

桃细菌性穿孔病及防治研究进展

纪兆林^{1*}, 张 权¹, 严 纯¹, 朱 峰¹, 赵文静², 董京萍¹, 徐敬友¹

(1. 扬州大学园艺与植物保护学院, 扬州 225009; 2. 连云港市农业科学院果林研究室, 连云港 222000)

摘要 树生黄单胞菌李致病变种 *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* (Xap) 是一种危害桃树的植物病原细菌, 会导致桃树发生细菌性穿孔病。本文主要对该细菌性穿孔病菌的分布、命名、遗传多样性、致病机理和防治技术的研究进展进行了总结, 重点阐述了桃细菌性穿孔病的不同防治方法, 以期能提供新的防治思路, 提升防治水平, 保障桃果的安全生产。

关键词 桃细菌性穿孔病; 树生黄单胞李致病变种; 遗传多样性; 致病机理; 病害防治

中图分类号: S 436. 621. 12 **文献标识码:** A **DOI:** 10. 16688/j. zwbh. 2019248

Research progresses in the pathogen and control of peach bacterial shot hole

Ji Zhaolin^{1*}, ZHANG Quan¹, YAN Chun¹, ZHU Feng¹, ZHAO Wenjing², DONG Jingping¹, XU Jingyou¹

(1. College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; 2. Laboratory of Fruit and Forestry, Lianyungang Academy of Agricultural Sciences, Lianyungang 222000, China)

Abstract Peach bacterial shot hole caused by *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* (Xap) is a bacterial disease of peach. In this review, the current research progresses in the distribution, nomenclature, genetic diversity, pathogenic mechanism and control techniques of Xap were summarized. Different methods for managing peach bacterial shot hole were highlighted, so as to provide new control ideas, improve the level of control, thus to keep safe production of peach fruits.

Key words peach bacterial shot hole; *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni*; genetic diversity; pathogenic mechanism; disease control

桃 *Amygdalus persica* L. 隶属于蔷薇科 Rosaceae 桃属 *Amygdalus*, 是一种具有观赏价值和食用价值的重要经济作物。我国是世界上最大的桃生产国和消费国, 年产量和消费量均能达到 1 300 多万 t^[1]。桃细菌性穿孔病 (peach bacterial shot hole), 又称桃细菌性黑斑病 (斑点病), 是一种由树生黄单胞菌李致病变种 *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* (Xap) 在桃树上引起的细菌性病害, 其病原被欧盟列为检疫性病原物^[2-3]。该病菌除危害桃树外, 还危害李、杏、梅、樱桃等核果类及核桃、扁桃等坚果类果树。该病害在我国的各大桃产区均有发生, 主要危害叶片, 有时也危害枝条和果实, 造成果实产量和质量的严重损失^[4-5]。目前主要使用铜制剂防治桃细菌性穿孔病, 但长期使用不仅会造成环境污染而且还导致病原物产生抗药性。因此需要提

高植株抗性, 并通过建立起病害预测模型进行适时防治, 或者寻找开发新型生物农药制剂, 来防治桃细菌性穿孔病。本文对桃细菌性穿孔病菌的起源、菌系分化、致病机理以及防治研究进展进行了综述, 旨在为更好地防治桃细菌性穿孔病提供参考。

1 桃细菌性穿孔病的分布及病原物命名

桃细菌性穿孔病菌于 1903 年在北美的李 *Prunus salicina* 上首次被发现^[6], 随后由于国际贸易, 该病原物通过潜伏侵染农业种植的植物材料扩散到全球。该病菌主要危害李属核果类果树, 在全球的分布并不均匀, 主要发生在温暖潮湿的区域^[7]。目前细菌性穿孔病在中国、南非、乌拉圭广泛存在和分布; 在加拿大、美国、墨西哥、罗马尼亚、斯洛文尼亚、法国、德国、意大利、荷兰、西班牙、俄罗斯、印度、

收稿日期: 2019-05-16

修订日期: 2020-03-13

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-30-3-02)

* 通信作者 E-mail: zhliji@yzu. edu. cn

澳大利亚、津巴布韦等国家的局部区域分布和暴发;在阿根廷、百慕大、巴西、日本、韩国、朝鲜、黎巴嫩、巴基斯坦、沙特阿拉伯、塔吉克斯坦、比利时、匈牙利、摩尔多瓦、黑山共和国、挪威、瑞士、乌克兰、新西兰等国家和地区局部区域零星发生;而在英国、保加利亚、立陶宛等国家很少发生,如英国采取了病害铲除措施^[8]。在我国, *Xap* 最早于 20 世纪 70 年代末在辽宁地区李树上发现并鉴定^[9],随后全国各主要桃产区均有报道^[10]。早期桃细菌性穿孔病病原物被命名为 *Xanthomonas pruni* (Smith) Dowson,之后在《伯杰细菌鉴定手册》第八版中被命名为 *Xanthomonas campestris* pv. *pruni* (Smith) Dye^[11],最终通过进行 DNA-DNA 杂交研究将其更名为 *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* (Smith) Vauterin, Hoste, Kersters & Swing^[12]。

2 桃细菌性穿孔病菌的遗传多样性

在过去的研究中发现,桃细菌性穿孔病菌的遗传多样性较低。通过基于 *rpoD*、*gyrB*、*fyuA* 和 *dnaK* 基因进行的多位点序列分析 (multilocus sequence analysis, MLSA),发现其系统发育接近于 *X. arboricola* pv. *corylina* 和 *X. arboricola* pv. *juglandis* 这两个致病变种,但 *Xap* 的遗传多样性较低^[13-14]。通过该方法在针对美国、法国、意大利的 *Xap* 菌株的遗传多样性分析中也没有观察到序列多样性^[15]。同样,通过细菌基因组重复序列 PCR 技术 (repetitive extragenic palindromic PCR, Rep-PCR) 对意大利、澳大利亚收集的 *Xap* 菌株进行的多样性研究中发现,不同地区菌株间有着较高的同源性^[16],对日本 *Xap* 菌株的研究也得到了相似结果^[17],并得到简单重复序列区间技术 (inter-simple sequence repeat, ISSR) 多样性研究的证实^[18]。

但是,在近几年的一些研究中,发现不同的 *Xap* 菌株存在一定差异。通过使用 *X. arboricola* 核心基因组的串联序列或 7 074 个蛋白质编码序列的全基因组分析法^[19-21],虽然将 *X. arboricola* pv. *pruni* 致病变种作为单系群,但在不同地理来源的菌株中发现了细微差异。同样,通过使用多位点可变数目串联重复序列分析 (multilocus variable-number tandem repeat analysis, MLVA) 方法评估遗传变异性的 23 个基因位点^[22-24],将西班牙的 239 株 *Xap* 菌株分为 119 个不同的 MLVA 单体型,将从世界各

地收集的 25 个 *Xap* 菌株分为 23 个单体型,并从中发现西班牙菌株与世界上其他地区的菌株有明显的区别^[22]。国内针对该病原物的多样性研究中^[25],使用 Rep-PCR 技术发现 *Xap* 菌株有着一定程度上与地理位置相关的种内变异,而使用 ISSR 技术却发现这种相关性并不大,且中国大陆地区的分离株可以和韩国、日本和中国台湾的分离株划分到一类中^[10]。目前,对于 *Xap* 菌株的遗传多样性研究多为区域性研究,世界性的以及国内的研究都相对较少,需要进一步的探索。

3 桃细菌性穿孔病菌的致病机理

Xap 能够潜伏在桃树枝梢、腋芽和叶痕等组织内越冬,第二年春季气温回升后,潜伏的细菌开始繁殖,在枝梢潜伏侵染部位产生病斑,遇雨水细菌从病部溢出,借助风雨、昆虫传播到叶片、新梢和幼果上,从气孔、皮孔或伤口侵入^[26]。*Xap* 能够在叶片表面存活,并可能聚集形成生物膜^[27]。当病原物与植物组织接触时,会触发病原体表面黏附、生物膜形成、环境感应、趋化性运动等过程。随着病害发展,细胞壁降解酶、抑制植物免疫的蛋白质效应子等其他毒力因子可能会建立良好的环境条件,来帮助细菌的繁殖。不过,具体的致病过程还需要进一步的研究。

环境感应作为植物病原菌开始侵染时的关键步骤,需要有甲基趋化受体蛋白 (methyl-accepting chemotaxis proteins, MCP)、双组分调节系统传感器 (sensors of the two-component regulatory system, STCR)、TonB 依赖性转运蛋白 (TonB-dependent transporters, TBDT) 的参与。在 *Xap* 中发现了 11 个 MCP 黄单胞菌属同源物,56 个 STCR 黄单胞菌属同源物^[28],以及 13 种特定的 TBDT,且这些 TBDT 大多与铁和碳水化合物运输有关^[19]。而环境感应的化学信号会被转导到细胞质趋化性转导系统,并与细菌运动产生内在联系,通过磷酸化保守蛋白 CheY 与鞭毛开关系统的相互作用来控制鞭毛马达的旋转方向^[29]。细菌表面黏附和生物膜结构的产生,同样对植物细菌的初期繁殖具有重要作用^[30]。在 *Xap* 中存在 *pilB*、*pilE* 和 *pilI* 的同源序列,且与 *X. campestris* pv. *vesicatoria*、*X. citri* subsp. *citri* 中参与细菌附着、互作和聚集的非菌毛黏附物质有着至少有 5 个同源序列^[31]。

Xap 细菌侵染到植物的内部组织时,会分泌一

系列降解酶和蛋白质效应子来改变植物生理代谢,创造细菌繁殖的有利环境。*Xap* 拥有 40 种细胞壁降解酶^[13,20],主要通过Ⅱ型分泌系统(type Ⅱ secretion system, T2SS)和外膜囊泡释放^[32]。此外,*Xap* 的不同分离株对李属植物存在毒力差异。在对 *X. arboricola*(*Xa*)物种的全基因组分析中,李属植物非致病的 *Xap* 菌株在系统发育上不能被划分到 *pruni* 致病变种中,反而与来自其他寄主的非致病性或低毒力菌株相关^[13]。对比不同毒力的 *Xap* 菌株在基因组序列上的差异,发现这种差异主要体现在与 *hrc/hrp* Ⅲ型分泌系统(type Ⅲ secretion system, T3SS)和Ⅲ型效应子(type Ⅲ effector, T3E)的调节和结构相关的基因组序列中^[33-34]。而与其他黄单胞菌属的基因组序列进行比较,发现 *Xap* 包含至少 19 个 T3E 同源的基因,且部分同源基因相对于树生黄单胞菌(*Xa*)其他致病变种的菌株是特有的^[35]。另外,*Xap* 存在Ⅳ型分泌系统(type Ⅳ secretion system, T4SS),但不存在 *virB5* 和 *virB7* 的同源基因^[36],且目前尚未在 *Xap* 中发现Ⅳ型效应子(type Ⅳ effector, T4E)的存在^[37]。

4 桃细菌性穿孔病的防治

桃细菌性穿孔病的防治需要采取综合防控措施,在病原检测的基础上,尽可能防止病原物的引入,采用适当的农业防治措施、及时进行化学防治和生物防治,以及构建病害预测模型,小范围应用指导防治。

4.1 病原物检测

Xap 在欧盟等地被当做植物检疫性病原物,能够通过潜伏侵染的植物繁殖材料进行传播,这就需要快速且高度灵敏的 *Xap* 检测方法对植物进行检测,阻止病原物的进一步传播。过去可以通过细菌形态以及生理生化特性对 *Xap* 进行检测,但还不够准确与快速。通过从植物上分离纯化病原物,并使用不同技术方法对分离纯化后的病原物进行鉴定是比较主流的检测方法,而这些技术方法包括但不限于致病性试验、免疫荧光、蛋白质分析和聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)技术等,这些技术手段可以显著改进病原物检测的流程,完善 *Xap* 的检测和鉴定方法^[38-39]。目前环介导等温扩增(loop-mediated isothermal amplification, LAMP)技术^[39]可将属于 *Xa* 的不同致病变种快速

灵敏地鉴别出来,这种方法的灵敏度为 10^3 cfu/mL,且在 15 min 内即可获得阳性结果。而根据 LAMP 技术所开发的检测方法可以与实时荧光检测器一起使用以定量结果,也可与 DNA 染色染料一起使用,简化现场病原体检测过程^[40]。另外使用侧向流动免疫层析法(lateral flow immunoassay, LFIA)也可以将病组织样品中的 *Xap* 灵敏地检测出来,这种方法的检测限为 10^4 cfu/mL,且对 *Xap* 菌株有着较好的特异性^[41]。

4.2 农业防治

控制病原物种群数量与传播途径、合理的灌溉施肥以及使用抗性品种等农业防治手段可以在一定程度上控制病害的暴发和严重程度。而控制病原物种群数量,就需要及时清除落叶、病枝、病果等植物病组织。这种控制一方面需要在冬季对植物病组织进行修剪与清除桃园病残体,减少初侵染源,降低病害发生程度^[42];另一方面需要在春夏两季对桃细菌性穿孔病进行及时的观察与检测,用消毒的修剪工具清除病枝、病叶等病组织,来降低果园的菌源量以减少病害发生。除了修剪清除病残体,在栽培上需要避免桃树和其他核果类果树混栽,因为李和杏树极易感染细菌性穿孔病,成为果园的发病中心而增加对周围桃树感病的可能性。此外,还需要对桃园内的杂草等植物进行管理和清理,虽然杂草并非 *Xap* 的寄主植物,但 *Xap* 可以在杂草上附生生长增殖且不显症^[43-44]。改善桃园通风透光条件,及时排水,降低果园湿度,创造不利于病菌繁殖的环境条件,可降低细菌性穿孔病的发生率^[5,43]。桃细菌性穿孔病菌主要通过雨水飞溅和昆虫进行传播,因此有条件的产区或果园可以采用避雨栽培模式降低病害发生,同时也需要防治能传播病菌的害虫^[42]。

合理的灌溉施肥对于病害防治也是非常重要的。大水漫灌以及施肥不平衡(氮肥过量)会使得桃树更容易受到侵染,所以需要做好排水工作,增施有机肥,避免偏施氮肥,避免在短时间大量灌溉和施肥,使果树生长健壮,有助于提高桃树的抗病力^[45]。对于病害发生地区,使用耐受性或抗性品种是一种相当有效的防治方法。但是目前大多数桃品种基因型对 *Xap* 都有较高敏感性,而关于抗性品种还鲜有报道。目前,为了开发可用于育种的辅助分子标记,已经开始对桃树抗 *Xap* 相关的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)进行定位^[46-47]。

4.3 化学防治

相对于其他防治手段,化学防治可以更加有效方便地控制植物病害。目前国内外防治桃细菌性穿孔病的化学药剂偏向使用含铜制剂^[48],主要在生长季节前使用^[45]。选择使用的铜制剂因寄主植物生长季的不同而有所不同,在病害暴发前和生长季结束时,主要喷施硫酸铜和波尔多液的混合物;在植物生长期间,由于要避免铜制剂对植物的毒性作用,就要选择高度分散的较低浓度的硫酸铜^[48]以及氢氧化铜、喹啉铜、噻菌铜等。使用的铜制剂的浓度随植物生长季的不同而不同:在生长季期间,用于喷雾的溶液或悬浮液中 Cu^{2+} 浓度不应超过 0.40~0.50 g/L,而在生长季结束时以及在休眠期间,其浓度可以提高至 1.20~2.50 g/L^[48]。铜制剂对于桃有一定的毒性,这种毒性作用主要表现为叶片的穿孔和萎黄,甚至会出现较为严重的落叶和短期的生长停滞^[44]。近年在意大利已有抗铜制剂 *Xap* 分离株的报道,其抗性水平已达 200 mg/L,但产生这种铜制剂抗性的机制尚未明确^[49]。另外,在桃树发芽前可以全树喷淋 2~5 波美度石硫合剂^[50],在生长期可以施用 20%噻唑锌悬浮剂 500~800 倍液、50%氯溴异氰尿酸可溶性粉剂 1 000~2 000 倍液、80%代森锌可湿性粉剂 600~800 倍液、80%代森锰锌可湿性粉剂 600~800 倍液以及 25%戊唑醇水乳剂 1 500~2 000 倍液等来控制侵染和病害发展^[51-53]。生长期的最佳用药时间为谢花后,因为病菌从桃幼果脱萼后就可以发生侵染。另外,桃树落叶产生的叶痕是病菌侵染的重要途径^[54],也是初侵染源,因此病害发生严重的产区需要特别注重秋季落叶期的防控。

4.4 生物防治

化学防治相对于其他防治方式更加有效方便,但存在污染环境、抗药性等问题。过度使用含铜制剂不仅增加对植物的毒性,还增加了病原菌和其他附生菌的铜抗性^[55-56]。为了克服这些缺点,就需要进行一定程度上的生物防治,而目前生物防治植物细菌病害主要使用农用抗生素等生物制剂。对于桃细菌性穿孔病,通常使用农用硫酸链霉素会有较好效果,但由于耐药性的问题,国内目前正逐渐淘汰农用硫酸链霉素,而欧盟国家则禁用抗生素。一些生物制剂能够达到接近甚至超过化学药剂防治的效果,如 3%中生菌素可湿性粉剂 600 倍液^[57]、2%春雷霉素水剂 500 倍液^[53]、300 mg/L 土霉素溶液^[48]、

8%宁南霉素水剂 2 000~3 000 倍液^[58]、0.3%四霉素水剂 800 倍液^[57]等,以及植物源农药 50%乙蒜素乳油 3 000 倍液^[59]等,而迷迭香精油^[60]、柠檬草精油^[61]也有一定的抑菌活性。同样,也可以使用对 *Xap* 有拮抗作用的细菌,例如野油菜黄单胞菌 *X. campestris*^[18]、荧光假单胞菌 *Pseudomonas fluorescens* 等^[62-63]。另外,噬菌体也对 *Xap* 有控制作用,但由于其存活种群数量减少、干扰农药效果等因素,难以进行大规模使用^[64]。

此外,也可以使用诱导剂来防治 *Xap*。5%氨基寡糖素水剂 2 000~3 000 倍液有着与化学药剂基本等同的防效,同时可提高果实品质,少量增产^[65];葡萄糖酸盐可以诱导系统抗性,也有叶面肥的作用^[66];20%氟苯噁唑砒悬浮剂 2 000 倍液也有较好的诱导抗病效果^[67]。在植物激发子肽(plant elicitor peptide, Peps)对李属植物的离体试验中,发现其增加了李属植物对于 *Xap* 的抗性^[68]。

4.5 建立病害预测模型

由于信息技术的进步,气象信息的记录和应用变得更加容易,而细菌病害的传播与暴发和天气状况密切相关,这也就促进了病害预测模型的开发。开发病害预测模型可对控制果园中的 *Xap* 提供合理规划,使果农能够及时且合理地用药。相对于国内,这项技术在国外应用得更加广泛。日本冈山县目前已经开发并使用了一种病害预测模型,以天气变量为自变量、桃细菌性穿孔病发生率为因变量来进行预测,可以提前 3~4 周预测桃园的细菌性穿孔病的发生率^[18]。西班牙也已经开展了该病害的预测模型研究,基于光密度测量建立了 *Xap* 在不同温度下生长速率变化的模型,可以用于预报桃细菌性穿孔病的发生^[7]。但对于病害预测模型的建立需要收集多个生长季节内不同桃品种的疾病发生数据以及当地气象数据,工作量庞大,而且建立的模型存在地域局限性,只能小范围应用指导病害防治,不同的地方需要开发构建适合本地的病害预测模型。

参考文献

- [1] 姜全. 中国现代农业产业可持续发展战略研究: 桃分册[M]. 北京: 中国农业出版社, 2016.
- [2] ANONYMOUS. Council directive 2000/29/EC of 8 May 2000 on protective measures against the introduction into the community of organisms harmful to plants or plant products and against their spread within the community [S/OL]. Official

- Journal L169, 10. 7. 2000. Standards: 2000/29/EC-2000, (2000-05-08) [2019-05-16]. <http://data.europa.eu/eli/dir/2000/29/oj>.
- [3] EPPO/CABI. *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* [M]//Quarantine pests for Europe. 2nd ed. Wallingford: CAB International, 1997:1096-1100.
 - [4] 徐雍皋, 徐敬友. 农业植物病理学[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996.
 - [5] 邢伟杰, 辛江. 桃细菌性穿孔病的发生与防治[J]. 北方果树, 2017(4): 32-33.
 - [6] SMITH E F. Observations on a hitherto unreported bacterial disease, the cause of which enters the plant through ordinary stomata [J]. Science, 1903, 17(3): 456-457.
 - [7] MORALES G, LLORENTE I, MONTESINOS E, et al. A model for predicting *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* growth as a function of temperature [J/OL]. PLoS ONE, 2017, 12(5): e0177583. DOI: 10.1371/journal.pone.0177583.
 - [8] EPPO/OEPP. Data sheets on quarantine pests. *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* [EB/OL]. (2020-03-02) [2020-03-12]. <http://www.eppo.org/QUARANTINE/listA2.htm>.
 - [9] 费显伟, 王润珍, 富新华, 等. 李细菌性穿孔病的发生及病原菌鉴定[J]. 北方果树, 1991(3): 31-34.
 - [10] ROBE B L, WANG Chengan, ZHANG Zhixiang, et al. Bacterial leaf spot of peach caused by *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* in China [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2018, 40(2): 299-305.
 - [11] DYE D W, LELLIOTT R A. Genus II. *Xanthomonas* [M]//BUCHANAN R E, GIBBONS N E. Bergey's manual of determinative bacteriology (8th ed). Baltimore: Williams & Wilkins, 1974: 243-249.
 - [12] VAUTERIN L, HOSTE B, KERSTERS K, et al. Reclassification of *Xanthomonas* [J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1995, 45(3): 472-489.
 - [13] GARITA-CAMBRONERO J, PALACIO-BIELSA A, LÓPEZ M M, et al. Pan-genomic analysis permits differentiation of virulent and non-virulent strains of *Xanthomonas arboricola* that cohabit *Prunus* spp. and elucidate bacterial virulence factors [J/OL]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 573. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00573>.
 - [14] YOUNG J M, PARK D C, SHEARMAN H M, et al. A multilocus sequence analysis of the genus *Xanthomonas* [J]. Systematic and Applied Microbiology, 2008, 31(5): 366-377.
 - [15] BOUDON S, MANCEAU C, NOTTÉGHEM J L. Structure and origin of *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* populations causing bacterial spot of stone fruit trees in Western Europe [J]. Phytopathology, 2005, 95(9): 1081-1088.
 - [16] BARIONOVI D, SCORTICHINI M. Integron variability in *Xanthomonas arboricola* pv. *juglandis* and *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* strains [J]. FEMS Microbiology Letters, 2008, 288(1): 19-24.
 - [17] KAWAGUCHI A. Genetic diversity and dominant species of bacterial pathogen isolated from peach showed diseased symptoms of bacterial shot hole in Okayama prefecture, Japan [J]. Annual Report of the Kansai Plant Protection Society, 2012, 54: 105-107.
 - [18] KAWAGUCHI A. Risk factors for bacterial spot on peach in Okayama prefecture, Japan [J]. Journal of General Plant Pathology, 2014, 80(5): 435-442.
 - [19] GARITA-CAMBRONERO J, PALACIO-BIELSA A, LÓPEZ M M, et al. Draft genome sequence for virulent and avirulent strains of *Xanthomonas arboricola* isolated from *Prunus* spp. in Spain [J/OL]. Standards in Genomic Sciences, 2016, 11(1): 12. DOI: 10.1186/s40793-016-0132-3.
 - [20] CESBRON S, BRIAND M, ESSAKHI S, et al. Comparative genomics of pathogenic and nonpathogenic strains of *Xanthomonas arboricola* unveil molecular and evolutionary events linked to patho-adaptation [J/OL]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 1126. DOI: 10.3389/fpls.2015.01126.
 - [21] GARITA-CAMBRONERO J, PALACIO-BIELSA A, LÓPEZ M M, et al. Draft genome sequence of two strains of *Xanthomonas arboricola* isolated from *Prunus persica* which are dissimilar to strains that cause bacterial spot disease on *Prunus* spp. [J/OL]. Genome Announcements, 2016, 4(5): e00974-16. DOI: 10.1128/genomeA.01705-15.
 - [22] LÓPEZ-SORIANO P, BOYER K, CESBRON S, et al. Multi-locus variable number of tandem repeat analysis reveals multiple introductions in Spain of *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni*, the causal agent of bacterial spot disease of stone fruits and almond [J/OL]. PLoS ONE, 2016, 11(9): e0163729. DOI: 10.1371/journal.pone.0163729.
 - [23] BERGSMA-VLAMI M, MARTIN W, KOENRAADT H, et al. Molecular typing of Dutch isolates of *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* isolated from ornamental cherry laurel [J]. Journal of Plant Pathology, 2012, 94(1): S29-S35.
 - [24] CESBRON S, POTHIER J F, GIRONDE S, et al. Development of multilocus variable-number tandem repeat analysis (MLVA) for *Xanthomonas arboricola* pathovars [J]. Journal of Microbiological Methods, 2014, 100: 84-90.
 - [25] 赵文静. 桃细菌性穿孔病菌遗传多样性、病害发生规律和防治研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2018.
 - [26] 王曼. 桃树细菌性穿孔病发生规律与预防措施[J]. 西北园艺(果树), 2018(4): 27-28.
 - [27] ROSELLÓ M, SANTIAGO R, PALACIO-BIELSA A, et al. Current status of bacterial spot of stone fruits and almond caused by *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* in Spain [J]. Journal of Plant Pathology, 2012, 94(1): 15-21.
 - [28] MHEDBI-HAJRI N, DARRASSE A, PIGNÉ S, et al. Sensing and adhesion are adaptive functions in the plant pathogenic xanthomonads [J/OL]. BMC Evolutionary Biology, 2011, 11(1): 67. DOI: 10.1186/1471-2148-11-67.
 - [29] SCHARF B E, HYNES M F, ALEXANDRE G. Chemotaxis signaling systems in model beneficial plant-bacteria associations [J]. Plant Molecular Biology, 2016, 90(6): 549-559.
 - [30] JACQUES M A, ARLAT M, BOULANGER A, et al. Using

- ecology, physiology, and genomics to understand host specificity in *Xanthomonas* [J]. Annual Review of Phytopathology, 2016, 54(1): 163–187.
- [31] BERNE C, DUCRET A, BRUN Y V, et al. Adhesins involved in attachment to abiotic surfaces by gram-negative bacteria [J]. Microbiology Spectrum, 2015, 3(4): 1–45.
- [32] SOLÉ M, SCHEIBNER F, HOFFMEISTER A K, et al. *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* secretes proteases and xylanases via the Xps type II secretion system and outer membrane vesicles [J]. Journal of Bacteriology, 2015, 197(17): 2879–2893.
- [33] ESSAKHI S, CESBRON S, FISCHER-LE S M, et al. Phylogenetic and variable-number tandem-repeat analyses identify nonpathogenic *Xanthomonas arboricola* lineages lacking the canonical type III secretion system [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81(16): 5395–5410.
- [34] IGNATOV A N, KYROVA E I, VINOGRADOVA S V, et al. Draft genome sequence of *Xanthomonas arboricola* strain 3004, a causal agent of bacterial disease on barley [J/OL]. Genome Announcements, 2015, 3(1): e01572–14. DOI: 10.1128/genomeA.01572-14.
- [35] GARITA-CAMBRONERO J, PALACIO-BIELSA A, CUBERO J. *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni*, causal agent of bacterial spot of stone fruits and almond: its genomic and phenotypic characteristics in the *X. arboricola* species context [J]. Molecular Plant Pathology, 2018, 19(9): 2053–2065.
- [36] FRONZES R, CHRISTIE P J, WAKSMAN G. The structural biology of type IV secretion systems [J]. Nature Reviews Microbiology, 2009, 7(10): 703–714.
- [37] GARDINER D M, UPADHYAYA N M, STILLER J, et al. Genomic analysis of *Xanthomonas translucens* pathogenic on wheat and barley reveals cross-kingdom gene transfer events and diverse protein delivery systems [J/OL]. PLoS ONE, 2014, 9(1): e84995. DOI: 10.1371/journal.pone.0084995.
- [38] JANSE J D. Diagnostic methods for phytopathogenic bacteria of stone fruits and nuts in COST 873 [J]. EPPO Bulletin, 2010, 40(1): 68–85.
- [39] CAMPILLO T, LAVIRE C, SHAMS M, et al. Detection and identification methods and new tests as developed and used in the framework of COST873 for bacteria pathogenic to stone fruits and nuts [J]. Journal of Plant Pathology, 2012, 94(1): S97–S104.
- [40] BÜHLMANN A, POTHIER J F, TOMLINSON J A, et al. Genomic-informed design of loop-mediated isothermal amplification for detection of phytopathogenic *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* at the intraspecific level [J]. Plant Pathology, 2013, 62(2): 475–484.
- [41] LÓPEZ-SORIANO P, NOGUERA P, GORRIS M T, et al. Lateral flow immunoassay for on-site detection of *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* in symptomatic field samples [J/OL]. PLoS ONE, 2017, 12(4): e0176201. DOI: 10.1371/journal.pone.0176201.
- [42] 张世伟, 张俊祥. 桃穿孔病大发生原因及防治措施[J]. 植物医生, 2011, 24(6): 16–18.
- [43] 高月飞. 桃树细菌性穿孔病发生规律与预防措施[J]. 农业开发与装备, 2019(1): 201–202.
- [44] ZAREI S, TAGHAVI S M, HAMZEHZARGHANI H, et al. Epiphytic growth of *Xanthomonas arboricola* and *Xanthomonas citri* on non-host plants [J]. Plant Pathology, 2018, 67(3): 660–670.
- [45] STEFANI E. Economic significance and control of bacterial spot/canker of stone fruits caused by *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* [J]. Journal of Plant Pathology, 2010, 92(1): S99–S103.
- [46] SOCQUET-JUGLARD D, DUFFY B, POTHIER J F, et al. Identification of a major QTL for *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* resistance in apricot [J]. Tree Genetics & Genomes, 2013, 9(2): 409–421.
- [47] YANG Nannan, REIGHARD G, RITCHIE D, et al. Mapping quantitative trait loci associated with resistance to bacterial spot (*Xanthomonas arboricola* pv. *pruni*) in peach [J]. Tree Genetics & Genomes, 2013, 9(2): 573–586.
- [48] CHRISTIANO R S C, REILLY C C, MILLER W P, et al. Oxytetracycline dynamics on peach leaves in relation to temperature, sunlight, and simulated rain [J]. Plant Disease, 2010, 94(10): 1213–1218.
- [49] GIOVANARDI D, DALLAI D, STEFANI E. Population features of *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* from *Prunus* spp. orchards in northern Italy [J]. European Journal of Plant Pathology, 2017, 147(4): 1111–1125.
- [50] 韩学俭. 桃穿孔病防治技术[J]. 四川农业科技, 1998(4): 20.
- [51] 秦霞, 杨红芳, 刘清端. 桃树细菌性穿孔病的发生因素与综合防治[J]. 种业导刊, 2016(7): 13–14.
- [52] 乔趁峰, 赵俊芳, 吉洪坤, 等. 25%戊唑醇水乳剂田间防治桃穿孔病试验初报[J]. 中国园艺文摘, 2012, 28(12): 46.
- [53] 钱超, 季红健, 陈加红. 桃穿孔病的田间防治试验[J]. 山西果树, 2017(6): 3–4.
- [54] BATTILANI P, ROSSI V, SACCARDI A. Development of *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* epidemics on peaches [J]. Journal of Plant Pathology, 1999, 81(3): 161–171.
- [55] COOKSEY D A. Genetics of bactericide resistance in plant pathogenic bacteria [J]. Annual Review of Phytopathology, 1990, 28(1): 201–219.
- [56] ANDERSEN G L, MENKISSOGLOU O, LINDOW S E. Occurrence and properties of copper-tolerant strains of *Pseudomonas syringae* isolated from fruit trees in California [J]. Phytopathology, 1991, 81(6): 648–656.
- [57] 赵杰, 支月娥, 赵宝明, 等. 38种杀菌剂对桃细菌性穿孔病菌的抑菌效果[J]. 中国园艺文摘, 2016, 32(2): 58–59.
- [58] 李春曦, 陆爽, 胡金娟, 等. 几种药剂对桃细菌性穿孔病的防治效果试验[J]. 上海农业科技, 2017(4): 125.

niliprole resistance in *Plutella xylostella* (L.) [J/OL]. Scientific Report, 2015, 5: 14095. DOI: 10.1038/srep14095.

[14] HU Zhendi, FENG Xia, LIN Qingsheng, et al. Biochemical mechanism of chlorantraniliprole resistance in the diamondback moth, *Plutella xylostella* Linnaeus [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2014, 13(11): 2452–2459.

[15] LI Xiuxia, ZHU Bin, GAO Xiwu, et al. Over-expression of UDP-glycosyltransferase gene *UGT2B17* is involved in chlorantraniliprole resistance in *Plutella xylostella* (L.) [J]. Pest Management Science, 2017, 73(7): 1402–1409.

[16] LI Xiuxia, LI Ran, ZHU Bin, et al. Overexpression of cytochrome P450 *CYP6BG1* may contribute to chlorantraniliprole resistance in *Plutella xylostella* (L.) [J]. Pest Management Science, 2018, 74(6): 1386–1393.

[17] YAMAJI H, MANABE T, KITAURA A, et al. Efficient production of recombinant protein in immobilized insect cell culture using serum-free basal media after baculovirus infection [J]. Biochemical Engineering Journal, 2006, 28(1): 67–72.

[18] ZHU Fang, PARTHASARATHY R, BAI Hua, et al. A brain-specific cytochrome P450 responsible for the majority of deltamethrin resistance in the QTC279 strain of *Tribolium castaneum* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(19): 8557–8562.

[19] 陈之浩, 刘传秀, 李凤良, 等. 小菜蛾继代繁殖大量饲养方法研究初报[J]. 贵州农业科学, 1990(4): 52–53.

[20] STUMPF N, NAUEN R. Cross-resistance, inheritance, and biochemistry of mitochondrial electron transport inhibitor-acaricide resistance in *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) [J]. Journal of Economic Entomology, 2001, 94(6): 1577–1583.

[21] LI Xiuxia, SHAN Chunyang, LI Fen, et al. Transcription factor FTZ-F1 and cis-acting elements mediate expression of *CYP6BG1* conferring resistance to chlorantraniliprole in *Plutella xylostella* [J]. Pest Management Science, 2019, 75(4): 1172–1180.

[22] ANDERSEN J F, UTERMÖHLEN J G, FEYEREISEN R. Expression of house fly *CYP6A1* and NADPH-cytochrome P450 reductase in *Escherichia coli* and reconstitution of an insecticide metabolizing P450 system [J]. Biochemistry, 1994, 33(8): 2171–2177.

[23] GUZOV V M, UNNITHAN G C, CHERNOGOLOV A A, et al. *CYP12A1*, a mitochondrial cytochrome P450 from the housefly [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1998, 359(2): 231–240.

[24] YANG Yihua, YUE Lina, CHEN Song, et al. Functional expression of *Helicoverpa armigera* CYP9A12 and CYP9A14 in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2008, 92(2): 101–105.

[25] ZIMMER C T, BASS C, WILLIAMSON M S, et al. Molecular and functional characterization of *CYP6BQ23*, a cytochrome P450 conferring resistance to pyrethroids in European populations of pollen beetle, *Meligethes aeneus* [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2014, 45: 18–29.

(责任编辑: 田 喆)

(上接 23 页)

[59] 徐心, 许业帆, 赵杰, 等. 5 种杀菌剂防治桃细菌性穿孔病田间药效试验[J]. 上海农业科技, 2017(1): 110.

[60] 赵杰, 倪秀红. 迷迭香精油对几种植物病原菌的抑菌活性研究[J]. 北方园艺, 2009(9): 33–35.

[61] 赵杰, 周超英, 顾振芳, 等. 柠檬草精油对 9 种植物病原菌的抑菌活性[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2011, 29(4): 72–74.

[62] BIONDI E, DALLAI D, BRUNELLI A, et al. Use of a bacterial antagonist for the biological control of bacterial leaf/fruit spot of stone fruits [J]. IOBC/WPRS Bulletin, 2009, 43: 277–281.

[63] 李正. 几种药剂对桃细菌性穿孔病的防治效果试验报告[J]. 上海农业科技, 2018(6): 128.

[64] ZACCARDELLI M, SACCARDI A, GAMBIN E, et al. *Xanthomonas campestris* pv. *pruni* bacteriophages on peach trees and their potential use for biological control [J]. Phytopathologia Mediterranea, 1992, 31(3): 133–140.

[65] 贺春娟, 薛敏云. 氨基寡糖素对桃细菌性穿孔病的防治效果及增产作用研究[J]. 农药科学与管理, 2014, 35(10): 60–62.

[66] GIOVANARDI D, DALLAI D, DONDINI L, et al. Elicitation of resistance to bacterial canker of stone fruits by humic and fulvic acids (glucohumates): a cDNA-AFLP-dHPLC approach [J]. Scientia Horticulturae, 2016, 212: 183–192.

[67] 董思佳. 20%氟吡嘧啶砒悬浮剂防治桃树细菌性穿孔病试验[J]. 北方果树, 2017(6): 14–15.

[68] RUIZ C, NADAL A, MONTESINOS E, et al. Novel Rosaceae plant elicitor peptides as sustainable tools to control *Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* in *Prunus* spp. [J]. Molecular Plant Pathology, 2018, 19(2): 418–431.

(责任编辑: 田 喆)