

## БАКТЕРИАЛЬНЫЙ РАК ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ (*PSEUDOMONAS SYRINGAE* PV. *SYRINGAE*)

В. Ю. ЛАГОНЕНКО

РУП «Институт плодоводства»,  
ул. Ковалёва, 2, аг. Самохваловичи, Минский район, 223013, Беларусь,  
e-mail: lagonenkoval@gmail.com

### АННОТАЦИЯ

Обзорная статья содержит информацию о распространении и основных симптомах бактериального рака – одного из наиболее опасных заболеваний плодовых растений, которое вызывают фитопатогенные бактерии *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*. Приведены данные о цикле развития, факторах вирулентности и способах идентификации патогена, а также информация о мерах контроля заболевания, в том числе с использованием средств химической и биологической защиты растений. Собраны основные сведения об устойчивости сортов и гибридов к бактериальному раку в естественной среде и условиях *in vitro*.

**Ключевые слова:** *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*, Pss, бактериальный рак, бактериоз плодовых растений, идентификация возбудителя бактериального рака, контроль бактериального рака.

### ВВЕДЕНИЕ

Восприимчивость плодовых растений к бактериальному раку, причиной которого являются фитопатогенные бактерии *Pseudomonas syringae* van Hall, определяет необходимость разработки комплекса мероприятий по снижению потерь от заболевания по всему миру [1–6]. Согласно подавляющему числу проанализированных литературных источников, у восприимчивых плодовых растений не обнаружено иммунных к бактериальному раку сортов и гибридов, однако регистрируется разная степень устойчивости, которая может варьировать в зависимости от способа заражения [7–10], плотности бактериальной культуры [11, 12], вирулентности штамма-возбудителя [13, 14], комбинации «растение – год» [15], географического расположения насаждений [16] и пр.

Оптимальным способом борьбы с заболеваниями, вызванными бактериями *P. syringae*, считается использование устойчивых сортов. В настоящее время по всему миру активно проводится анализ существующих сортов и гибридов восприимчивых растений, а также ведутся работы по выведению устойчивых форм [7, 17–21].

Согласно данным, полученным отечественными исследователями (Л. Н. Григорцевич, 1974; Н. А. Коновалова, 1983; М. Г. Мялик, 1983; В. Н. Копица, 1998) во второй половине XX в., в Республике Беларусь заболеваниями, которые вызывают фитопатогенные бактерии *P. syringae*, в наибольшей степени подвержены такие хозяйственно ценные растения, как груша, черешня и вишня [19, 22–24]. В связи с постоянным обновлением сортимента вышеозначенных растений, а также известными ограничениями на выполнение исследований в открытом грунте, становится очевидной целесообразность оценки устойчивости сортов и гибридов плодовых культур к бактериальному раку, в том числе в условиях *in vitro* с применением современных методов.

**Общие сведения о заболевании и возбудителе.** Бактериальный рак плодовых культур представляет собой одно из наиболее вредоносных заболеваний, ежегодно причиняющее ущерб питомникам, садоводческим хозяйствам и приусадебным участкам по всему миру: ограничивает срок жизни деревьев, а также существенно снижает урожайность и качество древесины [1, 25].

Возбудитель заболевания впервые был выделен М. Бейеринком (M. W. Beijerinck) в 1899 г. из больных растений сирени (*Syringa vulgaris* L.) [26]. В 1902 г. патоген был охарактеризован ван Халлом (C. J. J. van Hall) и получил название *Pseudomonas syringae* van Hall [26, 27]. *P. syringae* представляют собой флюоресцирующие грамотрицательные аэробные подвижные палочковидные бактерии с полярными жгутиками, распространение и эпифитотийные свойства которых имеют общемировое значение [1, 26–28].

Проблема бактериального рака привлекает внимание ученых со второй половины прошлого века. Сообщения о заболевании и выделении возбудителя появлялись в США, Великобритании, странах Южной Америки [3–5; 28, 29], а также в странах, граничащих с Беларусью [6, 9, 30, 31]. В Республике Беларусь бактериальный рак и его возбудитель впервые выявлен Л. Н. Григорцевич в 1967 г. в совхозе «Патрики» Брестской области на растениях груши, а впоследствии был обнаружен и на растениях сливы, черешни и яблони [23, 32]. Дальнейшим изучением заболевания, а также характеристикой сортовой устойчивости к бактериальному раку плодовых культур в нашей стране занимались Л. Н. Григорцевич, Н. А. Коновалова, М. Г. Мялик, В. Н. Копица [17–19, 32].

В последние три десятилетия интерес к бактериальному раку возрастает по всему миру. Связано это с интенсификацией плодоводства, увеличением площадей, занятых под молодые сады, и отсутствием эффективных мер контроля заболевания [33–37].

Анализ масштабного поражения вишневых садов, проведенный в Турции (регион Мармара) в 2016–2018 гг., показал уровень распространенности бактериального рака в 58,88 % [37]. В 2012 г. в одном из садов Сербии от бактериального рака в течение одного вегетационного периода погибло более 500 растений черешни [33]. В 2012–2014 гг. в 24 садах Туниса вспышка бактериоза цитрусовых, возбудителем которого были штаммы *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*, привела к серьезным потерям урожая [38, 39]. В центральной Италии в 2006 г. в результате вспышки инфекции на интродуцированных сортах абрикоса Lillycot, Mangocot, Orangecot и Sweetcot погибла треть однолетних насаждений в регионе [40]. С 1999 по 2001 г. в провинциях Эрзурум, Эрзинджан и Артвин в Турции бактериальным раком было поражено почти 80 % абрикосовых деревьев в коммерческих садах и на приусадебных участках [41].

Активно накапливающиеся данные о вредоносности бактерий *P. syringae*, разнообразии вызываемых ими симптомов и увеличение перечня восприимчивых культур привели к появлению условного обозначения – «комплекс бактерий *P. syringae*» (*P. syringae sensu lato*) [42–44]. Вопрос таксономии комплекса, широко обсуждающийся последние 40 лет, до сих пор остается открытым. В настоящее время комплекс включает в себя 15 родственных видов фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas* и более 60 патоваров *P. syringae* (*sensu stricto*) [43, 45, 46]. Разделение на патовары также является предметом дискуссий и определяется, в основном, диапазоном растений-хозяев и симптоматикой.

Из всех представителей комплекса наибольший ущерб мировому плодоводству наносят бактерии *P. syringae* pv. *syringae* (*Pss*), *P. syringae* pv. *morsprunorum* (*Psm*) [13, 47, 48], а также два карантинных объекта – *P. syringae* pv. *actinidiae* и *P. syringae* pv. *persicae* [49, 50]. Среди относительно узкоспециализированных патоваров бактерии *Pss* обладают самым широким кругом растений-хозяев. Известно порядка 180 видов косточковых и семечковых плодовых культур, а также орехоплодных, ягодных, злаковых, овощных и декоративных растений, причиной заболевания и гибели которых являются бактерии *Pss* [5, 26, 35–37, 46, 48, 51–54]. Более того, список растений-хозяев и ареал распространения бактерий *Pss* продолжает пополняться, что свидетельствует о важном эпифитотийном значении данного патогена и актуальности проводимых в настоящее время исследований [55–59].

По данным отечественных исследователей, в Республике Беларусь наибольший вред бактериальный рак наносит таким хозяйственно ценным культурам, как груша, черешня и вишня. Также поражаются растения яблони и сливы [22, 23, 31]. Вспышки раковых заболеваний в Республике Беларусь наблюдали после холодных зим 1995–1996, 1997–1998, 2002–2003 гг. [32, 60].

**Цикл развития возбудителя и симптомы бактериального рака плодовых растений.** Вредоносность бактериального рака плодовых культур может варьировать в зависимости от патогенных свойств его возбудителя, состояния восприимчивых растений и условий окружающей среды.

Так как природным резервуаром бактерий *Pss* являются сорная и дикорастущая растительность, а также дождевая вода и снег [61, 62], распространению первичного инокулюма на возделываемые сельскохозяйственные культуры способствуют ветер, дождливая сырая погода, туман, а также, в незначительной степени, насекомые [63, 64].

Входными воротами для инфекции являются раны, полученные в результате обрезки, сильного ветра, града и пр., и естественные отверстия – устьица, чечевички и листовые рубцы [52].

Развитие бактериального рака плодовых культур, а также распространение патогена происходит согласно циклу, представленному на рис. 1. Являясь сильными эпифитами, бактерии *Pss* способны долгое время бессимптомно колонизировать филлосферу, а после достижения определенной численности и наступления подходящих условий переходить к эндофитному существованию – внедряться в растительную ткань, инициируя затем развитие болезни [53, 65, 66]. Опытным путем доказана отрицательная корреляция между частотой инфицирования бактериями *Pss* и ростом температуры, а также строгая положительная корреляция с повышением влажности. В экспериментах по искусственному заражению цветочных почек манго было показано, что максимальная частота инфицирования (80–93 %) была достигнута при высокой влажности (более 93–100 %) и относительно низкой температуре (15–19 °С). При этом частота инфицирования значительно падала (до 58–75 %) при снижении влажности и повышении температуры [64].

Активное развитие популяций патогена и манифестация заболевания в регионах с умеренным климатом может проходить весной, ранним летом и осенью в условиях низких положительных температур, а также высокой влажности [52]. Значительное влияние погодных условий на развитие бактериального рака было зарегистрировано в 2015–2016 гг., когда феномен Эль-Ниньо послужил причиной резкого повышения численности бактерий *Pss* и масштабного роста вспышек данного заболевания в странах Южной Африки и Южной Америки [67]. Обследования плодовых насаждений по садовым зонам Республики Беларусь, проведенные в 90-х гг. прошлого века, установили, что наиболее благоприятные для развития бактериального рака условия наблюдаются в западной подзоне центральной садовой зоны и в южной садовой зоне [19].

Летом развитие заболевания замедляется, так как снижается плотность бактериальной популяции и повышаются защитные силы растений [52, 60]. Проведенные исследования во время вспышки бактериального рака 2011–2012 гг. в садах черешни в Сербии показали, что в сухую жаркую погоду скорость роста раковых язв заметно снижается и практически исчезает камедетечение, а пораженные участки отделяются от здоровых растущей каллусной тканью [34]. Анализ содержания бактерий *Pss* в инфицированных тканях выявил колебания их численности от  $10^6$ – $10^8$  КОЕ/г в феврале – апреле до  $10^2$  КОЕ/г в июле – августе [53, 68].

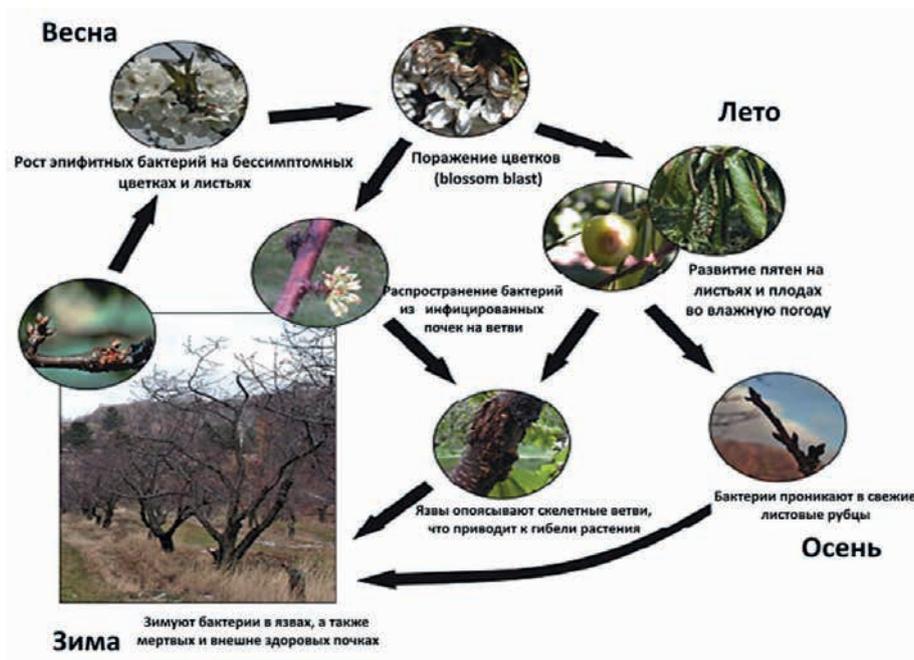


Рис. 1. Цикл развития бактериального рака плодовых растений, вызванного *Pss*\*

\* Перевод автора.

Бактерии *Pss* вызывают заболевания всех надземных органов у восприимчивых культур, а симптомы варьируют в зависимости от пораженной культуры, сорта, фенологии и состояния растения, погодных условий и фитопатогенных свойств штамма, в связи с чем название «бактериальный рак» (*bacterial canker sensu lato* [9]) является обобщающим и объединяет признаки, указывающие на поражение органов и тканей бактериями *Pss* [66]. Данные признаки могут встречаться в литературе как синонимичные бактериальному раку названия.

Принято считать, что наибольшую вредоносность представляют язвенные поражения коры штамба и скелетных ветвей дерева [53, 69], так как развитие язв носит опоясывающий характер и приводит к гибели дерева. Являясь одними из мест зимовки патогена, язвы приводят к уменьшению числа жизнеспособных генеративных и вегетативных почек и постепенному отмиранию скелетных ветвей и побегов. Если к весне зараженная почка не погибает, патоген развивается эпифитно и при достижении оптимальной численности переходит к эндофитной фазе, вызывая пятнистости или увядание цветков и листьев [53].

Широкий спектр симптомов, а также восприимчивых культур обусловлены способностью бактерий *Pss* продуцировать ряд факторов вирулентности, отвечающих за адаптацию и противостояние растительному иммунитету: от физических барьеров, таких как восковой слой и кутикула, до специфических внутриклеточных защитных механизмов, распознающих внедрение патогена.

**Факторы вирулентности бактерий *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*.** К факторам вирулентности, определяющим стратегию взаимодействия бактерий *Pss* с восприимчивыми растениями, относятся токсины, система секреции третьего типа (ССТТ), сидерофоры, белки нуклеации льда, экзополисахариды, экзоферменты, фитогормоны и пр. [52, 70]. Набор факторов вирулентности штаммов *Pss* зависит от конкретной патосистемы [71]. В данном обзоре рассматриваются факторы, которые использовались автором работы для характеристики и диагностики штаммов возбудителя бактериального рака, выделенных на территории Республики Беларусь.

**Порообразующие токсины** бактерий *Pss* – это циклические липодепептиды (цЛДП) малых и больших форм, которые отличаются друг от друга размером молекул, диаметром образующих пор и биологической активностью [72]. Амфифильные молекулы цЛДП (рис. 2, а) встраиваются в цитоплазматическую мембрану растительных клеток, вызывая дисбаланс ионов  $K^+$ ,  $H^+$  и  $Ca^{2+}$ . Последующее снижение pH нарушает электрический потенциал мембраны, что ведет к запуску сигнального каскада, летального для растительной клетки (рис. 2, б) [73]. Эксперименты с нокаутом генов биосинтеза мембранотропных токсинов, а также искусственная инокуляция очищенных препаратов цЛДП показали, что именно они способствуют развитию некроза пораженных растительных тканей [71, 74–76] (рис. 2, в, з).

Подавляющее большинство штаммов *Pss*, выделенных из косточковых и семечковых плодовых культур, а также цитрусовых, орехоплодных, злаковых, бобовых и других растений, продуцируют одну из молекул малых цЛДП – **сирингомицин** [77–80], в связи с чем анализ последовательностей, кодирующих продукцию этого токсина, используется также и для диагностики возбудителя бактериального рака [81, 82].

Биосинтез сирингомицина индуцируют сигнальные молекулы – фенольные гликозиды, содержащиеся в тканях восприимчивых к *Pss* растений [81, 83, 84]. Арбутин – сильный индуктор продукции сирингомицина – составляет 3–5 % по массе от листьев (*Pyrus communis*) [81, 85]. В тканях вишни (*Prunus avium*) найдено три фенольных гликозида, также являющихся сильными индукторами продукции цЛДП; один из них – дигидровогонин-7-глюкозид – составляет 1,1 % по массе флоэмы [81].

В свою очередь, индуцирующая активность фенольных гликозидов повышается за счет молекул сахаров, что приводит к значительному увеличению биосинтеза сирингомицина [77, 81, 86]. В исследованиях N. V. Quigley, Y.-Y. Mo и D. C. Gross для некоторых штаммов *Pss* показано увеличение продукции сирингомицина в 2–5 раз на среде, содержащей арбутин и D-фруктозу; авторы пришли к выводу, что химический состав тканей растений, восприимчивых к бактериям *Pss*, оказывает существенное влияние на инфекционный процесс [85, 87]. В работе F. Santi с соавт. отмечается, что в полевых условиях бактериальный рак вишни встречался чаще у двухлетних (и старше) растений и гораздо реже – у однолетних, что авторы также связали с накоплением в тканях растений фенольных соединений [88].

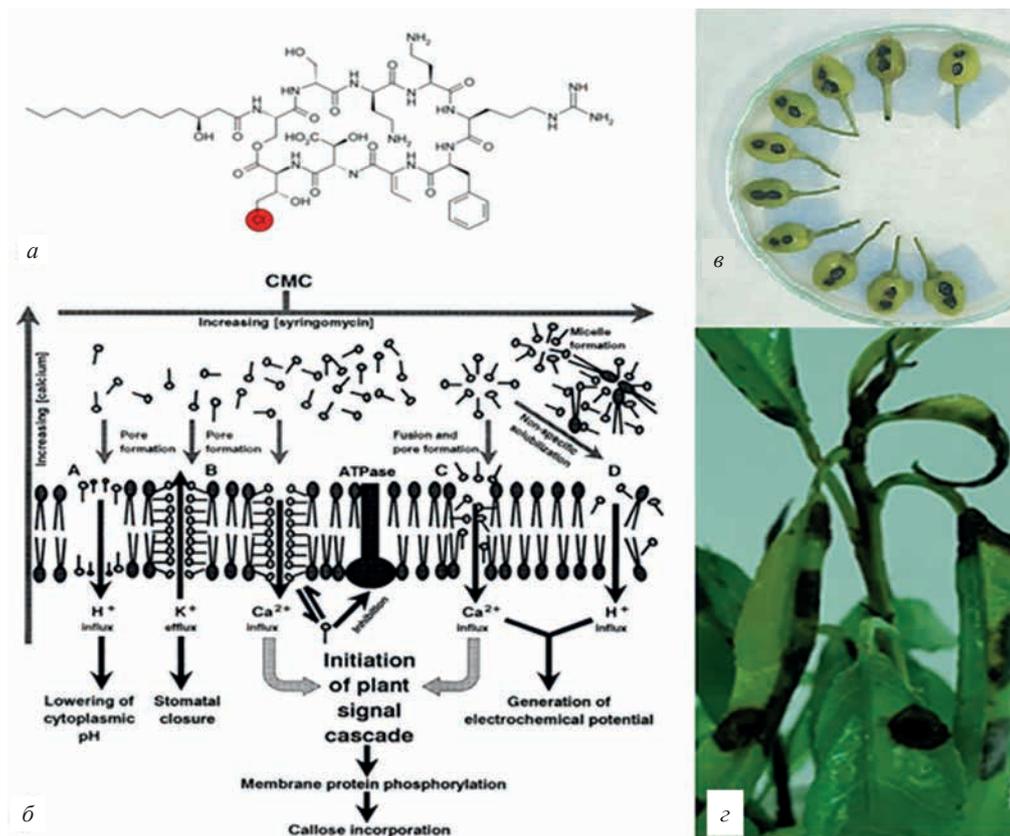


Рис. 2. Модель действия ЛДП при взаимодействии патогена и растительных клеток на примере синрингомицина: а – строение амфифильной молекулы синрингомицина; б – механизм фитотоксического действия синрингомицина; в, г – некроз растительных тканей после искусственной инокуляции синрингомицинпродуцирующих штаммов *Pss*

К накоплению фенольных индукторов синтеза синрингомицина может приводить также нарушение углеродно-азотного баланса вследствие нехватки азотных удобрений и/или поражения нематодами [83, 89]. Показано, что у ослабленных растений язвы и другие некротические поражения развиваются более интенсивно, чем у деревьев без дефицита азота [83]. Проведенные полевые испытания по влиянию медьсодержащих препаратов и NPK-удобрений на развитие бактериального рака показали, что их сочетание значительно снижает тяжесть заболевания у *Prunus domestica*, тогда как только обработка медью не имеет такого эффекта [89].

Значение мембранотропных токсинов в патогенезе *Pss* и их влияние на вирулентность штаммов продемонстрирована неоднократно. По данным В. К. Scholz-Schroeder с соавт., при инокуляции в незрелые плоды вишни мутантные по синтезу синрингомицина штаммы *Pss* теряли 23–35 % вирулентности в сравнении со штаммом дикого типа [74, 90], а в работе М. Kaluzna и Р. Sobiczewski такое снижение достигает 70 % [13].

Сурфактантные свойства цЛДП, обусловленные строением молекул, играют важную роль в распределении питательных веществ при колонизации патогеном растительных тканей и перемещению бактерий *Pss* по апопласту и сосудам ксилемы [39, 81]. Также неизбирательный механизм действия цЛДП обеспечивает бактериям *Pss* конкурентное преимущество перед сопутствующей грибной и бактериальной микробиотой [73, 75, 80, 91–93].

Для некоторых штаммов *Pss* отмечена способность продуцировать не только цЛДП, но и антиметаболические токсины, ингибирующие реакции ассимиляции неорганического азота клетками растений, а также синринголины, подавляющие устьичный иммунитет и блокирующие передачу сигналов стресса; по мнению исследователей, одновременный синтез нескольких токсинов определяет не только диапазон восприимчивых растений, но также альтернативную симптоматику и вирулентность штаммов-возбудителя бактериального рака [65, 74, 81, 94–98].

Согласно исследованиям Y. S. Cody и D. C. Gross, для максимального уровня продукции только синрингомицина бактерии *Pss* нуждаются минимум в 2 мМоль/л ионов  $Fe^{3+}$  [99], поэтому эффективное протекание патогенеза требует поступления в клетки достаточного количества железа. В условиях дефицита данного элемента для его захвата из окружающей среды и перевода в биодоступное состояние возбудитель бактериального рака синтезирует **сидерофоры** – низкомолекулярные хелатирующие пигменты, имеющие высокую константу стабильности ( $10^{25}$ – $10^{32}$  при значениях pH от 7 до 10 [99]), с помощью которых бактерии *Pss* конкурируют за железо с клетками растений и сопутствующей грибной (*Rhizoctonia solani*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Phytophthora megasperma*) и бактериальной (*P. fluorescence*, *Erwinia carotovora*) микробиотой [99–105].

Сидерофоры относят к факторам вирулентности бактерий *Pss*, так как штаммы, не способные к их продукции, отличаются закономерно сниженной агрессивностью, конкурентоспособностью и скоростью генерации бактериальных клеток как в филлосфере, так и внутри растительных тканей [104, 106].

Для штаммов *Pss* описаны два сидерофора – **пиовердин** (устар. флюоресцеин) и **ахромобактин** [107]. Предполагается, что каждый из них используется на разных стадиях развития патогена. По данным A. D. Berti, M. G. Thomas, ахромобактину штаммов *Pss* B728a и *Pss* 22d/93 отводится важная роль в адаптации к эпифитному существованию, так как помимо хелатирования железа, он действует как УФ-хроматофор, предохраняя бактерии от воздействия ультрафиолетового излучения. При этом анализ штамма *Pss* B728a не выявил пиовердинпродуцирующей активности *in situ* [107], однако доказан его синтез после проникновения в апопласт [65, 100, 107–109].

За счет секреции пиовердина продуцирующие его штаммы окрашивают колонии и питательную среду в желто-зеленый цвет; также пиовердин способен флюоресцировать под УФ-светом в диапазоне длины волны 364–410 нм (в зависимости от свободной или связанной с ионами  $Fe^{3+}$  формы), что используется как диагностический признак при идентификации представителей группы флюоресцирующих псевдомонад и, в частности, возбудителя бактериального рака [99, 109–113].

Еще одним свойством, повышающим вредоносность возбудителя бактериального рака, является их способность к **образованию кристаллов льда (INA – Ice nucleation activity)**. За счет этой способности бактерии *Pss* не только играют огромную роль в круговороте воды в природе, формировании облаков и выпадении атмосферных осадков, но и снижают зимостойкость восприимчивых к бактериальному раку растений [114–116]. Расположенные на внешней мембране клеток патогена, **белки-нуклеаторы InaZ** формируют ядра льдообразования (рис. 3), которые кристаллизуют молекулы воды при температурах на 2–8 °C выше, чем это происходит при обычных условиях [95, 114, 117, 118].

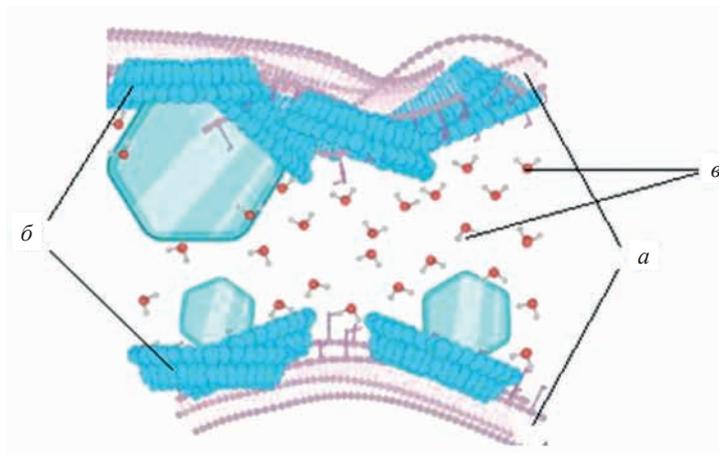


Рис. 3. Схематическое изображение работы белков-нуклеаторов на поверхности клеток *P. Syringae*: *a* – наружная клеточная мембрана, *b* – InaZ белки со сформированными на них кристаллами льда; *в* – молекулы воды

Показано, что количество белков InaZ в культуре клеток *Pss*, зависит от температуры, условий окружающей среды, состава и pH питательной среды, возраста бактериальной культуры и генотипа бактерий [26, 114, 115]. Известно, что чем выше плотность бактериальной популяции на поверхности либо внутри растительных тканей, тем больше шанс, что белки InaZ будут активны даже при 0 °C [26], поэтому присутствие бактерий *Pss* в тканях считается причиной расхождения между актуальными температурами и симптомами повреждения морозом надземных частей плодовых растений [114, 119–121].

По мнению некоторых исследователей, переход штаммов *Pss* от эпифитного существования к эндофитной фазе развития возможен, в том числе и за счет разрушения льдом клеток эпидермиса [118]. В связи с этим увеличение эпифитной популяции бактерий *Pss* во время неустойчивой весенней погоды, часто совпадающей с цветением, приводит к серьезному повреждению почек, бутонов, цветков, молодых листьев и, как следствие, огромным экономическим потерям [15, 95, 114, 120]. По сообщениям К. Gasic с соавт., в 2017 г. в яблоневых садах штата Нью-Йорк (США), наряду с увяданием соцветий при мягких заморозках, были обнаружены симптомы подмерзания. Анализ выделенных из пораженной ткани бактерий *Pss* показал положительный INA-фенотип. Это позволило авторам предположить, что наблюдаемые симптомы обусловлены действием белков InaZ [122]. Трехлетние наблюдения за развитием апикального некроза растений манго, пораженных бактериями *Pss*, показали, что наибольший уровень заболевания наблюдался, когда температура в течение нескольких дней опускалась ниже 0 °C, при этом имелись повреждения, характерные для гораздо более низких температур, чему, как предполагается, также способствовала IN-активность фитопатогена [68].

Исследования показывают, что большинство охарактеризованных штаммов *Pss* обладают фенотипом INA<sup>+</sup> [26, 95, 123], кроме того, данным свойством обладают и другие близкородственные патовары *P. syringae* (*glycinea*, *lacrimans*, *phaseolicola*, *maculicola*, *tomato*, *actinidiae*, *aptata* и пр.) [95]. Для большого числа охарактеризованных штаммов возбудителя бактериального рака показана четкая связь между патогенностью и IN-активностью. В частности, штаммы, у которых был зарегистрирован высокий INA-потенциал, находились в кругу самых агрессивных штаммов с широким диапазоном растений-хозяев [115, 117].

Значительную роль в вирулентности бактерий *Pss* играет **система секреции третьего типа** (ССТТ). За счет данной системы через транспортный канал (*hrp*-пиль) бактерии *Pss* секретируют в апопласт или транслоцируют в цитоплазму клеток растений эффекторные белки. Данные белки обладают сигнальными свойствами и координируют физиологические процессы растения-хозяина [101, 124, 125]. Анализ штаммов *Pss*B728a, *P. s. pv. tomato* DC3000 и *P. s. pv. phaseolicola* 1448A показал присутствие 29, 58 и 28 генов-детерминантов-эффекторов соответственно, при этом только 13 из них являются общим компонентом для всех трех патоваров, а остальные – либо уникальны, либо присутствуют только у двух из них [126]. Согласно литературным данным, набор эффекторов зависит от конкретной патосистемы и определяет специфичность бактериальных штаммов по отношению к определенной культуре [53, 101, 126, 127].

Наличие компонентов ССТТ вызывает развитие реакции гиперчувствительности (РГ) у невосприимчивых к бактериям *Pss* растений. РГ является одной из форм активного иммунитета растений и представляет собой быструю запрограммированную клеточную гибель. Анализ развития или отсутствия РГ на индикаторных растениях (*Nicotiana tabacum*, *Pelargonium zonale*, *Solanum torvum* и пр.) используется на первых этапах диагностики бактериального рака в рамках тестов схемы LOPAT (L – продукция ЭПС левана, O – оксидазная активность, P – мацерация картофеля, A – аргининдигидролазная активность, T – реакция гиперчувствительности при инокуляции в листья табака) для определения патогенности бактериальных штаммов [128].

**Экзополисахариды** (ЭПС) обеспечивают бактериям *Pss* высокую приспособленность к неблагоприятным условиям, в том числе после проникновения внутрь растительных тканей [101]. В настоящее время известно о нескольких видах ЭПС, которые продуцируют бактерии *Pss*. На эпифитной стадии развития бактерий *Pss* альгинат и целлюлоза способствуют адгезии патогена на поверхности растений, образованию биопленок, микроколоний и агрегатов, сохранению необходимого уровня влажности и питательных веществ, увеличивают устойчивость к ультра-

фиолетовому излучению и высоким температурам, пестицидам и тяжелым металлам, в частности меди [129–132]. На эндофитной стадии основная роль принадлежит левану – высокомолекулярному сильноразветвленному полимеру фруктозы [133, 134]. Продукция левана внеклеточным ферментом – левансахаразой – сопровождается высвобождением молекул глюкозы, а его расщепление – молекул фруктозы, которая, как сказано выше, является сильным индуктором синтеза синрингомицина. Согласно исследованиям, основная роль левана заключается в сохранении питательных веществ, поддержании пролиферации и вирулентности бактерий *Pss* [133, 135–137]. С продукцией левана связывают образование водянистых пятен на пораженных тканях растений [101, 138] и формирование экссудата родственными бактериям *Pss* – патогенными псевдомонадами [139].

Проявление слизистого, мукоидного фенотипа бактериями на питательной среде, богатой сахарозой, является признаком продукции левана и используется для определения принадлежности штаммов к группе *P. syringae* в рамках диагностических тестов схемы LOPAT [137].

**Идентификация возбудителя бактериального рака.** Традиционные лабораторные методы диагностики бактериального рака плодовых культур включают выделение из растительной ткани в чистую культуру флюоресцирующих, пигментообразующих бактерий рода *Pseudomonas*. Эталонной средой для выявления этого фенотипа считается полуселективная питательная среда KingB, состав которой индуцирует продукцию пиовердина [113]. Физиолого-биохимическая характеристика выделенных штаммов с помощью серии тестов LOPAT используется для идентификации патогенных *P. syringae* от других видов флюоресцирующих псевдомонад. Тесты GATта (G – разжижение желатина, A – гидролиз аэскулина, T – тирозиназная активность, Та – утилизация тартрата) применяют для дифференциации патоваров (например, *Pss* и *Psm*) [140, 141]. Данный ряд тестов считается достаточно достоверным способом определения принадлежности выделенных бактерий к возбудителю бактериального рака, однако некоторые исследования показывают гетерогенность штаммов *Pss* по этим показателям [39], в связи с чем их проводят не в диагностических целях, а для характеристики фенотипов патогенных штаммов [34, 142, 143].

Выявление возбудителя бактериального рака проводят, анализируя льдообразующую активность (INA) изолятов. Согласно литературным данным, INA<sup>+</sup>-фенотипом обладает подавляющее большинство штаммов *Pss* [95, 143, 144]. Тем не менее исследователи S. S. Hirano и C. D. Uppel, а также S. J. Hall с соавт. отмечают, что способность к продукции льда бактериями, родственными *Pss* (*P. s. pv. savastanoi*, *pv. glycinea*, *pv. atrofaciens*, *pv. actinidiae* и пр.), и некоторыми эпифитными видами (*P. fluorescens*), может повлиять на результат такой диагностики [25, 26, 95, 143–145]. Диагностику бактерий *Pss* целесообразно проводить путем искусственного заражения растений разных видов, так как, по мнению некоторых исследователей, характер взаимоотношений патогена с растением-хозяином позволяет дифференцировать патоварную принадлежность [13, 141].

Некоторые авторы указывают на возможность выявления патоварной принадлежности возбудителя бактериального рака с помощью технологии масс-спектрометрии MALDI-TOF, широко используемой в медицинской практике [38, 146, 147]. По данным M. Oueslati с соавт., анализ MALDI-TOF MS обнаружил высокий уровень достоверности при идентификации бактерий *Pss* и *P. cerasi* [148]. С другой стороны, M. В. Афанасьев, Л. В. Миронова, С. В. Балахонов, M. V. Jagannadham, E. F. Abou-Eladab, H. M. Kulkarni отмечают, что схожесть профилей различных представителей рода *Pseudomonas* и недостаточная наполненность доступных баз данных для сравнения анализируемых белков могут привести к получению ложноположительных результатов либо, наоборот, низкого уровня совпадения, что предполагает использование различных инструментов поиска в базе данных и комбинацию методов диагностики [149, 150].

Один из методов быстрого определения *Pss* основан на амплификации участков генов синтеза и экспорта синрингомицина (*syrB* и *syrD* соответственно) [13, 65, 82, 151, 152]. Однако следует отметить, что в настоящее время некоторые исследователи указывают на возможную гетерогенность штаммов: в исследовании E. Abdellatif с соавт. анализ 47 изолятов показал продукт амплификации гена *syrB* у 45 из них, тогда как продукт гена *syrD* был зарегистрирован у всех исследуемых штаммов [39]. С помощью процедуры амплификации участка гена *syrD* мож-

но разграничить патогена *syringae* от близкородственных *pv. morsprunorum*, *pv. pisi*, *pv. oryzae* и *P. fuscovaginae*, встречающихся в филлосфере [82, 153]. Данный метод позволяет проводить амплификацию с использованием нативных клеток патогена, что значительно ускоряет процесс идентификации [82].

Для идентификации возбудителя бактериального рака применяют метод ПЦР с праймерами к генам 16S рРНК [154], генов системы секреции третьего типа *hrp*-кластера [155], а также используют комплекс диагностических процедур ДНК-ДНК-гибридизации, ERIC PCR, BOX PCR, MLST и RFLP анализа и пр. [39, 40].

Не глядя на обширный перечень средств диагностики, подавляющее большинство исследователей сходятся на том, что определение бактерий *Pss* осложнено гетерогенностью фенотипов как в физиолого-биохимических, так и в молекулярно-биологических тестах, а также сходством симптомов бактериального рака с другими, вызванными бактериальными и грибными патогенами с различным эпифитототийным потенциалом. Данные затруднения требуют согласования с полевыми исследованиями (учет симптомов, характера и времени их проявления, пораженные виды растений, сорта и органы, погодные и другие сопутствующие условия) и обязательным соблюдением постулатов Коха [2, 9, 58, 156].

**Контроль бактериального рака.** Вредоносность бактериального рака требует соблюдения традиционного комплекса профилактических и защитных мероприятий с учетом цикла развития заболевания, а также возможности эпифитно существовать в филлосфере растений, не являющихся хозяевами данного патогена [66].

С учетом вероятной латентной инфекции важной задачей является контроль чистоты посадочного материала (семян, черенков, саженцев и пр.). По мнению некоторых авторов, посадочный материал является одним из основных источников инфекции (как *Pss*, так и *Psm*) [60, 157]. Именно с посадкой зараженных саженцев связывают серьезную вспышку бактериального рака в молодых садах черешни в 2011–2012 гг. в Сербии [34].

Наибольшую опасность для растений представляет эндофитная стадия развития патогена. По мнению D. Konavko, I. Moročko-Vičevska, B. Bankina при системном поражении плодовых бактериями *Pss* лечение растений становится невозможным, поэтому необходимо делать основной упор на профилактику данного заболевания, а также на селекцию устойчивых к бактериальному раку форм [29].

Самыми распространенными средствами для защиты растений от бактериального рака являются соединения меди (оксихлорид меди, гидроксид меди, сульфат меди и пр.) и антибиотики (стрептомицин, касугамицин и пр.). Однако контактный характер действия медьсодержащих препаратов предусматривает контроль только эпифитной стадии развития заболевания [52, 53]. Применение же антибиотиков, не глядя на контактно-системное действие, в настоящее время строго регламентируется законодательством страны.

Исследования, проведенные в 90-х гг. прошлого века, показали, что двукратные обработки вишневых и абрикосовых садов гидроксидом меди (1 г/л) в период цветения снижали численность эпифитных популяций *Pss* на 9,1 %. В экспериментах А. А. Джаймурзиной с соавт. также показано, что эффективность 5–7%-ной бордосской жидкости в отношении штаммов *P. syringae*, выделенных на территории Казахстана в начале 2000-х гг., предполагает использование данных концентраций для искореняющей обработки инфекции, накопившейся в течение вегетационного периода [158].

Тем не менее уже с 60-х гг. XX в. начали поступать сообщения о снижении бактерицидной эффективности широко используемых препаратов, вплоть до полной резистентности патогенной микробиоты к допустимым концентрациям меди и антибиотиков [159–161]. Исследования F. M. Cazorla с соавт. показали, что из 66 штаммов *Pss*, выделенных из растений манго в Испании в 2005–2006 гг., устойчивыми к меди в концентрации  $\geq 0,8$  мМ являются более 50 % штаммов [162].

Еще более напряженная ситуация с устойчивостью к меди возбудителя бактериального рака описана в работе D. Aiello с соавт.: анализ штаммов *Pss*, выделенных из растений манго в период с 2010 по 2014 г. в Сицилии (Италия), показал, что из 71 изолята *Pss* 100 % оказались высокоустойчивы к меди. Из них 62 % росли на среде с концентрацией меди в 2,6–3,2 мМ, 22 % изолятов – при 1,8–2,4 мМ и 16 % – при 1,0–1,6 мМ [163].

По данным R. I. Tarakanov, A. N. Ignatov, F. S.-U. Dzhililov, анализ 57 штаммов *P. syringae*, выделенных в России в период с 1950 по 2019 г., показал достоверно более высокую устойчивость к стрептомициновым антибиотикам и тетрациклину у изолятов, выделенных после 2010 г. [164]. Похожая ситуация наблюдалась в шести садах груши в штатах Орегон и Вашингтон (США) в 90-х гг. XX в. Из 323 штаммов *Pss* 75 % оказались устойчивыми к меди в концентрации 1,0 мМ. При этом 25 % из общего числа изолированных штаммов были устойчивы и к меди, и к стрептомицину (100 мг/мл), а 3 % – к меди, стрептомицину и окситетрациклину (250 мг/мл). По словам авторов публикации, резистентность патогена положительно коррелировала с программой применения антибиотиков в этих садах [165].

Исследования показали, что устойчивость к меди и антибиотикам вызвана несколькими детерминантами, одной из которых является наличие в геноме патогена R-плазмид [166–168], несущих в том числе регуляторные гены, индуцирующие экспрессию других генов устойчивости при повторных обработках [169].

Согласно данным F. M. Cazorla с соавт., такие плазмиды присутствуют более чем у 70 % исследованных штаммов *Pss* и способны передаваться между бактериями посредством конъюгативного переноса [166]. Это свойство имеет важное эпифитототийное значение, поскольку передача резистентности может проходить не только в пределах популяций *Pss*, но также между *Pss* и другими фитопатогенами, такими как *P. syringae* pv. *papulans*, *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* и др. [168, 170].

Не только резистентность, но и накопление меди в почве, воде и пищевых продуктах вследствие применения соответствующих фунгицидов привело к появлению ограничений на использование медьсодержащих препаратов в ряде европейских стран [171]. В качестве альтернативы препаратам меди и антибиотикам для борьбы с возбудителем бактериального рака в настоящее время изучается эффективность химических соединений с доказанной фунгицидной активностью. Эффективность **дитиокарбаматов**, в частности *Манкоцеба* и *Метирама*, в условиях *in vitro* описана в отношении фитопатогенных штаммов *Pss*, *P. s.* pv. *atrofaciens*, *P. syringae*, *E. amylovora*, *X. translucens*, *Xanthomonas arboricola* [31, 172–176], а также в отношении нескольких патоваров *Ps* при протравливании семян [175–177]. Тем не менее A. Mikiciński, P. Sobiczewski, S. Berczyński отмечают отсутствие противомикробного действия этих препаратов при обработке плодов и цветков груши и связывает это с влиянием условий внешней среды [172].

Анализ публикаций о бактерицидной эффективности фунгицидов на основе **дитианона** выявляет противоречивые данные о чувствительности популяций *P. syringae*. В экспериментах V. Palyka с соавт. отмечается, что *дитианон*, 70 % – в концентрации в 10 раз ниже рекомендуемой – полностью ингибировал рост 100 % штаммов коллекции *P. syringae* pv. *atrofaciens* (патогена пшеницы), а также штамма *Pss* УКМ В-1027 [30]. В то же время, по данным S. Lee с соавт., все штаммы *Pss*, выделенные из яблони, были полностью устойчивы к *дитианону*, 75 % [178].

Ингибирующая активность, обусловленная неспецифической амфифильной природой вещества [179], в отношении бактерий *Ps* в условиях *in vitro* обнаружена для **додина**: J. P. Cabral показал, что уже через 1 минуту экспозиции концентрация данного вещества в 50 мкМ вызывала летальное действие на цитоплазматические мембраны клеток патогена [180, 181].

Бактерицидный эффект разной степени интенсивности, обусловленный прямым или косвенным действием фунгицидов на нецелевую микробиоту (фитопатогенные бактерии рода *Pseudomonas*), показан для препаратов на основе **производных фосфоновой кислоты** [68, 182], **триазолов** [31], **пидифлумефена** [183, 184], **тиофанат-метила** [31]. Помимо химических средств, в настоящее время активно разрабатываются альтернативные способы контроля бактериального рака, сопутствующей задачей которых является снижение пестицидной нагрузки [174]. В отношении различных патоваров *P. syringae* и других фитопатогенных бактерий (*Erwinia* sp., *Xanthomonas* sp.) отмечена бактерицидная активность аминогликозидного антибиотика **касугамицина** (вторичного метаболита бактерий *Streptomyces kasugaensis*) [17, 64, 185, 186].

В Беларуси исследования эффективности *касугамицина* проводили в 1979–1986 гг. в отделе биометода БелНИИ защиты растений [32]. Авторы исследования отмечают, что развитие бактериального рака при трехкратных обработках груши снижалось в 1,8 раза по сравнению с эта-

лоном (*хомецин*); также биологическая эффективность *Касумина*, введенного в состав лечебной замазки, использованной для залечивания ран, вызванных возбудителем бактериального рака, составляла 56 % [32].

В качестве **антагонистов** к бактериям *Pss* рассматриваются эпифитные микроорганизмы, обладающие значительным конкурентным потенциалом, а также продуцирующие противогрибковые, антибактериальные вещества и гидролитические ферменты. Такие свойства отмечены для непатогенных бактерий рода *Pseudomonas*, *Bacillus* и *Arthrobacter*, выделенных из филлосферы восприимчивых к *Pss* растений и сорной растительности плодовых садов, а также почвы [187–190]. Проводится анализ потенциала **бактериофагов** в отношении возбудителя бактериального рака и близкородственных ему патогенов, часто встречающихся в комплексе [66, 191, 192]. Исследованиями эффективности бактериофагов в отношении возбудителя бактериального рака в Республике Беларусь занимались А. Ф. Былинский, А. М. Ромашко, Л. Н. Григорцевич, Н. А. Коновалова. Многолетние (1981–1996 гг.) исследования, проведенные в БелНИИ защиты растений, показали эффективность обработок плодовых насаждений интенсивного типа биопрепаратом *Пентафаг* (титр  $2\text{--}5 \times 10^{10}$  фаговых частиц) [17, 193–195]. В настоящее время исследования фаговых препаратов против бактерий рода *Pseudomonas* ведутся в институте микробиологии НАН Беларуси. Получен консорциум, содержащий смесь шести бактериофагов, который обладает выраженной литической активностью к *Pseudomonas syringae*, что говорит о перспективности его применения в интегрированной системе защиты растений [196, 197].

Сообщается об эффективности в условиях *in vitro* против *P. syringae* pv. *syringae* **эфирных масел** *Origanum* sp., *Thymus* sp., *Mellisa* sp., *Mentha* sp. и пр. [198, 199], в тепличных условиях и в чашечных тестах *in vitro* – **аллицина** (*Allium sativum*) [188].

Разрабатываются способы контроля, основанные на **физиологических характеристиках патогена**: для борьбы с льдообразующей активностью *Pss* рассматриваются химические ингибиторы льдообразования (ионы тяжелых металлов, катионные детергенты, экстремальные значения pH) [121], для нейтрализации сидерофоров – обработки растений алюминием или галлием [112], для нейтрализации антиметаболитных токсинов *Pss* – обработка перманганатом калия [200].

Перспективными мерами считается создание **трансгенных растений**, обладающих устойчивостью к комплексу бактерий *P. syringae*, а также **индукция устойчивости растений** к возбудителю бактериального рака с помощью синтетических соединений, распыляемых на листья, впрыскиваемых инъекциями внутрь растения либо поглощаемых через корневую систему (салициловая и изоникотиновая кислота, ацилобензолар-S-метил) [52, 53].

Несмотря на проводимые исследования, достаточно эффективного соединения, способного полностью искоренить бактериальный рак, до сих пор не найдено, и большинство исследователей сходятся на необходимости внедрения наиболее перспективного и экологичного способа борьбы с заболеванием, а именно выведения и культивирования устойчивых сортов и гибридов плодовых культур [8, 11].

**Устойчивость сортов плодовых растений к бактериальному раку.** Согласно подавляющему числу проанализированных литературных источников, у восприимчивых культур не обнаружено иммунных к бактериальному раку сортов и гибридов, однако регистрируется разная степень восприимчивости, которая может варьировать в зависимости от способа заражения [7–10], плотности бактериальной культуры [11, 12], вирулентности штамма-возбудителя [13, 14], комбинации «растение – год» [15], географического расположения насаждений [16] и пр. При этом данные полевых и лабораторных исследований могут отличаться, что учитывается для адекватной оценки устойчивости [8, 9, 24, 88, 201].

Оценка сортов и гибридов **груши**, проводимая в БелНИИ плодоводства Н. А. Коноваловой и М. Г. Мялик в 70–90-е гг. прошлого столетия, показала перспективность использования в качестве доноров устойчивости к бактериальному раку *Pyrus ussuriensis* и *P. pyrifolia*. По данным этих исследований, наибольшая устойчивость при проведении полевых исследований наблюдалась у сорта Сибирячка и гибрида 5/27, а также гибридов 96/40 (Бергамотная × Дружба) и 16/62 (Сапезанка × Дружба) [18]. Согласно данным еще одной публикации этих же авторов сравнение

полевых наблюдений и результатов искусственного заражения выявило наибольшую устойчивость у сортов Млиевская ранняя, Мраморная, Народная; высокая восприимчивость отмечена для сортов Виндзорская, Дружба, Русская. Авторами отмечается, что при проведении лабораторной инокуляции поражение бактериальным раком наблюдалось у 100 % анализируемых сортов, тогда как симптомы на естественном инфекционном фоне проявлялись только у 34 %. Отдельно установлена положительная зависимость между степенью устойчивости и временем, необходимым для развития симптомов заболевания [24].

Согласно данным полевых исследований, проведенных Л. Н. Григорьевич в Брестской области, распространение бактериального рака на деревьях груши на госсортоучастке достигло 80 % [22]. К слабопоражаемым отнесены сорта груши Дюшес местный, Александровка (по другим данным того же автора – слабовосприимчивый [60]), Бере зимняя Мичурина; к среднепоражаемым – Виневка, сеянец Бере Слуцкой, Бере Лошицкая, Урожайная; к сильнопоражаемым – Марианна, Сапезжанка, Бере Боск [23].

В работе S. Yessad, C. Manceau, J. Luisetti [12] восприимчивость к бактериальному раку сортов Feudiere и Doyenne du Comice оценена при помощи различных способов искусственной инокуляции. Замечено, что сорт Feudiere, в отличие от Doyenne du Comice, невосприимчив к умеренно вирулентным штаммам *Pss* при плотности культуры  $10^6$  КОЕ/мл как в условиях *in situ*, так и на отдельных листьях в чашечных тестах. Однако при повышении плотности до  $10^8$  КОЕ/мл симптомы развиваются и в первом, и во втором случае. Также показано, что ни один из исследованных штаммов не вызывал развитие заражения при инокуляции в листья, но при этом заражал цветки груши *in situ*. Авторы публикации предполагают, что такая ситуация может быть связана с низкой вирулентностью патогена или с заболеванием цветков, вызванным более вирулентным резидентным штаммом, циркулирующим в саду. Отмечается, что листья на микрочеренках, инокулированные в пробирках, более восприимчивы к бактериальному раку, чем на сеянцах на стадии 8–10 листьев, выращенных в теплице, в том числе при инокуляции бактериальной суспензией  $10^6$  КОЕ/мл. Таким образом, авторы считают, что анализ патогенности штаммов и устойчивости сортов груши на микроразмножаемых растениях в пробирках является более эффективным, хоть и не таким удобным, как чашечное исследование отдельных листьев [12].

В исследованиях, проведенных С. Морегрега с соавт. [202], показано значительное влияние сорта на степень проявления заболевания ( $p < 0,001$ ), различный уровень восприимчивости, а также отсутствие иммунных сортов. При инокуляции незрелых плодов уровень интенсивности развития заболевания находился в пределах от 30 (сорт El Dorado) до 85–100 % (для сортов Conference, Beurre Hardy и General Leclerc); при заражении отдельных листьев – в пределах от 19 (Beurre Hardenpont) до 92 % (Preguistar), а поражение либо затрагивало только центральную жилку, либо распространялось по всей поверхности листовой пластины. Авторы исследования отмечают, что такие часто возделываемые сорта, как Conference, Abbate Fetel, General Leclerc, Williams, Doyenne du Comice, El Dorado, Alexandrine, Beurre Anjou, представляют группы умеренно и высоковосприимчивых к бактериальному раку [202].

Анализ устойчивости сортов груши, проведенный S. K. Whitesides и R. A. Spotts с помощью искусственного заражения цветков на срезанных побегах, показал, что степень развития заболевания для некоторых сортов значительно изменялась в разные годы наблюдений. В 1989 г. интенсивность заболевания на цветках сорта Forelle составляла 14 %, тогда как в 1990 г. – 37 %. Обратная ситуация наблюдалась у сортов Barlett и Beurre Bosc: в 1989 г. интенсивность заболевания составляла 48 и 97 % соответственно, а в 1990 г. – 44 и 19 % соответственно. По мнению авторов, такая разница может объясняться изменениями в качественном составе и количестве фоновой микробиоты на растительных объектах. Также авторы публикации приводят данные о значительных различиях в восприимчивости бактериального рака между красноплодным сортом Beurré d'Anjou и зеленоплодным клоном, предполагая, что такая разница может быть объяснена различной скоростью роста данных форм. Отмечено также, что характер проявления симптомов отличается среди сортов груши: для сортов Winter Nelis, Josephine de Malines и Beurre Superfin характерно быстрое распространение инфекции вниз по чашечке на цветоножку [15].

При проведении анализа устойчивости к бактериальному раку сортов (Rainier, Sweetheart, Bing, Regina и Chelan) и гибридов черешни (AA, BB, CC, DD, EE, GG (от прямого и обратного скрещивания PMR-1 × Rainier)) J. Mgbеchi-Ezeri с соавт. отмечает, что восприимчивость генотипов значительно зависит от техники инокуляции, тем не менее при всех методах заражения наилучший результат по устойчивости показали гибридные формы AA, BB, DD, EE и сорт Regina. Несмотря на то, что все они продемонстрировали симптомы заражения, анализ плотности бактериальной культуры, выделенной из зоны поражения и областей ее окружающих, указывает на частичную способность данных генотипов ограничивать миграцию патогена внутри растительных тканей. По мнению авторов, данные гибриды могут являться потенциальными донорами аллелей устойчивости к бактериальному раку [7].

В исследованиях S. Farhadfar с соавт. при проведении анализа устойчивости сортов вишни показана значительная зависимость степени поражения от сорта ( $p < 0,01$ ) и метода заражения, однако отсутствует корреляция между данными полевых и лабораторных исследований [8]. Исходя из результатов двух полевых экспериментов, сорта вишни Albaloo-meshkinsha и Ferracida отнесены к наиболее устойчивым, а сорт дюка Albaloogilas-daneshkad – к среднеустойчивым. Данный результат частично согласуется с ранними исследованиями об устойчивости к бактериальному раку *P. avium*, *P. cerasus* и *P. avium* × *P. cerasus* как низкой, высокой и очень высокой соответственно, что, по мнению авторов, в большей или меньшей степени может зависеть от используемого клона [8].

Влияние клона на результат эксперимента показан и в работе F. Santi с соавт. [88]. Авторы публикации указывают, что эффект клона был значительным ( $F = 6,3-66,8$ ) и проявлялся как в полевых, так и в лабораторных экспериментах. Отдельно отмечается, что влияние возраста инокулированного побега, а именно его диаметр, отмечено только в лабораторных условиях – чаще всего данный эффект был выше у инокулированных побегов второго года по сравнению с однолетними, а в полевых условиях такое влияние было оценено как незначительное. По мнению авторов публикации, влияние диаметра побегов может исказить действительный результат заражения, так как толщина доступных побегов разных клонов отличается – может происходить либо слишком быстрое распространение заболевания, либо слишком медленное. Таким образом, чтобы избежать подобных ситуаций, для рутинного исследования динамики заражения авторы рекомендуют выбирать полевые тесты или четко ранжировать диаметр побегов [88].

Инокуляции бактериями *Pss* стеблей однолетних укорененных растений вишни и черешни, проведенная R. Pićić с соавт. [9], указывает на различный уровень восприимчивости и отсутствие иммунных сортов. Основываясь на длине некротических повреждений, к высоковосприимчивым сортам черешни отнесены Katalin, Linda, Summit, New Star, Bigarreau Burlat; сорт вишни Érdi Bôtermô и черешни Drogan's Yellow, Carmen, Germersdorfer, Noir de Meched – к восприимчивым; сорта вишни Španska и Újfehértói fűrtös и черешни Rita – к менее восприимчивым [9]. Проведенное параллельно заражение отдельных листьев этих же сортов показывает схожие результаты по восприимчивости для сортов Summit, New Star и Bigarreau Burlat, и полное отсутствие симптомов на листьях сортов Carmen и Érdi Bôtermô. По мнению авторов исследования, такие данные указывают на значительное влияние метода инокуляции на интерпретацию результатов заражения. В этой же публикации авторы отмечают значительные вариации в интенсивности развития заболевания при заражении некоторых сортов, проведенных в 2017 и 2018 г., однако не приводят объяснения этому различию [9].

T. Thomidis, E. Exadaktylou и K. E. Bedford, P. L. Sholberg, F. Kappel объясняют различия результатов заражения воздействием в инфекционный процесс тканей, имеющих различные защитные механизмы, а также использование срезанных и растущих объектов, выращенных в неоднородных условиях [10, 203].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изменение климата, интенсификация плодоводства, а также отсутствие эффективных средств защиты растений и надлежащих мер по соблюдению чистоты посадочного материала привели к масштабному распространению бактериального рака по всему миру. С каждым

годом ученые выявляют все больше восприимчивых к данному заболеванию видов растений, в том числе имеющих большое народно-хозяйственное значение. Учитывая отсутствие иммунных форм, оптимальным способом борьбы с бактериальным раком с точки зрения экономики и экологии является селекционный процесс, а именно выведение и культивирование устойчивых сортов и гибридов.

### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Bultreys, A. Bacterial cankers caused by *Pseudomonas syringae* on stone fruit species with special emphasis on the pathovars *syringae* and *morsprunorum* race 1 and race 2 / A. Bultreys, M. Kaluzna // J. of Plant Pathology. – 2010. – Vol. 92 (1). – P. 1.21–1.33.
2. Disease and frost damage of woody plants caused by *Pseudomonas syringae*: seeing the forest for the trees / J. R. Lamichhane [et al.] // Advances in Agronomy. – 2014. – Vol. 126. – P. 235–295.
3. Jones, A. L. Bacterial canker of sweet cherry in Michigan / A. L. Jones // Plant Disease Rep. – 1971. – Vol. 55. – P. 961–965.
4. Roos, I. M. M. Bacterial canker of sweet cherry in South Africa / I. M. M. Roos, M. J. Hattingh // Phytophylactica. – 1986. – Vol. 18. – P. 1–4.
5. Canfield, M. L. Isolation of *Pseudomonas syringae* from 40 cultivars of diseased woody plants with tip dieback in Pacific Northwest nurseries / M. L. Canfield, S. Baca, L. W. Moore // Plant Disease. – 1986. – Vol. 70. – P. 647–650.
6. Determination of the incidence of the different pathovars of *Pseudomonas syringae* in stone fruits : COST 873 Stone Fruit Nut Health STF Meeting, Skierniewice, Poland, 27–28 March 2008 / Res. inst. of pomology a. floriculture ; ed.: J. Pulawska, A. Bultreys, P. Sobiczewski. – Skierniewice, 2008. – 15 p.
7. Assessment of sweet cherry (*Prunus avium* L.) genotypes for response to bacterial canker disease / J. Mgbechi-Ezeri [et al.] // Euphytica. – 2017. – Vol. 213. – Art. 145. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1930-4>
8. Susceptibility of cherries to bacterial canker (*Pseudomonas syringae* pv. *syringae*) in field and laboratory / S. Farhadfar [et al.] // Intern. J. of Agriculture a. Forestry. – 2016. – Vol. 6. – P. 20–27.
9. Evaluation of cherry cultivar susceptibility to bacterial canker and leaf spot disease / R. Pličić [et al.] // J. of Phytopathology. – 2018. – Vol. 166, iss. 11–12. – P. 799–808.
10. Thomidis, T. Susceptibility of 30 cherry (*Prunus avium*) genotypes to the bacterium *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / T. Thomidis, E. Exadaktylou // New Zealand J. of Crop a. Horticultural Sci. – 2008. – Vol. 36 (3). – P. 215–220.
11. Roche, M. An *in vitro* bioassay to evaluate sweet cherry response to inoculation with *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / M. Roche, A. N. Azarenko // Acta Horticulturae. – 2005. – Vol. 667. – P. 503–508.
12. Yessad, S. A detached leaf assay to evaluate virulence and pathogenicity of strains of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* on pear / S. Yessad, C. Manceau, J. Luisetti // Plant disease. – 1991. – Vol. 76. – P. 370–373.
13. Kaluzna, M. Virulence of *Pseudomonas syringae* pathovars and races originating from stone fruit trees / M. Kaluzna, P. Sobiczewski // Phytopathologia. – 2009. – Vol. 54. – P. 71–79.
14. Identification and discrimination of *Pseudomonas syringae* isolates from wild cherry in England / J. G. Vicente [et al.] // Europ. J. of Plant Pathology. – 2004. – Vol. 110. – P. 337–351.
15. Whitesides, S. K. Susceptibility of pear cultivars to blossom blast caused by *Pseudomonas syringae* / S. K. Whitesides, R. A. Spotts // HortSci. – 1991. – Vol. 26. – P. 880–882.
16. Bacterial canker of sweet cherry in Oregon – infection of horticultural and natural wounds, and resistance of cultivar and rootstock combinations / R. A. Spotts [et al.] // Plant Disease. – 2010. – Vol. 94 (3). – P. 345–350.
17. Григорцевич, Л. Н. Биологические приемы защиты семечковых культур от болезней / Л. Н. Григорцевич // Защита растений. – 1998. – Вып. XXII. – С. 40–45.
18. Коновалова, Н. А. Устойчивость к бактериальному раку (*Pseudomonas syringae* van Hall) гибридного потомства различных видов груши / Н. А. Коновалова, М. Г. Мялик // Плодоводство : сб. науч. тр. / Белорус. науч.-исслед. ин-т плодоводства ; редкол.: В. А. Самусь (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 1994. – Т. 9, ч. 1. – С. 22–29.
19. Копица, В. Н. Раковые заболевания скелетных частей яблони в Беларуси / В. Н. Копица // Изв. Акад. аграр. наук Респ. Беларусь. – 1997. – № 4. – С. 58–62.
20. Roche, M. M. Development of an *in vitro* and modification of an *in vivo* bioassay to screen cherry genotypes for response to inoculation with *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* : thesis ... master of sci. in horticulture / M. M. Roche. – Oregon State Univ., 2001. – 63 p.
21. Garret, C. M. E. Influence of rootstock on the susceptibility of sweet cherry scions to bacterial canker, caused by *Pseudomonas syringae* pvs *morsprunorum* and *syringae* / C. M. E. Garret // Plant Pathology. – 1986. – Vol. 35 (1). – P. 114–119.
22. Григорцевич, Л. Н. Распространение и вредоносность бактериального рака плодовых культур в условиях Белоруссии / Л. Н. Григорцевич // Плодоводство : межведомств. темат. сб. / Белорус. науч.-исслед. ин-т картофелеводства и плодовоовощеводства ; редкол.: Н. А. Дорожков (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 1974. – Вып. 2. – С. 121–124.
23. Коновалова, Н. А. Оценка коллекции сортов груши на устойчивость к заболеваниям / Н. А. Коновалова, М. Г. Мялик // Плодоводство : межведомств. темат. сб. / Белорус. науч.-исслед. ин-т картофелеводства и плодовоовощеводства ; редкол.: А. В. Кругяков (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 1983. – Вып. 5. – С. 73–78.
24. Sulikowska, M. *Pseudomonas* spp. isolated from stone fruit trees in Poland / M. Sulikowska, P. Sobiczewski // Zemdirbyste-Agriculture. – 2008. – Vol. 95, № 3. – P. 166–170.

25. Hirano, S. S. Bacteria in the leaf ecosystem with emphasis on *Pseudomonas syringae* – a pathogen, ice nucleus, and epiphyte / S. S. Hirano, C. D. Upper // Microbiology a. molecular biology rev. – 2000. – Vol. 64, № 3. – P. 624–653.
26. *Pseudomonas syringae*: an overview and its future as a ‘rain making bacteria’ / P. Manohar [et al.] // Intern. Res. J. of Biological Sci. – 2015. – Vol. 4 (2). – P. 70–77.
27. Cameron, H. R. Disease of deciduous fruit trees incited by *Pseudomonas syringae* van Hall : techn. bull. / H. R. Cameron. – Corvallis : Oregon State Univ., Agricultural Experiment Station, 1962. – Vol. 66. – 64 p.
28. Crosse, J. E. Epidemiological relations of the *Pseudomonad* pathogens of deciduous fruit trees / J. E. Crosse // Annu. Rev. of Phytopathology. – 1966. – Vol. 4. – P. 291–310.
29. Konavko, D. *Pseudomonas syringae* as important pathogen of fruit trees with emphasis on plum and cherry / D. Konavko, I. Moročko-Bičevska, B. Bankina // Research for rural development : annu. 20th intern. sci. conf. proc., Jelgava, 23–25 May 2014 / Latvia Univ. of Agriculture ; ed. Z. Gaile [et al.]. – Jelgava, 2014. – Vol. 1. – P. 19–25.
30. Specifics of pesticides effects on the phytopathogenic bacteria / V. Patyka [et al.] // Ecological Chemistry a. Engineering S. – 2016. – Vol. 23. – P. 311–331.
31. Григорцевич, Л. Н. Грибные и бактериальные микроорганизмы – возбудители раковых болезней плодовых культур / Л. Н. Григорцевич // Тр. БГТУ. № 1. Лесное хоз-во. – 2011. – № 19. – С. 202–204.
32. Григорцевич, Л. Н. Обоснование и разработка биологических приемов защиты сада от болезней / Л. Н. Григорцевич // Актуальные вопросы теории и практики защиты плодовых и ягодных культур от вредных организмов в условиях многоукладности сельского хозяйства : тез. докл. Всерос. совещ., Загорье, 3–6 марта 1998 г. / Всерос. селекц.-технол. ин-т садоводства и питомниководства. – М., 1998. – С. 188–190.
33. Etiology of bacterial canker on young sweet cherry trees in Serbia / J. Balaž [et al.] // J. of Plant Pathology. – 2016. – Vol. 98. – P. 285–294.
34. Janse, J. D. Occurrence of *Pseudomonas syringae* pathovars in stone fruits in the Netherlands and availability of strains from different hosts of this pathogen / J. D. Janse, A. van Beuningen, M. Wenneker // Determination of the incidence of the different pathovars of *Pseudomonas syringae* in stone fruits : COST 873 Stone Fruit Nut Health STF Meeting, Skierniewice, Poland, 27–28 March 2008 / Res. inst. of pomology a. floriculture ; ed.: J. Pulawska, A. Bultreys, P. Sobczewski. – Skierniewice, 2008. – P. 7.
35. Григорцевич, Л. Н. Защитные мероприятия против раковых болезней в саду / Л. Н. Григорцевич // Земляробства і ахова раслін. – 2008. – № 6. – С. 50–51.
36. CABI : Invasive species compendium [Electronic resource] . – Mode of access: <https://www.cabi.org>. – Date of access: 08.09.2022.
37. Öksel, C. Identification of causal agent(s) of cherry bacterial canker in Marmara region of Turkey / C. Öksel, M. Mirik // Current Trends in Natural Sci. – 2021. – Vol. 10, iss. 19. – P. 368–374.
38. Phenotypic and genetic characterization of *Pseudomonas syringae* strains associated with the recent citrus bacterial blast and bacterial black pit epidemics in Tunisia / E. Abdellatif [et al.] // Plant Pathology. – 2016. – Vol. 66, iss. 7. – P. 1081–1093.
39. First report of citrus bacterial blast and citrus black pit caused by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* in Tunisia / E. Abdellatif [et al.] // New Disease Rep. – 2015. – Vol. 32, iss. 1. – P. 35.
40. Scortichini, M. Severe outbreak of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* on new apricot cultivars in Central Italy / M. Scortichini // J. of Plant Pathology. – 2006. – Vol. 88. – P. 65–70.
41. Kotan, R. First record of bacterial canker caused by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*, on apricot trees in Turkey / R. Kotan, F. Sahin // Plant Pathology. – 2002. – Vol. 51. – P. 798.
42. Gutiérrez-Barranquero, J. A. *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* associated with mango trees, a particular pathogen within the ‘Hodgepodge’ of the *Pseudomonas syringae* complex / J. A. Gutiérrez-Barranquero, F. M. Cazorla, A. de Vicente // Frontiers in Plant Sci. – 2019. – Vol. 10. – Art. 570. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00570>
43. Using multilocus sequence analysis to distinguish pathogenic from saprotrophic strains of *Pseudomonas* from stone fruit and kiwifruit / S. B. Visnovsky [et al.] // Europ. J. of Plant Pathology. – 2019. – Vol. 155. – P. 643–658.
44. Clarification of taxonomic status within the *Pseudomonas syringae* species group based on a phylogenomic analysis / M. Gomila [et al.] // Frontiers in Microbiology. – 2017. – Vol. 8. – Art. 2422. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02422>
45. Young, J. M. Taxonomy of *Pseudomonas syringae* / J. M. Young // J. of Plant Pathology. – 2010. – Vol. 92 (1). – P. 1.5–1.14.
46. Bacteria from four phylogroups of the *Pseudomonas syringae* complex can cause bacterial canker of apricot / L. Parisi [et al.] // Plant Pathology. – 2019. – Vol. 68, iss. 7. – P. 1249–1258.
47. Genetic characterization and prevalence of *Pseudomonas syringae* strains from sweet cherry orchards in New Zealand / V. Marroni [et al.] // Plant Pathology. – 2023. – Vol. 72 (9). – P. 1673–1686.
48. EPPO A1 and A2 lists of pests recommended for regulation as quarantine pests : EPPO Standards [Electronic resource]. – Mode of access: [https://www.eppo.int/media/uploaded\\_images/ACTIVITIES/plant\\_quarantine/pm1-002-28-en.pdf](https://www.eppo.int/media/uploaded_images/ACTIVITIES/plant_quarantine/pm1-002-28-en.pdf). – Date of access: 23.08.2023.
49. *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*, *P. syringae* and *P. viridiflava* on kiwifruit : PP 1/282 (2). – EPPO Bull. – Vol. 49. – 2018. – P. 25–27.
50. Characterisation of the pathogenicity of strains of *Pseudomonas syringae* towards cherry and plum / M. T. Hulin [et al.] // Plant Pathology. – 2018. – Vol. 67, № 5. – P. 1177–1193.
51. Agrios, G. N. Plant Pathology / G. N. Agrios. – 5th ed. – Burlington : Elsevier Acad. Press, 2005. – 919 p.
52. *Pseudomonas syringae* diseases of fruit trees: progress toward understanding and control / M. M. Kennelly [et al.] // Plant Disease. – 2007. – Vol. 91, № 1. – P. 4–17.

53. Scortichini, M. Bacterial canker and decline of European hazelnut / M. Scortichini // *Plant Disease*. – 2002. – Vol. 86, № 7. – P. 704–709.
54. Nasab, M. O. First report of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* causing leaf scorch on *Satureja khuzestanica* in Iran / M. O. Nasab, G. Khodakaramian, M. Aeini // *J. of Plant Pathology*. – 2022. – Vol. 104. – P. 847–848.
55. *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* as the new causal agent of cabbage leaf blight / E. Basavand [et al.] // *J. of Phytopathology*. – 2021. – Vol. 169, iss. 4. – P. 253–259.
56. Kałużna, M. Characterization and phylogeny of the novel taxon of *Pseudomonas* spp., closely related to *Pseudomonas avellanae* as causal agent of a bacterial leaf blight of cornelian cherry (*Cornus mas* L.) and *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* as a new bacterial pathogen of red dogwood (*Cornus sanguinea* L.) / M. Kałużna // *J. of Plant Pathology*. – 2018. – Vol. 101 (7). <https://doi.org/10.1007/s42161-018-0189-5>
57. Characterization and genetic diversity of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* isolates associated with rice bacterial leaf spot in Heilongjiang, China / L. Peng [et al.] // *Biology*. – 2022. – Vol. 11 (5). – Art. 720. <https://doi.org/10.3390/biology11050720>
58. First report of shot-hole on flowering cherry caused by *Burkholderia contaminans* and *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / V.-C. Han [et al.] // *Plant Disease*. – 2021. – Vol. 105 (12). – P. 3795–3802.
59. First report of the bacterial leaf spot caused by *Pseudomonas syringae* on grapevine (*Vitis vinifera*) in Russia / E. V. Porotikova [et al.] // *Plant disease*. – 2016. – Vol. 101 (2). – P. 380.
60. Григорцевич, Л. Н. Защита плодовых деревьев от болезней в садах интенсивного типа : метод. указания для изучения дисциплины «Основы плодоводства и огородничества» для студентов специальности 1-75 02 01 «Садово-парковое строительство» / Л. Н. Григорцевич. – Минск : Изд. БГТУ, 2010. – 40 с.
61. Microorganisms isolated from the water phase of tropospheric clouds at the Puy de Dome : major groups and growth abilities at low temperatures / P. Amato [et al.] // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2007. – Vol. 59 (2). – P. 242–254.
62. Behrendt, U. Fluorescent pseudomonads associated with the phyllosphere of grasses; *Pseudomonas trivialis* sp. nov., *Pseudomonas poae* sp. nov. and *Pseudomonas congelans* sp. nov. / U. Behrendt, A. Ulrich, P. Schumann // *Intern. J. of Systematic a. Evolutionary Microbiology*. – 2003. – Vol. 53 (5). – P. 1461–1469.
63. Information on peach bacterial canker in Aegean region of Turkey / H. Ozaktan [et al.] // Determination of the incidence of the different pathovars of *Pseudomonas syringae* in stone fruits : COST 873 Stone Fruit Nut Health STF Meeting, Skierniewice, Poland, 27–28 March 2008 / Res. inst. of pomology a. floriculture ; ed.: J. Pulawska, A. Bultreys, P. Sobiczewski. – Skierniewice, 2008. – P. 8.
64. Existence of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* in mango grooves of southern Punjab Pakistan reveals an emerging threat of apical necrosis due to climate change / A. Abdullah [et al.] // *Fresenius Environmental Bull.* – 2021. – Vol. 30, № 06A. – P. 6679–6690.
65. Comparative genomics of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* strains B301D and HS191 and insights into intrapathovar traits associated with plant pathogenesis / A. Ravindran [et al.] // *MicrobiologyOpen*. – 2015. – Vol. 4, № 4. – P. 553–573.
66. Akbaba, M. Evaluation of bacteriophages in the biocontrol of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* isolated from cankers on sweet cherry (*Prunus avium* L.) in Turkey / M. Akbaba, H. Ozaktan // *Egypt. J. of Biological Pest Control*. – 2021. – Vol. 31. <https://doi.org/10.1186/s41938-021-00385-7>
67. *Pseudomonas syringae* causing bacterial canker on apple trees in Brazil / L. Araujo [et al.] // *Plant protection*. – 2020. – Vol. 79, № 4. – P. 592–598.
68. Field evaluation of treatments for the control of the bacterial apical necrosis of mango (*Mangifera indica*) caused by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / F. M. Cazorla [et al.] // *Europ. J. of Plant Pathology*. – 2006. – Vol. 116 (4). – P. 279–288.
69. Григорцевич, Л. Н. Основы плодоводства : учеб. пособие / Л. Н. Григорцевич, Ю. М. Полещук, А. И. Блинцов. – Минск : БГТУ, 2004. – 90 с.
70. Kannan, V. R. Plant pathogenic bacteria : an overview / V. R. Kannan, K. K. Bastas, R. A. Arokiaswamy // Sustainable approaches to controlling plant pathogenic bacteria / ed. V. R. Kannan, K. K. Bastas. – Boca Raton, 2016. – Ch. 1. – P. 1–16.
71. Kunkel, B. N. Virulence strategies of plant pathogenic bacteria / B. N. Kunkel, Zh. Chen // *The Prokaryotes* / ed.: M. Dworkin (ed.-in-chief) [et al.]. – New York, 2006. – Vol. 2. Ecophysiology and Biochemistry. – Ch. 1.14. – P. 421–440.
72. Phytotoxic properties of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* toxins / N. S. Iacobellis [et al.] // *Physiological and Molecular Plant Pathology*. – 1992. – Vol. 40, iss. 2. – P. 107–116.
73. Antimicrobial lipodepsipeptides from *Pseudomonas* spp: a comparison of their activity on model membranes / G. Menestrina [et al.] // *Pseudomonas syringae* and related pathogens. Biology and genetic : conf. proc. / ed.: N. S. Iacobellis [et al.]. – Dordrecht, 2003. – P. 185–198.
74. The contribution of syringopeptin and syringomycin to virulence of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* strain B301D on the basis of *sypA* and *syrB1* biosynthesis mutant analysis / B. K. Scholz-Schroeder [et al.] // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. – 2001. – Vol. 14, № 3. – P. 336–348.
75. Fungicidal activities and mechanisms of action of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* lipodepsipeptide syringopeptins 22A and 25A / M. F. Bensaci [et al.] // *Frontiers in Microbiology*. – 2011. – Vol. 2. – Art. 216. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2011.00216>
76. Hutchison, M. L. Role of biosurfactant and ion channel-forming activities of syringomycin in transmembrane ion flux: a model for the mechanism of action in the plant pathogen interaction / M. L. Hutchison, M. A. Tester, D. C. Gross // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. – 1995. – Vol. 8, № 4. – P. 610–620.
77. Buongiorno, D. Structure and function of atypically coordinated enzymatic mononuclear non-heme-Fe(II) centers / D. Buongiorno, G. D. Straganz // *Coordination Chemistry Rev.* – 2013. – Vol. 257, № 2. – P. 541–563.

78. Isolation and characterization of *Pseudomonas syringae* isolates affecting stone fruits and almond in Montenegro / T. Popović [et al.] // J. of Plant Diseases a. Protection. – 2021. – Vol. 128 (17). – P. 391–405.
79. An antimetabolite toxin (mangotoxin) is produced by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* isolated from mango / F. M. Cazorla [et al.] // *Pseudomonas syringae* and related pathogens. Biology and genetic : conf. proc. / ed.: N. S. Iacobellis [et al.]. – Dordrecht, 2003. – P. 175–184.
80. Pseudomycins, a family of novel peptides from *Pseudomonas syringae* possessing broad-spectrum antifungal activity / L. Harrison [et al.] // J. of Gen. Microbiology. – 1991. – Vol. 137 (12). – P. 2857–2865.
81. Bender, C. L. *Pseudomonas syringae* phytotoxins: mode of action, regulation, and biosynthesis by peptide and polyketide synthetases / C. L. Bender, F. Alarcón-Chaidez, D. C. Gross // Microbiology a. molecular biology rev. – 1999. – Vol. 63, № 2. – P. 266–292.
82. Bultreys, A. Biological and molecular detection of toxic lipodepsipeptide producing *Pseudomonas syringae* strains and PCR identification in plants / A. Bultreys, I. Gheysen // Appl. a. Environmental Microbiology. – 1999. – Vol. 65, № 5. – P. 1904–1909.
83. Interaction between nitrogen-fertilized peach trees and expression of *syrB*, a gene involved in syringomycin production in *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / T. Cao [et al.] // Phytopathology. – 2005. – Vol. 95, № 5. – P. 581–586.
84. Бандурко, И. А. Сортоизучение и селекция груши : учеб. пособие для аспирантов с.-х. направления / И. А. Бандурко. – Майкоп : МГТУ, 2016. – 132 с.
85. Mo, Y.-Y. Plant signal molecules activate the *syrB* gene, which is required for syringomycin production by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / Y.-Y. Mo, D. C. Gross // J. of Bacteriology. – 1991. – Vol. 173, № 18. – P. 5784–5792.
86. Cherry picking by pseudomonads: After a century of research on canker, genomics provides insights into the evolution of pathogenicity towards stone fruits / M. T. Hulin [et al.] // Plant Pathology. – 2020. – Vol. 69 (6). – P. 962–978.
87. Quigley, N. B. Syringomycin production among strains of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*: conservation of the *syrB* and *syrD* genes and activation of phytotoxin production by plant signal molecules / N. B. Quigley, D. C. Gross // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 1994. – Vol. 7, № 1. – P. 78–90.
88. Screening wild cherry (*Prunus avium*) for resistance to bacterial canker by laboratory and field tests / F. Santi [et al.] // Forest Pathology. – 2004. – Vol. 34, № 6. – P. 349–362.
89. Sayler, R. J. The effect of copper sprays and fertilization on bacterial canker in French prune / R. J. Sayler, B. C. Kirkpatrick // Canad. J. of Plant Pathology. – 2003. – Vol. 25. – P. 406–410.
90. Scholz-Schroeder, B. K. The *sypA*, *sypB*, and *sypC* synthetase genes encode twenty-two modules involved in the nonribosomal peptide synthesis of syringopeptin by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* B301D / B. K. Scholz-Schroeder, J. D. Soule, D. C. Gross // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2003. – Vol. 16, № 4. – P. 271–280.
91. Helmann, T. C. Genome-wide identification of *Pseudomonas syringae* genes required for fitness during colonization of the leaf surface and apoplast / T. C. Helmann, A. M. Deutschbauer, S. E. Lindow // Proc. of the Nat. Acad. of Sci. of the USA. – 2019. – Vol. 116, № 38. – P. 18900–18910.
92. Bensaci, M. F. The bioactive properties of syringomycin e-rhamnolipid mixtures and syringopeptins : diss. ... dr of philosophy in biology / M. F. Bensaci. – Logan, Utah, 2009. – 173 p.
93. Interaction of syringomycin E structural analogues with biological and model membranes / M. Dalla Serra [et al.] // *Pseudomonas syringae* and related pathogens : conf. proc. / ed.: N. S. Iacobellis [et al.]. – Dordrecht, 2003. – P. 207–215.
94. A nonribosomal peptide synthetase gene (*mgoA*) of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* is involved in mangotoxin biosynthesis and is required for full virulence / E. Arrebola [et al.] // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2007. – Vol. 20, № 5. – P. 500–509.
95. Phylogenetic characterization of virulence and resistance phenotypes of *Pseudomonas syringae* / M. S. H. Hwang [et al.] // Appl. a. Environmental Microbiology. – 2005. – Vol. 71, № 9. – P. 5182–5191.
96. Mangotoxin: a novel antimetabolite toxin produced by *Pseudomonas syringae* inhibiting ornithine/arginine biosynthesis / E. Arrebola [et al.] // Physiological and Molecular Plant Pathology. – 2003. – Vol. 63. – P. 117–127.
97. Methylome response to proteasome inhibition by *Pseudomonas syringae* virulence factor Syringolin A / D. M. V. Bonnet [et al.] // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2023. – Vol. 36 (11). – P. 693–704.
98. Schellenberg, B. *Pseudomonas syringae* virulence factor syringolin A counteracts stomatal immunity by proteasome inhibition / B. Schellenberg, C. Ramel, R. Dudler // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2010. – Vol. 23 (10). – P. 1287–1293.
99. Cody, Y. S. Characterization of pyoverdinin<sub>ps</sub>, the fluorescent siderophore produced by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / Y. S. Cody, D. C. Gross // Appl. a. Environmental Microbiology. – 1987. – Vol. 53, № 5. – P. 928–934.
100. RNA-seq analysis reveals that an ECF  $\sigma$  factor, AcsS, regulates achromobactin biosynthesis in *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* B728a / J. W. Greenwald [et al.] // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7, iss. 4. – Art. e34804. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034804>
101. Горшков, В. Ю. Бактериозы растений: молекулярные основы формирования растительно-микробных патосистем / В. Ю. Горшков. – Казань: Изд-во Сергея Бузукина, 2017. – 304 с.
102. Биологическая защита растений / М. В. Штерншис [и др.] ; под ред. М. В. Штерншис. – М. : Колос, 2004. – 264 с.
103. Doksöz, S. F. Biological control of *Pseudomonas savastanoi* pv. *savastanoi* causing the olive knot disease with epiphytic and endophytic bacteria / S. F. Doksöz, İ. A. Bozkurt // J. of Plant Pathology. – 2021. – № 104 (6). – P. 65–78.
104. Loper, J. E. Lack of evidence for *in situ* fluorescent pigment production by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* on bean leaf surface / J. E. Loper, S. E. Lindow // Ecology a. Epidemiology. – 1987. – Vol. 77, № 10. – P. 1449–1454.

105. Embaby, A. M. Unusual non-fluorescent broad spectrum siderophore activity (SID EGY11) by *Pseudomonas aeruginosa* strain EGY11 DSM 101801 and a new insight towards simple siderophore bioassay / A. M. Embaby, Y. Heshmat, A. Hussein // *AMB Express*. – 2016. – Vol. 6 (1). – Art. 26. <https://doi.org/10.1186/s13568-016-0192-1>
106. The siderophore pyoverdine of *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* 6605 is an intrinsic virulence factor in host tobacco infection / F. Taguchi [et al.] // *J. of Bacteriology*. – 2010. – Vol. 191, № 1. – P. 117–126.
107. Berti, A. D. Analysis of achromobactin biosynthesis by *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* B728a / A. D. Berti, M. G. Thomas // *J. of Bacteriology*. – 2009. – Vol. 191, № 14. – P. 4594–4604.
108. Bioinformatics analysis of the complete genome sequence of the mango tree pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* UMAF0158 reveals traits relevant to virulence and epiphytic lifestyle / P. M. Martínez-García [et al.] // *PLoS ONE*. – 2015. – 10. – Art. e0136101. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136101>
109. Блажевич, О. В. Металлсвязывающая способность флуоресцирующих пигментов бактерий рода *Pseudomonas* / О. В. Блажевич, Н. П. Максимова // *Микробиология и биотехнология на рубеже XXI столетия : материалы Междунар. конф., посвящ. 25-летию Ин-та микробиологии НАН Беларуси, Минск, 1–2 июня 2000 г. / Нац. акад. наук Беларуси [и др.] ; отв. ред.: А. Г. Лобанок, Л. И. Стефанович. – Минск, 2000. – С. 25–26.*
110. Lamichhane, J. R. A new medium for the detection of fluorescent pigment production by pseudomonads / J. R. Lamichhane, L. Varvaro // *Plant Pathology*. – 2012. – Vol. 62, № 3. – P. 624–632.
111. Bultreys, A. Diversity among *Pseudomonas syringae* strains from Belgian orchards / A. Bultreys, I. Gheysen // *Pseudomonas syringae* and related pathogens. Biology and genetic : conf. proc. / ed.: N. S. Iacobellis [et al.]. – Dordrecht, 2003. – P. 69–77.
112. Микробные сидерофоры: строение, свойства и функции / В. В. Леонов [и др.] // *Астрах. мед. журн.* – 2016. – Т. 11, № 4. – С. 24–37.
113. King, E. O. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein / E. O. King, M. K. Ward, D. E. Raney // *J. of Laboratory and Clinical Medicine*. – 1954. – Vol. 44, № 2. – P. 301–307.
114. Waturangi, S. D. E. Distribution of ice nucleation active (INA) bacteria from rain-water and air / S. D. E. Waturangi // *HAYATI J. of Biosci.* – 2011. – Vol. 18, № 3. – P. 108–112.
115. Toward understanding bacterial ice nucleation / M. Lukas [et al.] // *The J. of physical chemistry B*. – 2022. – Vol. 126. – P. 1861–1867.
116. Araujo, G. G. Survival and ice nucleation activity of *Pseudomonas syringae* strains exposed to simulated high-altitude atmospheric conditions / G. G. de Araujo [et al.] // *Sci. Rep.* – 2019. – Vol. 9. – Art. 7768. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44283-3>
117. The life history of the plant pathogen *Pseudomonas syringae* is linked to the water cycle / C. E. Morris [et al.] // *The ISME J.* – 2008. – Vol. 2. – P. 321–334.
118. Xin, X.-F. *Pseudomonas syringae*: what it takes to be a pathogen / X.-F. Xin, B. Kvitko, S. Y. He // *Nature Rev. Microbiology*. – 2018. – Vol. 16, № 5. – P. 316–328.
119. Гулевский, А. К. Белки-нуклеаторы бактериального происхождения. Регуляция активности и значение в природе и биотехнологии / А. К. Гулевский, Л. И. Релина // *Теорет. и эксперим. криобиология*. – 2010. – Т. 20, № 3. – С. 225–234.
120. Biophysical characterization of soluble *Pseudomonas syringae* ice nucleation protein InaZ fragments / Y. J. Han [et al.] // *Intern. J. of Biological Macromolecules*. – 2017. – Vol. 94. – P. 634–641.
121. Lindow, S. E. The role of bacterial ice nucleation in frost injury to plants / S. E. Lindow // *Annu. Rev. of Phytopathology*. – 1983. – Vol. 21. – P. 363–384.
122. First report of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* associated with bacterial blossom blast on apple (*Malus pumila*) in the United States / K. Gasic [et al.] // *Plant disease*. – 2018. – Vol. 102, № 9. – P. 1848.
123. Molecular epidemiology of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* causing bacterial leaf spot of watermelon and squash in Florida / E. A. Newberry [et al.] // *Plant disease*. – 2018. – Vol. 102. – P. 511–518.
124. *Pseudomonas syringae* Hrp type III secretion system and effector proteins / A. Collmer [et al.] // *Proc. of the Nat. Acad. of Sci. of the USA*. – 2000. – Vol. 97, № 16. – P. 8770–8777.
125. Block, A. Plant targets for *Pseudomonas syringae* type III effectors: virulence targets or guarded decoys? / A. Block, J. R. Alfano // *Current Opinion in Microbiology*. – 2011. – Vol. 14. – P. 39–46.
126. HopH1 effectors of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 and pv. *syringae* B728a induce HR cell death in non-host eggplant *Solanum torvum* / K. Nahar [et al.] // *J. of General Plant Pathology*. – 2021. – Vol. 87. – P. 24–29.
127. Regulation and detection of effectors translocated by *Pseudomonas syringae* / S. W. Hutcheson [et al.] // *Pseudomonas syringae* and related pathogens. Biology and genetic : conf. proc. / ed.: N. S. Iacobellis [et al.]. – Dordrecht, 2003. – P. 147–156.
128. Lelliott, R. A. A determinative scheme for the fluorescent plant pathogenic *Pseudomonas* / R. A. Lelliott, E. Billing, A. C. Hayward // *J. of Appl. Bacteriology*. – 1966. – Vol. 29, № 3. – P. 470–489.
129. Copper as signal for alginate synthesis in *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / S. P. Kidambi [et al.] // *Appl. a. Environmental Microbiology*. – 1995. – Vol. 61, № 6. – P. 2172–2179.
130. AlgR functions in algC expression and virulence in *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / A. Peñaloza-Vázquez [et al.] // *Microbiology*. – 2004. – Vol. 150. – P. 2727–2737.
131. Biological role of EPS from *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* UMAF0158 extracellular matrix, focusing on a Psl-like polysaccharide / Z. Heredia-Ponce [et al.] // *NPJ Biofilms a. Microbiomes*. – 2020. – Vol. 6 (1). – Art. 37. <https://doi.org/10.1038/s41522-020-00148-6>
132. Involvement of the exopolysaccharide alginate in the virulence and epiphytic fitness of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / J. Yu [et al.] // *Molecular microbiology*. – 1999. – Vol. 33, № 4. – P. 712–720.

133. Contribution of alginate and levan production to biofilm formation by *Pseudomonas syringae* / H. Laue [et al.] // Microbiology. – 2006. – Vol. 152. – P. 2909–2918.
134. *Pseudomonas syringae* addresses distinct environmental challenges during plant infection through the coordinated deployment of polysaccharides / P. S. Krishna [et al.] // J. of Experimental Botany. – 2022. – Vol. 73, № 7. – P. 2206–2221.
135. Expression of extra-cellular levansucrase in *Pseudomonas syringae* is controlled by the in planta fitness-promoting metabolic repressor HexR / A. Mehmood [et al.] // BMC Microbiology. – 2015. – Vol. 15. – Art. 48. <https://doi.org/10.1186/s12866-015-0349-0>
136. Complete genome assembly of the levan-positive strain PVFi1 of *Pseudomonas savastanoi* pv. *savastanoi* isolated from olive knots in Central Italy / S. Turco [et al.] // Environmental Microbiology Rep. – 2022. – Vol. 14. – Art. 2. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.13048>
137. Li, H. Characterization and mutational analysis of three allelic lsc genes encoding levansucrase in *Pseudomonas syringae* / H. Li, M. S. Ullrich // J. of Bacteriology. – 2001. – Vol. 183. – Art. 11. – P. 3282–3292.
138. Phytobacteriology : principles and practice / ed. J. D. Janse. – Cambridge : CABI, 2005. – 366 p.
139. Gross, M. Demonstration of levan and alginate in bean plants (*Phaseolus vulgaris*) infected by *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* / M. Gross, K. Rudolph // J. of Phytopathology. – 1987. – Vol. 120, iss. 1. – P. 9–19.
140. Желдакова, Р. А. Фитопатогенные микроорганизмы : учеб.-метод. комплекс / Р. А. Желдакова, В. Е. Мямин. – Минск : БГУ, 2006. – 116 с.
141. Ertimurtaş, D. Classical and molecular diagnosis of *Pseudomonas syringae* pathovars causing bacterial canker on stone fruits / D. Ertimurtaş, H. Özaktan // J. of Turkish Phytopathology. – 2020. – Vol. 49, № 3. – P. 55–61.
142. Diversity, pathogenicity and biocontrol efficacy of *Pseudomonas syringae* isolated from plants in northern Jordan / F. A. Almomani [et al.] // Romanian Biotechnological Letters. – 2022. – Vol. 27, № 1. – P. 3264–3269.
143. Rapid evaluation of pathogenicity in *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* with a lilac tissue culture bioassay and syringomycin DNA probes / H. J. Scheck [et al.] // Plant Disease. – 1997. – Vol. 81, № 8. – P. 905–910.
144. *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* from cool climate Australian grapevine vineyards: new phylogroup PG02f associated with bacterial inflorescence rot / S. J. Hall [et al.] // Plant Pathology. – 2019. – Vol. 68, iss. 2. – P. 312–322.
145. Lindow, S. E. Bacterial ice nucleation: a factor in frost injury to plants / S. E. Lindow, D. C. Arny, C. D. Upper // Plant Physiology. – 1982. – Vol. 70, iss. 4. – P. 1084–1089.
146. Identification of genes involved in the glycosylation of modified viosamine of flagellins in *Pseudomonas syringae* by mass spectrometry / M. Yamamoto [et al.] // Genes. – 2011. – Vol. 2. – P. 788–803.
147. Polysaccharides of *pseudomonas* pathovar strains that infect pea, tomato, and soya bean / S. Datta [et al.] // Current microbiology. – 2004. – Vol. 49, № 1. – P. 35–41.
148. Diversity of pathogenic *Pseudomonas* isolated from citrus in Tunisia / M. Oueslati [et al.] // AMB Express. – 2020. – Vol. 10. – Art. 198. <https://doi.org/10.1186/s13568-020-01134-z>
149. Jagannadham, M. V. Identification of outer membrane proteins from an Antarctic bacterium *Pseudomonas syringae* Lz4W / M. V. Jagannadham, E. F. Abou-Eladab, H. M. Kulkarni // Molecular & Cellular Proteomics. – 2011. – Vol. 10, iss. 6. <https://doi.org/10.1074/mcp.M110.004549>
150. Афанасьев, М. В. MALDI-ToF масс-спектрометрический анализ для идентификации возбудителей чумы, холеры и туляремии / М. В. Афанасьев, Л. В. Миронова, С. В. Балахонов // Молекуляр. генетика, микробиология и вирусология. – 2015. – № 2. – С. 3–8.
151. Sorensen, K. N. PCR detection of cyclic lipodepsinonapeptide-producing *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* and similarity of strains / K. N. Sorensen, K.-H. Kim, J. Y. Takemoto // Appl. a. Environmental Microbiology. – 1998. – Vol. 64, № 1. – P. 226–230.
152. Quigley, N. B. *SyrD* is required for syringomycin production by *Pseudomonas syringae* pathovar *syringae* and is related to a family of ATP-binding secretion proteins / N. B. Quigley, Y.-Y. Mo, D. C. Gross // Molecular Microbiology. – 1993. – Vol. 9, № 4. – P. 787–801.
153. Khezri, M. Identification and characterization of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* strains from various plants and geographical regions / M. Khezri, M. Mohammadi // J. of Plant Protection Res. – 2018. – Vol. 58, № 4. – P. 354–361.
154. Doolotkeldieva, T. Characterization of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* from diseased stone fruits in Kyrgyzstan and testing of biological agents against pathogen / T. Doolotkeldieva, S. Bobusheva // Intern. J. of Phytopathology. – 2020. – Vol. 9, № 2. – P. 71–91.
155. Kerkoud, M. Rapid diagnostic of *Pseudomonas syringae* pv. *papulans*, the causal agent of blister spot of apple, by polymerase chain reaction using specifically designed hrpL gene primers / M. Kerkoud, C. Manceau, J. P. Paulin // Phytopathology. – 2002. – Vol. 92, № 10. – P. 1077–1083.
156. Попкова, К. В. Общая фитопатология : учеб. для вузов / К. В. Попкова. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Дрофа, 2005. – 445 с.
157. Valencia-Botin, A. J. Review of the studies and interactions of *Pseudomonas syringae* pathovars on wheat / A. J. Valencia-Botin, M. E. Cisneros-López // Intern. J. of Agronomy. – 2012. – Vol. 2012, iss. 1. – Art. 692350. <https://doi.org/10.1155/2012/692350>
158. Чувствительность фитопатогенных бактерий *Erwinia amylovora* и *Pseudomonas syringae* к медьсодержащим фунгицидам / А. А. Джаймурзина [и др.] // Защита картофеля. – 2014. – № 2. – С. 33–35.
159. Гольшин, Н. М. Фунгициды / Н. М. Гольшин. – М. : Колос, 1993. – 319 с.
160. Bender, C. L. Indigenous plasmids in *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*: conjugative transfer and role in copper resistance / C. L. Bender, D. A. Cooksey // J. of Bacteriology. – 1986. – Vol. 165, № 2. – P. 534–541.

161. Streptomycin resistance of *Pseudomonas syringae* pv. *papulans* in apple orchards and its association with a conjugative plasmid / T. J. Burr [et al.] // *Phytopathology*. – 1988. – Vol. 78, № 4. – P. 410–413.
162. Copper Resistance in *Pseudomonas syringae* strains isolated from mango is encoded mainly by plasmids / F. M. Cazorla [et al.] // *Phytopathology*. – 2002. – Vol. 92, № 8. – P. 909–916.
163. Characterization of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* isolated from mango in Sicily and occurrence of copper-resistant strains / D. Aiello [et al.] // *J. of Plant Pathology*. – 2015. – Vol. 97, № 2. – P. 273–282.
164. Tarakanov, R. I. Genetic and phenotypical diversity of *Pseudomonas syringae* population in the Russian Federation / R. I. Tarakanov, A. N. Ignatov, F. S.-U. Dzhililov // *Brazilian J. of Biology*. – 2022. – Vol. 84. – Art. e264224. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.264224>
165. Spotts, R. A. Copper, oxy tetracycline, and streptomycin resistance of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* strains from pear orchards in Oregon and Washington / R. A. Spotts, L. A. Cervantes // *Plant Disease*. – 1995. – Vol. 79, № 11. – P. 1132–1135.
166. Epiphytic fitness of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* on mango trees is increased by 62-Kb plasmids / F. M. Cazorla [et al.] // *Pseudomonas syringae* and related pathogens. Biology and genetic : conf. proc. / ed.: N. S. Iacobellis [et al.]. – Dordrecht, 2003. – P. 79–88.
167. Copper-tolerance in *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* and *Xanthomonas* spp. and the control of diseases associated with these pathogens in tomato and pepper. A systematic literature review / K. Griffin [et al.] // *Crop protection*. – 2017. – Vol. 96. – P. 144–150.
168. Huang, T. C. Characterization of plasmids that encode streptomycin resistance in bacterial epiphytes of apple / T. C. Huang, T. J. Burr // *J. of Appl. Microbiology*. – 1999. – Vol. 86 (5). – P. 741–751.
169. Cameron, A. *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*: chemical control, resistance mechanisms and possible alternatives / A. Cameron, V. Sarojini // *Plant Pathology*. – 2014. – Vol. 63, iss. 1. <https://doi.org/10.1111/ppa.12066>
170. Chiou, C. S. Nucleotide sequence analysis of a transposon (Tn5393) carrying streptomycin resistance genes in *Erwinia amylovora* and other gram-negative bacteria / C. S. Chiou, A. L. Jones // *J. of Bacteriology*. – 1993. – Vol. 175, № 3. – P. 732–740.
171. Innovative Delivery of Cu(II) ions by a nanostructured hydroxyapatite: potential application in planta to enhance the sustainable control of *Plasmopara viticola* / E. Battiston [et al.] // *Phytopathology*. – 2019. – Vol. 109 (5). – P. 748–759.
172. Mikiciński, A. Efficacy of fungicides and essential oils against bacterial diseases of fruit trees / A. Mikiciński, P. Sobiczewski, S. Berzyński // *J. of Plant Protection Res.* – 2012. – Vol. 52, № 4. – P. 467–471.
173. Курилова, Д. А. Сравнительная оценка эффективности тирамсодержащих фунгицидов в отношении бактериоза семян сои / Д. А. Курилова // *Рисоводство*. – 2021. – Т. 53, № 4. – С. 62–65.
174. Горобей, И. М. Проблема бактериозов растений и подходы к ее решению / И. М. Горобей, Г. М. Осипова // *Сиб. вестн. с.-х. науки*. – 2017. – Т. 47, № 4. – С. 94–102.
175. Conlin, K. C. Effectiveness of selected chemicals in inhibiting *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* *in vitro* and in controlling bacterial speck / K. C. Conlin, S. M. McCarter // *Plant Disease*. – 1983. – Vol. 67, № 6. – P. 639–644.
176. Tarakanov, R. I. Using of essential oils and plant extracts against *Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea* and *Curtobacterium flaccumfaciens* pv. *flaccumfaciens* on Soybean / R. I. Tarakanov, F. S.-U. Dzhililov // *Plants (Basel)*. – 2022. – Vol. 11 (21). – P. 2989.
177. Seed and soil treatments with a natural fungicide product against some fungal and bacterial diseases of vegetables [Electronic resource]. – Mode of access: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/pdf/10.5555/20063209990>. – Date of access: 28.04.2023.
178. Identification and characterization of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*, a causative bacterium of apple canker in Korea / S. Lee [et al.] // *The Plant Pathology J.* – 2023. – Vol. 39 (1). – P. 88–107.
179. Carbal, J. P. Mode of antibacterial action of dodine (dodecylguanidine monoacetate) in *Pseudomonas syringae* / J. P. Cabral // *Canad. J. of Microbiology*. – 1992. – Vol. 38, № 2. – P. 115–123.
180. Carbal, J. P. Damage to the cytoplasmic membrane and cell death caused by dodine (dodecylguanidine monoacetate) in *Pseudomonas syringae* ATCC 12271 / J. P. Cabral // *Antimicrobial agents and chemotherapy*. – 1991. – Vol. 35, № 2. – P. 341–344.
181. Cabral, J. P. Dodecylguanidine monoacetate (dodine) causes severe membrane damage in *Pseudomonas syringae* above the critical micelle concentration / J. P. Carbal // *J. of Basic Microbiology*. – 1993. – Vol. 33, № 4. – P. 219–225.
182. Moragrega, C. Evaluation of drench treatments with phosphonate derivatives against *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* on pear under controlled environment conditions / C. Moragrega, C. Manceau, E. Montesinos // *Europ. J. of Plant Pathology*. – 1998. – Vol. 104 (2). – P. 171–180.
183. Postiva fungicide technical bulletin [Electronic resource]. – Mode of access: [https://assets.greencastonline.com/pdf/media/syng\\_7180\\_1\\_4\\_Postiva\\_TechBulletin\\_final\\_LR\\_singles.pdf](https://assets.greencastonline.com/pdf/media/syng_7180_1_4_Postiva_TechBulletin_final_LR_singles.pdf). – Date of access: 29.04.2023.
184. Miravis® Era Co-Pack. Safety data sheet [Electronic resource]. – Mode of access: [https://assets.syngenta.ca/pdf/ca/msds/Miravis\\_Era\\_copack\\_en\\_sds.pdf](https://assets.syngenta.ca/pdf/ca/msds/Miravis_Era_copack_en_sds.pdf). – Date of access: 29.04.2023.
185. Bactericidal compounds controlling growth of the plant pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*, which forms biofilms composed of a novel exopolysaccharide / S. Ghods [et al.] // *Appl. a. Environmental Microbiology*. – 2015. – Vol. 81, № 12. – P. 4026–4036.
186. Honório, A. P. Effect of Bayfolan® copper on the control of *Pseudomonas syringae* pv. *garcae* *in vitro* / A. P. Honório, R. R. Goulartm, E. M. Baquião // *Rev. Agrogeambiental*. – 2019. – Vol. 11, № 4. – P. 43–51.
187. Javadi-Dodaran, N. Isolation and characterization of bacterial endophytes from weeds against *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* causing bacterial canker of stone fruit trees / N. Javadi-Dodaran, R. Khakvar, N. Aliasgarzad // *Fundamental a. Appl. Agriculture*. – 2022. – Vol. 7, № 2. – P. 104–111.

188. Mougou, I. Biocontrol of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* affecting citrus orchards in Tunisia by using indigenous *Bacillus* spp. and garlic extract / I. Mougou, N. Boughalleb-Mhamdi // *Egypt. J. of Biological Pest Control*. – 2018. – Vol. 28. – Art. 60. <https://doi.org/10.1186/s41938-018-0061-0>
189. Wangspa, R. Role of ergosterol in growth inhibition of *Saccharomyces cerevisiae* by syringomycin E / R. Wangspa, J. Y. Takemoto // *FEMS Microbiology Letters*. – 1998. – Vol. 167 (2). – P. 215–220.
190. Popović, T. Antagonistic activity of *Bacillus* and *Pseudomonas* soil isolates against *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* / T. Popović // *Proc. of the intern. symp. on current trends in plant protection, Belgrade, Serbia, 25–28th Sept. 2012 / Inst. for Plant Protection a. Environment*, 2012. – P. 352–356.
191. Конструирование бактериофагового препарата для биоконтроля *Pseudomonas syringae* в растениеводстве / В. Д. Васильев [и др.] // *Вестн. Ульян. гос. с.-х. акад.* – 2020. – С. 130–137.
192. Самойлова, А. Бактериофаги *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* перспективные в подавлении развития бактериального рака плодовых / А. Самойлова // *Genetica, fiziologia și ameliorarea plantelor : VIIth Intern. sci. conf., Chișinău, Moldova, 4–5 octombrie 2021*. – P. 327 – 329. <https://doi.org/10.53040/gppb7.2021.88>
193. Григорцевич, Л. Н. Бактериофаг против возбудителя бактериоза плодовых / Л. Н. Григорцевич, А. Ф. Былинский // *Актуальные проблемы биологической защиты растений : материалы науч.-практ. конф., Минск, 12–14 нояб. 1998 г. / М-во сел. хоз-ва и продовольствия Респ. Беларусь, Акад. аграр. наук Респ. Беларусь, Белорус. науч.-исслед. ин-т защиты растений*. – Минск, 1998. – С. 46.
194. Григорцевич, Л. Н. Биологические средства в интегрированной системе защиты от болезней семечковых культур / Л. Н. Григорцевич // *Эколого-экономические основы усовершенствования интегрированных систем защиты растений от вредителей, болезней и сорняков : тез. докл. науч.-произв. конф., посвящ. 25-летию БелНИИЗР, Минск – Прилуки, 14–16 февр. 1996 г. / Белорус. науч.-исслед. ин-т защиты растений*. – Минск, 1996. – Ч. 1. – С. 106–107.
195. Григорцевич, Л. Н. Эффективность лечебных замазок при залечивании ран, вызванных возбудителями раковых заболеваний / Л. Н. Григорцевич, В. Н. Копица // *Современные проблемы плодоводства : тез. докл. науч. конф., посвящ. 70-летию Белорус. науч.-исслед. ин-та плодоводства, Самохваловичи, 9–13 окт. 1995 г. / Мин. сел. хоз-ва и продовольствия Респ. Беларусь, Акад. аграр. наук Респ. Беларусь, Белорус. науч.-исслед. ин-т плодоводства ; редкол.: В. А. Самусь (гл. ред.) [и др.]*. – Самохваловичи, 1995. – С. 96–97.
196. Оптимизация технологических параметров культивирования бактериофагов, перспективных для контроля фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas* / Т. А. Пилипчук [и др.] // *Eurasian J. of Appl. Biotechnology*. – 2021. – Т. 3. – С. 28–40.
197. Пилипчук, Т. А. Особенности молекулярно-генетической организации *Pseudomonas* Phage БИМ BV-45 Д / Т. А. Пилипчук, А. Э. Охремчук, Э. И. Коломиец // *Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. біял. навук*. – 2022. – Т. 67, № 2. – С. 190–196.
198. Study on antibacterial effect of essential oils of six plant species against *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* Van Hall 1902 and *Pseudomonas fluorescens* Migula 1894 / B. Shabani [et al.] // *J. of Plant Pathology*. – 2019. – Vol. 101 (3). – P. 671–675.
199. Kokoskova, B. Effectiveness of plant essential oils against *Erwinia amylovora*, *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* and associated saprophytic bacteria on/in host plants / B. Kokoskova, D. Pouvova, R. Pavela // *J. of Plant Pathology*. – 2011. – Vol. 93, № 1. – P. 133–139.
200. A volatile signal controls virulence in the plant pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* and a strategy for infection control in organic farming [Electronic resource]. – Mode of access: <https://europepmc.org/article/PPR/PPR215706>. – Date of access: 29.04.2023.
201. Коновалова, Н. А. Устойчивость груши к бактериальному раку и парше / Н. А. Коновалова // *Защита растений в Республиках Прибалтики и Белоруссии : тез. докл. науч.-практ. конф., 25–26 сент. 1985 г. / Запад. отд-ние Всесоюз. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина [и др.] ; редкол.: В. А. Щербakov (науч. ред. и сост.) [и др.]*, Таллин, 1985. – Ч. II. – С. 30–31.
202. Susceptibility of European pear cultivars to *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* using immature fruit and detached leaf assays / C. Moragrega [et al.] // *Europ. J. of Plant Pathology*. – 2003. – Vol. 109. – P. 319–326.
203. Bedford, K. E. Use of a detached leaf bioassay for screening sweet cherry cultivars for bacterial canker resistance / K. E. Bedford, P. L. Sholberg, F. Kappel // *Acta Horticulturae*. – 2003. – Vol. 622. – P. 365–368. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2003.622.37>

## BACTERIAL CANKER OF FRUIT PLANTS (*PSEUDOMONAS SYRINGAE* PV. *SYRINGAE*)

V. Y. LAGONENKO

### Abstract

The review article provides information on the spread and major symptoms of bacterial canker that is one of the most dangerous diseases of fruit plants caused by the phytopathogenic bacteria *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*. Data on the development cycle, virulence factors and methods for identifying the pathogen, as well as on disease control measures, including the use of chemical and biological plant protection products, are given. The article presents basic information about the resistance of varieties and hybrids to bacterial canker in the natural environment and in vitro conditions.

**Keywords:** *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*, Pss, bacterial canker, fruit plants bacteriosis, identification of bacterial canker agent, control of bacterial canker.

Поступила в редакцию 18.06.2024