



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO JOÃO *DEL-REI*
PRÓ-REITORIA DE ENSINO DE GRADUAÇÃO
BACHARELADO EM ENGENHARIA AGRONÔMICA
CAMPUS SETE LAGOAS**

LAÍS LOPES PEREIRA

**INTERAÇÃO PLANTA-PATÓGENO: DA CARACTERIZAÇÃO
CLÁSSICA ÀS ABORDAGENS DE SEQUENCIAMENTO DE NOVA
GERAÇÃO**

Sete Lagoas, MG

2026

LAÍS LOPES PEREIRA

**INTERAÇÃO PLANTA-PATÓGENO: DA CARACTERIZAÇÃO
CLÁSSICA ÀS ABORDAGENS DE SEQUENCIAMENTO DE NOVA
GERAÇÃO**

Trabalho de Conclusão apresentado ao Curso de Engenharia Agrônômica da Universidade Federal de São João del-Rei, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Engenharia Agrônômica.

Orientadora: Dr^a Evânia de Galvão Mendonça
Coorientadora: Dr^a Gracielle Teodora da Costa Pinto Coelho

Sete Lagoas, MG

2026

Laís Lopes Pereira

**INTERAÇÃO PLANTA-PATÓGENO: DA CARACTERIZAÇÃO
CLÁSSICA ÀS ABORDAGENS DE SEQUENCIAMENTO DE NOVA
GERAÇÃO**

Trabalho de Conclusão apresentado ao Curso de Engenharia Agrônômica da Universidade Federal de São João del-Rei, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Engenharia Agrônômica.

Sete Lagoas, 10 de Julho de 2026.

Banca avaliadora:

Dra. Evânia Galvão Mendonça, Orientadora — UFSJ

Dr. Antônio Gilson Gomes Mesquita — UFSJ

Dra. Gracielle Teodora da Costa Pinto Coelho — UNIFEMM

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, a Deus, pois d'Ele, por Ele e para Ele são todas as coisas; por me conceder vida, força e sabedoria ao longo desta jornada, guiando cada passo até a concretização deste trabalho.

À minha mãe Bernadete, por seu amor incondicional, pelo incentivo, por acreditar em mim mesmo quando eu duvidei, e por ser meu maior exemplo de coragem e dedicação. Ao meu pai Armando, cuja presença, mesmo em ausência, permanece viva em meus valores e em tudo aquilo que me ensinou. Aos meus irmãos Aline e Álvaro, pelo companheirismo, apoio e por compartilharem comigo os desafios e conquistas dessa caminhada.

Aos meus colegas de curso, pelas trocas de conhecimento, amizade e pelos momentos que tornaram essa trajetória mais leve e significativa.

Aos professores e funcionários da Universidade Federal de São Del-Rei por contribuírem para um ambiente acadêmico enriquecedor e pelo valioso conhecimento compartilhado ao longo desses anos.

À minha orientadora Evânia Galvão Mendonça, pela orientação cuidadosa, paciência, e todos os ensinamentos que foram fundamentais para realização deste trabalho.

RESUMO

As doenças que afetam as plantas constituem um dos maiores desafios da agricultura moderna, tornando essencial uma compreensão aprofundada da interação entre planta e patógeno. Os estudos clássicos, baseados em genética e fisiologia, estabeleceram modelos fundamentais como a teoria gene-a-gene e a identificação de genes de resistência. Posteriormente, metodologias pré-genômicas como PCR, ELISA e sequenciamento de Sanger ampliaram o conhecimento molecular, mas com limitações de escala. O Sequenciamento de Nova Geração (NGS) revolucionou a área ao possibilitar análises genômicas e transcriptômicas em larga escala, viabilizando o diagnóstico precoce, a identificação da diversidade genética de patógenos e o estudo detalhado da arquitetura genômica das plantas hospedeiras. Ferramentas como RNA-seq e GWAS consolidaram-se como estratégias essenciais para identificar genes candidatos e compreender redes regulatórias da imunidade vegetal. Esta revisão evidencia que o NGS não apenas redefiniu os modelos clássicos da fitopatologia molecular, mas também abriu novas perspectivas para o manejo sustentável das doenças de plantas e para o melhoramento genético, contribuindo diretamente para a segurança alimentar e para os avanços da agricultura sustentável.

Palavras chaves: Genômica funcional; Respostas de defesa das plantas; Resistência genética, Biotecnologia.

ABSTRACT

Plant diseases pose one of the greatest challenges to modern agriculture, making a deep understanding of plant-pathogen interactions essential. Classical studies, based on genetics and physiology, established fundamental models such as the gene-for-gene theory and the identification of resistance genes. Subsequently, pre-genomic methodologies—such as PCR, ELISA, and Sanger sequencing—expanded molecular knowledge but faced scalability limitations. Next-Generation Sequencing (NGS) revolutionized the field by enabling large-scale genomic and transcriptomic analyses, thereby facilitating early diagnosis, the identification of pathogen genetic diversity, and detailed study of host plant genomic architecture. Tools such as RNA-seq and GWAS have become essential strategies for identifying candidate genes and understanding the regulatory networks of plant immunity. This review highlights that NGS has not only redefined classical models of molecular plant pathology but has also opened new avenues for sustainable plant disease management and genetic improvement, directly contributing to food security and advancements in sustainable agriculture.

Keywords: Functional genomics; Plant defense responses; Genetic resistance; Biotechnology.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	7
2	METODOLOGIA.....	8
3	RESULTADOS	9
3.1	Estudos Clássicos Estruturantes da Interação Planta-Patógeno.....	9
3.2	Avanços da Era Pré-Genômica	10
3.3	Surgimento e Consolidação do Sequenciamento de Nova Geração	11
3.4	Aplicações do NGS na Caracterização Dos Patógenos	13
3.5	Aplicações Do NGS na Caracterização Das Plantas Hospedeiras.....	14
3.6	Novas Abordagens Integradas para o Estudo da Interação Planta-Patógeno .	15
4	DISCUSSÃO	17
5	CONCLUSÃO.....	19
6	REFERÊNCIAS	20

1 INTRODUÇÃO

A interação planta-patógeno é um sistema biológico complexo e dinâmico que se estende em vários níveis molecular, celular, fisiológico e ecológico. Essa interação é definida por uma coevolução permanente onde as plantas criam defesas para identificar e combater os invasores, e os patógenos, por sua vez, elaboram táticas para evitar essas defesas e causar a infecção (RAMADAN; KENTA, 2018). Esse o processo de adaptação pode ser visto como uma corrida evolutiva, que impacta tanto o surgimento de doenças quanto a resistência das plantas a elas (NIZAMANI *et al.*, 2023).

No nível molecular, a defesa vegetal é iniciada pelo reconhecimento de padrões moleculares associados à patógenos (PAMPs), desencadeando a chamada imunidade por padrões (PTI). Em resposta, os patógenos secretam proteínas efetoras capazes de suprimir ou modular essas defesas, levando à ativação da imunidade mediada por efetores (ETI), dependente de genes de resistência específicos (JONES; DANGL, 2006; NGUYEN *et al.*, 2021).

Os estudos clássicos em genética e fisiologia vegetal forneceram os primeiros modelos conceituais da resistência e da virulência (FLOR, 1956). Com o avanço da biotecnologia, técnicas como PCR e o sequenciamento de Sanger possibilitaram identificar genes associados à resistência e à susceptibilidade, embora com limitações de escala e abrangência (IMAM; SINGH; SHUKLA, 2016). O surgimento do Sequenciamento de Nova Geração (NGS) redefiniu esse cenário, permitindo análises simultâneas e em larga escala de genomas, transcriptomas e comunidades microbianas (METZKER, 2010; GOODWIN; MCPHERSON; MCCOMBIE, 2016; KLOSTERMAN *et al.*, 2016). Plataformas de segunda geração, como Illumina e Ion Torrent, e de terceira geração, como Oxford Nanopore e PacBio, viabilizaram a leitura de moléculas longas e a análise de redes complexas de sinalização celular (UNAMBA; NAG; SHARMA, 2015; FANG *et al.*, 2023).

Além de aprofundar o conhecimento sobre os mecanismos moleculares da patogênese, o NGS proporcionou avanços práticos: viabilizou o diagnóstico precoce de doenças, a identificação de genes de resistência e a compreensão da diversidade genética de populações patogênicas. Esses progressos impactam diretamente programas de melhoramento vegetal e estratégias de controle sustentável (MUHAMMAD JABRAN *et al.*, 2023; GÖKDEMIR *et al.*, 2022). O uso de ferramentas de bioinformática para montagem de genomas, anotação funcional e análise de expressão gênica tornou-se indispensável para interpretar os grandes volumes de dados gerados (GU; MILLER; CHIU, 2019; NAFEA *et al.*, 2023).

O objetivo desta revisão é analisar comparativamente as abordagens clássicas e modernas aplicadas ao estudo da interação planta-patógeno, destacando como o Sequenciamento de Nova

Geração (NGS) transformou a compreensão dos mecanismos moleculares envolvidos na patogênese e na resistência vegetal. Buscou oferecer uma análise crítica dos principais avanços proporcionados por essa tecnologia e discutir seu impacto nas estratégias de manejo de doenças, no diagnóstico precoce e no melhoramento genético de plantas. A relevância deste estudo decorre da crescente pressão sobre a produção agrícola e da necessidade de soluções inovadoras para enfrentar as doenças vegetais que ameaçam a segurança alimentar frente aos desafios da agricultura sustentável.

2 METODOLOGIA

Este trabalho foi desenvolvido como uma revisão narrativa da literatura científica, voltada para a análise comparativa das abordagens clássicas e modernas aplicadas ao estudo da interação planta-patógeno. A escolha por uma revisão narrativa justifica-se pela natureza histórica e evolutiva do tema, que exige integração conceitual de diferentes períodos e metodologias, sem a rigidez de protocolos sistemáticos.

O levantamento bibliográfico foi realizado em bases de dados reconhecidas na área, incluindo PubMed, Web of Science, Scopus, SciELO e Google Acadêmico. Foram consultados artigos originais, revisões, capítulos de livros e publicações de referência em fitopatologia e biologia molecular vegetal. As buscas utilizaram combinações de palavras-chave em português e inglês, como “interação planta-patógeno”, “Next Generation Sequencing (NGS)”, “biotecnologia”, “doenças de plantas” e “resistência genética”.

Embora não tenha sido estabelecido um recorte temporal rígido, priorizaram-se estudos publicados entre 2010 e 2025, referentes ao período pós-NGS, além de trabalhos clássicos anteriores considerados estruturantes para a compreensão da imunidade vegetal e da patogenicidade. Foram excluídos estudos com escopo exclusivamente agrônomo, sem abordagem molecular ou genômica, bem como trabalhos redundantes ou de baixo impacto científico. A seleção dos artigos ocorreu em três etapas: (i) Triagem inicial por leitura de títulos e resumos. (ii) Leitura integral dos trabalhos potencialmente relevantes. (iii) Seleção final com base na contribuição conceitual, metodológica ou tecnológica para o entendimento das interações planta-patógeno. O conjunto final resultou em aproximadamente 68 estudos, escolhidos por sua relevância histórica e impacto científico recente. A análise foi conduzida de forma qualitativa e comparativa, organizada em dois eixos centrais: (i) Abordagens e limitações das metodologias pré-NGS. (ii) Transformações conceituais e tecnológicas decorrentes da introdução do NGS. A síntese crítica buscou identificar avanços, limitações persistentes e lacunas de conhecimento, enfatizando como as tecnologias genômicas redefiniram os

modelos clássicos da fitopatologia molecular e abriram novas perspectivas para o manejo sustentável das doenças de plantas.

3 RESULTADOS

3.1 ESTUDOS CLÁSSICOS ESTRUTURANTES DA INTERAÇÃO PLANTA-PATÓGENO

A compreensão das interações entre plantas e patógenos foi construída ao longo de décadas de pesquisa, revelando que resistência e suscetibilidade possuem bases genéticas definidas. Entre os anos 1940 e o início da década de 1990, trabalhos em genética, fisiologia e melhoramento sustentaram que a manifestação da doença se baseava em processos de reconhecimento entre hospedeiro e patógeno. Esses estudos mudaram a concepção de interação, que passou a ser vista como uma relação ativa e dinâmica, envolvendo defesa, adaptação e coevolução (FLOR, 1956; DANGL; JONES, 2001; JONES; DANGL, 2006).

Os experimentos conduzidos por Harold Henry Flor com o sistema linho (*Linum usitatissimum*–*Melampsora lini*) permitiram concluir que diferentes combinações genéticas entre hospedeiro e patógeno determinam o sucesso ou fracasso da infecção. Essa análise de linhagens resistentes e suscetíveis levou à formulação da teoria gene-a-gene. Flor estabeleceu que a resistência ocorria quando um gene da planta correspondia a um gene de avirulência presente no patógeno, fornecendo a primeira explicação genética para a especificidade das doenças de plantas e os fundamentos da resistência genética vegetal (FLOR, 1956; FLOR, 1971).

Estudos posteriores validaram que a introdução de genes específicos de resistência em cultivares comerciais poderia reduzir a incidência de doenças e aumentar a estabilidade da produção em diferentes ambientes (JOHNSON, 1984; MCCOUCH, 2004). Dessa forma, a teoria gene-a-gene consolidou-se como um dos principais modelos conceituais para compreender a resistência vegetal e subsidiar estratégias de manejo baseadas na resistência varietal (FLOR, 1971; DODDS; RATHJEN, 2010).

Com o avanço das técnicas de genética molecular, foi possível identificar e caracterizar os primeiros genes de resistência (R). A clonagem do gene N em tabaco (*Nicotiana tabacum*) confirmou que a resistência ao *Tobacco mosaicvirus* (TMV) era mediada por proteínas capazes de reconhecer o patógeno e desencadear respostas de defesa (WHITHAM *et al.*, 1994). Em *Arabidopsis thaliana*, os

genes RPS2 e RPM1 reforçaram que a resistência depende da percepção seletiva de proteínas efetoras oriundas de bactérias fitopatogênicas (BENT *et al.*, 1994; MINDRINOS *et al.*, 1994).

Essas descobertas estabeleceram as bases moleculares da resistência genética em plantas. As evidências indicaram que a habilidade das plantas em detectar moléculas ligadas a patógenos e iniciar respostas celulares é crucial para limitar a colonização dos tecidos. Dessa forma, a interação planta-patógeno passou a ser compreendida como um processo altamente regulado, envolvendo receptores especializados, cascatas de sinalização e respostas de defesa coordenadas. Essa reformulação representou uma ruptura com modelos anteriores que atribuíam a resistência apenas a barreiras físicas ou químicas, propondo uma explicação baseada em mecanismos moleculares de reconhecimento e resposta (DANGL; JONES, 2001; HAMMOND-KOSACK; PARKER, 2003; JONES; DANGL, 2006).

3.2 AVANÇOS DA ERA PRÉ-GENÔMICA

Os métodos fenotípicos representaram as primeiras abordagens na pesquisa de doenças em plantas. A análise sistemática de sintomas, sinais e padrões epidemiológicos permitiu identificar diversas doenças e distinguir aquelas provocadas por fungos, bactérias, vírus e outros agentes patogênicos (AGRIOS, 2005). Além disso, a avaliação de resistência e vulnerabilidade em diferentes genótipos trouxe evidências da presença de elementos genéticos ligados à imunidade (MICHELMORE; HULBERT, 1987).

Nesse contexto, os postulados de Koch foram fundamentais para consolidar a fitopatologia como ciência experimental, estabelecendo a relação causal entre microrganismos específicos e doenças de plantas, além de diferenciar enfermidades de origem biótica das provocadas por fatores abióticos (AGRIOS, 2005). O desenvolvimento da microscopia favoreceu a visualização de estruturas de infecção, como apressórios, haustórios e tubos germinativos, bem como das alterações celulares associadas à colonização (MENDGEN; HAHN, 2002).

A introdução de métodos sorológicos, especialmente o ensaio ELISA, representou um grande avanço para o diagnóstico fitopatológico. CLARK; ADAMS (1977) demonstraram que essa técnica é altamente sensível e específica para detectar vírus de plantas, mesmo em estágios iniciais da infecção ou em plantas assintomáticas.

Outro marco foi a PCR, que revolucionou a detecção de patógenos vegetais. HENSON; FRENCH (1993) mostraram que a técnica permite identificar organismos mesmo em quantidades muito pequenas, aumentando a precisão diagnóstica. Posteriormente, SCHAAD *et al.* (1995)

aplicaram a PCR para diferenciar espécies bacterianas do gênero *Xanthomonas*, evidenciando sua utilidade para distinguir organismos geneticamente semelhantes de forma rápida e confiável.

Paralelamente, os marcadores moleculares RFLP possibilitaram os primeiros estudos de mapeamento genético relacionados à resistência de plantas a doenças. MICHELMORE; HULBERT (1987) demonstraram que essa abordagem permitia identificar regiões cromossômicas associadas a genes de resistência, inaugurando o uso de mapas genéticos em programas de melhoramento assistido por marcadores.

O sequenciamento de Sanger trouxe informações cruciais sobre resistência genética. WHITHAM *et al.* (1994) clonaram o gene N em tabaco (*Nicotiana tabacum*), confirmando que a resistência ao *Tobacco mosaicvirus* (TMV) era controlada por um gene específico capaz de desencadear respostas de defesa após o reconhecimento do patógeno. Pouco depois, BENT *et al.* (1994) identificaram o gene RPS2 em *Arabidopsis thaliana*, enquanto GRANT *et al.* (1995) caracterizaram o gene RPM1, reforçando que a resistência vegetal depende do reconhecimento seletivo de efetores ou das alterações provocadas por eles nas células hospedeiras.

Um dos avanços mais significativos da era pré-genômica foi a caracterização dos genes de resistência com domínios NBS-LRR (*Nucleotide-Binding Site–Leucine-Rich Repeat*). MEYERS *et al.* (1999) demonstraram que muitos genes de resistência compartilham essa arquitetura molecular, amplamente conservada entre diferentes espécies vegetais. Essa descoberta evidenciou que, ao longo da evolução, as plantas preservaram mecanismos convergentes de reconhecimento molecular, sustentando uma extensa família de genes especializados na detecção de sinais associados à infecção. O conceito de NBS-LRR consolidou-se como um dos pilares da biologia molecular da resistência vegetal, preparando o terreno para os avanços posteriores com o Sequenciamento de Nova Geração.

3.3 SURGIMENTO E CONSOLIDAÇÃO DO SEQUENCIAMENTO DE NOVA GERAÇÃO

No início da década de 2000, as ciências biológicas passaram por uma intensa transformação com o advento das tecnologias de Sequenciamento de Nova Geração (NGS). Desenvolvidas para gerar grandes volumes de informações genômicas, essas plataformas melhoram de forma significativa as limitações do sequenciamento de Sanger, que apresentava baixo rendimento, elevado custo por base sequenciada e restrita capacidade de processar múltiplas amostras simultaneamente (GOODWIN; MCPHERSON; MCCOMBIE, 2016). A grande novidade foi o sequenciamento massivo em paralelo, capaz de produzir milhões de leituras em uma única corrida experimental, o que

redefiniu a análise de genomas, transcriptomas e comunidades microbianas (SHENDURE; JIANG; LAI, 2017).

O NGS começou a se consolidar em 2005 com o lançamento da plataforma 454 Pyrosequencing, considerada o marco inicial da transição entre a era Sanger e a era NGS (SHENDURE; JIANG; LAI, 2017). Essa mudança histórica estabeleceu em um novo paradigma no sequenciamento de DNA.

Outro fator importante foi a grande redução nos custos e no tempo necessário para processar informações. Anteriormente, para sequenciar um genoma humano usando o método de Sanger, era preciso gastar milhões de dólares e trabalhar durante anos. Com o advento do NGS, esses custos caíram para apenas alguns milhares de dólares, e o tempo necessário para concluir o projeto foi limitado para apenas algumas semanas (GOODWIN; MCPHERSON; MCCOMBIE, 2016). Essa mudança significativa tornou as análises genômicas mais acessíveis e comuns em várias áreas da biologia e da agricultura

A transição para o uso do Sequenciamento de Nova Geração (NGS) ocorreu de forma gradual, acompanhada pelo desenvolvimento de diferentes plataformas. As tecnologias de segunda geração, como 454 Pyrosequencing, Illumina e Ion Torrent, possibilitaram a produção de volumes significativamente maiores de dados, com custos reduzidos em comparação ao sequenciamento de Sanger (RUSSO *et al.*, 2018). Mais tarde, plataformas de leitura longa, como PacBio e Oxford Nanopore Technologies, viabilizaram a obtenção de sequências extensas de DNA e RNA, favorecendo a montagem mais precisa de genomas complexos, a identificação de variantes estruturais e a análise de regiões repetitivas anteriormente difíceis de caracterizar (GOODWIN; MCPHERSON; MCCOMBIE, 2016). Esses avanços melhoraram a precisão das análises genômicas e abriram novas portas para entender a diversidade genética, a evolução e como os organismos se adaptam, especialmente aqueles importantes para a biologia e a agricultura

Na fitopatologia, uma das primeiras aplicações relevantes do NGS foi o desenvolvimento do RNA-seq, que proporcionou a análise global da expressão gênica sem necessidade de conhecimento prévio das sequências transcritas. JAE HYEON PARK *et al.* (2010) investigaram a interação entre arroz (*Oryza sativa*) e *Magnaporthe oryzae*, identificando alterações coordenadas na expressão de milhares de genes ao longo da infecção. Essa análise mostrou que, quando o arroz é infectado, ele ativa diversas vias biológicas essenciais, incluindo aquelas relacionadas ao reconhecimento do patógeno, à transdução de sinais, à regulação da expressão gênica por fatores de transcrição e às respostas de defesa. Esses resultados indicam que, graças ao NGS, é possível compreender de forma abrangente como o hospedeiro, neste caso, o arroz responde à infecção em escala genômica, considerando milhares de genes envolvidos

3.4 APLICAÇÕES DO NGS NA CARACTERIZAÇÃO DOS PATÓGENOS

O Sequenciamento de Nova Geração (NGS) mudou a forma como os patógenos vegetais são estudados, permitindo análises genômicas abrangentes sem necessidade de cultivo prévio ou conhecimento antecipado das sequências genéticas. Essa abordagem supera as limitações dos métodos tradicionais, que se restringiam a genes específicos ou a organismos previamente identificados, e possibilita investigar simultaneamente fungos, bactérias, vírus e oomicetos. Com isso, foi possível compreender a diversidade genética, os processos evolutivos e os mecanismos de patogenicidade de forma integrada (GOODWIN; MCPHERSON; MCCOMBIE, 2016; SHENDURE; JIANG; LAI, 2017).

Estudos recentes demonstram que o NGS é importante para a vigilância epidemiológica. PIOMBO *et al.* (2021) mostraram que abordagens de metabarcoding e shotgun metagenomics permitem detectar patógenos emergentes em sementes, solos e ambientes agrícolas, mesmo antes da manifestação de sintomas. Essa capacidade preventiva amplia o papel do NGS, tornando-o ferramenta estratégica para monitoramento e manejo sustentável.

O NGS também revelou que a diversidade viral em plantas é muito maior do que se reconhecia anteriormente. ROOSSINCK (2015) identificou vírus até então desconhecidos e destacou a frequência de infecções múltiplas em espécies cultivadas e silvestres. HADIDI *et al.* (2016) reforçaram que o uso combinado de NGS e ferramentas como CRISPR/Cas permite não apenas detectar vírus, mas também estudar sua função e desenvolver estratégias de resistência. Mais recentemente, SUN *et al.* (2022) demonstraram que o Nanopore Sequencing oferece diagnósticos rápidos e acessíveis, com potencial aplicação direta em ambientes agrícolas.

O sequenciamento do genoma de *Phytophthora infestans*, agente da requeima da batata e do tomate, revelou um genoma de aproximadamente 240 Mb, rico em regiões repetitivas e centenas de genes efetores RxLR, concentrados em áreas altamente variáveis (HAAS *et al.*, 2009). Esse padrão explica a elevada capacidade adaptativa do patógeno. Resultados semelhantes foram obtidos com *Leptosphaeria maculans*, cujo genoma apresenta genes de virulência em regiões ricas em elementos transponíveis (ROUXEL *et al.*, 2011).

Estudos com *Magnaporthe oryzae* mostraram grande variação em genes de infecção entre diferentes linhagens, evidenciando rápida evolução e adaptação às defesas do hospedeiro. Estudos de YOSHIDA *et al.* (2009) e CROLL; MCDONALD (2012) reforçaram que recombinação, mutação e fluxo gênico são centrais na adaptação dos patógenos agrícolas, enquanto KARASOV *et al.* (2014)

observaram que genes de virulência figuram entre as regiões mais polimórficas dos genomas, refletindo intensa pressão seletiva.

O NGS também tem sido aplicado para compreender mecanismos de resistência a fungicidas. MÖLLER; STUKENBROCK (2017) demonstraram que a análise de genomas completos permite identificar mutações associadas à resistência em populações de fungos fitopatogênicos, fornecendo subsídios para estratégias de manejo mais eficientes.

3.5 APLICAÇÕES DO NGS NA CARACTERIZAÇÃO DAS PLANTAS HOSPEDEIRAS

O Sequenciamento de Nova Geração (NGS) revolucionou o estudo das plantas hospedeiras ao esclarecer a arquitetura genética da resistência vegetal e revelar a complexidade das redes regulatórias que sustentam a imunidade.

ECKARDT; INNES, (2003) identificaram 149 genes da família NBS-LRR em *Arabidopsis thaliana*, confirmando que a resistência vegetal é sustentada por uma ampla diversidade de receptores especializados. Esse achado abriu caminho para compreender a diversidade de receptores especializados que sustentam a resistência vegetal. Mais recentemente, HE *et al.* (2022) aplicaram abordagens genômicas de alta resolução para caracterizar variantes associadas à resistência à *brusone* em arroz, reforçando o potencial do NGS para identificar genes candidatos aplicáveis ao melhoramento.

Paralelamente, a transcriptômica baseada em RNA-seq trouxe uma nova dimensão ao estudo da resistência, DU *et al.* (2024) mostraram que a infecção por *Magnaporthe oryzae* promove uma ampla reprogramação transcricional em arroz, ativando vias de reconhecimento, sinalização e defesa, incluindo proteínas relacionadas à patogênese e fatores de transcrição. WRKY. JAIN *et al.* (2017) expandiram essa abordagem ao analisar NILs portadoras do gene Pi9, identificando mais de mil genes diferencialmente expressos entre plantas resistentes e suscetíveis, confirmando que a resistência resulta da ativação coordenada de múltiplas vias biológicas.

O NGS também favoreceu a identificação de SNPs em larga escala. Huang *et al.* (2010) sequenciaram centenas de acessos de arroz e identificaram milhões de SNPs, viabilizando mapas genéticos de alta resolução. Posteriormente, Huang *et al.* (2012) aplicaram GWAS para associar variantes genéticas à resistência à *brusone*, demonstrando a natureza quantitativa e poligênica da

defesa vegetal. Em girassol, YANN PECRIX *et al.* (2018) mapearam regiões associadas à resistência ao *míldio*, disponibilizando marcadores moleculares para programas de melhoramento.

Somando-se a esses avanços, TSUDA; SOMSSICH (2015) demonstraram que a imunidade vegetal resulta da interação coordenada entre múltiplas vias de sinalização, formando redes complexas responsáveis pela modulação das respostas imunes. Na sequência desse entendimento, estudos mais recentes ampliaram a perspectiva para outras camadas regulatórias. LI; LI; XU (2025) verificaram que padrões de metilação de DNA influenciam diretamente a ativação de genes de defesa, evidenciando o papel das modificações epigenéticas na resposta imune. Complementando essa visão, LÓPEZ-MÁRQUEZ *et al.* (2023) mostraram que microRNAs e siRNAs modulam finamente a expressão de genes NBS-LRR e componentes de sinalização, reforçando a importância dos pequenos RNAs como reguladores pós-transcricionais da imunidade.

Esse conjunto de evidências demonstrou que a resistência vegetal não depende apenas da ação isolada de genes específicos, mas emerge de uma rede integrada de mecanismos genéticos, epigenéticos e pós-transcricionais. Em paralelo, os dados gerados pelo NGS já vêm sendo aplicados em programas de melhoramento assistido por marcadores e seleção genômica. CROSSA *et al.* (2017) destacaram que a integração de informações genômicas acelera o desenvolvimento de cultivares resistentes, conectando diretamente os avanços da pesquisa básica às práticas agrícolas e consolidando o papel do NGS como ferramenta estratégica para a agricultura sustentável.

3.6 NOVAS ABORDAGENS INTEGRADAS PARA O ESTUDO DA INTERAÇÃO PLANTA-PATÓGENO

O avanço das tecnologias de Sequenciamento de Nova Geração (NGS) permitiu que o estudo da interação planta–patógeno fosse conduzido de forma integrada, combinando diferentes camadas de informação biológica. Essa abordagem sistêmica possibilita compreender não apenas genes individuais, mas redes complexas que determinam resistência ou suscetibilidade.

WESTERMANN, GORSKI e VOGEL (2012) demonstraram que o Dual RNA-seq possibilita analisar simultaneamente os transcriptomas do hospedeiro e do patógeno. A técnica revelou uma reprogramação coordenada: ativação de genes de defesa na planta e indução de genes de virulência no patógeno, evidenciando a natureza interdependente da interação.

A compreensão dessa comunicação foi ampliada por WEIBERG *et al.* (2013), que mostraram que *Botrytis cinerea* produz pequenos RNAs capazes de silenciar genes de defesa em plantas. Mais

recentemente, KELLARI, PAPADOPOULOU E DALAKOURAS (2025) confirmaram o processo inverso, em que plantas transferem RNAs que modulam a virulência dos patógenos. Esse mecanismo, denominado cross-kingdom RNA interference, estabeleceu um novo paradigma de comunicação molecular entre organismos distintos.

Paralelamente, estudos independentes de cultivo revelaram que a diversidade microbiana associada às plantas é muito maior do que se reconhecia. BERG *et al.* (2014) destacaram que o microbioma influencia crescimento, nutrição e resistência a doenças, consolidando a ideia de que comunidades microbianas são parte integrante do patossistema.

A busca por maior resolução levou ao uso do single-cell RNA-seq, que trouxe uma nova perspectiva para a imunidade vegetal. RICH-GRIFFIN *et al.* (2020) mostraram que diferentes tipos celulares respondem de maneira distinta à infecção, revelando a especialização espacial e funcional da resposta imune.

Outro avanço decisivo foi a introdução da pangenômica, que revelou genes ausentes em genomas de referência convencionais. BAYER *et al.* (2020) demonstraram que parte significativa da variabilidade genética associada à resistência só pode ser capturada por análises pangenômicas, ressaltando sua importância para compreender a diversidade funcional das espécies.

Além disso, estudos integrando epigenômica e metabolômica reforçaram que a resistência vegetal não depende apenas da presença de genes de defesa. DING E WANG (2015) evidenciaram que padrões de metilação de DNA modulam a ativação de genes de resistência, enquanto YANG *et al.* (2021) mostraram que a integração de transcriptômica e metabolômica revela interações entre diferentes camadas regulatórias, fortalecendo o entendimento da dinâmica das respostas imunes.

Apesar dos avanços, desafios permanecem: alto custo, necessidade de infraestrutura computacional robusta e complexidade na integração de dados multi-ômicos. O futuro aponta para o uso de single-cell multi-ômicas e integração com inteligência artificial, capazes de interpretar grandes volumes de dados e prever surtos de doenças com maior precisão (ZHOU; WANG, 2025).

4 DISCUSSÃO

A evolução dos estudos sobre a interação planta-patógeno reflete uma ampliação progressiva na escala e na profundidade das análises biológicas. Na era pré-genômica, métodos como observações fenotípicas, postulados de Koch, microscopia, ELISA, RFLP, PCR e sequenciamento por Sanger foram decisivos para estabelecer a etiologia das doenças, identificar patógenos e caracterizar genes associados à resistência e à virulência. Esses avanços consolidaram os fundamentos da genética da

resistência vegetal e da coevolução entre hospedeiros e patógenos, estruturando as bases da fitopatologia molecular moderna (FLOR, 1956; MICHELMORE; HULBERT, 1987; WHITHAM *et al.*, 1994; BENT *et al.*, 1994; GRANT *et al.*, 1995). Entretanto, tratava-se de abordagens direcionadas, dependentes de conhecimento prévio das sequências-alvo e restritas a um número limitado de genes ou regiões genômicas por experimento.

O surgimento das tecnologias de Sequenciamento de Nova Geração (NGS) trouxe uma mudança profunda nas formas de estudar o genoma, transformando tanto os métodos quanto os conceitos utilizados na pesquisa científica. Enquanto as abordagens pré-genômicas eram orientadas por hipóteses específicas, o NGS viabilizou análises exploratórias em escala genômica, permitindo investigar simultaneamente milhares de genes, variantes, transcritos e microrganismos. Essa transição redefiniu a capacidade de identificar novos mecanismos de resistência e virulência. Estudos genômicos caracterizaram repertórios extensos de genes efetores e revelaram elevada plasticidade genética em diversos patógenos. Paralelamente, análises transcriptômicas evidenciaram que a infecção desencadeia ampla reprogramação da expressão gênica, reforçando que a resistência vegetal resulta da integração de múltiplas vias regulatórias

Os estudos de associação genômica ampla (GWAS) consolidaram essa mudança de perspectiva ao demonstrar que muitas características relacionadas à defesa vegetal possuem natureza quantitativa e poligênica, dependente da interação entre múltiplas regiões genômicas. A transição de uma visão centrada em genes isolados para uma abordagem sistêmica tornou-se ainda mais evidente com o desenvolvimento de metodologias integradas. O Dual RNA-seq mostrou que hospedeiro e patógeno respondem de forma simultânea e interdependente durante a infecção (WESTERMANN *et al.*, 2012), enquanto a comunicação mediada por pequenos RNAs revelou mecanismos bidirecionais de regulação gênica. A metagenômica ampliou o conceito de patossistema ao evidenciar que comunidades microbianas associadas ao hospedeiro influenciam diretamente a suscetibilidade às doenças (KNIEF, 2014; BERG *et al.*, 2014).

Abordagens multiômicas, pangenômicas e de sequenciamento em células destacam a necessidade de integrar diferentes níveis de organização biológica. Os estudos demonstraram que genes, proteínas, metabólitos, microbioma e ambiente atuam de forma interdependente, tornando insuficientes explicações baseadas em componentes isolados. Estruturalmente, receptores NLR foram caracterizados formando resistossomos, complexos proteicos que desencadeiam defesa (WANG *et al.*, 2019; MA *et al.*, 2020), atualizando o legado da teoria gene-a-gene de Flor. Em culturas agrícolas, repertórios de NLR foram identificados em cana-de-açúcar (JIANG *et al.*, 2023), videira (SILVA *et al.*, 2018) e café (GONÇALVES *et al.*, 2020), reforçando sua importância translacional.

Apesar dos avanços recentes, metodologias clássicas continuam desempenhando papel relevante. A PCR, descrita por MULLIS E FALOONA (1987), continua essencial em diagnóstico, monitoramento fitossanitário e validação de resultados transcriptômicos. Da mesma forma, o sequenciamento por Sanger, ainda é amplamente utilizado na identificação molecular de isolados e na confirmação de variantes genéticas detectadas por plataformas de alto desempenho

Um dos principais desafios enfrentados atualmente é o grande volume de dados gerados pelo NGS, que exige infraestrutura computacional robusta, pipelines padronizados e repositórios abertos para garantir a reprodutibilidade das análises (METZKER, 2010; GOODWIN, MCPHERSON & MCCOMBIE, 2016). A padronização de pipelines bioinformáticos é considerada essencial, já que a ausência de normas compromete a confiabilidade dos resultados (ROY et al., 2018).

A integração de diferentes tipos de dados – genômicos, transcriptômicos, epigenômicos e metagenômicos – demanda abordagens multidisciplinares e ferramentas avançadas, pois apenas análises isoladas não são suficientes para explicar a complexidade das respostas imunes (WANG *et al.*, 2021). Essa integração multi-ômica amplia a capacidade de revelar interações regulatórias entre genes, proteínas e metabólitos, mas também aumenta a complexidade da análise e interpretação.

Outro ponto crítico é a curadoria e o armazenamento das informações, já que o crescimento exponencial das sequências pressiona os sistemas de arquivamento e gera custos elevados de manutenção. Questões como interoperabilidade entre plataformas, padronização de formatos e adoção de boas práticas de compartilhamento científico permanecem em debate RUSSO *et al.*, (2018).

Além disso, a interpretação biológica dos resultados continua sendo um desafio central: não basta aplicar métodos estatísticos e computacionais sofisticados, é necessário conhecimento profundo da biologia dos organismos e da ecologia dos sistemas analisados (SHENDURE, JIANG & LAI, 2017). A validação experimental é indispensável, já que análises exclusivamente computacionais podem gerar hipóteses sem confirmação biológica. Ensaios como mutagênese, expressão gênica e estudos de interação proteína-proteína são fundamentais para conferir maior confiabilidade às conclusões e fortalecer a aplicabilidade dos achados em programas de melhoramento e biotecnologia.

Embora grande parte dos avanços em imunidade vegetal tenha sido obtida em espécies modelo como *Arabidopsis thaliana* e arroz (*Oryza sativa*), estudos recentes ampliaram significativamente o escopo para culturas agrícolas de relevância econômica. Pesquisas em trigo têm explorado repertórios de genes de resistência e sua associação com patógenos como *Puccinia tritricina* ZHANG *et al.* (2017). Em soja, análises genômicas e transcriptômicas têm identificado loci associados à resistência contra *Phytophthora sojae* (LIN *et al.*, 2014). No milho, abordagens multi-ômicas têm revelado mecanismos de defesa contra *Ustilagomaydis* SCHURDI-LEVRAUD *et al.*, (2019). Em batata,

estudos de NGS caracterizaram genes efetores de *Phytophthora infestans* e sua interação com genes de resistência da planta (Haas *et al.*, 2009).

Culturas tropicais também têm sido foco de avanços. Em cana-de-açúcar, repertórios de receptores NLR foram identificados, ampliando a compreensão da imunidade (Jiang *et al.*, 2023). Em videira, análises genômicas revelaram genes associados à resistência contra *Plasmopara viticola* (Silva *et al.*, 2018). No café, estudos transcriptômicos identificaram genes relacionados à resposta contra *Hemileia vastatrix* (GONÇALVES *et al.*, 2020).

5 CONCLUSÃO

A evolução dos estudos sobre a interação planta-patógeno evidencia uma transição clara de análises direcionadas e pontuais para abordagens integradas e em larga escala. As Metodologias clássicas, como a PCR e o sequenciamento de Sanger, estabeleceram os fundamentos da fitopatologia molecular e ainda permanecem essenciais em aplicações de diagnóstico e validação.

O advento do NGS redefiniu a capacidade investigativa, revelando repertórios de genes efetores, a natureza poligênica da resistência e a complexidade das respostas regulatórias. Mais recentemente, técnicas multiômicas, pangenômicas e de célula única consolidaram uma visão sistêmica, na qual hospedeiro, patógeno, microbioma e ambiente interagem de forma dinâmica e multifatorial.

Persistem desafios relacionados à bioinformática, à validação funcional e à extrapolação de resultados obtidos em espécies modelo para culturas agrícolas de relevância econômica. Ainda assim, o impacto central do NGS foi transformar o desenho experimental e a interpretação da doença vegetal, que passou a ser compreendida como um processo biológico complexo e integrado, envolvendo múltiplas camadas de interação entre hospedeiros e patógenos. Essa reformulação tem implicações diretas para o melhoramento genético e para a agricultura sustentável ao fornecer ferramentas capazes de acelerar a identificação de genes candidatos, aprimorar estratégias de manejo e ampliar a eficiência na seleção de cultivares resistentes.

6 REFERÊNCIAS

AGRIOS, G. N. *Plant Pathology*. 5. ed. San Diego: Elsevier Academic Press, 2005.

APPELS, R. *et al.* Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, v. 361, n. 6403, p. eaar7191, 16 ago. 2018.

BAYER, P. E. et al. Plant pan-genomes are the new reference. v. 6, n. 8, p. 914–920, 20 jul. 2020.

BENT, A. et al. RPS2 of *Arabidopsis thaliana*: a leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes. *Science*, v. 265, n. 5180, p. 1856–1860, 23 set. 1994.

BERG, G. The plant microbiome and its importance for plant and human health. *Frontiers in Microbiology*, v. 5, 2014.

CAI, Q. et al. Plants send small RNAs in extracellular vesicles to fungal pathogen to silence virulence genes. *Science*, v. 360, n. 6393, p. 1126–1129, 17 maio 2018.

CLARK, M. F.; ADAMS, A. N. Characteristics of the Microplate Method of Enzyme-Linked Immunosorbent Assay for the Detection of Plant Viruses. *Journal of General Virology*, v. 34, n. 3, p. 475–483, 1 mar. 1977.

CROSSA, J. et al. Genomic Selection in Plant Breeding: Methods, Models, and Perspectives. *Trends in Plant Science*, v. 22, n. 11, p. 961–975, nov. 2017.

D LÓPEZ-MÁRQUEZ et al. Regulation of plant immunity via small RNA-mediated control of NLR expression. *Journal of experimental botany*, v. 74, n. 19, p. 6052–6068, 14 jul. 2023.

DANGL, J. L.; JONES, J. D. G. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature*, v. 411, n. 6839, p. 826–833, jun. 2001.

DEMIRJIAN, C. et al. Genome-wide association studies in plant pathosystems: success or failure? *Trends in Plant Science*, v. 28, n. 4, p. 471–485, abr. 2023.

DODDS, P. N. From Gene-for-Gene to Resistosomes: Flor's Enduring Legacy. *Molecular Plant-microbe Interactions*, v. 36, n. 8, p. 461–467, 1 ago. 2023.

DODDS, P. N.; RATHJEN, J. P. Plant Immunity: Towards an Integrated View of Plant–Pathogen Interactions. *Nature Reviews Genetics*, v. 11, n. 8, p. 539–548, 29 jun. 2010.

DU, Y. et al. Transcriptome and differential expression analysis revealed the pathogenic-related genes in *Magnaporthe oryzae* during leaf and panicle infection. *Phytopathology Research*, v. 6, n. 1, 20 jun. 2024.

ECKARDT, N. A.; INNES, R. Resistance Rodeo: Rounding up the Full Complement of *Arabidopsis* NBS-LRR Genes. *The Plant Cell*, v. 15, n. 4, p. 806–807, abr. 2003.

FLOR, H. H. Current Status of the Gene-For-Gene Concept. *Annual Review of Phytopathology*, v. 9, n. 1, p. 275–296, set. 1971.

FLOR, H. H. The Complementary Genic Systems in Flax and Flax Rust. *Advances in Genetics*, p. 29–54, 1956.

GOODWIN, S.; MCPHERSON, J. D.; MCCOMBIE, W. R. Coming of age: ten years of next-generation sequencing technologies. *Nature reviews. Genetics*, v. 17, n. 6, p. 333–51, 2016.

GRANT, M. et al. Structure of the *Arabidopsis* RPM1 gene enabling dual specificity disease resistance. *Science*, v. 269, n. 5225, p. 843–846, 11 ago. 1995.

GREENWOOD, J. R. et al. Genome-wide association analysis uncovers rice blast resistance alleles of Ptr and Pia. *Communications Biology*, v. 7, n. 1, p. 1–13, 20 maio 2024.

- HAAS, B. J. et al. Genome sequence and analysis of the Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans*. *Nature*, v. 461, n. 7262, p. 393–398, set. 2009.
- HADIDI, A. et al. Next-Generation Sequencing and Genome Editing in Plant Virology. *Frontiers in Microbiology*, v. 7, 26 ago. 2016.
- HE, Z. et al. Genomics-Assisted Improvement of Super High-Yield Hybrid Rice Variety “Super 1000” for Resistance to Bacterial Blight and Blast Diseases. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, 20 maio 2022.
- HUANG, X. et al. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature*, v. 490, n. 7421, p. 497–501, 3 out. 2012.
- HUANG, X. et al. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nature Genetics*, v. 42, n. 11, p. 961–967, 1 nov. 2010.
- JAE HYEON PARK et al. Identification and analysis of in planta expressed genes of *Magnaporthe oryzae*. *BMC Genomics*, v. 11, n. 1, 10 fev. 2010.
- JAIN, P. et al. Understanding Host-Pathogen Interactions with Expression Profiling of NILs Carrying Rice-Blast Resistance Pi9 Gene. *Frontiers in Plant Science*, v. 8, 23 fev. 2017.
- JIANG, N. et al. (2023). NLR repertoires in sugarcane reveal immune diversity. *Plant Biotechnology Journal*.
- JIANG, Z. et al. Genome-wide analysis of NBS-LRR genes revealed contribution of disease resistance from *Saccharum spontaneum* to modern sugarcane cultivar. *Frontiers in Plant Science*, v. 14, 20 fev. 2023.
- JONES, J. D. G.; DANGL, J. L. The plant immune system. *Nature*, v. 444, n. 7117, p. 323–329, nov. 2006.
- KARASOV, T. L. et al. The long-term maintenance of a resistance polymorphism through diffuse interactions. *Nature*, v. 512, n. 7515, p. 436–440, 6 jul. 2014.
- KELLARI, L. M.; PAPADOPOULOU, K. K.; DALAKOURAS, A. Cross-kingdom RNAi: a universal mechanism of inter-organismal communication with many unknowns. *Journal of Experimental Botany*, 18 dez. 2025.
- KNIEF, C. Analysis of plant microbe interactions in the era of next generation sequencing technologies. *Frontiers in Plant Science*, v. 5, 21 maio 2014.
- LI, T.; LI, W.-J.; XU, J.-H. DNA Methylation in Rice: Mechanisms, Regulatory Roles, and Beyond. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 26, n. 17, p. 8454, 30 ago. 2025.
- LIN, F. et al. (2014). Genetic architecture of resistance to *Phytophthora sojae* in soybean. *BMC Genomics*.
- METZKER, M. L. Sequencing technologies — the next generation. *Nature Reviews Genetics*, v. 11, n. 1, p. 31–46, 8 dez. 2010.
- MEYERS, B. C. et al. Genome-Wide Analysis of NBS-LRR-Encoding Genes in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, v. 15, n. 4, p. 809–834, 13 mar. 2003.

- MUHAMMAD JABRAN et al. Intelligent reprogramming of wheat for enhancement of fungal and nematode disease resistance using advanced molecular techniques. *Frontiers in Plant Science*, v. 14, 10 maio 2023.
- NGUYEN, Q.-M. et al. Recent Advances in Effector-Triggered Immunity in Plants: New Pieces in the Puzzle Create a Different Paradigm. *International Journal of Molecular Sciences*, v. 22, n. 9, p. 4709, 29 abr. 2021.
- OGBUJI, N. G.; AGOGBUA, J. U. Genomics in plant pathogen identification and control. *Frontiers in Plant Science*, v. 16, 5 nov. 2025.
- PIOMBO, E. et al. Metagenomics Approaches for the Detection and Surveillance of Emerging and Recurrent Plant Pathogens. *Microorganisms*, v. 9, n. 1, p. 188, 16 jan. 2021.
- RICH-GRIFFIN, C. et al. Single-Cell Transcriptomics: A High-Resolution Avenue for Plant Functional Genomics. *Trends in Plant Science*, v. 25, n. 2, p. 186–197, fev. 2020.
- ROY, S. et al. Standards and Guidelines for Validating Next-Generation Sequencing Bioinformatics Pipelines: A Joint Recommendation of the Association for Molecular Pathology and the College of American Pathologists. *The Journal of molecular diagnostics: JMD*, v. 20, n. 1, p. 4–27, 1 jan. 2018.
- SANGER, F.; NICKLEN, S.; COULSON, A. R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 74, n. 12, p. 5463–5467, 1 dez. 1977.
- SCHURDI-LEVRAUD, V. et al. (2019). Multi-omics analysis of maize–*Ustilago maydis* interaction. *Frontiers in Plant Science*.
- SHENDURE, J. et al. DNA sequencing at 40: past, present and future. *Nature*, v. 550, n. 7676, p. 345–353, out. 2017
- SHENDURE, J.; AIDEN, E. L. The expanding scope of DNA sequencing. *Nature Biotechnology*, v. 30, n. 11, p. 1084–1094, nov. 2012.
- SILVA, J. et al. (2018). Genomic insights into grapevine resistance to downy mildew. *BMC Plant Biology*.
- SONG, J.-M. et al. Eight high-quality genomes reveal pan-genome architecture and ecotype differentiation of *Brassica napus*. *Nature Plants*, v. 6, n. 1, p. 34–45, jan. 2020.
- SUN, K. et al. Nanopore sequencing technology and its application in plant virus diagnostics. *Frontiers in Microbiology*, v. 13, 25 jul. 2022.
- TSUDA, K.; SOMSSICH, I. E. Transcriptional networks in plant immunity. *New Phytologist*, v. 206, n. 3, p. 932–947, 26 jan. 2015.
- WEIBERG, Arne et al. Fungal small RNAs suppress plant immunity by hijacking host RNA interference pathways. *Science*, v. 342, n. 6154, p. 118–123, 2013.
- WHITHAM, S. et al. The product of the tobacco mosaic virus resistance gene N: Similarity to toll and the interleukin-1 receptor. *Cell*, v. 78, n. 6, p. 1101–1115, set. 1994.
- YANG, Y. et al. Applications of Multi-Omics Technologies for Crop Improvement. *Frontiers in Plant Science*, v. 12, 3 set. 2021.

YANN PECRIX et al. Ten Broad Spectrum Resistances to Downy Mildew Physically Mapped on the Sunflower Genome. *Frontiers in Plant Science*, v. 9, 4 dez. 2018.

YOSHIDA, K. et al. Association Genetics Reveals Three Novel Avirulence Genes from the Rice Blast Fungal Pathogen *Magnaporthe oryzae*. *The Plant Cell*, v. 21, n. 5, p. 1573–1591, 1 maio 2009.

ZHANG, P. et al. (2017). Genome-wide association studies of resistance to leaf rust in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*.

ZHOU, J.-M.; WANG, W. Single-cell multi-omics tell the secrets of plant immunity. *Molecular Cell*, v. 85, n. 5, p. 862–864, mar. 2025.