

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
«Федеральный исследовательский центр
«Казанский научный центр Российской академии наук»**

**КОНТРОЛЬНЫЙ ПИСЬМЕННЫЙ ПЕРЕВОД
НАУЧНОГО ТЕКСТА ПО СПЕЦИАЛЬНОСТИ**

для сдачи кандидатского экзамена по дисциплине

«ИНОСТРАННЫЙ ЯЗЫК»

06.06.01 Биологические науки

*Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology
Mansfield J. et al. Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant
pathology //Molecular plant pathology. – 2012. – Т. 13. – №. 6. – С. 614-629.*

Физиология и биохимия растений (03.01.05)

Выполнил	Парфирова О.И.	_____
		подпись
Проверил	Горшков В.Ю., к.б.н.	_____
		подпись
Принял	Газизулина Л.Р., к.ф.н	_____
		подпись

Review

Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology

JOHN MANSFIELD¹, STEPHANE GENIN², SHIMPEI MAGORI³, VITALY CITOVSKY³, MALINEE SRIARIYANUM^{4,†}, PAMELA RONALD⁴, MAX DOW⁵, VALÉRIE VERDIER⁶, STEVEN V. BEER⁷, MARCOS A. MACHADO⁸, IAN TOTH⁹, GEORGE SALMOND¹⁰ AND GARY D. FOSTER^{11,*}

¹Division of Biology, Imperial College, London SW7 2AZ, UK

²INRA, CNRS, Laboratoire des Interactions Plantes-Microorganismes (LIPM), UMR 441-2594, F-31326 Castanet Tolosan, France

³Department of Biochemistry and Cell Biology, State University of New York, Stony Brook, NY 11794-5215, USA

⁴Department of Plant Pathology, University of California, Davis, CA 95616, USA

⁵Department of Microbiology, BioSciences Institute, University College Cork, Cork, Ireland

⁶Institut de Recherche pour le Développement, UMR Résistance des Plantes aux Bioagresseurs, IRD-CIRAD-UM2, 911 Avenue Agropolis BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, France

⁷Department of Plant Pathology and Plant-Microbe Biology, 306 Plant Science Building, Cornell University, Ithaca, NY 14853, USA

⁸Centro de Citricultura Sylvio Moreira, Instituto Agrônomo, Cordeirópolis, Caixa Postal 04, São Paulo 13490-970, Brazil

⁹James Hutton Institute, Invergowrie, Dundee DD2 5DA, UK

¹⁰Department of Biochemistry, University of Cambridge, Tennis Court Road, Cambridge CB2 1QW, UK

¹¹School of Biological Sciences, University of Bristol, Bristol BS8 1UG, UK

SUMMARY

Many plant bacteriologists, if not all, feel that their particular microbe should appear in any list of the most important bacterial plant pathogens. However, to our knowledge, no such list exists. The aim of this review was to survey all bacterial pathologists with an association with the journal *Molecular Plant Pathology* and ask them to nominate the bacterial pathogens they would place in a 'Top 10' based on scientific/economic importance. The survey generated 458 votes from the international community, and allowed the construction of a Top 10 bacterial plant pathogen list. The list includes, in rank order: (1) *Pseudomonas syringae* pathovars; (2) *Ralstonia solanacearum*; (3) *Agrobacterium tumefaciens*; (4) *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*; (5) *Xanthomonas campestris* pathovars; (6) *Xanthomonas axonopodis* pathovars; (7) *Erwinia amylovora*; (8) *Xylella fastidiosa*; (9) *Dickeya* (*dadantii* and *solani*); (10) *Pectobacterium carotovorum* (and *Pectobacterium atrosepticum*). Bacteria garnering honourable mentions for just missing out on the Top 10 include *Clavibacter michiganensis* (*michiganensis* and *sepedonicus*), *Pseudomonas savastanoi* and *Candidatus Liberibacter asiaticus*. This review article presents a short section on each bacterium in the Top 10 list and its importance, with the intention of initiating discussion and debate amongst the plant bacteriology community, as well as laying down a benchmark. It

will be interesting to see, in future years, how perceptions change and which bacterial pathogens enter and leave the Top 10.

INTRODUCTION

Recently, the journal *Molecular Plant Pathology* considered which viruses would appear in a Top 10 of plant viruses based on their perceived importance, scientifically or economically, in terms of the views of the contributors to the journal (Scholthof *et al.*, 2011). This was followed by a similar review on fungi (Dean *et al.*, 2012). These surveys were carried out as many papers, reviews and grant applications claim that a particular plant virus or fungal pathogen is of huge importance, and this is probably rightly so.

As a result of the interest generated by the plant virus and fungal pathogen surveys, a similar survey was carried out for plant pathogenic bacteria and, as before, bacterial pathologists with an association with the journal *Molecular Plant Pathology* were contacted and asked to nominate three plant pathogenic bacteria that they would expect to see in a list of the most scientifically/economically important bacterial pathogens. The review, by its very nature, is similar in format and layout to the Top 10 Virus and Top 10 Fungal Reviews (Dean *et al.*, 2012; Scholthof *et al.*, 2011).

The survey generated 458 votes from the international community, and allowed the construction of a Top 10 bacterial plant pathogen list for the journal *Molecular Plant Pathology* (see Table 1).

The bacterium, or group of pathovars, making the strongest appearance on scientific and economic grounds is *Pseudomonas syringae*, with many voters grouping the various pathovars

*Correspondence: Email: gary.foster@bristol.ac.uk

†Present address: Department of Chemical and Process Engineering, Thai-German Graduate School of Engineering, King Mongkut's University of Technology, North Bangkok, Bangkok 10800, Thailand.

Table 1 Top 10 bacterial plant pathogens. The table represents the ranked list of bacteria as voted for by plant bacteriologists associated with the journal *Molecular Plant Pathology*.

Rank	Bacterial pathogen	Author of bacterial description
1	<i>Pseudomonas syringae</i> pathovars	John Mansfield
2	<i>Ralstonia solanacearum</i>	Stéphane Genin
3	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Shimpei Magori, Vitaly Citovsky
4	<i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i>	Malinee Sriariyanum, Pamela Ronald
5	<i>Xanthomonas campestris</i> pathovars	Max Dow
6	<i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>manihotis</i>	Valérie Verdier
7	<i>Erwinia amylovora</i>	Steven V. Beer
8	<i>Xylella fastidiosa</i>	Marcos A. Machado
9	<i>Dickeya</i> (<i>dadantii</i> and <i>solani</i>)	Ian Toth
10	<i>Pectobacterium carotovorum</i> (and <i>P. atrosepticum</i>)	George Salmund

together, and others voting for individual pathovars. It is clear that *P. syringae* has had a huge impact on our scientific understanding of microbial pathogenicity, and continues to cause economically important plant diseases.

In second place is *Ralstonia solanacearum*, which rates very highly on economic importance worldwide, especially as it has a very broad host range, with affected crops ranging from potato to banana.

In third position is *Agrobacterium tumefaciens*, making a very strong appearance based primarily on its scientific importance. Although this bacterium can cause significant damage in particular crops, its role in scientific breakthroughs and applications clearly attracted votes.

In fourth, fifth and sixth positions are *Xanthomonas* species, all clearly distinctive in their pathology and host targets, with each attracting significant votes as individuals. In fourth and sixth positions are xanthomonads with relatively specific crop targets, namely *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, one of the most serious pathogens of rice, and *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*, the causal agent of cassava bacterial blight (CBB). *Xanthomonas campestris* pathovars, which cause diseases in a range of crops worldwide, reached fifth position.

In seventh position comes *Erwinia amylovora*, which causes the well-known fire blight disease of ornamentals, fruit trees and bushes. This disease has significant scientific history and is of continuing economic importance.

Xylella fastidiosa rightly has a place in the Top 10 in eighth position, as it is associated with several important diseases of crops and trees. It also has the important scientific claim of being the first phytopathogen (outside of plant viruses) to have had its genome sequenced.

For the entry in ninth position, it was decided to group two species of *Dickeya* together, namely *Dickeya dadantii* and *solani*, as *Dickeya* attracted significant votes, many of which were simply referred to as *Dickeya* spp. This is perhaps understandable as the taxonomy of these bacteria may be described as being in a state of flux. Indeed, the name *Dickeya solani* has not been officially accepted, but it is clear that *Dickeya* spp. cause economically important diseases, particularly in potato.

The final entry in tenth place is *Pectobacterium carotovorum* (also covering *P. atrosepticum*), meriting a place in the Top 10 because of the economic losses linked with the soft rot diseases, but also being responsible for several scientific milestones. This is in addition to some long-standing translational breakthroughs, such as involvement in the treatment of some leukaemias.

Although the aim of this review article was to identify the views of contributors to *Molecular Plant Pathology* with regard to the Top 10 most important plant pathogenic bacteria, the authors are very much aware that importance and priorities can vary locally across continents and disciplines. We are also aware that not all bacteria can make it into any Top 10, for obvious numerical limits, although such bacteria can still be regarded as hugely important. We therefore felt it appropriate to make honourable mentions to bacteria just missing out on the Top 10 list, including *Clavibacter michiganensis* (*michiganensis* and *sepedonicus*) (Eichenlaub and Gartemann, 2011), *Pseudomonas savastanoi* (Rodríguez-Palenzuela *et al.*, 2010) and *Candidatus Liberibacter* (pv. *asiaticus*) (Duan *et al.*, 2009), all clearly important.

This review contains single-page descriptions of the Top 10, including illustrative figures and key references for further reading. We hope that the review triggers discussion and debate amongst the plant bacteriology community, as well as laying down a benchmark. It will be interesting to see how perceptions change in future years and which bacteria enter and leave the Top 10 list.

1. *PSEUDOMONAS SYRINGAE* PATHOVARS

It seems a little unfair that a team of pathovars has been voted for an award, a bit like a relay team winning the 400-m individual Olympic gold medal. It may of course be argued that the pathovar designation is really unjustified and that we are dealing with one remarkably versatile single species, *Pseudomonas syringae*. This debate is now being resurrected by the emerging detail from genomic sequencing. The criteria for this award were importance to basic science and impact on food production and/or the environment—*P. syringae* scores heavily on all counts.

The economic impact of *P. syringae* is increasing, with a resurgence of old diseases, including bacterial speck of tomato (pv. *tomato*; Shenge *et al.*, 2007), and the emergence of new infections of importance worldwide, such as bleeding canker of horse-chestnut (pv. *aesculi*; Green *et al.*, 2010). The *European Handbook of Plant Diseases* (Smith *et al.*, 1988) describes 28 pathovars, each attacking a different host species. We can now add pv. *aesculi* to this list. Several pathovars cause long-term problems in trees, often through the production of distortions and cankers (e.g. pathovars *savastanoi* and *morsprunorum*). Infections of annual crops are more sporadic, and outbreaks are often caused by sowing contaminated seed. Many reports highlight the seed-borne nature of *P. syringae*, but it is a remarkably adaptive pathogen, emerging in some apparently bizarre sites, such as snow melt waters (Morris *et al.*, 2007). Once new infections have established, given favourable conditions of rainfall and temperatures, disease outbreaks are often devastating, as observed with bean halo blight caused by pv. *phaseolica* (Murillo *et al.*, 2010).

Research into the molecular biology of virulence and plant defence against *P. syringae* has opened up new insights into microbial pathogenicity, not only with regard to plants but also with more general significance to human diseases. Pathovars *phaseolica* and *tomato* have emerged as excellent models for fundamental studies on bacterial attack and plant defence (Arnold *et al.*, 2011; Preston, 2000). Notable examples are discoveries concerning the hypersensitive response and pathogenicity (*hrp*) gene cluster encoding the type III secretion system (see Fig. 1), effector trafficking and host targets for defence suppression (Huynh *et al.*, 1989; Jovanovic *et al.*, 2011; Kvitko *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2010).

Pseudomonas syringae leads the field in the impact of high-throughput sequencing technologies on our understanding of pathogenicity. Remarkably, the prediction by O'Brien *et al.* (2011) that, '... at least two dozen new *P. syringae* genomes will be released this year', has been proven to be correct with the publication of the landmark study by Baltrus *et al.* (2011). So far, a perhaps unexpected feature is that pathovars colonizing strongly unrelated plants are being closely grouped together, for example pv. *savastanoi* (olive) and pv. *phaseolica* (bean) both lie within the same clade. Genomic analysis, initiated by Joardar *et al.* (2005) and Lindeberg *et al.* (2008), has perhaps the most potential for unravelling the determinants of host specificity. As more genomic sequences are completed, further insight should be gained into the still puzzling role of effector proteins and toxins in defining host range within the species.

Pseudomonas syringae pathovars represent not only the premier plant pathogenic bacterial grouping, but would also probably top the all time pathogen charts including fungi and oomycetes. Research on the effector biology of the filamentous pathogens is very much following in the wake of advances made with *P. syringae* (Cunnac *et al.*, 2009; Hann *et al.*, 2010; Oliva *et al.*, 2010).

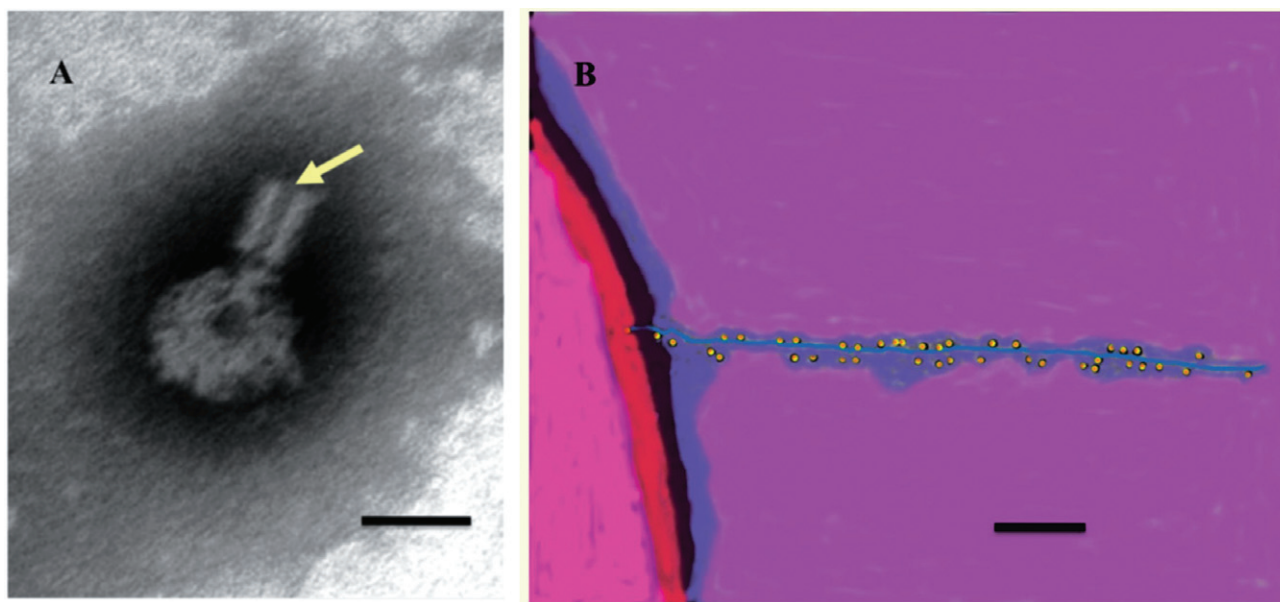


Fig. 1 The type III secretion system (T3SS) of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. (A) Putative basal body of the T3SS released from membrane preparations after growth in *hrp* inducing medium. The arrow marks the attachment point of the Hrp pilus. Bar, 25 nm. (B) False colour image of the Hrp pilus gold labelled with antibodies to the subunit protein HrpA, emerging from the bacterial surface. Bar, 50 nm. Both images kindly provided by Ian Brown (University of Kent).

2. RALSTONIA SOLANACEARUM

Ralstonia solanacearum is probably the most destructive plant pathogenic bacterium worldwide. One of the reasons for this is that the *R. solanacearum* species is composed of a very large group of strains varying in their geographical origin, host range and pathogenic behaviour (Denny, 2006; Genin, 2010). This heterogeneous group is nowadays recognized as a 'species complex' which has been divided into four main phylotypes (phylogenetic grouping of strains). The species as a whole has a very broad host range, infecting 200 plant species in over 50 families, and is the causal agent of potato brown rot, bacterial wilt of tomato, tobacco, eggplant and some ornamentals, as well as Moko disease of banana.

Ralstonia solanacearum is a soil-borne pathogen that infects plants via wounds, root tips or cracks at the sites of lateral root emergence. The bacterium subsequently colonizes the root cortex, invades the xylem vessels and reaches the stem and aerial parts of the plant through the vascular system (Fig. 2). *Ralstonia solanacearum* can rapidly multiply in the xylem up to very high cell densities, leading to wilting symptoms and plant death.

The direct economic impact of *R. solanacearum* is difficult to quantify, but the pathogen is extremely damaging because of its wide geographical distribution and host range; on potato alone, it is responsible for an estimated US\$1 billion in losses each year worldwide (Elphinstone, 2005). The incidence of the disease is particularly dramatic for agriculture in many developing countries in inter-tropical regions in which *R. solanacearum* is endemic. In areas in which the organism has quarantine status, it is also responsible for important losses because of regulatory eradication measures and restrictions on further production on contaminated land. Disease management remains limited and is hampered by the faculty of the pathogen to survive for years in wet soil, water ponds, on plant debris or in asymptomatic weed hosts, which act as inoculum reservoirs. Breeding for resistance, although effective in a few cases, is hampered by the broad diversity of the pathogenic strains.

As a root and vascular pathogen, *R. solanacearum* is a model system for the study of bacterial pathogenicity. The bacterium was one of the first plant pathogen genomes to be entirely sequenced (Salanoubat *et al.*, 2002), and the development of pathosystems with model plants, such as *Arabidopsis*, or the legume *Medicago truncatula* has facilitated genetic and molecular studies on both the plant and bacterial partners. The pathogenicity of *R. solanacearum* relies on a type III secretion system, and many studies have been conducted on this topic since the first description of a *hrp* mutant phenotype by Boucher *et al.* (1985). Many other pathogenicity factors have been identified and characterized, whose expression is orchestrated by an atypical quorum-sensing molecule structurally related to the diffusible signal factor (DSF) family (Flavier *et al.*, 1997).

Future research in this field will include a better understanding of the molecular bases underlying the adaptation of this versatile group of strains to such a diverse range of hosts. Another major task to address is how our increasing knowledge of the sophisticated mechanisms developed by *R. solanacearum* to promote plant susceptibility could be used to engineer novel and durable protection strategies to fight this devastating disease.



Fig. 2 *Ralstonia solanacearum* (A, photograph J. Vasse) and disease wilting symptoms on tomato (B) with bacteria oozing from the vascular system after stem section (C).

3. *AGROBACTERIUM TUMEFACIENS*

More than a century ago, Smith and Townsend (1907) identified *Agrobacterium tumefaciens* as the causative agent of crown gall tumour, one of the most serious plant diseases affecting various crop species worldwide. In nature, this soil-borne bacterium induces neoplastic growths (Fig. 3) at wound sites on host plants and severely limits crop yield and growth vigour. This deleterious effect of *A. tumefaciens* has unquestionably contributed to a driving force behind long-lasting *Agrobacterium* research. However, *A. tumefaciens* is not just another phytopathogen, but possesses a very rare feature: the ability for genetic transformation.

The 'Eureka' moment came in the late 1970s when Mary-Dell Chilton and Eugene Nester with their colleagues demonstrated that the specific DNA segment (now known as the T-DNA) of the bacterial tumour-inducing (Ti) plasmid was present in the genome of infected plant cells (Chilton *et al.*, 1977). This landmark discovery cast the spotlight on *Agrobacterium* as the first organism capable of trans-kingdom gene transfer. Since then, a great deal has been learned about the molecular mechanisms underlying *A. tumefaciens*-mediated genetic transformation, which has emerged as a highly complex process regulated by numerous bacterial and host factors (reviewed by Gelvin, 2010; Pitzschke and Hirt, 2010; Tzfira and Citovsky, 2002; Zupan *et al.*, 2000). Briefly, *A. tumefaciens* perceives phenolic compounds exuded from plant wound tissues and activates the expression of several effectors, termed virulence (Vir) proteins. Some of these factors mediate the generation of a single-stranded copy of T-DNA (T-strand) and its transport into the host cell through a type IV secretion system. In addition to the T-strand, several Vir proteins are also translocated into plant cells. These exported effectors, together with multiple host factors, facilitate the nuclear import of the T-strand and its subsequent integration into the host genome. Finally, genes involved in auxin and cytokinin biosynthesis are expressed from the integrated T-DNA, leading to abnormal cell proliferation in the infected tissues and the formation of tumours, i.e. crown galls (Fig. 3).

Although the details on its molecular basis are still emerging, the discovery of the *Agrobacterium*-mediated genetic transformation of plants ushered in a new era of plant molecular biology. In 1983, Chilton and colleagues reported that an engineered T-DNA carrying a foreign gene could be transferred to tobacco plants and maintained through regeneration (Barton *et al.*, 1983). Since this first demonstration of transgenic plants, substantial conceptual and technical advances have been achieved to make the *Agrobacterium*-mediated genetic engineering of plants more feasible in the daily practice of basic research as well as biotechnology (Fig. 4). For example, the advent of binary vectors, a system of two separate replicons that house the T-DNA and virulence genes and function in both *Escherichia coli* and *A. tumefaciens*, has made it much easier to manipulate the T-DNA. Owing to its incredibly wide host range, which, under laboratory conditions, includes most eukaryotic organisms (Lacroix *et al.*, 2006), high efficiency and sophisticated modern transformation technology, *A. tumefaciens* is now a transformation vehicle of choice for the genetic manipulation of most plant species, including the model plant *Arabidopsis thaliana*, as well as numerous fungal species.

Agrobacterium tumefaciens never ceases to amaze plant biologists and pathologists. Even after 100 years of research, we are still discovering novel mechanisms that underlie the interactions of *A. tumefaciens* with its hosts, and are only beginning to understand how truly clever this pathogen is. For instance, recent studies have revealed that *A. tumefaciens* can subvert the host defence machinery for the active promotion of infection (Djamei *et al.*, 2007; Zaltsman *et al.*, 2010). In the foreseeable future, therefore, *A. tumefaciens* will continue to serve not only as a powerful tool for plant genetic engineering, but also as an excellent model organism to decipher host-pathogen interactions.



Fig. 3 A crown gall on cherry trunk caused by *Agrobacterium tumefaciens*.



Fig. 4 Wild-type tomato plant developing crown gall tumours (left) and *Agrobacterium tumefaciens*-resistant transgenic tomato plant generated by *A. tumefaciens*-mediated genetic transformation (right) illustrate two important aspects of *A. tumefaciens*: one as a pathogen and another as a tool for genetic engineering (reproduced with permission from Escobar *et al.*, 2001).

4. XANTHOMONAS ORYZAE (ORYZAE)

Bacterial leaf blight (BLB), caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*), is found in both tropical and temperate regions. BLB also occurs in Australia, Africa, Latin America, the Caribbean and the USA (Mew *et al.*, 1993; Mizukami and Wakimoto, 1969). Yield losses of 10%–50% from BLB have been reported (Ou, 1972). Outbreaks of BLB are most common during the monsoon season in South-East Asia and India (Mew *et al.*, 1993). Rice was introduced for cultivation into the USA (North Carolina) more than 200 years ago and has been cultivated in other parts of the USA for over 100 years. Although many rice diseases have either been introduced or developed on rice during the history of its cultivation in the USA, *Xoo* has not established in the USA. The climates of rice-producing areas in the USA and USA rice cultivation practices are not conducive to the long-term survival or spread of *Xoo*. For these reasons, *Xoo* is of low risk to US agriculture.

BLB is efficiently controlled by the use of resistant rice cultivars. However, because *Xoo* has the capacity to express effectors that suppress some host defence responses, often this resistance is eventually overcome (Verdier *et al.*, 2011). Resistance genes of the non-RD pattern recognition receptor class typically confer long-lasting resistance because they recognize conserved microbial signatures, which, when mutated, cripple the virulence of the pathogen (Han *et al.*, 2011; Ronald and Beutler, 2010; Schwessinger and Ronald, 2012). Control of the disease with copper compounds, antibiotics and other chemicals has not proven to be effective (Mew, 1989; Singh *et al.*, 1980).

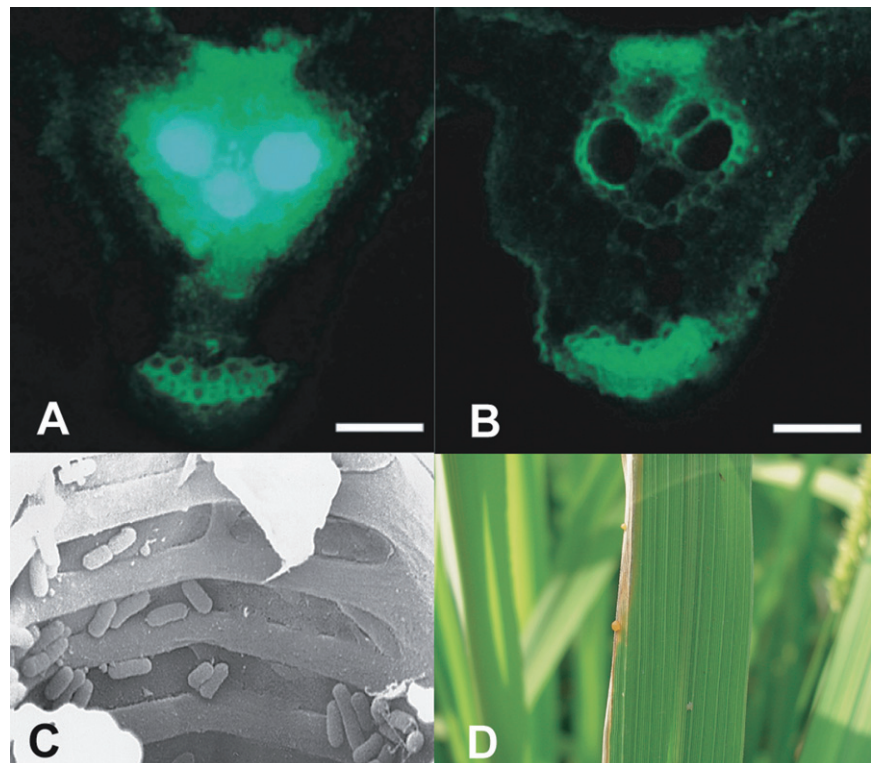
Xanthomonas oryzae pv. *oryzae* is a rod-shaped, Gram-negative bacterium. It produces a yellow soluble pigment, called xanthomonadin (Fig. 5), and extracellular polysaccharide (EPS). EPS is important in the protection of bacteria from desiccation and for the attenuation of wind- and rain-borne dispersal (Ou, 1972; Swings *et al.*, 1990). *Xoo* is disseminated by irrigation water systems, splashing or wind-blown rain, as well as by contaminated rice stubble from the previous crop season, which is the most important source of primary inoculum (Mizukami and Wakimoto, 1969; Murthy and Devadath, 1984). *Xoo* infects the rice leaf typically through hydathodes at the leaf tip,

broken trichomes, leaf margins and wounds in the leaves or roots, multiplies in the intercellular spaces and enters into xylem vessels (Fig. 5) (Noda and Kaku, 1999; Ou, 1985; Park *et al.*, 2010). Within a few days of infection, bacterial cells and EPS fill the xylem vessels and ooze out from the hydathodes, and form beads of exudate on the leaf surface, a characteristic sign of the disease and a source of secondary inoculum (Mew *et al.*, 1993).

Similar to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (*Xcc*), *Xoo* also produces a range of virulence factors, including EPS, extracellular enzyme and type III effectors, which are essential for virulence (Mole *et al.*, 2007). *Xoo* employs two different types of quorum-sensing factors, DSF and Ax21 (activator of Ax21-mediated immunity), a small, N-terminally processed, type I secreted protein (Han *et al.*, 2011; He *et al.*, 2010). Ax21 mediates biofilm formation, motility and virulence. Whereas the *rpf* (regulation of pathogenicity factors) gene cluster is required for DSF-mediated quorum sensing (Jeong *et al.*, 2008), *rax* genes are required for Ax21-mediated quorum sensing (Lee *et al.*, 2006). Ax21 is broadly conserved in all *Xanthomonas* species and in related genera, and some of these orthologues can also activate XA21-mediated immunity (Lee *et al.*, 2009).

The genome sequences of three *Xoo* strains (MAFF311018, KACC10331, PXO99A) have been completed (Lee *et al.*, 2005; Ochiai *et al.*, 2005; Salzberg *et al.*, 2008) and the genome sequencing of eight additional *Xoo* strains is underway (Verdier *et al.*, 2011). Comparative genomic analysis of different *Xoo* strains has revealed a large number of genomic rearrangements and transcriptional activator-like (TAL) effector gene recombinations, as well as a large number of insertion sequence (IS) elements (Ochiai *et al.*, 2005; Ryan *et al.*, 2011; Salzberg *et al.*, 2008). Several genetic studies have suggested that the activity of IS elements and recombination among TAL effector genes have contributed to the diverse race structure within *Xoo* (Ochiai *et al.*, 2005; Ponciano *et al.*, 2004; Rajeshwari and Sonti, 2000). The comparative analysis of the genomic sequence has facilitated an understanding of the diversity and evolution of *Xoo* (Salzberg *et al.*, 2008). Complete genome sequences have also facilitated the development of markers that are useful for epidemiological studies.

Fig. 5 Visualization of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) in rice plants. (A, B) Transverse leaf sections of rice infected with *Xoo* strain PXO99 expressing the green fluorescence of rice cultivar TP309 (susceptible) (A) and TP309-XA21 (resistant) (B). Images were observed with excitation from 450 to 490 nm and emitted light collected at 520 nm at 40× magnification using a Zeiss Axiophot fluorescence microscope, 12 days after inoculation. The bars in (A) and (B) represent 50 µm. (C) Scanning electron micrograph of *Xoo* cells in the xylem vessel of a rice leaf. (D) Close-up of *Xoo*-infected rice leaf. Bacterial cells fill the xylem vessels and ooze out at hydathodes, forming beads or strands of exudate on the leaf surface, a characteristic sign of the disease. Photographs in (A) and (B) courtesy of S. W. Han (reprinted from *BMC Microbiol.* 2008; 8: 164). Photograph in (C) courtesy of J. Leach (reprinted from *Mol. Plant Pathol.* 2006; 7(5): 303–324). Photograph in (D) courtesy of the Bureau of Rice Research and Development, Thailand (<http://www.brdd.in.th>).



5. XANTHOMONAS CAMPESTRIS PATHOVARS

Pathovars of *Xanthomonas campestris* cause diseases of agronomic importance throughout the world. Among the most notable of these pathogens are *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (*Xcc*), the causal agent of black rot of crucifers that affects all cultivated brassicas, *X. campestris* pv. *vesicatoria* (*Xcv*), now reclassified as *X. euvesicatoria*, the causal agent of bacterial spot of pepper and tomato, and *X. campestris* pv. *malvacearum* (*Xcm*, now *X. axonopodis* pv. *malvacearum*), which causes angular leaf spot of cotton. The diseases caused by these bacteria are particularly severe in regions with a warm and humid climate, although black rot is also economically important in temperate regions, e.g. in Cornwall and other western areas of the UK. *Xcc* is also important as a producer of the EPS xanthan, which is used as a food additive and in the pharmaceutical and oil-drilling industries.

Studies of these bacteria have had considerable scientific impact, which has not been restricted to the discipline of molecular plant pathology. Work on *Xcm* provided the first demonstration for the hypothesis that a gene-for-gene pattern governs interactions between bacterial pathogens and plants (Gabriel *et al.*, 1986). Work on *Xcv* established the genetic basis of the triggering of disease resistance in pepper, leading to the isolation of genes specifying avirulence on pepper cultivars containing the *Bs1*, *Bs2* or *Bs3* (for bacterial spot) resistance genes (Boch and Bonas, 2010; Minsavage *et al.*, 1990). *AvrBs3* is the paradigm member of the large family of TAL type III effector proteins in *Xanthomonas* spp. It was subsequently established that this effector is translocated to the nucleus of the plant cell, where it influences gene expression by binding to plant promoters (Boch and Bonas, 2010). The 'code' governing promoter recognition by the majority of effectors of this family has been determined (Fig. 6). The knowledge of this code affords great potential for biotechnology, e.g. by engineering promoters with boxes for TAL effectors to drive the expression of resistance genes or by allowing the generation of custom-designed DNA-binding specificities.

Work on *Xcc* led to the identification of the genes involved in xanthan biosynthesis (Capage *et al.*, 1987; Vorhölter *et al.*, 2008) and the *rpf* gene cluster, which acts to control the synthesis of extracellular enzymes and

xanthan, and contributes to virulence. Studies of the function of the *Rpf* gene products led to the discovery of the cell–cell signalling system mediated by DSF, which was subsequently identified as a *cis*-unsaturated fatty acid (Ryan and Dow, 2011). The *rpf* genes involved in DSF synthesis and perception are conserved in all xanthomonads, including *Xylella fastidiosa* and *Stenotrophomonas* spp., some strains of which are nosocomial human pathogens. Furthermore, DSF signalling controls virulence in some, but not all, of these bacteria, although the precise role differs between organisms (Ryan and Dow, 2011). *RpfG*, the regulatory protein involved in DSF signal transduction, contains a histidine-aspartic acid-glycine-tyrosine-proline (HD-GYP) domain. Studies in *Xcc* were the first to establish the regulatory function of an HD-GYP domain regulator and its enzymatic activity as a phosphodiesterase degrading the second messenger cyclic di-guanosine monophosphate (di-GMP) (Ryan *et al.*, 2006). These observations have contributed to an understanding of cyclic di-GMP signalling in many organisms, as the HD-GYP domain is widely conserved in bacteria, including plant, animal and human pathogens.

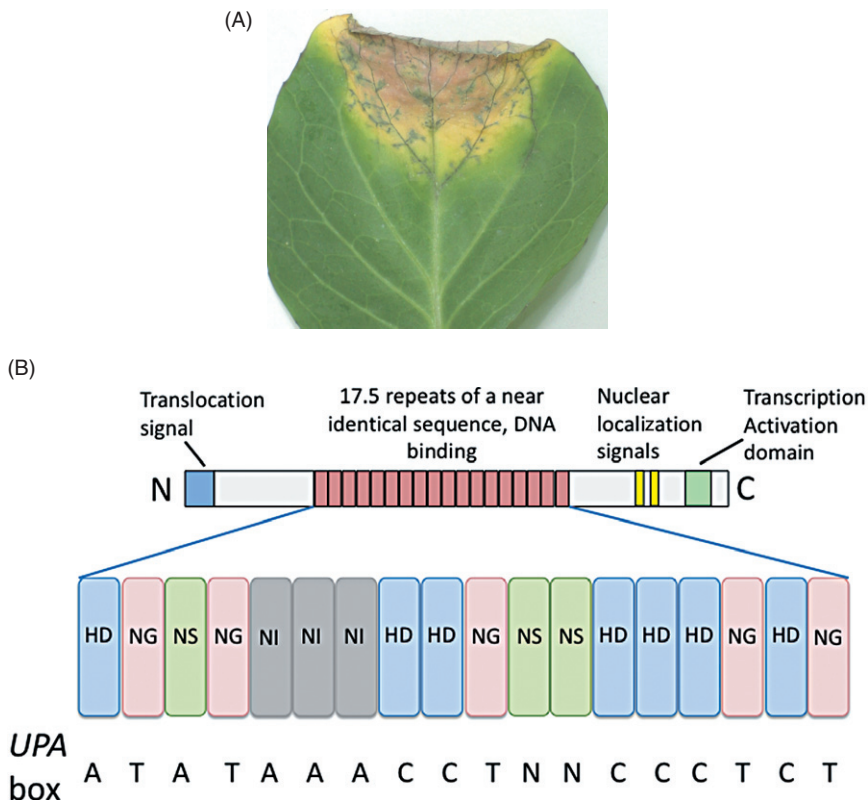


Fig. 6 (A) Black rot disease symptoms on cabbage caused by *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, showing the characteristic blackening of the leaf veins (image kindly provided by Sarah Schatschneider and Karsten Niehaus, University of Bielefeld). (B) Domain architecture of the *AvrBs3* effector showing the variations at positions 12 and 13 in the repeats and the nucleotides recognized in the consensus *UPA* (upregulated by *AvrBs3*) box (see Boch and Bonas, 2010).

6. *XANTHOMONAS AXONOPODIS*

Xanthomonas axonopodis pv. *manihotis*

The genus *Xanthomonas* currently consists of 20 species including *X. axonopodis* (Vauterin *et al.*, 2000). Six distinct genomic groups have been defined within *X. axonopodis*, with many pathovars causing economically important diseases on different host plants of agronomic significance (Rademacher *et al.*, 2005; Young *et al.*, 2008).

Cassava (*Manihot esculenta*) is the staple food of nearly 600 million people in the world's tropical regions. *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* (*Xam*) is the causal agent of CBB, a major disease, endemic in tropical and subtropical areas. This foliar and vascular disease severely affects cassava production worldwide. Losses of between 12% and 100% affect both yield and planting material (Lozano, 1986; Verdier *et al.*, 2004). Over recent years, a significant recurrence of the disease has been reported in different regions in Africa and Asia. *Xam* induces a wide combination of symptoms, including angular leaf lesions, blight, wilt, stem exudates and stem canker (Figs. 7 and 8). Host resistance is still the most effective way to control this disease. However, no breeding strategy is being developed for the control of CBB disease. Only two cassava CBB resistance genes have been identified so far (C. Lopez, personal communication, Universidad Nacional, Bogota, Colombia). Plant defence responses to *Xam* have been well characterized (Fig. 9) (Boher and Verdier, 1995; Boher *et al.*, 1997; Kpémoua *et al.*, 1996). Genomic tools for cassava, such as a large expressed sequence tag (EST) database and a cassava microarray, have been developed and used for *Xam*-plant expression studies (Lopez *et al.*, 2004, 2005).

The pathogenicity of *Xam* relies, in part, on a type III secretion system which translocates effectors into plant cells. A strong effect in *Xam* pathogenicity has been demonstrated for a small number of effectors, including transcriptional activator-like effector (A. Bernal, personal communication, Universidad de Los Andes, Bogota, Colombia). Different pathotypes of *Xam* have been reported in different countries in Africa and South America (Restrepo *et al.*, 2000a; Wydra *et al.*, 2004), and studies using DNA fingerprinting methods have shown that *Xam* pathogen populations are variable both within and across Africa, South America and Asia (Restrepo and Verdier, 1997; Restrepo *et al.*, 2000b; Verdier *et al.*, 1993). In Colombia, the existence of a geographical differentiation of *Xam* strains in different ecozones has been shown (Restrepo and Verdier, 1997). The exchange of contaminated cassava materials has contributed to the migration of strains and, consequently, has influenced the genetic structure of *Xam* populations. Climate changes may also influence the genetic diversity and population structure of *Xam* (Restrepo *et al.*, 2000b).

Xam is considered as a quarantine organism in all countries that grow cassava. A simple and fast procedure has been employed to rapidly identify *Xam* strains (Ojeda and Verdier, 2000; Verdier *et al.*, 1998), and can easily be implemented to certify plant materials.

Recently, the sequencing of a *Xam* genome (Colombian strain CIO151) was completed at the Universidad de los Andes (Bogota, Colombia) and the annotation is in progress through the French *Xanthomonas* consortium (<http://www.reseau-xantho.org>, <http://www.xanthomonas.org>). Access to this and subsequent *Xam* genomes should open up new applications for the comparative and functional genomics of *Xam*, and will accelerate the development of new molecular typing techniques useful for epidemiological and phylogenetic studies of *Xam*, as well as diagnostic primers. Much remains to be carried out to improve our ability to combat this economically important plant disease.

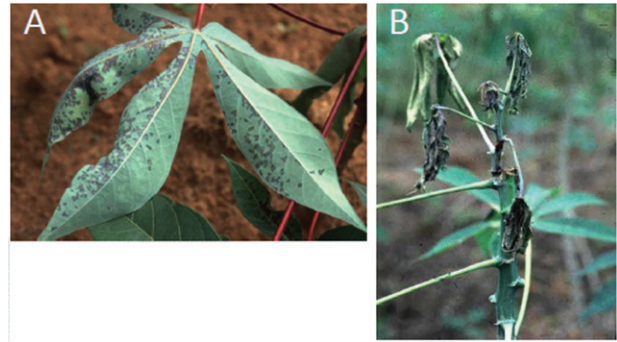


Fig. 7 Bacterial blight symptoms caused by *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*: (A) angular leaf spots (Courtesy of V. Verdier, IRD Montpellier, France); (B) leaf wilting (courtesy of B. Boher, IRD Montpellier, France).

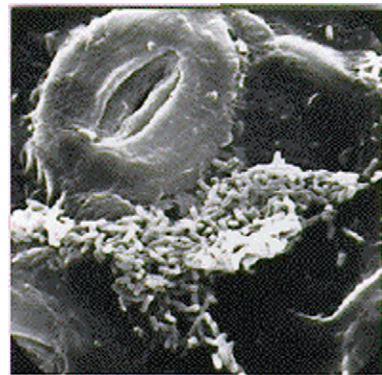


Fig. 8 Scanning electron microscopy showing a large amount of bacteria near the stomata (Courtesy of V. Verdier, IRD Montpellier, France).

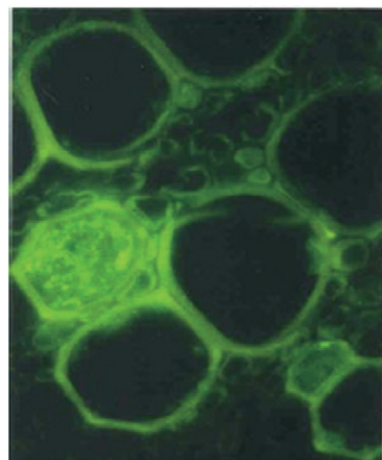


Fig. 9 *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* in xylem vessels (courtesy of B. Boher, IRD Montpellier, France).

7. ERWINIA AMYLOVORA

Erwinia amylovora causes fire blight disease of apple, pear, quince, blackberry, raspberry and many wild and cultivated rosaceous ornamentals (Vaneste, 2000). The disease develops sporadically, but, occasionally, it is highly destructive, especially to young fruit trees that may be killed outright by infections that girdle the trunk or the rootstock. The pathogen is distributed widely in temperate regions in which rosaceous plants thrive. It was described initially as *Micrococcus amylovorus*, and then *Bacillus amylovorus* (Burrill), under the erroneous assumption that it destroys starch. It is Gram negative, rod shaped and motile with peritrichous flagella. It was renamed *Erwinia amylovora* (Burrill) Winslow *et al.* in the early 1900s and remains the type species of the genus (Lelliott and Dickey, 1984). Closely related bacteria that elicit symptoms reminiscent of fire blight, particularly, but not exclusively, in pear, have been described as new species, e.g. *E. pyrifoliae* (Kim *et al.*, 1999) and *E. piriflorinigra*s (Lopez *et al.*, 2011).

Erwinia amylovora is of great historical importance to phytobacteriologists in that it was the first bacterium clearly demonstrated to cause disease in plants shortly after the pioneering work of Pasteur and Koch on bacterial pathogens of humans and animals in the late 1800s (see Griffith *et al.*, 2003 for the pioneering papers of Burrill, Arthur and Waite). Thus, *E. amylovora* is justifiably referred to as the 'premier phytopathogenic bacterium'.

Symptoms of fire blight were first reported from orchards close to New York City. From there, the pathogen spread westward and across continents, particularly during the 20th century. Although *E. amylovora* is now widespread, stringent quarantine regulations against the movement of rosaceous plant materials continue, in effect, to prevent the introduction of *E. amylovora* into areas free, or potentially free, of the pathogen.

The management of fire blight is based on sanitation, cultural practices and the use of a limited number of bactericides and biological control products (Johnson and Stockwell, 1998), mainly to combat blossom blight. An analysis of materials tested for control in recent years in the eastern USA concluded that, in spite of more than two centuries of knowledge and 'tremendous research efforts, effective control remains an elusive goal' (Ngugi *et al.*, 2011). Furthermore, streptomycin, which was introduced more than 50 years ago, remains the most effective control material in areas in which sensitive strains of *E. amylovora* are present. However, in many areas, resistant strains are prevalent or regulations against the use of antibiotics in plant agriculture preclude the use of streptomycin. The development of genetic resistance, particularly in apple rootstocks and scions, holds promise for the future (Norelli *et al.*, 2003).

Interestingly, the genome of *E. amylovora* is amongst the smallest of the plant pathogenic bacteria sequenced so far, at only 3.89 Mb (Sebahia *et al.*, 2010). Its small size is consistent with its lack of plant cell-degrading tools, which are common to most other phytopathogenic bacteria, e.g. cell wall-degrading enzymes and low-molecular-weight toxins. Its most important pathological tools appear to be components of the *hrp* pathogenicity island and the exopolysaccharides amylovan and levan (Oh and Beer, 2005). The type III secreted proteins DspA/E and HrpN are essential to pathogenicity (Bocsanczy *et al.*, 2008), whereas approximately 20 additional proteins that secrete or regulate the expression of Hrp proteins also play a role. Amylovan and levan are involved in biofilm formation and pathogenicity (Koczan *et al.*, 2009). Genomes of several strains and species closely related to *E. amylovora* have become available recently. Bioinformatic comparisons undoubtedly will reveal additional genetic bases for the virulence capability of the fire blight pathogen.

The developing fruits in Fig. 10 exhibit grey-green watersoaking typical of fire blight infection, which precedes necrosis, which is apparent on the dead blossoms at the bottom left and top right of the figure. Several drops of ooze exuding from infected blossoms and fruits, which contain billions of cells in a matrix of polysaccharides and plant sap, should be noted. Blossom cluster infection often leads to devastating losses to pome-fruit growers.

In Fig. 11, the two outer circles depict the genes of *E. amylovora* on the forward (outermost) and complementary strands of chromosomal DNA, respectively. The genes in blue have predicted orthologues in *E. coli* K12, whereas the genes in red do not. Loci coloured orange, yellow and purple are RNA genes. The inner circles depict the predicted orthologous genes of related organisms. Purple and red indicate genes of enterobacterial plant

pathogens, orange *Yersinia*, black *E. coli*, yellow *Shigella*, green *Salmonella*, dark blue enterobacterial endosymbionts (e.g. *Sodalis glossinidius*) and light blue *Pseudomonas syringae*. The absence of a particular colour indicates the absence of an orthologue. The innermost circle represents genome coordinates. The two plasmids inside the chromosomal diagram follow the same colour scheme as the two outer circles of the chromosome genome.



Fig. 10 Apple blossom cluster infected by *Erwinia amylovora*.

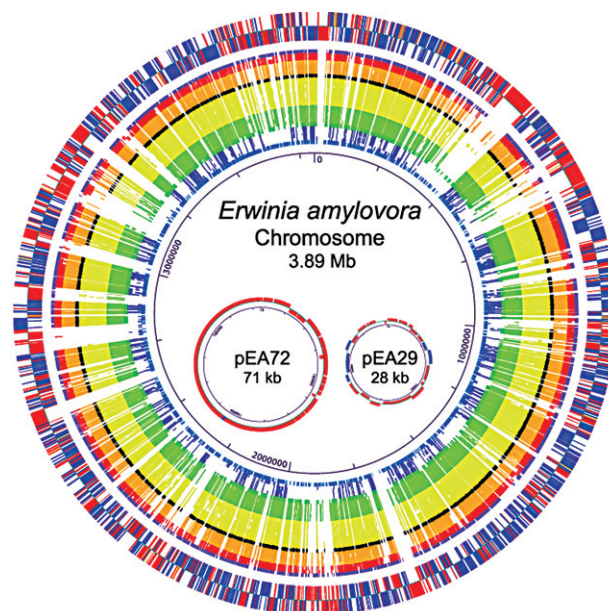


Fig. 11 Circular representation of the genome of *Erwinia amylovora* strain ATCC 49946 (Ea273) and comparison with related genomes. The figure and legend were provided courtesy of Bryan S. Biehl and Nicole T. Perna (University of Wisconsin, MI, USA), and Ana Maria Bocsanczy and Steven V. Beer (Cornell University, Ithaca, NY, USA).

8. XYLELLA FASTIDIOSA

Xylella fastidiosa (Xanthomonadales, Xanthomonadaceae) is a Gram-negative, nonflagellate, xylem-limited and nutritional pathogenic bacterium associated with several important plant diseases, including Pierce's disease of grapevine (PD), citrus variegated chlorosis (CVC) and almond leaf scorch disease (ALSD). Elm, oak, oleander, maple, sycamore, coffee, peach, mulberry, plum, periwinkle, pear and pecan are also other host species of the bacterium. There is only a single species in the genus, but different strains have been well characterized as pathotypes, with cross-infections among different hosts and strains having been reported, but without the development of disease symptoms.

Xylella fastidiosa was the first phytopathogen to have its genome completely sequenced (Simpson *et al.*, 2000). The genome size changes from 2475 to 2731 kb between strains, and consists of a circular chromosome and plasmids. In addition to the pathotype 9a5C (CVC), Temecula-1 (PD) and others (including Dixon, Ann1, M12, M23 and GB514) have now been sequenced completely. Genome-wide analyses among strains have revealed genes unique to each strain (60 of 9a5c, 54 of Dixon, 83 of Ann1 and nine of Temecula-1). Indels and strain-specific genes are the main source of variation among strains. The Pierce's disease strain Temecula-1 genome represents the ancestral genome of *X. fastidiosa* (Doddapaneni *et al.*, 2006). Over the past 10 years, the increasing number of publications related to genomic information has considerably expanded our knowledge on the bacterium and its pathosystems (Chatterjee *et al.*, 2008).

Xylella fastidiosa does not carry a type III secretion system, and it is therefore assumed that this pathogen does not translocate effectors into plant cells for the elicitation of a host response. This hypothesis is supported by the fact that, in the xylem vessels, there is only fibre and dead cells, and the pathogen is introduced into this tissue by its vector, the sharpshooter leafhopper (Homoptera, Cicadellidae). However, *X. fastidiosa* has active type I and type II secretion systems, which could be associated with the efflux pump and the secretion of hydrolytic enzymes, respectively, allowing lateral

movement of the bacterium through pit membranes and the digestion of plant cell walls.

The development of symptoms in diseases caused by *X. fastidiosa* is strictly associated with the ability of the bacterium to spread, colonize and block xylem vessels. The colonies grow in biofilms, which can occlude xylem vessels, and reduce water and nutrient transport. The different virulences exhibited by strains of *X. fastidiosa* are often associated with differences in their abilities to spread, colonize and block xylem vessels. Type I and type IV pili are involved in twitching motility and migration, and attachment and biofilm formation, respectively. Biofilms are important for this pathogen to survive in environments with high turbulence, differential pressure and poor nutrient availability, such as xylem vessels and insect foreguts.



Fig. 12 Symptoms of citrus variegated chlorosis in leaves and plant of sweet orange (photograph Marcos A. Machado).

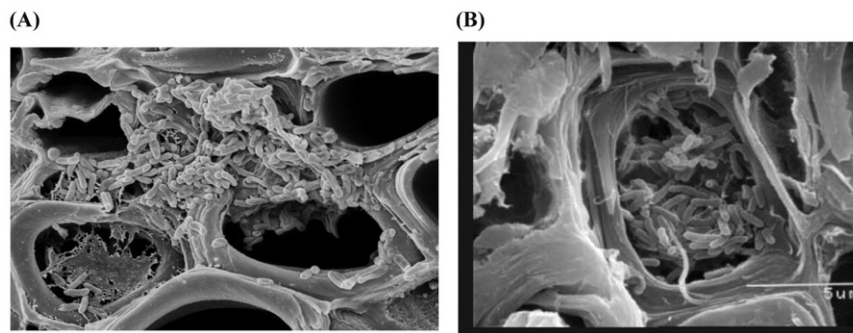


Fig. 13 (A, B) Biofilm of *Xylella fastidiosa* blocking the xylem vessels of sweet orange tree. Photographs in (A) by E.W. Kitajima (Escola Superior de Agricultura Luis de Queiróz, USP, Piracicaba, SP, Brazil) and in (B) by J.O. Lima (Citrusluma Viveiros, São João da Boa Vista, SP, Brazil) and Marcos A. Machado.

9. DICKEYA (DADANTII AND SOLANI)

In 1995, *Erwinia chrysanthemi* was transferred to the new genus *Dickeya* and divided into six species: *D. dianthicola*, *D. dadantii*, *D. zeae*, *D. chrysanthemi*, *D. paradisiaca* and *D. dieffenbachiae* (Samson *et al.*, 2005). Since then, it has become clear that some strains do not fall into any of these species and may constitute new species, e.g. '*D. solani*' (Parkinson *et al.*, 2009; Sławiak *et al.*, 2009). All *Dickeya* spp. cause economically important diseases on different plant hosts worldwide, including 10 monocot and 16 dicot families (Ma *et al.*, 2007; Samson *et al.*, 2005). However, *D. dadantii* and '*D. solani*' have been selected here for two very different reasons.

Dickeya dadantii causes disease mainly in tropical and subtropical environments and has a wide host range, including *Saintpaulia* and potato (Samson *et al.*, 2005) (Fig. 14). The reason for its inclusion is that *D. dadantii* strain 3937 (*Dda3937*) has been the *Dickeya* strain of choice for molecular studies for over 25 years (Diolez and Coleno, 1985). These studies have been instrumental in our understanding of bacterial plant pathogenesis, including the roles of exoenzymes and sugar catabolism, iron transport, secretion and regulation, complementing related studies in other 'soft rot erwiniae' (including *Pectobacterium carotovorum* and *P. atrosepticum*—see next section) (Hommais *et al.*, 2008; Kazemi-Pour *et al.*, 2004; Lemanceau *et al.*, 2009; Rodionov *et al.*, 2004; Toth *et al.*, 2003; Venkatesh *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2002). Other recent areas of study include plant defence and pathogen response to defence (Antunez-Lamas *et al.*, 2009; Fagard *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2009; Segond *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2010), pathogenesis in the pea aphid (Costechareyre *et al.*, 2010) and the interaction between phytopathogens and human pathogens on plants (Yamazaki *et al.*, 2011). The availability of a genome sequence for *Dda3937*, annotated through an international consortium, combined with functional genomics and systems biology approaches, is furthering our knowledge of this and related pathogens (Babujee *et al.*, 2007; Glasner *et al.*, 2011; Kepseu *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2010) (Fig. 14).

The name '*D. solani*' has not yet been officially accepted. However, the sudden rise to prominence of this 'species' in European potato production has made it worthy of inclusion (Fig. 15). The 'species' was first recognized on potato around 2005, possibly transferring host from an ornamental plant, and has since spread to many potato-growing regions in Europe and beyond (Sławiak *et al.*, 2009; Toth *et al.*, 2011; Tsrer (Lahkim) *et al.*, 2009). Moreover, in some regions, it appears to have displaced existing 'soft rot' pathogens, possibly as a result of its increased aggressiveness and/or mode of infection (Czajkowski *et al.*, 2010; Toth *et al.*, 2011) (Fig. 16). In 2010, Scotland became the first country to introduce legislation in an attempt to keep its seed industry free from this pathogen; a strategy that has so far succeeded. '*D. solani*' causes disease at a range of temperatures, conducive to the current European climate, but also shows increased aggressiveness in warmer conditions, raising concerns that climate change could lead to increased disease problems in the future (Sławiak *et al.*, 2009; Tsrer (Lahkim) *et al.*, 2009). Little is known about the biology of '*D. solani*', but scientists (including those studying *Dda3937*) are working together to better understand the biology of this pathogen and its control.

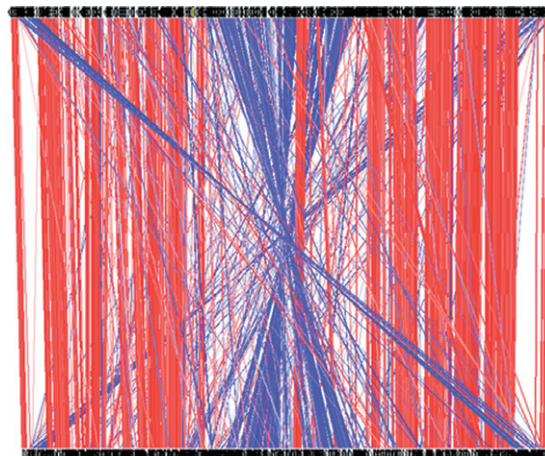


Fig. 14 Artemis screenshot showing reciprocal best hit analysis of coding sequences (CDS) between *Pectobacterium atrosepticum* (top) and *Dickeya dadantii* 3937 (bottom). Coloured lines represent orthologues; red, same orientation; blue, opposite orientation.



Fig. 15 Potato tuber rot caused by '*Dickeya solani*'. Fera crown copyright.

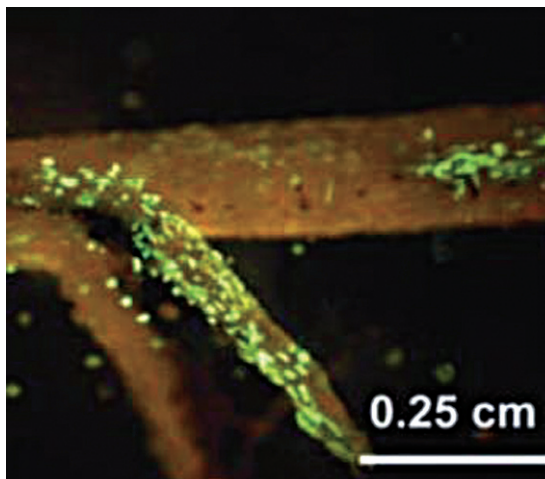


Fig. 16 '*Dickeya solani*' expressing green fluorescent protein (GFP) on potato roots (courtesy of J. van der Wolf, Plant Research International, Wageningen, the Netherlands).

10. PECTOBACTERIUM CAROTOVORUM (AND P. ATROSEPTICUM)

Pectobacterium carotovorum (*Pcc*) and *Pectobacterium atrosepticum* (*Pca*) were originally classified as *Erwinia carotovora* subspecies *carotovora* and subspecies *atroseptica*, respectively. These species (or subspecies) were members of the soft rot group of erwinias and are taxonomically closely related to *Erwinia chrysanthemi* (recently reclassified as multiple *Dickeya* species; see previous section).

Pectobacterium carotovorum is geographically widely distributed, whereas *Pca* is largely confined to cooler climates (Pérombelon, 2002; Pérombelon and Kelman, 1980; Pérombelon and Salmond, 1995; Salmond, 1992; Toth *et al.*, 2003). *Pcc* is the aetiological agent of soft rot diseases of several crop plants, and *Pca* is of particular importance in the commercially important blackleg disease of potato in temperate regions (Fig. 17) (Pérombelon, 2002; Pérombelon and Kelman, 1980). These soft rot pectobacteria were important 'model' pathogens in the early days of the genetic analysis of phytopathogenesis. Their taxonomic relatedness to *E. coli* (family Enterobacteriaceae) allowed the facile transfer, or development, of many genetic tools from *E. coli* to enable the molecular analysis of virulence (Fig. 18) (see, for example, Diolez and Coleno, 1985; Hinton *et al.*, 1989; Kotoujansky, 1987; Mulholland and Salmond, 1995; Toth *et al.*, 1993, 1997). This genetic tractability underpinned the first studies on the structure and virulence roles of plant cell wall-degrading enzymes (PCWDEs); particularly assorted pectinases, cellulases and proteases (Hinton *et al.*, 1990; Kotoujansky, 1987; Liu *et al.*, 1994). The central catabolic pathway for plant pectin degradation and assimilation by the pathogen was extensively investigated. Moreover, the analysis of the roles of PCWDEs in virulence led to the discovery of the enzyme secretion systems (type I and type II secretory pathways) and the fundamental appreciation that protein secretion systems operate by common mechanisms in molecular pathogenesis across plant and animal pathogens (Evans *et al.*, 2009; Salmond, 1994; Wharam *et al.*, 1995). This acknowledgement of common themes in plant and animal pathogens is now widespread.

In addition to the role of PCWDE synthesis and secretion in virulence, the analysis of PCWDE regulation mechanisms in *Pcc* uncovered the phenomenon of 'quorum sensing' through which the pathogen controls the elaboration of the virulence determinants in concert with bacterial cell population density (Barnard *et al.*, 2007; Coulthurst *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 1993; Liu *et al.*, 2008; Pirhonen *et al.*, 1993; Whitehead *et al.*, 2001). The crucial importance of quorum sensing pectobacterial pathogenesis was confirmed by studies on genetically engineered plants (Dong *et al.*, 2001; Toth *et al.*, 2004). Density-dependent control of virulence factors, modulated by freely diffusible *N*-acyl homoserine lactone intercellular signalling molecules, is now a well-established trait of various plant and animal pathogens (Waters and Bassler, 2005). Furthermore, *Pcc* was one of the first bacteria shown to produce 1-carbapen-2-em-3-carboxylic acid, a member of the carbapenem class of β -lactam antibiotics, and the production of this antibiotic is co-regulated with the PCWDE virulence factors via quorum sensing (Barnard *et al.*, 2007; Coulthurst *et al.*, 2005). It has been shown by *in planta* transcriptomic studies that quorum sensing plays an essential role during plant infection in the control of several hundred genes encoding diverse products impacting on the physiology of plant pathogenesis (Liu *et al.*, 2008). These genes encode traits such as multiple protein secretion pathways (including type II, III, IV and VI machines), secondary metabolite production and an interesting selection of proteins of unknown function. Studies on PCWDE regulation have also demonstrated a key role for post-transcriptional control of gene expression via the RsmAB system (Liu *et al.*, 1998; Mukherjee *et al.*, 2000), another regulatory system that has been shown to occur in other plant and animal pathogens.

Pectobacterium atrosepticum was the first enterobacterial phytopathogen to be genomically sequenced and, at the time, this uncovered various unexpected predicted traits in the pathogen, including the possession of type IV and type VI secretion machines, the production of new secondary metabolite toxins and nitrogen fixation capability (Bell *et al.*, 2004; Liu *et al.*, 2008; Mattinen *et al.*, 2008). Furthermore, the genome sequence highlighted fascinating evolutionary relationships between this enterobacterial plant

pathogen and taxonomically related animal pathogens. In particular, *Pca* has been shown to carry a series of genomic islands, some of which are obvious loci for virulence, and ecological adaptation genes acquired by horizontal transfer. Genomic information is now available for *Pcc* strains and other 'former *Erwinia*' species now reclassified in the genus *Dickeya* (see previous section; Glasner *et al.*, 2008; Ma *et al.*, 2007).

Ecological studies of *Pcc* (and *Pca*) have been classically phenomenological (Pérombelon, 2002; Pérombelon and Kelman, 1980). However, recent studies have shown important roles for specific proteins in the possible ecological dissemination of *Pcc* by insect vectors, such as *Drosophila*. Interestingly, the fly also benefits from this interaction with the phytopathogen through a stimulation of the insect innate immune system (Basset *et al.*, 2003; Muniz *et al.*, 2007).

Finally, in addition to their agricultural impacts, we should not ignore the long-standing translational significance of *Pectobacterium* spp. For example, a periplasmic L-asparaginase from soft rotting *Pcc* is used clinically in the treatment of acute lymphocytic leukaemias and, historically, some related recombinant *Erwinia* spp have been considered as possible tools for the biotechnological manufacture of vitamin C (Robert-Baudouy, 1991).



Fig. 17 Blackleg disease of potato caused by *Pectobacterium atrosepticum*. Apparently healthy mother tubers can be seen, but stem rotting is also clear.



Fig. 18 Identification of *Pectobacterium* mutants affected in potato plant virulence (stem inoculation assays). Left, wild-type; others, reduced virulence.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Dr Diane Hird for the distribution of voting information and the collation of voting results.

REFERENCES

- Antunez-Lamas, M., Cabrera, E., Lopez-Solanilla, E., Solano, R., Gonzalez-Melendi, P., Chico, J.M., Toth, I.K., Birch, P.R.J., Pritchard, L., Liu, H. and Rodriguez-Palenzuela, P. (2009) Bacterial chemoattraction towards jasmonate plays a role in the entry of *Dickeya dadantii* through wounded tissues. *Mol. Microbiol.* **74**, 662–671.
- Arnold, D., Lovell, H., Jackson, R.W. and Mansfield, J.W. (2011) *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*: from 'has bean' to supermodel. *Mol. Plant Pathol.* **12**, 617–627.
- Babujee, L., Venkatesh, B., Yamazaki, A. and Tsuyumu, S. (2007) Proteomic analysis of the carbonate insoluble outer membrane fraction of the soft-rot pathogen *Dickeya dadantii* (syn. *Erwinia chrysanthemi*) strain 3937. *J. Proteome Res.* **6**, 62–69.
- Baltrus, D.A., Nishimura, M.T., Romanchuk, A., Chang, J.H., Mukhtar, M.S., Cherkis, K., Roach, J., Grant, S.R., Jones, C.D. and Dangi, J.L. (2011) Dynamic evolution of pathogenicity revealed by sequencing and comparative genomics of 19 *Pseudomonas syringae* isolates. *PLoS Pathog.* **7**, e1002132. Epub: 1 July 2011.
- Barnard, A., Bowden, S., Burr, T., Corbett, M., Coulthurst, S., Monson, R. and Salmond, G.P.C. (2007) Quorum sensing, virulence and secondary metabolite production in plant soft rotting bacteria. *Proc. R. Soc. London, Ser. B: Biol. Sci.* **362**, 1165–1183.
- Barton, K.A., Binns, A.N., Matzke, A.J. and Chilton, M.D. (1983) Regeneration of intact tobacco plants containing full length copies of genetically engineered T-DNA, and transmission of T-DNA to R1 progeny. *Cell*, **32**, 1033–1043.
- Basset, A., Tzou, P., Lemaître, B. and Boccard, F. (2003) A single gene that promotes interactions between a phytopathogenic bacterium with its insect vector, *Drosophila melanogaster*. *EMBO Rep.* **4**, 205–210.
- Bell, K., Sebailia, M., Pritchard, L., Holden, M., Holeva, M.C., Thomson, N.R., Bentley, S.D., Churcher, L.J.C., Mungall, K., Atkin, R., Bason, N., Brooks, K., Chillingworth, T., Clark, K., Frazer, A., Hance, Z., Hauser, H., Jagels, K., Moule, S., Norbertczak, H., Ormons, D., Price, C., Quali, M.A., Sanders, M., Walker, D., Whitehead, S., Salmond, G.P.C., Birch, P.R.J., Parkhill, J. and Toth, I.K. (2004) Genome sequence of the enterobacterial phytopathogen, *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* and characterisation of novel virulence factors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101**, 11 105–11 110.
- Boch, J. and Bonas, U. (2010) *Xanthomonas* AvrBs3 family-type III effectors: discovery and function. *Annu. Rev. Phytopathol.* **48**, 419–436.
- Bocsanczy, A.M., Nissinen, R.M., Oh, C.-S. and Beer, S.V. (2008) HrpN of *Erwinia amylovora* functions in the translocation of DspA/E into plant cells. *Mol. Plant Pathol.* **9**, 425–434.
- Boher, B. and Verdier, V. (1995) Cassava bacterial blight in Africa: the state of knowledge and implications for designing control strategies. *Afr. Crop Sci. J.* **2**, 1–5.
- Boher, B., Nicole, M., Potin, M. and Geiger, J.P. (1997) Extracellular polysaccharides from *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* interact with cassava cell walls during pathogenesis. *Mol. Plant–Microbe Interact.* **10**, 803–811.
- Boucher, C.A., Barberis, P., Trigalet, A.P. and Demery, D.A. (1985) Transposon mutagenesis of *Pseudomonas solanacearum*: isolation of Tn5-induced avirulent mutants. *J. Gen. Microbiol.* **131**, 2449–2457.
- Capage, M.A., Doherty, D.H., Betlach, M.R. and Vanderslice, R.W. (1987) Recombinant-DNA mediated production of xanthan gum. International Patent WO87/05938.
- Chatterjee, S., Almeida, R.P.P. and Lindow, S. (2008) Living in two worlds: the plant and insect lifestyles of *Xylella fastidiosa*. *Annu. Rev. Phytopathol.* **46**, 243–271.
- Chilton, M.D., Drummond, M.H., Merio, D.J., Sciaky, D., Montoya, A.L., Gordon, M.P. and Nester, E.W. (1977) Stable incorporation of plasmid DNA into higher plant cells: the molecular basis of crown gall tumorigenesis. *Cell*, **11**, 263–271.
- Costechareyre, D., Dridi, B., Rahbe, Y. and Condemine, G. (2010) Cyt toxin expression reveals an inverse regulation of insect and plant virulence factors of *Dickeya dadantii*. *Environ. Microbiol.* **12**, 3290–3301.
- Coulthurst, S., Barnard, A. and Salmond, G.P.C. (2005) Regulation and biosynthesis of carbapenem antibiotics in bacteria. *Nat. Rev. Microbiol.* **3**, 295–306.
- Coulthurst, S., Monson, R. and Salmond, G.P.C. (2007) Quorum sensing in the soft rot *Erwinia*. In: *Bacterial Cell–Cell Communication* (Winans, S. and Bassler, B., eds), pp. 185–199. Washington, DC: ASM Press.
- Cunnac, S., Lindeberg, M. and Collmer, A. (2009) *Pseudomonas syringae* type III effectors: repertoires in search of functions. *Curr. Opin. Microbiol.* **12**, 53–60.
- Czajkowski, R., de Boer, W.J., Velvis, H. and van der Wolf, J.M. (2010) Systemic colonization of potato plants by a soilborne, green fluorescent protein-tagged strain of *Dickeya* sp. *Biovar 3. Phytopathology*, **100**, 134–142.
- Dean, R., van Kan, J.A.L., Pretorius, Z.A., Hammond-Kosack, K.E., Di Pietro, A., Spanu, P.D., Rudd, J.J., Dickman, M., Kahmann, R., Ellis, J. and Foster, G.D. (2012) The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Mol. Plant Pathol.* **13**, 414–430.
- Denny, T.P. (2006) Plant pathogenic *Ralstonia* species. In: *Plant-Associated Bacteria* (Gnanamanickam, S.S., ed.), pp. 573–644. Dordrecht: Springer Publishing.
- Diolez, A. and Coleno, A. (1985) Mu-lac insertion-directed mutagenesis in a pectate lyase gene of *Erwinia chrysanthemi*. *J. Bacteriol.* **163**, 913–917.
- Djamei, A., Pitzschke, A., Nakagami, H., Rajh, I. and Hirt, H. (2007) Trojan horse strategy in *Agrobacterium* transformation: abusing MAPK defense signaling. *Science*, **318**, 453–456.
- Doddapaneni, H., Yao, J., Lin, H., Walker, M.A. and Civerolo, E.L. (2006) Analysis of the genome-wide variations among multiple strains of the plant pathogenic bacterium *Xylella fastidiosa*. *BMC Genomics*, **7**, 225.
- Dong, Y.H., Wang, L.H., Xu, J.L., Zhang, H.B., Zhang, X.F. and Zhang, L.H. (2001) Quenching quorum sensing-dependent bacterial infection by an *N*-acyl homoserine lactonase. *Nature*, **411**, 813–817.
- Duan, Y., Zhou, L., Hall, D.G., Li, W., Doddapaneni, H., Lin, H., Liu, L., Vahling, C.M., Gabriel, D.W., Williams, K.P., Dickerman, A., Sun, Y. and Gottwald, T. (2009) Complete genome sequence of citrus huanglongbing bacterium, 'Candidatus Liberibacter asiaticus' obtained through metagenomics. *Mol. Plant–Microbe Interact.* **22**, 1011–1020.
- Eichenlaub, R. and Gartemann, K.-H. (2011) The *Clavibacter michiganensis* subspecies: molecular investigation of Gram-positive bacterial plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* **49**, 445–464.
- Elphinstone, J.G. (2005) The current bacterial wilt situation: a global overview. In: *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum Species Complex* (Allen, C., Prior, P. and Hayward, A.C., eds), pp. 9–28. St Paul, MN: APS Press.
- Escobar, M.A., Civerolo, E.L., Summerfelt, K.R. and Dandekar, A.M. (2001) RNAi-mediated oncogene silencing confers resistance to crown gall tumorigenesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **98**, 13 437–13 442.
- Evans, T.J., Perez-Mendoza, D., Monson, R., Stickland, H.G. and Salmond, G.P.C. (2009) Secretion systems of the enterobacterial phytopathogen, *Erwinia*. In: *Bacterial Secreted Proteins*. (Wooldridge, K. ed), pp. 479–503. Norfolk: Caister Academic Press.
- Fagard, M., Dellagi, A., Roux, C., Perino, C., Rigault, M., Boucher, V., Shevchik, V.E. and Expert, D. (2007) *Arabidopsis thaliana* expresses multiple lines of defense to counterattack *Erwinia chrysanthemi*. *Mol. Plant–Microbe Interact.* **20**, 794–805.
- Flavier, A.B., Clough, S.J., Schell, M.A. and Denny, T.P. (1997) Identification of 3-hydroxypalmitic acid methyl ester as a novel autoregulator controlling virulence in *Ralstonia solanacearum*. *Mol. Microbiol.* **26**, 251–259.
- Gabriel, D.W., Burges, A. and Lazo, G.R. (1986) Gene-for-gene interactions of five cloned avirulence genes from *Xanthomonas campestris* pv. *malvacearum* with specific resistance genes in cotton. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83**, 6415–6419.
- Gelvin, S.B. (2010) Plant proteins involved in *Agrobacterium*-mediated genetic transformation. *Annu. Rev. Phytopathol.* **48**, 45–68.
- Genin, S. (2010) Molecular traits controlling host range and adaptation to plants in *Ralstonia solanacearum*. *New Phytol.* **187**, 920–928.
- Glasner, J.D., Marquez-Villavicencio, M., Kim, H.S., Jahn, C.E., Ma, B., Biehl, B.S., Rissman, A.I., Mole, B., Yi, X., Yang, C.H., Dangi, J.L., Grant, S.R., Perna, N.T. and Charkowski, A.O. (2008) Niche-specificity and the variable of the *Pectobacterium* pan-genome. *Mol. Plant–Microbe Interact.* **21**, 1549–1560.
- Glasner, J.D., Yang, C.-H., Reverchon, S., Hugouvieux-Cotte-Pattat, N., Condemine, G., Bohin, J.-P., Van Gijsegem, F., Yang, S., Franza, T., Expert, D., Plunkett, G., Francisco, M.J.S., Charkowski, A.O., Py, B., Bell, K., Rauscher, L., Rodriguez-Palenzuela, P., Toussaint, A., Holeva, M.C., He, S.Y., Douet, V., Boccara, M., Blanco, C., Toth, I., Anderson, B.D., Biehl, B.S., Mau, B., Flynn, S.M., Barras, F., Lindeberg, M., Birch, P.R.J., Tsuyumu, S., Shi, X., Hibbing, M., Yap, M.-N., Carpentier, M., Dassa, E., Umehara, M., Kim, J.F., Rusch, M., Soni, P., Mayhew, G.F., Fouts, D.E., Gill, S.R., Blattner, F.R., Keen, N.T. and Perna, N.T. (2011) Genome sequence of the plant pathogenic bacterium *Dickeya dadantii* 3937. *J. Bacteriol.* **193**, 2076–2077.

- Green, S., Studholme, D.J., Laue, B.J., Dorati, F., Lovell, H., Arnold, D., Cottrell, J.E., Bridgett, S., Blaxter, M., Huitema, E., Thwaites, R., Sharp, P.M., Jackson, R.W. and Kamoun, S. (2010) Comparative genome analysis provides insights into the evolution and adaptation of *Pseudomonas syringae* pv. *aesculi* on *Aesculus hippocastanum*. *PLoS ONE*, **5**, e10224.
- Griffith, C.S., Sutton, T.B. and Peterson, P.D. (2003) *Fire Blight: The Foundation of Phytobacteriology*. St. Paul, MN: APS Press.
- Han, S.W., Sririyanun, M., Lee, S.W., Sharma, M., Bahar, O., Bower, Z. and Ronald, P.C. (2011) Small protein-mediated quorum sensing in a Gram-negative bacterium. *PLoS ONE*, **6**, e29192.
- Hann, D.R., Gimenez-Ibanez, S. and Rathjen, J.P. (2010) Bacterial virulence effectors and their activities. *Curr. Opin. Plant Biol.* **13**, 388–393.
- He, Y.W., Wy, J., Cha, J.S. and Zhang, L.H. (2010) Rice bacterial blight pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* produces multiple DSF-family signals in regulation of virulence factor production. *BMC Microbiol.* **10**, 187.
- Hinton, J.C.D., Sidebotham, J.M., Hyman, L.J., Pérombelon, M.C.M. and Salmond, G.P.C. (1989) Isolation and characterisation of transposon-induced mutants of *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* exhibiting reduced virulence. *Mol. Gen. Genet.* **217**, 141–148.
- Hinton, J.C.D., Gill, D.R., Lalo, D., Plastow, G.S. and Salmond, G.P.C. (1990) Sequence of the *peh* gene of *Erwinia carotovora*: homology between *Erwinia* and plant enzymes. *Mol. Microbiol.* **4**, 1029–1036.
- Hommais, F., Oger-Desfeux, C., Van Gijsegem, F., Castang, S., Ligori, S., Expert, D., Nasser, W. and Reverchon, S. (2008) PécS is a global regulator of the symptomatic phase in the phytopathogenic bacterium *Erwinia chrysanthemi* 3937. *J. Bacteriol.* **190**, 7508–7522.
- Huynh, T.V., Dahlbeck, D. and Staskawicz, B.J. (1989) Bacterial blight of soybean: regulation of a pathogen gene determining host cultivar specificity. *Science*, **245**, 1374–1377.
- Jeong, K.S., Lee, S.E., Han, J.W., Yang, S.U., Lee, B.M., Noh, T.H. and Cha, J.S. (2008) Virulence reduction and differing regulation of virulence genes in *rpf* mutants of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Pathol. J.* **24**, 143–151.
- Joardar, V., Lindeberg, M., Jackson, R.W., Selengut, J., Dodson, R., Brinkac, L.M., Daugherty, S.C., Deboy, R., Durkin, A.S., Giglio, M.G., Madupu, R., Nelson, W.C., Rosovitz, M.J., Sullivan, S., Crabtree, J., Creasy, T., Davidsen, T., Haft, D.H., Zafar, N., Zhou, L., Halpin, R., Holley, T., Khouri, H., Feldblyum, T., White, O., Fraser, C.M., Chatterjee, A.K., Cartinhour, S., Schneider, D.J., Mansfield, J., Collmer, A. and Buell, C.R. (2005) Whole-genome sequence analysis of *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* 1448A reveals divergence among pathovars in genes involved in virulence and transposition. *J. Bacteriol.* **187**, 6488–6498.
- Johnson, K.B. and Stockwell, V.O. (1998) Management of fire blight: a case study in microbial ecology. *Annu. Rev. Phytopathol.* **36**, 227–248.
- Jones, S., Yu, B., Bainton, N.J., Birdsall, M., Bycroft, B.W., Chhabra, S.R., Cox, A.J.R., Reeves, P.J., Stephens, S., Winson, M.K., Salmond, G.P.C., Stewart, G.S.A.B. and Williams, P. (1993) The *Lux* autoinducer regulates the production of exoenzyme virulence determinants in *Erwinia carotovora* and *Pseudomonas aeruginosa*. *EMBO J.* **12**, 2477–2482.
- Jovanovic, M., James, E.H., Burrows, P.C., Rego, F.G., Buck, M. and Schumacher, J. (2011) Regulation of the co-evolved HrpR and HrpS AAA+ proteins required for *Pseudomonas syringae* pathogenicity. *Nat. Commun.* **2**, 177.
- Kazemi-Pour, N., Condemine, G. and Hugouvieux-Cotte-Pattat, N. (2004) The secretome of the plant pathogenic bacterium *Erwinia chrysanthemi*. *Proteomics*, **4**, 3177–3186.
- Kepseu, W.D., Sepulchre, J.-A., Reverchon, S. and Nasser, W. (2010) Toward a quantitative modelling of the synthesis of the pectate lyases, essential virulence factors in *Dickeya dadantii*. *J. Biol. Chem.* **285**, 28 565–28 576.
- Kim, W.-S., Gardan, L., Geider, K. and Rhim, S.L. (1999) *Erwinia pyrifoliae* sp. nov., a novel pathogen affecting Asian pear trees (*Pyrus pyrifolia* Nakai). *Int. J. Syst. Bacteriol.* **49**, 899–906.
- Koczan, J.M., McGrath, M.J., Zhao, Y. and Sundin, G.W. (2009) Contribution of *Erwinia amylovora* exopolysaccharides amylovanan and levan to biofilm formation: implications in pathogenicity. *Phytobacteriology*, **99**, 1237–1244.
- Kotoujansky, A. (1987) Molecular genetics of pathogenesis by soft-rot erwinias. *Annu. Rev. Phytopathol.* **25**, 405–430.
- Kpémoua, K., Boher, B., Nicole, M., Calatayud, P. and Geiger, J.P. (1996) Cytochemistry of defense responses in cassava infected by *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*. *Can. J. Microbiol.* **42**, 1131–1143.
- Kvitko, B.H., Park, D.H., Velásquez, A.C., Wei, C.F., Russell, A.B., Martin, G.B., Schneider, D.J. and Collmer, A. (2009) Deletions in the repertoire of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 type III secretion effector genes reveal functional overlap among effectors. *PLoS Pathog.* **5**, e1000388.
- Lacroix, B., Tzfira, T., Vainstein, A. and Citovsky, V. (2006) A case of promiscuity: *Agrobacterium*'s endless hunt for new partners. *Trends Genet.* **22**, 29–37.
- Lee, B.M., Park, Y.J., Park, D.S., Kang, H.W., Kim, J.G., Song, E.S., Park, I.C., Yoon, U.H., Hahn, J.H., Koo, B.S., Lee, G.B., Kim, H., Park, H.S., Yoon, K.O., Kim, J.H., Jung, C.H., Koh, N.H., Seo, J.S. and Go, S.J. (2005) The genome sequence of *Xanthomonas oryzae* pathovar *oryzae* KACC10331, the bacterial blight pathogen of rice. *Nucleic Acids Res.* **33**, 577–586.
- Lee, S.W., Han, S.W., Bartley, L. and Ronald, P.C. (2006) Unique characteristic of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* AvrXa21 and implications for plant innate immunity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **103**, 18 395–18 400.
- Lee, S.W., Han, S.W., Sririyanun, M., Park, C.J., Seo, Y.S. and Ronald, P.C. (2009) A Type I-secreted, sulfated peptide triggers XA21-mediated innate immunity. *Science*, **306**, 850–853.
- Lelliott, R.A. and Dickey, R.S. (1984) Genus VII. *Erwinia*. In: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, Vol. 1. (Krieg, N.R.A. and Holt, J.G., eds), pp. 469–476. Baltimore, MD: Williams & Wilkins Co.
- Lemanceau, P., Expert, D., Gaymard, F., Bakker, P.A.H.M. and Briat, J.-F. (2009) Role of iron in plant–microbe interactions. *Adv. Bot. Res.* **51**, 491–549.
- Li, C.M., Brown, I., Mansfield, J., Stevens, C., Boureau, T., Romantschuk, M. and Taira, S. (2002) The Hrp pilus of *Pseudomonas syringae* elongates from its tip and acts as a conduit for translocation of the effector protein HrpZ. *EMBO J.* **21**, 1909–1915.
- Li, Y., Peng, Q., Selimi, D., Wang, Q., Charkowski, A.O., Chen, X. and Yang, C.H. (2009) The plant phenolic compound p-coumaric acid represses gene expression in the *Dickeya dadantii* Type III secretion system. *Appl. Environ. Microbiol.* **75**, 1223–1228.
- Lindeberg, M., Myers, C.R., Collmer, A. and Schneider, D.J. (2008) Roadmap to new virulence determinants in *Pseudomonas syringae*: insights from comparative genomics and genome organization. *Mol. Plant–Microbe Interact.* **21**, 685–700.
- 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. and Toth, I.K. (2008) Quorum sensing coordinates brute force and stealth modes of infection in the plant pathogen *Pectobacterium atrosepticum*. *PLoS Pathog.* **4**, e1000093.
- Liu, Y., Chatterjee, A. and Chatterjee, A.K. (1994) Nucleotide sequence, organization and expression of *rdgA* and *rdgB* genes that regulate pectin lyase production in the plant pathogenic bacterium *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* in response to DNA-damaging agents. *Mol. Microbiol.* **14**, 999–1010.
- Liu, Y., Cui, Y., Mukherjee, A. and Chatterjee, A.K. (1998) Characterization of a novel RNA regulator of *Erwinia carotovora* ssp. *carotovora* that controls production of extracellular enzymes and secondary metabolites. *Mol. Microbiol.* **29**, 219–234.
- Lopez, C., Jorge, V., Piégu, B., Mba, C., Cortes, D., Restrepo, S., Soto, M., Laudie, M., Berger, C., Cooke, R., Delseny, M., Tohme, J. and Verdier, V. (2004) A unigenic catalogue of 5700 expressed genes in cassava (*Manihot esculenta*). *Plant Mol. Biol.* **56**, 541–554.
- Lopez, C., Soto, M., Restrepo, S., Piégu, B., Cooke, R., Delseny, M., Tohme, J. and Verdier, V. (2005) Cassava gene expression profile in response to *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* infection using a cDNA microarray. *Plant Mol. Biol.* **57**, 393–410.
- Lopez, M.M., Rosello, M., Llop, P., Ferrer, S., Christen, R. and Gardan, L. (2011) *Erwinia piriflorinigrans* sp. nov., a novel pathogen that causes necrosis of pear blossoms. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **61**, 561–567.
- Lozano, J.C. (1986) Cassava bacterial blight: a manageable disease. *Plant Dis.* **70**, 1089–1093.
- 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. and Charkowski, A.O. (2007) Host range and molecular phylogenies of the soft rot enterobacterial genera *Pectobacterium* and *Dickeya*. *Phytopathology*, **97**, 1150–1163.
- Mattinen, L., Somervuo, P., Nykyri, J., Nissinen, R., Kouvonen, P., Corthals, G., Auvinen, P., Aittamaa, M., Valkonen, J.P. and Pirhonen, M. (2008) Microarray profiling of host-extract induced genes and characterization of the type VI secretion cluster in the potato pathogen *Pectobacterium atrosepticum*. *Microbiology*, **154**, 2387–2396.
- Mew, T. (1989) An overview of the world bacterial blight situation. In: *Proceedings of the International Workshop on Bacterial Blight of Rice*, pp. 7–12. Los Banos: International Rice Research Institute.
- Mew, T., Alvarez, A., Leach, J. and Swings, J. (1993) Focus on bacterial blight of rice. *Plant Dis.* **77**, 5–12.
- Minsavage, G.V., Dahlbeck, D., Whalen, M.C., Kearney, B., Bonas, U., Staskawicz, B.J. and Stall, R.E. (1990) Gene-for-gene relationships specifying disease resistance

- in *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*–pepper interactions. *Mol. Plant–Microbe Interact.* **3**, 41–47.
- Mizukami, T. and Wakimoto, S. (1969) Epidemiology and control of bacterial leaf blight of rice. *Annu. Rev. Phytopathol.* **7**, 51–72.
- Mole, B.M., Baltus, D.A., Dangi, J.L. and Grant, S.R. (2007) Global virulence regulation networks in phytopathogenic bacteria. *Trends Microbiol.* **15**, 363–371.
- Morris, C.E., Kinkel, L.L., Xiao, K., Prior, P. and Sands, D.C. (2007) Surprising niche for the plant pathogen *Pseudomonas syringae*. *Infect. Genet. Evol.* **7**, 84–92.
- Mukherjee, A., Cui, Y., Ma, W., Liu, Y. and Chatterjee, A.K. (2000) *hexA* of *Erwinia carotovora* ssp. *carotovora* strain Ecc71 negatively regulates production of RpoS and rsmB RNA, a global regulator of extracellular proteins, plant virulence and the quorum-sensing signal, N-(3-oxohexanoyl)-L-homoserine lactone. *Environ. Microbiol.* **2**, 203–215.
- Mulholland, V. and Salmond, G.P.C. (1995) Use of coliphage lambda and other bacteriophages for molecular genetic analysis of *Erwinia* and related Gram-negative bacteria. In: *Methods in Molecular Genetics*, Vol. **6B** (Adolph, S.D., ed.), pp. 24, 439–454. London: Academic Press.
- Muniz, C.A., Jaillard, D., Lemaitre, B. and Boccard, F. (2007) *Erwinia carotovora* Evi antagonizes the elimination of bacteria in the gut of *Drosophila* larvae. *Environ. Microbiol.* **9**, 106–119.
- Murillo, J., Bardaji, L. and Führer, E. (2010) La grasa de las judías, causada por la bacteria *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*. *Phytoma*, **224**, 27–32.
- Murthy, V. and Devadath, S. (1984) Role of seed in survival and transmission of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* causing bacterial blight of rice. *Phytopathology*, **110**, 15–19.
- Ngugi, H.K., Lehman, B.L. and Madden, L.V. (2011) Multiple treatment meta-analysis of products evaluated for control of fire blight in the eastern United States. *Phytopathology*, **101**, 512–522.
- Noda, T. and Kaku, H. (1999) Growth of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in planta and in guttation fluid of rice. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* **65**, 9–14.
- Norelli, J.L., Jones, A.L. and Aldwinckle, H.S. (2003) Fire blight management in the twenty-first century: using new technologies that enhance host resistance in apple. *Plant Dis.* **87**, 756–765.
- O'Brien, H., Desveaux, D. and Guttman, D.S. (2011) Next-generation genomics of *Pseudomonas syringae*. *Curr. Opin. Microbiol.* **14**, 1–7.
- Ochiai, H., Inoue, Y., Takeya, M., Sasaki, A. and Kaku, H. (2005) Genome sequence of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* suggests contribution of large numbers of effector genes and insertion sequences to its race diversity. *Jap. Agric. Res. Quart.* **39**, 275–287.
- Oh, C.-S. and Beer, S.V. (2005) Molecular genetics of *Erwinia amylovora* involved in the development of fire blight. *FEMS Microbiol. Lett.* **253**, 185–192.
- Ojeda, S. and Verdier, V. (2000) Detection of *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* in Cassava true seeds by nested-polymerase chain reaction assay (N-PCR). *Can. J. Plant Pathol.* **22**, 241–247.
- Oliwa, R., Win, J., Raffaele, S., Boutemy, L., Bozkurt, T.O., Chaparro-García, A., Segretin, M.E., Stam, R., Schornack, S., Cano, L.M., van Damme, M., Huitema, E., Thines, M., Banfield, M.J. and Kamoun, S. (2010) Recent developments in effector biology of filamentous plant pathogens. *Cell. Microbiol.* **12**, 705–715.
- Ou, S. (1972) *Rice Diseases*. Kew, Surrey: Commonwealth Mycological Institute.
- Ou, S. (1985) *Rice Diseases*. Kew, Surrey: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Park, C.J., Kazunari, N. and Ronald, P.C. (2010) Quantitative measurements of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* distribution in rice using fluorescent-labelling. *J. Plant Biol.* **15**, 595–599.
- Parkinson, N., Stead, D., Bew, J., Heeney, J., Tsrör (Lahkim), L. and Elphinstone, J. (2009) *Dickeya* species relatedness and clade structure determined by comparison of *recA* sequences. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **59**, 2388–2393.
- Pérombelon, M.C.M. (2002) Potato diseases caused by soft rot erwinias: an overview of pathogenesis. *Plant Pathol.* **51**, 1–12.
- Pérombelon, M.C.M. and Kelman, A. (1980) Ecology of the soft rot erwinias. *Annu. Rev. Phytopathol.* **18**, 361–387.
- Pérombelon, M.C.M. and Salmond, G.P.C. (1995) Bacterial soft rots. In: *Pathogenesis and Host Specificity in Plant Diseases*, Vol. 1 (Prokaryotes) (Singh, U.S., Singh, R.P. and Kohmoto, K., eds), pp. 1–20. Oxford: Pergamon Press.
- Pirhonen, M., Flego, D., Heikinheimo, R. and Palva, E.T. (1993) A small diffusible signal molecule is responsible for the global control of virulence and exoenzyme production in the plant pathogen *Erwinia carotovora*. *EMBO J.* **12**, 2467–2476.
- Pitzschke, A. and Hirt, H. (2010) New insights into an old story: *Agrobacterium*-induced tumor formation in plants by plant transformation. *EMBO J.* **29**, 1021–1032.
- Ponciano, G., Webb, K., Bai, J., Vera Cruz, C. and Leach, J.E. (2004) Molecular characterization of the *avrXa7* locus from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* field isolates. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* **64**, 145–153.
- Preston, G.M. (2000) *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*: the right pathogen, of the right plant, at the right time. *Mol. Plant Pathol.* **1**, 263–275.
- Rademaker, J.L., Louws, F.J., Schultz, M.H., Rossbach, U., Vauterin, L., Swings, J. and de Bruijn, F.J. (2005) A comprehensive species to strain taxonomic framework for *Xanthomonas*. *Phytopathology*, **9**, 1098–1111.
- Rajeshwari, R. and Sonti, R.V. (2000) Stationary-phase variation due to transposition of novel insertion elements in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *J. Bacteriol.* **182**, 4797–4802.
- Restrepo, S. and Verdier, V. (1997) Geographical differentiation of the population of *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* in Colombia. *Appl. Environ. Microbiol.* **63**, 4427–4434.
- Restrepo, S., Duque, M.C. and Verdier, V. (2000a) Characterization of pathotypes among isolates of *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* in Colombia. *Plant Pathol.* **49**, 680–687.
- Restrepo, S., Velez, C.M. and Verdier, V. (2000b) Measuring the genetic diversity of *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* within different fields in Colombia. *Phytopathology*, **90**, 683–690.
- Robert-Baudouy, J. (1991) Molecular biology of *Erwinia*: from soft-rot to antileukemics. *Trends Biotechnol.* **9**, 325–329.
- Rodionov, D.A., Gelfand, M.S. and Hugouvieux-Cotte-Pattat, N. (2004) Comparative genomics of the KdgR regulon in *Erwinia chrysanthemi* 3937 and other gamma-proteobacteria. *Microbiology*, **150**, 3571–3590.
- Rodríguez-Palenzuela, P., Matas, I.M., Murillo, J., López-Solanilla, E., Bardaji, L., Pérez-Martínez, I., Rodríguez-Mosquera, M.E., Penyalver, R., López, M.M., Quesada, J.M., Biehl, B.S., Perna, N.T., Glasner, J.D., Cabot, E.L., Neeno-Eckwall, E. and Ramos, C. (2010) Annotation and overview of the *Pseudomonas savastanoi* pv. *savastanoi* NCPPB 3335 draft genome reveals the virulence gene complement of a tumour-inducing pathogen of woody hosts. *Environ. Microbiol.* **12**, 1604–1620.
- Ronald, P.C. and Beutler, B. (2010) Plant and animal sensors of conserved microbial signatures. *Science*, **330**, 1061–1064.
- Ryan, R.P. and Dow, J.M. (2011) Communication with a growing family: DSF signaling in bacteria. *Trends Microbiol.* **19**, 145–152.
- Ryan, R.P., Fouhy, Y., Lucey, J.F., Crossman, L.C., Spiro, S., He, Y.-W., Zhang, L.-H., Heeb, S., Cámara, M., Williams, P. and Dow, J.M. (2006) Cell–cell signaling in *Xanthomonas campestris* involves an HD-GYP domain protein that functions in cyclic di-GMP turnover. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **103**, 6712–6717.
- Ryan, R.P., Vorhölter, F.J., Potnis, N., Jones, J.B., Van Sluys, M.A., Bogdanove, A.J. and Dow, J.M. (2011) Pathogenomics of *Xanthomonas*: understanding bacterium–plant interactions. *Nat. Rev. Microbiol.* **9**, 344–355.
- Salanoubat, M., Genin, S., Artiguenave, F., Gouzy, J., Mangenot, S., Arlat, M., Billault, A., Brottier, P., Camus, J.C., Cattolico, L., Chandler, M., Choise, N., Claudel-Renard, C., Cunnac, S., Demange, N., Gaspin, C., Lavie, M., Moisan, A., Robert, C., Saurin, W., Schiex, T., Siguier, P., Thebaut, P., Whalen, M., Wincker, P., Levy, M., Weissenbach, J. and Boucher, C.A. (2002) Genome sequence of the plant pathogen *Ralstonia solanacearum*. *Nature*, **415**, 497–502.
- Salmond, G.P.C. (1992) Bacterial diseases of potatoes: from classical phyto bacteriology to molecular pathogenicity. *Neth. J. Plant Pathol.* **98** (Suppl. 2), 115–126.
- Salmond, G.P.C. (1994) Secretion of extracellular virulence factors of plant pathogenic bacteria. *Annu. Rev. Phytopathol.* **32**, 181–200.
- Salzberg, S.L., Sommer, D.D., Schatz, M.C., Phillippy, A.M., Rabinowicz, P.D., Tuge, S., Furutani, A., Ochiai, H., Delcher, A.L., Kelley, D., Madupu, R., Puiu, D., Radune, D., Shumway, M., Trapnell, C., Aparna, G., Jha, G., Pandey, A., Patil, P.B., Ishihara, H., Meyer, D.F., Szurek, B., Verdier, V., Koebnik, R., Dow, J.M., Ryan, R.P., Hirata, H., Tsuyumu, S., Won Lee, S., Seo, Y.S., Sriariyanum, M., Ronald, P.C., Sonti, R.V., Van Sluys, M.A., Leach, J.E., White, F.F. and Bogdanove, A.J. (2008) Genome sequence and rapid evolution of the rice pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* PXO99A. *BMC Genomics*, **9**, 204.
- Samson, R., Legendre, J.B., Christen, R., Fischer-Le Saux, M., Achouak, W. and Gardan, L. (2005) Transfer of *Pectobacterium chrysanthemi* (Burkholder *et al.*, 1953) Brenner 1. 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 zeae* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **55**, 1415–1427.
- Scholthof, K.-B.G., Adkins, S., Czosnek, H., Palukaitis, P., Jacquot, E., Hohn, T., Hohn, B., Saunders, K., Candresse, T., Ahlquist, P., Hemenway, C. and Foster, G.D. (2011) Top 10 plant viruses in molecular plant pathology. *Mol. Plant Pathol.* **12**, 938–954.

- Schwessinger, B. and Ronald, P.C. (2012) Plant innate immunity: recognition of conserved microbial signatures. *Ann. Rev. Plant Biol.* **83**, 23.
- Sebahia, M., Bocsanczy, A.M., Biehl, B.S., Quail, M.A., Perna, N.T., Glasner, J.D., DeClerck, G.A., Cartinhour, S., Schneider, D.J., Bentley, S.D., Parkhill, J. and Beer, S.V. (2010) Complete genome sequence of the plant pathogen *Erwinia amylovora* strain ATCC 49946. *J. Bacteriol.* **192**, 2020–2021.
- Segond, D., Dellagi, A., Lanquar, V., Rigault, M., Patrit, O., Thomine, S. and Expert, D. (2009) NRAMP genes function in *Arabidopsis thaliana* resistance to *Erwinia chrysanthemi* infection. *Plant J.* **58**, 195–207.
- Shenge, K.C., Mabagala, R.B., Mortensen, C.N., Stephan, D. and Wydra, K. (2007) First report of bacterial speck of tomato caused by *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in Tanzania. *Plant Dis.* **91**, 462.
- Simpson, A.J.G., Reinach, F.C., Arruda, P., Abreu, F.A., Acencios, M., Alvarenga, R., Alves, L.M.C., Araya, J.E., Baia, G.S., Baptista, C.S., Barros, M.H., Bonaccorsi, H.O., Bordin, S., Bové, J.S., Briane, M.R.S., Buenoll, M.R.P., Camargo, A.A., Camargo, L.E.A., Caffaro, D.M., Carrer, H., Colauto, N.B., Colombo, C., Costa, F.F., Costa, M.C.R., Costa-Neto, C.M.L., Coutinho, L., Cristofani, M., Dias-Neto, E., Docena, C., El-Dorry, H., Facincani, A.P., Ferreira, A.J.S., Ferreira, V.C.A., Ferro, J.A., Fraga, J.S., França, S.C., Franco, M.C., Frohme, M., Furlan, L.R., Garnier, M., Goldman, G.H., Goldman, M.H.S., Gomes, L.S., Gruber, A., Ho, P.L., Hoheisel, J.D., Junqueira, M.L., Kemper, E.L., Kitajima, J.P., Krieger, J.E., Kuramae, E.E., Laigret, F., Lambais, M.R., Leite, L.C.C., Lemos, E.G.M., Lemos, M.V.F., Lopes, S.A., Lopes, C.R., Machado, J.A., Machado, M.A., Madeira, A.M.B.N., Madeira, H.M.F., Marinho, C.L., Marques, M.V., Martins, E.A.L., Martins, E.M.F., Matsukuma, L.Y., Mencke, C.F.M., Mlracca, E.C., Miyaki, C.Y., Monteiro-Vitorello, C.B., Moon, D.H., Nagai, M.A., Nascimento, A.L.T.O., Netto, L.E.S., Nhani Jr., A., Nobrega, F.G., Nunes, L.R., Oliveira, M.A., Oliveira, M.C., Oliveira, R.C., Palmieri, D.A., Paris, A., Peixoto, R.R., Pereira, G.A.G., Pereira Jr., H.A., Pesquero, J.B., Quaggio, R.B., Roberto, P.G., Rodrigues, V., Rosa, A.J.M., Rosa Jr., V.E., Sá, R.G., Santelli, R.V., Sawasaki, H.E., Silva, L.C.R., Silva, A.M., Silva, F.R., Silva Jr., W.A., Silveira, J.F., Silvestri, Siqueira, W.J., Souza, A.A., Souza, A.P., Terenzi, M.F., Truffi, D., Tsai, S.M., Tshako, M.H., Vallada H., Van Sluys, M.A., Verjovski-Almeida S., Vettore A.L., Zago M.A., Zatz M., Meidanis J. and Setubal, J.C. (2000) The genome sequence of plant pathogen *Xylella fastidiosa*. *Nature*, **406**, 151–159.
- Singh, R.A., Das, B., Ahmed, K.V. and Pal, V. (1980) Chemical control of bacterial leaf blight of rice. *Trop. Pest Manage.* **26**, 21–25.
- Slawiak, M., van Beckhoven, J.R.C.M., Speksnijder, A.G.C.L., Czajkowski, R., Grabe, G. and van der Wolf, J.M. (2009) Biochemical and genetical analysis reveal a new clade of biovar 3 *Dickeya* spp. strains isolated from potato in Europe. *Eur. J. Plant Pathol.* **125**, 245–261.
- Smith, E.F. and Townsend, C.O. (1907) A plant tumor of bacterial origin. *Science*, **25**, 671–673.
- Smith, I.M., Dunez, J., Lelliott, R.A., Phillips, D.H. and Archer, S.A. (eds) (1988) *European Handbook of Plant Diseases*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Swings, J., Van den Mooter, M., Vauterin, L., Hoste, B., Gillis, M., Mew, T. and Kersters, K. (1990) Reclassification of the causal agents of bacterial blight (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*) and bacterial leaf streak (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzicola*) of rice as pathogens of *Xanthomonas oryzae* (ex Ishiyama 1922) sp. nov., nom. rev. *Int. J. Syst. Bacteriol.* **40**, 309–311.
- Toth, I., Perombelon, M.C.M. and Salmond, G.P.C. (1993) Bacteriophage fKp-mediated generalised transduction in *Erwinia carotovora* subspecies *carotovora*. *J. Gen. Microbiol.* **139**, 2705–2709.
- Toth, I., Mulholland, V., Shih, Y.-L., Bentley, S., Pérombelon, M.C.M. and Salmond, G.P.C. (1997) Generalised transduction in the potato blackleg pathogen, *Erwinia carotovora* subspecies *atroseptica*, via phage fM1. *Microbiology*, **143**, 2433–2438.
- Toth, I.K., Bell, K., Holeva, M.C. and Birch, P.R.J. (2003) Soft rot erwiniae: from genes to genomes. *Mol. Plant Pathol.* **4**, 17–30.
- Toth, I.K., Newton, J.A., Hyman, L.J., Lees, A.K., Daykin, M., Williams, P. and Fray, R.J. (2004) Potato plants genetically modified to produce N-acylhomoserine lactones increase susceptibility to soft rot erwiniae. *Mol. Plant-Microbe Interact.* **17**, 880–888.
- Toth, I.K., van der Wolf, J.M., Saddler, G., Lojkowska, E., Helias, V., Pirhonen, M., Tsror (Lahkim), L. and Elphinstone, J.G. (2011) *Dickeya* species: an emerging problem for potato production in Europe. *Plant Pathol.* **60**, 385–399.
- Tsror (Lahkim), L., Erlich, O., Lebiush, S., Hazanovsky, M., Zig, U., Slawiak, M., Grabe, G., van der Wolf, J.M. and van de Haar, J.J. (2009) Assessment of recent outbreaks of *Dickeya* sp. (syn. *Erwinia chrysanthemi*) slow wilt in potato crops in Israel. *Eur. J. Plant Pathol.* **123**, 311–320.
- Tzfira, T. and Citovsky, V. (2002) Partners-in-infection: host proteins involved in the transformation of plant cells by *Agrobacterium*. *Trends Cell Biol.* **12**, 121–129.
- Vanneste, J.L. (ed.) (2000) *Fire Blight; the Disease and its Causative Agent Erwinia amylovora*. London: CAB International.
- Vauterin, L., Rademaker, J. and Swings, J. (2000) Synopsis on the taxonomy of the genus *Xanthomonas*. *Phytopathology*, **7**, 677–682.
- Venkatesh, B., Babujee, L., Liu, H., Hedley, P., Fujikawa, T., Birch, P.R.J., Toth, I.K. and Tsuyumu, S. (2006) The *Erwinia chrysanthemi* 3937 PhoQ sensor kinase regulates several virulence determinants. *J. Bacteriol.* **188**, 3088–3098.
- Verdier, V., Dongo, P. and Boher, B. (1993) Assessment of genetic diversity among strains of *Xanthomonas campestris* pv. *manihotis*. *J. Gen. Microbiol.* **139**, 2591–2601.
- Verdier, V., Mosquera, G. and Assigbétsé, K. (1998) Detection of the cassava bacterial blight pathogen, *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*, by polymerase chain reaction. *Plant Dis.* **82**, 79–83.
- Verdier, V., Restrepo, S., Mosquera, G., Jorge, V. and Lopez, C. (2004) Recent progress in the characterization of molecular determinants in the *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*-cassava interaction. *Plant Mol. Biol.* **56**, 573–584.
- Verdier, V., Vera Cruz, C. and Leach, J.E. (2011) Controlling rice bacterial blight in Africa: needs and prospects. *J. Biotechnol.* Available at <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21963588>. [accessed on Sept 22, 2011].
- Vorhölter, F.J., Schneiker, S., Goesmann, A., Krause, L., Bekel, T., Kaiser, O., Linke, B., Patschkowski, T., Rückert, C., Schmid, J., Sidhu, V.K., Sieber, V., Tauch, A., Watt, S.A., Weisshaar, B., Becker, A., Niehaus, K. and Pühler, A. (2008) The genome of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* B100 and its use for the reconstruction of metabolic pathways involved in xanthan biosynthesis. *J. Biotechnol.* **134**, 33–45.
- Waters, C.M. and Bassler, B.L. (2005) Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* **21**, 319–346.
- Wharam, S., Mulholland, V. and Salmond, G.P.C. (1995) Conserved virulence factor regulation and secretion systems in bacterial pathogens of plants and animals. *Eur. J. Plant Pathol.* **101**, 1–13.
- Whitehead, N., Barnard, A.M.L., Slater, H., Simpson, N.J.L. and Salmond, G.P.C. (2001) Quorum sensing in Gram-negative bacteria. *FEMS Microbiol. Rev.* **25**, 365–404.
- Wydra, K., Zinsou, V., Jorge, V. and Verdier, V. (2004) Identification of pathotypes of *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* in Africa and detection of specific quantitative trait loci (QTL) for resistance to cassava bacterial blight. *Phytopathology*, **94**, 1084–1093.
- Yamazaki, A., Li, J., Hutchins, W.C., Wang, L., Ma, J., Ibekwe, A.M. and Yang, C.-H. (2011) Commensal effect of pectate lyases secreted from *Dickeya dadantii* on proliferation of *Escherichia coli* O157:H7 EDL933 on lettuce leaves. *Appl. Environ. Microbiol.* **77**, 156–162.
- Yang, C.-H., Gavilanes-Ruiz, M., Okinaka, Y., Vedel, R., Berthuy, I., Boccara, M., Chen, J.W., Perna, N.T. and Keen, N.T. (2002) hrp genes of *Erwinia chrysanthemi* 3937 are important virulence factors. *Mol. Plant-Microbe Interact.* **15**, 472–480.
- Yang, S., Peng, Q., Zhang, Q., Zou, L., Li, Y., Robert, C., Pritchard, L., Liu, H., Hovey, R., Wang, Q., Birch, P.R.J., Toth, I.K. and Yang, C.-H. (2010) Genome-wide identification of HrpL-regulated genes in the necrotrophic phytopathogen *Dickeya dadantii* 3937. *PLoS ONE*, **5**, e13472.
- Young, J.M., Park, D.C., Shearman, H.M. and Fargier, E. (2008) A multilocus sequence analysis of the genus *Xanthomonas*. *Syst. Appl. Microbiol.* **5**, 366–377.
- Zaltsman, A., Krichevsky, A., Loyter, A. and Citovsky, V. (2010) *Agrobacterium* induces expression of a plant host F-box protein required for tumorigenicity. *Cell Host Microbe*, **7**, 197–209.
- Zhang, J., Li, W., Xiang, T., Liu, Z., Laluk, K., Ding, X., Zou, Y., Gao, M., Zhang, X., Chen, S., Mengiste, T., Zhang, Y. and Zhou, J.M. (2010) Receptor-like cytoplasmic kinases integrate signaling from multiple plant immune receptors and are targeted by a *Pseudomonas syringae* effector. *Cell Host Microbe*, **7**, 290–301.
- Zupan, J., Muth, T.R., Draper, O. and Zambryski, P.C. (2000) The transfer of DNA from *Agrobacterium tumefaciens* into plants: a feast of fundamental insights. *Plant J.* **23**, 11–28.

Топ 10 бактериальных патогенов растений в молекулярной патологии растений.

Резюме

Многие бактериологи растений, если не все, считают, что их конкретный микроб должен фигурировать в любом списке наиболее важных бактериальных патогенов растений. Однако, насколько нам известно, такого списка не существует. Цель этого обзора состояла в том, чтобы опросить всех бактериальных патологов, связанных с журналом *Molecular Plant Pathology*, и попросить их номинировать бактериальные патогены, которые они поместили бы в «топ 10 лучших» на основе научной/экономической значимости. Опрос собрал 458 голосов международного сообщества и позволил составить список 10 основных бактериальных патогенов растений. Список включает в порядке ранжирования: (1) *Pseudomonas syringae* патовары; (2) *Ralstonia solanacearum*; (3) *Agrobacterium tumefaciens*; (4) *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*; (5) *Xanthomonas campestris* патовары; (6) *Xanthomonas axonopodis* патовары; (7) *Erwinia amylovora*; (8) *Xylella fastidiosa*; (9) *Dickeya (dadantii and solani)*; (10) *Pectobacterium carotovorum* (и *Pectobacterium atrosepticum*). Бактерии, получившие почетные награды за то, что просто не попали в первую десятку, включают *Clavibacter michiganensis (michiganensis и sepedonicus)*, *Pseudomonas savastanoi* и *Candidatus Liberibacter asiaticus*. В этой обзорной статье представлен краткий раздел о каждой бактерии в списке 10 лучших и ее важности с целью инициирования дискуссии и обсуждений среди сообщества бактериологов растений, а также для определения критериев. В ближайшие годы будет интересно посмотреть, как изменится восприятие и какие бактериальные патогены войдут и покинут первую десятку.

Введение

Недавно журнал «*Molecular Plant Pathology*» рассмотрел, какие вирусы войдут в десятку лучших вирусов растений, исходя из их предполагаемой важности, с научной или экономической точки зрения, с точки зрения мнений авторов журнала. Затем последовал аналогичный обзор грибов. Эти исследования были проведены, поскольку во многих статьях, обзорах и заявках на гранты утверждается, что конкретный растительный вирус или грибковый патоген имеет огромное значение, и, вероятно, это правильно.

В результате интереса, вызванного исследованиями растительных вирусов и грибковых патогенов, аналогичное обследование было проведено в отношении патогенных бактерий растений, и, как и раньше, с бактериологами, связанными с журналом *Molecular Plant Pathology*, связались и попросили назначить три фитопатогенные бактерии, которые они ожидают увидеть в списке наиболее важных с научной или экономической точки зрения. Обзор по самой своей природе похож по формату и структуре на «10 самых популярных вирусов» и «10 лучших обзоров по грибам».

Опрос собрал 458 голосов международного сообщества и позволил составить список 10 основных патогенов бактериальных растений для журнала *Molecular Plant Pathology*.

Таблица 1 – Топ 10 бактериальных патогенов растений. В таблице представлен ранжированный список бактерий, за которые проголосовали бактериологи растений, связанные с журналом *Molecular Plant Pathology*.

Rank	Bacterial pathogen	Author of bacterial description
1	<i>Pseudomonas syringae</i> pathovars	John Mansfield
2	<i>Ralstonia solanacearum</i>	Stéphane Genin
3	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Shimpei Magori, Vitaly Citovsky
4	<i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i>	Malinee Sriariyanum, Pamela Ronald
5	<i>Xanthomonas campestris</i> pathovars	Max Dow
6	<i>Xanthomonas axonopodis</i> pv. <i>manihotis</i>	Valérie Verdier
7	<i>Erwinia amylovora</i>	Steven V. Beer
8	<i>Xylella fastidiosa</i>	Marcos A. Machado
9	<i>Dickeya</i> (<i>dadantii</i> and <i>solani</i>)	Ian Toth
10	<i>Pectobacterium carotovorum</i> (and <i>P. atrosepticum</i>)	George Salmond

Бактерия или группа патоваров, наиболее ярко проявляющаяся с научной и экономической точки зрения, - это *Pseudomonas syringae*, при этом многие избиратели группируют различные патовары вместе, а другие голосуют за отдельные патовары. Совершенно очевидно, что *P.syringae* оказал огромное влияние на наше научное понимание патогенности микробов и продолжает вызывать важные с экономической точки зрения болезни растений.

На втором месте находится *Ralstonia solanacearum*, экономическая значимость которой во всем мире очень высока, особенно потому что у нее очень широкий круг хозяев, с поражением культур от картофеля до банана.

На третьем месте находится *Agrobacterium tumefaciens*, получившая высокое признание в первую очередь благодаря своей научной значимости. Хотя эта бактерия может нанести значительный ущерб определенным культурам, ее роль в научных открытиях и применениях явно привлекла внимание.

На четвертой, пятой и шестой позициях находятся виды *Xanthomonas*, все они четко различаются по своей патологии и мишеням-хозяевам, и каждый из них привлекает значительное количество голосов в отдельности. На четвертой и шестой позиции находятся ксантомонады с относительно специфическими мишенями сельскохозяйственных культур, а

именно *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, один из наиболее серьезных патогенов риса, и *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*, возбудитель бактериального ожога маниоки (СВВ). *Xanthomonas campestris* pathovars, вызывающая заболевания ряда сельскохозяйственных культур во всем мире, заняла пятое место.

На седьмом месте находится *Erwinia amylovora*, вызывающая хорошо известную бактериальную инфекцию декоративных растений, фруктовых деревьев и кустарников. Это заболевание имеет значительную научную историю и имеет постоянное экономическое значение.

Xylella fastidiosa по праву занимает восьмое место в десятке лучших, так как связана с несколькими серьезными заболеваниями сельскохозяйственных культур и деревьев. Она также имеет важное научное значение в том, что она является первым фитопатогеном (помимо вирусов растений), геном которого был секвенирован.

Для записи на девятую позицию, было решено сгруппировать два вида *Dickeya* вместе, а именно *Dickeya dadantii* и *solani*, поскольку *Dickeya* собрал значительное количество голосов, многие из которых были просто обозначены как *Dickeya* spp. Это, возможно, понятно, поскольку систематику этих бактерий можно охарактеризовать как постоянно меняющуюся. Действительно, название *Dickeya solani* официально не принято, но очевидно, что *Dickeya* spp. вызывают экономически важные заболевания, особенно картофеля.

На последнем десятом месте находится *Pectobacterium carotovorum* (также включающая *P. atrosepticum*), занявший место в первой десятке из-за экономических потерь, связанных с болезнями мягкой гнили, но также ответственный за несколько научных достижений. Это в дополнение к некоторым давним открытиям в области трансляции, таким как участие в лечении некоторых лейкозов.

Хотя цель этой обзорной статьи состояла в том, чтобы выявить взгляды участников молекулярной патологии растений в отношении 10 наиболее важных патогенных бактерий растений, авторы прекрасно осознают, что важность и приоритеты могут варьироваться в зависимости от континентов и дисциплин. Мы также понимаем, что не все бактерии могут попасть в какую-либо десятку лучших из-за очевидных количественных ограничений, хотя такие бактерии все еще могут считаться чрезвычайно важными. Поэтому мы сочли целесообразным особо отметить бактерии, которые просто не вошли в список 10 лучших, включая *Clavibacter michiganensis* (*michiganensis* и *sepedonicus*), *Pseudomonas savastanoi* и *Candidatus Liberibac* (pv. *asiaticus*), все они явно важны.

Этот обзор содержит односторонние описания Топ-10, включая иллюстративные цифры и ключевые ссылки для дальнейшего чтения. Мы надеемся, что обзор вызовет дискуссии и обсуждения среди бактериологов растений, а также установит ориентир. Будет интересно посмотреть, как изменится восприятие в будущие годы, и какие бактерии войдут и покинут список 10 лучших.

1. Патовары *Pseudomonas syringae*

Кажется немного несправедливым, что команда патоваров, за которую проголосовали на награду, немного похожа на команду эстафеты, выигравшей 400-метровую индивидуальную олимпийскую золотую медаль. Конечно, можно утверждать, что обозначение патовара действительно неоправданно и что мы имеем дело с одним удивительно универсальным видом - *Pseudomonas syringae*. В настоящее время эта дискуссия возрождается в связи с появлением новых деталей секвенирования генома. Критериями присуждения этой награды были важность в фундаментальной науке и влияние на производство продуктов питания и/или окружающую среду - *P. syringae* имеет высокие баллы по всем пунктам.

Экономическое влияние *P. syringae* возрастает с возвращением старых болезней, включая бактериальное пятно у томатов (*pv. tomato*), и появление важных во всем мире новых инфекций, таких как кровоточащая язва конского каштана (*pv. aesculi*). *Европейское руководство по растительным заболеваниям* описывает 28 патоваров, каждый из которых атакуют разные виды хозяев. Сейчас мы можем добавить в этот список *pv. aesculi*. Некоторые патовары вызывают долгосрочные проблемы с деревьями, часто из-за образования деформаций и язв (например, патовары *savastanoi* и *morsprunorum*). Заражение однолетних культур носит более спорадический характер, а вспышки заболеваний часто возникают в результате посева зараженных семян. Во многих сообщениях подчеркивается, что *P. syringae* передается через семена, но это замечательно адаптивный патоген, появляющийся в некоторых, казалось бы, необычных местах, таких как талые воды снега. При появлении новых инфекций, при благоприятных условиях дождя и температуры, вспышки болезней часто бывают разрушительными, как это наблюдается при фитофторозе фасоли, вызванной *pv. phaseolicola*.

Исследования молекулярной биологии по вирулентности и защите растений от *P. syringae* открыли новые возможности для понимания патогенности микробов не только в отношении растений, но и в более общем плане для болезней человека. Патовары *phaseolicola* и *tomato* стали отличными моделями для фундаментальных исследований бактериальной атаки и защиты растений. Яркими примерами являются открытия, касающиеся кластера генов гиперчувствительного ответа и патогенности (*hrp*), кодирующего систему секреции III типа, эффекторного трафика и мишеней хозяина для подавления защиты.

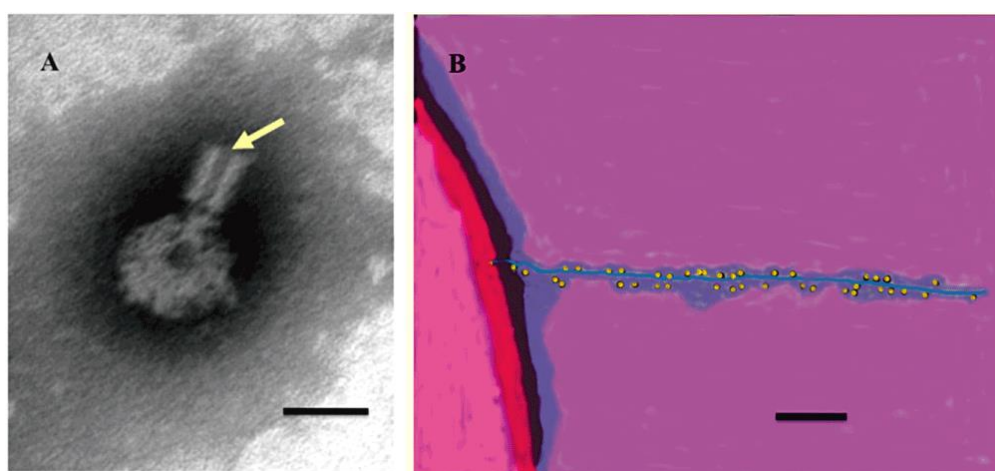


Рисунок 1

Система секреции III типа (ТЗСС) *Pseudomonas syringae pv. tomato*. (А) Предполагаемое базальное тельце ТЗСС, высвобожденное из мембраны после роста в среде, индуцирующей *hrp*. Стрелкой отмечена точка прикрепления Hrp-пиля. Бар, 25 нм. (В) Цветное изображение Hrp

пиля, меченного антителами к субъединице белка HrpA, выходящего с поверхности бактерии. Бар, 50 нм.

Pseudomonas syringae лидирует в области влияния технологий высокопроизводительного секвенирования на наше понимание патогенности. Примечательно, что предсказание О'Брайена с соавторами, что «по крайней мере, два десятка новых геномов *P. syringae* будут выпущены в этом году», было подтверждено публикацией знакового исследования Valtrus с соавторами. Пока что, возможно, неожиданной особенностью является то, что патовары, колонизирующие сильно неродственные растения, тесно сгруппированы вместе, например *pv. savastanoi* (оливковое) и *pv. phaseolicola* (фасоль) оба лежат в одной кладе. Геномный анализ, инициированный Joardar и Lindeberg, возможно, имеет наибольший потенциал для раскрытия детерминант специфичности хозяина. По мере создания большего количества геномных последовательностей должно быть получено дальнейшее понимание все еще загадочной роли эффекторных белков и токсинов в определении диапазона хозяев внутри вида.

Патовары *Pseudomonas syringae* представляют собой не только основную группу патогенных бактерий растений, но также, вероятно, возглавляют список всех патогенных микроорганизмов, включая грибы и оомицеты. Исследования эффекторной биологии нитчатых патогенов во многом следуют за успехами, достигнутыми с *P. syringae*.

2. *Ralstonia solanacearum*

Ralstonia solanacearum возможно самая разрушительная фитопатогенная бактерия во всем мире. Одна из причин для этого то, что виды *R. solanacearum* состоят из очень большой группы штаммов, различающихся по своему географическому происхождению, диапазону хозяев и патогенному поведению. Эти гетерогенные группы в настоящее время признаны «комплексом видов», который разделен на четыре основных филопита (филогенетические группы штаммов). Вид в целом имеет очень широкий круг хозяев, заражая 200 видов растений в более чем 50 семействах, и является возбудителем коричневой гнили картофеля, бактериального увядания томатов, табака, баклажанов и некоторых декоративных растений, а также болезни Моко у бананов.

Ralstonia solanacearum - это почвенный патоген, который поражает растения через раны, кончики корней или трещины в местах прорастания боковых корней. Затем бактерия колонизирует кору корня, проникает в сосуды ксилемы и достигает стебля и надземных частей растения через сосудистую систему. *Ralstonia solanacearum* может быстро размножиться в ксилеме до очень высокой плотности клеток, что приводит к симптомам увядания и гибели растений.



Рисунок 2

Ralstonia solanacearum (A) и симптомы увядания томата (B) с бактериями, сочащимися из сосудистой системы после перерезки стебля (C).

Прямое экономическое воздействие *R. solanacearum* трудно определить количественно, но патоген чрезвычайно опасен из-за своего широкого географического распространения и диапазона хозяев; ежегодно несет ответственность за убытки одного только картофеля в размере 1 миллиарда долларов США во всем мире. Заболеваемость этой болезнью особенно велика для сельского хозяйства многих развивающихся стран в межтропических регионах, где *R. solanacearum* является эндемиком. В районах, где этот организм находится в карантинном статусе, он также несет ответственность за значительные потери из-за нормативных мер по искоренению и ограничений на дальнейшее производство на загрязненных землях. Управление болезнями остается ограниченным и затруднено из-за способности патогена годами выживать во влажной почве, водоемах, на растительных остатках или в бессимптомных хозяевах-сорняках, которые действуют как резервуары для инокулята. Селекция на устойчивость, хотя и эффективна в некоторых случаях, затруднена из-за широкого разнообразия патогенных штаммов.

Как корневой и сосудистый патоген, *R. solanacearum* представляет собой модельную систему для изучения патогенности бактерий. Бактерия была одним из первых патогенов растений, геном которой был полностью секвенирован, а разработка патосистем с модельными

растениями, такими как *Arabidopsis* или бобовыми *Medicago truncatula*, способствовала генетическим и молекулярным исследованиям как растительного, так и бактериального партнеров. Патогенность *R. solanacearum* зависит от системы секреции III типа, и были проведены многие исследования по этой теме с момента первого описания *hrp*-мутантного фенотипа Бушером с соавторами. Были идентифицированы и охарактеризованы многие другие факторы патогенности, экспрессия которых организована атипичной кворум-чувствительной молекулой, структурно связанной с семейством диффузных сигнальных факторов (DSF).

Будущее исследование в этой области будет включать лучшее понимание молекулярных основ, лежащих в основе адаптации этой разносторонней группы штаммов к такому разнообразному кругу хозяев. Еще одна важная задача, которую необходимо решить, - это то, как наши растущие знания о сложных механизмах, разработанных *R. solanacearum* для повышения восприимчивости растений, могут быть использованы для разработки новых и надежных стратегий защиты для борьбы с этим разрушительным заболеванием.

3. *Agrobacterium tumefaciens*

Более чем век назад, Smith и Townsend идентифицировали *Agrobacterium tumefaciens* как возбудителя опухоли корончатых галлов, одно из самых серьезных заболеваний растений, затрагивающих различные сельскохозяйственные виды по всему миру. В природе эта почвенная бактерия индуцирует неопластический рост в местах поранения у растений-хозяев и сильно ограничивает их урожайность и силу роста. Этот вредный эффект *A. tumefaciens* несомненно внес вклад в развитие длительных исследований *Agrobacterium*. Однако, *A. tumefaciens* - это не просто еще один фитопатоген, но он обладает очень редкой особенностью: способностью к генетической трансформации.



Рисунок 3

Корончатый галл на стволе вишни, вызванный *Agrobacterium tumefaciens*.

Момент «Эврики» пришел позже в 1970х, когда Мэри-Делл Хилтон и Юджин Нестер со своими коллегами продемонстрировали, что в геноме инфицированных растительных клеток присутствовал специфичный ДНК сегмент (известный сейчас как Т-ДНК) бактериальной опухолевой плазмиды (Т). Это знаменательное открытие привлекло внимание к *Agrobacterium* как к первому организму, способному передавать гены из разных царств. С тех пор, многое

было изучено о молекулярных механизмах, лежащих в основе опосредованной *A. tumefaciens* генетической трансформации, которая стала очень сложным процессом, регулируемым многочисленными бактериальными факторами и факторами хозяина. Вкратце, *A. tumefaciens* воспринимает фенольные соединения, выделяемые из тканей раны растений, и активирует экспрессию нескольких эффекторов, называемых белками вирулентности (Vir). Некоторые из этих факторов могут служить связующим звеном для образования одноцепочечной копии Т-ДНК (Т-цепь) и она транспортируется в клетку хозяина через систему секреции IV типа. Для введения Т-цепи, несколько Vir белков также перемещаются в растительные клетки. Эти экспортированные эффекторы вместе с множеством факторов хозяина способствуют импорту в ядро Т-цепи и ее последующей интеграции в геном хозяина. Наконец, гены, участвующие в биосинтезе ауксина и цитокинина, экспрессируются из интегрированной Т-ДНК, что приводит к аномальной пролиферации клеток в инфицированных тканях и образованию опухолей, то есть корончатых галлов.

Хотя подробности о его молекулярной основе все еще появляются, открытие генетической трансформации растений, опосредованной *Agrobacterium*, открыло новую эру молекулярной биологии растений. В 1983 году Хилтон и его коллеги сообщили, что сконструированная Т-ДНК, несущая чужеродный ген, может быть перенесена в растения табака и сохранена посредством регенерации. С момента первой демонстрации трансгенных растений были достигнуты существенные концептуальные и технические достижения, которые сделали опосредованную *Agrobacterium* генную инженерию растений более возможной в повседневной практике фундаментальных исследований, а также биотехнологии. Например, появление бинарных векторов, системы двух отдельных репликонов, которые содержат гены Т-ДНК и вирулентности и функционируют как в *Escherichia coli*, так и в *A. tumefaciens*, значительно упростило манипулирование Т-ДНК. Благодаря невероятно широкому диапазону хозяев, который в лабораторных условиях включает большинство эукариотических организмов, высокой эффективности и сложной современной технологии трансформации, *A. tumefaciens* в настоящее время является предпочтительным средством трансформации для генетического манипулирования большинством видов растений, включая модельное растение *Arabidopsis thaliana*, а также многочисленные виды грибов.



Рисунок 4

Растение томата дикого типа, развивающее опухоль корончатые галлы (слева), и трансгенное растение томата, устойчивое к *Agrobacterium tumefaciens*, созданное в результате генетической трансформации, опосредованной *A. tumefaciens* (справа), иллюстрируют два важных аспекта *A. tumefaciens*: один как патоген, а другой как инструмент для генной инженерии.

Agrobacterium tumefaciens не перестает удивлять физиологов растений и фитопатологов. Даже после ста лет исследований мы продолжаем открывать новые механизмы, которые лежат в основе взаимодействия *A. tumefaciens* с их хозяевами, и только продолжаем понимать, насколько действительно умны эти патогены. Например, недавние исследования показали, что *A. tumefaciens* может разрушить механизм защиты хозяина для активного распространения инфекции. Таким образом, в обозримом будущем *A. tumefaciens* продолжит служить не только мощным инструментом для генной инженерии растений, но и прекрасным модельным организмом для расшифровки взаимодействий хозяин-патоген.

4. *Xanthomonas oryzae (oryzae)*

Бактериальный ожог листьев (BLB), вызываемый *Xanthomonas oryzae pv. oryzae* (Хоо), происходит из тропических и умеренных регионов. BLB также встречается в Австралии, Африке, Латинской Америке, на Карибах и в США. Сообщается, что потери урожая от BLB составляют 10-50%. Вспышки BLB наиболее распространены в сезон дождей в Юго-Восточной Азии и Индии. Рис был интродуцирован для выращивания в США (Северная Каролина) более 200 лет назад и выращивается в других частях США более 100 лет. Хотя многие болезни риса были завезены или развились на рисе за время его выращивания в США, Хоо не прижилась в США. Климат районов выращивания риса в США и практика выращивания риса в США не способствуют долгосрочному выживанию или распространению Хоо. По этим причинам Хоо не представляет большого риска для сельского хозяйства США.

BLB эффективно контролируется использованием устойчивых сортов риса. Однако, поскольку Хоо обладает способностью экспрессировать эффекторы, которые подавляют некоторые защитные реакции хозяина, часто это сопротивление в конечном итоге преодолевается. Контроль болезни с помощью соединений меди, антибиотиков и других химикатов не доказал свою эффективность.

Xanthomonas oryzae pv. oryzae – это палочковидная, грам-отрицательная бактерия. Они синтезируют желтый растворимый пигмент, называемый ксантомонадин, и экстраклеточный полисахарид (ЭПС). ЭПС важны для защиты бактерий от высыхания и для ослабления рассеивания ветром и дождем. Хоо распространяется через системы полива, брызги или ветер, а также через загрязненную стерню риса предыдущего сезона урожая, которая является наиболее важным источником первичного инокулята. Хоо инфицирует литья риса обычно через гидатоды на кончике листа, поврежденные трихомы, края листьев и раны на листьях или корнях, размножается в межклеточных пространствах и проникает в сосуды ксилемы. Через несколько дней инфекции бактериальные клетки и ЭПС заполняют сосуды ксилемы и просачиваются из гидатодов, формируя на поверхности листа бусинки экссудата, характерный признак заболевания и источник вторичного инокулята.

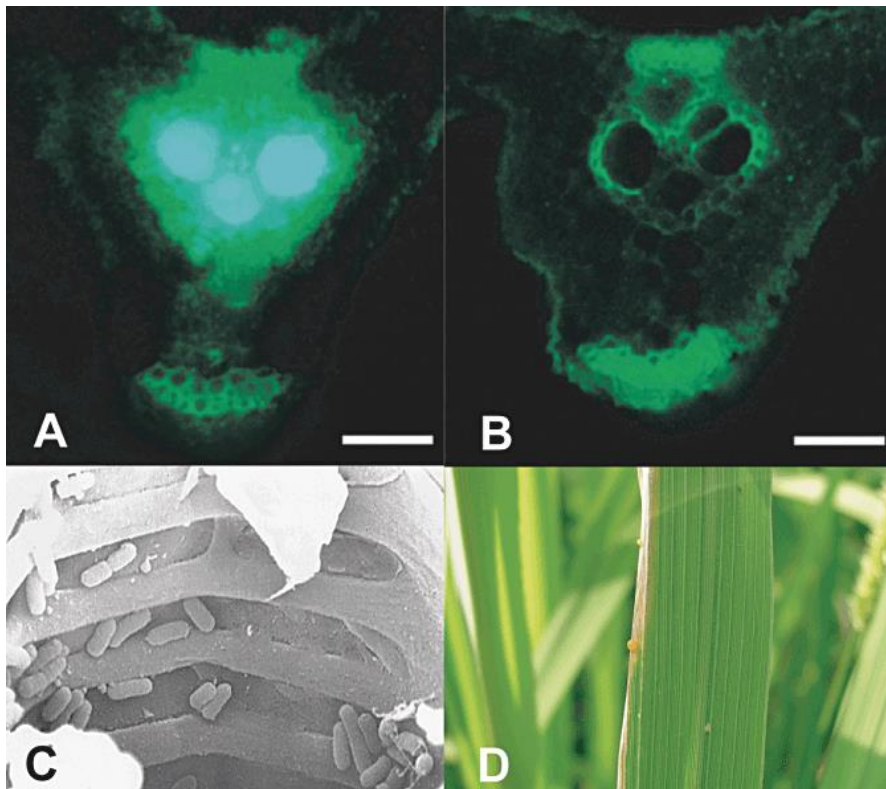


Рисунок 5

Визуализация *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) в растениях риса. (А, В) Поперечные участки листьев риса, инфицированные *Xoo* штамм РХО99, экспрессирующих зеленую флуоресценцию риса сорта ТР309 (восприимчивый) (А) и ТР309-ХА21 (резистентный) (В). Изображения наблюдали при возбуждении от 450 до 490 нм и испускаемом свете, собираемом при 520 нм при 40-кратном увеличении с использованием флуоресцентного микроскопа Zeiss Ахiорhot через 12 дней после инокуляции. Шкала на (А) и (В) соответствуют 50 мкм. (С) Сканирующая электронная микрофотография клеток *Xoo* в ксилемном сосуде рисового листа. (D) Крупным планом - рисовый лист, инфицированный *Xoo*. Бактериальные клетки заполняют сосуды ксилемы и просачиваются через гидатоды, образуя шарики или нити экссудата на поверхности листа, что является характерным признаком заболевания.

Похожий на *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (*Xcc*), *Xoo* также продуцирует ряд факторов вирулентности, включая ЭПС, внеклеточный фермент и эффекторы III типа, которые необходимы для вирулентности. *Xoo* использует два разных типа факторов кворума, DSF и Ах21 (активатор Ах21-опосредованного иммунитета), небольшой, процессируемый на N-конце, секретируемый белок I типа. Недавно была продемонстрирована двойная роль Ах21 в восприятии кворума и в активации врожденного иммунного ответа хозяина. Ах21 опосредует образование, подвижность и вирулентность биопленок. В то время как кластер генов *rpf* (регуляция факторов патогенности) необходим для DSF-обеспечиваемого восприятия кворума, гены *gac* необходимы для Ах21-обеспечиваемого восприятия кворума. Ах21 широко консервативен у всех видов *Xanthomonas* и у родственных родов, и некоторые из этих ортологов могут также активировать ХА21-опосредованный иммунитет.

Сиквенирование генома трех штаммов *Xoo* (MAFF311018, KACC10331, РХО99А) было завершено, и идет секвенирование генома восьми дополнительных штаммов *Xoo*. Сравнительный геномный анализ различных штаммов *Xoo* выявил большое количество геномных перестроек и рекомбинаций эффекторных генов, подобных активатору транскрипции

(TAL), а также большое количество элементов инсерционной последовательности (IS). Несколько генетических исследований подтвердили, что активность IS элементов и рекомбинация между эффекторными генами TAL вносят вклад в разнообразную расовую структуру внутри *Xoo*. Сравнительный анализ геномной последовательности помог понять разнообразие и эволюцию *Xoo*. Полные последовательности генома также способствовали разработке маркеров, полезных для эпидемиологических исследований.

5. Патогены *Xanthomonas campestris*

Патогены *Xanthomonas campestris* вызывают болезни, имеющие важное агрономическое значение во всем мире. Среди наиболее заметных патогенов - *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (*Xcc*), возбудитель черной гнили крестоцветных, поражающий все культурные виды капусты, *X. campestris* pv. *vesicatoria* (*Xcv*), теперь классифицируемый как *X. euvesicatoria*, возбудитель бактериальной пятнистости перца и томата, и *X. campestris* pv. *malvacearum* (*Xcm*, ныне *X. axonopodis* pv. *malvacearum*), вызывающая угловатую пятнистость листьев хлопчатника. Болезни, вызываемые этими бактериями, особенно серьезны в регионах с теплым и влажным климатом, хотя черная гниль также имеет экономическое значение в регионах с умеренным климатом, например в Корнуолле и других западных районах Великобритании. *Xcc* также важен как производитель ЭПС ксантана, который используется в качестве пищевой добавки в фармацевтической и нефтяной промышленности.

Исследования этих бактерий оказали значительное научное влияние, которое не ограничивалось дисциплиной молекулярной патологии растений. Работа над *Xcm* предоставила первую демонстрацию гипотезы о том, что паттерн ген-на-ген регулирует взаимодействия между бактериальными патогенами и растениями. Работа над *Xcv* установила генетическую основу запуска устойчивости к болезням у перца, что привело к выделению генов, определяющих авирулентность сортов перца, содержащих гены устойчивости к Bs1, Bs2 или Bs3 (для бактериального пятна). AvrBs3 является представителем большого семейства эффекторных белков TAL III типа у *Xanthomonas spp.* Впоследствии было установлено, что этот эффектор перемещается в ядро растительной клетки, где он влияет на экспрессию генов путем связывания с растительными промоторами. Определен «код», регулирующий распознавание промотора большинством эффекторов этого семейства. Знание этого кода открывает большой потенциал для биотехнологии, например путем конструирования промоторов с боксами для эффекторов TAL, чтобы управлять экспрессией генов устойчивости, или путем создания специально разработанных специфичностей связывания ДНК.

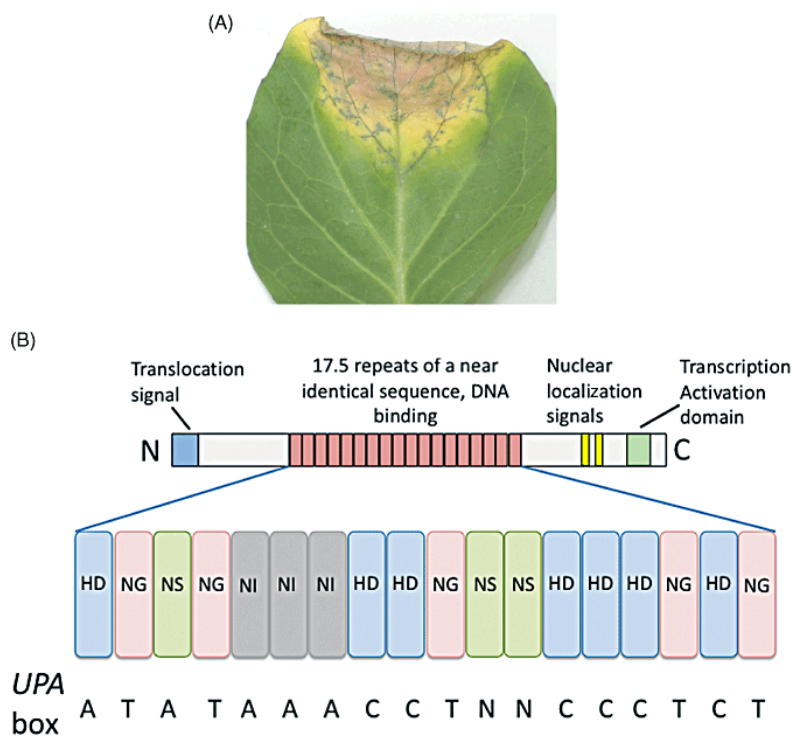


Рисунок 6

(А) Симптомы болезни черной гнили на капусте, вызванной *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, демонстрирующий характерное почернение жилок листа. (В) Доменная архитектура эффектора AvrBs3, показывающая вариации в положениях 12 и 13 в повторах и нуклеотидах, распознаваемых в консенсусном UPA-боксе.

Работа над *Xcc* привела к идентификации генов, участвующих в биосинтезе ксантана, и кластера генов *rpf*, который контролирует синтез внеклеточных ферментов и ксантана и способствует вирулентности. Исследования функции продуктов гена *Rpf* привели к открытию сигнальной системы клетка-клетка, опосредованной DSF, которая впоследствии была идентифицирована как цис-ненасыщенная жирная кислота. Гены *rpf*, участвующие в синтезе и восприятии DSF, консервативны у всех ксантомонад, включая *Xylella fastidiosa* и *Stenotrophomonas spp.*, некоторые штаммы которых являются внутрибольничными патогенами человека. Более того, передача сигналов DSF контролирует вирулентность у некоторых, но не у всех, из этих бактерий, хотя точная роль различна для разных организмов. *RpfG*, регуляторный белок, участвующий в передаче сигнала DSF, содержит домен гистидин-аспарагиновая кислота-глицин-тирозин-пролин (HD-GYP). Исследования *Xcc* были первыми, в которых была установлена регуляторная функция регулятора домена HD-GYP и его ферментативная активность в качестве фосфодиэстеразы, разрушающей вторичный мессенджер циклический дигуанозинмонофосфат (diGMP). Эти наблюдения внесли вклад в понимание передачи сигналов циклического diGMP у многих организмов, поскольку домен HD-GYP широко сохраняется у бактерий, включая патогены растений, животных и человека.

6. *Xanthomonas axonopodis*

Xanthomonas axonopodis pv. *manihotis*

Род *Xanthomonas* в настоящее время состоит из 20 видов, включая *X. axonopodis*. Внутри *X. axonopodis* были определены шесть различных геномных групп, при этом многие

патогены вызывают экономически важные заболевания на различных растениях-хозяевах, имеющих агрономическое значение.

Маниока (*Manihot esculenta*) является основным продуктом питания почти 600 миллионов человек в тропических регионах мира. *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis* (*Xam*) является возбудителем СВВ, основного заболевания, эндемичного в тропических и субтропических регионах. Это заболевание листьев и сосудов серьезно влияет на производство маниоки во всем мире. Потери от 12% до 100% влияют как на урожай, так и на посадочный материал. За последние годы в различных регионах Африки и Азии зарегистрированы значительные рецидивы заболевания. *Xam* вызывает широкий спектр симптомов, включая угловые поражения листьев, упадок, увядание, экссудаты стеблей и язвы стеблей. Устойчивость хозяев по-прежнему остается наиболее эффективным способом борьбы с этим заболеванием. Тем не менее, селекционная стратегия для борьбы с заболеванием СВВ не разрабатывается. На данный момент идентифицировано только два гена устойчивости к СВВ маниоки. Защитные реакции растений на *Xam* хорошо изучены. Геномные инструменты для маниоки, такие как база данных большой экспрессируемой последовательности тегов (EST) и микроматрица маниоки, были разработаны и использованы для исследований экспрессии *Xam* – растения.

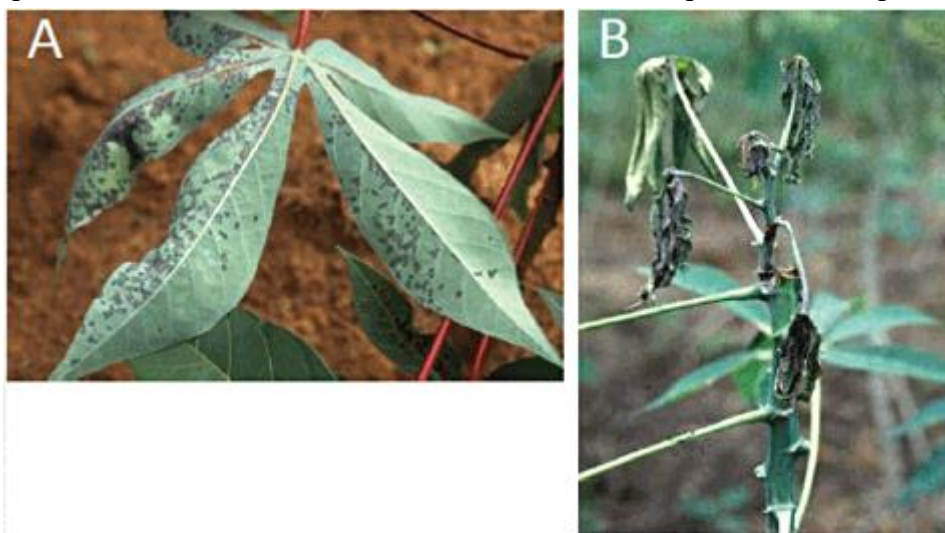


Рисунок 7

Симптомы бактериального ожога, вызванного *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*: (А) угловатые пятна на листьях; (В) увядание листьев.

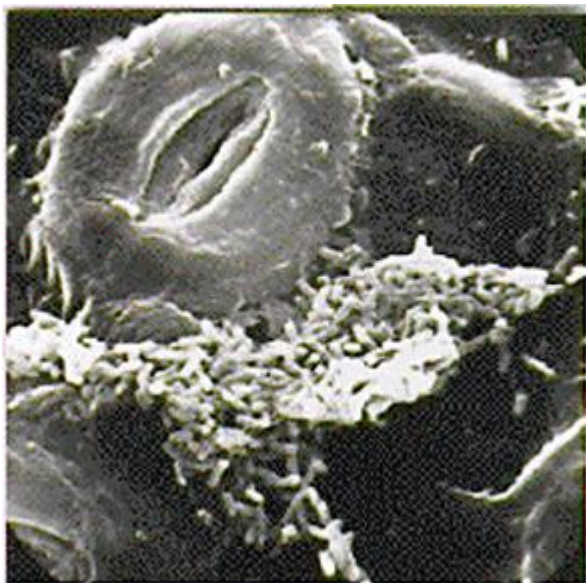


Рисунок 8

Сканирующая электронная микроскопия, показывающая большое количество бактерий возле устьиц.

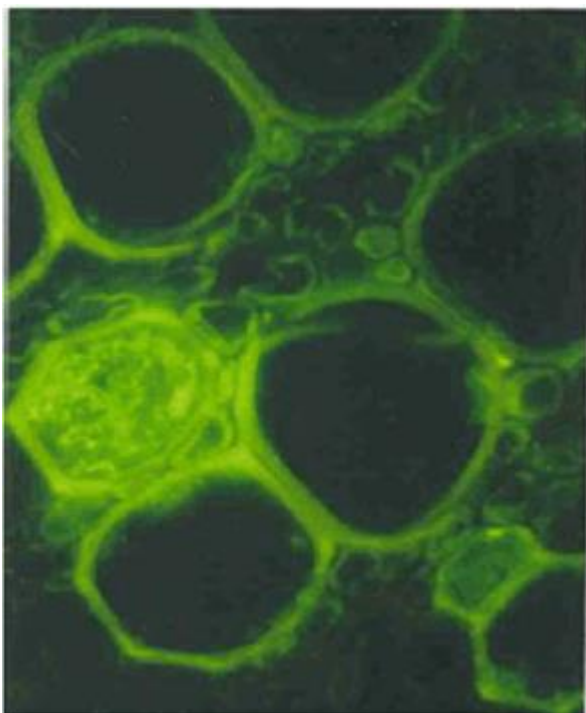


Рисунок 9

Xanthomonas axonopodis pv. *manihotis* в сосудах ксилемы.

Патогенность *Xam* частично зависит от системы секреции III типа, которая перемещает эффекторы в клетки растений. Сильный эффект патогенности *Xam* был продемонстрирован для небольшого числа эффекторов, включая эффектор, подобный активатору транскрипции. О различных патотипах *Xam* сообщалось в разных странах Африки и Южной Америки, а исследования с использованием методов ДНК-дактилоскопии показали, что популяции *Xam* патогенов изменчивы как вне, так и в Африке, Южной Америке и Азии. В Колумбии было показано существование географической дифференциации штаммов *Xam* в разных экзонах. Обмен загрязненными материалами маниоки способствовал миграции штаммов и, следовательно, повлиял на генетическую структуру популяций *Xam*. Изменения климата также могут влиять на генетическое разнообразие и популяционную структуру *Xam*.

Xam считается карантинным организмом во всех странах, где выращивают маниоку. Для быстрой идентификации штаммов *Xam* была использована простая и быстрая процедура, и ее легко применить для сертификации растительных материалов.

Недавно секвенирование генома *Xam* (колумбийский штамм CIO151) было завершено в Universidad de los Andes (Богота, Колумбия), а аннотация находится в стадии разработки французским консорциумом *Xanthomonas*. Доступ к этому и последующим геномам *Xam* должен открыть новые возможности для сравнительной и функциональной геномики *Xam* и ускорить разработку новых методов молекулярного типирования, полезных для эпидемиологических и филогенетических исследований *Xam*, а также диагностических праймеров. Еще многое предстоит сделать для улучшения наших возможностей по борьбе с этим экономически важным заболеванием растений.

7. *Erwinia amylovora*

Erwinia amylovora вызывает бактериальный ожог яблок, груш, айвы, ежевики, малины и многих диких и культурных розоцветных декоративных растений. Болезнь развивается спорадически, но иногда она очень разрушительна, особенно для молодых фруктовых деревьев, которые могут быть сразу же убиты инфекциями, опоясывающими ствол или подвой. Возбудитель широко распространен в регионах с умеренным климатом, где процветают розоцветные растения. Первоначально он был описан как *Micrococcus amylovorus*, а затем *Bacillus amylovorus* из-за ошибочного предположения, что он разрушает крахмал. Он грамотрицательный, палочковидный, подвижный с перитрихозными жгутиками. Его переименовали в *Erwinia amylovora* в начале 1900-х гг. и остается типовым видом рода. Близкородственные бактерии, которые вызывают симптомы, напоминающие бактериальный ожог, в частности, но не исключительно, у груш, были описаны как новые виды, например *E. pyrifoliae* и *E. piriflorinigrans*.

Erwinia amylovora имеет большое историческое значение для фитобактериологов, поскольку это была первая бактерия, явно продемонстрировавшая, что вызывает заболевание у растений вскоре после новаторской работы Пастера и Коха о бактериальных патогенах человека и животных в конце 1800-х годов. Таким образом, *E. amylovora* справедливо называют «ведущей фитопатогенной бактерией».

Симптомы бактериального ожога впервые были зарегистрированы в садах недалеко от Нью-Йорка. Оттуда патоген распространился на запад и по континентам, особенно в 20 веке. Хотя *E. amylovora* в настоящее время широко распространена, строгие карантинные правила, запрещающие перемещение материалов розоцветных растений, по сути, по-прежнему направлены на предотвращение проникновения *E. amylovora* в районы свободные или потенциально свободные от патогена.

Борьба с бактериальным ожогом основана на санитарии, культурных традициях и использовании ограниченного числа бактерицидов и средств биологической борьбы, главным образом для борьбы с фитотрофом. Анализ материалов, проверенных на предмет контроля в последние годы на востоке США, привел к выводу, что, несмотря на более чем двухвековые знания и «огромные исследовательские усилия, эффективный контроль остается недостижимой целью». Кроме того, стрептомицин, который был введен более 50 лет назад, остается наиболее эффективным контрольным материалом в тех областях, где чувствительные штаммы *E. amylovora* присутствуют. Однако во многих регионах преобладают устойчивые штаммы, или правила, запрещающие использование антибиотиков в растениеводстве, исключают использование стрептомицина. Развитие генетической устойчивости, особенно у подвоев и привоев яблони, дает надежду на будущее.

Интересно, что геном *E. amylovora* является одним из самых маленьких из секвенированных патогенных бактерий растений - всего 3,89 МБ. Его небольшой размер согласуется с отсутствием в нем инструментов для разрушения растительных клеток, которые являются общими для большинства других фитопатогенных бактерий, например, ферментов, разрушающих клеточную стенку, и низкомолекулярных токсинов. Его наиболее важные патологические инструменты, по-видимому, являются компонентами острова патогенности *hrp* и экзополисахаридов амиловоран и леван. Секретируемые белки III типа DspA/E и HrpN необходимы для патогенности, тогда как примерно 20 дополнительных белков, которые секретируют или регулируют экспрессию белков Hrp, также играют роль. Амиловоран и леван участвуют в формировании биопленок и патогенности. Недавно стали доступны геномы нескольких штаммов и видов, тесно связанных с *E. amylovora*. Биоинформатические сравнения, несомненно, откроют дополнительные генетические основания для вирулентности возбудителя бактериального ожога.

Развивающиеся плоды на Рис.10 проявляют серо-зеленую пропитку водой, типичную для бактериального ожога, который предшествует некрозу, что проявляется на мертвых цветках в нижнем левом и верхнем правом углу рисунка. Следует отметить несколько капель слизи, выделяющейся из зараженных цветов и плодов, которые содержат миллиарды клеток в матрице полисахаридов и сока растений. Заражение гроздей цветков часто приводит к огромным потерям для производителей семечковых фруктов.



Рисунок 10

Яблоневоый цвет, пораженный *Erwinia amylovora*.

На Рис.11 два внешних круга изображают гены *E. amylovora* на прямой (самой внешней) и комплементарной цепях хромосомной ДНК, соответственно. Гены, выделенные синим цветом, предсказали наличие ортологов у *E. coli* K12, тогда как гены красного цвета - нет. Оранжевые, желтые и пурпурные локусы - это гены РНК. Внутренние круги изображают предсказанные ортологические гены родственных организмов. Фиолетовый и красный указывают на гены энтеробактериальных патогенов растений, оранжевый *Yersinia*, черный *E. coli*, желтый *Shigella*, зеленый *Salmonella*, темно-синий энтеробактериальные эндосимбионты

(например, *Sodalis glossinidius*) и голубой *Pseudomonas syringae*. Отсутствие определенного цвета указывает на отсутствие ортолога. Самый внутренний круг представляет координаты генома. Две плазмиды на хромосомной диаграмме имеют ту же цветовую схему, что и два внешних круга хромосомного генома.

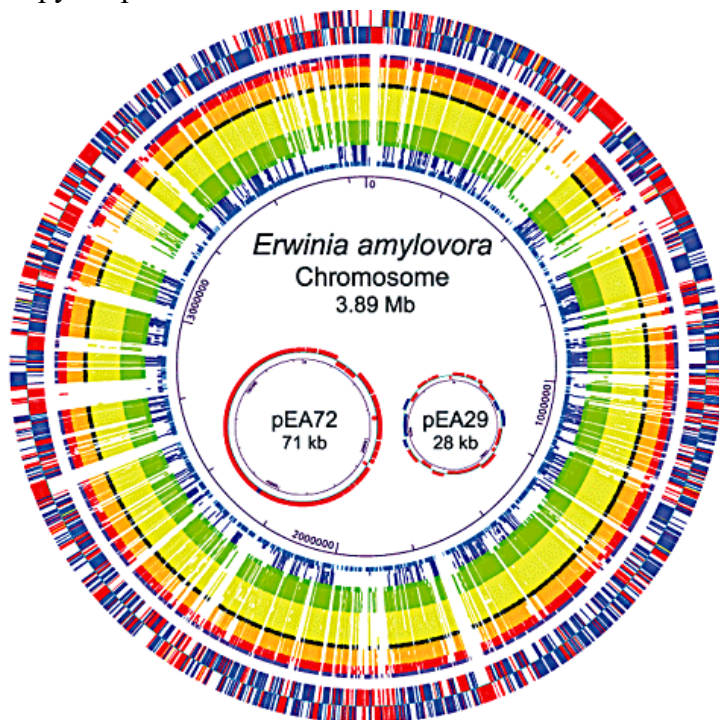


Рисунок 11

Круговое представление генома штамма *Erwinia amylovora* ATCC 49946 (Ea273) и сравнение с родственными геномами.

8. *Xylella fastidiosa*

Xylella fastidiosa (*Xanthomonadales*, *Xanthomonadaceae*) является граммотрицательной, нефлагеллатной, ограниченной ксилемой и питательной патогенной бактерией, связанной с несколькими важными болезнями растений, включая болезнь Пирса виноградной лозы (PD), пестрый хлороз цитрусовых (CVC) и болезнь ожога листьев миндаля (ALSD). Вяз, дуб, олеандр, клен, платан, кофе, персик, шелковица, слива, барвинок, груша и пекан также являются другими видами-хозяевами бактерии. В этом роде есть только один вид, но разные штаммы хорошо охарактеризованы как патотипы, о перекрестных инфекциях между разными хозяевами и штаммами сообщалось, но без развития симптомов болезни.

Xylella fastidiosa была первым фитопатогеном, геном которого был полностью секвенирован. Размер генома изменяется от 2475 до 2731 т.п.н. между штаммами и состоит из кольцевой хромосомы и плазмид. В дополнение к патотипу 9a5C (CVC), в настоящее время полностью секвенированы Temecula-1 (PD) и другие (включая Dixon, Ann1, M12, M23 и GB514). Полногеномный анализ среди штаммов выявил гены, уникальные для каждого штамма (60 у 9a5c, 54 у Dixon, 83 у Ann1 и девять у Temecula-1). Инделы и гены, специфичные для штаммов, являются основным источником вариаций среди штаммов. Геном штамма болезни Пирса Temecula-1 представляет собой наследственный геном *X. fastidiosa*. За последние 10 лет растущее количество публикаций, связанных с геномной информацией, значительно расширило наши знания о бактерии и ее патосистемах.

Xylella fastidiosa не несет системы секреции III типа, и поэтому предполагается, что этот патоген не перемещает эффекторы в растительные клетки для индукции ответа хозяина. Эта гипотеза подтверждается тем фактом, что в сосудах ксилемы есть только клетчатка и мертвые клетки, и возбудитель заносится в эту ткань своим переносчиком - цикадкой-стрелком. Однако у *X. fastidiosa* есть активные системы секреции I типа и II типа, которые могут быть связаны с насосом оттока и секрецией гидролитических ферментов, соответственно, позволяя бактериям перемещаться в боковом направлении через мембраны и переваривать стенки клеток растений.

Развитие симптомов заболеваний, вызванных *X. fastidiosa*, строго связано со способностью бактерии распространяться, колонизировать и блокировать сосуды ксилемы. Колонии растут в биопленках, которые могут закупоривать сосуды ксилемы и уменьшать транспорт воды и питательных веществ. Различная вирулентность, проявляемая штаммами *X. fastidiosa*, часто связана с различиями в их способности распространяться, колонизировать и блокировать сосуды ксилемы. Пили I типа и IV типа участвуют в twitching-подвижности и миграции, а также в прикреплении и образовании биопленки, соответственно. Биопленки важны для этого патогена, чтобы выжить в средах с высокой турбулентностью, перепадом давления и плохой доступностью питательных веществ, таких как сосуды ксилемы и кишечник насекомых.



Рисунок 12

Симптомы пестрого хлороза цитрусовых на листьях и растениях сладкого апельсина.

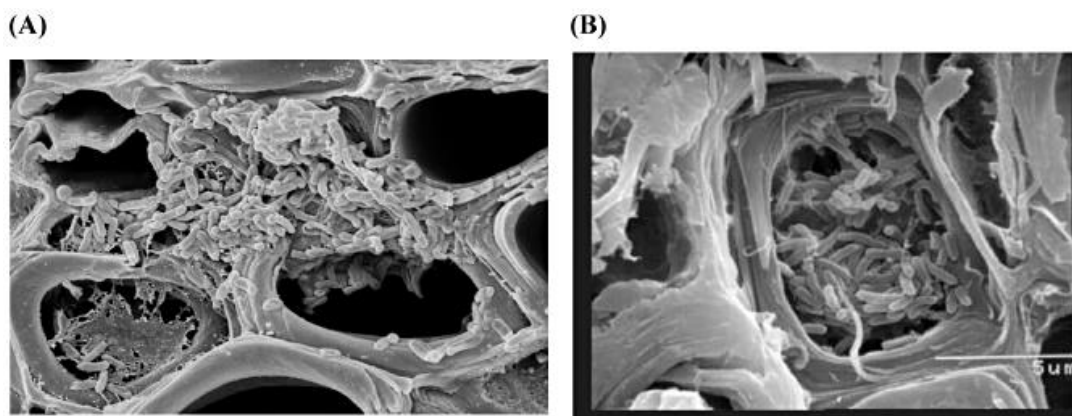


Рисунок 13

(А, В) Биопленка *Xylella fastidiosa*, блокирующая сосуды ксилемы дерева сладкого апельсина.

9. *Dickeya (Dadantii u Solani)*

В 1995 году *Erwinia chrysanthemi* была переведена в новый род *Dickeya* и разделена на шесть видов: *D. dianthicola*, *D. dadantii*, *D. zeaе*, *D. chrysanthemi*, *D. paradisiaca* и *D. dieffenbachiae*. С тех пор стало ясно, что некоторые штаммы не относятся ни к одному из этих видов и могут составлять новые виды, например, *D. solani*. Все виды *Dickeya* вызывают экономически важные заболевания у различных растений-хозяев во всем мире, включая 10 семейств однодольных и 16 двудольных. Однако *D. dadantii* и *D. solani* были выбраны здесь по двум очень разным причинам.

Dickeya dadantii вызывает болезни в основном в тропических и субтропических средах и имеет широкий спектр хозяев, включая сенполию и картофель. Причиной его включения является то, что *D. dadantii* штамм 3937 (DDA 3937) был выбранным штаммом *Dickeya* для молекулярных исследований на протяжении более 25 лет. Эти исследования сыграли важную роль в нашем понимании патогенеза бактериальных растений, включая роль катаболизма экзоферментов и сахара, транспорта, секреции и регуляции железа, дополняя исследования, связанные с другими «мягкими гнилями» (включая *Pectobacterium carotovorum* и *P. atrosepticum*). Другие недавние области исследований включают защиту растений и реакцию патогенов на защиту, патогенез у гороховой тли, а также взаимодействие между фитопатогенами и человеческими патогенами на растениях. Доступность последовательности генома для *Dda* 3937, аннотированной международным консорциумом, в сочетании с подходами к функциональной геномике и системной биологии, расширяет наши знания об этом и родственных патогенах.

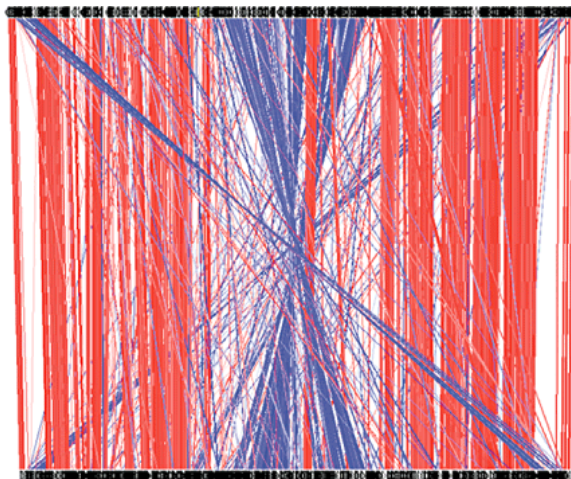


Рисунок 14

Снимок экрана Artemis, показывающий взаимный анализ наилучшего совпадения кодирующих последовательностей (CDS) между *Pectobacterium atrosepticum* (вверху) и *Dickeya dadantii* 3937 (внизу). Цветными линиями обозначены ортологи; красный, такая же ориентация; синий, противоположная ориентация.

Название «*D. solani*» еще не принято официально. Однако внезапный рост популярности этого вида в производстве европейского картофеля сделал его достойным включения. Впервые этот «вид» был обнаружен на картофеле примерно в 2005 году, возможно, переданный хозяину с декоративного растения, и с тех пор распространился на многие

картофелеводческие регионы в Европе и за ее пределами. Более того, в некоторых регионах он, по-видимому, вытеснил существующие патогены «мягкой гнили», возможно, в результате своей повышенной агрессивности и/или способа заражения. В 2010 году Шотландия стала первой страной, принявшей законодательство в попытке защитить свою семеноводческую промышленность от этого патогена; стратегия, которая до сих пор была успешной. «*D. solani*» вызывает болезнь в диапазоне температур, соответствующих текущему европейскому климату, но также показывает повышенную агрессивность в более теплых условиях, вызывая опасения, что изменение климата может привести к увеличению проблем заболевания в будущем. О биологии *D. solani* известно немного, но ученые (в том числе изучающие *Dda* 3937) работают вместе, чтобы лучше понять биологию этого патогена и способы борьбы с ним.



Рисунок 15

Гниль клубней картофеля, вызванная *Dickeya solani*.

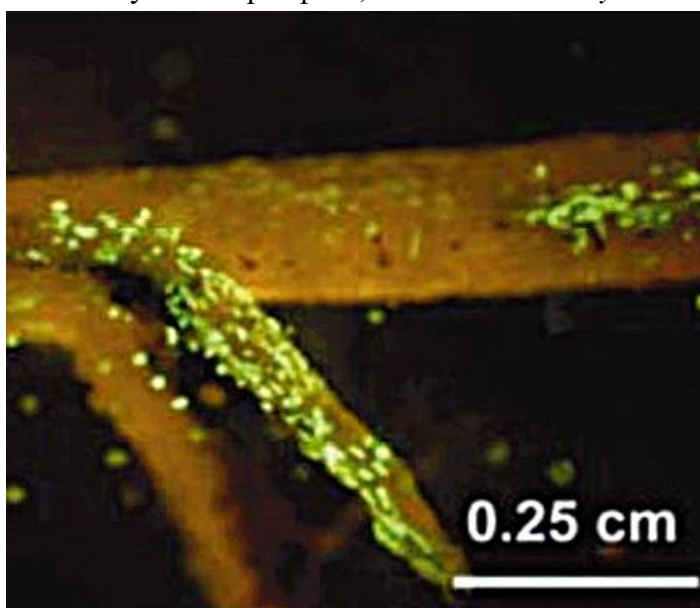


Рисунок 16

Dickeya solani, экспрессирующий зеленый флуоресцентный белок (GFP) на корнях картофеля.

10. *Pectobacterium carotovorum* (и *P. atrosepticum*)

Pectobacterium carotovorum (*Pcc*) и *Pectobacterium atrosepticum* (*Pca*) первоначально были классифицированы как *Erwinia carotovora*, подвид *carotovora* и подвид *atroseptica*, соответственно. Эти виды (или подвиды) входили в группу эрвиний с мягкой гнилью и

таксономически близки к *Erwinia chrysanthemi* (недавно классифицированы как несколько видов *Dickeya*).

Pectobacterium carotovorum географически широко распространен, тогда как *Pca* в основном ограничен более прохладным климатом. *Pcc* является этиологическим агентом болезней мягкой гнили некоторых сельскохозяйственных культур, и *Pca* имеет особое значение в коммерчески важной болезни черной ножки картофеля в регионах с умеренным климатом. Эти пектобактерии мягкой гнили были важными «модельными» патогенами на заре генетического анализа фитопатогенеза. Их таксономическое родство с *E. coli* (семейство *Enterobacteriaceae*) позволило легко перенести или разработать многие генетические инструменты из *E. coli*, чтобы сделать возможным молекулярный анализ вирулентности. Эта генетическая податливость лежала в основе первых исследований структуры и роли вирулентности ферментов, разрушающих клеточную стенку растений (PCWDE); особенно разные пектиназы, целлюлазы и протеазы. Центральный катаболический путь деградации и ассимиляции пектина растений патогеном был тщательно изучен. Более того, анализ роли PCWDEs в вирулентности привел к открытию систем секреции ферментов (секреторные пути I типа и II типа) и фундаментальному пониманию того, что белковые системы секреции действуют посредством общих механизмов в молекулярном патогенезе патогенов растений и животных. Это признание общих тем, связанных с патогенами растений и животных, сейчас широко распространено.



Рисунок 17

Болезнь черной ножки картофеля, вызванная *Pectobacterium atrosepticum*. Видны внешне здоровые материнские клубни, но также заметна гниль стебля.



Рисунок 18

Идентификация мутантов *Pectobacterium*, с пониженной вирулентностью растений картофеля (тесты на прививку стеблей). Слева, дикий тип; другие - пониженная вирулентность.

Помимо роли синтеза и секреции PCWDE в вирулентности, анализ механизмов регуляции PCWDE в *Pcc* выявил феномен «кворум-зондирования», посредством которого патоген контролирует выработку детерминант вирулентности во взаимодействии с плотностью популяции бактериальных клеток. Решающее значение патогенеза пектобактерий, воспринимающего кворум, было подтверждено исследованиями на генно-инженерных растениях. Зависящий от плотности контроль факторов вирулентности, модулируемый свободно диффундирующими межклеточными сигнальными молекулами *N*- ацил гомосерин-лактона, в настоящее время является хорошо установленным признаком различных патогенов растений и животных. Кроме того, *Pcc* была одной из первых бактерий, которые, как было показано, продуцируют 1-карбапен-2-ем-3-карбоновую кислоту, член класса карбапенемов бета-лактамных антибиотиков, и производство этого антибиотика ко-регуруется с факторами вирулентности PCWDE через кворум-сенсинг (чувство кворума). Транскриптомными исследованиями *in planta* было показано, что кворум играет существенную роль при заражении растений в контроле нескольких сотен генов, кодирующих различные продукты, влияющие на физиологии патогенеза растений. Эти гены кодируют такие особенности, как множественные пути секреции белков (включая механизмы II, III, IV и VI типов), выработку вторичных метаболитов и интересный набор белков с неизвестной функцией. Исследования регуляции PCWDE также продемонстрировали ключевую роль в посттранскрипционном контроле экспрессии генов с помощью системы RsmAB, другой регуляторной системы, которая, как было показано, встречается в других патогенах растений и животных.

Pectobacterium atrosepticum была первым энтеробактериальным фитопатогеном, который был геномно секвенирован, и в то время это выявило различные неожиданные предсказанные черты патогена, включая наличие секреторных машин IV типа и VI типа, выработку новых токсинов вторичных метаболитов и способность фиксировать азот. Кроме того, последовательность генома выявила увлекательные эволюционные отношения между этим энтеробактериальным патогеном растений и таксономически родственными патогенами животных. В частности, было показано, что *Pca* несут серию геномных островков, некоторые из которых являются очевидными локусами вирулентности, и генов экологической адаптации, приобретенных путем горизонтального переноса. Геномная информация теперь доступна

для штаммов *Pcc* и других «бывших видов *Erwinia*», которые теперь переклассифицированы в род *Dickeya*.

Экологические исследования *Pcc* (и *Pca*) были классически феноменологическими. Однако недавние исследования показали важную роль специфических белков в возможном экологическом распространении *Pcc* насекомыми-переносчиками, такими как *Drosophila*. Интересно, что муха также выигрывает от этого взаимодействия с фитопатогеном за счет стимуляции врожденной иммунной системы насекомых.

Наконец, помимо их воздействия на сельское хозяйство, мы не должны игнорировать давнее трансляционное значение *Pectobacterium* spp. Например, периплазматическая L-аспарагиназа из *Pcc* клинически используется при лечении острых лимфоцитарных лейкозов, и, исторически, некоторые родственные рекомбинантные виды *Erwinia* рассматривались как возможные инструменты для биотехнологического производства витамина C.

Vocabulary

1	адаптировать	adapt
2	анализ	analysis
3	безобидный	innocuous
4	безопасный	safe
5	безусловно	absolutely
6	несомненно	no doubt
7	благоприятные условия	favorable conditions
8	блестящий	brilliant
9	близко к моей специальности	close to my area
10	более того, ...	moreover, ...
11	болезнь	disease
12	больше всего ...	most of all, ...
13	быть вызванным	result from / be due / be cause to
14	быть под влиянием ч-л	be affected by
15	в дальнейшем	further
16	в данный момент, ...	at the moment, ...
17	в заключение, ...	in conclusion,...
18	в конце концов, ...	after all, ...
19	в любом случае, ...	in any case, ... / anyway, ... / either way, ...
20	в общем, ...	all in all, ...
21	в первую очередь, ...	in the first place, ...
22	в результате ...	as a result of ...
23	важно отметить, что ...	it is important to note that ...
24	важно помнить, что ...	it is important to remember that ...
25	важность	importance
26	важный	significant
27	важным является то, что ...	an important point is that ...
28	вдаваться в подробности	go indetails
29	великолепный	excellent
30	вероятность	probability
31	весьма / довольно	quite
32	взаимосвязь	relationship
33	видимый	apparent
34	вклад	contribute
35	включать	include
36	влияние	impact / effect / influence
37	вместо того, чтобы ...	Instead of ...
38	внедрять	adopt
39	внешний	external
40	внимание / отношение	regard
41	внутренний	internal
42	внутримолекулярный	intramolecular
43	вовлечен	involved
44	возможно	perhaps
45	возможно	be likely
46	возникнуть	appear
47	возобновлять	proceed
48	вообще-то, ...	actually, ...
49	во-первых, ...	firstly, ...
50	восстанавливать	recover

51	восстановление	resurgence
52	вредный	harmful
53	время от времени, ...	from time to time, ...
54	вспышка	outbreak
55	вставить	insert
56	вставка	insertion
57	выбор	select / option / choice
58	вывод	conclusion
59	выводить (выводы)	draw
60	выдвигать	put forward
61	выдвигать	advance
62	выжить	survive
63	вызывать	cause
64	выполнимый	feasible
65	выполнить	complete
66	выполнять	perform
67	выражать	express
68	выше (какого-то значения)	above
69	гибкий	flexible
70	главный	major
71	годовой	annual
72	градус	degree
73	график	graph
74	данные	finding
75	данные	evidence
76	данные	data
77	двойственный	dual
78	двунитевой	double-strand
79	действительно, ...	indeed, ...
80	декан	dean
81	делать петлю	loop
82	деление	division
83	делить	divide
84	диапазон	range
85	дикий	wild
86	длительность	duration
87	длительный	long-time
88	для того, чтобы ...	In order to ...
89	довод	argument
90	дозозависимый	dose-dependent
91	доказывать	proof
92	долгосрочный	long-time
93	должен признать, ...	I must admit, ...
94	дополнительный	supplementary
95	дополнительный	manor
96	дополнительный	additional
97	допускать	assume
98	достаточно	sufficient
99	достаточно	enough
100	достигать	reach
101	достигнуто	achieved

102	достижние	achievement
103	достоверный	valide
104	доступ	access
105	доступный	available
106	другими словами, ...	in other words, ...
107	дублирование	duplication
108	жидкость	fluid
109	зависимость	dependence
110	зависить от...	depend on
111	закономерность	regularity
112	заменить	replace
113	заметить	notice
114	запись	recording
115	запутанный	sophistication
116	затраты	expenses
117	затраты	costs
118	защита	defence
119	заявка	application
120	значение	value
121	значимость	significance
122	значительный	considerable
123	зрелый	mature
124	избегать	avoid
125	избыток	excess
126	извлечь	extract
127	измерение	measure
128	измерять	measure
129	изобретать	invent
130	имеет смысл ...	it makes sense (to) ...
131	иметь в виду	take in a count
132	индуцировать	induce
133	интерпретировать	interpret
134	информировать	inform
135	искажение	distortion
136	исключать	exclude
137	использовать	apply
138	испытывать	test
139	испытывать	expiience
140	искусственный	manmade
141	исследование	research/invastigashion
142	источник	original
143	к сожалению, ...	unfortunately, ...
144	к счастью ...	luckily, ... / fortunately, ...
145	к тому же, ...	in addition, ...
146	кажется, (что) ...	it seems that ...
147	качественный	qualitative
148	кодировать	encode
149	количественный	quantitative
150	компонент	compound
151	короче, ... / короче говоря, ...	in short, ... / in a nutshell, ...
152	краткий	brief

153	кроме того, ...	besides, ...
154	лежащий в основе	underlying
155	лечение	treatment
156	луковица	bulb
157	матрица	array
158	между прочим, ... / кстати, ...	by the way, ...
159	метод	technique
160	мишень	target
161	мне следовало бы ...	I should ... / I had better ...
162	многочисленный	numerous
163	моделирование	simulate
164	может показаться, что ...	it may seem that ...
165	на самом деле, ...	in fact, ... / Actually, ...
166	назначать	assign
167	накапливать	accumulate
168	наконец, ...	finally, ...
169	наращивать	build up
170	насколько я знаю ...	as far as I know, ...
171	насколько я могу судить,	as far as I can judge, ...
172	наследственность	inheritance
173	настройки	set-up
174	не важно, что ...	it doesn't matter that ...
175	не возможно	be unlikely
176	не удивительно, что ...	It is not surprising that... / It is no great surprise that ...
177	недостаток	lack
178	недостаток	flow
179	недостаток	drawback
180	недостаток	disadvantage
181	недостаток	defect
182	недостаточный	insufficient
183	недостаточный	deficient
184	необходимый	essential
185	непосредственный	indirect
186	неправильный	incorrect
187	несовпадение	mismatch
188	нецелевое	off-target
189	но кроме этого ...	but other than that, ...
190	обертывать	wrap around
191	обеспечивать	provide
192	область	field
193	обнаруживать	detect
194	обобщение	generalization
195	обобщенный	general
196	обрабатывать	process
197	обработка	treat
198	обработка	process
199	обследовать	examine
200	общий	common
201	объединенный	joint
202	объединять	combine

203	объяснять	explain
204	обязательны навыки	hard skills
205	ограничивать	limit
206	однако, ... / Тем не менее, ...	however, ...
207	одним словом, ...	in a word, ...
208	оказалось	it is proved
209	оказалось, что ...	it turned out that ...
210	окружать	surround
211	ослаблять	attenuate
212	описательное исследование	descriptive study
213	описывать	describe
214	определять	identify
215	определять	determine
216	определять	define
217	определять	define
218	опухоль	tumor
219	опыление	pollination
220	ориентир	landmark
221	основа	backbone
222	основной	major
223	особенность / черта	feature
224	особый	specific
225	осуществлять	implement
226	ответ	response
227	отдельный	individual
228	отделять	separate
229	отказать	refuse
230	отклоняться	deviate
231	откровенно говоря, ... / честно говоря, ...	frankly speaking, ... / to tell the truth, ...
232	отличать	distinguish
233	отличать	differ
234	относиться к	relate to
235	отражать	reflect
236	отсутствие	absence
237	оценивать	estimate
238	оценивать	assess
239	очевидный	obvious
240	очевидный	evident
241	очевидный	apparent
242	первичный	primary
243	перекрещиваться	cross over
244	перекрытие	overlap
245	перечислять	list
246	по моему мнению, ...	in my opinion,
247	по правде говоря, ...	to tell the truth, ...
248	по сути дела, ...	as a matter of fact, ...
249	побочный эффект	side effect
250	поведение	behavior
251	поверхность	surface
252	повторять	repeat

253	повышать	raise
254	подавлять	suppress
255	подвергать	expose
256	подготовить	prepare
257	подготовка (специалиста)	training
258	поддерживать связь с	keep in touch with
259	подозревать	suspect
260	подробный	detailed
261	подтверждать	support
262	подтверждать	confirm
263	подход	approach
264	подходящий	suitable
265	позволять	enable
266	показывать	display
267	полагать	think
268	полагать	believe
269	получать	obtain
270	польза	benefit
271	понимание	insight
272	попытка	attempt
273	поражать	invade
274	последовательно	consequently
275	поставить задачу	pose a problem
276	постепенный	gradual
277	потери	losses
278	потомство	offspring
279	почва	soil
280	появление	emrgence
281	практика	practice
282	превышать	exceed
283	предлагать	suggest
284	предоставлять	provide
285	предотвращать	prevent
286	предполагать	suppose
287	предполагаемый	putative
288	предсказывать	predict
289	прежде всего, ...	first of all / above all
290	преимущество	advantage
291	прекратить	cease
292	при заданных уровнях	at set levels
293	приблизительный	approximate
294	прибор	tool
295	прибор	instrument
296	прибор	appliance
297	привлекать	involve
298	приемлемо	acceptable
299	прикладное (исслед.)	applied
300	прикрепление	attachment
301	прикреплять	attach
302	принимать	accept
303	приобретать	acquire

304	приспосабливаться	adapt
305	приспособленность	fitness
306	присутствие	present
307	присутствие	occurrence
308	присущий	inherent
309	проблема	task
310	проблема	problem
311	проблема	objective
312	проблема	aim
313	проверять	test / chek / veryfi
314	проводить	perform
315	проводить	conduct
316	проводить	conduct
317	проводить	carry out
318	проводить	carry out
319	производить	produce
320	проложить	pave
321	промежуточный	intermediate
322	промышленность	industry
323	проникать	penetrate
324	прорыв	rupture
325	пространство	expanse
326	противоречить	contradict
327	проявлять	demonstrate
328	прямой	direct
329	публиковать	publish
330	равновесие	equilibrium
331	равняться	equal
332	разброс	dispersal
333	раздельно	apart
334	размер	dimension
335	разместить	locate
336	разнообразие	diversity
337	разрабатывать	design
338	разрешение	resolution
339	разрозненный	random
340	разрушительный	disruptive
341	рана	wound
342	распознавать	recognize
343	располагать	arrange
344	распространение	spread
345	рассматривать	discuss
346	рассматривать	consider
347	расчет	calculate
348	расшифровать	decipher
349	реагировать	respond to
350	регулировать	adjust
351	редактировать	edit
352	редкий	rare
353	режим	regime
354	резкий	radical

355	рисунок	figure
356	руководить	manage
357	руководить	lead
358	руководить	head
359	руководить	guide
360	ряд	a number of
361	с одной стороны, ... , с другой стороны, ...	on the one hand, ... , on the other hand, ...
362	саженец	seedling
363	само собой понятно, что ...	it is self-evident that ...
364	само собой разумеется, что...	it goes without saying that ...
365	свидетельство	evidence
366	свойства	properties
367	связаны с	linked with
368	связывать	bind
369	связь	bond
370	серьезный	severe
371	сильный	intense
372	складывать	fold
373	скорость	speed
374	скрещивать	interbreed
375	скручивать	coil
376	следствие	outcome
377	следует отметить, что ...	it should be noted that ...
378	сложный	complex
379	служить	serve
380	случайный	accidental
381	смысл	meaning
382	сначала ...	at first, ... / first, ...
383	снижать	reduce
384	снимать показания	take the readings
385	событие	event
386	советую вам ...	I advise you (to) ...
387	совокупный	aggregate
388	соответствовать	correspond
389	соответствующий	corresponding
390	соотношение	ratio
391	сопоставлять	compare
392	сопоставимый	comparable
393	сопровождать	accompany
394	состав	composition
395	составлять	make up
396	составлять / создавать	compose
397	состоять	consist
398	способ	way
399	способность	capacity
400	способность	ability
401	способный	capable
402	способствовать	promote
403	способствовать	facilitate
404	способствовать	contribute

405	среда	medium
406	структура	structure
407	существование	existence
408	существующий	existing
409	сфера	scope
410	схема	schema
411	считать	consider
412	таблица	table
413	так же как и ...	as well as ...
414	также ...	also, ...
415	таким образом	thus
416	тезисные высказывания	bullet points
417	текущий	current
418	тем временем, ...	meanwhile / meantime
419	тем не менее, ... / всё-таки, ... / однако, ...	nevertheless, ...
420	тема	theme
421	теоретическое (исслед.)	basic
422	теория	theory
423	терять	lose
424	тесный	close
425	точно	be sure
426	точный	accurate / exact
427	точный	accurate
428	требования	requirements
429	тревога	alarm
430	тяжелый	severe
431	убирать	remove
432	удаление	remove
433	удаление	remove
434	удаление	eliminate
435	удаление	deletion
436	удивлять	amaze
437	удобный	comfortable
438	удовлетворительный	satisfactory
439	узнать	learn
440	указывать	recognize
441	указывать	indicate
442	указывать на	point out
443	улучшать	improve
444	универсальный	versatile
445	уничтожение	eradication
446	уплотняться	condense
447	упоминать	cite
448	упомянуть	remark
449	упомянуть	mention
450	упорядочить	put into order
451	управлять	regulate
452	управлять	manage
453	управлять	govern
454	управлять	control

455	упрощение	simplification
456	уравнение	equation
457	уровень	level
458	урожай	crop
459	усилие	effort
460	ускорять	speed up
461	ускорять	accelerate
462	условие	condition
463	усложнять	complicate
464	успех	success
465	успех	progress
466	успех	advance
467	установить	establish
468	участие / вовлечение	involvement
469	учитывать	consider
470	фактический	factual
471	фактор	factor
472	фермент	enzyme
473	формула	formula
474	формулировать	form
475	функция	function
476	характеристика	characteristic
477	ход работы	progress
478	хозяин	host
479	хорошо известно, что ...	it is well known that ...
480	хранение	storage
481	хранить	store
482	целенаправленно	purposefully
483	ценный	valuable
484	число	number
485	чистота	purity
486	член	member
487	что касается ...	as for ... / concerning ...
488	чувствительный	sensitive
489	широкий	wide
490	широко	extensively
491	штат	staff
492	это может означать, что ...	it can mean, that ...
493	эффективность	efficiencies
494	эффективный	effective
495	я бы предпочел ...	I would rather ...
496	я бы хотел ...	I would like to ...
497	я думаю, ... / я полагаю, ... / я считаю, ...	I think, ... / I believe, ...
498	явления природы	natural phenomena
499	язва	canker
500	ясный	clear