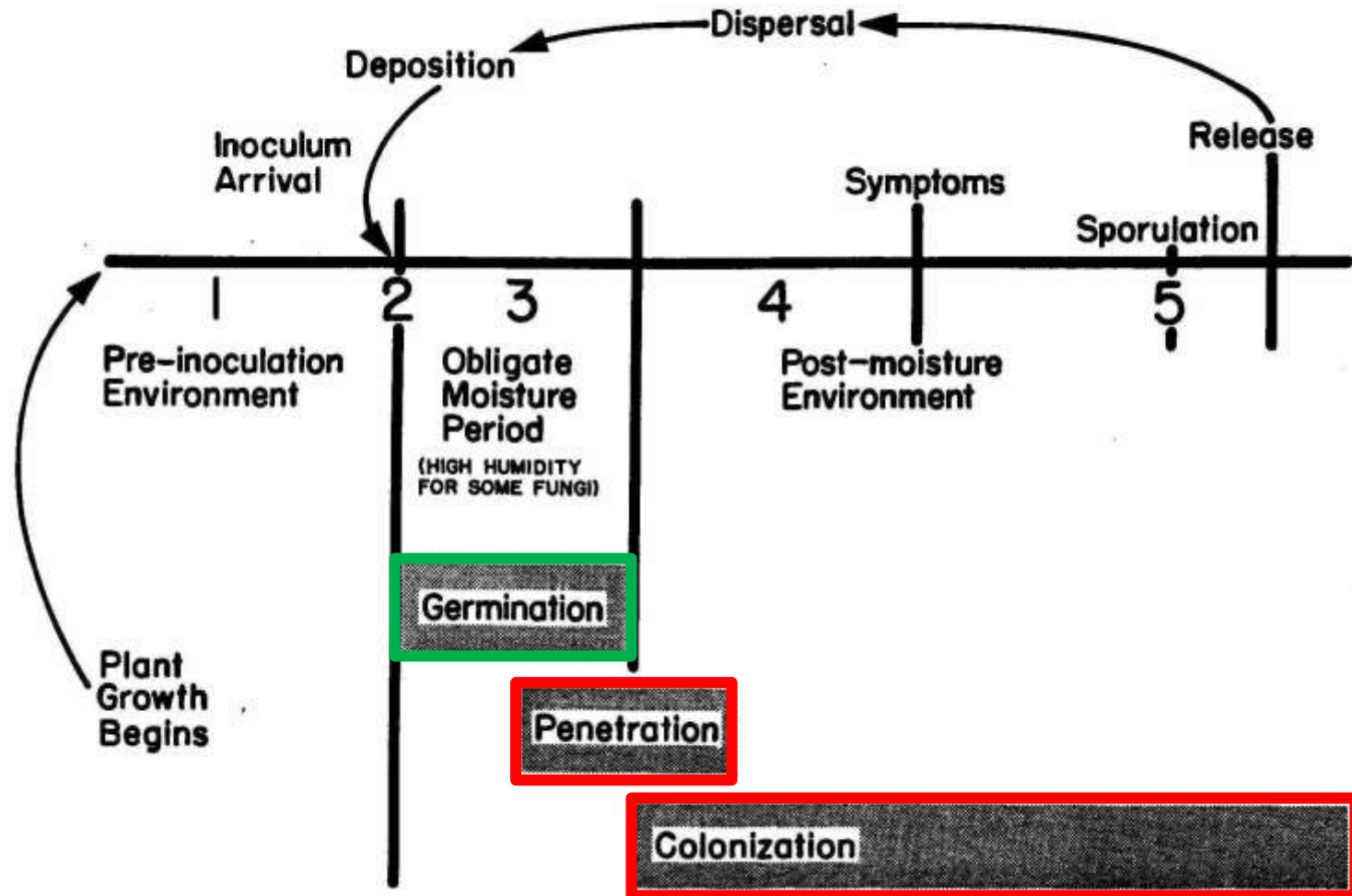
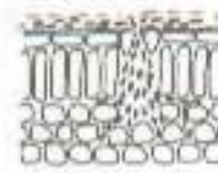


Mecanismos de patogenicidade: Arsenal enzimático



Sequence of development of a model foliar fungal plant disease



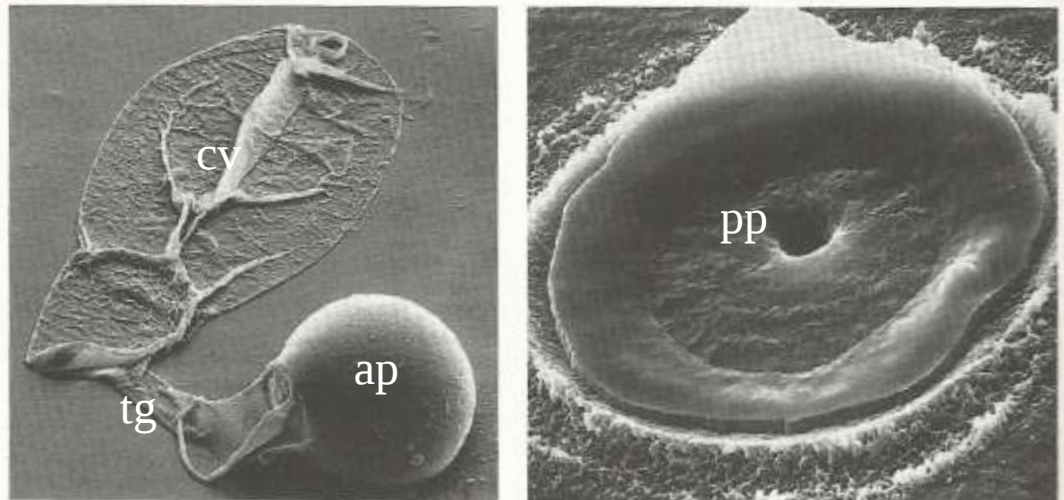
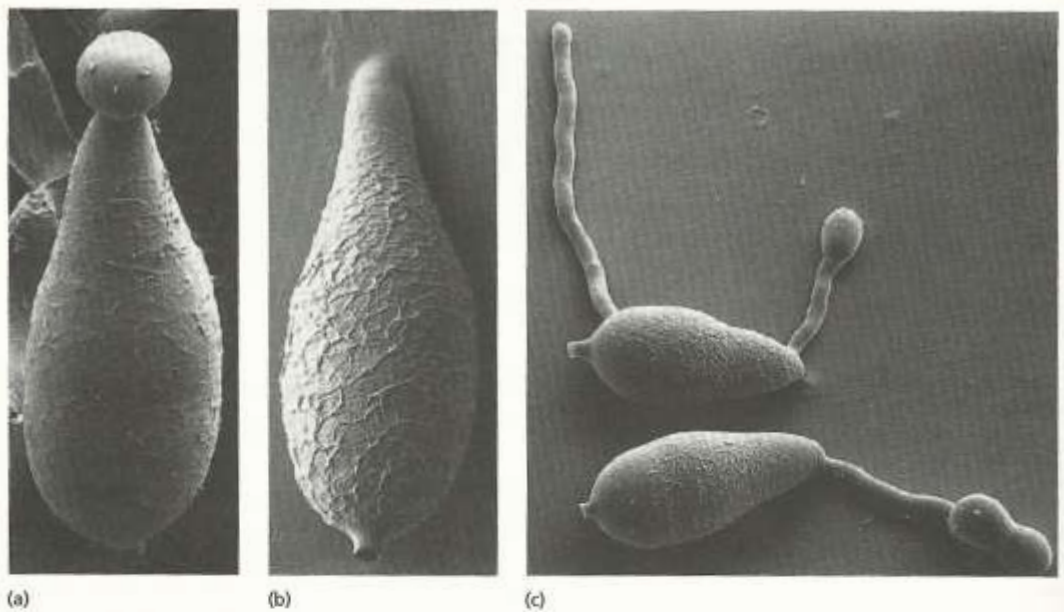
	Direta	Aberturas Naturais	Ferimentos
Fungos			
Bactérias			

Infecção

Principais vias
de penetração

PENETRAÇÃO

- Força mecânica
- Processo químico (enzimático)



Formação de apressório (ap) por *Magnaporthe grisea* e poro de penetração (pp) em folha de arroz.

Conídio vazio (cv) e tubo germinativo (tg).

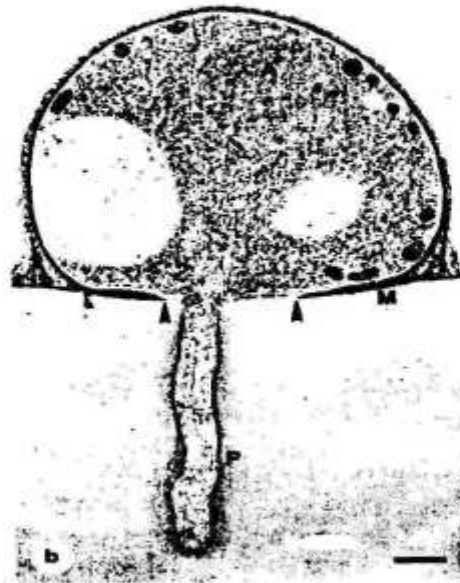
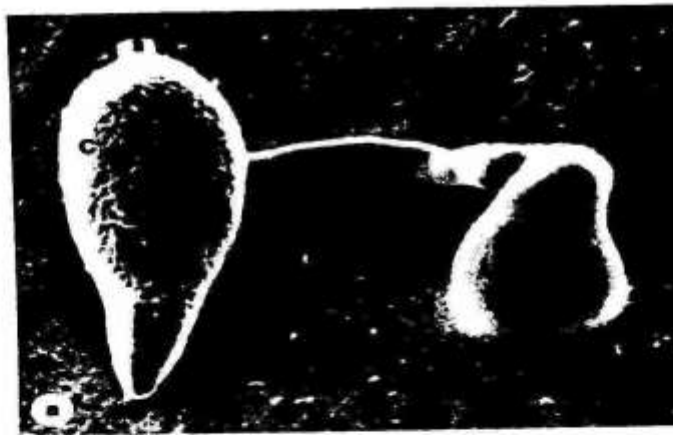
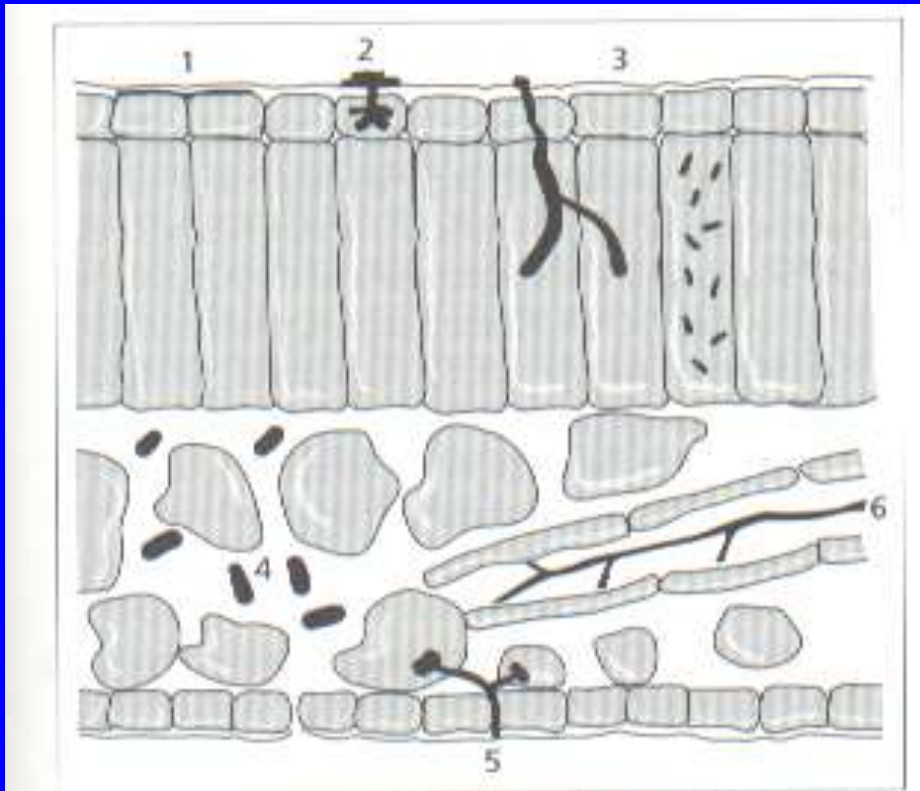


Fig. 3.3 Electron micrographs of the ascomycete *Magnaporthe grisea* which causes rice blast disease. (a) Scanning electron micrograph showing a mature appressorium (A) and conidium (C). Bar represents 5 μm . (b) Transmission electron micrograph (*in vitro*) showing penetration peg (P) extending into cellophane membrane substrate. Appressorium (A) closely adhered to the substrate by spore tip mucilage (M). Penetration peg has arisen from new inner wall layers overlying the appressorium pore (arrowed); probing with wheat germ agglutinin-colloidal gold showed the chitinous wall was not uniformly labelled. Bar represents 1 μm . Reproduced from Howard *et al.* (1990), courtesy of Prof. R. J. Howard and Springer-Verlag.

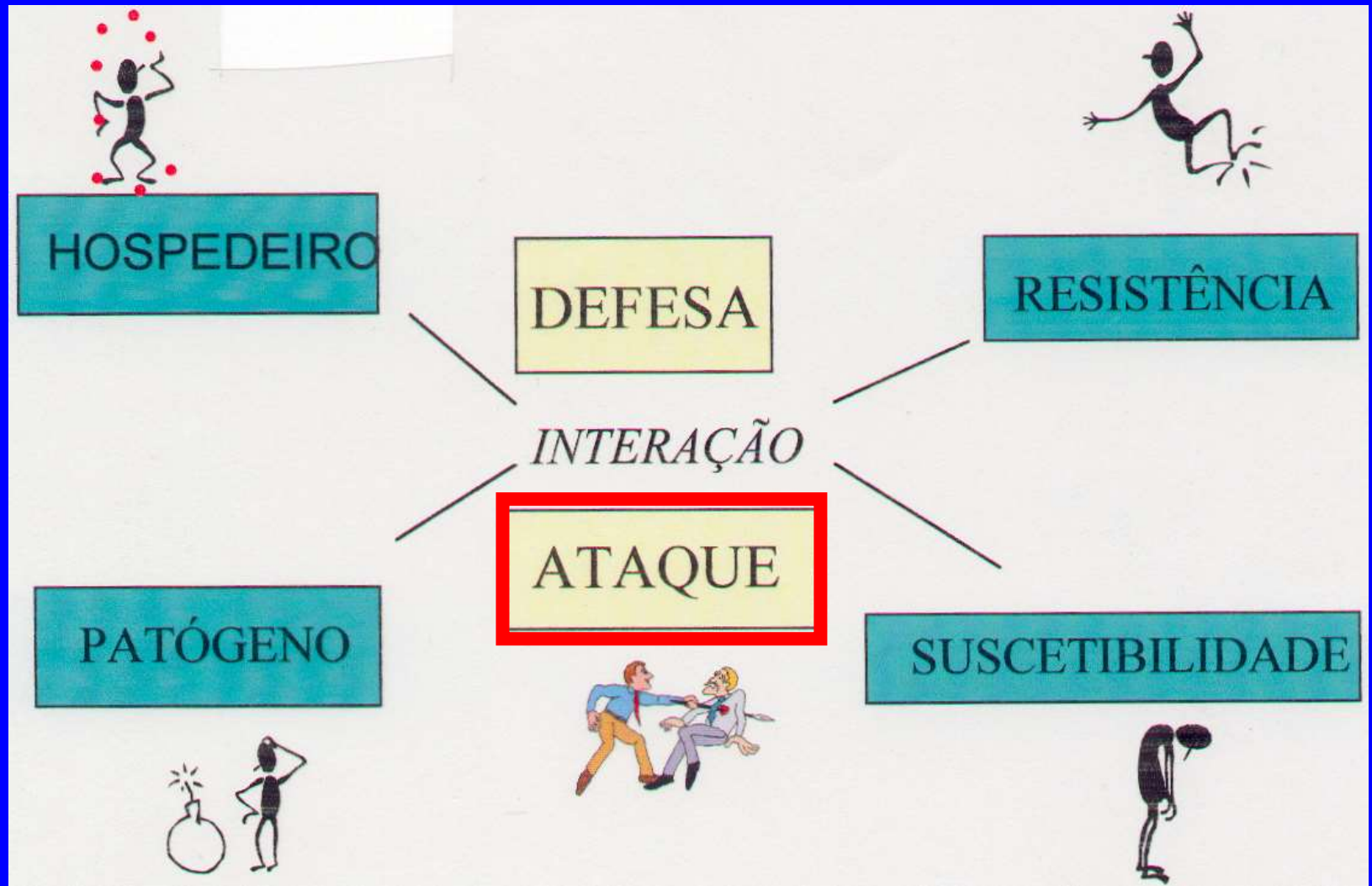
Colonização



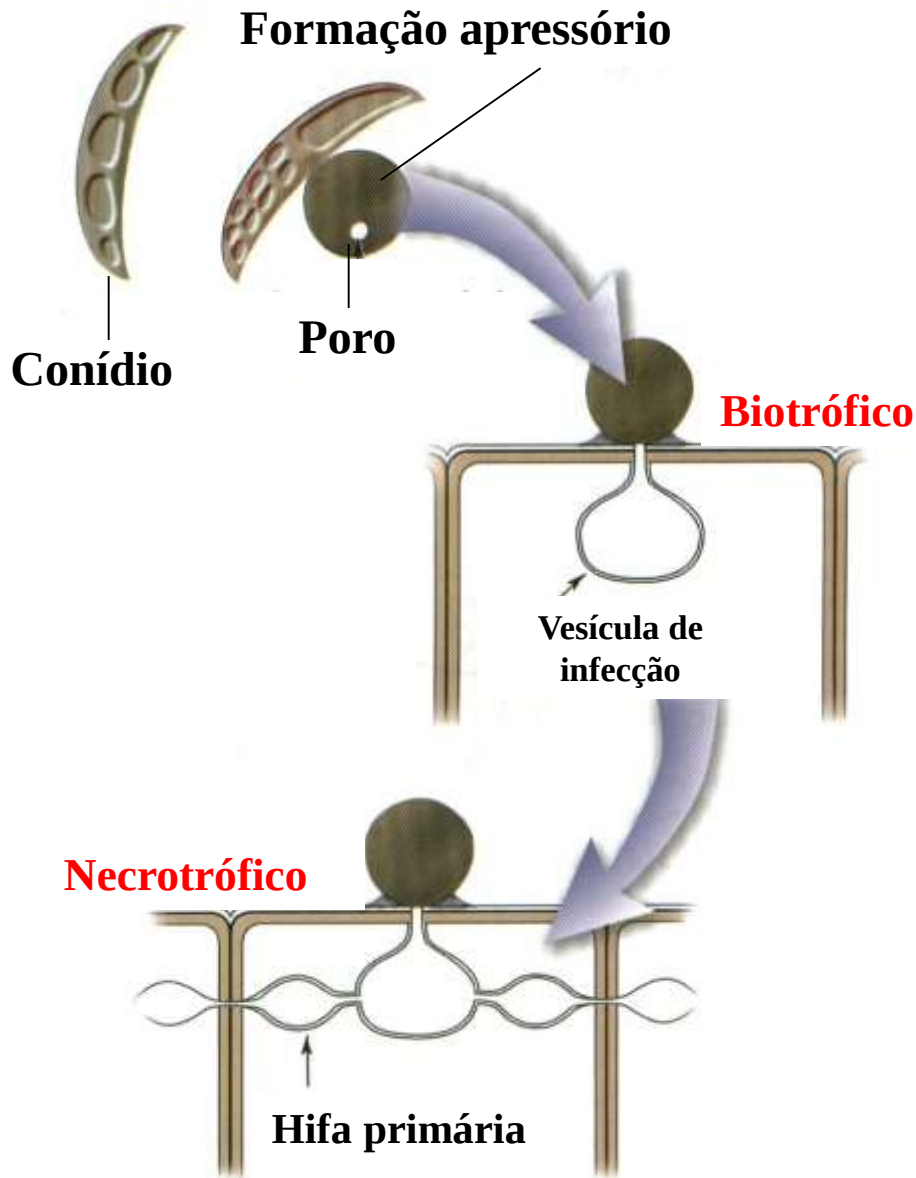
Padrões de colonização de
tecidos vegetais por
patógenos:

1. Subcuticular
2. Epifítico com haustório
3. Intracelular
4. Intercelular
5. Intercelular com haustório
6. Vascular

Interação planta x microrganismo patogênico



O processo da infecção fúngica



Mecanismos de ataque

- Enzimas
- Toxinas
- Hormônios
- Polissacarídeos extracelulares
- Outros fatores (supressores, efetores)

PATOGÊNESE

“ Sequência de eventos que ocorrem durante o curso da doença”

PATOGÊNESE

“ Sequência de eventos que ocorrem durante o curso da doença”

PATOGENICIDADE

“Capacidade do patógeno em causar doença”

PATOGÊNESE

“ Sequência de eventos que ocorrem durante o curso da doença”

PATOGENICIDADE

“Capacidade do patógeno em causar doença”

AGRESSIVIDADE

(Virulência)

“Medida da capacidade do isolado em causar doença”

Enzimas

Proteínas responsáveis pela catálise das reações anabólicas e catabólicas nas células dos seres vivos

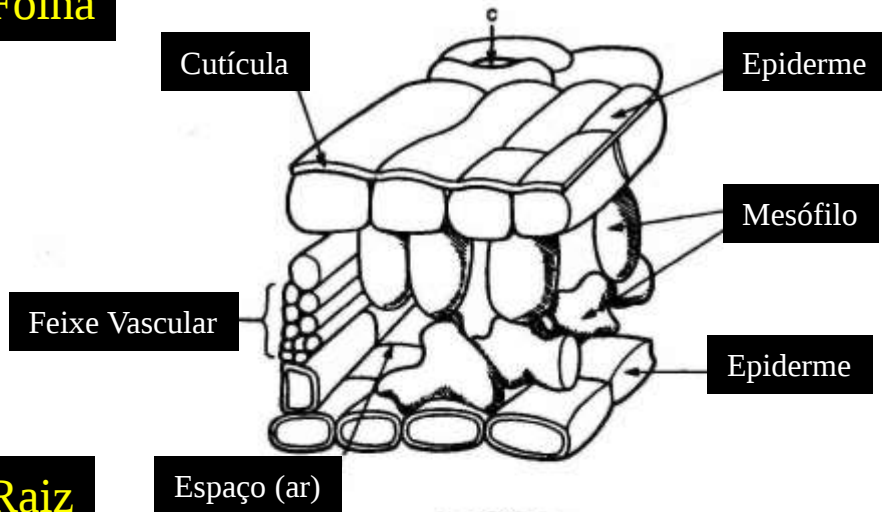
Enzimas

- Desintegração dos componentes celulares
 - Desintegração de substâncias presentes nas células
-

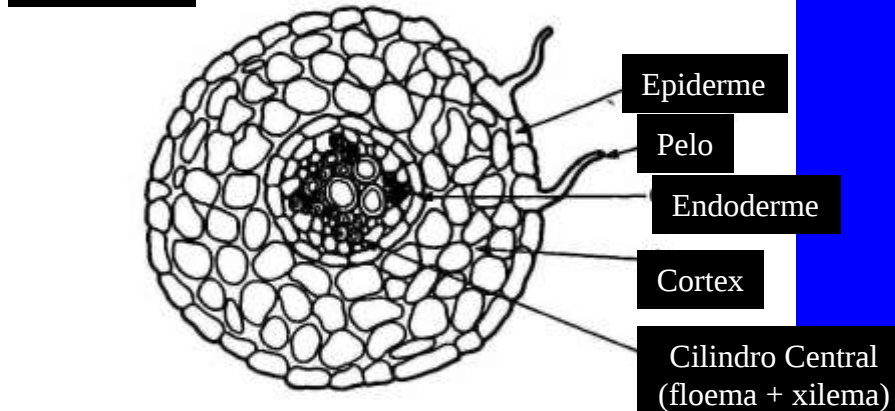
Importância:

- Penetração
- Colonização
- Nutrição do patógeno

Folha



Raiz



Raiz

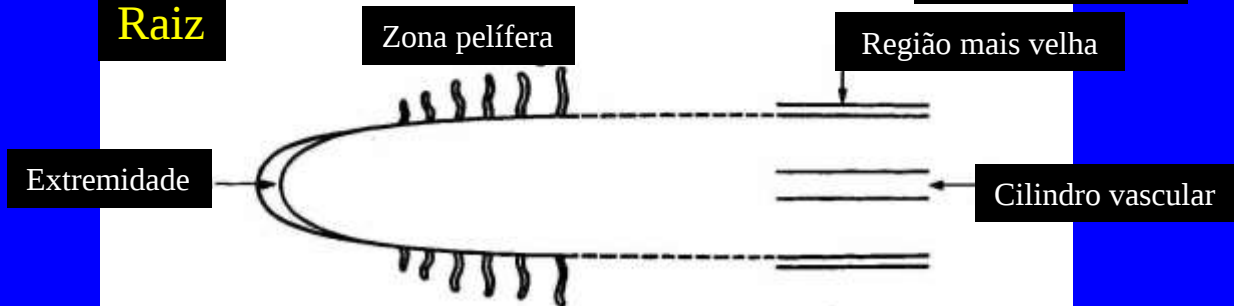
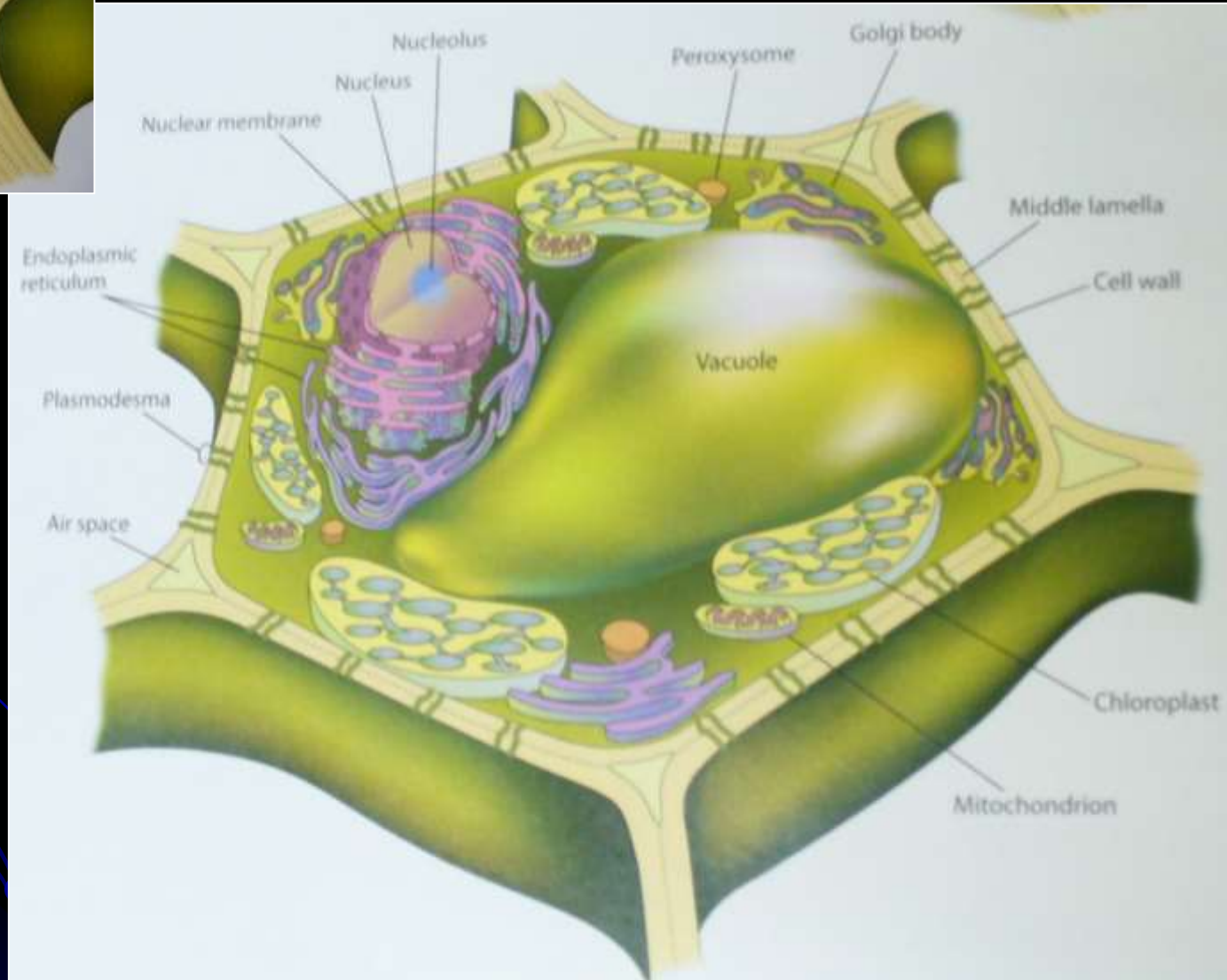
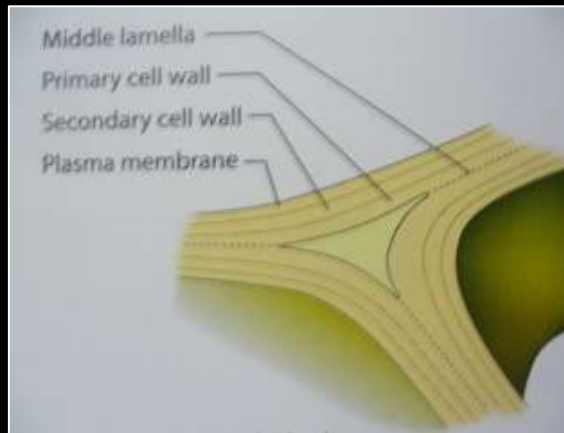


Figure 7.1. The structure of plant tissues. A. Section across a leaf: a, epidermis; b, cuticle; c, stoma; d, mesophyll; e, vascular strand; f, airspace. B. Section across a root: a, epidermis; b, root hair cell; c, endodermis; d, cortex with water-filled intercellular spaces; e, central vascular cylinder contained within the endodermis, consisting of the conducting tissues xylem and phloem, and surrounding cells. C. Longitudinal section of a root: a, root cap, from which cells are shed into the surrounding soil; b, root hair;

Célula vegetal



Enzimas

- A maior parte: extracelular / induzível

- Cutinases
 - Pectinases
 - Celulases
 - Hemicelulases
-

- Proteinases
- Lipases
- Amilases
- Nucleases

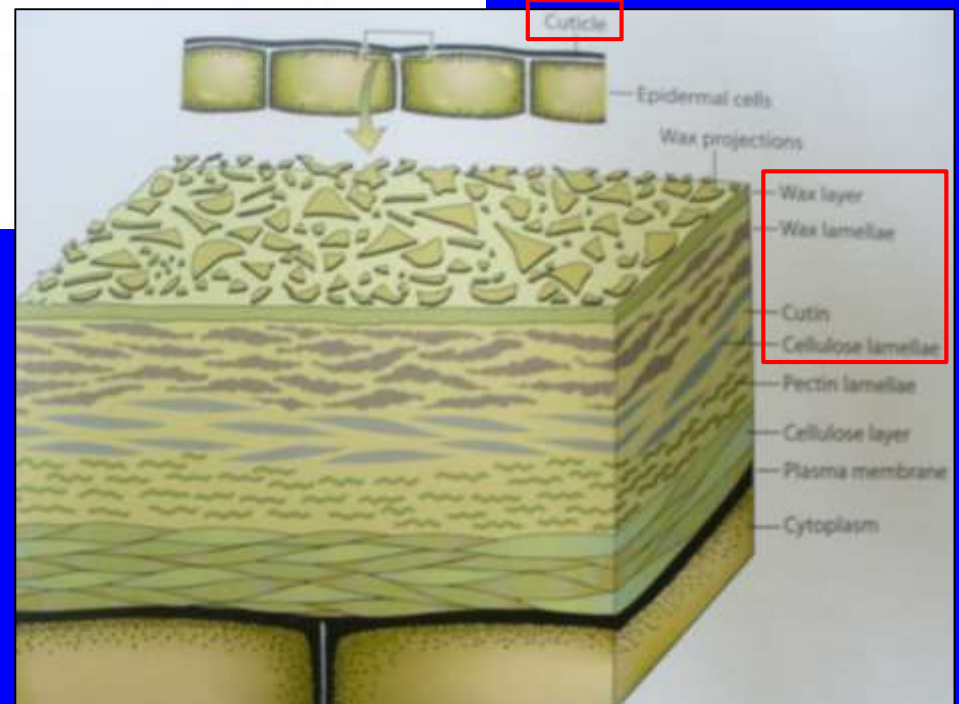
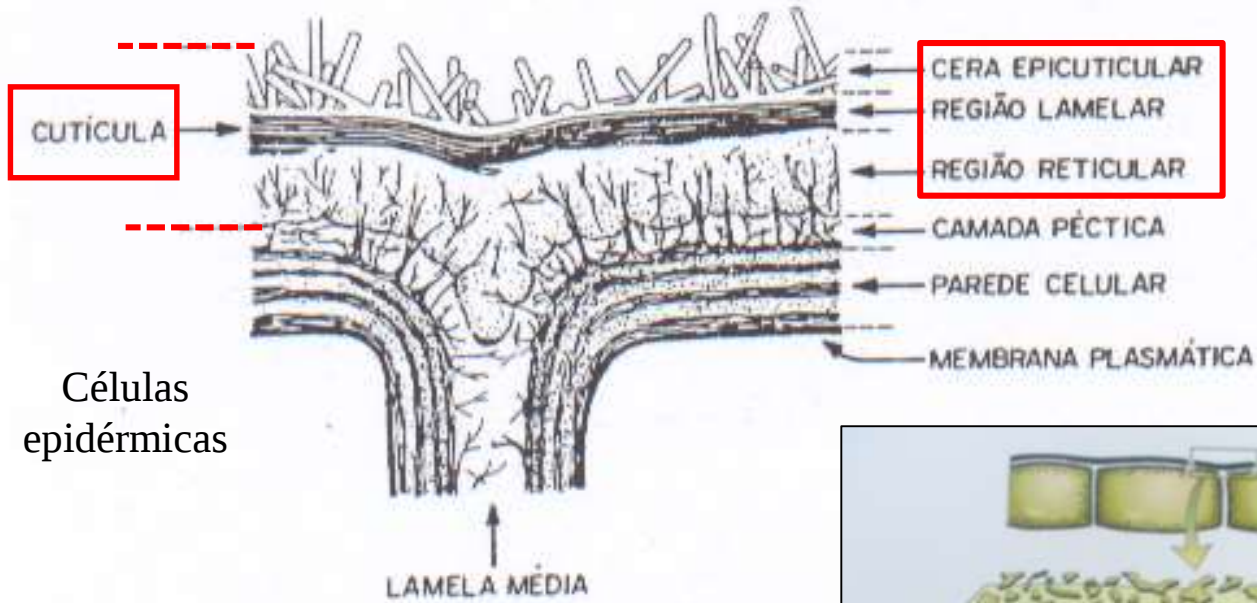
Enzimas

- A maior parte: extracelular / induzível

- Cutinases
 - Pectinases
 - Celulases
 - Hemicelulases
-

- Proteinases
- Lipases
- Amilases
- Nucleases

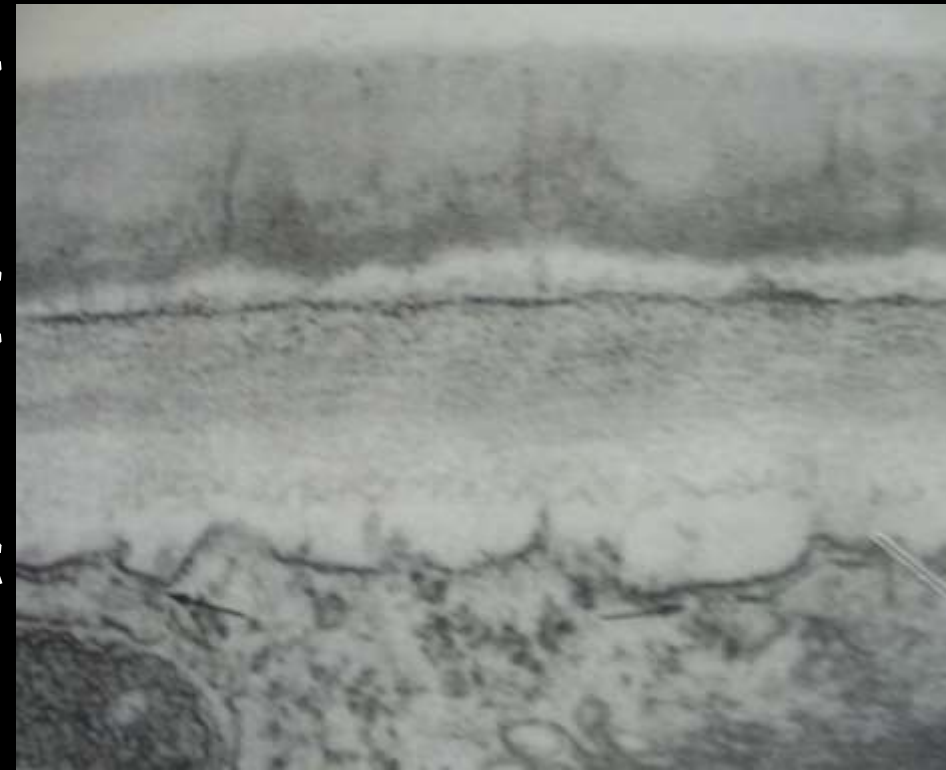
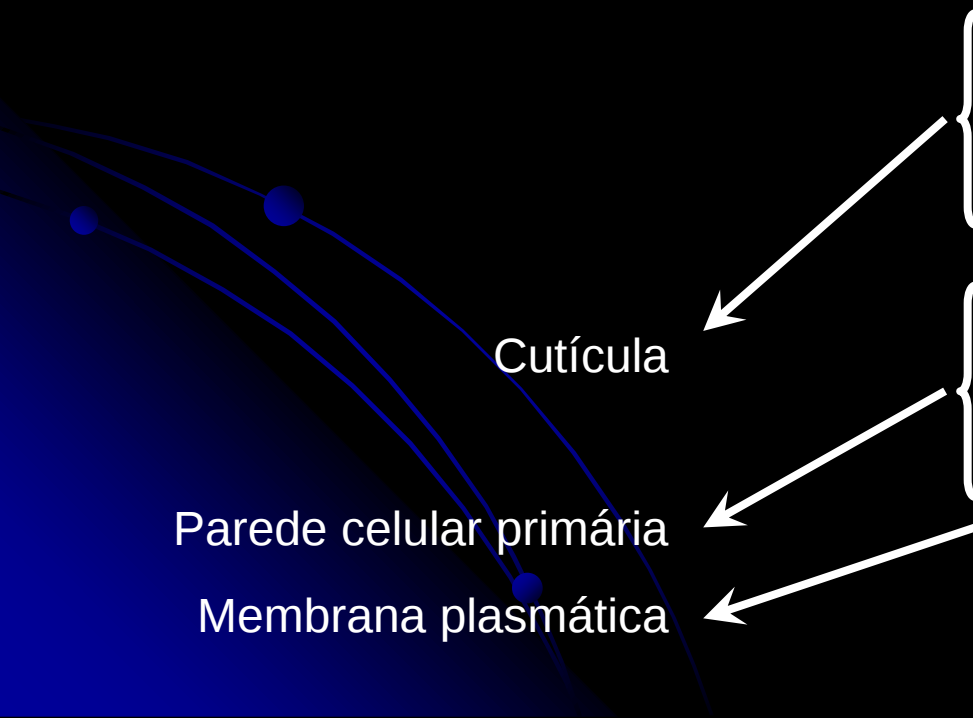
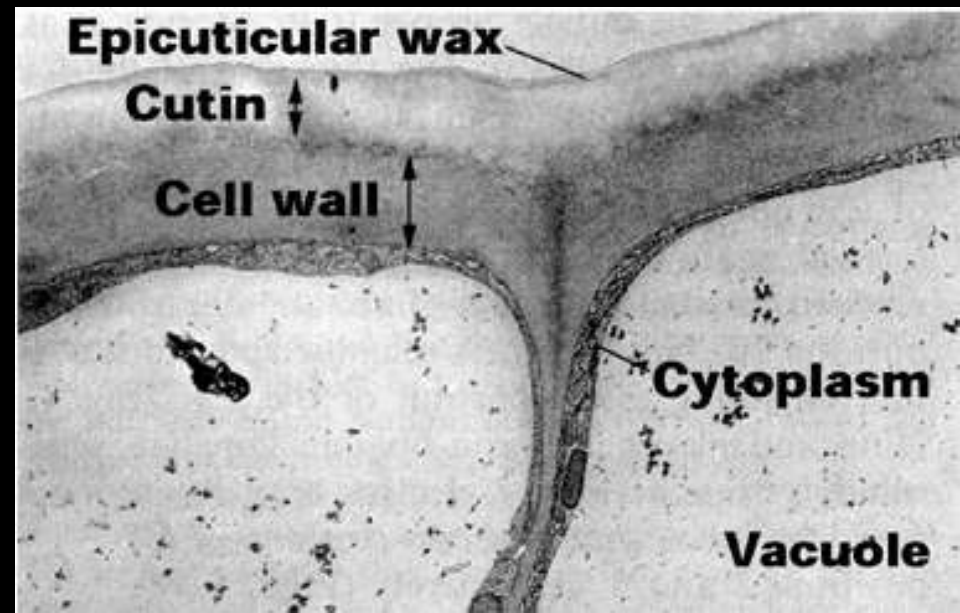
Cutícula*



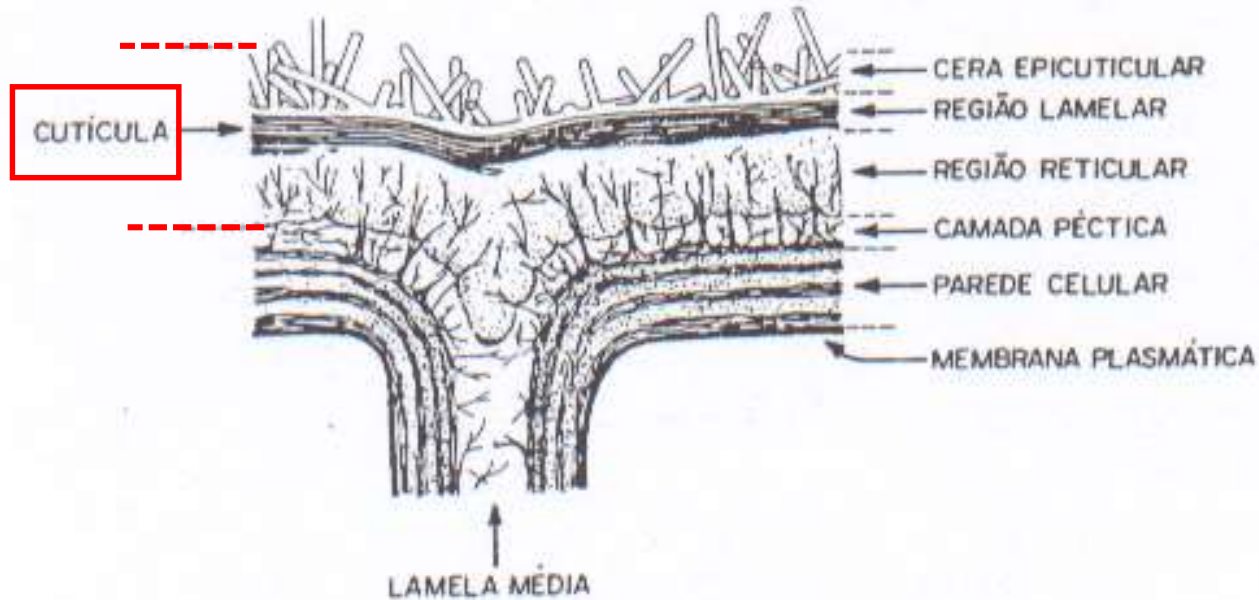
* Cutícula

- camada lipídica contínua
- recobre folhas, frutos e talos jovens

Cutícula



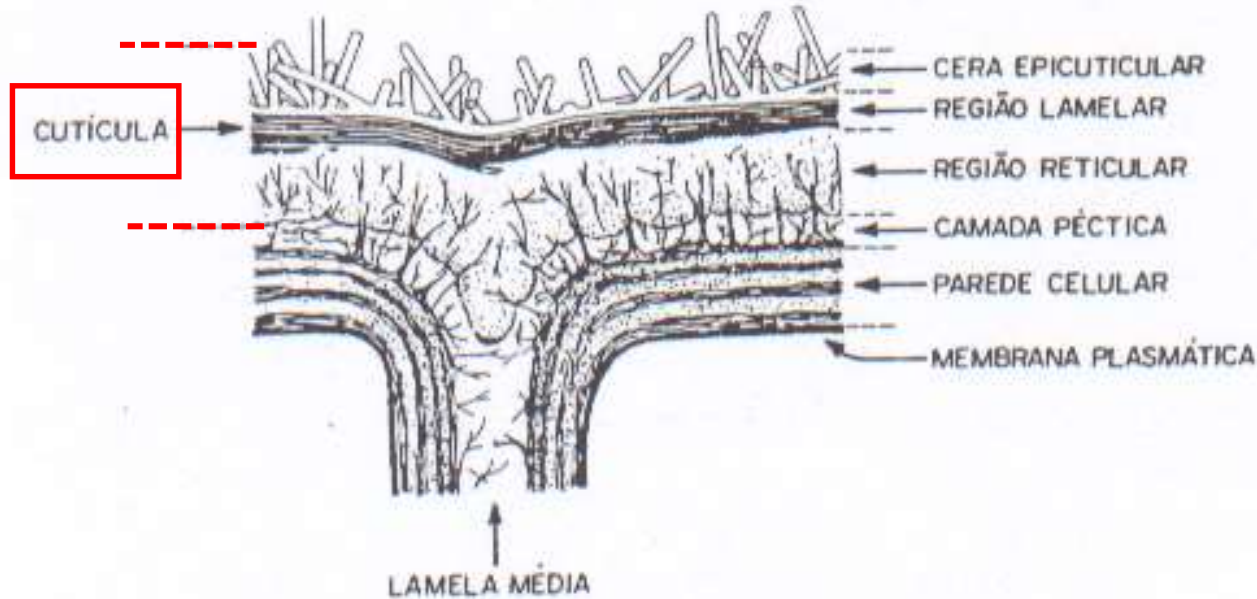
Cutícula



➤ CAMADA DE CERA

- Mistura complexa e solúvel (compostos alifáticos)
- Ácidos graxos, álcoois, ésteres
- Alta estabilidade

Cutícula



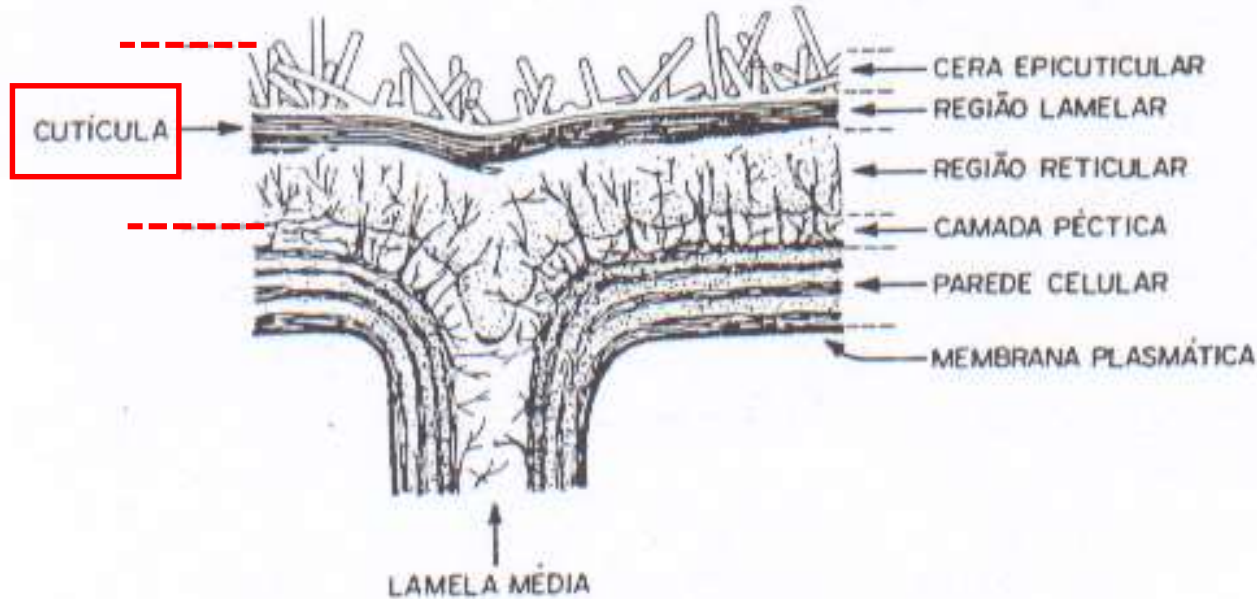
➤ CAMADA DE CERA

- Mistura complexa e solúvel (compostos alifáticos)
- Ácidos graxos, álcoois, ésteres
- Alta estabilidade

➤ CUTINA

- Principal componente
- Estrutura complexa (polímero insolúvel)

Cutícula



➤ CAMADA DE CERA

- Mistura complexa e solúvel (compostos alifáticos)
- Ácidos graxos, álcoois, ésteres
- Alta estabilidade

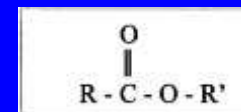
➤ CUTINA

- Principal componente
- Estrutura complexa (polímero insolúvel)

• Ácidos cutínicos

(ácidos graxos + ácidos graxos hidroxilados)

- poliéster

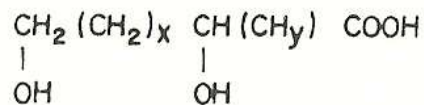
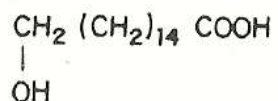
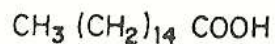


- Fenóis (ácido cumárico / ácido ferúlico / clorogênico)

Estrutura dos principais monômeros da cutina

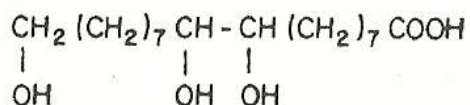
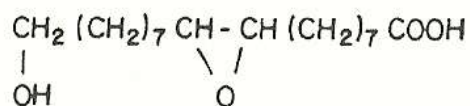
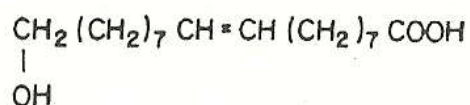
ÁCIDOS CUTÍNICOS

Família - C₁₆



(y = 8, 7, 6 ou 5; x + y = 13)

Família - C₁₈*

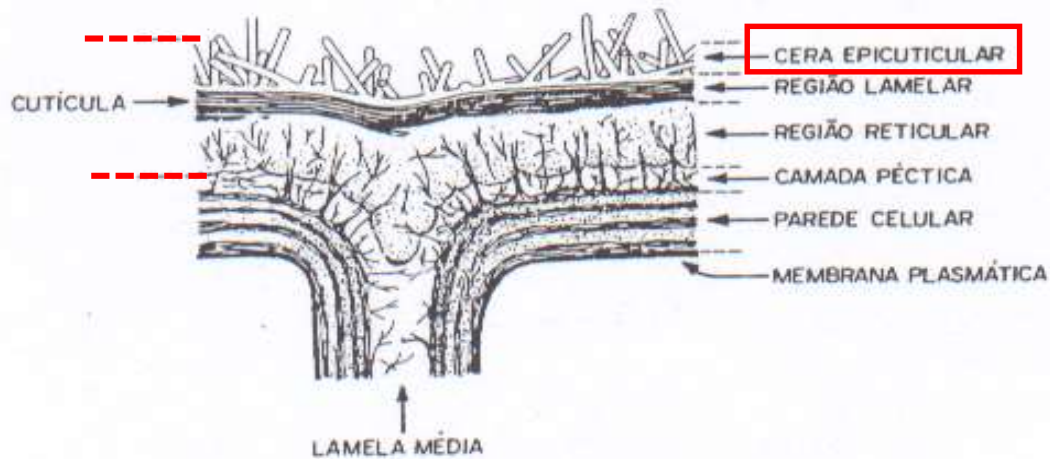


*Δ¹² Análogos insaturados também ocorrem.

*Família C₁₆ – ácido palmítico

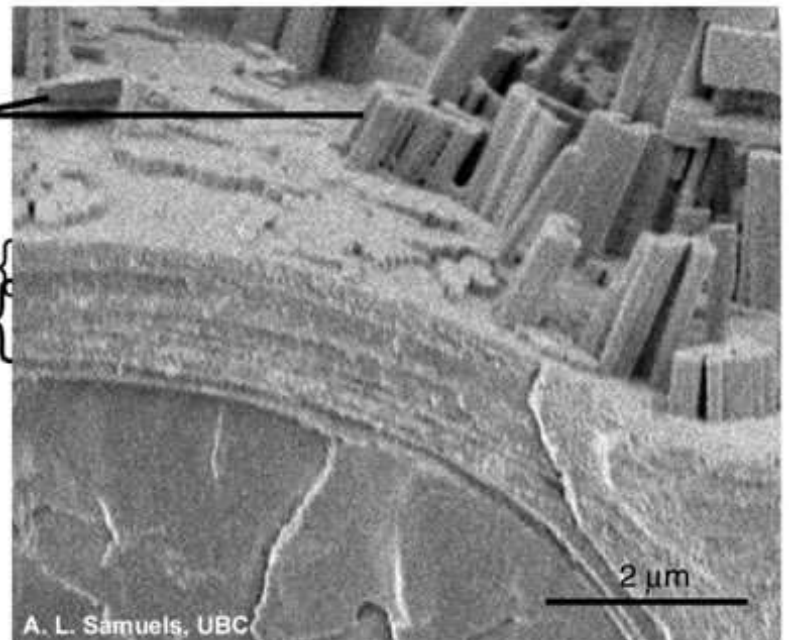
*Família C₁₈ – ácidos oléico ou linoléico

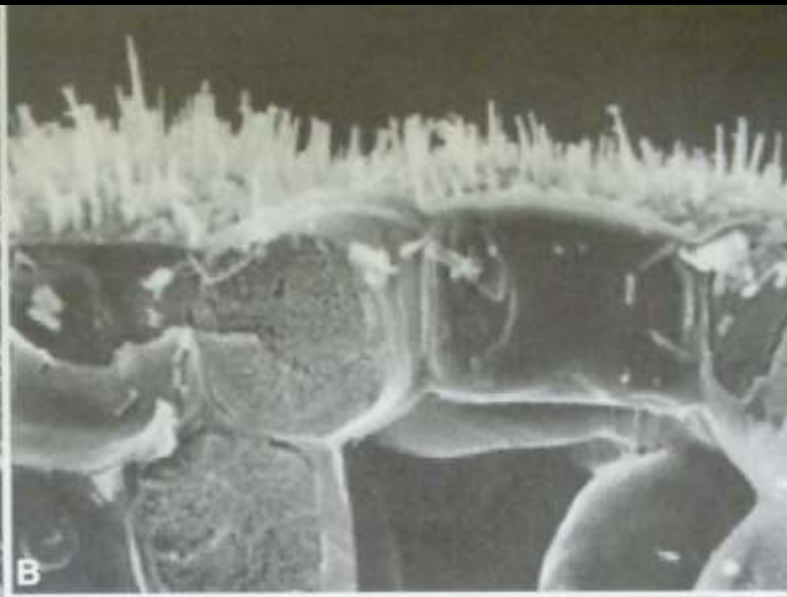
Cutícula



epicuticular
crystals

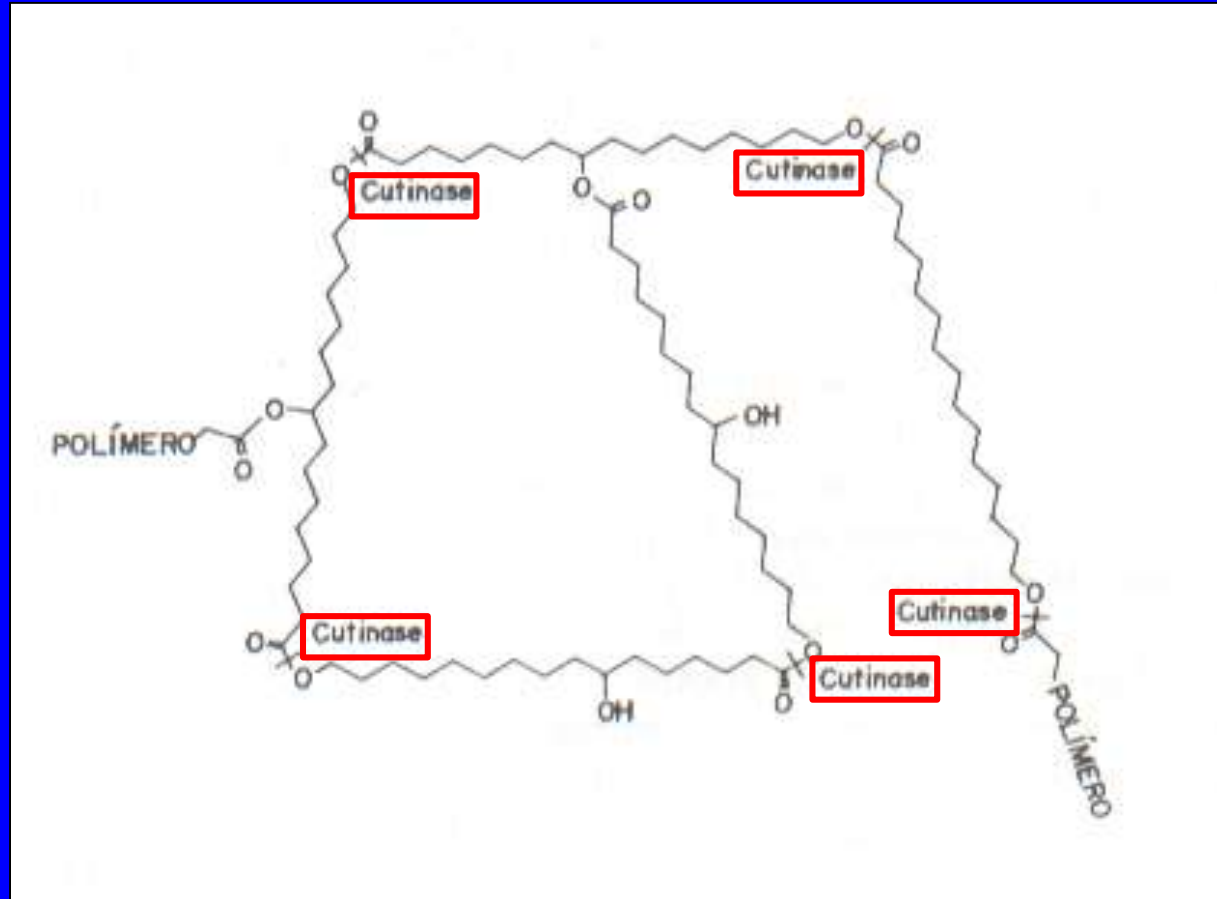
layered waxes
+ cutin
cell wall





Cutinases

Cutina $\xrightarrow{\text{Cutinases}}$ monômeros + oligômeros



Cutinases são esterases com resíduo de serina no sítio catalítico / alteram a estrutura tridimensional

Cutinases

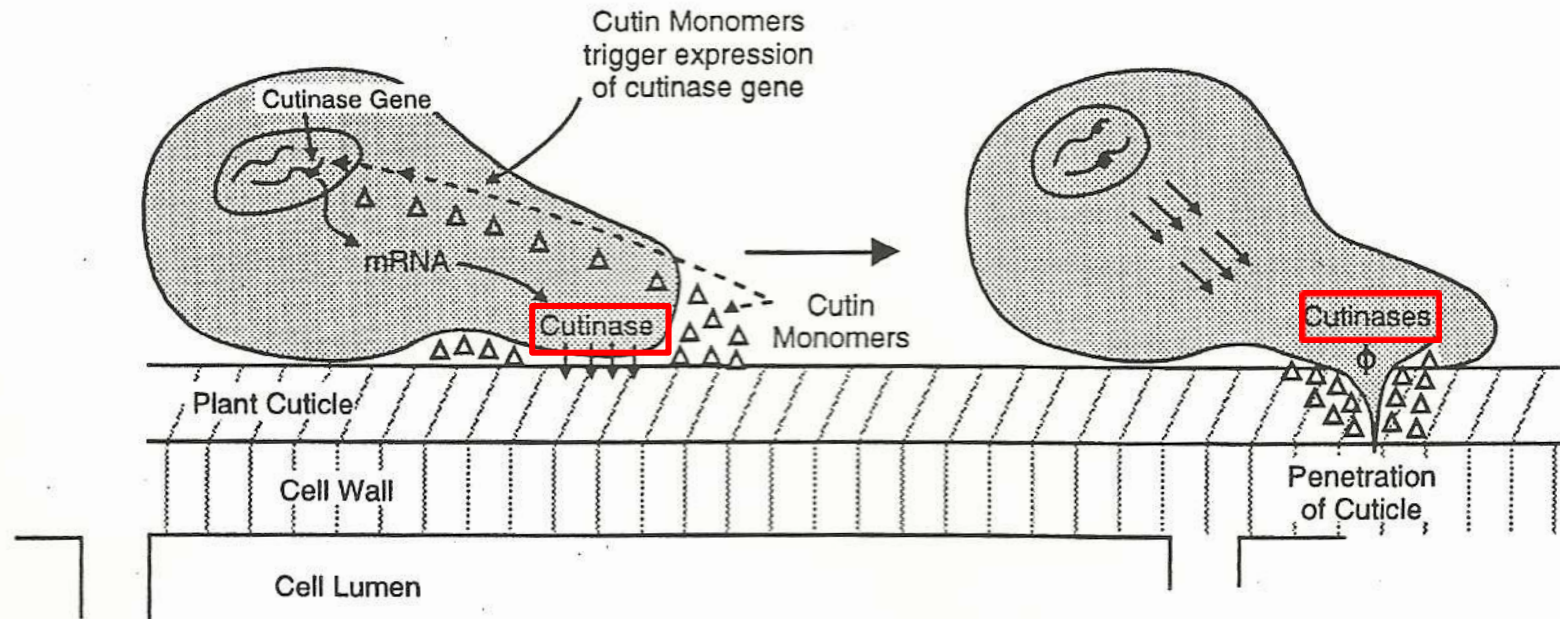


FIGURE 3-2 Diagrammatic representation of cuticle penetration by a germinating fungus spore. Constitutive cutinase releases a few cutin monomers from the plant cuticle. These trigger expression of the cutinase gene of the fungus, leading to production of more cutinase(s) which macerates the cuticle and allows penetration by the fungus.

Cutinases na patogenicidade

Colletotrichum gloeosporioides x mamão



Mutantes do fungo deficientes em cutinase:

- Patogênicos sobre superfície injuriada
- Não patogênicos quando inoculados em superfície intacta
- Patogenicidade restaurada pela adição de cutinase exógena

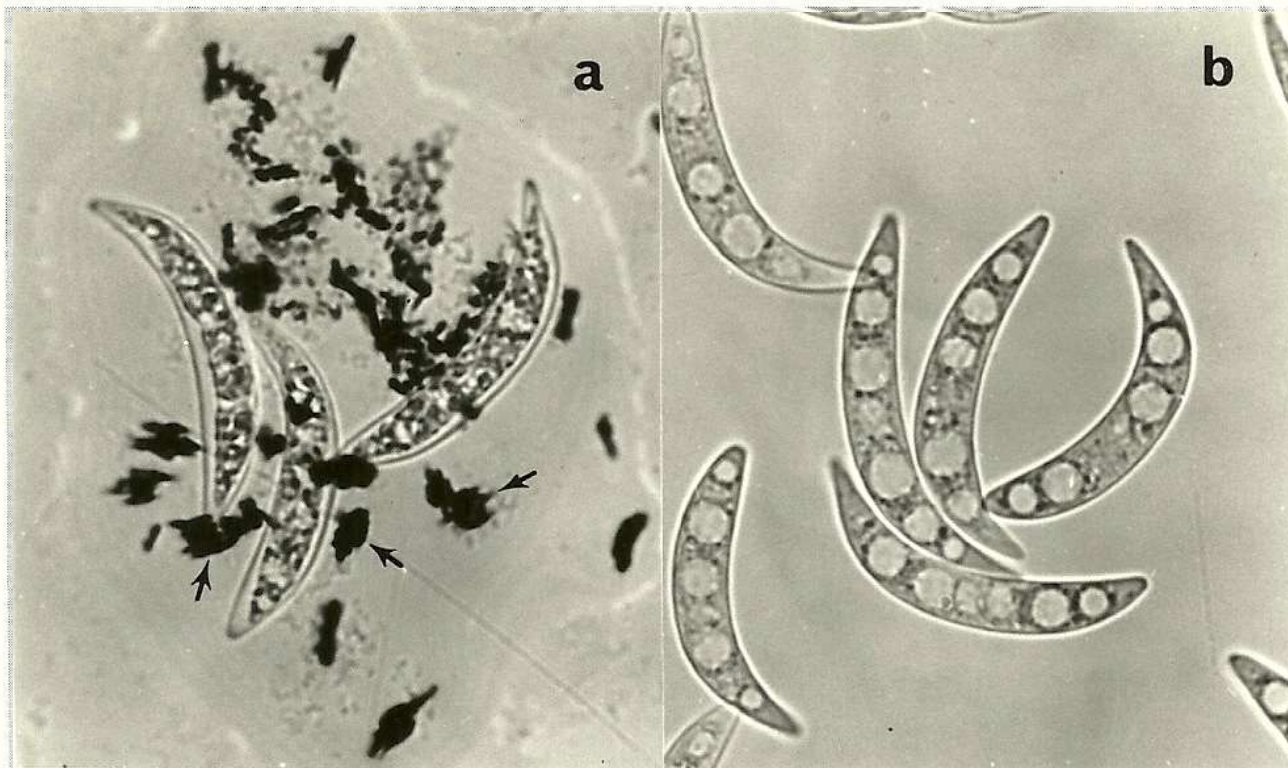


FIG. 1. Assay for non-specific esterase activity surrounding conidia of *Colletotrichum graminicola*. Suspensions of conidia (10^6 conidia ml^{-1}) were treated (a) or not (b) with indoxyl acetate. The presence of indigo blue crystals (arrows) in (a) indicates a positive esterase assay.

DIPF – diisopropyl
fluorophosphate

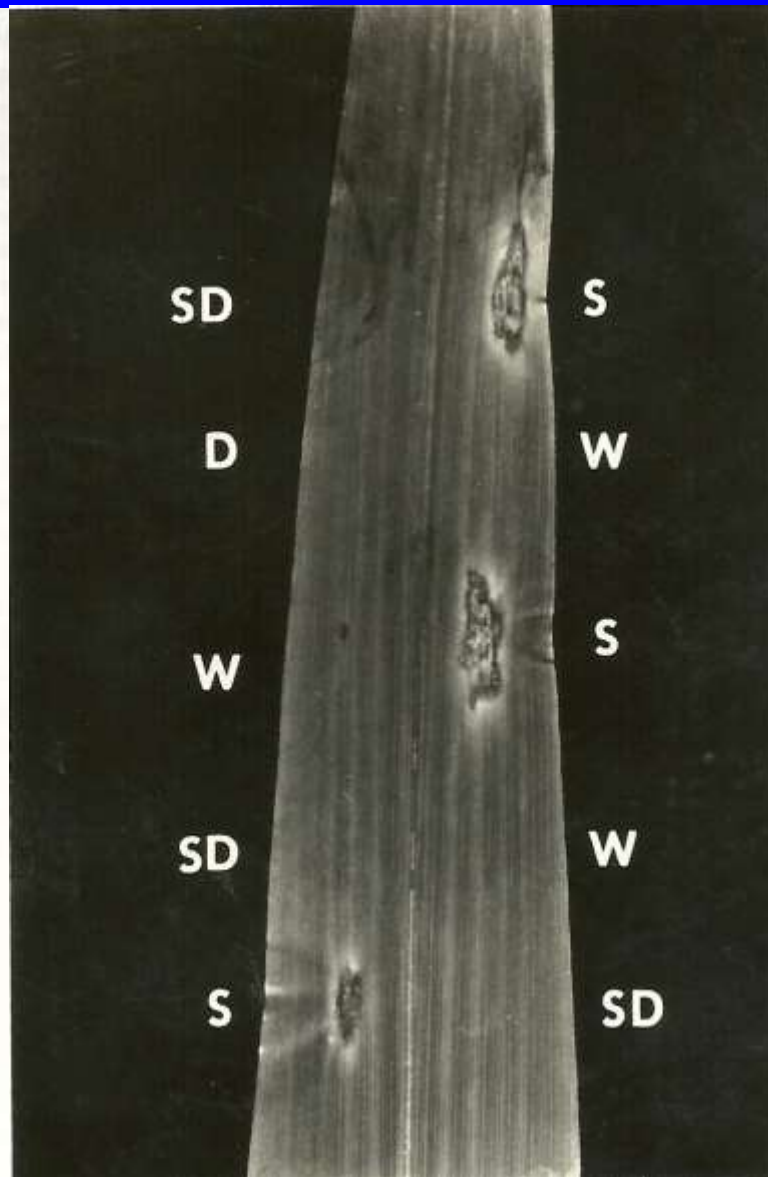


FIG. 7. Anthracnose lesion development on the corn inbred line Mo940 caused by *Colletotrichum graminicola* incubated in the presence or absence of DIPF. Letters indicate treatments applied to the leaf using the microhumidity chamber. Note that lesions only developed at sites where spores alone were placed on the leaf. S, spores alone; SD, spores plus DIPF; D, DIPF alone; W, water alone.

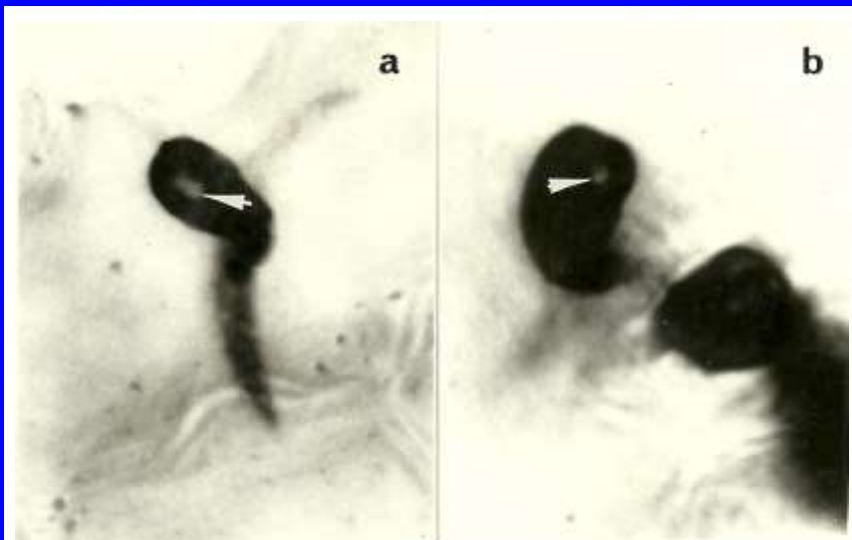


FIG. 6. Presence of an appressorium pore (arrows) in appressoria of *Colletotrichum graminicola* formed on corn leaves. The pore is on the lower surface of the appressorium which is in contact with the surface of the corn leaf. (a) appressorium formed in the absence of DIPF. (b) appressorium formed in the presence of DIPF.

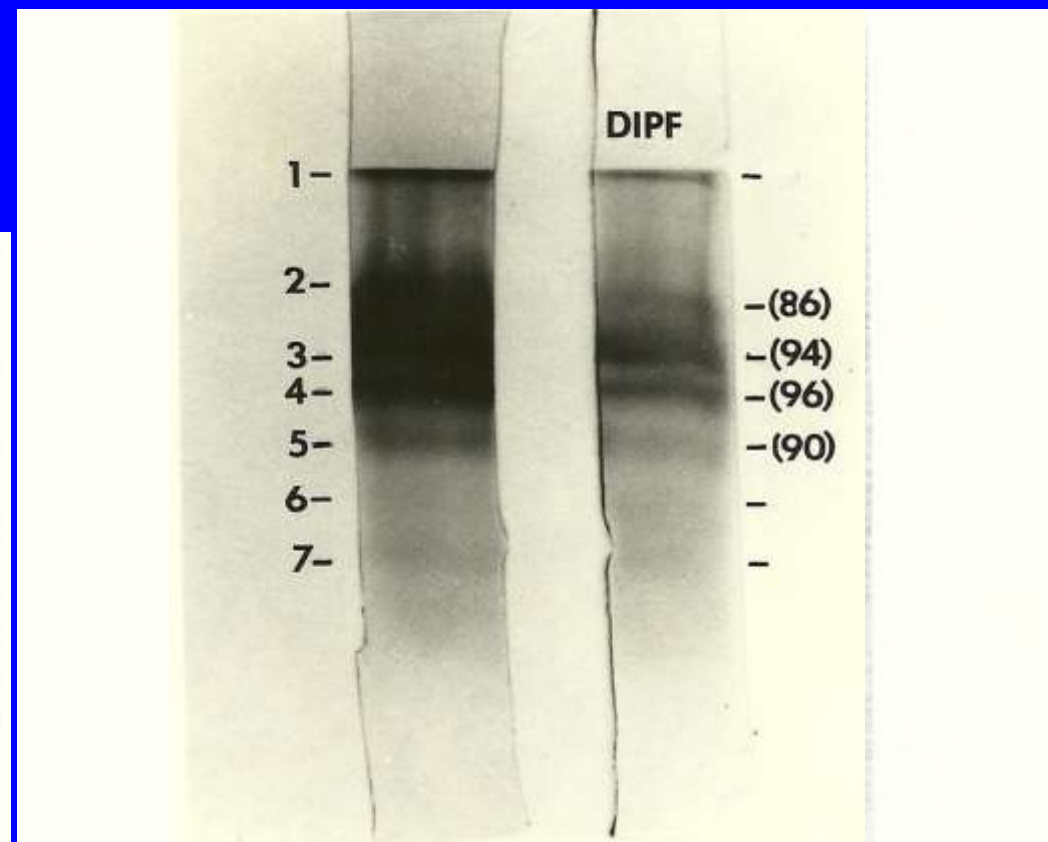


FIG. 3. Influence of diisopropyl fluorophosphate (DIPF) on the activity of non-specific esterases in the conidial mucilage of *Colletotrichum graminicola*. Enzymes were separated by native polyacrylamide gel electrophoresis and visualized by treatment of the gels with indoxyl acetate. A portion of the same gel was treated with DIPF for comparison of relative enzyme activities. Figures in parentheses represent percent inhibition of esterase activity determined by scanning images of the gels. Percent inhibition was based on the decrease in the peak area of bands in the DIPF treated gel compared with the peak areas of bands in the control portion of the gel that was not treated with DIPF.

DIPF is a neurotoxin. It is widely used in enzyme studies for inactivation of proteases and esterases.

(Pascholati et al. PMPP 42: 37-51, 1993)

Enzimas

- A maior parte: extracelular / induzível

- Cutinases
 - Pectinases
 - Celulases
 - Hemicelulases
-

- Proteinases
- Lipases
- Amilases
- Nucleases

PAREDE CELULAR

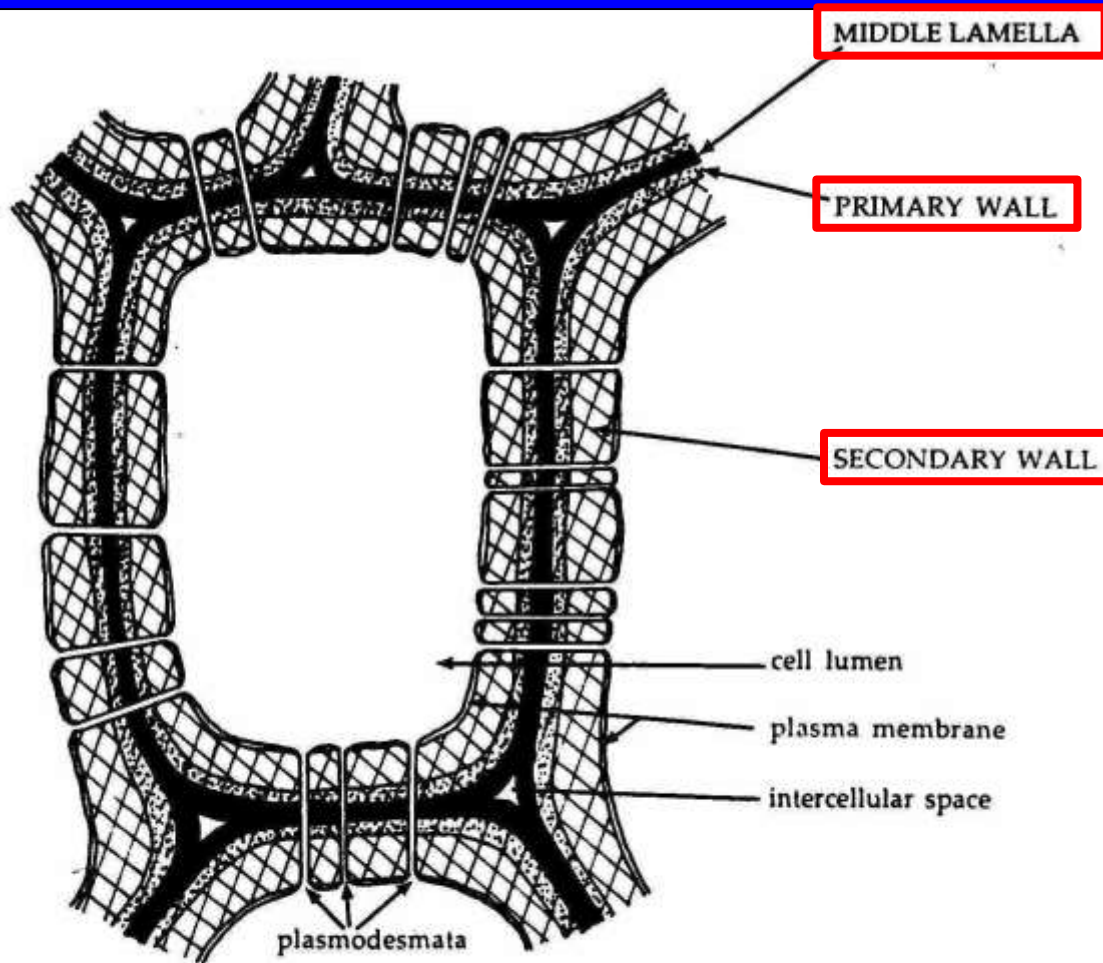
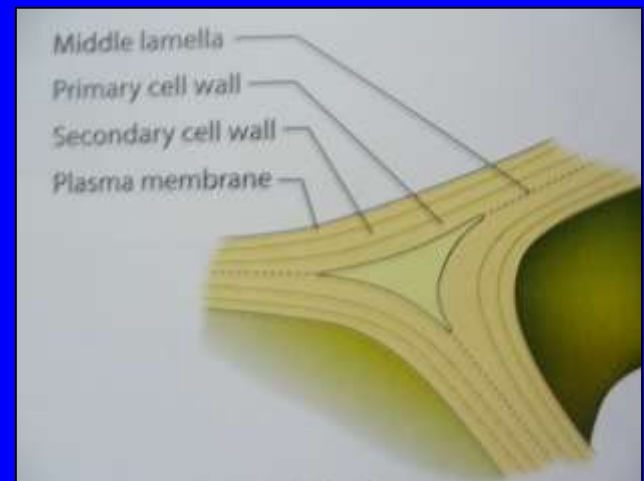
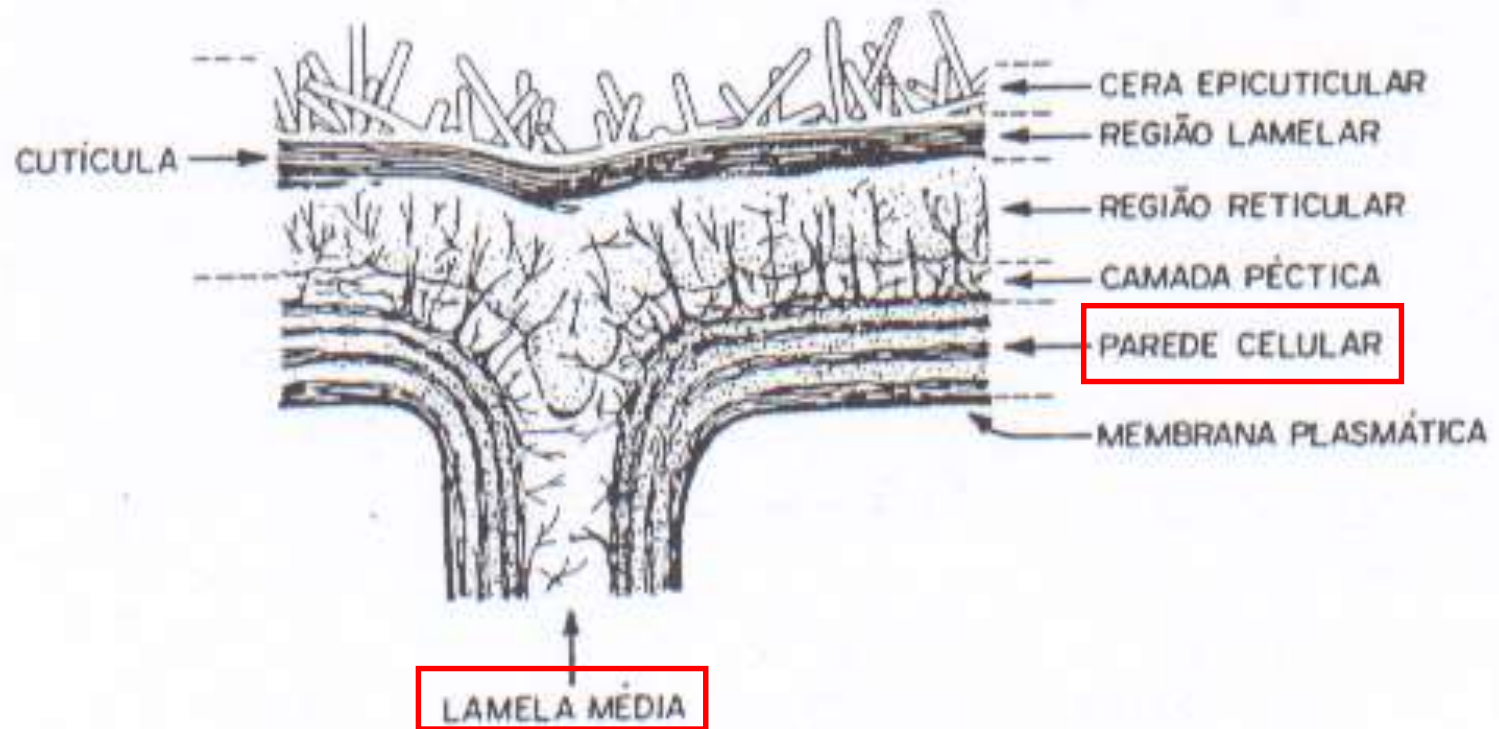


Fig. 3.7 Diagrammatic representation of the plant cell wall.

- 1) Lamela média
- 2) Parede primária
- 3) Parede secundária



Parede celular / lamela média



(A)

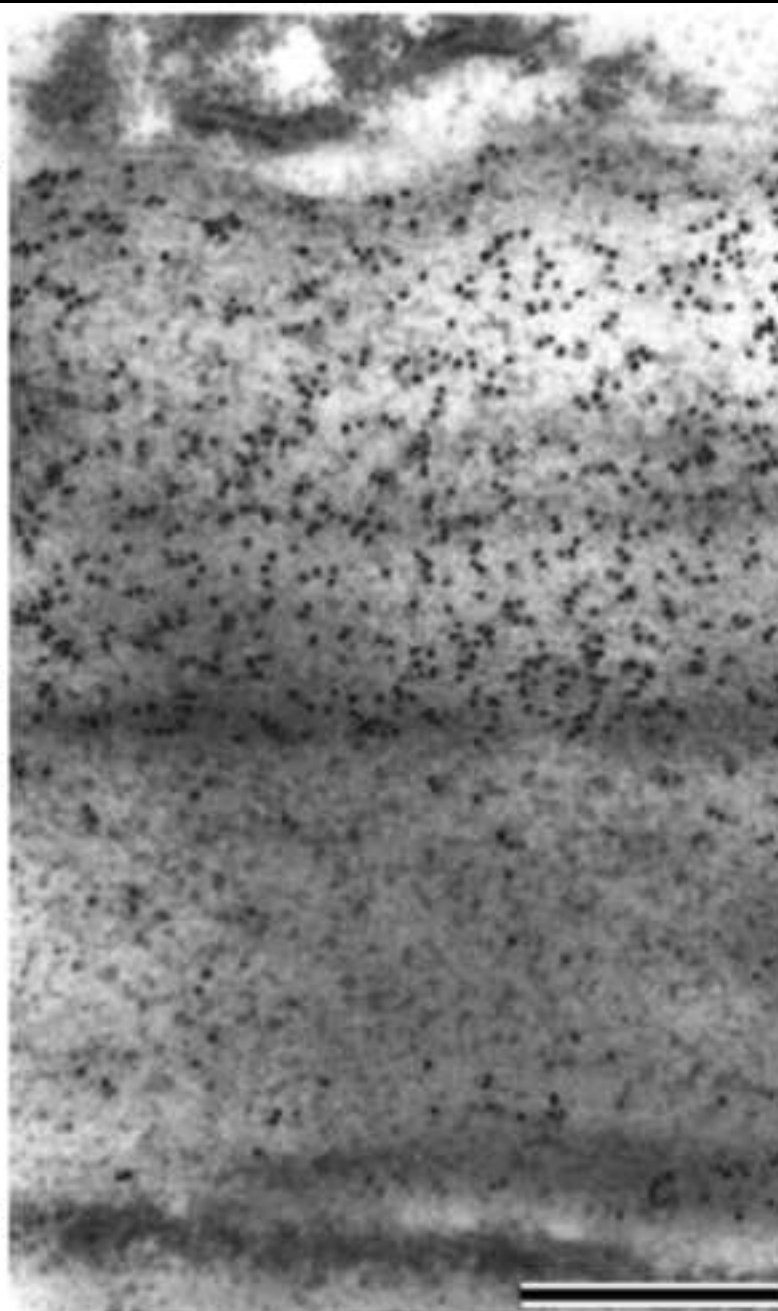
Cell 1

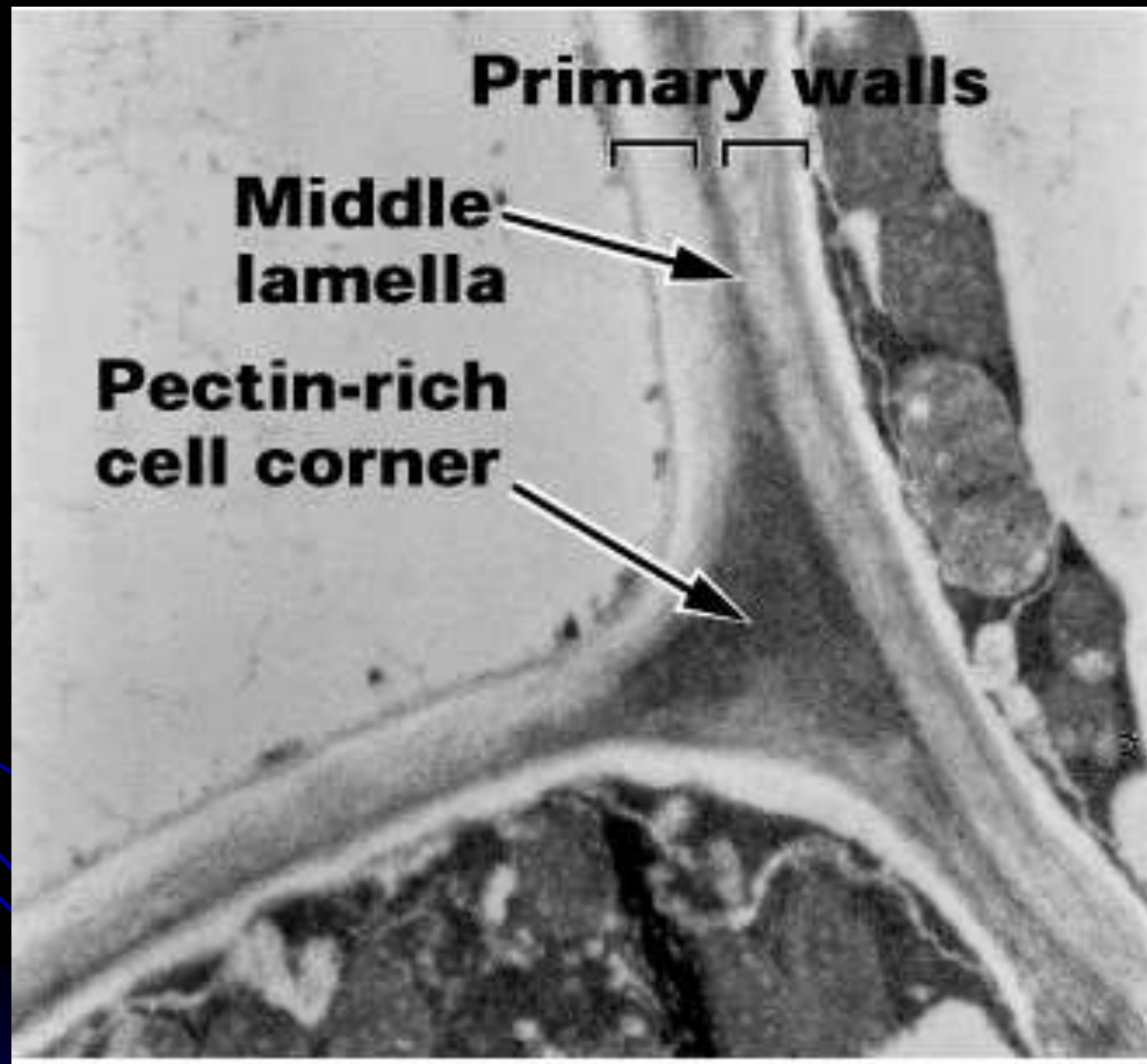
Primary
wall of
cell 1

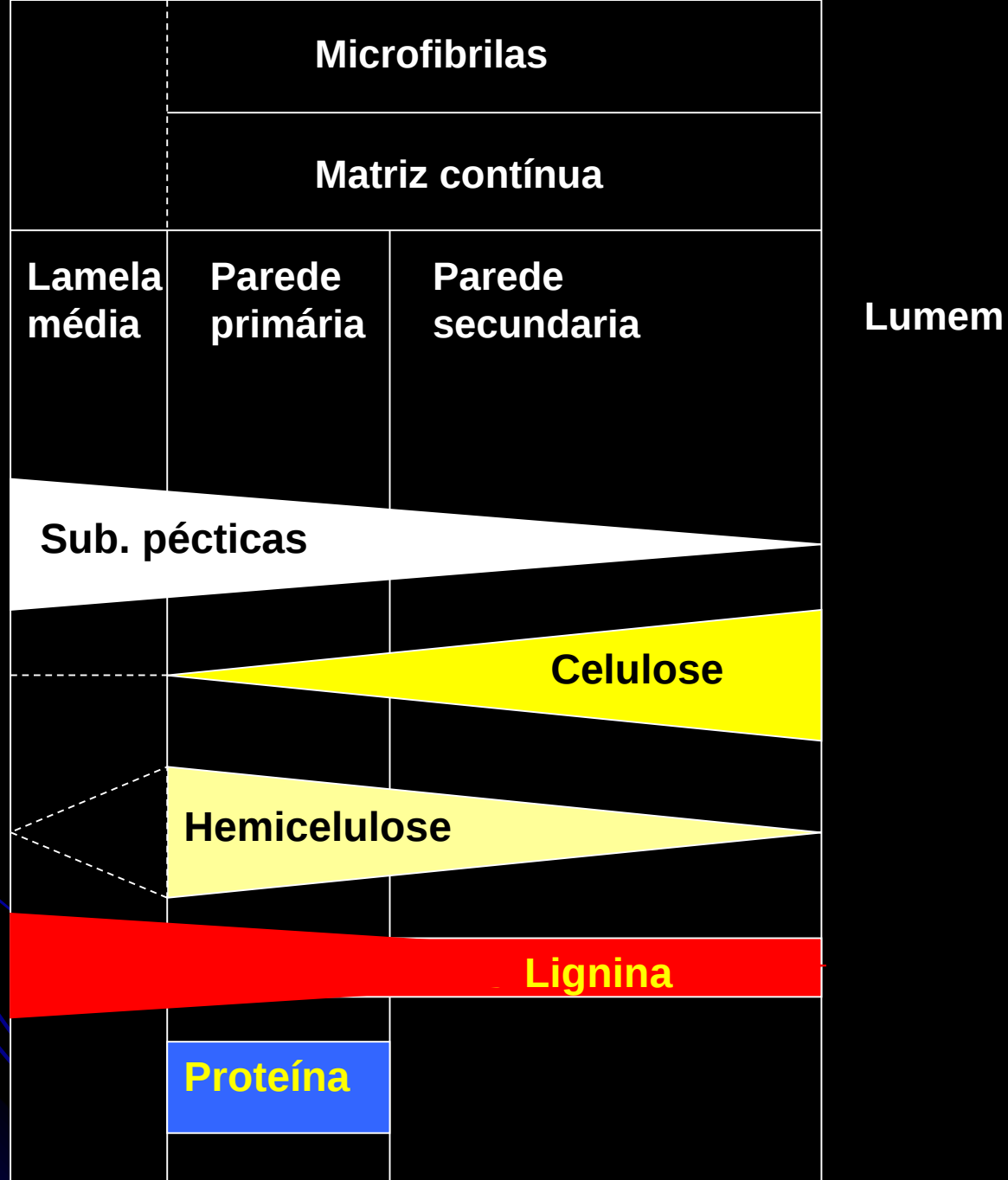
Middle
lamella

Primary
wall of
cell 2

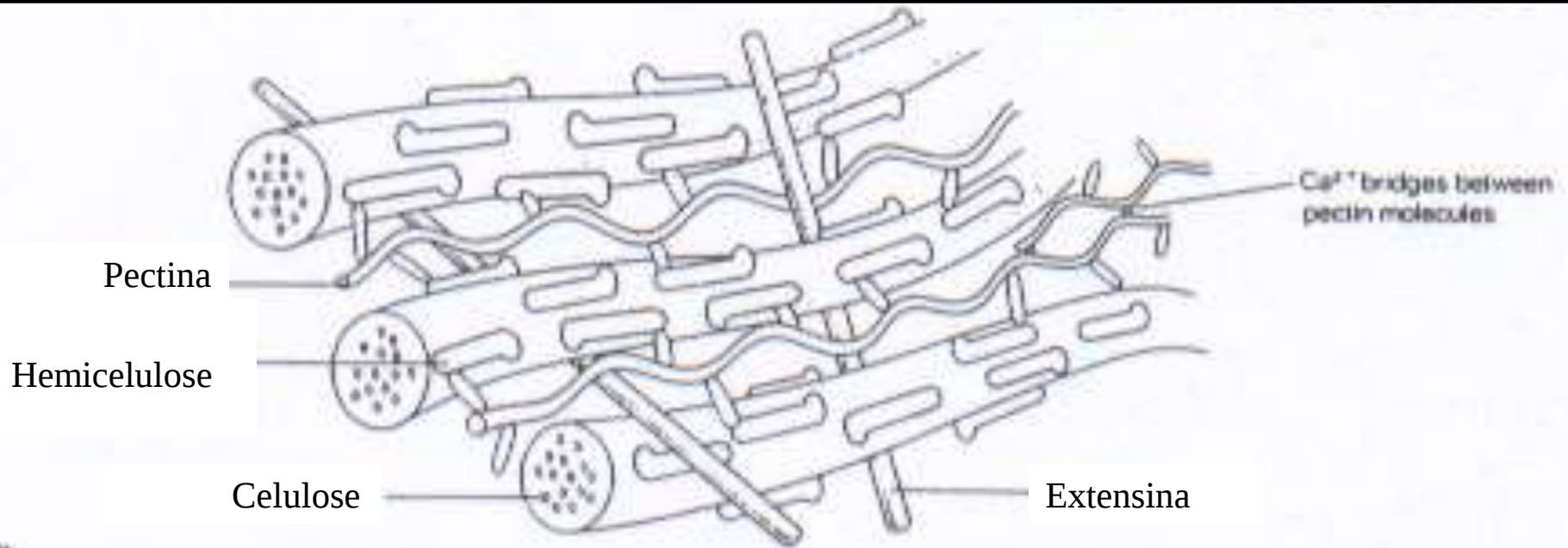
Cell 2







Parede celular



PAREDE CELULAR

1) LAMELA MÉDIA

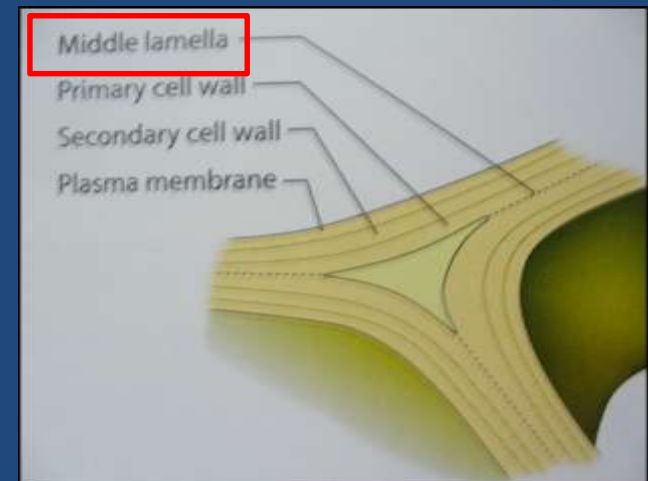
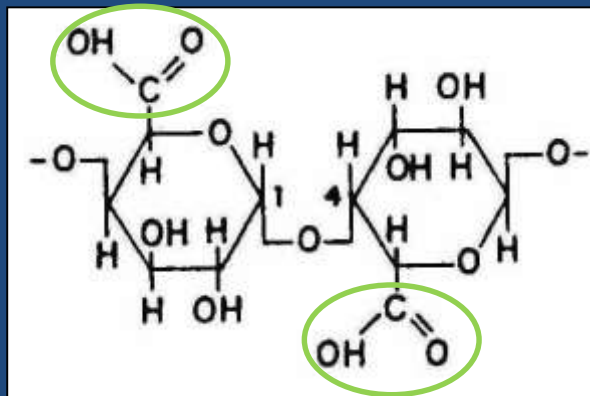
❑ Substâncias pécticas – são polissacarídeos

➤ (Polímeros de alto p.m. de ácido galacturônico em ligação α -1,4)

❑ Formam redes complexas - formam gel com cálcio

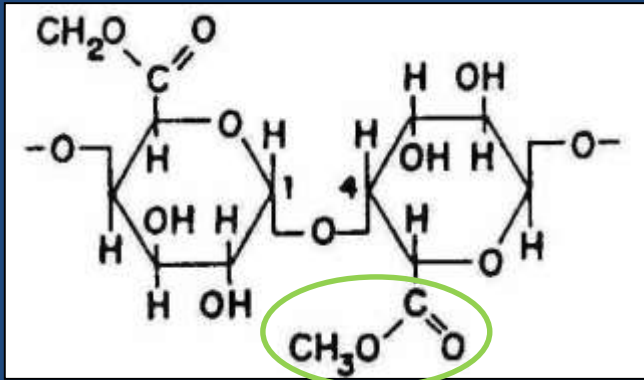
a) Ácido péctico

- Polímero com 5/10 unidades de ácido galacturônico
- Carboxilas livres
- Baixa solubilidade em H₂O



b) Ácido pectínico ou pectina

- Polímero com 200 unidades de ác. galacturônico
- 50-80% carboxilas metiladas
- Maior solubilidade em H_2O



Ácido pectínico $\rightarrow$ -75% carboxilas metiladas

Pectina $\longrightarrow$ +75% carboxilas metiladas

c) Protopectina

- Polímero com 1.000-2.000 unidades de ác. galacturônico
- Insolúvel em H_2O (temperatura ambiente)

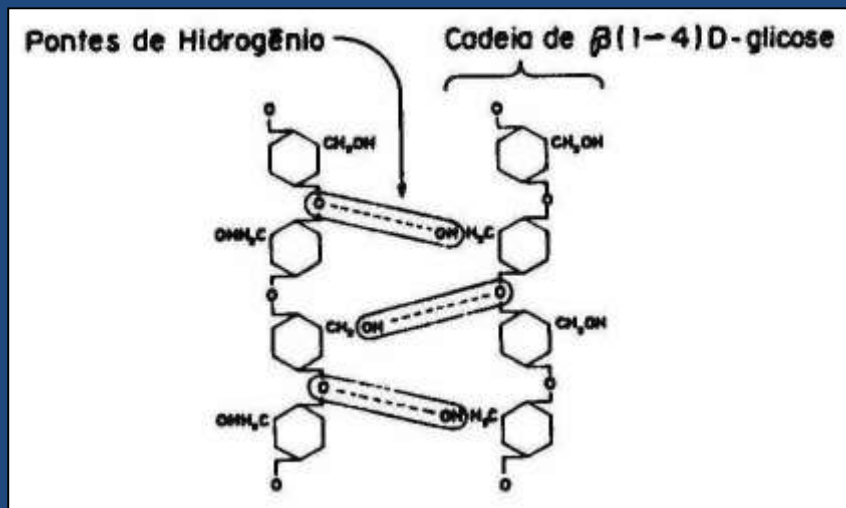
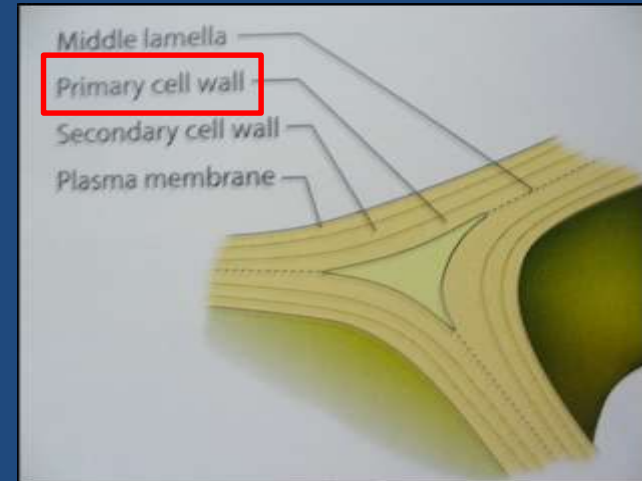
PAREDE CELULAR

2) PAREDE PRIMÁRIA

- Celulose
- Hemicelulose
- Substâncias pécicas

□ Celulose

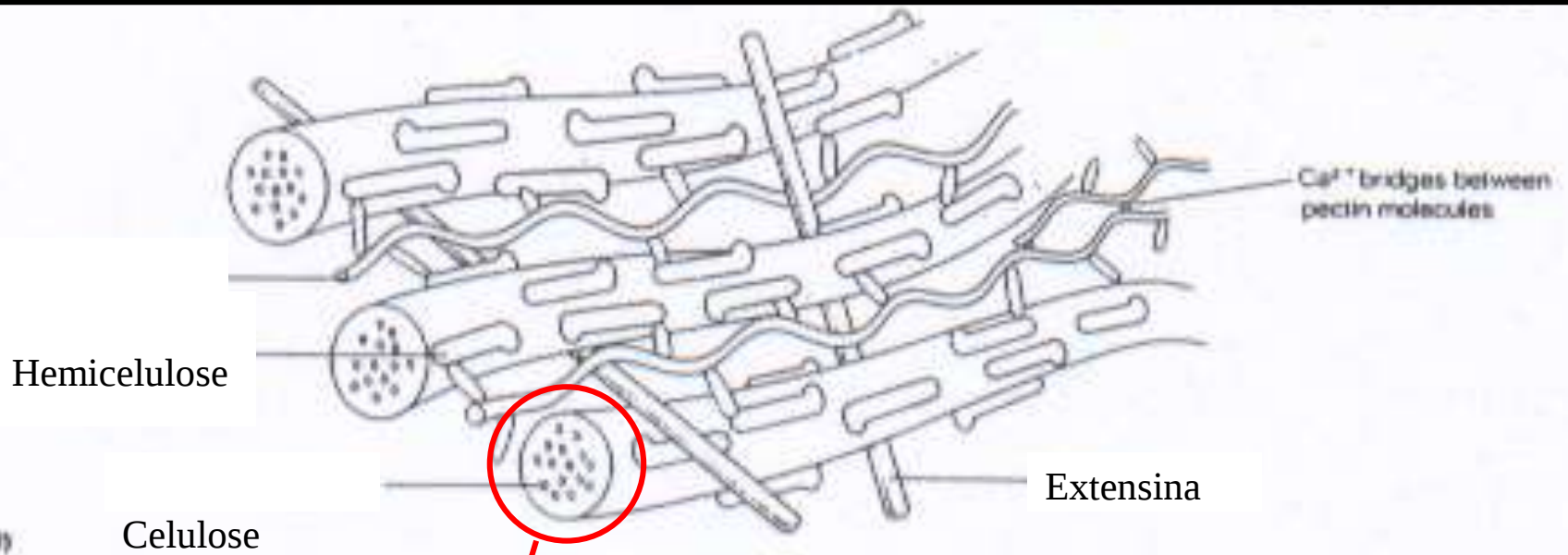
- Longas cadeias de D-glicose em ligação β -1,4
- Substância mais abundante no reino vegetal
- Maior componente estrutural da parede celular (microfibrila)
- Substância cristalina / insolúvel (forma nativa)



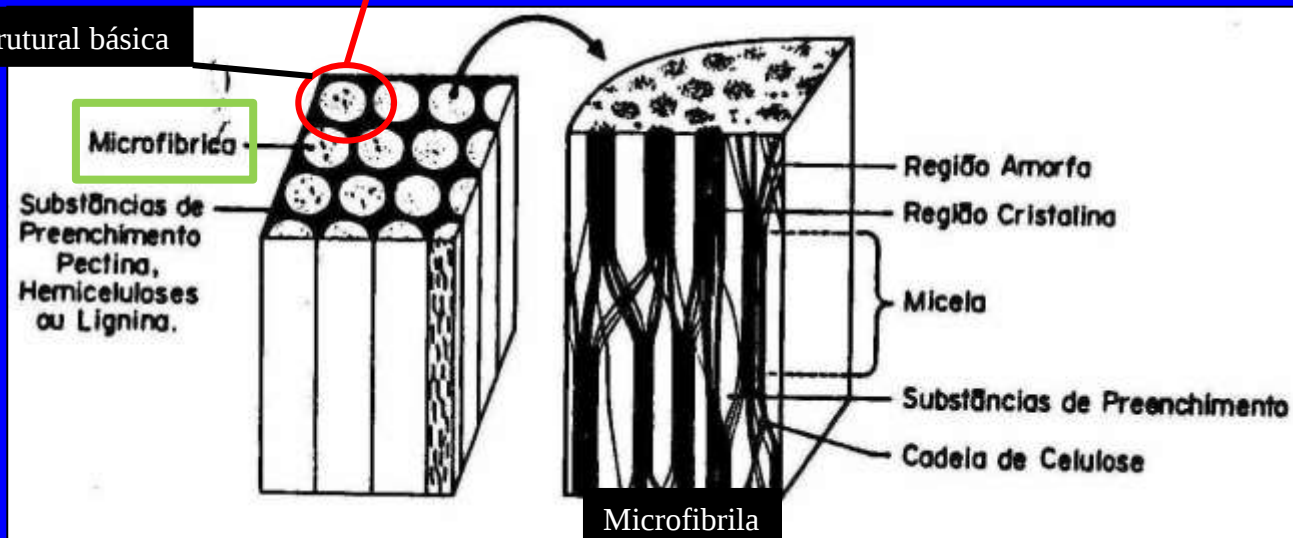
Cellulose content in tissues

- Nonwoody grasses	12%
- Mature wood	50%
- Cotton fibers	90%

Parede celular



Unidade estrutural básica



□ Hemicelulose

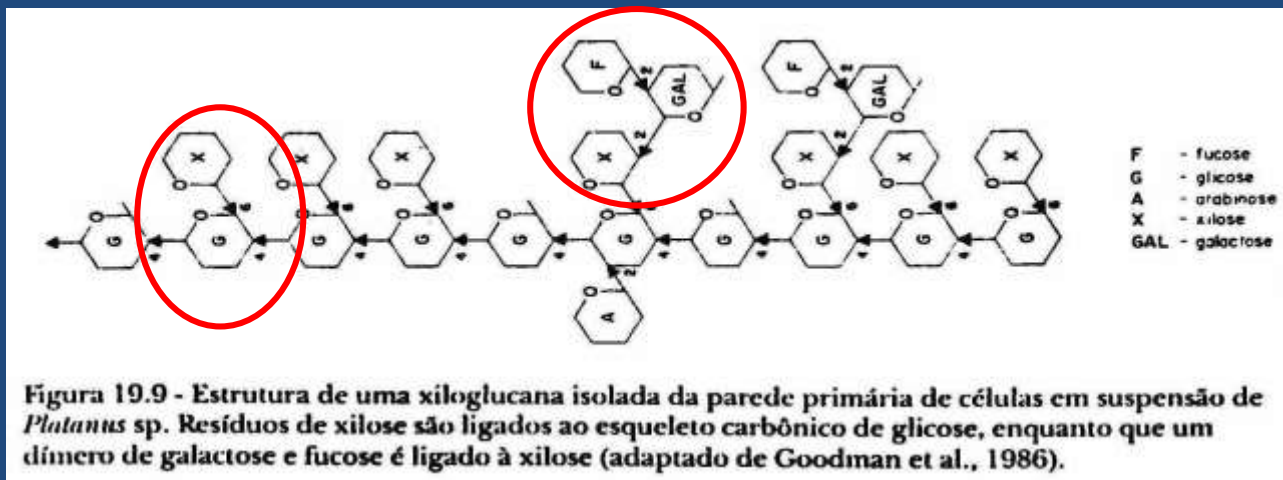
➤ Polímeros de vários monossacarídeos e seus derivados: D-glicose, D-galactose, D-manose, L-arabinose, D-xilose, L-ramnose / ácidos urônicos

➤ Xilanas (polímeros de xilose) - principal tipo de hemicelulose (xilose, arabinose, ácido urônico)

xiloglucana → glicose + xilose (predominante em dicotiledôneas)

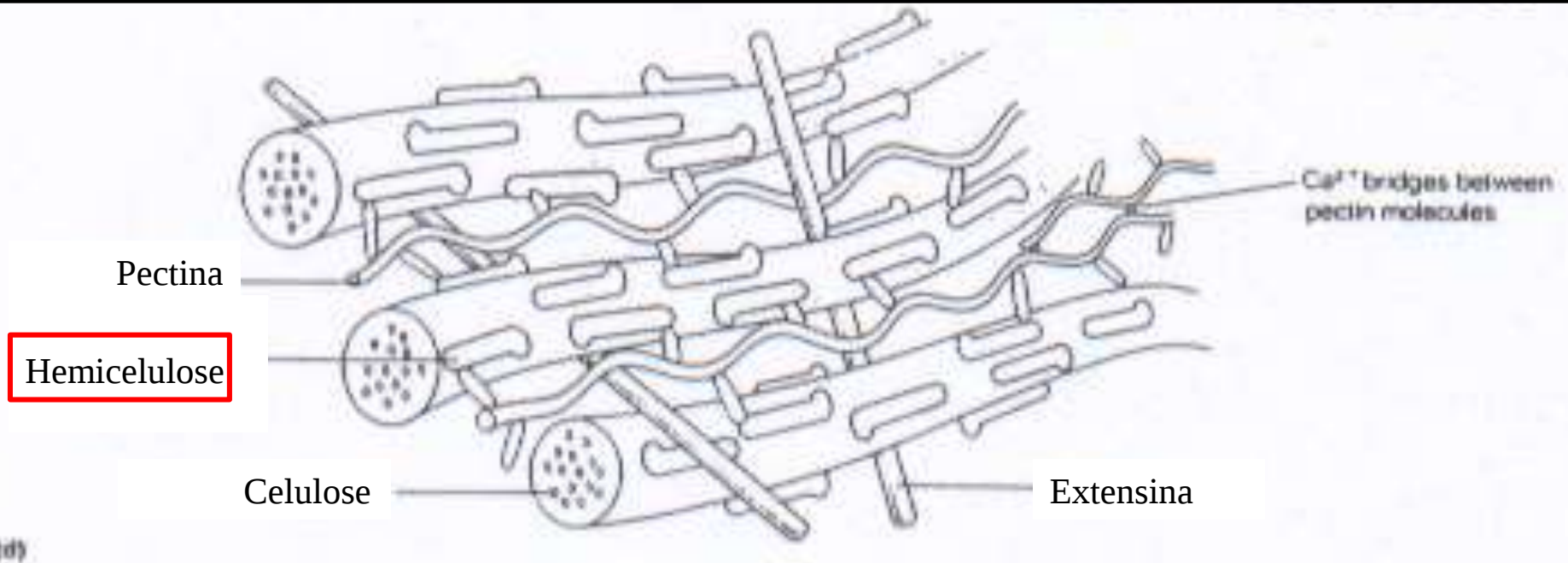
Pouco estudadas

- estrutura complexa
- baixa solubilidade
- extração difícil



□ Hemicelulose

- Principal constituinte da parede celular primária
- Efetua a conexão das frações péctica / celulósica nas paredes
- Ligam-se à celulose por pontes de hidrogênio / covalentemente à fração péctica



PAREDE CELULAR

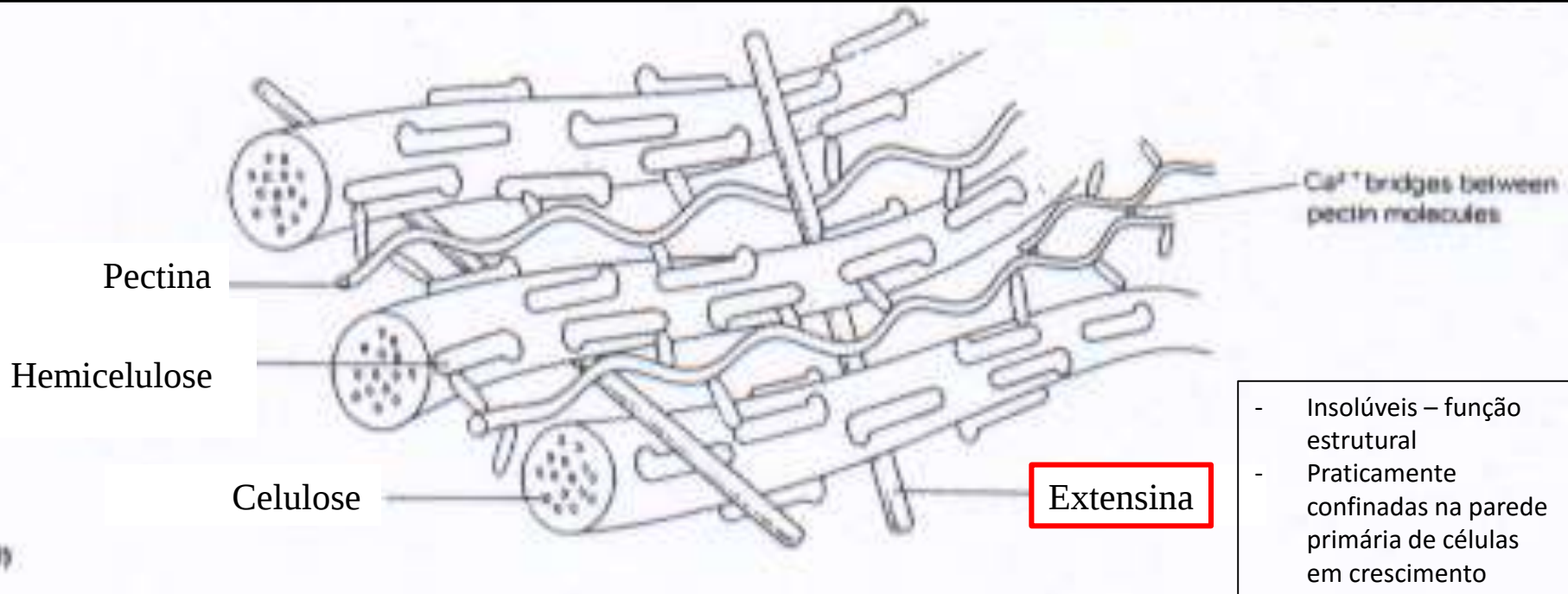
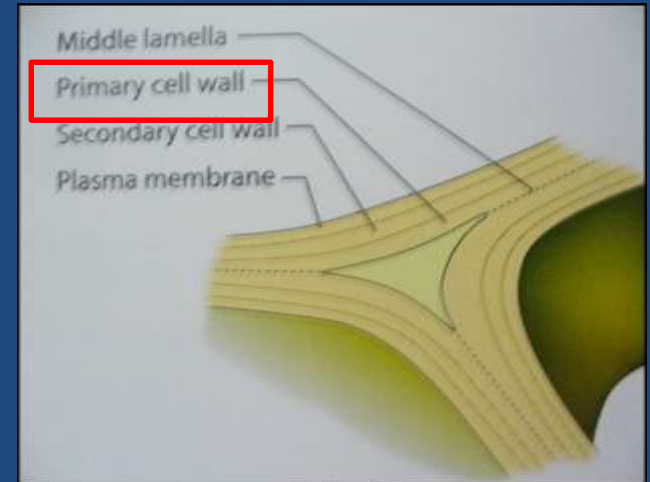
□ Proteínas

- Em geral conteúdo < 10%

➤ **Glicoproteína rica em hidroxiprolina**

(extensina)

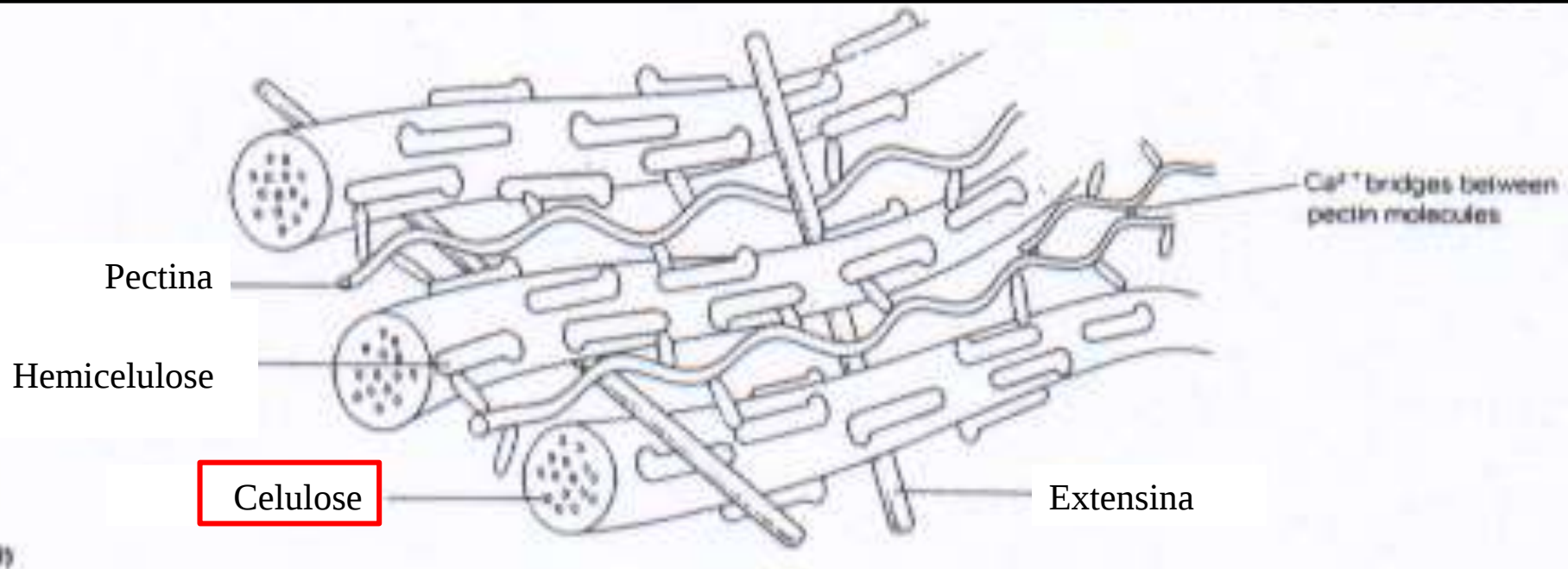
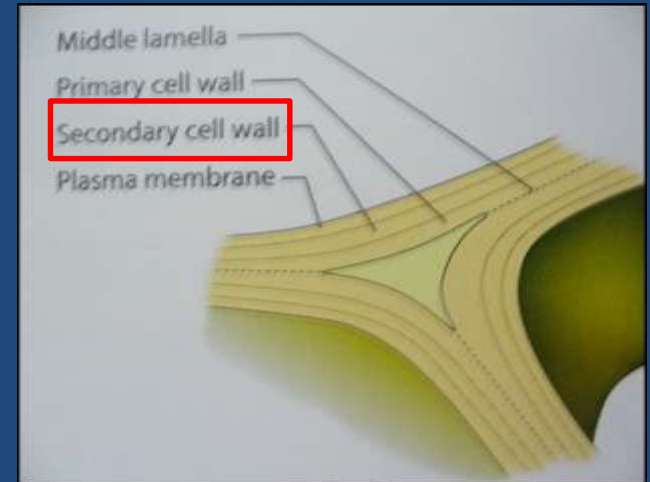
→ (galactose + arabinose)



PAREDE CELULAR

3) PAREDE SECUNDÁRIA

- Basicamente celulose



PAREDE CELULAR

Tabela 34.1 - Principais polímeros das paredes celulares de plantas dicotiledôneas (modificado de Goodman et al., 1986).

Polímeros	Peso em relação à parede celular (%)
Celulose	30
Hemiceluloses	
Xiloglucana	19
Glucouronoarabinoxilana	5
Polissacarídeos pécticos	
Homogalacturonana	6
Ramnogalacturonana I	7
Ramnogalacturonana II	3
Arabanas, galactanas e arabinogalactanas	18
Glicoproteína rica em hidroxilprolina	12

PAREDE CELULAR

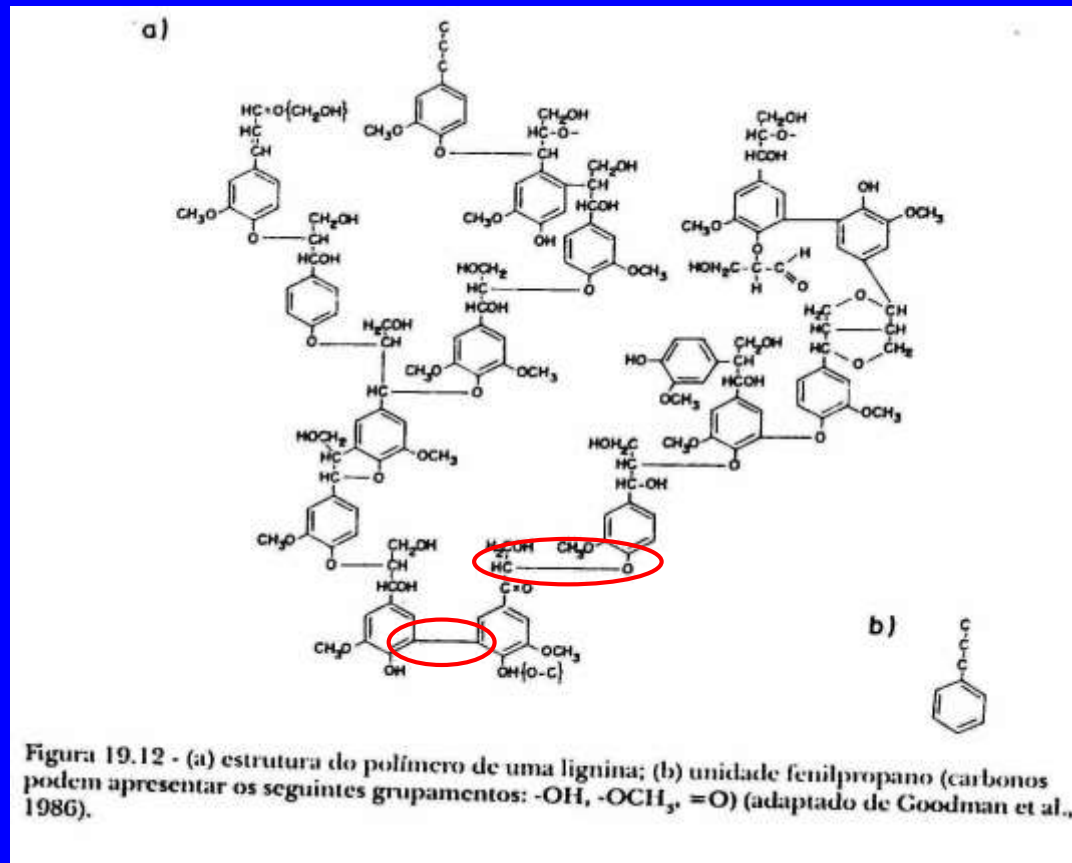
LIGNINA

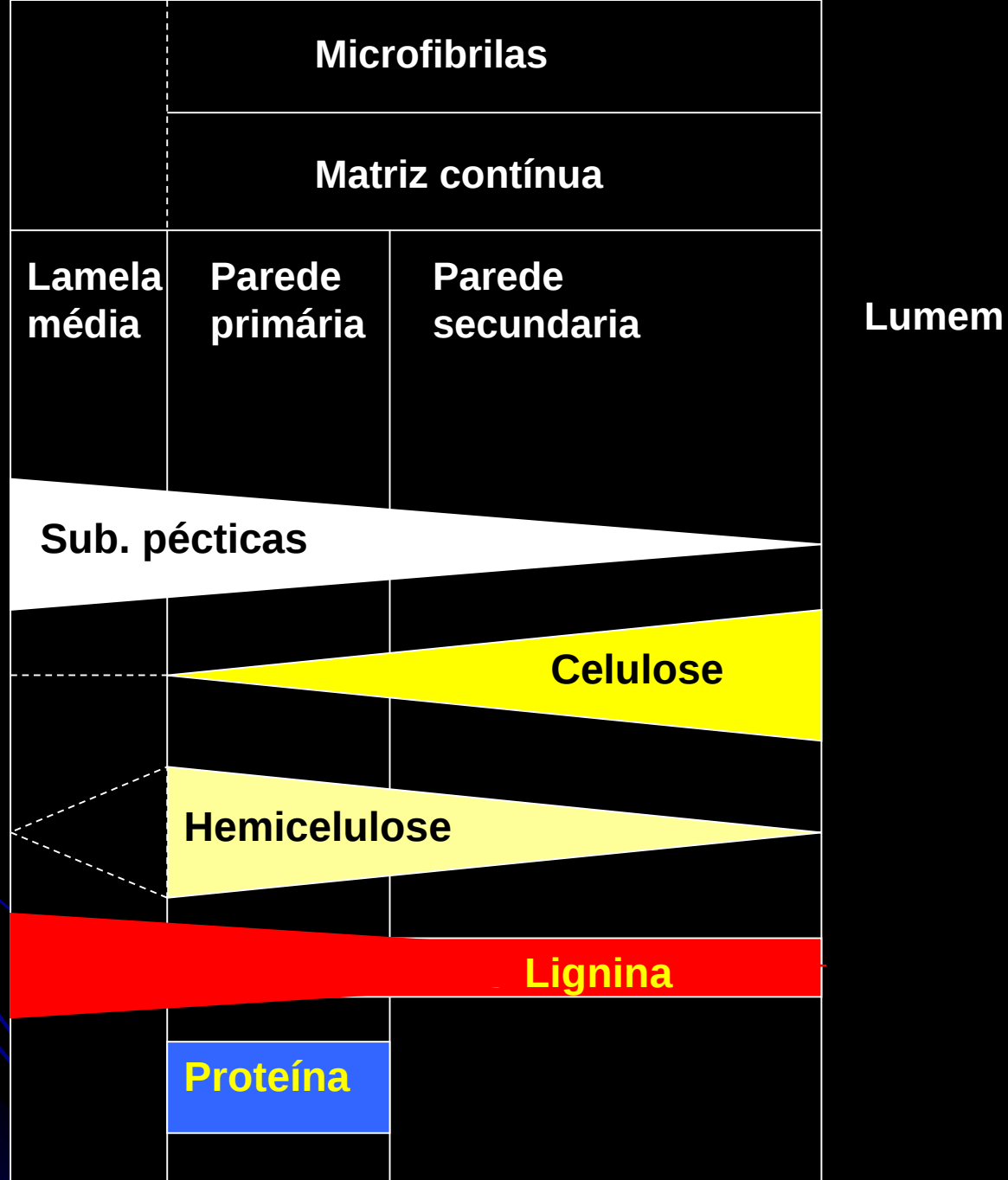
- Importante tecidos lenhosos (fibras, vasos do xilema)
- Alta estabilidade (mais resistente a degradação enzimática do que qualquer outra substância)
- Deposição após a maturação da parede celular (substitui as moléculas de água)
- Plantas lenhosas adultas – 15 a 38% (segunda em relação a celulose)

PAREDE CELULAR

LIGNINA

- Polímero ramificado, amorfo, tri-dimensional
- Álcoois cinâmicos + fenilpropanóides
- Formada pela condensação oxidativa (ligações C-C e C-O) entre unidades fenilpropanóides (peroxidases)





PAREDE CELULAR

SUBERINA*

- Característica de células de cortiça
- Polímero insolúvel associado com ceras solúveis
- Polímero: fenóis, ácidos graxos, ácidos carboxílicos, álcoois
- Estrutura complexa

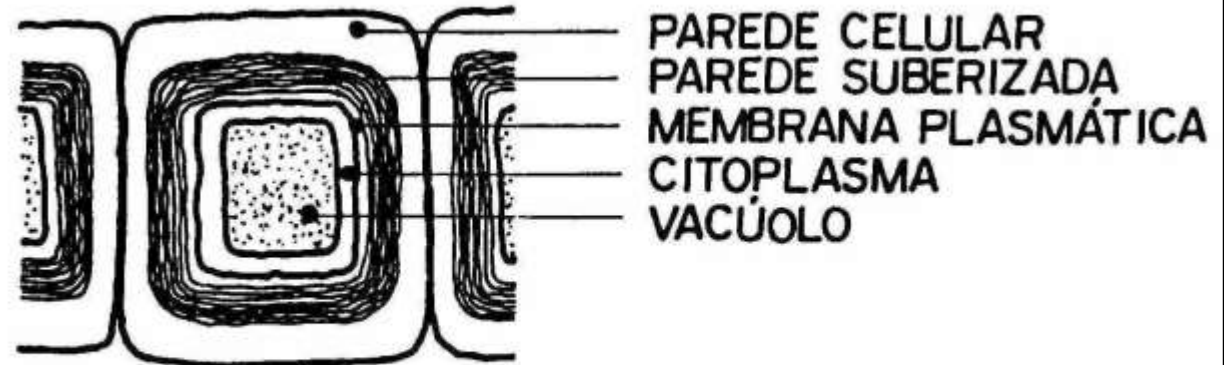
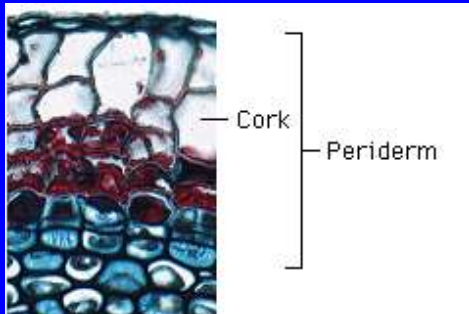


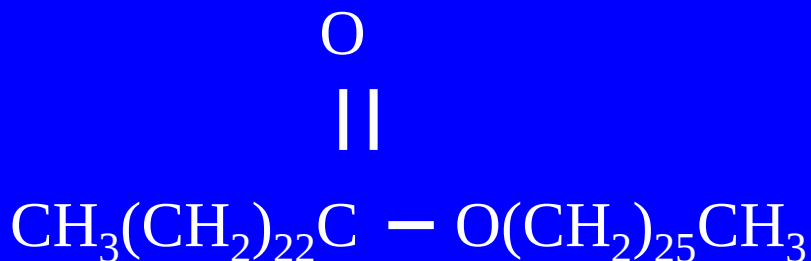
Figura 19.5 - Representação esquemática de paredes celulares suberizadas (adaptado de Kolattukudy, 1985).

* Principal componente da camada protetora dos órgãos subterrâneos

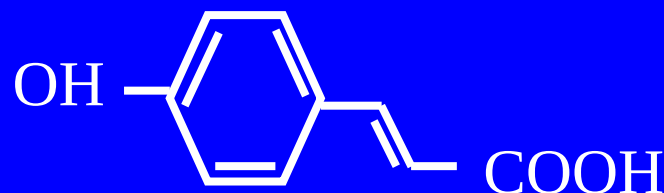
Suberina

Polimerização entre:

Éster de ácido graxos



Ácido *p*-cumárico



Ácido graxo de cadeia longa

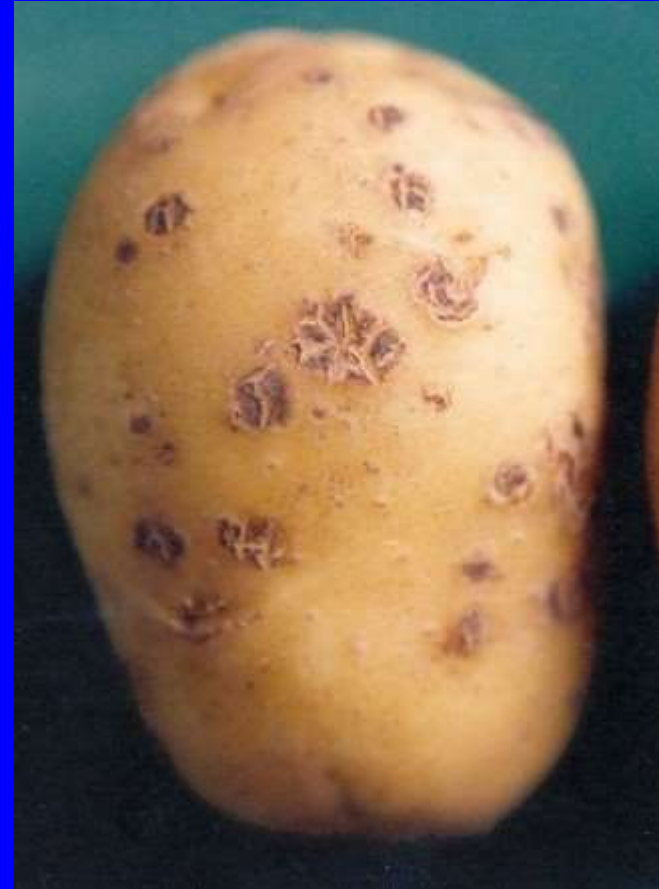


Álcool de cadeia longa



Suberinases na patogenicidade

*Streptomyces scabies** x batata



* Produz uma esterase degradadora da suberina

Enzimas

- A maior parte: extracelular / induzível

- Cutinases
 - Pectinases
 - Celulases
 - Hemicelulases
-

- Proteinases
- Lipases
- Amilases
- Nucleases

Enzimas pectolíticas (pectinases)

- Envolvidas na degradação das substâncias pécticas
 - As enzimas mais estudadas no tocante ao papel durante a patogênese
-

Maceração dos tecidos

Separação das células e morte das mesmas,
devido a destruição da integridade estrutural da lamela média

(Podridões de órgãos de reserva)

Pectinases x podridões



Erwinia e Pseudomonas -
Repolho



Erwinia - Batata



Erwinia - Tomate



Phomopsis- Morango



Monilinia - Pessego

Enzimas pectolíticas (pectinases)

Tabela 19.2 - Classificação das principais enzimas degradadoras da pectina e ácido pectico.

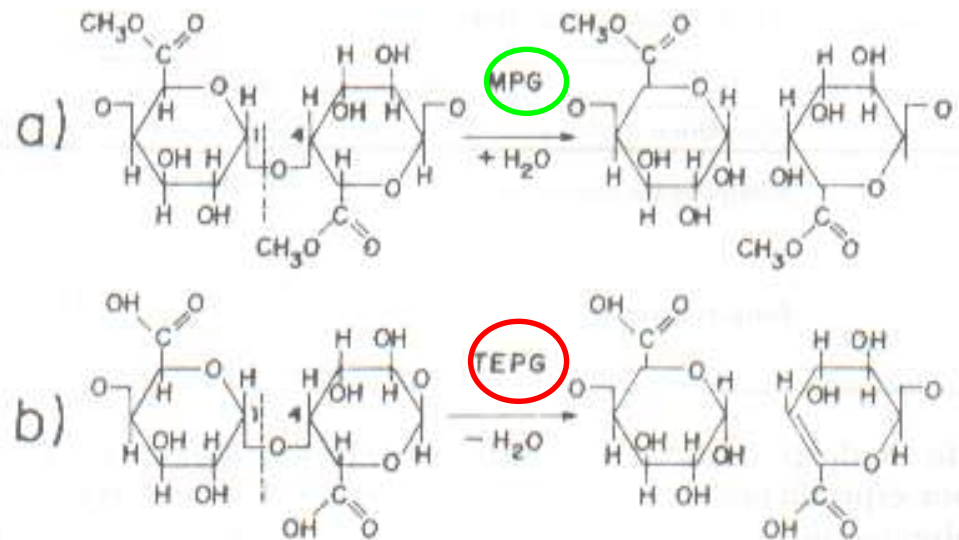
Substrato	Mecanismo de ação	
	Hidrolítico	Beta-eliminativo
Pectina (ácido pectínico)	Metilpoligalacturonases (MPG)	Trans-eliminases do ácido pectínico (TE) (= pectina liases)
Ácido pectico (ácido poligalacturônico)	Poligalacturonases (PG)	Trans-eliminases do ácido poligalacturônico (TEPG) (= liases do ácido pectico)
	(pH 4,5 – inibidas por cálcio)	(pH 8,0 – 10,0 – necessitam cálcio)

Poligalacturonases (MPG)

- Quebram a cadeia pectica por hidrólise

Pectina liase / liase do ácido pectico (TEPG)

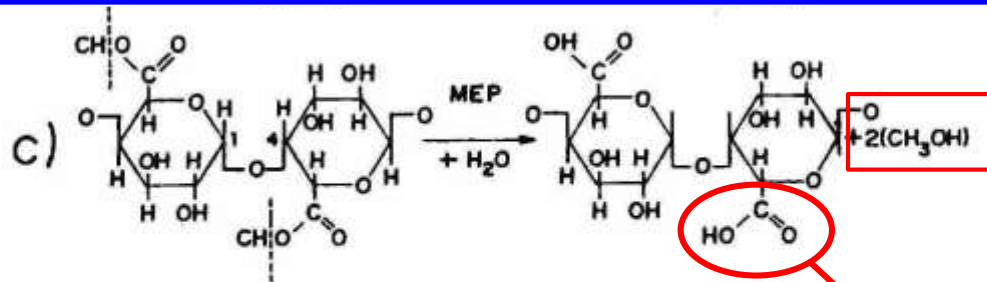
- Quebram a cadeia pectica pela remoção de uma molécula de água
- Libera produtos com uma ligação dupla não saturada



Enzimas pécticas (pectinases)

Pectina metil esterase (MEP)

- Remove pequenas ramificações da pectina (demetilação)
- Não altera o comprimento da cadeia
- Altera a solubilidade



(Grupo carboxila livre reage com cálcio ou outros cátions multivalentes para formar conexões cruzadas rígidas entre as cadeias pécticas)

Maceração do tecido

- Sintoma comum devido a digestão da lamela média (separação das células)
- Endopoligalacturonases / endopectato liases

Afrouxam estrutura parede celular primária



Provavelmente a célula morre devido ao estresse osmótico

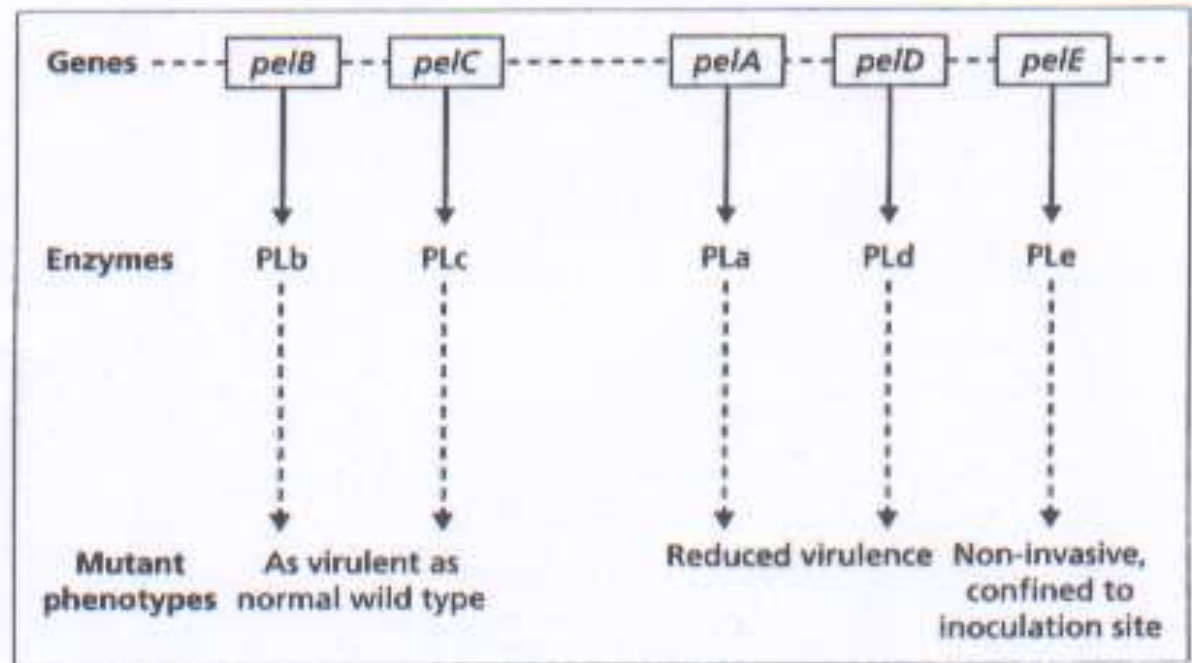
(Protoplasma rompe / perda permeabilidade seletiva membrana plasmática)

Pectinases —————> “Plugs” causam oclusões nos vasos – Doenças vasculares (murcha)

Enzimas pectolíticas (pectinases)

Genes da pectato liase (*pel*) em *Erwinia chrysanthemi*

Fig. 8.4 Diagrammatic version of the organization of pectate lyase (*pel*) genes in *Erwinia chrysanthemi*, showing two gene clusters producing different pectate lyase isoenzymes (PL), and the effect of mutations disabling each gene on the virulence of the pathogen.



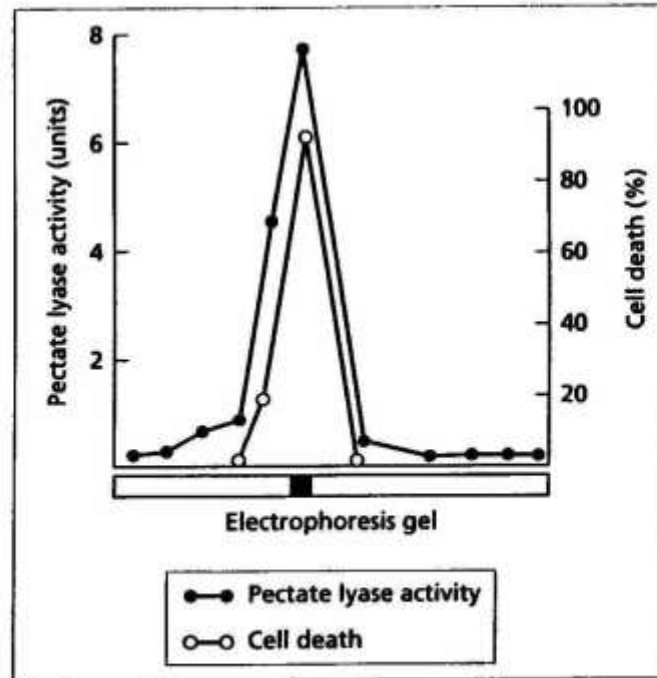


Fig. 8.3 Separation of a pectolytic enzyme (endopectate lyase) from *Erwinia* by acrylamide gel electrophoresis. The enzyme has migrated in the gel as a single band. Note that high enzyme activity coincides with greatest lethal activity towards potato cells. (Data from Basham & Bateman 1975.)

Enzimas

- A maior parte: extracelular / induzível

- Cutinases
 - Pectinases
 - Celulases
 - Hemicelulases
-

- Proteinases
- Lipases
- Amilases
- Nucleases

Celulases*

➤ Sistema multi-enzimático

Celulose nativa



B-1,4-D-glucanase

Resíduos de celulose cadeia mais curta



B-1,4-D-glucana celobiohidrolase

Celobiose



B- Glucosidase (celobiase)

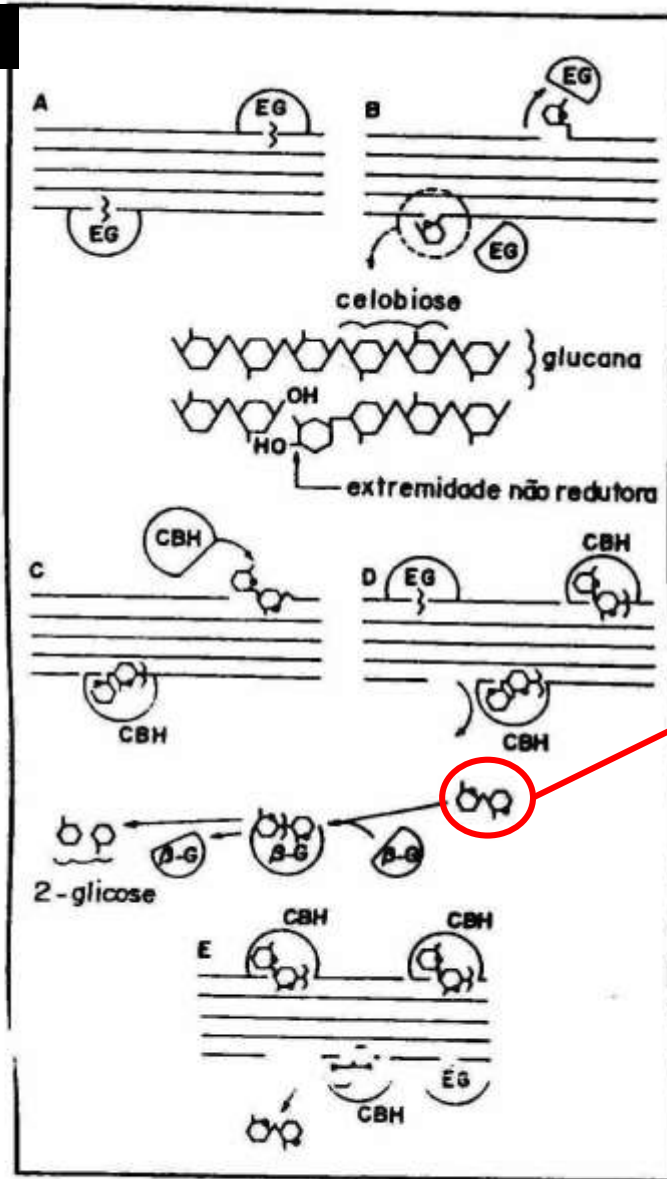
Glicose

- Materiais parede celular – amolecimento / degradação
- Doenças vasculares - grandes moléculas interferem com movimento de água

A – Celulose nativa

B – Resíduos de
cadeia mais curta

B-1,4-D-glucanase – (EG)



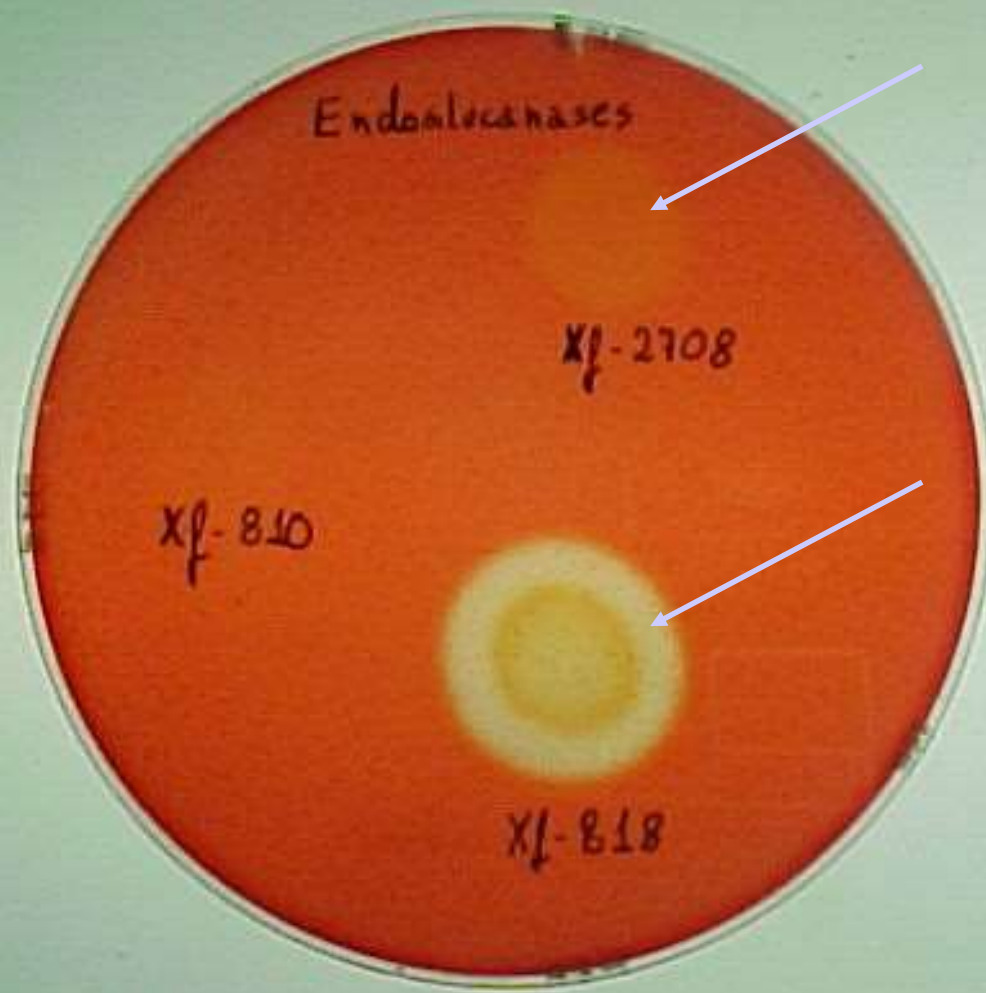
B-1,4-D-glucana celobiohidrolase - (CBH)

B- Glucosidase (celobiase) – (B-G)

Celobiose
(glicose + glicose)

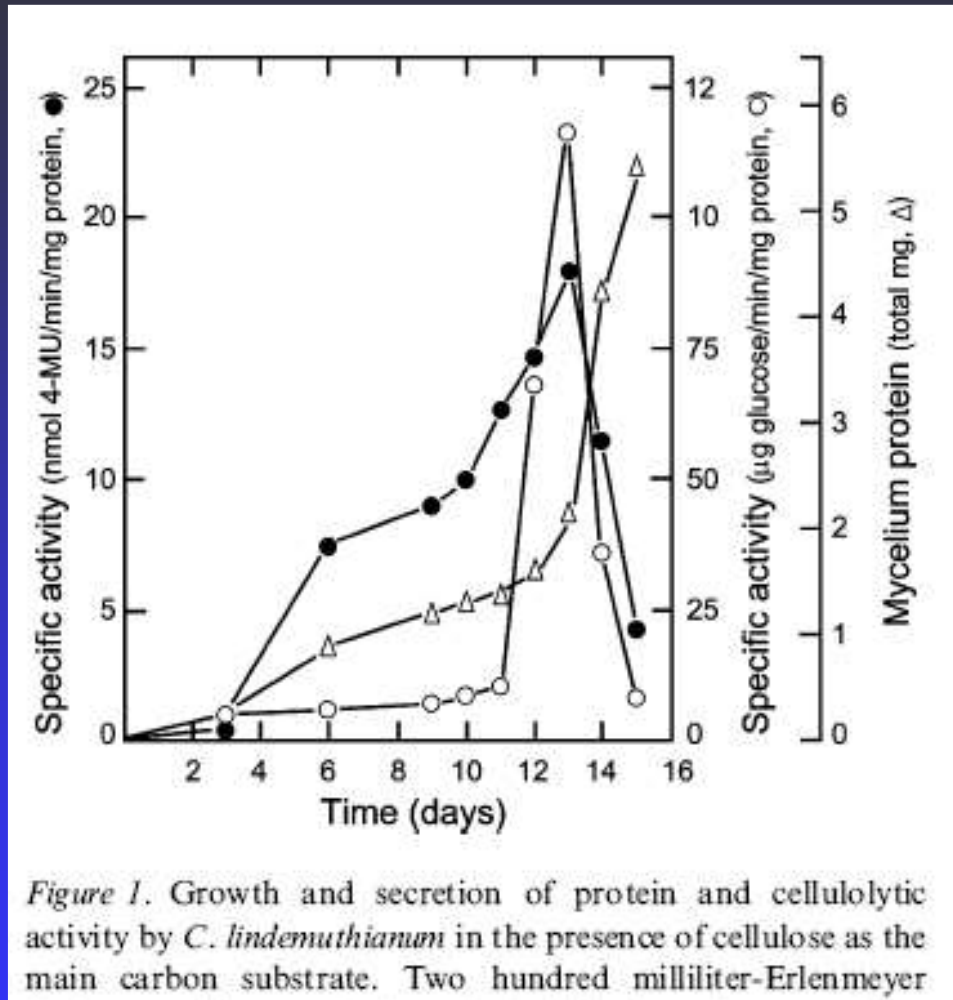
Figura 19.11 - Complexo enzimático envolvido na hidrólise das cadeias poliméricas de celulose: β -1,4 D-glucanase (EG); β -1,4 D-glucana celobiohidrolase (CBH); β -glucosidase (β -G) (adaptado de Goodman et al., 1986).

Ensaio p/ atividade de endoglucanases



Halo indica
atividade
enzimática

Celulases*



* Enzyme activity measured by hydrolysis of 4-methylumbelliferyl-B-D-celotrioside (4-MU) or by the release of glucose from carboxymethylcellulose

Hemicelulases*

- Xilanases
- Galactanases
- Glucanases
- Arabinases
- Manases

* Nome depende do monômero liberado do polímero degradado



Lignases*

(Ligninases)

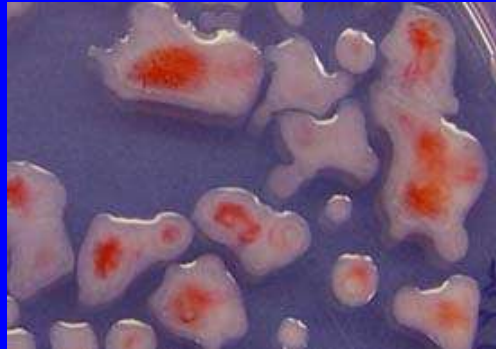
- Basidiomicetos



“Brown-rot fungi” – degradam mas não utilizam

“White-rot fungi” – degradam e utilizam

Celulases e Hemicelulases



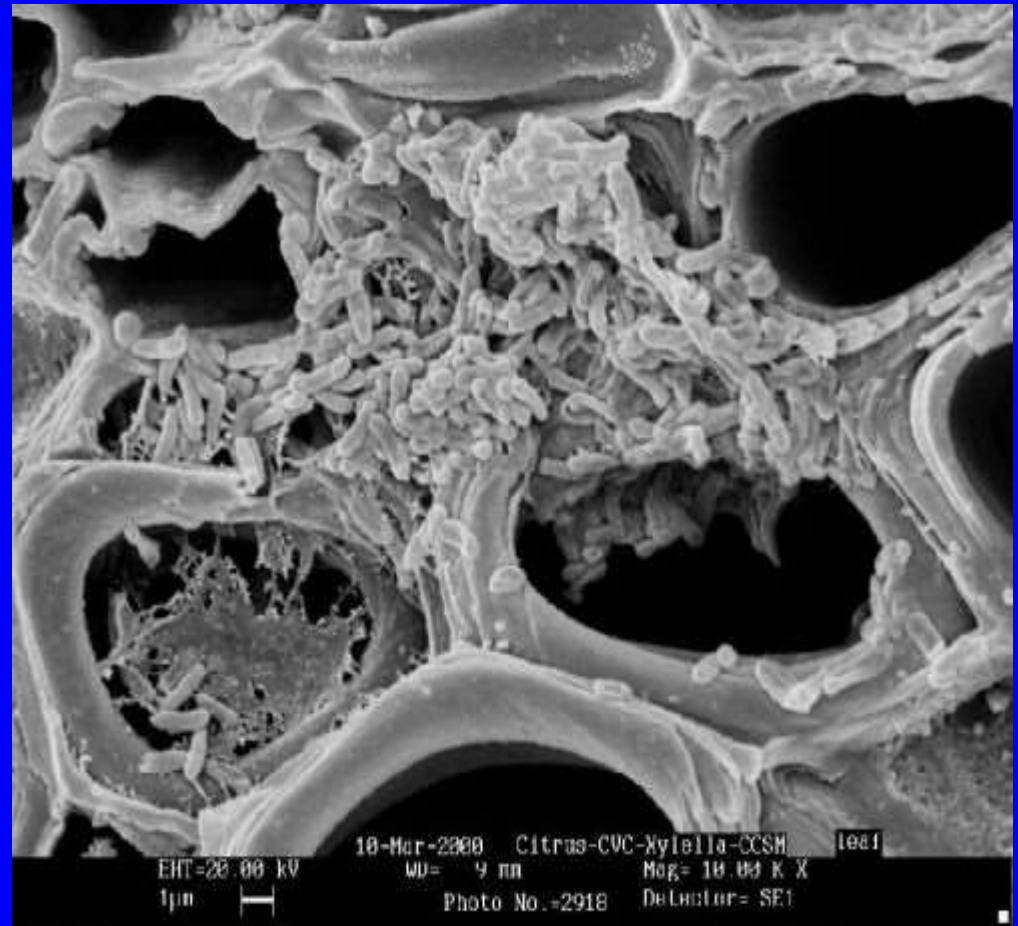
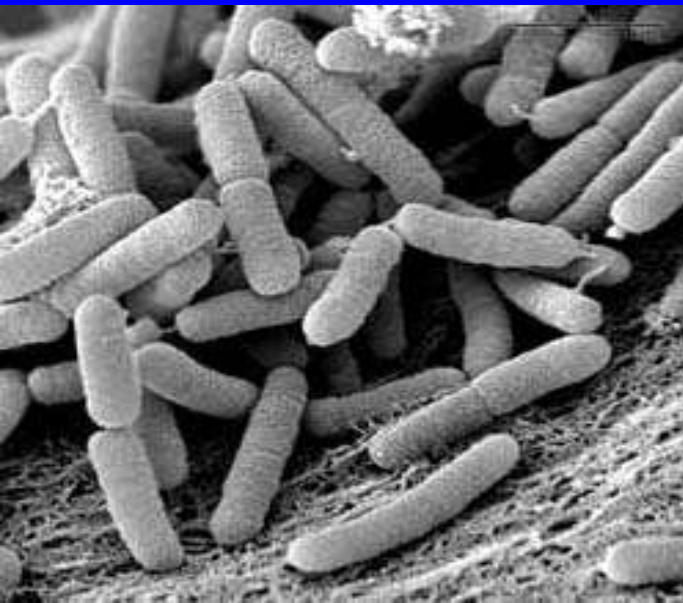
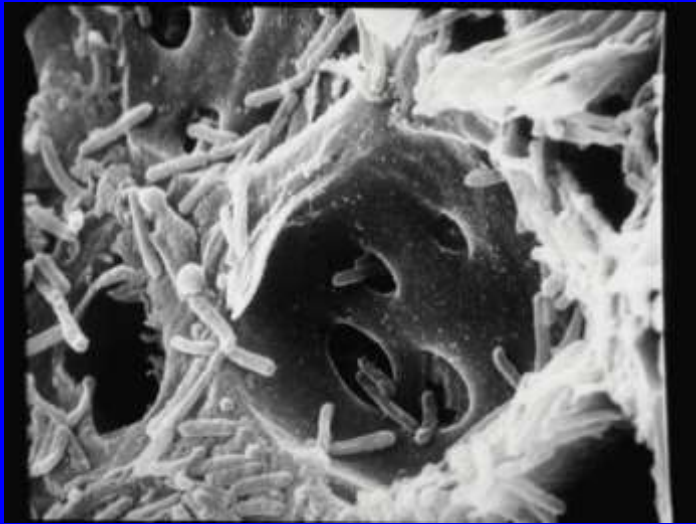
Ralstonia solanacearum



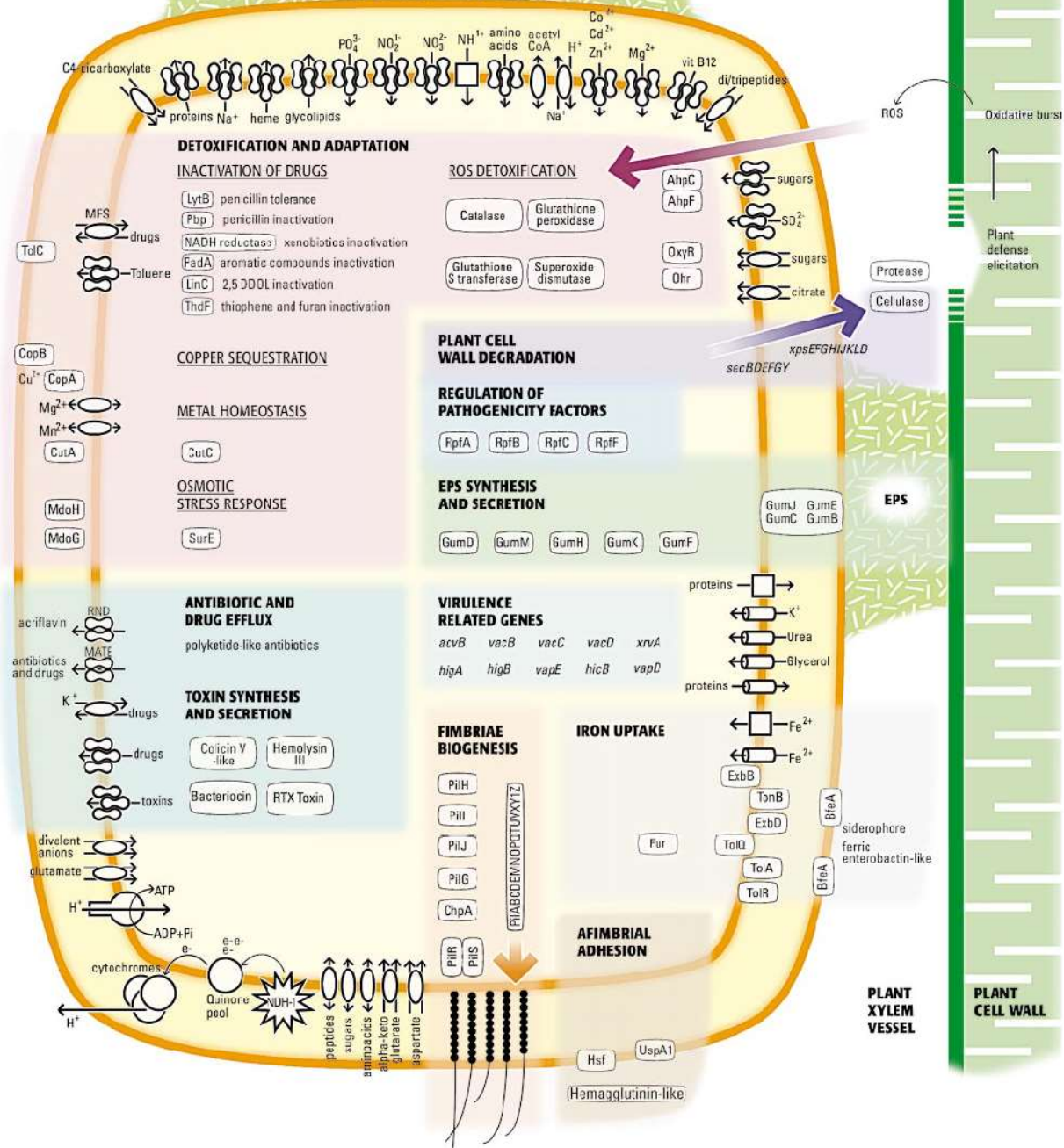
*Phytophthora
infestans*

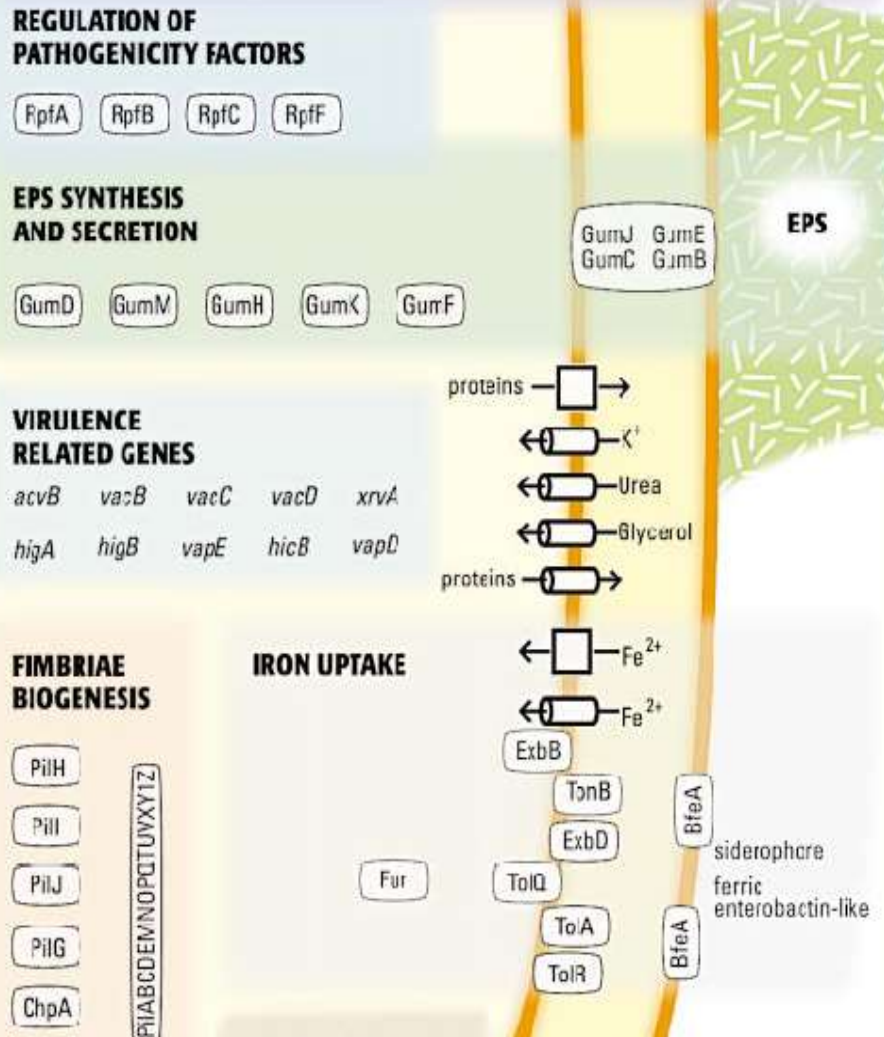
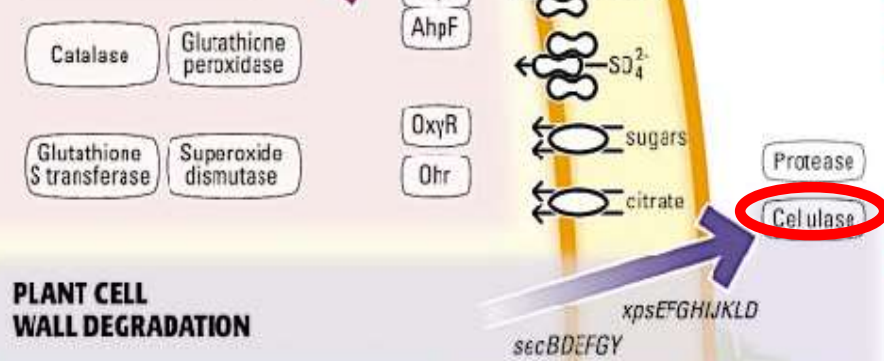
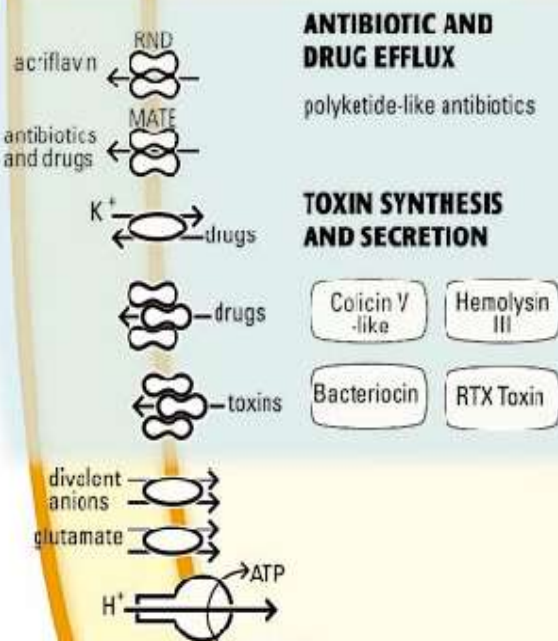
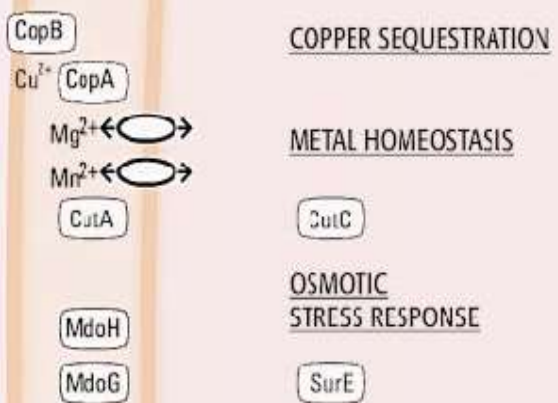
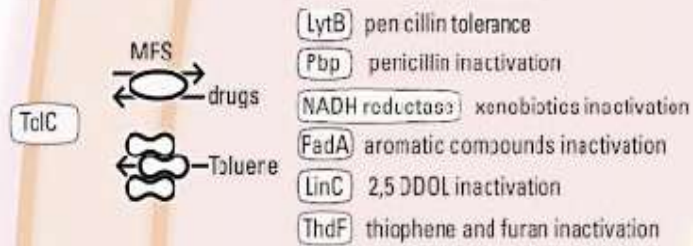


Celulases e Hemicelulases



Xylella fastidiosa - citrus





Enzimas

- A maior parte: extracelular / induzível

- Cutinases
 - Pectinases
 - Celulases
 - Hemicelulases
-

- Proteinases
- Lipases
- Amilases
- Nucleases

Membrana plasmática

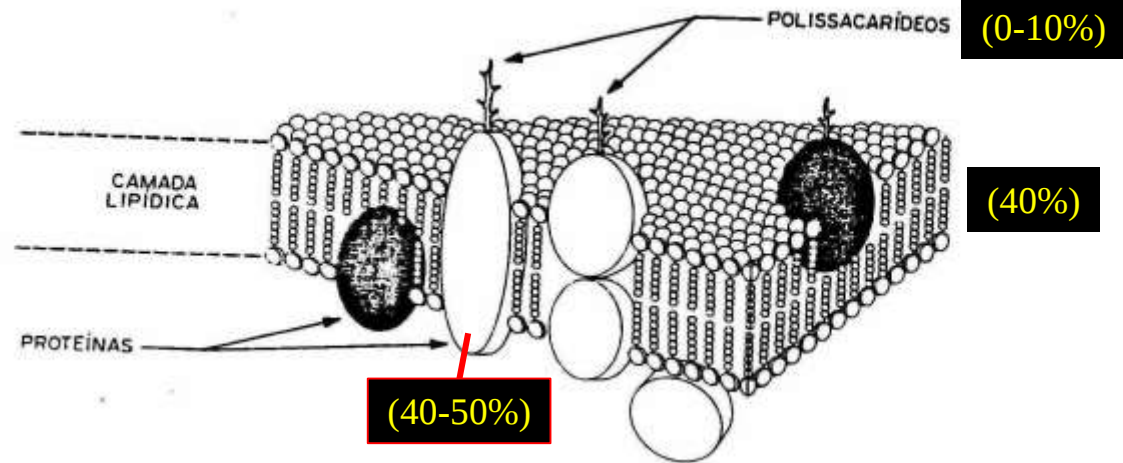


Figura 19.13 - Representação esquemática da estrutura da membrana plasmática (adaptado de Goodman et al., 1986).

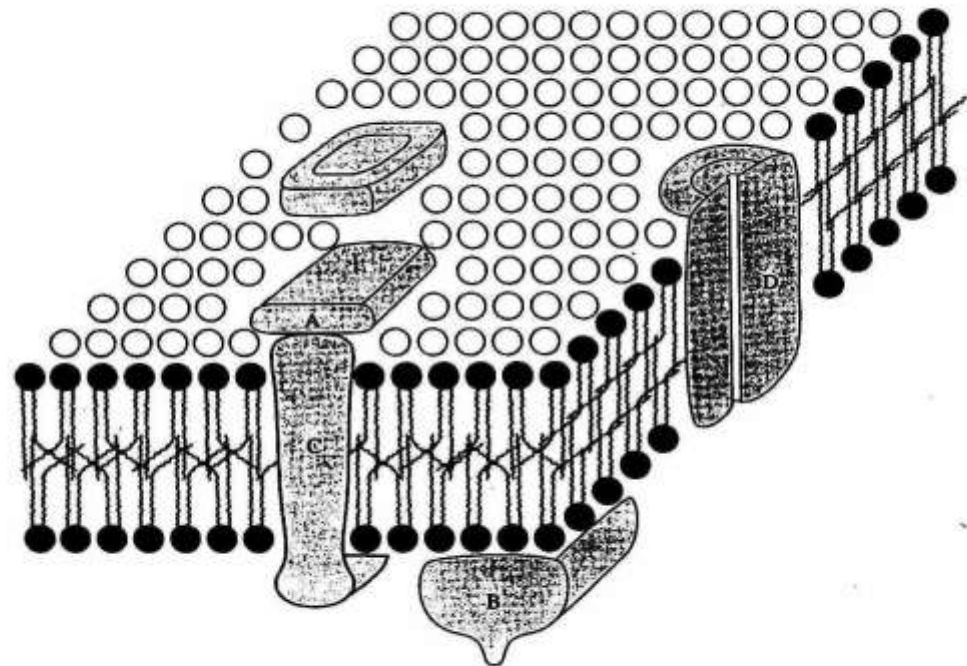


Figure 1.8 Fluid mosaic model of membrane structure. Circular heads (in black) denote polar regions of individual phospholipid molecule, the tails denote lipophilic regions and the grey structures denote proteins. Proteins A and B are extrinsic proteins (non-amphipathic) and C and D are intrinsic proteins (amphipathic). A is attached to the polar region of C, and B is attached to the polar heads of the phospholipid molecule in the bilayer. (From Anderson & Beardall, 1991; with permission from Blackwell Scientific Publications, California.)

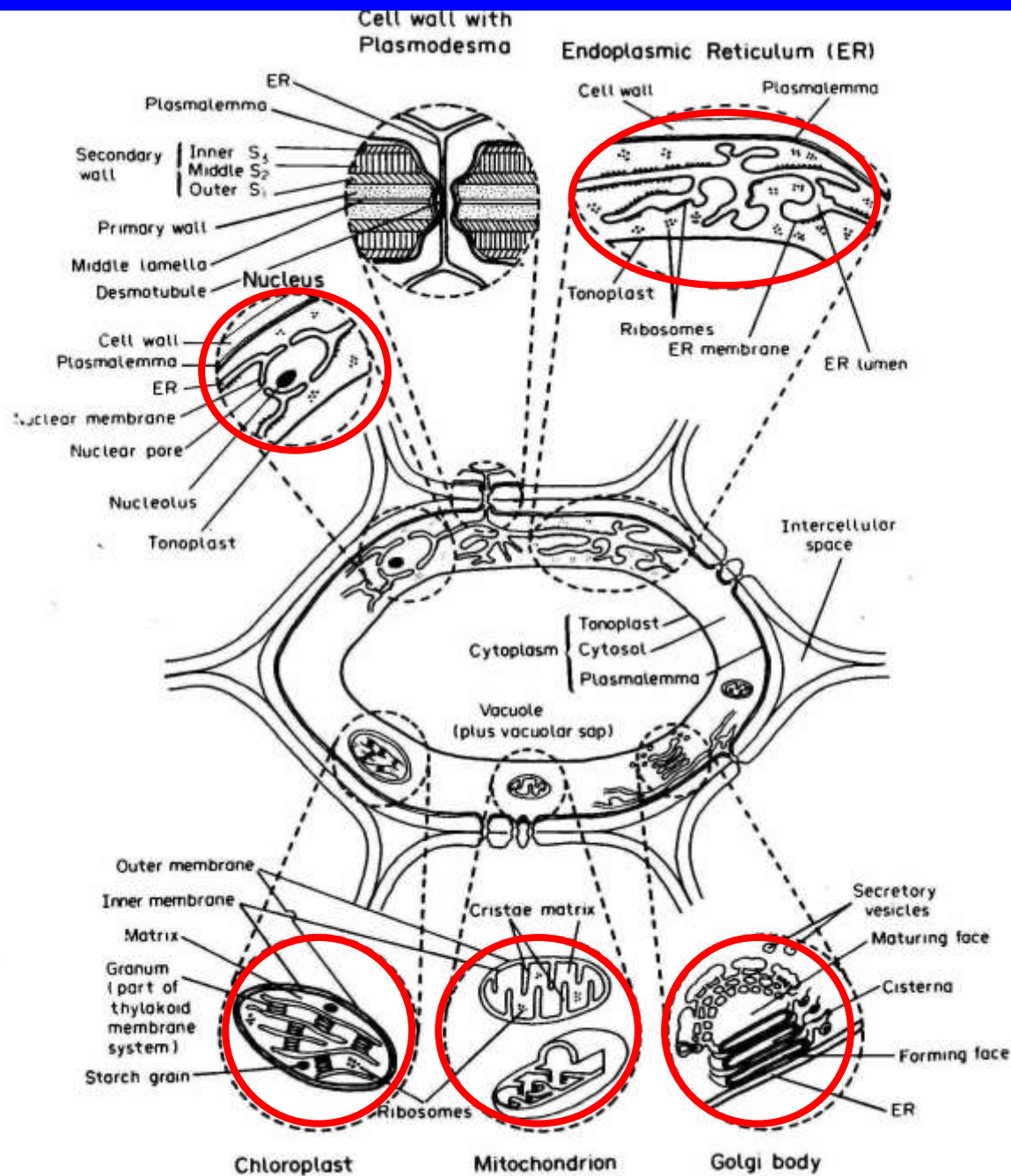


Figure 1.6 Diagrammatic representation of a plant cell. (From Goodwin & Mercer, 1983; with kind permission from Pergamon Press, Oxford.)

Enzimas produzidas por fitopatógenos

Substrato

Enzima

Ácidos nucleicos



Nucleases

Proteínas



Proteinases

Amido



Amilases

Lipídeos



Lipases

Fosfolipases

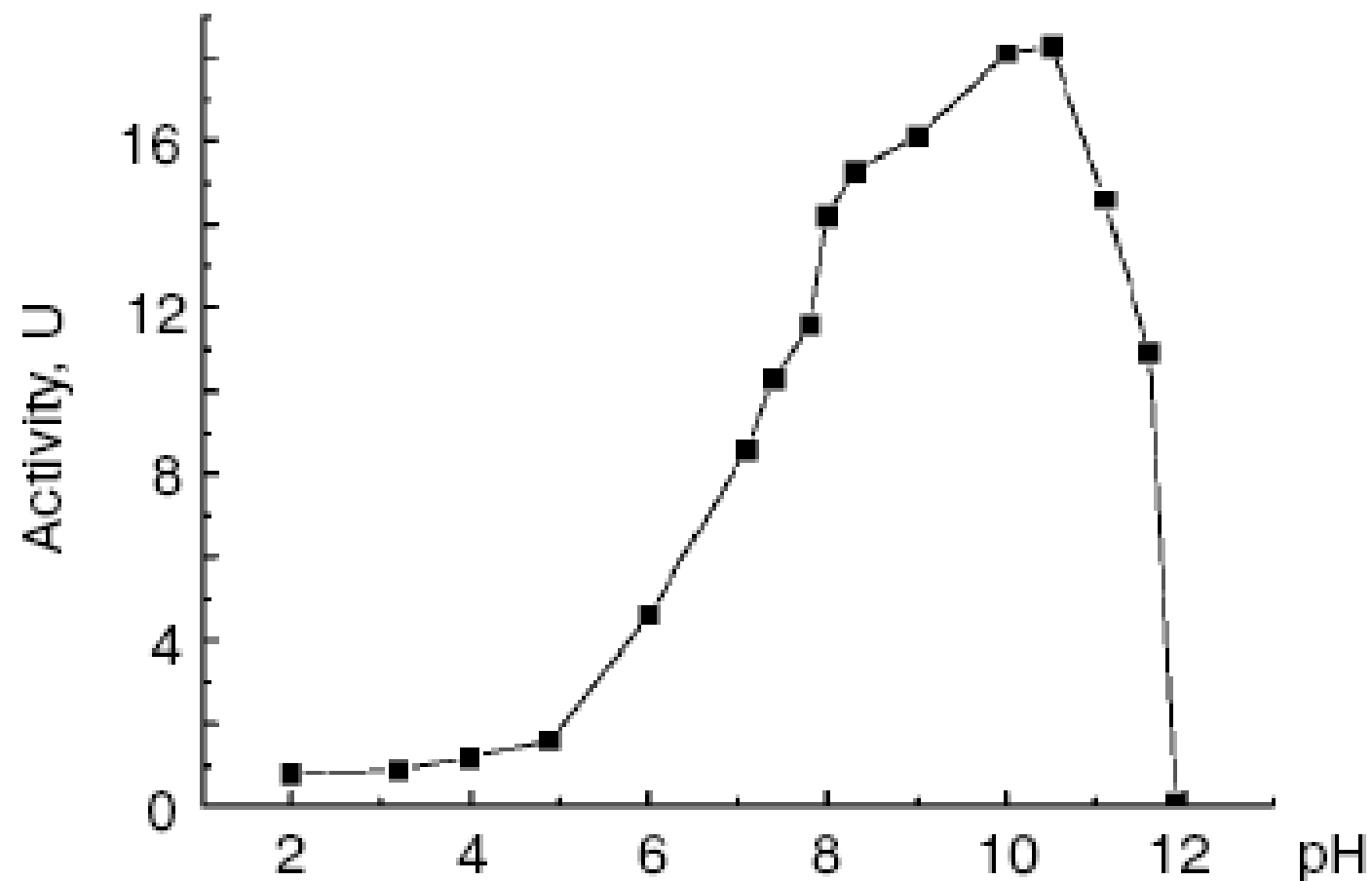
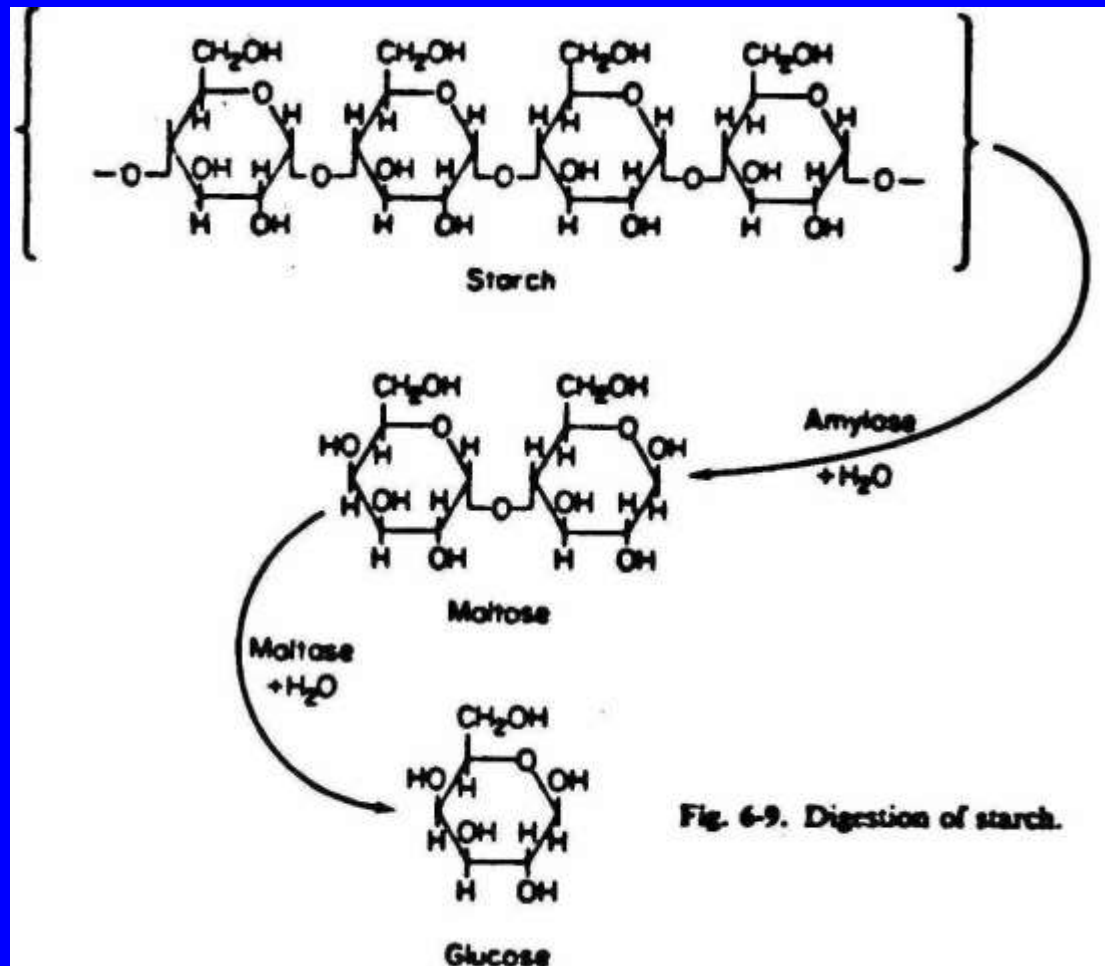


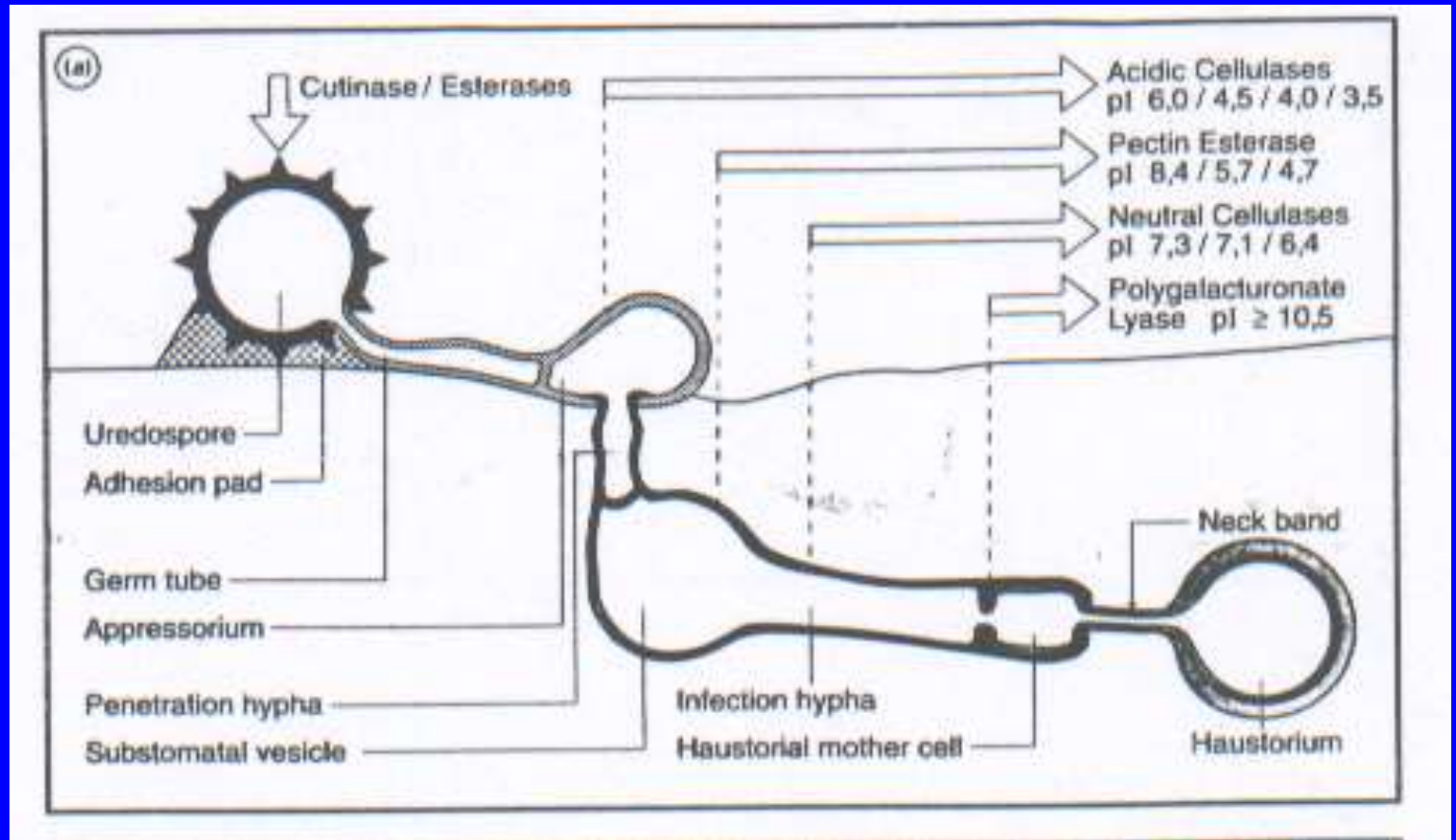
Fig. 3. Effect of pH on the activity of purified *C. gloeosporioides* proteinase determined from hydrolysis of Glp-Ala-Ala-Leu-pNa.

Enzimas produzidas por fitopatógenos



Enzimas

Uromyces viciae-fabae



Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- 1) Correlação entre a produção de enzimas *in vitro* e *in vivo*

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- 1) Correlação entre a produção de enzimas *in vitro* e *in vivo*
- 2) Uso de mutantes deficientes

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- 1) Correlação entre a produção de enzimas *in vitro* e *in vivo*
- 2) Uso de mutantes deficientes
- 3) Depleção de frações da parede celular

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- 1) Correlação entre a produção de enzimas *in vitro* e *in vivo*
- 2) Uso de mutantes deficientes
- 3) Depleção de frações da parede celular
- 4) Enzima purificada ocasiona sintomas nos tecidos

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- 1) Correlação entre a produção de enzimas *in vitro* e *in vivo*
- 2) Uso de mutantes deficientes
- 3) Depleção de frações da parede celular
- 4) Enzima purificada ocasiona sintomas nos tecidos

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- 1) Correlação entre a produção de enzimas *in vitro* e *in vivo*
- 2) Uso de mutantes deficientes
- 3) Depleção de frações da parede celular
- 4) Enzima purificada ocasiona sintomas nos tecidos
- 5) Anticorpos

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- 1) Correlação entre a produção de enzimas *in vitro* e *in vivo*
- 2) Uso de mutantes deficientes
- 3) Depleção de frações da parede celular
- 4) Enzima purificada ocasiona sintomas nos tecidos
- 5) Anticorpos
- 6) Inibidores específicos

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*
 - UV mutante
 - Isolados deficientes em poligalacturonase (menos agressivos em tomateiro)

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*
 - UV mutante
 - Isolados deficientes em poligalacturonase (menos agressivos em tomateiro)
- *Fusarium solani* f. sp. *pisi*
 - Anticorpos contra cutinase
 - Inibidor específico da cutinase (DIPF) (evitaram a infecção de hastes de ervilha)

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos x Patogênese

(Evidências)

- *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*
 - UV mutante
 - Isolados deficientes em poligalacturonase (menos agressivos em tomateiro)
- *Fusarium solani* f. sp. *pisi*
 - Anticorpos contra cutinase
 - Inibidor específico da cutinase (DIPF) (evitaram a infecção de hastes de ervilha)
- *Colletotrichum graminicola*
 - Inibidor específico da cutinase (DIPF) (evitou a infecção de mesocótilos / folhas de milho)

Enzimas Produzidas Por Fitopatógenos X Patogênese

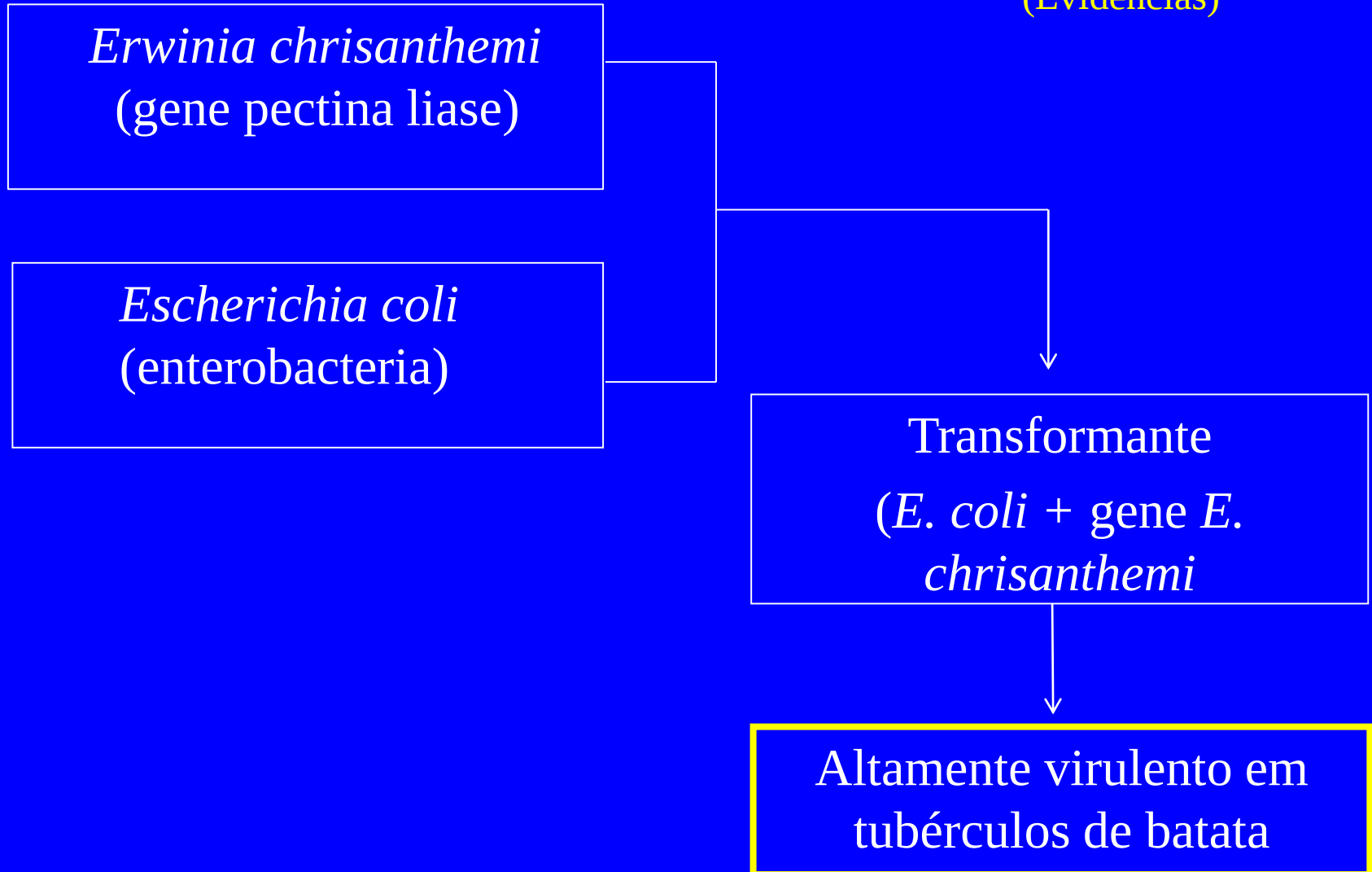
(Evidências)

Erwinia chrysanthemi
(gene pectina liase)

Escherichia coli
(enterobacteria)

Transformante
(*E. coli* + gene *E.*
chrysanthemi)

Altamente virulento em
tubérculos de batata



USP



ESALQ