

Colonização de bactérias causadoras de doenças foliares¹

Colonization of bacteria causing foliar diseases

Leandro Luiz Marcuzzo², Norimar D'Avila Denardim³

Recebido em 25/02/2008; aprovado em 12/11/2008.

RESUMO

As bactérias fitopatogênicas, ao associarem-se com as folhas de plantas, empregam diversas estratégias para colonização. As etapas de colonização vão desde a modificação do ambiente na superfície da folha, formação de agregados, ingresso no hospedeiro e o retorno à superfície foliar. Esta revisão bibliográfica aborda aspectos da biologia da colonização de bactérias fitopatogênicas causadoras de doenças foliares, descrevendo características comuns e alguns pontos particulares em determinadas bactérias.

PALAVRAS-CHAVE: bactéria, biologia, epifítica.

SUMMARY

When the phytopathogenic bacteria associate to plant leaves, they use several strategies for colonization. The colonization stages vary from modification of the environment on the leaf surface, formation of aggregates, entrance in the host, and its return to the leaf surface. This literature review addresses biological aspects of the colonization of bacteria causing phytopathogenic foliar diseases, describing common features and some particular aspects of certain bacteria.

KEY WORDS: bacteria, biology, epiphytic.

INTRODUÇÃO

Bactérias causadoras de doenças foliares têm a superfície foliar como ambiente natural na interação com o hospedeiro (LEBEM, 1981). Na superfície foliar encontra-se uma diversidade de microrganismos bacterianos, onde alguns têm influência direta sobre o processo de patogênese ou injúria foliar e outros que somente permanecem na superfície foliar como saprófitas (ROMEIRO, 2005; HIRANO e UPPER, 1983).

Bactérias potencialmente fitopatogênicas, podem estar presentes na superfície foliar e não induzem sintomas. É o que acontece com certas espécies de bactérias epifíticas, que tem a superfície foliar como refúgio de sobrevivência em condições adversas de ambiente.

Neste aspecto, esta revisão abordará os eventos que bactérias fitopatogênicas fazem para colonizar o hospedeiro, além de caracterizar sua importância na indução de doença.

DESENVOLVIMENTO

Localização das bactérias na superfície foliar

As bactérias fitopatogênicas podem estar presentes em toda a superfície foliar, mas quando as condições de ambiente e hospedeiro são desfavoráveis, localizam-se em locais estratégicos. Através da microscopia eletrônica de varredura, foi encontrado *Corynebacterium michiganense*

¹Revisão apresentada na qualificação de doutorado do primeiro autor no Curso de Pós graduação em Agronomia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária da Universidade de Passo Fundo - UPF.

²Professor MS. da Universidade do Contestado – Campus Universitário de Caçador. CP 232, 89500-000, Caçador, SC. E-mail: leandro@cdr.unc.br. Autor para correspondência.

³Professora, Dr^a do Curso de Pós graduação em Agronomia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária, Universidade de Passo Fundo-UPF.

(LAYNE, 1967), *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* (MARIANO e McCARTER, 1991a) e *Pseudomonas tomato* (SCHNEIDER e GROGAN, 1977) nos tricomas do tomateiro (*Lycopersicon esculentum*). Ao redor dos estômatos, foram localizados *P. syringae* pv. *syringae* e *P. syringae* pv. *tomato* (MARIANO e MCCARTER, 1991b) em tomateiro e *Xanthomonas pruni* em pêsego (*Prunus persica*) (MILES et al., 1977). Nas depressões da cutícula e cancos de plantas cítricas foi observada *X. campestris* pv. *citri* (LAWSON et al., 1989; TIMMER et al., 1991).

Outro sítio habitado por bactérias é o hidatódio, onde já se constatou a presença de *X. campestris* pv. *oryzae* em arroz (*Oryza sativa*) (MEW et al., 1984) e *X. campestris* pv. *campestris* em brássicas (COOK et al., 1952). Na cavidade central do estômato tem sido localizada *X. pruni* (MILLES et al., 1977) e *P. syringae* pv. *tomato* (MARIANO e McCARTER, 1991b), ao passo que *Erwinia amylovora* foi detectada nos órgãos florais junto aos nectários e lenticelas (HUANG, 1986). Nestes ambientes, as bactérias agregam-se como estratégia de sobrevivência enquanto não inicia o processo de patogênese (HAYWARD, 1974).

Alteração do ambiente na superfície foliar

Para obterem seus nutrientes, as bactérias podem modificar o seu ambiente antes mesmo de infectar a planta. Na superfície foliar, as bactérias encontram-se próximos de nutrientes como o ácido indol-acético (Auxina) produzidos pela própria planta, que pode ser utilizado pelas mesmas como nutriente (BEATTIE e LINDOW, 1999; GROSS e CODY, 1985). Segundo Brandl e Lindow (1998), *Pantoea agglomerans* dobrou sua população no decorrer de seu desenvolvimento pela utilização deste hormônio na superfície foliar, tendo a função de estimular a liberação de monossacarídeos e oligossacarídeos que servem de nutrientes para as bactérias.

As bactérias podem ainda modificar seu ambiente na superfície foliar com a produção de polissacarídeos extracelular (EPS), facilitando a formação de agregados bacterianos (KINKEL, 1997) denominados de biofilmes (LEITE et al., 2001; KOLENBRANDER, 2000; O'TOOLE et al., 2000). O EPS evita a desidratação dos agregados

bacterianos na superfície da folha, concentra os nutrientes e protege as bactérias de agentes adversos como radiação UV e antibióticos (MEW e KENNEDY, 1982).

Em condições desfavoráveis, as bactérias podem desalojar-se e procurar outro ambiente na superfície foliar (WATNICK e KOLTER, 2000). Isso foi observado em *P. syringae* pv. *glycinea* (HATTERMANN e RIES, 1989) e *P. s.* pv. *phaseolicola* (PANAGOPOULOS e SCHORTH, 1974). Além da proteção das bactérias, o EPS tem influência direta com a patogenicidade e na indução da doença pela produção de toxinas (DENNY, 1995). Outro papel desempenhado pelo EPS, é a aproximação de diferentes populações, maximizando a interação entre grupos (BEATTIE e LINDOW, 1999; LEBEN et al., 1968a).

Localização das bactérias internamente à superfície foliar

Além da superfície foliar, os agregados bacterianos também se localizam internamente em sítios protegidos e somente uma parte está exposta na superfície da folha. Cafati e Saettler, (1980) recuperaram apenas 35% de *P. syringae* pv. *phaseolicola* da superfície foliar de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*) (STADT e SAETTLER, 1981). Efeito semelhante foi encontrado para *Pseudomonas syringae*, onde isolou-se apenas 24% das bactérias foliares após a lavagem de folhas (O'BRIEN e LINDOW, 1989). Outra prova disso, de que bactérias encontram-se internamente, é a sobrevivência à lavagem com hipoclorito de sódio (SCHNEIDER e GROGAN, 1977; SCHULTZ e GABRIELSON, 1986), ao etanol (TIMMER et al., 1987; SPURR, 1979), ao peróxido de hidrogênio (BEATTIE e LINDOW, 1994) e à radiação UV (BEATTIE e LINDOW, 1999).

Estudos com microscopia eletrônica foram bem explorados em relação à população interna e externa de *X. campestris* pv. *citri* (DINELT e LAWSON, 1989; LAWSON et al., 1989). Isso sugere que as bactérias fitopatogênicas têm a habilidade de explorar o mesófilo foliar antes da colonização, fornecendo recursos adicionais e evitando condições adversas antes de se associarem-se a superfície foliar (BEATTIE e LINDOW, 1995).

Alteração do ambiente nos espaços intercelulares da folha

A modificação do ambiente pode ocorrer dentro e fora da superfície foliar, porém, as bactérias fitopatogênicas modificam os espaços intercelulares para a sua multiplicação celular (ROMEIRO, 1995; ROMEIRO, 2005). As bactérias possuem capacidade de alterar a permeabilidade da membrana para obterem seus nutrientes, como observado por Wheeler e Hanchey (1968) e constatado para *Erwinia amylovora* por Burkowicz e Goodman (1969) e Addy (1976). Na presença de bactérias, houve aumento da quantidade de água e de nutrientes disponíveis, decorrente do balanço do K^+ e H^+ na membrana celular. O mesmo efeito foi constatado em *P. s. pv. syringae* em feijoeiro (ATKINSON e BAKER, 1987a; ATKINSON e BAKER, 1987b).

A auxina também altera a permeabilidade da parede e da membrana celular (LINDOW et al., 1998) como observado em isolados de *P. syringae* através da produção da toxina siringomicina (GROSS, 1991; GROSS e CODY, 1985).

As fitotoxinas coratina e tabotoxina produzidas por *P. syringae pv. tabaci* (TUNER e TAHA, 1984) são importantes para estabelecimento interno de populações bacterianas. Por outro lado, mutantes de *P. syringae pv. phaseolicola* deficientes em siringomicina, não tiveram dificuldade no estabelecimento internamente às folhas (PATIL et al., 1974).

A produção de EPS nos espaços intercelulares também altera este ambiente, porque no mesófilo foliar e locais próximos a superfície foliar, a disponibilidade de água é o fator mais importante ao crescimento microbiano, pois, a presença contínua de água, resulta em populações epifítica maiores (HAEFELE e LINDOW, 1987). A maior disponibilidade de água deve-se ao alto potencial higroscópico do EPS presente nos espaços intercelulares e também na superfície foliar (DENNY, 1995).

Efeito de populações bacterianas em relação à indução da doença

A população de bactérias fitopatogênicas, flutua internamente e externamente num processo contínuo de ingresso e egresso. Pois grande parte da

população bacteriana encontrada na superfície é resultante da colonização interna (CAFATI e SAETTLER, 1980; O'BRIEN e LINDOW, 1989; TIMMER et al., 1987).

Esse egresso à superfície foliar pode ser através dos estômatos, conforme observado para *Pseudomonas syringae* e patovares de *Xanthomonas campestris* (ROOS e HATTING, 1987; MILES et al., 1977; BEATTIE e LINDOW, 1995) ou através de ferimentos e lesões (BEATTIE e LINDOW, 1999). A água pode contribuir para a egressão, no entanto em *Xanthomonas campestris pv. malvacearum* teve efeito contrário (BEATTIE e LINDOW, 1999). Segundo Dienelt et al. (1989) os cancrs formados em lesões na epiderme de plantas cítricas podem favorecer a regressão de *X. campestris. pv. citri* (SWARUP et al., 1991).

Yang et al. (1996; 1994) observaram que a egressão das bactérias à superfície foliar tem importância quantitativa, pois, na infiltração interna de *Xanthomonas campestris*, por exemplo, houve um aumento na parte externa de forma continuada, sendo que as localizadas internamente nos espaços intercelulares são as responsáveis pela doença (ALLINGTON e CHAMBERLAIN, 1949). Porém, internamente, as bactérias necessitam estar em um nível populacional para a indução da doença (LEBEN et al., 1968b; BEATTIE e LINDOW, 1995), como constatado em folhas de cebola infectadas por *Pseudomonas cepacia* (STANLEY e LORBEER, 1972a; STANLEY e LORBEER, 1972b).

Por outro lado, apesar das populações internas serem as mais importantes para a indução da doença, as externas estão associadas com o início e aumento da severidade conforme verificado em várias bactérias foliares, como *P. syringae pv. coronafaciens* (HIRANO et al., 1981), *P. glycinea* (MEW e KENNEDY, 1982), *P. syringae* (HIRANO e UPPER, 1990; LINDEMANN et al., 1984; ROUSE et al., 1985), *X. campestris pv. phaseoli* (WELLER e SAETTLER, 1980), *X. translucens pv. translucens* (STROMBERG et al., 1999) e *Erwinia amylovora* (THOMSON et al., 1976). Um relacionamento quantitativo da população bacteriana no ambiente externo para a ocorrência da doença é observado em *P. syringae pv. syringae* em feijoeiro (LINDEMANN et al., 1984; ROUSE et al., 1985),

em *P. syringae* pv. *coronafaciens* em aveia (HIRANO et al., 1981) e também com a nucleação do gelo por essas bactérias em condição de geada (LINDOW, 1983), como populações saprofíticas de *Erwinia herbicola* em milho (LINDOW et al., 1978).

A dinâmica do ingresso/egresso foi observada no decorrer de 20 a 30 dias, nas populações de *Pseudomonas phaseolicola* (STADT e SAETTER, 1981), *X. campestris* pv. *citrumelo* (EGEL et al., 1991) e *X. campestris* pv. *phaseoli* (CAFATI e SAETTLER, 1980).

Caso a egressão ocorra antes da indução da doença é possível verificar uma relação entre o tamanho da população externa e a ocorrência e da doença (HIRANO e UPPER, 1990; HIRANO e UPPER, 1983).

Modelo da colonização de bactérias nas folhas

Bactérias foliares colonizam as folhas de várias maneiras, dadas as suas exigências específicas para

crescimento e sobrevivência. Entretanto, é possível generalizar um modelo pelo qual o processo de colonização seja padrão. Na Figura 1, mostra-se as etapas sucessivas da colonização de bactérias em folhas.

Na etapa 1, as bactérias chegam à superfície da folha através da deposição de gotículas de água transportada pelo vento ou através de vetores e são distribuídas de forma aleatória ou formando pequenos agregados. Na etapa seguinte (2), esses agregados aumentam nas proximidades do estômato ou hidatódio e modificam o ambiente para haver liberação de nutrientes e produção do EPS. Na 3ª etapa, as bactérias que modificaram seu ambiente, dividem-se aumentando a sua população e facilitando a modificação do ambiente. Esta é uma estratégia de sobrevivência, para aumentar as chances de permanecerem na superfície foliar. Posteriormente na etapa 4, a multiplicação bacteriana resulta na formação de microcolônias homogêneas ou heterogêneas, caso

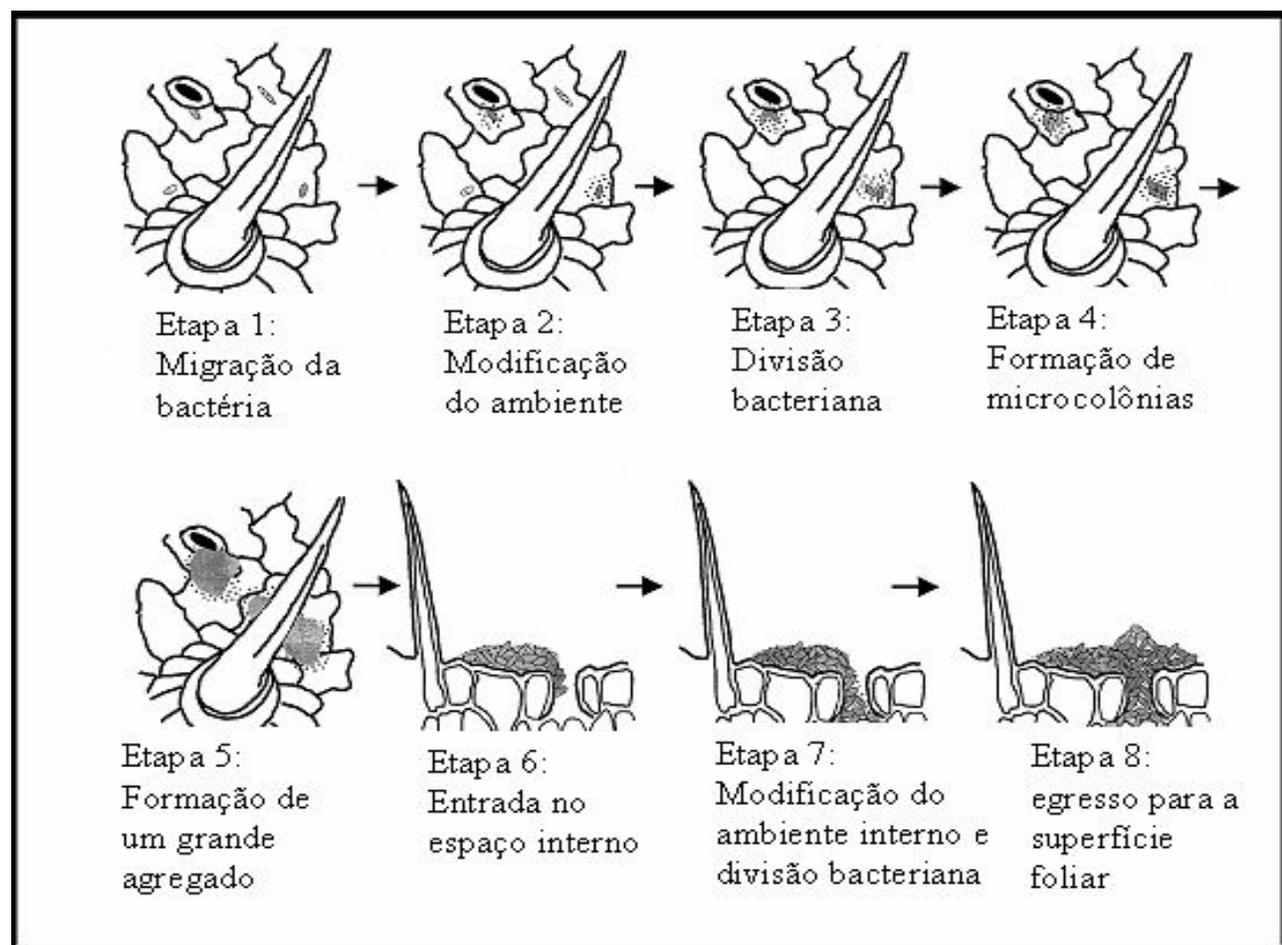


Figura 1- Modelo de colonização foliar por fitobactérias foliares. (Adaptado de Beattie e Lindow, 1999).

estiver outra bactéria presente no ambiente. A nova comunidade pode ou não interagir entre si, o que facilitaria os aspectos envolvendo multiplicação e sobrevivência e as subseqüentes etapas. Na etapa 5, as microcolônias desenvolvem em grandes agregados, podendo ser homogênea ou heterogênea na composição bacteriana. Na 6ª etapa, ocorre à entrada das bactérias para o espaço interno das folhas, sendo que o crescimento de alta densidade dos agregados pode facilitar o ingresso, diferindo conforme a espécie vegetal. Seguido na etapa 7, as bactérias multiplicam-se nos espaços intercelulares da folha e modificam o seu ambiente interno da folha e finalizando ocorre o egresso das bactérias à superfície da folha, o qual pode ser realizado pela água ou através de estruturas morfológicas ou também ferimentos.

Cada etapa pode ser diferente entre populações de bactérias. Algumas bactérias são designadas tipo I, os quais desenvolvem grandes populações externas e depois ocorre a entrada no vegetal (Etapa 3 e 5). O tipo II ocorre o oposto, onde externamente a população é pequena, ocorre a sua entrada na folha e conseqüente multiplicação intercelular (Etapa 6 e 7) e posteriormente ocorre a egressão (Etapa 8), o que pode também contribuir para a população do tipo I, no entanto muito mais importante na população externa a do tipo II.

No tipo I, grandes populações podem ser uma das causas da ocorrência das doenças, desde que antes ocorra o desenvolvimento da população interna e indução da doença. O oposto ocorre para o tipo II, onde as populações externas não podem ser indicativo de ocorrência da doença, uma vez que desenvolvem-se concomitante ou em seguida do estabelecimento das populações internas e da indução da doença.

CONCLUSÕES

O modelo sugerido é variável com a população bacteriana e o respectivo hospedeiro. Cultivares resistentes restringem o processo de penetração e conseqüente egresso à superfície foliar. No entanto, o conhecimento da biologia das fitobactérias fornece informações que podem explicar a dificuldade do controle químico de bactérias fitopatogênicas na parte aérea das plantas, agravando-

se o fato de que grande parte da população está localizada internamente a folha antes da ocorrência dos sintomas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADDY, S.K. Leakage of electrolytes and phenols from apple leaves caused by virulent and avirulent strains of *Erwinia amylovora*. **Phytopathology**, St. Paul, v. 66, n.12, p.1403-1405, 1976.
- ALLINGTON, W.B.; CHAMBERLAIN, D.W. Trends in the population of pathogenic bacteria within leaf tissues of susceptible and immune plant species. **Phytopathology**, St. Paul, v. 39, n.5, p.656-660, 1949.
- ATKINSON, M.M.; BAKER, C.J. Alteration of plasmalemma sucrose transport in *Phaseolus vulgaris* by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* and its association with K⁺/H⁺ exchange. **Phytopathology**, St. Paul, v. 77, n.4, p.573-578, 1987a.
- ATKINSON, M.M.; BAKER, C.J. Association of host plasma membrane K⁺/H⁺ exchange with multiplication of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* in *Phaseolus vulgaris*. **Phytopathology**, St. Paul, v.77, n.9, p.1273-1279, 1987b.
- BEATTIE, G.A.; LINDOW, S.E. Bacterial Colonization of leaves: A spectrum of strategies. **Phytopathology**, St. Paul, v. 89, n.5, p.353-359, 1999.
- BEATTIE, G.A.; LINDOW, S.E. Survival, growth and localization of epiphytic fitness mutants of *Pseudomonas syringae* on leaves. **Applied and Environment Microbiology**, Washington, v.60, n. 10, p.3790-3798, 1994.
- BEATTIE, G.A.; LINDOW, S.E. The secret life of foliar bacterial pathogens on leaves. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.33, p.145-172, 1995.
- BRANDL, M. T.; LINDOW, S.E. Contribution of indole-3-acetic acid production to the epiphytic fitness of *Erwinia herbicola*. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v.64, n.9, p.3256-3263, 1998.
- BURKOWICZ, A.; GOODMAN, R.N. Permeability alterations induced in apple leaves by virulent and avirulent strains of *Erwinia amylovora*. **Phytopathology**, St. Paul, v.59, n.3, p.314-318,

- 1969.
- CAFATI, C.R.; SAETTLER, A.W. Effect of host on multiplication and distribution of bean common blight bacteria. **Phytopathology**, St. Paul, v.70, n.7, p.675-679, 1980.
- COOK, A.A.; WALKER, J.C.; LARSON, R.H. Studies on the disease cycle of black rot of crucifers. **Phytopathology**, St. Paul, v. 42, n.2, p.162-167, 1952.
- DENNY, T.P. Bacterial polysaccharides as determinants of pathogenicity and virulence. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.33, p.173-197, 1995.
- DIENELT, M.M.; LAWSON, R.H. Histopathology of *Xanthomonas campestris* pv. *citri* from Florida and Mexico in Wound-inoculated detached leaves of *Citrus aurantifolia*: transmission electron microscopy. **Phytopathology**, St. Paul, v.79, n.3, p.336-348, 1989.
- EGEL, D.S.; GRAHAM, J.H.; RILEY, T.D. Population dynamics of strains of *Xanthomonas campestris* differing in aggressiveness on Swingle citrumelo and grapefruit. **Phytopathology**, St. Paul, v.81, n.6, p.666-671, 1991.
- GROSS, D.C. Molecular and genetic analysis of toxin production by pathovars of *Pseudomonas syringae*. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.29, p.247-278, 1991.
- GROSS, D.C.; CODY, Y.S. Mechanisms of plant pathogens by *Pseudomonas* species. **Canadian Journal Microbiology**, v.31, n.3, p.403-410, 1985.
- HATERMANN, D.R.; RIES, S.M. Motility of *Pseudomonas syringae* pv. *glycinea* and its role in infection. **Phytopathology**, St. Paul, v.79, n.3, p.284-289, 1989.
- HAEFELE, D.M.; LINDOW, S.E. Flagellar motility confers epiphytic fitness advantages upon *Pseudomonas syringae*. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v.53, n.10, p.2528-2533, 1987.
- HAYWARD, A.C. Latent infection by bacteria. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.12, p.87-97, 1974.
- HIRANO, S.S.; UPPER, C.D. Population biology and epidemiology of *Pseudomonas syringae*. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.28, p.155-177, 1990.
- HIRANO, S.S.; ROUSE, D.I.; ARNY, D.C. et al. Epiphytic ice nucleation active (INA) bacterial populations in relation to halo blight incidence in oats. **Phytopathology**, St. Paul, v.71, n.8, p.881, 1981.
- HIRANO, S.S.; UPPER, C.D. Ecology and epidemiology of foliar bacterial plant pathogens. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.21, p.243-269, 1983.
- HUANG, J.S. Ultraestructura of bacterial penetration in plants. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.24, p.141-157, 1983.
- KINKEL, L.L. Microbial population dynamics on leaves. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.35, p.327-347, 1997.
- KOLENBRANDER, P.E. Oral microbial communities: biofilm, interactions and genetics systems. **Annual Review of Microbiology**, Palo Alto, v.54, p.413-437, 2000.
- LAWSON, R.H.; DIENELT, M.M.; CIVEROLO, E.L. Histopatology of *Xanthomonas campestris* pv. *citri* from Florida and Mexico in Wound-inoculated detached leaves of *Citrus aurantifolia*: light and scanning electron microscopy. **Phytopathology**, St. Paul, v.79, n.3, p.329-335, 1989.
- LAYNE, R.E.C. Foliar trichomes and their importance as infection sites for *Corynebacterium michiganensis*. **Phytopathology**, St. Paul, v.57, n.9, p.981-985, 1967.
- LEBEM, C.; RUSCH, V.; SCHMITTHENNER, A.F. The colonization of soybean buds by *Pseudomonas glycinea* and other bacteria. **Phytopathology**, St. Paul, v.58, n.12, p.1677-1681, 1968a.
- LEBEN, C. How plant-pathogenic bacteria survive. **Plant Disease**, St Paul, v.65, n.8, p.633-637, 1981.
- LEBEN, C.; DAFT, G.C.; SCHMITTHENNER, A.F. Bacterial Blight of soybeans: Population levels of *Pseudomonas glycinea* in relation to symptom development. **Phytopathology**, St. Paul, v.58, n.8, p.1143-1146., 1968b.
- LEITE, B.; PASCHOLATI, S.F.; KITAJIMA, E.W. et al. Mecanismos de adesão de bactérias e fungos às plantas hospedeiras. **Revisão Anual de Patologia de Plantas**, Passo Fundo, v.9, p.119-157, 2001.
- LINDEMANN, J.; ARNY, D.C.; UPPER, C.D. Epiphytic populations of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* on snap bean and nonhost plants and the

- incidence of bacterial brown spot disease in relation to cropping patterns. **Phytopathology**, St. Paul, v.74, n.11, p.1329-1333, 1984.
- LINDOW, S.E.; DESURMONT, C.; ELKINS, R. et al. Occurrence of indole-3-acetic acid-producing bacteria on pear trees and their association with fruit russet. **Phytopathology**, St. Paul, v.88, n.11, p.1149-1157, 1998.
- LINDOW, S.E.; ARNY, D.C.; UPPER, C.D. *Erwinia herbicola*: a bacterial ice nucleus active in increasing frost injury to corn. **Phytopathology**, St. Paul, v.68, n.3, p.523-527, 1978.
- LINDOW, S.E. The role of bacterial ice nucleation in frost injury to plant. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.21, p.363-384, 1983.
- MARIANO, R.L.R.; McCARTER, S.M. Epiphytic survival of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* on tomato and weeds species. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.16, n.1, p.86-92, 1991a.
- MARIANO, R.L.R.; McCARTER, S.M. Epiphytic survival of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* on tomato and weeds. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.16, n.1, p.92-97, 1991b.
- MEW, T.W.; KENNEDY, B.W. Seasonal variation in populations of pathogenic pseudomonads on soybean leaves. **Phytopathology**, St. Paul, v.72, n.1, p.103-105, 1982.
- MEW, T.W.; MEW, I.C.; HUANG, J.S. Scanning electron microscopy of virulent and avirulents strains of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* on rice leaves. **Phytopathology**, St. Paul, v.74, n.6, p.635-641, 1984.
- MILES, W.G.; DAINES, R.H.; RUE, J.W. Presymptomatic egress of *Xanthomonas pruni* from infected peach leaves. **Phytopathology**, St Paul, v.67, n.7, p.895-897, 1977.
- O'BRIEN, R.D.; LINDOW, S.E. Effect of plant species and environmental conditions on epiphytic population sizes of *Pseudomonas syringae* and other bacteria. **Phytopathology**, St. Paul, v.79, n.5, p.619-627, 1989.
- O'TOOLE, G.; KAPLAN, H.B.; KOLTER, R. Biofilm formation as microbial development. **Annual Review of microbiology**, Palo Alto, v.54, p.49-79, 2000.
- PANOPOULOS, N. J.; SCHOROTH, M.N. Role of flagellar motility in the invasion of bean leaves by *Pseudomonas phaseolicola*. **Phytopathology**, St. Paul, v.47, n.11, p.337-341, 1974.
- PATIL, S.S.; HAYWARD, A.C.; EMMONS, R. An ultraviolet induced nontoxigenic mutant of *Pseudomonas phaseolicola* of altered pathogenicity. **Phytopathology**, St. Paul, v.64, n.8, p.590-595, 1974.
- ROMEIRO. R.S. Penetração, colonização, multiplicação e movimentação de bactérias fitopatogênicas. In:_____. **Bactérias Fitopatogênicas**. 2ª ed. Viçosa: UFV, 2005. cap. 8, p.169-182.
- ROMEIRO. R.S. Penetração, colonização e multiplicação. In:_____. **Bactérias Fitopatogênicas**. 1ª ed. Viçosa: UFV. 1995. cap.4, p.93-106.
- ROOS, I.M.M.; HATTINGH, M.J. Systemic invasion of plum leaves and shoots by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* introduced into petioles. **Phytopathology**, St. Paul, v.77, n.9, p.1253-1257, 1987.
- ROUSE, D.I.; NORDHEIM, E.V.; HIRANO, S.S. et al. A model relating the probability of foliar disease incidence to the population frequencies of bacterial plant pathogens. **Phytopathology**, St. Paul, v.75, n.5, p.505-509, 1985.
- SCHNEIDER, R.W.; GROGAN, R.G. Tomato leaf trichomes, a habitat for resident populations of *Pseudomonas tomato*. **Phytopathology**, St. Paul, v.67, n.7, p.898-902, 1977.
- SCHULTZ, T.; GABRIELSON, R.L. *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in western Washington crucifer seed fields: Occurrence and survival. **Phytopathology**, St. Paul, v.76, n.12, p.1306-1309, 1986.
- SPURR., H.W. Ethanol treatment—A valuable technique for foliar biocontrol studies of plant disease. **Phytopathology**, St. Paul, v. 69, n.7, p.773-776, 1979.
- STADT, S.J.; SAETTLER, A.W. Effect of host genotype on multiplication of *Pseudomonas phaseolicola*. **Phytopathology**, St. Paul, v.71, n.12, p.1307-1310, 1981.
- STANLEY, O.K.; LORBEER, J.W. Histology of onion leaves infected with *Pseudomonas cepacia*. **Phytopathology**, St. Paul, v.62, n.11, p.1266-1271, 1972b.

- STANLEY, O.K.; LORBEER, J.W. Multiplication of *Pseudomonas cepacia* in onion leaves. **Phytopathology**, St. Paul, v.62, n.11, p.1263-1265, 1972a.
- STROMBERG, K.D.; KINKEL, L.L.; LEONARD, K.J. Relationship between phyllosphere population sizes of *Xanthomonas translucens* pv. *translucens* and bacterial leaf streak severity on wheat seedlings. **Phytopathology**, St. Paul, v. 89, n.2, p.131-135. 1999.
- SWARUP, S.; DE FEYTER, R.; BRLANSKY, R.H.; et al. Pathogenicity locus from *Xanthomonas citri* enables strains from several pathovars of *X. campestris* to elicit cankerlike lesions on citrus. **Phytopathology**, St. Paul, v.81, n.7, p.802-809, 1991.
- THOMSON, S.V.; SCHROTH, M.N.; MOLLER, W.J. et al. Efficacy of bactericides and saprophytic bacteria in reducing colonization and infection of pear flowers by *Erwinia amylovora*. **Phytopathology**, St. Paul, v. 66, n.11, p.1457-1459, 1976.
- TIMMER, L.W.; GOTTWALD, T.R.; ZITKO, S.E. Bacterial exudation from lesion of Asiatic citrus canker and citrus bacterial spot. **Plant Disease**, St. Paul, v.75, n.2, p.92-195, 1991.
- TIMMER, L.W.; MAROIS, J.J.; ACHOR, D. Growth and survival of xanthomonads under conditions nonconducive to disease development. **Phytopathology**, St Paul, v.77, n.9, p.1341-1345, 1987.
- TURNER, J.G.; TAHA, R.R. Contribution of tabtoxin to the pathogenicity of *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.25, n.1, p.55-69. 1984.
- WATNICK, P.; KOLTER, R. Biofilm, city of microbes. **Journal of Bacteriology**, Washington, v.182, n.5, p.2675-2679, 2000.
- WELLER, D.M.; SAETTLER, A.W. Colonization and distribution of *Xanthomonas phaseoli* and *Xanthomonas phaseoli* var. *fuscans* in field-grown navy beans. **Phytopathology**, St. Paul, v.70, n.6, p.500-506, 1980.
- WHEELER, H.; HANCHEY, P. Permeability phenomena in plant disease. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v.6, p.331-350, 1968.
- YANG, Y.; FEYTER, R.; GABRIEL, D.W. Host-specific symptoms and increased release of *Xanthomonas citri* and *X. campestris* pv. *malvacearum* from leaves are determined by the 102-bp tandem repeats of *pthA* and *avrB6*, respectively. **Molecular Plant-Microbe Interaction**, St. Paul, v.7, n.3, p.345-355. 1994.
- YANG, Y.; YUAN, Q.; GABRIEL, D.W. Watersoaking function(s) of XcmH1005 are redundantly encoded by members of the *Xanthomonas* avr/pth gene family. **Molecular Plant-Microbe Interaction**, St. Paul, v.9, n.2, p.105-113, 1996.