

植物病原细菌分类最新进展

冯洁

(中国农业科学院植物保护研究所植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要: 随着人们对植物病原细菌研究的不断深入, 细菌分类一直处于一个变化的过程。除了传统的属被拆分成若干个属以外, 新属也不断增加, 植物病原细菌属的数量已增至近 40 个。革兰氏阴性细菌中, 传统的欧文氏菌属 (*Erwinia*) 又分出了 4 个属: 果胶杆菌属 (*Pectobacterium*)、迪基氏菌属 (*Dickeya*)、泛菌属 (*Pantoea*) 和布伦纳氏属 (*Brenneria*), 导致作物软腐病的胡萝卜果胶杆菌 (*Pectobacterium carotovorum*) 和黑腐果胶杆菌 (*P. atrosepticum*) 最初分别归在胡萝卜欧文氏菌胡萝卜亚种 (*Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*) 和黑腐亚种 (subsp. *atroseptica*); 从假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 中分出了雷尔氏菌属 (*Ralstonia*)、伯克氏菌属 (*Burkholderia*) 和噬酸菌属 (*Acidovorax*)。新种的命名更是层出不穷, 迪基氏菌属中已陆续增至 8 个种, 导致玉米细菌性茎腐病和水稻细菌性基腐病的病菌现名为玉米迪基氏菌 (*Dickeya zeae*)。有些亚种或致病变种上升为种, 导致西瓜细菌性果斑病的病原菌由燕麦噬酸菌西瓜亚种 (*Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*) 变为西瓜噬酸菌 (*Acidovorax citrulli*)。很多病原菌的学名经历了数次变更, 棉花角斑病的病原原名为野油菜黄单胞菌锦葵致病变种 (*Xanthomonas campestris* pv. *malvacearum*) 和柑橘黄单胞菌锦葵致病变种 (*X. citri* pv. *malvacearum*), 现为地毯草黄单胞菌锦葵致病变种 (*X. axonopodis* pv. *malvacearum*)。革兰氏阳性细菌家族的成员也在不断壮大。国内学者在学名使用上存在落伍和不规范现象。论文对近年来植物病原细菌分类体系的变化进行了梳理, 并呈现了新老拉丁文学名的变化过程。关注植物病原细菌分类学的变化, 有助于我们的研究工作与国际接轨。

关键词: 植物病原细菌; 分类学; 最新进展

Recent Advances in Taxonomy of Plant Pathogenic Bacteria

FENG Jie

(State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193)

Abstract: With the deepening of the research on plant pathogenic bacteria, taxonomy on plant pathogenic bacteria has been in a changing process. In addition to the traditional genera were divided into several genera, new genus has been also increasing to nearly 40 genera. Four genera were separated from *Erwinia* in gram-negative bacteria, such as *Pectobacterium*, *Dickeya*, *Pantoea* and *Brenneria*. *Pectobacterium carotovorum* and *P. atrosepticum* causing soft rot diseases of several crop plants, were originally classified as *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* and subsp. *atroseptica*, respectively. The genera of *Ralstonia*, *Burkholderia* and *Acidovorax* were separated from *Pseudomonas*. The naming of new species is also emerging one after another. Now, there are 8 species in *Dickeya*, the bacteria causing maize bacterial stalk rot and rice bacterial foot rot were reclassified as *D. zeae*. Some subspecies or pathovar have been upgraded to species. *Acidovorax citrulli* causing bacterial fruit blotch were originally classified as *A. avenae* subsp. *citrulli*. The Latin names of many pathogenic bacteria had experienced several changes. *Xanthomonas axonopodis* pv. *malvacearum* causing cotton angular leaf spot were originally classified as *X. campestris* pv. *malvacearum* or *X. citri* pv.

收稿日期: 2016-11-28; 接受日期: 2017-01-13

基金项目: 国家科技支撑计划 (2015BAD08B03)、国家公益性行业 (农业) 科研专项 (201303015)、国家自然科学基金 (31272008, 31371908)

联系方式: 冯洁, Tel: 010-62815927; E-mail: jfeng@ippcaas.cn

malvacearum. Members of the gram-positive bacteria family are also growing. Domestic scholars exist outdated and nonstandard phenomenon in using Latin names. The purpose of this review is to present taxonomy and recent changes of plant pathogenic bacteria, and show the changing process of the old and new Latin names. The focus on plant pathogenic bacteria taxonomy will help to in line with international convention.

Key words: plant pathogenic bacteria; taxonomy; recent advances

过去细菌分类主要依据是表型特征鉴定,随着分子生物学方法在细菌分类中的不断应用,现代细菌分类已进入多相分类(polyphasic taxonomy)阶段,综合利用多种新技术如表型特征指纹分析的 Biolog 系统、脂肪酸组成、全蛋白质电泳或同工酶谱、DNA-DNA 杂交、PCR、16S-23S rRNA 序列分析等。按照相似性程度进行数值聚类,以树状图表示各类群之间的亲缘关系,多项结果相互印证后,建立细菌的多相分类系统。

在 1979 年出版的《普通植物病理学》教科书中植物病原细菌只有 5 个属,即假单胞菌属(*Pseudomonas*)、黄单胞菌属(*Xanthomonas*)、欧文氏菌属(*Erwinia*)、土壤杆菌属(*Agrobacterium*)和棒形杆菌属(*Clavibacter*)。到 1998 年,植物病原细菌已达 27 个属 111 个种、17 个亚种 214 个致病变种。2001 年,伯杰氏细菌分类学手册第 2 版之后(Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, 2nd ed),近年来又陆续命名了一些新的属和种,目前植物病原细菌已有近 40 个属。本文针对近年来植物病原细菌属和种的变化进行了归纳和总结。

1 植物病原细菌属的变化

1.1 革兰氏阴性植物病原细菌

革兰氏阴性植物病原细菌中的欧文氏菌属(*Erwinia*)被分成了 5 个属:以梨火疫病为代表的解淀粉欧文氏菌群仍保留在欧文氏菌属中,产生果胶酶的软腐欧文氏菌群被归入果胶杆菌属(*Pectobacterium*)和新成立的迪基氏菌属(*Dickeya*),草生菌群被并入泛菌属(*Pantoea*),此外,还有主要侵染木本植物的布伦纳氏属(*Brenneria*)。

假单胞菌属(*Pseudomonas*)被分成雷尔氏菌属(*Ralstonia*)、伯克氏菌属(*Burkholderia*)和噬酸菌属(*Acidovorax*)。

木质部小菌属(*Xylella*)是 1987 年新建立的属,该属细菌对营养要求十分苛刻,寄主范围广,主要侵染木质部。

韧皮部杆菌属(*Liberobacter*)为新建立的候选属

(*Candidatus*),是一类在植物韧皮部寄生的细菌,以柑橘黄龙病病原细菌(*Candidatus Liberobacter asiaticum*)为代表。

迪基氏菌属是从最早的菊欧文氏菌(*Erwinia chrysanthemi*),后称菊果胶杆菌(*Pectobacterium chrysanthemi*)中分离出来的新属,2005 年由微生物学家 DICKEY R S 命名^[1],现该属已陆续增至 8 个种。

目前革兰氏阴性植物病原细菌主要有:假单胞菌属、黄单胞菌属(*Xanthomonas*)、土壤杆菌属(*Agrobacterium*)、欧文氏菌属、泛菌属、果胶杆菌属、伯克氏菌属、雷尔氏菌属、噬酸菌属、木质部小菌属、韧皮部杆菌属、肠杆菌属(*Enterobacter*)、根杆菌属(*Rhizobacter*)、嗜木质菌属(*Xylophilus*)、迪基氏菌属等。

1.2 革兰氏阳性植物病原细菌

革兰氏阳性植物病原细菌除了最早的棒形杆菌属(*Clavibacter*)以外,新增了节杆菌属 *Arthrobacter* (美国冬青叶疫病 *A. ilicis*)、短小杆菌属 *Curtobacterium* (菜豆萎蔫病 *C. flaccumfaciens*)、红球菌属 *Rhodococcus* (香豌豆带化病 *R. fascians*)、芽孢杆菌属 *Bacillus* (小麦白叶条斑病 *B. megaterium*)、拉塞氏杆菌属 *Rathayibacter* (鸭茅蜜穗病 *R. rathayi*)、链丝(霉)菌属 *Streptomyces* (马铃薯疮痂病 *S. scabies*)。

目前革兰氏阳性植物病原细菌主要有:棒形杆菌属、链丝(霉)菌属、短小杆菌属、节杆菌属、红球菌属、芽孢杆菌属、拉塞氏杆菌属等。

2 重要的植物病原细菌属和代表种

2012 年,由 458 个国际团体投票选出了排名前十的植物病原细菌,由丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae* pv.)、茄科雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)、根癌土壤杆菌(*Agrobacterium tumefaciens*)、水稻黄单胞菌稻致病变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)、野油菜黄单胞菌(*Xanthomonas campestris* pv.)、地毯草黄单胞菌木薯致病变种(*Xanthomonas axonopodis*)

pv. *manihotis*)、解淀粉欧文氏菌(*Erwinia amylovora*)、苛养木质部杆菌(*Xylella fastidiosa*)、达旦提迪基氏和茄迪基氏菌(*Dickeya dadantii*; *D. solani*)及胡萝卜果胶杆菌及黑腐果胶杆菌(*Pectobacterium carotovorum*; *P. atrosepticum*)导致的病害,被称为最重要的十大植物细菌性病害^[2](表1)。

2.1 假单胞菌属 (*Pseudomonas*)

假单胞菌属的植物病原菌可以导致许多植物病害,引起溃疡,梢枯,花、嫩枝、叶和果实的枯萎、叶斑,软腐或褐腐,肿瘤或瘿瘤等症状。假单胞菌属细菌与动植物、环境、生态和医学密切相关,是分布最广的微生物群体之一,其属内种类繁多,仅其中一个重要的种——丁香假单胞菌就有60多个致病变种,有5个致病变种被列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》,分别为 *P. syringae* pv. *morsprunorum* (核果树溃疡病菌)、*P. syringae* pv. *persicae* (桃树溃疡病菌)、*P. syringae* pv. *pisi* (豌豆细菌性疫病菌)、*P. syringae* pv. *maculicola* (十字花科黑斑病菌)和 *P. syringae* pv. *tomato* (番茄细菌性叶斑病菌)。

2.2 雷尔氏菌属 (*Ralstonia*)

茄科雷尔氏菌是雷尔氏属中最典型的代表。1896年,SMITH将现在的茄科雷尔氏菌定名为 *Bacillus solanacearum*,1914年将其转入假单胞菌属中。1995年,YABUUCHI等^[3]通过深入研究,依据表型特征、细胞脂类、脂肪酸组成、rRNA-DNA同源性和16S rRNA序列分析结果,建议成立 *Ralstonia* 属, *Ralstonia* 属包括5个种 *R. solanacearum*、*R. pickettii*、*R. insidiosa*、*R. mannitolilytica* 和 *R. syzygii*,茄科雷尔氏菌被定名为 *Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi *et al.*

茄科雷尔氏菌被认为是最重要的植物病原细菌之一,由它导致的青枯病(bacterial wilt)在世界范围内引起巨大的经济损失。造成这些损失的原因一是由于其广阔的地理分布和大范围的寄主,二是缺乏有效的防治措施。茄科雷尔氏菌在热带和亚热带地区较为流行,其寄主范围非常广泛,可侵染54个科的450余种植物,主要有茄科植物(例如番茄、烟草和茄子)、豆科植物(例如花生)和一些单子叶植物(主要是香蕉和姜)等。茄科雷尔氏菌能够在没有寄主植物的情况下,在土壤中长期存活,并具有高度的可变性,通常种内DNA-DNA同源性应达到70%,但青枯菌低于70%。青枯菌种内呈现出丰富的遗传多样性和明显的

生理分化,属于青枯菌复合种(*R. solanacearum* species complex, RSSC)。

传统的青枯菌种以下分类主要有5个生理小种和5个生化变种。2005年,PRIOR等^[4]提出了演化型分类框架(phyloptype classification scheme)用以描述青枯菌种以下的差异。与传统的小种及生化变种分类方法相比,演化型分类框架可以更精确地反映出青枯菌复合种的地理起源及种内遗传多样性。演化型框架依次将青枯菌复合种划分为种(species)、演化型(phyloptype)、序列变种(sequevar)及克隆(clone)4个不同水平的分类单元,并分别建立了相应的鉴定方法。

在演化型分类单元上,青枯菌被划分为与地理起源密切相关的4个演化型,分别为演化型I、II、III和IV。其中演化型I包括了所有来自亚洲的青枯菌生化变种3、4和5;演化型II包括美洲的生化变种1、2和2T;演化型III包括非洲及其周边岛屿的生化变种1和2T;演化型IV不仅包括印度尼西亚的生化变种1、2和2T外,还包含了澳大利亚和日本菌株以及青枯菌的近缘种蒲桃雷尔氏菌(*Ralstonia syzygii*)和香蕉血液病细菌(blood disease bacterium, BDB)。演化型以下根据系统进化结果又划分出51个序列变种或克隆。

2014年,SAFNI等^[5]根据16S-23S rRNA ITS、部分内源葡聚糖酶(endoglucanase, eg1)基因序列及DNA-DNA杂交结果,提出将茄科雷尔氏菌复合种划分为3个种:(1)茄科雷尔氏菌只含有演化型II的菌株;(2)蒲桃雷尔氏菌含有演化型IV的菌株,在种内又划分成 *R. syzygii* subsp. *syzygii*、*R. syzygii* subsp. *indonesiensis* 和 *R. syzygii* subsp. *celebesensis* 3个亚种;(3)假茄科雷尔氏菌(*Ralstonia pseudosolanacearum*)含有演化型I和III的菌株。

青枯病属于典型的维管束病害,也是最重要的土传细菌性病害。马铃薯、番茄等茄科作物青枯病发生非常普遍,姜青枯病(姜瘟)在生姜主产区导致严重损失,由青枯病造成的产量损失一般在15%—95%,甚至绝收,是许多农作物及经济作物生产上的重要限制因子,据2005年统计,青枯病在世界范围内每年造成的损失就达10亿美元^[6]。由青枯菌2号小种引起的香蕉青枯病是香蕉产业上最具威胁的病害之一,目前在中国尚无该病害发生危害的报道。2007年该病被列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

2.3 土壤杆菌属 (*Agrobacterium*)

土壤杆菌属包含 5 个种, 除放射线形土壤杆菌 (*A. radiobacter*) 外, 其余 4 个种均为植物病原菌, 最重要的当属根癌土壤杆菌^[7]。

在一个世纪以前, 科学家就证实了根癌土壤杆菌可导致植物的冠瘿病 (crown gall disease), 是世界范围内最严重的植物病害。根癌土壤杆菌寄主范围非常广, 能侵染 90 多个科的 300 多种双子叶植物。尤以蔷薇科植物为主, 引起葡萄、桃、梨、苹果、月季根癌病, 受侵植物根冠部或茎基部产生大小不等的深褐色圆形瘤肿, 组织呈木栓化, 表皮粗糙如花椰菜状。病菌侵入后造成植物激素代谢的紊乱, 在受侵组织形成瘤肿。根癌土壤杆菌不仅是植物致病菌, 还具有一个不同寻常的功能, 就是作为遗传转化的工具。

2.4 黄单胞菌属 (*Xanthomonas*)

黄单胞菌属中大部分成员是植物致病细菌, 引起的植物病害遍布全世界。黄单胞菌至少可以侵染 124 种单子叶植物, 268 种双子叶植物。这些寄主植物隶属于单子叶植物中的 70 属 11 个科, 双子叶植物 170 余属的 57 个科。病害症状多为叶斑、叶枯、黑腐、萎蔫、溃疡等。黄单胞菌属中细菌的种超过了 100 个。重要的植物病原细菌主要有: 白纹黄单胞菌 (*X. albilineans*)、地毯草黄单胞菌 (*X. axonopodis*)、野油菜黄单胞菌 (*X. campestris*)、柑橘黄单胞菌 (*X. citri*)、草莓黄单胞菌 (*X. fragariae*)、嗜麦芽黄单胞菌 (*X. maltophilia*)、稻黄单胞菌 (*X. oryzae*)、菜豆黄单胞菌 (*X. phaseoli*) 和白杨黄单胞菌 (*X. populi*)。随着更多数据资料的完善, 有关黄单胞菌的分类方案也在不断调整, 关于一些种的分类命名也存在一定的争议。

黄单胞菌属中的甘蔗白色条纹病菌 (*X. albilineans*)、香蕉坏死条纹病菌 (*X. arboricola* pv. *celebensis*)、胡椒叶斑病菌 (*X. axonopodis* pv. *betlicola*)、柑橘溃疡病菌 (*X. axonopodis* pv. *citri*)、木薯细菌性萎蔫病菌 (*X. axonopodis* pv. *manihotis*)、甘蔗流胶病菌 (*X. axonopodis* pv. *vasculorum*)、芒果黑斑病菌 (*X. campestris* pv. *mangiferaeindicae*)、香蕉细菌性萎蔫病菌 (*X. campestris* pv. *musacearum*)、木薯细菌性叶斑病菌 (*X. cassavae*)、草莓角斑病菌 (*X. fragariae*)、风信子黄腐病菌 (*X. hyacinthi*)、水稻白叶枯病菌 (*X. oryzae* pv. *oryzae*)、水稻细菌性条斑病菌 (*X. oryzae* pv. *oryzicola*) 和杨树细菌性溃疡

病菌 (*X. populi*), 被列入 2007 年《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

黄单胞菌属中有 3 个种被列为最重要的植物病原细菌, 如导致水稻白叶枯病的稻黄单胞菌稻致病变种 (*X. oryzae* pv. *oryzae*)、导致木薯细菌性枯萎病的地毯草黄单胞菌木薯致病变种 (*X. axonopodis* pv. *manihotis*) 及野油菜黄单胞菌 (*X. campestris* pv.)。

2.4.1 稻黄单胞菌稻致病变种 水稻白叶枯病 (bacterial leaf blight, BLB) 是由稻黄单胞菌稻致病变种引起的, 主要在热带和温带发生, 产量损失在 10%—50%。水稻白叶枯病在东南亚和印度季风季节经常暴发成灾。种植抗病品种可以很好地控制该病, 但是病菌分泌的效应子也会抑制植物抗病性的产生, 存在抗病性丧失的风险^[8]。

2.4.2 野油菜黄单胞菌 野油菜黄单胞菌不同致病变种导致世界范围内多种重要农作物病害。其中最具代表性的就是野油菜黄单胞菌野油菜致病变种 (*X. campestris* pv. *campestris*), 导致十字花科植物的黑腐病; 导致辣椒和番茄斑点病的野油菜黄单胞菌疱病致病变种 (*X. campestris* pv. *vesicatoria*) 现在被重新立为新种 (*X. euvesicatoria*); 原来导致棉花角斑的野油菜黄单胞菌锦葵致病变种 (*X. campestris* pv. *malvacearum*) 现在称为地毯草黄单胞菌锦葵致病变种 (*X. axonopodis* pv. *malvacearum*)。

2.4.3 地毯草黄单胞菌木薯致病变种 地毯草黄单胞菌 (*X. axonopodis*) 种内存在 6 个明显不同的分支, 有许多在农业生产中导致重要的经济损失^[9]。木薯是热带地区近 6 亿人的主粮, 地毯草黄单胞菌木薯致病变种导致的木薯细菌性叶枯病 (cassava bacterial blight, CBB) 严重威胁着木薯的生产, 产量损失在 12%—100%^[10], 近年来在非洲和亚洲又严重暴发。木薯细菌性叶枯病属于叶部和维管束病害, 病菌侵染后症状较为复杂, 包括叶片角斑、枯萎和茎溃疡等。虽然培育抗病品种是控制该病最经济有效的措施, 然而针对木薯细菌性叶枯病尚无有效的抗源可以利用。目前所有木薯产国都将地毯草黄单胞菌木薯致病变种列为检疫对象。

2.5 欧文氏菌属 (*Erwinia*)

最早的欧文氏属已被拆分成 5 个属, 目前在欧文氏属中最重要的植物病原细菌是导致梨火疫病的解淀粉欧文氏菌。梨火疫病是世界性重大细菌性病害, 该病于 1780 年在美国纽约州哈得逊河流域首次

发现, 目前已扩散至 43 个国家和地区, 可危害 40 多个属的 220 余种植物, 包括梨、苹果、李子、海棠和山楂等仁果类蔷薇科植物, 尤其以梨属植物最为感病。该病主要危害植物的花、叶、嫩梢、果实、枝条和树干, 严重时可在数周内造成植株死亡。通过风、雨、昆虫、迁徙候鸟、苗木及污染的包装材料传播。与之症状类似的还有亚洲梨火疫病 (*E. pyrifoliae*)^[11-12]。

2.6 迪基氏菌属 (*Dickeya*)

迪基氏菌属是从最早的菊欧文氏菌, 后称菊果胶杆菌中分离出来的新属^[1], 最初 *Dickeya* 属含有 6 个种, 其中包括香石竹迪基氏菌 (*D. dianthicola*)、达旦提迪基氏菌 (*D. dadantii*)、玉米迪基氏菌 (*D. zeae*)、菊迪基氏菌 (*D. chrysanthemi*)、香蕉迪基氏菌 (*D. paradisiaca*) 及花叶万年青迪基氏菌 (*D. dieffenbachiae*)。随后, 2012 年 BRADY 等^[13]建议将花叶万年青迪基氏菌变成达旦提迪基氏菌种下的致病变种 (*D. dadantii* subsp. *dieffenbachiae*)。最近又增加了 3 个新种, 分别是茄迪基氏菌 (*D. solani*)^[14]、水生迪基氏菌 (*D. aquatic*) 和方中达迪基氏菌 (*D. fangzhongdai*)^[15], 因此, 目前该属的成员包含 8 个种。

Dickeya 属的细菌在世界范围内导致了严重的经济损失, 寄主范围包括 10 种单子叶植物和 16 种双子叶植物, 如香蕉、菊花属、石竹类属、玉米、马铃薯、番茄、梨树等^[16]。达旦提迪基氏菌和茄迪基氏菌是该属中非常重要的病原菌。达旦提迪基氏菌主要在热带和亚热带危害, 寄主范围很广, 包括马铃薯和非洲紫罗兰等。茄迪基氏菌突然受到关注主要是在欧洲马铃薯上造成了严重的损失, 这个种 2005 年在马铃薯上被发现, 最初可能是由观赏植物传入的, 在欧洲马铃薯种植区大范围扩散^[17-18]。在有些地区, 该病的出现已经取代了软腐病菌^[19-20]。茄迪基氏菌在含菌量很低的水平就可通过植物维管束扩散, 侵染力更强, 且病害发生的最适温度较高, 在气候变暖的欧洲带来更严重的病害问题。在土壤中表现出比 *Pectobacterium* spp. 的病菌不耐寒^[20]。苏格兰对 *Dickeya* spp. 零容忍, 也是第一个为该病专门立法的国家, 通过多种措施保障马铃薯产业的健康发展。

2.7 果胶杆菌属 (*Pectobacterium*)

果胶杆菌属主要包括胡萝卜果胶杆菌 (*P. carotovorum*) (原胡萝卜欧文氏菌 *Erwinia carotovora*)、黑腐果胶杆菌 (*P. atrosepticum*) (原胡萝卜欧文氏菌

黑腐亚种 *E. carotovora* subsp. *atroseptica*) , 此外, 还有山葵果胶杆菌 (*P. wasabiae*)。与其关系密切的还有已被划归迪基氏菌属的菊欧文氏菌。胡萝卜果胶杆菌分布非常广泛, 可导致多种作物的软腐病。黑腐果胶杆菌主要分布在较为冷凉的地区, 主要引起马铃薯黑胫病 (potato blackleg disease), 造成的损失相当严重^[21-22]。

胡萝卜果胶杆菌种以下还分为不同的亚种: 胡萝卜果胶杆菌胡萝卜亚种 (*P. carotovorum* subsp. *carotovorum*)、胡萝卜果胶杆菌巴西亚种 (*P. carotovorum* subsp. *brasiliense*) 和胡萝卜果胶杆菌猕猴桃亚种 (*P. carotovorum* subsp. *actinidiae*)。

果胶杆菌属细菌是植物细胞壁降解酶 (plant cell wall-degrading enzymes, PCWDEs) 毒性作用机制研究的模式菌^[23], 在胡萝卜果胶杆菌胡萝卜亚种中发现了群体感应 (quorum sensing) 现象^[24]。通过转基因植物的培育证实了群体感应在果胶杆菌致病性中的重要作用, 也可作为防治细菌病害切实可行的方法^[25]。

2.8 噬酸菌属 (*Acidovorax*)

噬酸菌属是 1992 年^[26]从假单胞菌属的分离出来的属, 该属中主要有导致瓜类果斑病的西瓜噬酸菌 (*A. citrulli*) 和造成燕麦褐条病的燕麦噬酸菌燕麦亚种 (*A. avenae* subsp. *avenae*)。

西瓜细菌性果斑病 (bacterial fruit blotch) 是西瓜、甜瓜上的一种毁灭性病害, 被列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

2.9 木质部小菌属 (*Xylella*)

木质部小菌属是 1987 年^[27]才建立的新属, 其中只有苛养木质部杆菌 (*X. fastidiosa*) 一个种, 是第一个获得完整基因组序列的植物病原细菌。由于近年来该菌纯培养技术的突破和“柯赫氏法则”验证, 原以为由类立克次氏体 (RLO) 或木质部难养菌引起的葡萄皮尔斯病、苜蓿矮化病、桃伪果等病害, 均被证实是由苛养木质部杆菌引起的。该菌寄主范围广, 可以侵染 30 多个科 (榆树、橡树、夹竹桃、枫树、梧桐、桃树、桑树、李子、梨树、山核桃树和咖啡树等) 的植物并引起多种病害。其中造成经济损失最大的是葡萄皮尔斯病和柑橘的杂色萎黄病。

2.10 韧皮部杆菌属 (*Liberobacter*)

韧皮部杆菌属是 1995 年新设立的候选属^[28], 是一类在寄主韧皮部寄生危害的细菌, 以柑橘黄龙病菌 (*Citrus Huanglongbing*, HLB) 为代表。柑橘黄龙病为最具毁灭性的病害。目前该病主要分布在亚洲、非

洲、大洋洲、北美洲和南美洲近 50 个国家和地区, 造成全世界上亿株柑橘树染病或死亡。中国 19 个柑橘生产省(市、自治区)中有 11 个已受到该病危害, 该病严重制约了柑橘产业的健康发展。由于柑橘黄龙病菌至今未能在人工培养基上分离培养, 无法完成“柯赫氏法则”验证, 因此以候选属(*Candidatus*)的方式命名, 目前该属只有 3 个种, 分别为亚洲种(*Candidatus Liberobacter asiaticus*)、非洲种(*Ca. L. africanus*)和美洲种(*Ca. L. americanus*), 传播介体为亚洲橘虱和非洲木虱。

2.11 伯克氏菌属 (*Burkholderia*)

1992 年, YABUUCHI 等^[29]提出将伯克氏菌定为属, 目前伯克氏菌属中与植物病害有关的主要有

导致香石竹细菌性萎蔫病的石竹伯克氏菌(*B. caryophylli*), 引起洋葱腐烂病的洋葱伯克氏菌(*B. cepacia*)及导致水稻细菌性穗枯病的颖壳伯克氏菌(*B. glumae*), 均被列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

2.12 肠杆菌属 (*Enterobacter*)

肠杆菌属成立于 1988 年^[30], 该属细菌到目前为止已报道了 21 个种和 2 个亚种。近年来肠杆菌属作为一种新的人体致病菌及食品安全的潜在危险菌, 越来越受到科学界的关注。到目前为止发现的植物上的致病菌只有 5 个种。杨树枯萎病菌(*E. cancerogenus*)被列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

表 1 植物病原细菌重要的属和代表种

Table 1 Important genera and representative species of plant pathogenic bacteria

| 属名 Genus name | 病原菌代表种、亚种及致病变种 Representative species, subspecies and pathogenic variants | 导致的病害 Induced diseases |
|-----------------------------|------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| 假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> | 丁香假单胞菌番茄致病变种 <i>P. syringae</i> pv. <i>tomato</i> | 番茄细菌性斑点病 Tomato bacterial spot |
| | 丁香假单胞菌斑点致病变种 <i>P. syringae</i> pv. <i>maculicola</i> | 油菜细菌性黑斑病 Rape bacterial black spot |
| | 丁香假单胞菌芝麻致病变种 <i>P. syringae</i> pv. <i>sesami</i> | 芝麻细菌性角斑病 Sesame bacterial leaf spot |
| | 丁香假单胞菌流泪致病变种 <i>P. syringae</i> pv. <i>lachrymans</i> | 黄瓜细菌性角斑病 Cucumber bacterial angular leaf spot |
| | 丁香假单胞菌烟草致病变种 <i>P. syringae</i> pv. <i>tabaci</i> | 烟草野火病 Tobacco wild fire |
| | 稻叶假单胞菌 <i>P. oryzae</i> | 玉米细菌性褐斑病 Maize bacterial brown spot |
| | 蚕豆假单胞菌 <i>P. fabae</i> | 蚕豆细菌性茎疫病 Broad bean bacterial stem blight |
| | 萨氏假单胞菌大豆致病变种 <i>P. savastanoi</i> pv. <i>glycinea</i> | 大豆细菌性斑点病 Soybean bacterial blight |
| | 甜菜疫病假单胞菌 <i>P. aptata</i> | 甜菜细菌性斑枯病 Sugarbeet bacterial spot |
| | 皱纹假单胞菌 <i>P. corrugate</i> | 番茄细菌性髓部坏死病 Tomato pith necrosis |
| | 铜绿假单胞菌 <i>P. aeruginosa</i> | 人参铜绿假单胞菌软腐病 Ginseng bacterial soft rot |
| 黄单胞菌属 <i>Xanthomonas</i> | 稻黄单胞菌稻致病变种 <i>X. oryzae</i> pv. <i>oryzae</i> | 水稻白叶枯病 Rice bacterial leaf blight |
| | 稻黄单胞菌稻生致病变种 <i>X. oryzae</i> pv. <i>oryzicola</i> | 水稻细菌性条纹病 Rice bacterial leaf streak |
| | 野油菜黄单胞菌野油菜致病变种 <i>X. campestris</i> pv. <i>campestris</i> | 十字花科黑腐病 Crucifers black rot |
| | 野油菜黄单胞菌辣椒斑点致病变种 <i>X. campestris</i> pv. <i>vesicatoria</i> | 番茄、辣椒细菌性疮痂病 Tomato and pepper bacterial spot |
| | 野油菜黄单胞菌芒果致病变种 <i>X. campestris</i> pv. <i>mangiferaeindicae</i> | 芒果细菌性黑斑病 Mango bacterial black spot |
| | 野油菜黄单胞菌萎叶致病变种 <i>X. campestris</i> pv. <i>betlicola</i> | 胡椒细菌性叶斑病 Pepper bacterial leaf spot |
| | 野油菜黄单胞菌一品红致病变种 <i>X. campestris</i> pv. <i>poinsetticola</i> | 一品红细菌性疫病 Poinsettia bacterial leaf spot |
| | 地毯草黄单胞菌锦葵致病变种 <i>X. axonopodis</i> pv. <i>malvacearum</i> | 棉花角斑病 Cotton angular leaf spot |
| | 地毯草黄单胞菌大豆致病变种 <i>X. axonopodis</i> pv. <i>glycines</i> | 大豆细菌性斑疹病 Soybean bacterial pustule spot |
| | 地毯草黄单胞菌木薯致病变种 <i>X. axonopodis</i> pv. <i>manihotis</i> | 木薯细菌性萎蔫病 Cassava bacterial blight |
| | 地毯草黄单胞菌花叶万年青致病变种 <i>X. axonopodis</i> pv. <i>dieffenbachiae</i> | 红掌细菌性疫病 Anthurium bacterial blight |
| | 柑橘黄单胞菌柑橘亚种 <i>X. citri</i> subsp. <i>citri</i> | 柑橘溃疡病 Citrus bacterial canker |
| | 树生黄单胞菌桃李致病变种 <i>X. arboricola</i> pv. <i>pruni</i> | 桃细菌性穿孔病 Peach bacterial spot |
| | 草莓黄单胞菌 <i>X. fragariae</i> | 草莓角斑病 Strawberry angular leaf spot |

续表 1 Continued table 1

| 属名 Genus name | 病原菌代表种、亚种及致病变种 Representative species, subspecies and pathogenic variants | 导致的病害 Induced diseases |
|--------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------|
| 土壤杆菌 <i>Agrobacterium</i> | 根癌土壤杆菌 <i>A. tumefaciens</i> | 蔷薇科根癌病 Rosaceae crown gall |
| 欧文氏菌属 <i>Erwinia</i> | 解淀粉欧文氏菌 <i>E. amylovora</i> | 梨火疫病 Pear fire blight |
| 泛菌属 <i>Pantoea</i> | 菠萝泛菌 <i>P. ananatis</i> | 玉米泛菌叶斑病 Maize <i>Pantoea</i> leaf spot |
| | 成团泛菌 <i>P. agglomerans</i> | 红小豆细菌性叶枯病 Adzuki bean bacterial leaf blight |
| 果胶杆菌属 <i>Pectobacterium</i> | 胡萝卜果胶杆菌胡萝卜亚种 <i>P. carotovorum</i> subsp. <i>carotovorum</i> | 十字花科蔬菜软腐病 Crucifers soft rot |
| | 黑腐果胶杆菌 <i>P. atrosepticum</i> | 马铃薯黑胫病 Potato black leg |
| 伯克氏菌属 <i>Burkholderia</i> | 洋葱伯克氏菌 <i>B. cepacia</i> | 洋葱球茎腐烂病 Onion bacterial corm rot |
| | 颖壳伯克氏菌 <i>B. glumae</i> | 水稻细菌性穗枯病 Rice panicle blight |
| | 石竹伯克氏菌 <i>B. caryophylli</i> | 香石竹细菌性萎蔫病 Carnation bacterial wilt |
| 雷尔氏菌属 <i>Ralstonia</i> | 茄科雷尔氏菌 <i>R. solanacearum</i> | 马铃薯青枯病 Potato bacterial wilt |
| 噬酸菌属 <i>Acidovorax</i> | 西瓜噬酸菌 <i>A. citrulli</i> | 瓜类细菌性果斑病 Bacterial fruit blotch |
| | 水稻噬酸菌 <i>A. oryzae</i> | 水稻细菌性褐条病 Rice bacterial brown stripe |
| 木质部小菌属 <i>Xylella</i> | 苛养木质部杆菌 <i>X. fastidiosa</i> | 葡萄皮尔斯病 Grapevine Pierce's |
| 韧皮部杆菌 <i>Liberobacter</i> | 亚洲种 <i>Ca. Liberobacter asiaticus</i> 、非洲种 <i>Ca. Liberobacter africanus</i> | 柑橘黄龙病 Citrus Huanglongbing |
| | 美洲种 <i>Ca. Liberobacter americanus</i> | |
| 肠杆菌属 <i>Enterobacter</i> | <i>E. cloacae</i> | 番木瓜果内黄化病 Papaya internal yellow |
| | <i>E. cancerogenus</i> | 杨树枯萎病 Poplar bacterial wilt |
| 根杆菌属 <i>Rhizobacter</i> | <i>R. daucus</i> | 胡萝卜瘿瘤病 Carrots bacterial gall |
| 嗜木质菌属 <i>Xylophilus</i> | <i>X. ampelinus</i> | 葡萄溃疡病 Grape bacterial canker |
| 迪基氏菌属 <i>Dickeya</i> | 玉米迪基氏菌 <i>D. zeae</i> | 玉米细菌性茎腐病 Maize bacterial stalk rot |
| | 达旦提迪基氏菌 <i>D. dadantii</i> | 甘薯茎腐病 Sweet potato bacterial stem and root rot |
| | 茄迪基氏菌 <i>D. solani</i> | 马铃薯黑胫病 Potato black leg |
| | 方中达迪基氏菌 <i>D. fangzhongdai</i> | 梨锈水病 Pear tree bleeding canker |
| 棒形杆菌属 <i>Clavibacter</i> | 密执安棒形杆菌马铃薯环腐亚种 <i>C. michiganensis</i> subsp. <i>sepedonicus</i> | 马铃薯环腐病 Potato ring rot |
| | 密执安棒形杆菌密执安亚种 <i>C. michiganensis</i> subsp. <i>michiganensis</i> | 番茄溃疡病 Tomato bacterial canker |
| 链丝(霉)菌 <i>Streptomyces</i> | 疮痂病链霉菌 <i>S. scabies</i> | 马铃薯疮痂病 Potato common scab |
| 短小杆菌 <i>Curtobacterium</i> | 萎蔫短小杆菌萎蔫致病变种 <i>C. flaccumfaciens</i> pv. <i>flaccumfaciens</i> | 菜豆萎蔫病 Beans bacterial vascular wilt |
| | 萎蔫短小杆菌甜菜致病变种 <i>C. flaccumfaciens</i> pv. <i>betae</i> | 甜菜细菌性叶斑病 Sugarbeet bacterial leaf spot |
| | 萎蔫短小杆菌奥氏致病变种 <i>C. flaccumfaciens</i> pv. <i>oortii</i> | 郁金香黄色疱斑病 Tulip yellow pustule |
| 节杆菌属 <i>Arthrobacter</i> | <i>A. ilicis</i> | 美国冬青叶疫病 American holly leaf blight |
| 红球菌属 <i>Rhodococcus</i> | <i>R. fascians</i> | 香豌豆带化病 Sweet pea fascians downson |
| 芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i> | 巨大芽孢杆菌 <i>A. megaterium</i> | 玉米芽孢杆菌叶斑病 Maize <i>Bacillus</i> leaf spot |
| 拉塞氏杆菌 <i>Rathayibacter</i> | <i>R. rathayi</i> | 鸭茅蜜穗病 Orchardgrass bacterial spike blight |

2.13 棒形杆菌属 (*Clavibacter*)

棒形杆菌属是重要的革兰氏阳性细菌属。目前该属只包含密执安棒形杆菌 (*C. michiganensis*) 一个种。该种包括 5 个亚种, 分别为引起番茄细菌溃疡病的密执安亚种 (*C. m. subsp. michiganensis*)、苜蓿细菌萎蔫病的诡橘亚种 (*C. m. subsp. insidiosus*)、玉米细菌性萎蔫的尼布拉斯加亚种 (*C. m. subsp. nebraskensis*)、马铃薯环腐的环腐亚种 (*C. m. subsp. sepedonicus*) 和小麦细菌花叶病的花叶亚种 (*C. m. subsp. tessellarius*)。其中前 4 个亚种被列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

2.14 链丝(霉)菌属 (*Streptomyces*)

链丝(霉)菌属是放线菌门的成员, 为革兰氏阳性细菌属。少数链丝菌感染植物引起病害, 如导致马铃薯疮痂病 (potato scab) 的疮痂病链霉菌 (*S. scabies*)^[31]。该病害在中国各马铃薯产区均有不同程度发生。由于该病对产量的影响不大, 往往被人们所忽视。主要影响马铃薯的外观和品质, 使薯块的质量下降, 降低了马铃薯的商品价值和市场竞争力。国外报道引起该病的病原链丝菌至少有 3 个种, 分别为疮痂病链霉菌 (*S. scabies*)、酸痂病链霉菌 (*S. acidiscabies*) 和 *S. turgidiscabies*。除侵染马铃薯外, 疮痂病菌还可以侵染甜菜、萝卜、胡萝卜等块茎类作物。

2.15 短小杆菌属 (*Curtobacterium*)

短小杆菌属是 1972 年建立的, 属于革兰氏阳性细菌属。植物病原菌有导致菜豆萎蔫病的萎蔫短小杆菌萎蔫致病变种 (*C. flaccumfaciens* pv. *flaccumfaciens*), 可导致严重的维管束病害。此外, 还有引起郁金香黄色疱斑病的萎蔫短小杆菌奥氏致病变种 (*C. flaccumfaciens* pv. *oortii*), 可对郁金香造成毁灭性危害, 一旦感染该菌, 会出现花卉萎蔫变形, 叶片失水退绿症状, 甚至整株干枯死亡。郁金香是重要的观赏性鳞茎花卉, 中国每年都从世界各地进口大量的郁金香种球, 因此郁金香黄色疱斑病菌传入的危险性很高, 而其一旦传入势必会对国内相关产业生产带来巨大威胁。二者均被列入《中华人民共和国进境植物检疫性有害生物名录》。

3 展望

细菌分类学主要由细菌分类 (classification)、鉴定 (identification) 和命名 (nomenclature) 3 个要素组成, 只有在科学合理分类和命名的基础上才能进行准

确的鉴定。由于人们对植物病原细菌研究的不断深入和各种分子生物学手段的应用, 植物病原细菌分类一直处于一个变化的过程^[32], 除了已有的属拆分成若干个属以外, 新属也不断增加, 新种的命名更是层出不穷, 有些亚种或致病变种上升为种。在植物细菌病害研究中, 应及时了解和关注植物病原细菌分类学的变化, 规范细菌拉丁文学名, 使我们的研究工作与国际接轨。目前国外已建立了核酸序列分析数据库, 并已进入国际互联网系统, 有助于快速准确地鉴定病原菌, 也将使植物病原细菌的分类地位和系统进化关系更加清晰^[33]。

References

- [1] SAMSON R, LEGENDRE J B, CHRISTEN R, FISCHER-LE SAUX M, ACHOUAK W, GARDAN L. Transfer of *Pectobacterium chrysanthemi* (Burkholder *et al.* 1953) Brenner *et al.* 1973 and *Brenneria paradisiaca* to the genus *Dickeya* gen. nov. as *Dickeya chrysanthemi* comb. nov. and *Dickeya paradisiaca* comb. nov. and delineation of four novel species, *Dickeya dadantii* sp. nov., *Dickeya dianthicola* sp. nov., *Dickeya dieffenbachiae* sp. nov. and *Dickeya zaeae* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2005, 55(4): 1415-1427.
- [2] MANSFIELD J, GENIN S, MAGORI S, CITOVSKY V, SRIARIYANUM M, RONALD P, DOW M, VERDIER V, BEER S V, MACHADO M A, TOTH I, SALMOND G, FOSTER G D. Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(6): 614-629.
- [3] YABUUCHI E, KOSAKO Y, YANO I, HOTTA H, NISHIUCHI Y. Transfer of two *Burkholderia* and an *Alcaligenes* species to *Ralstonia* gen. nov.: proposal of *Ralstonia pickettii* (Ralston, Palleroni, and Doudoroff 1973) comb. nov., *Ralstonia solanacearum* (Smith 1896) comb. nov. and *Ralstonia eutropha* (Davis 1969) comb. nov. *Microbiology and Immunology*, 1995, 39(11): 897-904.
- [4] PRIOR P, FEGAN M. Recent development in the phylogeny and classification of *Ralstonia solanacearum*. *Acta Horticulturae*, 2005, 695(2): 127-136.
- [5] SAFNI I, CLEENWERCK I, DE VOS P, FEGAN M, SLY L, KAPPLER U. Polyphasic taxonomic revision of the *Ralstonia solanacearum* species complex: proposal to emend the descriptions of *Ralstonia solanacearum* and *Ralstonia syzygii* and reclassify current *R. syzygii* strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *syzygii* subsp. nov., *R. solanacearum* phylotype IV strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *indonesiensis* subsp. nov., banana blood disease bacterium strains as

- Ralstonia syzygii* subsp. *celebesensis* subsp. nov. and *R. solanacearum* phylotype I and III strains as *Ralstonia pseudosolanacearum* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2014, 64(9): 3087-3103.
- [6] ELPHINSTONE J G. The current bacterial wilt situation: a global overview//ALLEN C, PRIOR P, HAYWARD A C. *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum Species Complex*. St Paul, MN: APS Press, 2005: 9-28.
- [7] CONN H J. Validity of the genus *Alcaligenes*. *Journal of Bacteriology*, 1942, 44(3): 353-360.
- [8] VERDIER V, VERA CRUZ C, LEACH J E. Controlling rice bacterial blight in Africa: needs and prospects. *Journal of Biotechnology*, 2012, 159(4): 320-328.
- [9] YOUNG J M, PARK D C, SHEARMAN H M, FARGIER E. A multilocus sequence analysis of the genus *Xanthomonas*. *Systematic and Applied Microbiology*, 2008, 31(5): 366-377.
- [10] VERDIER V, RESTREPO S, MOSQUERA G, JORGE V, LOPEZ C. Recent progress in the characterization of molecular determinants in the *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*-cassava interaction. *Plant Molecular Biology*, 2004, 56(4): 573-584.
- [11] WONSIK K, GARDAN L, SEONGLYUL R, GEIDER K. *Erwinia pyrifoliae* sp. nov., a novel pathogen affecting Asian pear trees (*Pyrus pyrifolia* Nakai). *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1999, 49(2): 899-906.
- [12] LOPEZ M M, ROSELLO M, LLOP P, FERRER S, CHRISTEN R, GARDAN L. *Erwinia piriflorinigrans* sp. nov., a novel pathogen that causes necrosis of pear blossoms. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2011, 61(3): 561-567.
- [13] BRADY C, CLEENWERCK I, DENMAN S, VENTER S N, RODRÍGUEZ-PALENZUELA P, COUTINHO T A, DE VOS P. Proposal to reclassify *Brenneria quercina* (Hildebrand and Schroth 1967) Hauben *et al.* 1999 into a new genus, *Lonsdalea* gen. nov., as *Lonsdalea quercina* comb. nov., descriptions of *Lonsdalea quercina* subsp. *quercina* comb. nov., *Lonsdalea quercina* subsp. *iberica* subsp. nov. and *Lonsdalea quercina* subsp. *britannica* subsp. nov., emendation of the description of the genus *Brenneria*, reclassification of *Dickeya dieffenbachiae* as *Dickeya dadantii* subsp. *dieffenbachiae* comb. nov., and emendation of the description of *Dickeya dadantii*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2012, 62(7): 1592-1602.
- [14] PARKINSON N, STEAD D, BEW J, HEENEY J, TSROR (LAHKIM) L, ELPHINSTONE J. *Dickeya* species relatedness and clade structure determined by comparison of recA sequences. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(10): 2388-2393.
- [15] TIAN Y L, ZHAO Y Q, YUAN X L, YI J P, FAN J Q, XU Z G, HU B S, DE BOER S H, LI X. *Dickeya fangzhongdai* sp. nov., a plantpathogenic bacterium isolated from pear trees (*Pyrus pyrifolia*). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2016, 66(8): 2831-2835.
- [16] MA B, HIBBING M E, KIM H S, REEDY R M, YEDIDIA I, BREUER J, BREUER J, GLASNER J D, PERNA N T, KELMAN A, CHARKOWSKI A O. Host range and molecular phylogenies of the soft rot enterobacterial genera *Pectobacterium* and *Dickeya*. *Phytopathology*, 2007, 97(9): 1150-1163.
- [17] TSROR (LAHKIM) L, ERLICH O, LEBIUSH S, HAZANOVSKY M, ZIG U, ŚLAWIAK M, GRABE G, VAN DER WOLF J M, VAN DE HAA J J. Assessment of recent outbreaks of *Dickeya* sp. (syn. *Erwinia chrysanthemi*) slow wilt in potato crops in Israel. *European Journal of Plant Pathology*, 2009, 123(3): 311-320.
- [18] ŚLAWIAK M, VAN BECKHOVEN J R C M, SPEKSNIJDER A G C L, CZAJKOWSKI R, GRABE G, VAN DER WOLF J M. Biochemical and genetical analysis reveal a new clade of biovar 3 *Dickeya* spp. strains isolated from potato in Europe. *European Journal of Plant Pathology*, 2009, 125(2): 245-261.
- [19] CZAJKOWSKI R, DE BOER W J, VELVIS H, VAN DER WOLF J M. Systemic colonization of potato plants by a soilborne, green fluorescent protein-tagged strain of *Dickeya* sp. biovar 3. *Phytopathology*, 2010, 100(2): 134-142.
- [20] TOTH I K, VAN DERWOLF J M, SADDLER G, LOJKOWSKA E, HELIAS V, PIRHONEN M, TSROR (LAHKIM) L, ELPHINSTONE J G. *Dickeya* species: an emerging problem for potato production in Europe. *Plant Pathology*, 2011, 60(3): 385-399.
- [21] PÉROMBELON M C M, KELMAN A. Ecology of the soft rot erwinias. *Annual Review of Phytopathology*, 1980, 18: 361-387.
- [22] PÉROMBELON M C M. Potato diseases caused by soft rot erwinias: an overview of pathogenesis. *Plant Pathology*, 2002, 51(1): 1-12.
- [23] DIOLEZ A, COLENO A. Mu-*lac* insertion-directed mutagenesis in a pectate lyase gene of *Erwinia chrysanthemi*. *Journal of Bacteriology*, 1985, 163(3): 913-917.
- [24] LIU H, COULTHURST S J, PRITCHARD L, HEDLEY P E, RAVENSDALE M, HUMPHRIS S, BURR T, TAKLE G, BRURBERG M B, BIRCH P R J, SALMOND G P C, TOTH I K. Quorum sensing coordinates brute force and stealth modes of infection in the plant pathogen *Pectobacterium atrosepticum*. *PLoS Pathogen*, 2008, 4(6): e1000093.

- [25] DONG Y H, WANG L H, XU J L, ZHANG H B, ZHANG X F, ZHANG L H. Quenching quorum sensing-dependent bacterial infection by an *N*-acyl homoserine lactonase. *Nature*, 2001, 411: 813-817.
- [26] WILLEMS A, GOOR M, THIELEMANS S, GILLIS M, KERSTERS K, DE LEY J. Transfer of several phytopathogenic *Pseudomonas* species to *Acidovorax* as *Acidovorax avenae* subsp. *avenae* subsp. nov. comb. nov., *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*, *Acidovorax avenae* subsp. *cattleyae* and *Acidovorax konjaci*. *International Journal of Systematic and Bacteriology*, 1992, 42(1): 107-119.
- [27] WELLS J M, RAJU B C, HUNG H Y, WEISBURG W G, MANDELCO-PAUL L, BRENNER D J. *Xylella fastidiosa* gen. nov., sp. nov.: gram-negative, xylem-limited, fastidious plant bacteria related to *Xanthomonas* spp. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1987, 37(2): 136-143.
- [28] PLANET P, JAGOUÉIX S, BOVÉ J M, GARNIER M. Detection and characterization of the African citrus greening liberobacter by amplification, cloning, and sequencing of the rplKAJL-rpoBC operon. *Current Microbiology*, 1995, 30(3): 137-141.
- [29] YABUUCHI E, KOSAKO Y, OYAZU H, YANO I, HOTTA H, HASHIMOTO Y, EZAKI T, ARAKAWA M. Proposal of *Burkholderia* gen. nov. and transfer of seven species of the genus *Pseudomonas* homology group II to the new genus, with the type species *Burkholderia cepacia* (Palleroni and Holmes 1981) comb. nov. *Microbiology and Immunology*, 1992, 36(12): 1251-1275.
- [30] DICKEY R S, ZUMOFF C H. Emended description of *Enterobacter cancerogenus* comb. nov. (formerly *Erwinia cancerogena*). *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1988, 38(4): 371-374.
- [31] LAMBERT D H, LORIA R. *Streptomyces scabies* sp. nov., nom. rev.. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1989, 39(4): 387-392.
- [32] 许志刚. 普通植物病理学. 4 版. 北京: 中国农业出版社, 2009. XU Z G. *General Phytopathology*, 4th ed. Beijing: China Agriculture Press, 2009. (in Chinese)
- [33] 姬广海, 张世光. 植物病原细菌的分类进展. 云南农业大学学报, 1999, 14(1): 113-118. JI G H, ZHANG S G. Progress in classification of plant pathogenic bacteria. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 1999, 14(1): 113-118. (in Chinese)

(责任编辑 岳梅)