124 artigos e 6 artigos de revisão. Todos os documentos foram citados 4371 vezes, o que gera uma média de 33,88 citações por item e um fator H de 35. Esses dados sugerem que a linha de pesquisa referente a estudos realizados para a compreensão do mecanismo de resistência da soja ao nematoide do cisto, bem como a elucidação de genes relacionados e o emprego como marcadores moleculares em programas de melhoramento, possui um grande impacto (Shaibu et al., 2020; Yan et al. 2018).

A figura 8 mostra a evolução temporal das publicações científicas (barras em roxo claro) e das citações (linha em roxo escuro), no período de 2001 a 2025. Observa-se que o número de publicações teve um crescimento gradual a partir de 2001, com oscilações ao longo dos anos, atingindo seu pico em 2021 com 12 publicações. Esse aumento reflete o crescente interesse da comunidade científica no uso de ferramentas moleculares, como suporte à seleção assistida por marcadores (SAM) para o desenvolvimento de cultivares resistentes. Em paralelo, o número de citações segue uma tendência semelhante, com um aumento progressivo até alcançar o ápice em 2022, com 564 citações. Isso sugere que os trabalhos publicados anteriormente nesse período se consolidaram como referências importantes na área, evidenciando não apenas o volume, mas também a relevância e o impacto científico das publicações. A partir de 2023, observa-se um declínio tanto nas citações quanto nas publicações, o que pode estar relacionado à defasagem natural entre publicação e citação, ou à migração de foco para novas abordagens, como edição gênica (por exemplo, CRISPR/Cas) e análises multiômicas integradas (Afzal; Mukhtar, 2024; Hina et al., 2024).

Figura 8. Evolução temporal das publicações e citações relacionadas ao uso de marcadores moleculares no melhoramento da soja visando à resistência ao nematoide de cisto (*Heterodera glycines*) entre 2001 e 2025. As barras representam o número de publicações por ano (eixo da esquerda), enquanto a linha indica a quantidade de citações anuais (eixo da direita).

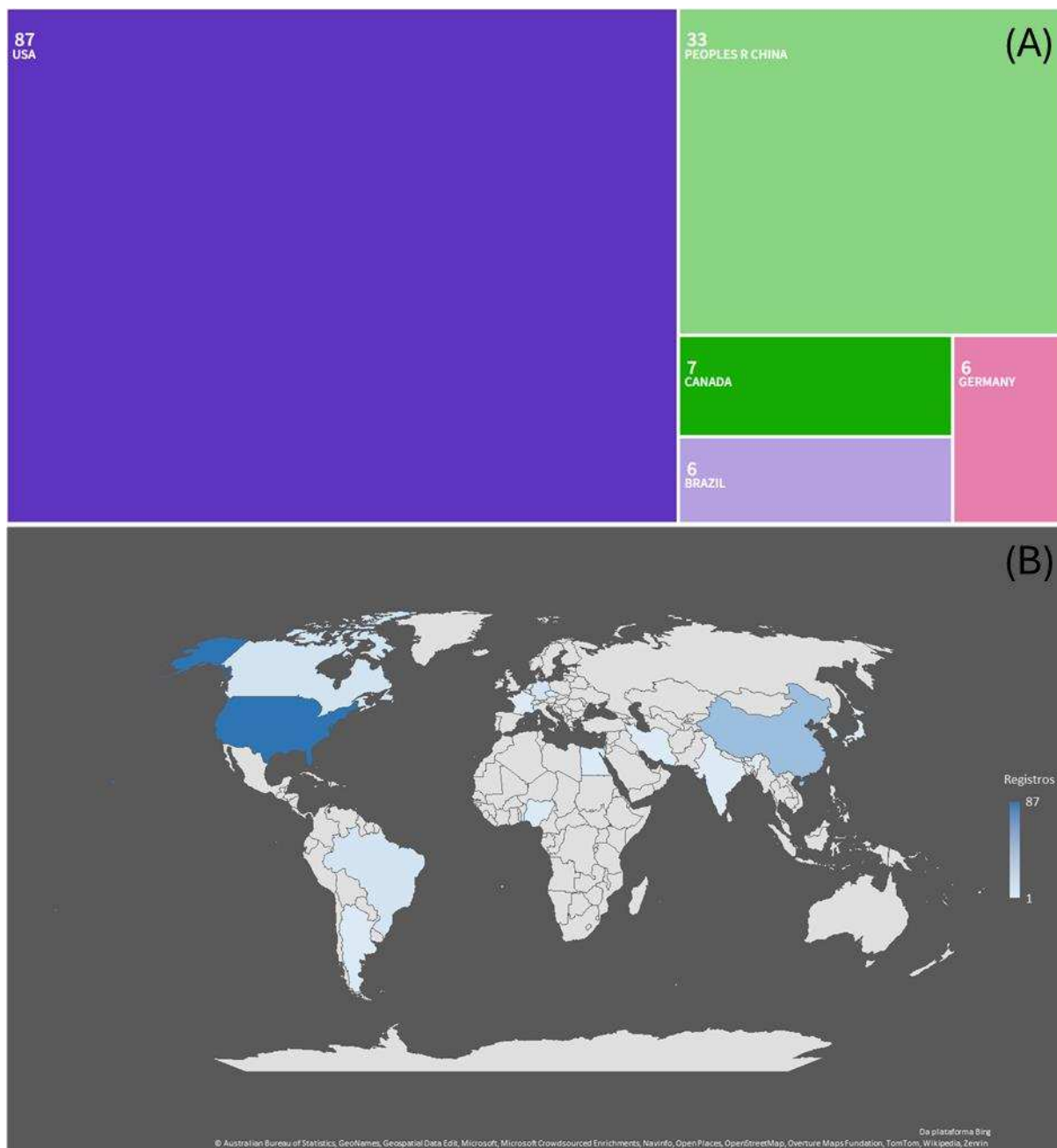


Fonte: Web of Science (WoS), 2025.

Em relação aos países de origem das publicações encontradas, o gráfico de árvore (*TreeMap*) (Figura 9A), evidencia a concentração da produção científica em determinados países. Os Estados Unidos destacam-se com 87 publicações, refletindo sua liderança consolidada nas pesquisas envolvendo ferramentas moleculares aplicadas à fitossanidade da soja. Esse cenário é resultado de investimentos contínuos em pesquisa, desenvolvimento tecnológico e da relevância econômica da cultura no país. A China aparece em seguida com 33 publicações, indicando um crescente interesse e investimento na área, enquanto Canadá (7), Alemanha (6) e Brasil (6) apresentam participação mais modesta, embora significativa.

O mapa de calor (Figura 9B), reforça visualmente esses dados, com gradações de azul que indicam a densidade de publicações por país. Observa-se que a produção científica está majoritariamente concentrada na América do Norte, Europa Ocidental e Leste Asiático, enquanto regiões como África, América Central e partes da Ásia e América do Sul apresentam baixa representatividade. Este desequilíbrio geográfico na geração de conhecimento científico pode limitar o desenvolvimento e a adoção de cultivares de soja resistentes em regiões tropicais, onde o nematoide do cisto representa uma ameaça significativa à produtividade (Moreira et al., 2020).

Figura 9. Distribuição geográfica das publicações científicas sobre o uso de marcadores moleculares no melhoramento genético da soja visando a resistência ao nematoide de cisto (*Heterodera glycines*). (A) Gráfico de árvore representando a quantidade de publicações por país, com destaque para os Estados Unidos, China, Canadá, Alemanha e Brasil. (B) Mapa de calor mundial indicando a intensidade de publicações conforme a escala de registros, evidenciando a concentração das pesquisas em países da América do Norte, Europa e Ásia Oriental.

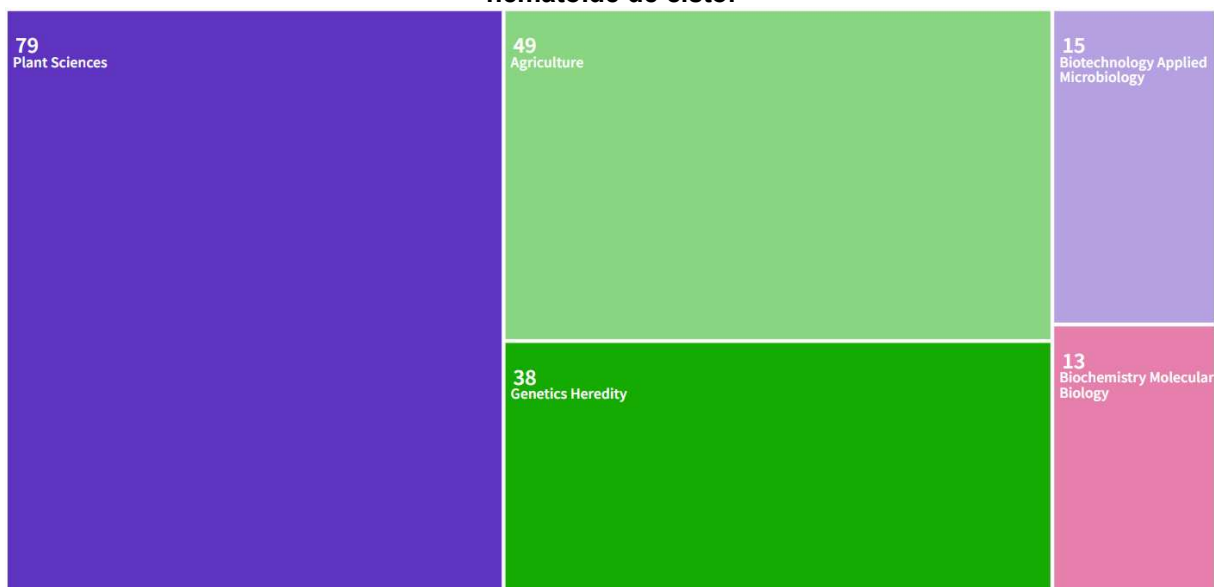


Fonte: Web of Science (WoS), 2025.

Tratando-se das áreas do conhecimento no contexto do uso de marcadores moleculares para o melhoramento genético da soja visando à resistência ao SCN (Figura 10), a área de *Plant Sciences* (Ciências das Plantas) se destaca com 79 publicações, evidenciando o enfoque predominante das pesquisas na biologia vegetal,

fisiologia e resposta das plantas ao estresse biótico causado por fitonematoides. Em seguida, a área de *Agriculture* (Agricultura), com 49 publicações, demonstra a aplicação prática do conhecimento gerado para o desenvolvimento de cultivares mais produtivas e resistentes, sendo um reflexo direto da importância agrônômica e econômica da cultura da soja em nível global. As demais áreas também contribuem de forma relevante: *Genetics and Heredity* (Genética e Hereditariedade), com 38 publicações, reforça a base genômica das investigações; *Biotechnology and Applied Microbiology* (15 publicações) e *Biochemistry and Molecular Biology* (13 publicações) indicam o uso de abordagens moleculares e biotecnológicas no estudo das interações planta-patógeno e no desenvolvimento de ferramentas diagnósticas e de seleção. Em conjunto, esses dados revelam a natureza interdisciplinar da pesquisa sobre resistência ao SCN, integrando conhecimentos das ciências biológicas, agrárias e moleculares. A predominância de áreas voltadas à biologia vegetal e genética reforça o papel central do melhoramento genético aliado à biotecnologia como estratégia fundamental no desenvolvimento de cultivares resistentes, com impactos diretos na produtividade agrícola e na sustentabilidade dos sistemas de cultivo (Afzal; Mukhtar, 2024; Anderle et al., 2021).

Figura 10. Distribuição das publicações científicas por áreas do conhecimento relacionadas ao uso de marcadores moleculares no melhoramento genético da soja para resistência ao nematoide de cisto.



Fonte: Web of Science (WoS), 2025.

Analisando os registros individualmente, observa-se que o trabalho com maior número de citações é o artigo publicado por Cook et al. (2012), intitulado “Copy

Number Variation of Multiple Genes at Rhg1 Mediates Nematode Resistance in Soybean”, o qual acumulou um total de 489 citações. Esse estudo representa um marco na compreensão dos mecanismos genéticos de resistência ao SCN, ao demonstrar que a variação no número de cópias de múltiplos genes na região do locus Rhg1 está diretamente associada à expressão do fenótipo de resistência. A abordagem adotada pelos autores integrou análises genômicas e funcionais, evidenciando a complexidade do controle genético envolvido e fornecendo subsídios para a aplicação desses conhecimentos em programas de melhoramento genético assistido por marcadores moleculares. O elevado número de citações reflete a relevância e o impacto científico do trabalho, consolidando-o como uma referência fundamental para pesquisas subsequentes sobre a resistência genética da soja a fitonematoides.

O segundo artigo com maior número de citações foi publicado por Liu et al. (2012), sob o título “*A soybean cyst nematode resistance gene points to a new mechanism of plant resistance to pathogens*”, totalizando 300 citações. Neste estudo, os autores identificaram e caracterizaram um gene de resistência ao nematoide de cisto da soja que revelou um mecanismo até então inédito de defesa vegetal contra patógenos. A pesquisa destacou que a resistência não se limita a vias clássicas de resposta imune, mas envolve novas estratégias moleculares e sinalizações específicas, ampliando significativamente o entendimento sobre os processos de defesa em plantas. Os achados apresentados por Liu et al. contribuíram de forma substancial para a biotecnologia agrícola, fornecendo bases para o desenvolvimento de cultivares geneticamente melhoradas e resistentes a estresses bióticos, o que justifica o elevado número de citações e sua influência no avanço da área.

O artigo publicado por Shi et al. (2015), intitulado “*SNP identification and marker assay development for high-throughput selection of soybean cyst nematode resistance*”, contabiliza 119 citações e se destaca como a principal referência entre os estudos que empregam marcadores do tipo KASP® na SAM. Neste trabalho, os autores identificaram polimorfismos do tipo SNP associados à resistência ao nematoide de cisto da soja e desenvolveram ensaios moleculares de alta eficiência, otimizados para plataformas de genotipagem em larga escala. O impacto da publicação é evidenciado por sua ampla adoção em pesquisas posteriores e por sua contribuição direta à modernização das práticas de seleção genômica na cultura da soja.

O artigo publicado por Kadam et al. (2016), intitulado “*Genomic-assisted phylogenetic analysis and marker development for next generation soybean cyst nematode resistance breeding*”, acumula um total de 90 citações e está entre as publicações de destaque no contexto do desenvolvimento de ferramentas moleculares aplicadas à resistência ao nematoide de cisto da soja. O estudo integrou análises filogenéticas baseadas em dados genômicos com o objetivo de identificar loci conservados de resistência e desenvolver marcadores moleculares específicos, com ênfase em marcadores do tipo KASP. A abordagem proposta por Kadam et al. contribuiu significativamente para o avanço do melhoramento assistido por marcadores de próxima geração, proporcionando maior acurácia na seleção de genótipos resistentes. A ampla citação do trabalho em estudos subsequentes evidencia sua relevância na consolidação de protocolos genotípicos modernos, especialmente no contexto da incorporação de marcadores KASP em programas de melhoramento genético da soja.

O trabalho publicado por Uzovsky et al. (2025), intitulado “*Allele-tagged TaqMan® PCR genotyping assays for high-throughput detection of soybean cyst nematode resistance*”, embora ainda não apresente citações devido à sua recente publicação, ocupa a primeira posição no ranking de relevância da base Web of Science. Esse destaque se deve à inovação metodológica apresentada, que consiste no desenvolvimento de ensaios de genotipagem baseados em sondas TaqMan® específicas para alelos de resistência ao nematoide de cisto da soja. A proposta permite a detecção rápida, precisa e escalável de variantes gênicas associadas à resistência, configurando-se como uma ferramenta promissora para programas de melhoramento genético de alta eficiência. A classificação de relevância atribuída pela base de dados indica o potencial impacto científico e tecnológico do estudo, especialmente no contexto da seleção assistida por marcadores moleculares com aplicações em larga escala.

Dentre os 130 artigos analisados sobre o uso de marcadores moleculares na seleção de genótipos de soja resistentes ao SCN, destacam-se os estudos de Shi et al. (2015), Kadam et al. (2016) e Uzovsky et al. (2025), que contribuíram significativamente para o desenvolvimento de metodologias de genotipagem de alta eficiência. Esses trabalhos abordaram o uso de marcadores SNP, com foco em plataformas como KASP® e TaqMan®, aplicadas à seleção assistida por marcadores em larga escala. Com base nesse panorama, a discussão a seguir se concentra na

identificação dos principais marcadores moleculares descritos na literatura, com ênfase nos loci de resistência mais recorrentes, como Rhg1 e Rhg4, além de outros genes associados.

4.2. Marcadores moleculares para seleção de genótipos resistentes ao SCN

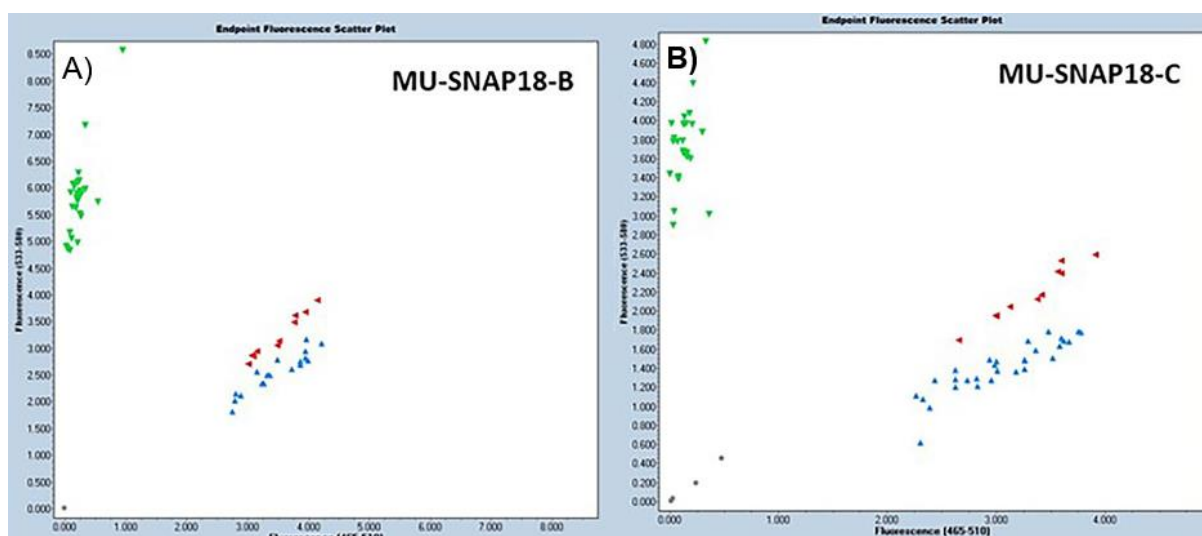
4.2.1. Marcadores associados ao locus Rhg1

O locus Rhg1, é amplamente reconhecido como um dos principais determinantes genéticos da resistência ao nematoide de cisto da soja SCN. A resistência conferida por Rhg1 está diretamente associada à variação no número de cópias dessa região, sendo que genótipos com múltiplas cópias exibem maior resistência (Cook et al., 2012; Kandoth et al., 2011). Alguns marcadores moleculares específicos que podem ser utilizados para o locus Rhg1 são:

1. GSM381 (*GmSNAP18-Ref* – KASP®): diferencia genótipos com alelos de Rhg1 resistentes, descendentes de PI 88788, e suscetíveis (Lian et al., 2023; Shi et al., 2015; Wei et al., 2022);
2. Rhg1-5 (*GmSNAP18-Ref* – KASP®): diferencia genótipos com alelos de Rhg1 resistentes, descendentes de PI 88788 e Peking, e suscetíveis (Kadam et al., 2016; Wei et al., 2022);
3. SNAP18-1 (*GmSNAP18-Ref* – KASP®): diferencia genótipos com alelos de Rhg1 resistentes e suscetíveis. Corresponde ao oitavo íntron componente do gene *GmSNAP18* (Uzovsky et al., 2025);
4. SNAP18-2 (*GmSNAP18-Ref* – KASP®): diferencia genótipos com alelos de Rhg1 resistentes e suscetíveis. Corresponde ao quinto íntron componente do gene *GmSNAP18* (Uzovsky et al., 2025);
5. MU-SNAP18-B (*GmSNAP18-b* – TaqMan®): detecta a mutação A|Q203K, que consiste na substituição de um nucleotídeo “C” provindo de Williams 82, por um nucleotídeo “A”, encontrado em PI 88788, na posição Gm18:1,643,643 do gene *GmSNAP18*. Dessa forma, consegue separar os genótipos resistentes (mutantes) dos genótipos suscetíveis (Figura 11A) (Uzovsky et al., 2025);
6. MU-SNAP18-C (*GmSNAP18-a/b* – TaqMan®): detecta a mutação A|L288I, que consiste na substituição de um nucleotídeo “C” provindo de Williams 82, por um

nucleotídeo “A”, encontrado em PI 88788 (*rhg1-b*) ou de Peking (*Rhg1-a*), na posição Gm18:1,645,409 do gene *GmSNAP18*. Dessa forma, consegue separar os genótipos resistentes (mutantes) dos genótipos suscetíveis (Figura 11B) (Uzovsky et al., 2025).

Figura 11. Gráfico de agrupamento de uma população segregante referente aos marcadores MU-SNAP18-B (A) MU-SNAP18-C (B). O eixo X (FAM) representa os genótipos homocigotos resistentes (HR - azul), enquanto o eixo Y (VIC), representa os genótipos homocigotos suscetíveis (WT - verde).



Fonte: Uzovsky et al., 2025.

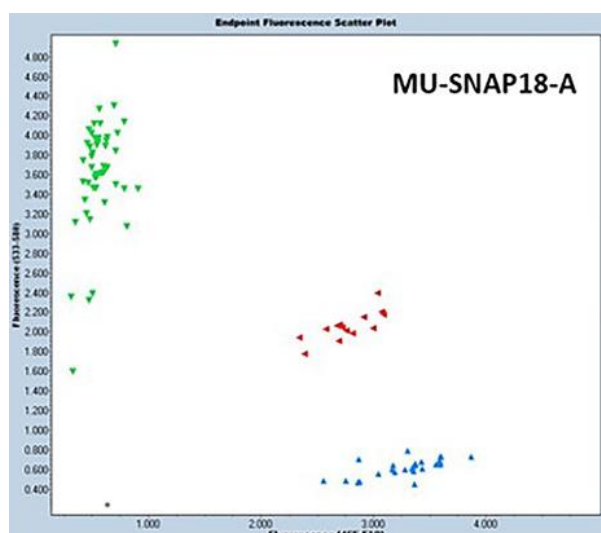
Outra avaliação que pode ser incorporada, é a análise do número de cópias gênicas (*copy number variation* – CNV), que tem se consolidado como uma abordagem essencial na genética aplicada ao melhoramento vegetal, em que a resistência a patógenos como o SCN está diretamente associada a esse tipo de variação genômica. Um dos exemplos mais relevantes é o locus *Rhg1*, cuja eficácia na resistência ao SCN está diretamente correlacionada ao número de cópias presentes no genoma da planta (Poudel et al., 2024).

Genótipos como PI 88788, com três ou mais cópias do locus *Rhg1*, expressam elevados níveis de uma *alpha-SNAP* disfuncional, que interfere no tráfego vesicular e impede o desenvolvimento adequado do sincício, célula alimentar essencial para o nematoide. Em contraste, genótipos como Williams 82, com uma única cópia funcional, são suscetíveis à infecção. Já genótipos como Peking, com uma cópia do *Rhg1* e resistência complementar pelo *Rhg4*, apresentam resistência por mecanismos distintos (Cook et al., 2012; Poudel et al., 2024; Yu et al., 2016).

A detecção do número de cópias em diferentes genótipos possibilita uma previsão mais precisa do nível de resistência conferido, permitindo selecionar linhagens com maior robustez frente à pressão do patógeno, além de auxiliar no manejo da variabilidade genética disponível nos bancos de germoplasma (Chaiprom et al., 2024). Alguns marcadores podem ser utilizados para a análise do CNV:

1. GSM383 (*GmSNAP18-a* – KASP®): diferencia genótipos com maior número de cópias de *Rhg1*, descendentes de PI 88788, dos genótipos com menor número de cópias, oriundos de Peking (Lian et al., 2023; Shi et al., 2015; Wei et al., 2022);
2. *Rhg1-2* (*GmSNAP18-a* – KASP®): diferencia genótipos com maior número de cópias de *Rhg1*, descendentes de PI 88788, dos genótipos com menor número de cópias, oriundos de Peking, ou com uma única cópia, oriundos de Williams 82 (Kadam et al., 2016; Wei et al., 2022);
3. MU-SNAP18-A (*GmSNAP18-a* – TaqMan®): desenvolvido para o mesmo alvo do marcador GSM383 (*GmSNAP18-a* – KASP®), detectando o alelo *GmSNAP18-a*, característico da resistência do tipo *rhg1-a* (derivado de Peking), permitindo discriminação de genótipos com resistência do tipo *rhg1-b* (PI 88788) e suscetíveis (Figura 12) (Uzovsky et al., 2025).

Figura 12. Gráfico de agrupamento de uma população segregante referente ao marcador MU-SNAP18-A. O eixo X (FAM) representa os genótipos com maior número de cópias (azul), enquanto o eixo Y (VIC), representa os genótipos com menor número de cópias (verde).



Fonte: Uzovsky et al., 2025.

Essa integração da análise do CNV a SAM contribui para aumentar a acurácia e a eficiência dos programas de melhoramento, reduzindo o tempo necessário para identificar e fixar genótipos superiores. Assim, os marcadores para número de cópias

representam ferramentas indispensáveis no contexto do melhoramento genético moderno, oferecendo suporte técnico e estratégico para o desenvolvimento de sojas mais resilientes, produtivas e sustentáveis (Huang et al., 2021; Lee et al., 2016).

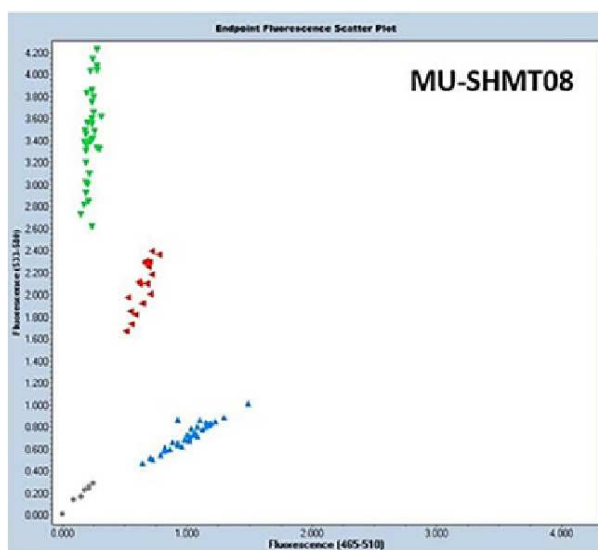
4.2.2. Marcadores associados ao locus Rhg4

O locus Rhg4, localizado no cromossomo 8 da soja, também é um dos principais componentes genéticos envolvidos na resistência ao SCN, atuando de forma complementar e sinérgica ao locus Rhg1. Esse locus codifica uma serina hidroximetiltransferase mitocondrial (*GmSHMT08*), uma enzima-chave do metabolismo de folatos e do ciclo de um carbono, que desempenha papel essencial na manutenção da integridade celular e no bloqueio do desenvolvimento do sincício induzido pelo parasita (Kandoth et al., 2017).

A resistência conferida por Rhg4 depende da presença de um alelo funcional específico da enzima SHMT, caracterizado por duas mutações nucleotídicas que resultam em alterações conformacionais na proteína. Essas alterações modificam sua atividade enzimática, desencadeando uma resposta de defesa eficaz contra o nematoide. O alelo resistente de Rhg4 é encontrado predominantemente em genótipos derivados de Peking (PI 548402), que exibem resistência robusta quando combinados com alelos funcionais de Rhg1 (Kandoth et al., 2017; Yu et al., 2016). Alguns marcadores moleculares que podem ser utilizados para o locus Rhg4 são:

1. GSM191 (*GmSHMT08-R* – KASP®): diferencia genótipos com alelos de Rhg4 resistentes ou suscetíveis (Lian et al., 2023; Shi et al., 2015; Wei et al., 2022);
2. Rhg4-3 (*GmSHMT08* – KASP®): diferencia genótipos com alelos de Rhg4 resistentes ou suscetíveis (Kadam et al., 2016; Wei et al., 2022);
3. Rhg4-5 (*GmSHMT08* – KASP®): diferencia genótipos com alelos de Rhg4 resistentes ou suscetíveis (Kadam et al., 2016; Wei et al., 2022);
4. MU-SHMT08 (*GmSHMT08-R* – TaqMan®): detecta a mutação G|P130R na posição Gm08:8,361,148, diferenciando genótipos com alelos de Rhg4 resistentes (mutantes) ou suscetíveis (Figura 13) (Uzovsky et al., 2025).

Figura 13. Gráfico de agrupamento de uma população segregante referente ao marcador MU-SHMT08. O eixo X (FAM) representa os genótipos homocigotos resistentes (HR - azul), enquanto o eixo Y (VIC), representa os genótipos homocigotos suscetíveis (WT - verde).



Fonte: Uzovsky et al., 2025.

Esses marcadores permitem distinguir genótipos Peking-like (resistentes) de PI 88788-like (suscetíveis quanto ao Rhg4), e sua aplicação é essencial especialmente em programas que visam piramidar múltiplos loci de resistência. A presença simultânea de Rhg1 e Rhg4 é conhecida por conferir resistência mais estável e menos susceptível à quebra por populações virulentas de *H. glycines* (Chu et al., 2022; Liu et al., 2017).

4.2.3. Outros genes associados à resistência ao SCN

Além dos loci Rhg1 e Rhg4, pesquisas recentes têm identificado novos genes e QTLs (*quantitative trait loci*) associados à resistência ao SCN, ampliando significativamente as possibilidades de aplicação da SAM em programas de melhoramento genético. Essas descobertas fornecem recursos genéticos complementares, especialmente importantes para mitigar o surgimento de populações virulentas que superam mecanismos de resistência já difundidos em cultivares comerciais (Jiang et al., 2023).

Um desses genes emergentes é o *GmSNAP02*, localizado no cromossomo 2, que foi recentemente caracterizado como um regulador negativo da resistência ao SCN. Mutações de perda de função em *GmSNAP02* promovem resistência ao SCN,

presumivelmente por reverter a inibição da resposta de defesa associada a proteínas SNAPs redundantes. Isso abre a possibilidade de selecionar plantas com alelos inativos de *GmSNAP02* para aumentar a eficácia da resistência, ampliando as possibilidades de combinação com loci já conhecidos (Rhg1, Rhg4, Rhg2) e reforça a abordagem de utilização de genes de suscetibilidade no desenvolvimento de cultivares mais resistentes e duráveis à SCN (Usovsky et al., 2023).

Outro gene central é o *GmSNAP18* (Glyma18g02590), componente do locus Rhg1, que codifica uma α -SNAP funcionalmente alterada, fundamental para a resistência mediada por esse locus, portando, marcadores para esse gene também podem ser utilizados para a seleção de genótipos resistentes (Liu et al., 2017).

Também foram descobertas duas novas fontes de resistência ampla ao SCN, identificadas no locus qSCN10 (O) de uma linhagem exótica (PI 567516C). Essa resistência é independente dos loci conhecidos rhg1 e Rhg4, sendo que esse locus situado no cromossomo 10, contendo cerca de 20 genes, onde foram identificados dois genes candidatos que promovem a resistência ao patógeno, sendo eles fator de transcrição TGA1-relacionado (*GmTGA1-10*) e gene com domínio Shugoshin C-terminal (*GmSCT-10*). Esses genes representam uma fonte alternativa capaz de reduzir significativamente populações de SCN e oferecem uma estratégia de resistência mais durável e complementar aos mecanismos baseados em Rhg1 e Rhg4 (Lakhssassi et al., 2025).

Além dos genes mencionados, QTLs adicionais foram mapeados em diversos cromossomos, como 9, 12 e 18, conforme descrito por Lu et al. (2022). Esses QTLs estão relacionados a respostas parciais de resistência, mecanismos de defesa precoce e supressão da formação do sincício. A incorporação desses QTLs em programas de melhoramento pode contribuir para resistência quantitativa mais durável.

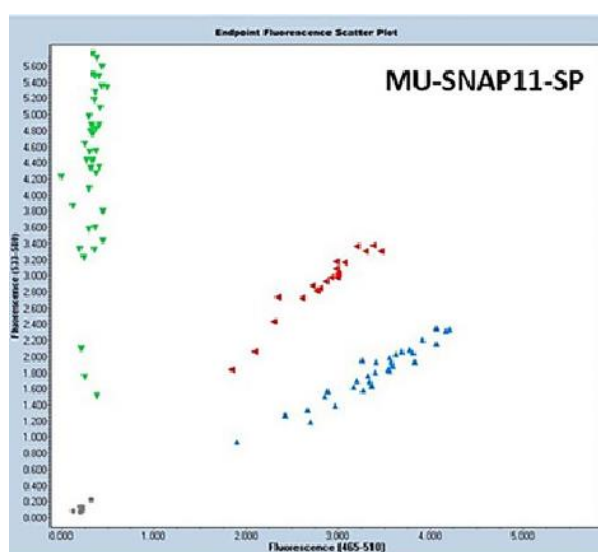
Além do estudo de outros genes e QTLs, também foi descoberto que o locus Rhg2 representa um elemento complementar fundamental à resistência mediada por Rhg1 e Rhg4. Embora isoladamente sua contribuição à resistência seja limitada, sua presença tem mostrado efeito sinérgico quando combinada com alelos resistentes de Rhg1 e Rhg4, como por exemplo, em genótipos derivados de PI 84751 (Suzuki et al., 2020).

Estudos demonstraram que o Rhg2 está localizado no cromossomo 11 e está fortemente correlacionado com a presença do gene *GmSNAP11*, que codifica uma

isoforma da proteína α -SNAP, funcionalmente semelhante às isoformas mutadas de *GmSNAP18* (presente em Rhg1). A coexpressão e interação genética entre Rhg2 e Rhg1 têm sido associadas a níveis elevados de resistência, incluindo a supressão de raças mais virulentas de *H. glycines*. Assim, a incorporação de Rhg2 em cultivares modernas é uma estratégia eficaz de piramidação gênica, aumentando a robustez e a durabilidade da resistência (Basnet et al., 2022). Alguns marcadores para Rhg2 já foram descritos:

1. GmSNAP11-2307 (*GmSNAP11* – KASP®): identifica genótipos resistentes a raça 3 do SCN (Tian et al., 2019);
2. GSM151 (*GmSNAP11-Sp* – KASP®): identifica genótipos resistentes a raça 4 do SCN (Shaibu et al., 2022);
3. SNAP11-1 (*GmSNAP11* – KASP®): diferencia genótipos com alelos resistentes e suscetíveis. Corresponde a uma região não transcrita (Uzovsky et al., 2021);
4. MU-SNAP11-SP (*GmSNAP11-Sp* – TaqMan®): detecta uma mutação em um sítio de splicing, que causa retenção de íntron e terminação prematura da proteína. Permite identificar o alelo funcional de resistência *GmSNAP11-Sp*, separando linhagens resistentes das suscetíveis (Figura 14) (Uzovsky et al., 2025).

Figura 14. Gráfico de agrupamento de uma população segregante referente ao marcador MU-SNAP11-SP. O eixo X (FAM) representa os genótipos homocigotos suscetíveis (WT - azul), enquanto o eixo Y (VIC), representa os genótipos homocigotos resistentes (HR - verde).



Fonte: Uzovsky et al., 2025.

Esses marcadores complementares oferecem novas ferramentas para seleção assistida por marcadores, viabilizando a combinação de múltiplos genes em uma mesma cultivar, que consiste na estratégia descrita como piramidação de resistência. Essa abordagem é particularmente eficaz contra a crescente diversidade de raças virulentas de *H. glycines* e é fundamental para o desenvolvimento de cultivares com resistência estável, ampla e durável (Uzovsky et al., 2025).

4.3. Aplicações em programas de melhoramento

A descoberta e caracterização desses marcadores moleculares associados à resistência ao SCN representam um dos avanços mais significativos na área de genética aplicada ao melhoramento vegetal. A integração desses marcadores ao processo de seleção genética possibilita uma abordagem mais direcionada, robusta e eficiente, especialmente frente aos desafios impostos pela variabilidade patogênica e pelo uso recorrente de fontes genéticas limitadas (Usovsky et al., 2025).

Esses marcadores, baseados principalmente em SNPs, podem ser incorporados na rotina, visando a seleção de genótipos resistentes, por meio da análise dos locus Rhg1 e Rhg4 além de outros correlacionados como a variação do número de cópias do gene (CNV), o locus Rhg2 e outros genes. No estudo realizado por Usovsky et al. (2025) foi desenvolvido um painel completo, de ensaios TaqMan®, para a detecção rápida e precisa de alelos associados à resistência ao SCN, com foco na seleção de marcadores moleculares aplicáveis em programas de melhoramento genético (Tabela 1).

Tabela 1. Comparativo entre os principais marcadores moleculares SNP que podem ser utilizados para detecção de genótipos resistentes de soja ao nematoide do cisto, englobando os locus Rhg1, Rhg2 e Rhg4.

LOCUS	ASSAY	ALVO	WT/HR	Plataforma	Referência
	MU-SNAP18-B	<i>GmSNAP18-b</i>	C/A	TaqMan®	Uzovsky et al., 2025
	MU-SNAP18-C	<i>GmSNAP18-a/b</i>	C/A	TaqMan®	Uzovsky et al., 2025
Rhg1	GSM381	<i>GmSNAP18-Ref</i>	C/A	KASP®	Shi et al., 2015
<i>GmSNAP18</i>	Rhg1-5	<i>GmSNAP18-Ref</i>	C/G	KASP®	Kadam et al., 2016
Glyma.18G022500	SNAP18-1	<i>GmSNAP18-Ref</i>	T/G	KASP®	Uzovsky et al., 2021
	SNAP18-2	<i>GmSNAP18-Ref</i>	C/G	KASP®	Uzovsky et al., 2021

CONTINUAÇÃO

<i>GmSNAP18</i> (CNV)	MU-SNAP18-A	<i>GmSNAP18-a</i>	C/G	TaqMan®	Uzovsky et al., 2025
	GSM383	<i>GmSNAP18-a</i>	C/G	KASP®	Shi et al., 2015
	Rhg1-2	<i>GmSNAP18-a</i>	G/C	KASP®	Kadam et al., 2016
Rhg2 <i>GmSNAP11</i> Glyma.11g234500	MU-SNAP11-SP	<i>GmSNAP11-Sp</i>	C/A	TaqMan®	Uzovsky et al., 2025
	GSM151	<i>GmSNAP11-Sp</i>	C/A	KASP®	Shaibu et al., 2022
	SNAP11-1	<i>GmSNAP11</i>	A/T	KASP®	Uzovsky et al., 2021
	GmSNAP11-2307	<i>GmSNAP11</i>	C/T	KASP®	Tian et al., 2019
Rhg4 <i>GmSHMT08</i> Glyma.08g108900	MU-SHMT08	<i>GmSHMT08-R</i>	C/G	TaqMan®	Uzovsky et al., 2025
	GSM191	<i>GmSHMT08-R</i>	C/G	KASP®	Shi et al., 2015
	Rhg4-3	<i>GmSHMT08</i>	A/T	KASP®	Kadam et al., 2016
	Rhg4-5	<i>GmSHMT08</i>	G/C	KASP®	Kadam et al., 2016

Fonte: adaptado de Uzovsky et al., 2025.

A incorporação desses marcadores moleculares em programas de melhoramento genético da soja tem se mostrado fundamental para promover a seleção precoce, precisa e em larga escala de genótipos portadores de alelos de resistência ao SCN. Tecnologias de genotipagem modernas, como a plataforma TaqMan®, permitem a detecção rápida e automatizada de variantes alélicas específicas, mesmo em amostras com DNA de menor qualidade ou concentração. Essa característica é particularmente vantajosa em ambientes com restrições operacionais, reduzindo significativamente o tempo e os custos relacionados às avaliações fenotípicas tradicionais, que geralmente demandam condições controladas e ensaios fitopatológicos demorados. Portanto, podem ser selecionados marcadores SNP, que amplificam via plataforma TaqMan®, formando painéis para seleção de genótipos resistentes, como por exemplo, os marcadores descritos na Tabela 2.

Tabela 2. Sugestão de painel contendo cinco marcadores moleculares com amplificação via plataforma TaqMan®, contemplando os locus Rhg1, Rhg2 e Rhg4. Estão descritas as sequências de iniciadores e sondas (FAM e VIC) para identificação dos genótipos resistentes (HR – homocigoto resistente) e suscetíveis (WT – wildtype).

LOCUS / GENE	MARCADOR	FUNÇÃO	COMPONENTE	SEQUÊNCIA (5'→3')
Rhg1 <i>GmSNAP18-b</i>	MU-SNAP18-B	Detecta alelo específico de resistência do Rhg1	F	CTGAAGTATGGAGTTAAAGGACACCTT
			R	TGGTTATAGCAACAACGTCCTCTTT
			P1-VIC [WT]	CAGAGTTGGCAGATGC
			P2-FAM [HR]	CAGAGTTTGCAGATGC
Rhg1 <i>GmSNAP18-a/b</i>	MU-SNAP18-C	Detecta alelo específico de resistência do Rhg1	F	GGAAAAGCTGAAAGCCAAAGAACTT
			R	CAATAGGTCCAACCACCAGGAATAT
			P1-VIC [WT]	CAATTCAAGTAAGATCATCC
			P2-FAM [HR]	ACAATTCAAGTAATAGCCTC
Rhg1 - CNV <i>GmSNAP18</i>	MU-SNAP18-A	Identifica resistência do tipo <i>Peking</i> ou PI 88788, referente a variação do número de cópias (CNV)	F	GCTGGCATCTGCCAACTCTGTA
			R	ACCTGATATCGTTCTAATGCATTGGTT
			P1-VIC [WT]	TAGCAACAACGTCCTCTT
			P2-FAM [HR]	TAGCAACAACCTCCTCTT
Rhg2 <i>GmSNAP11</i>	MU-SNAP11-SP	Identifica resistência associada ao Rhg2	F	CAACATTTTCGGGAACACGTGAATA
			R	CAAGAAGTTCAAATATTCTAATCCAATTTACTTGAAAT
			P1-VIC [HR]	CTAGTGACCTAACGCCAAA
			P2-FAM [WT]	TAGTGACCTACCGCCAAA
Rhg4 <i>GmSHMT08</i>	MU-SHMT08	Detecta alelo funcional de <i>Rhg4</i>	F	CCCCACGACCGCATCAT
			R	CCGCCGGAGGTGTAGTAG
			P1-VIC [WT]	CTAGATCTCCCCTCCGGC
			P2-FAM [HR]	TAGATCTCCGCTCCGGC

Fonte: adaptado de Usovsky et al., 2025.

A aplicação desses marcadores moleculares baseados na tecnologia TaqMan® tem se tornado cada vez mais relevante em programas de melhoramento genético da soja, sobretudo em contextos laboratoriais que enfrentam restrições operacionais, elevada carga de trabalho ou necessidade de triagem em larga escala. Entre os principais diferenciais dessa plataforma, destaca-se sua eficiência em reações de qPCR utilizando amostras de DNA com baixa concentração ou qualidade, o que viabiliza sua utilização em protocolos de extração simplificados, econômicos e comumente adotados em análises de grande volume.

O princípio funcional da tecnologia TaqMan® confere à plataforma um alto grau de especificidade, sensibilidade e capacidade de quantificação, permitindo a discriminação precisa entre genótipos homozigotos e heterozigotos. Essa precisão se mantém mesmo quando o DNA é proveniente de tecidos vegetais ricos em substâncias inibitórias, como polifenóis e polissacarídeos, ou quando apresenta variações na integridade e pureza. Por essas razões, trata-se de uma alternativa técnica extremamente vantajosa para laboratórios que operam com grandes volumes de amostras ou que enfrentam limitações para padronização da qualidade do material genético extraído, sem comprometer a confiabilidade dos resultados (Ayalew et al., 2019; Uzovsky et al., 2025).

A implementação de marcadores moleculares não apenas otimiza o processo de melhoramento, como também fortalece a capacidade dos programas públicos e privados de desenvolver cultivares adaptadas a diferentes condições edafoclimáticas e pressões bióticas. Além disso, ao permitir o acompanhamento genômico de linhagens em todas as fases do melhoramento, esses marcadores promovem maior acurácia na seleção e aceleram a liberação de novos materiais genéticos ao mercado (Gao; Li, 2025).

Portanto, a descoberta, validação e uso sistemático de marcadores moleculares associados à resistência ao SCN constituem uma estratégia indispensável para o enfrentamento dos desafios sanitários da sojicultura moderna, sendo um pilar essencial para o avanço da agricultura sustentável, tecnificada e baseada em genética de precisão.

5. CONCLUSÃO

A seleção assistida por marcadores (SAM) tem aprimorado o melhoramento genético da soja, permitindo identificar genótipos superiores com maior precisão, agilidade e menor custo, ao evitar avaliações fenotípicas extensas.

Para a resistência ao nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*), os marcadores moleculares associados aos loci Rhg1, Rhg4 e Rhg2 são essenciais. Alelos funcionais como *GmSNAP18* (Rhg1), *GmSHMT08* (Rhg4) e *GmSNAP11* (Rhg2) podem ser detectados com alta confiabilidade por meio da técnica TaqMan®, que permite a triagem genotípica em larga escala. Além disso, a possibilidade de se avaliar variações no número de cópias (CNV) no locus Rhg1 e a piramidação de múltiplos loci de resistência são estratégias que ampliam a durabilidade e abrangência da resistência.

Dessa forma, o uso de marcadores moleculares para os loci de resistência, utilizando a tecnologia TaqMan®, torna-se uma ferramenta indispensável nos programas de melhoramento da soja que visam cultivares mais produtivas e sustentáveis.

REFERÊNCIAS

- ACHARYA, K.; YAN, G.; PLAISANCE, A. Effects of Cover Crops on Population Reduction of Soybean Cyst Nematode (*Heterodera glycines*). **Plant Disease**, v. 105, p. 764-769, 2021.
- AFZAL, A.; MUKHTAR, T. Revolutionizing nematode management to achieve global food security goals - An overview. **Heliyon**, v. 10, p. 1-11, 2024.
- AGRIOS, G. N. **Plant pathology**. Elsevier, p. 834-846, 2005.
- ALLEN, T. W. et al. Soybean yield loss estimates due to diseases in the United States and Ontario, Canada, from 2010 to 2014. **Plant Health Progress**, v. 18, n. 1, p. 19-27, 2017.
- ANDERLE, L. Z.; MARCELINO-GUIMARÃES, F. C.; KAWAKAMI, J. Seleção assistida por marcadores moleculares no melhoramento genético da soja. **Revista Técnico-Científica do CREA-PR**, v. 25, p. 1-25, 2021.
- ANDRES, H.; GRABAU, Z. J. Soybean Cyst Nematode, *Heterodera glycines* (Ichinohe, 1952) (Chromadorea: Rhabdita: Heteroderidae). **Agricultural and Horticultural Enterprises**, v. 1, p. 1-9, 2025.
- ARANTES, B. H. T. et al. Detection of nematodes in soybean crop by drone. **Revista Ciência Agronômica**, v. 54, p. 1-8, 2023.
- ARAUJO, F. G. et al. Cover crops and biocontrol agents in the management of nematodes in soybean crop. **Revista Caatinga**, v. 36, n. 2, p. 243-250, 2023.
- ARYA, M. et al. Basic principles of real-time quantitative PCR. **Expert Review of Molecular Diagnostics**, v. 5, n. 2, p. 209-219, 2005.
- AYALEW, H. et al. Comparison of TaqMan, KASP and rhAmp SNP genotyping platforms in hexaploid wheat. **PLOS ONE**, v. 14, n. 5, p. 1-9, 2019.
- BACAXIXI, P. et al. A soja e seu desenvolvimento no melhoramento genético. **Revista Científica Eletrônica de Agronomia**, n. 20, 2011.
- BANDARA, A. Y. Dissecting the economic impact of soybean diseases in the United States over two decades. **PLOS ONE**, v. 15, n. 4, p1-28, 2020.
- BARROS, F. M. R. et al. Interactions between Soil Bacterial Diversity and Plant-Parasitic Nematodes in Soybean Plants. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 88, n. 17, p. 1-14, 2022.
- BASNET, P. et al. Epistatic interaction between Rhg1-a and Rhg2 in PI 90763 confers resistance to virulent soybean cyst nematode populations. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 135, p. 2025-2039, 2022.

BEZERRA, A. R. G. et al. Importância econômica. In: SILVA, F. et al. **Soja: do plantio à colheita**. Oficina de textos, São Paulo, 2 ed, p. 9-22, 2022.

BONACELLI, M. B. M. et al. O sistema de inovação agrícola: instituições, competências e desafios no contexto brasileiro. In: Buainain, A. M. et al. (org.). **Propriedade intelectual e inovações na agricultura**, Rio de Janeiro, 2015. 384 p.

BORTOLUZZI, M. P. et al. Numerical Climatic Analysis of Soybean Development in Sowing Dates in Humid Subtropical Climate. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v. 36, n. 2, p. 245 - 256, 2021.

BUTLER, K. J. et al. Soybean Cyst Nematode Resistance Quantitative Trait Locus *cqSCN-006* Alters the Expression of a γ -SNAP Protein. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 34, n. 12, 2021.

CARRÃO-PANIZZI, M. C. et al. Teores de óleo e proteína em genótipos de soja em diferentes situações de manejo. **Circular técnica 60**. Embrapa, Passo Fundo-RS, 2021. 27 p.

CARVALHO, N. S. et al. Revisão: a importância da soja para o agronegócio brasileiro. In: **Fitotecnia, sistemas agrícolas ambientais e solo**, cap 6, p. 52 – 60, 2023.

CHAIPROM, U. et al. Impact of *Rhg1* copy number variation on a soybean cyst nematode resistance transcriptional network. **G3: Genes, Genomes, Genetics**, v. 14, n. 12, p. 1-14, 2024.

CHU, S. et al. Comparisons of constitutive resistances to soybean cyst nematode between PI 88788 and Peking-type sources of resistance in soybean by transcriptomic and metabolomic profilings. **Frontiers in Genetics**, v. 13, p. 1-14, 2022.

COOK, D. E. et al. Copy number variation of multiple genes at *Rhg1* mediates nematode resistance in soybean. **science**, v. 338, n. 6111, p. 1206-1209, 2012.

DIAS, M.; PINHEIRO, V. F.; CAFÉ-FILHO, A. C. Impact of anthracnose on the yield of soybean subjected to chemical control in the north region of Brazil. **Summa Phytopathologica**, v.42, n.1, p.18-23, 2016.

FANG, Y. et al. Speed-breeding system in soybean: integrating off-site generation advancement, fresh seeding, and marker-assisted selection. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 717077, 2021.

GAO, H.; LI, H. Marker-Assisted Selection (MAS) in Soybean Breeding. **Molecular Plant Breeding**, v.16, n.1, p. 35-43, 2025.

GREEN, M. R.; SAMBROOK, J. Polymerase Chain Reaction. In: GREEN, M. R.; SAMBROOK, J. (ed.). **Molecular Cloning collection**, p. 436-456, 2019.

GRUNWALD, D. J. et al. Detection of rare nematode resistance *Rhg1* haplotypes in Glycine soja and a novel *Rhg1* α -SNAP. **The Plant Genome**, v. 15, n. 1, p. 1-18, 2022.

HARIS, T. The Economic and Ecological Impact of Root Nematodes on Agriculture. **Journal of Plant Pathology and Microbiology**, v. 15, p. 1-2, 2024.

HE, J. et al. Genotyping-by-sequencing (GBS), an ultimate marker-assisted selection (MAS) tool to accelerate plant breeding. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 1-8, 2014.

HENNECKE, H. Nitrogen fixation genes involved in the Bradyrhizobium japonicum-soybean symbiosis. **FEBS Letters**, v. 268, n. 2, p. 422-426, 1990.

HINA, A. et al. Genomic blueprints of soybean (Glycine max) pathogen resistance: revealing the key genes for sustainable agriculture. **Functional Plant Biology**, v. 51, n. 5, 2024.

HOLLAND, B. L. et al. A genome-scale metabolic reconstruction of soybean and Bradyrhizobium diazoefficiens reveals the cost–benefit of nitrogen fixation. **New Phytologist**, v. 240, p. 744-756, 2023.

HUANG, C. C. et al. Copy Number Quantification for the Soybean Cyst Nematode Resistance Locus rhg1 in the Soybean Varieties of Taiwan. **Agronomy**, v. 11, n. 1346, p. 1-11, 2021.

HUI, L.; DELMONTE, T.; RANADE, K. Genotyping using the TaqMan assay. **Current protocols in human genetics**, v. 56, n. 1, p. 2.10. 1-2.10. 8, 2008.

JIANG, H. et al. Identification of QTL, QTL-by-environment interactions, and their candidate genes for resistance HG Type 0 and HG Type 1.2.3.5.7 in soybean using 3VmrMLM. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1-14, 2023.

KADAM, S. et al. Genomic-assisted phylogenetic analysis and marker development for next generation soybean cyst nematode resistance breeding. **Plant Science**, v. 242, p. 342-350, 2016.

KANDOTH, P. K. et al. The Soybean Rhg1 Locus for Resistance to the Soybean Cyst Nematode Heterodera glycines Regulates the Expression of a Large Number of Stress- and Defense-Related Genes in Degenerating Feeding Cells. **Plant Physiology**, v. 155, p. 1960-1975, 2011.

KANDOTH, P. K. et al. Systematic Mutagenesis of Serine Hydroxymethyltransferase Reveals an Essential Role in Nematode Resistance. **Plant Physiology**, v. 175, p. 1370-1380, 2017.

KHASKHELI, M. A. et al. Sustainable Management of Major Fungal Phytopathogens in Sorghum (Sorghum bicolor L.) for Food Security: A Comprehensive Review. **Journal of Fungi**, v. 11, p. 1-44, 2025.

KRISHNA, T. P. A. The Era of Plant Breeding: Conventional Breeding to Genomics-assisted Breeding for Crop Improvement. **Current Genomics**, v. 24, p. 24-35, 2023.

KUMPATLA, S. P. et al. Genomics-Assisted Plant Breeding in the 21st Century: Technological Advances and Progress. In: Abdurakhmonov, I. Y. (ed.). **Plant Breeding**, v. 1, 2012. 366 p.

LAKHSSASSI, N. et al. Discovery of two tightly linked soybean genes at the qSCN10 (O) locus conferring broad-spectrum resistance to soybean cyst nematode. **Communications Biology**, v. 8, n. 259, p. 1-15, 2025.

LEE, T. et al. An efficient method for measuring copy number variation applied to improvement of nematode resistance in soybean. **The Plant Journal**, v. 88, p. 143-153, 2016.

LIAN, Y. et al. Identification of resistant sources from *Glycine max* against soybean cyst nematode. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1-9, 2023.

LIN, F. et al. Breeding for disease resistance in soybean: a global perspective. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 135, n. 11, p. 3773-3872, 2022.

LIU, S. et al. A soybean cyst nematode resistance gene points to a new mechanism of plant resistance to pathogens. **Nature**, v. 492, n. 7428, p. 256-260, 2012.

LIU, S. et al. The soybean GmSNAP18 gene underlies two types of resistance to soybean cyst nematode. **Nature communications**, v. 8, n. 1, p. 1-11, 2017.

LU, X. et al. Quantitative trait loci and gene-specific markers associated with resistance to soybean cyst nematode HG type 2.5. 7. **Molecular Breeding**, v. 42, n. 10, p. 1-15 2022.

MAHECHA-GARNICA, S. ET AL. Soybean Cyst Nematode of Soybean: A Diagnostic Guide. **Plant Health Progress**, V. 23, p. 507-513, 2022.

MAJEED, U. et al. Kompetitive allele specific PCR (KASP): a singleplex genotyping platform and its application. **Journal of Agricultural Science**, v. 11, n. 1, p. 11, 2018.

MALKKI, M.; PETERSDORF, E. W. Genotyping of Single Nucleotide Polymorphisms by 5' Nuclease Allelic Discrimination. **Methods in Molecular Biology**, p. 1-10, 2012.

MATSUO, E. et al. Botânica e Fenologia. In: SILVA, F. et al. **Soja: do plantio à colheita**. Oficina de textos, São Paulo, 2 ed, p. 9-22, 2022.

MOHER, D. et al. Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement.

MOREIRA, J. A. A. et al. Genetic diversity of Soybean Cyst Nematode (*Heterodera glycines*) populations in Southeastern Goiás state, Brasil. **Australian Journal of Crop Science**, v. 14, n. 7, p. 1162-1170, 2020.

MUNIZ, F. R. S. Et al. Genetic variability in soybean with resistance to cyst nematode and powdery mildew: impact of multi-parent crosses on recombination and genetic diversity. **Brazilian Journal of Biology**, v. 85, p. 1-7, 2025.

NAVARRO, E. Real-time PCR detection chemistry. **Clinica Chimica Acta**, v. 439, p. 231-250, 2015.

NAVES, A. G. L. Desafios e oportunidades na incorporação de tecnologias biotecnológicas na agricultura. **Revista DELOS: Desarrollo Local Sostenible**, Curitiba, v.17, n.55, p. 01-22, 2024.

NIBLACK, T. L. et al. A Revised Classification Scheme for Genetically Diverse Populations of *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, v. 34, n. 4, p. 279-288, 2002.

OLIVEIRA, G. L. T. Soy, Domestication and Colonialism. In: Himley, M; Havice, E.; Valdivia, G. **The Routledge Handbook of Critical Resource Geography**. Routledge, Londres, 1 ed, 2021. 494 p.

OYEKANMI, E. O.; FAWOLE, B. Nematodes of Soybean and Their Management. In: Singh, G. (ed). **The Soybean: Botany, Production and Uses**, 2010. 507 p.

PATIL, G. B. et al. Whole-genome re-sequencing reveals the impact of the interaction of copy number variants of the *rhg1* and *Rhg4* genes on broad-based resistance to soybean cyst nematode. **Plant Biotechnology Journal**, v. 17, p. 1595-1611, 2019.

POUDEL, D. et al. Copy number variations at the *Rhg1* locus and their relationship with resistance to soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). **Frontiers in Plant Science**, v. 15, p. 1-13, 2024.

RIGGS, R. D.; SCHMITT, D. P. Complete Characterization of the Race Scheme for *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, v. 20, n. 3, p.392-395, 1988.

ROSS, J. P.; BRIM, C. A. Resistance of soybeans to the soybean cyst nematode as determined by a double-row method. **The plant disease reporter**, v. 41, p.923-924, 1957.

SAKIYAMA, N. S. et al. Plant breeding with marker-assisted selection in Brazil. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 14, p. 54-60, 2014.

SHAIBU, A. S. et al. Soybean cyst nematode-resistance: gene identification and breeding strategies. **The Crop Journal**, v. 8, n. 6, p. 892-904, 2020.

SHAIBU, A. S. et al. The GmSNAP11 contributes to resistance to soybean cyst nematode race 4 in *Glycine max*. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1-14, 2022.

SHI, Z. et al. SNP identification and marker assay development for high-throughput selection of soybean cyst nematode resistance. **BMC genomics**, v. 16, p. 1-12, 2015.

SILVA, F. C. S. et al. Importância econômica e evolução do melhoramento. In: **Melhoramento da soja**. Editora UFV, Viçosa, p. 9-29, 2017.

SINGER, W. M. et al. Soybean genetics, genomics, and breeding for improving nutritional value and reducing antinutritional traits in food and feed. **The Plant Genome**, v. 16, n. 4, p. 1-20, 2023.

SUN, C. et al. Genomics-assisted breeding: The next-generation wheat breeding era. **Plant Breeding**, v. 142, p. 159-268, 2022.

SUZUKI, C. et al. Mapping soybean rhg2 locus, which confers resistance to soybean cyst nematode race 1 in combination with rhg1 and Rhg4 derived from PI 84751. **Breeding science**, v. 70, n. 4, p. 474-480, 2020.

TIAN, Y. et al. Deep genotyping of the gene GmSNAP facilitates pyramiding resistance to cyst nematode in soybean. **The Crop Journal**, v. 7, n. 5, p. 677-684, 2019.

USOVSKY, M. et al. Dissecting nematode resistance regions in soybean revealed pleiotropic effect of soybean cyst and reniform nematode resistance genes. **The Plant Genome**, v. 14, n. 2, p. e20083, 2021.

USOVSKY, M. et al. Loss-of-function of an α -SNAP gene confers resistance to soybean cyst nematode. **Nature Communications**, v. 14, n. 1, p. 1-14, 2023.

USOVSKY, M. et al. Allele-tagged TaqMan® PCR genotyping assays for high-throughput detection of soybean cyst nematode resistance. **Molecular Biology Reports**, v. 52, n. 1, p. 1-17, 2025.

VIEIRA FILHO, J. E. R. A produção de soja e sua importância na economia brasileira. **Revista de Política Agrícola**, v.33, 2024.

WEI, H. et al. Identification of Candidate Genes Controlling Soybean Cyst Nematode Resistance in “Handou 10” Based on Genome and Transcriptome Analyzes. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1-10, 2022.

WENDIMU, G. Y. Cyst Nematode (Heterodera glycines) Problems in Soybean (Glycine max L.) Crops and Its Management. **Advances in Agriculture**, v. 2022, p. 1-12, 2022.

WESTPHAL, A., XING, L. Soil Suppressiveness Against the Disease Complex of the Soybean Cyst Nematode and Sudden Death Syndrome of Soybean. **Phytopathology**, v. 101, n. 7, p. 878-889, 2011.

WESTPHA, A. et al. Contributions of Fusarium virguliforme and Heterodera glycines to the Disease Complex of Sudden Death Syndrome of Soybean. **PLOS ONE**, v. 9, n. 6, 2014.

WOODWARD, J. Bi-Allelic SNP Genotyping Using the TaqMan® Assay. In: Fleury, D.; Whitford, R. (ed.). **Crop Breeding: Methods and Protocols**, Methods in Molecular Biology, v. 1145, p. 67-74, 2014.

YU, N. et al. Impact of Rhg1 copy number, type, and interaction with Rhg4 on resistance to Heterodera glycines in soybean. **Theoretical and applied genetics**, v. 129, p. 2403-2412, 2016.

YUANG, J. et al. Introduction of High Throughput and Cost Effective SNP Genotyping Platforms in Soybean. **Plant Genetics, Genomics, and Biotechnology**, v. 2, n. 1, p. 90-94, 2014.