

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ПАТОГЕНЫ КАРТОФЕЛЯ РОДА *Dickeya*: МИНИ-ОБЗОР ПО СИСТЕМАТИКЕ И ЭТИОЛОГИИ ЗАБОЛЕВАНИЙ*

А.Н. ИГНАТОВ¹, А.М. ЛАЗАРЕВ², Ю.С. ПАНЫЧЕВА^{1, 3}, Н.А. ПРОВОРОВ⁴,
В.К. ЧЕБОТАРЬ⁴

В последние годы в Российской Федерации отмечают значительные изменения видового состава возбудителей бактериозов картофеля (*Solanum tuberosum* L.) и усиление их вредоносности. Это связано с завозом в страну инфицированного посадочного материала и климатическими изменениями, благоприятными для развития бактериозов, перезимовки патогенов и их переносчиков (насекомых, клещей и нематод), а также с отсутствием в интегрированной защите растений препаратов с бактерицидным действием. Бактерии семейства *Enterobacteriaceae* вызывают черную ножку, гниль стеблей в поле и мягкую гниль картофеля в хранилищах. В умеренных широтах основными возбудителями бактериозов картофеля считались два вида рода *Pectobacterium* — *Pectobacterium atrosepticum* (возбудитель черной ножки картофеля) и *P. carotovorum* (возбудитель мягких гнилей картофеля и овощных культур) (А.Н. Игнатов с соавт., 2015). Однако в последние годы во многих странах отмечено поражение картофеля новыми представителями рода *Dickeya*, которых долгое время считали возбудителями болезней декоративных и овощных культур. Подробное изучение возбудителей рода *Dickeya* показало, что эта группа бактерий поражает многие виды растений, включая экономически важные сельскохозяйственные культуры (I.K. Toth с соавт., 2011). Штаммы различались по кругу растений-хозяев, патогенности и фенотипическим свойствам. Установлено, что европейские штаммы, выделенные на картофеле в 1979-1994 годы, в основном относятся к виду *D. dianthicola*, приспособленному к регионам с умеренным климатом. Тем не менее, с 2005 года варианты *Dickeya* III биотипа, отнесенные к новому виду *D. solani*, были обнаружены на картофеле в Европе и стали одними из наиболее агрессивных патогенов этой культуры. Уточнение таксономического положения и разнообразия внутри видов рода *Dickeya* (*D. chrysanthemi*, *D. dadantii*, *D. dianthicola*, *D. dieffenbachiae*, *D. paradisiaca*, *D. zaeae*, *D. solani*) дает основания для разработки новых методов диагностики и борьбы с этими фитопатогенами (L. Tsrog с соавт., 2011). За исключением *D. dieffenbachiae*, все виды рода могут поражать картофель. В ряде областей европейской части России выделены и диагностированы штаммы *D. dianthicola* и *D. solani* (А.Н. Карлов с соавт., 2010, 2011; А.М. Лазарев, 2013), секвенирование геномов которых показало их идентичность с бактериями, изолированными в некоторых странах западной Европы и в Латинской Америке (С.В. Виноградова с соавт., 2014). Считается, что *D. dianthicola* и *D. solani* перешли на картофель с овощных культур в начале 1990-х годов. Сейчас они поражают растения в большинстве европейских стран, США, Южной Америке, Африке и Азии. На территории России эти бактерии стали причиной серьезных потерь урожая картофеля в последние годы. В 2009-2013 годах было отмечено ежегодное 2-кратное увеличение зараженности партий картофеля этими патогенами. Таким образом, всего за 4 года распространенность возбудителей рода *Dickeya* в партиях семенного картофеля в России возросла с 3 до 26-28 % (А.Н. Игнатов с соавт., 2015). Защита картофеля от этих патогенов основана на выбраковке зараженного материала и профилактике заражения на всех этапах технологического цикла семеноводства картофеля. Устойчивые сорта пока не обнаружены.

Ключевые слова: картофель, бактериоз, черная ножка, мягкая гниль, *Pectobacterium*, *Dickeya*.

В последние годы в Российской Федерации отмечают значительные изменения видового состава возбудителей бактериозов растений и усиление их вредоносности. В первую очередь это связано с завозом в страну зараженного посевного и посадочного материала, во вторую — с климатическими изменениями, благоприятными для развития бактериозов, перезимовки патогенов и их переносчиков (насекомых, клещей и нематод), в третью — с отсутствием химических препаратов, имеющих значимое бактерицидное действие (1). Недостаточная информированность о разнообразии этих патогенов часто не позволяет оценить возможный ущерб от болезней и выбрать правильную стратегию для подбора защитных мероприятий.

Мы провели анализ доступной информации о распространении,

* Изучение патогенных свойств бактерий поддержано программой «Картофелеводство», их молекулярно-генетическая характеристика — проектом РНФ № 14-26-00094П.

вредоносности и генетическом разнообразии новых возбудителей бактериозов картофеля рода *Dickeya*, представляющей интерес для разработки методов диагностики и борьбы с этими фитопатогенами.

Возбудители черной ножки и мокрой гнили принадлежат к группе пектолитических энтеробактерий, включающей виды рода *Pectobacterium* (ранее *Erwinia*). В комплекс видов *P. carotovorum* входят подвиды *P. carotovorum* subsp. *actinidiae*, *P. carotovorum* subsp. *brasiliense*, *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* и *P. carotovorum* subsp. *odoriferum*. От *P. carotovorum* обособлены *P. atrosepticum*, *P. betavascularum* и *P. wasabiae*. Некоторые новые виды были описаны для определенных растений-хозяев: *P. aroidearum*, *P. cacticida*, *P. parmentieri* (2, 3). Ранее в состав рода *Pectobacterium* входил полиморфный вид фитопатогенных бактерий *P. chrysanthemi* (4), перенесенный в 2005 году в отдельный род *Dickeya* (5) на основании анализа комплекса фенотипических и генетических признаков.

Бактерии *Dickeya dianthicola* и *D. solani*, распространение которых на картофеле на территории Российской Федерации было впервые описано в 2009 году (6), стали причиной серьезных потерь урожая этой культуры. К настоящему времени патогены рода *Dickeya* обнаружены во всех регионах РФ (1, 6-8). В 2009-2013 годах зараженность партий картофеля в каждый последующий год увеличивалась 2-кратно. Всего за 4 года распространенность возбудителей рода *Dickeya* в партиях семенного картофеля возросла с 3 до 26-28 % (1).

Полногеномное секвенирование двух штаммов *D. solani* D12 и Dfil, выделенных в России в 2009 году (9), показало, что они имеют практически полную гомологию со штаммом IPO 2222(T), обнаруженным в Нидерландах (10). Следовательно, наиболее вероятная причина проникновения *D. solani* в РФ — завоз зараженного посадочного материала картофеля из стран Западной Европы, где в 2007 году была отмечена обширная эпифитотия черной ножки картофеля на семеноводческих полях (11). Российские штаммы *D. dianthicola* также имели высокую генетическую однородность и близость к типовым культурам, выделенным ранее в Латинской Америке и Европе (3).

Свое первоначальное название вид *P. (Erwinia) chrysanthemi* (4) получил как возбудитель бактериоза хризантемы. Дальнейшие исследования показали, что эти микроорганизмы служат причиной болезней растений по меньшей мере из 16 семейств двудольных и 10 — однодольных (5, 12, 13). R.A. Lelliott и R.S. Dickey (13) разделили вид *P. chrysanthemi* на 6 патовариантов (патоваров) — *chrysanthemi*, *dianthicola*, *dieffenbachiae*, *paradisiaca*, *parthenii* и *zeae*, основываясь на их хозяйской специфичности.

Анализ результатов ДНК-гибридизации и изучения биохимических характеристик пектолитических бактерий привел к отделению видов группы *P. chrysanthemi* от рода *Pectobacterium* с новым родовым названием *Dickeya* в честь выдающегося микробиолога R.S. Dickey (5), посвятившего много лет исследованию этой бактерии (13, 14). К настоящему времени, согласно официальной микробиологической номенклатуре LPSN (List of prokaryotic names with standing in nomenclature) (15), род *Dickeya* четко разграничен на следующие виды: *D. aquatica*, *D. chrysanthemi*, *D. dadantii*, *D. dadantii* subsp. *dadantii*, *D. dadantii* subsp. *dieffenbachiae*, *D. dianthicola*, *D. fangzhongdai*, *D. paradisiaca*, *D. solani*, *D. zeae*. Все *Dickeya* spp. (кроме *D. paradisiaca*) выделяют из культурных и декоративных растений, в том числе импортируемых в Россию из разных стран (16).

В таблице приведены наиболее часто поражаемые видами *Dickeya* spp. растения-хозяева с обозначением синонимов.

Растения-хозяева бактерий рода *Dickeya* (11, 12, 14)

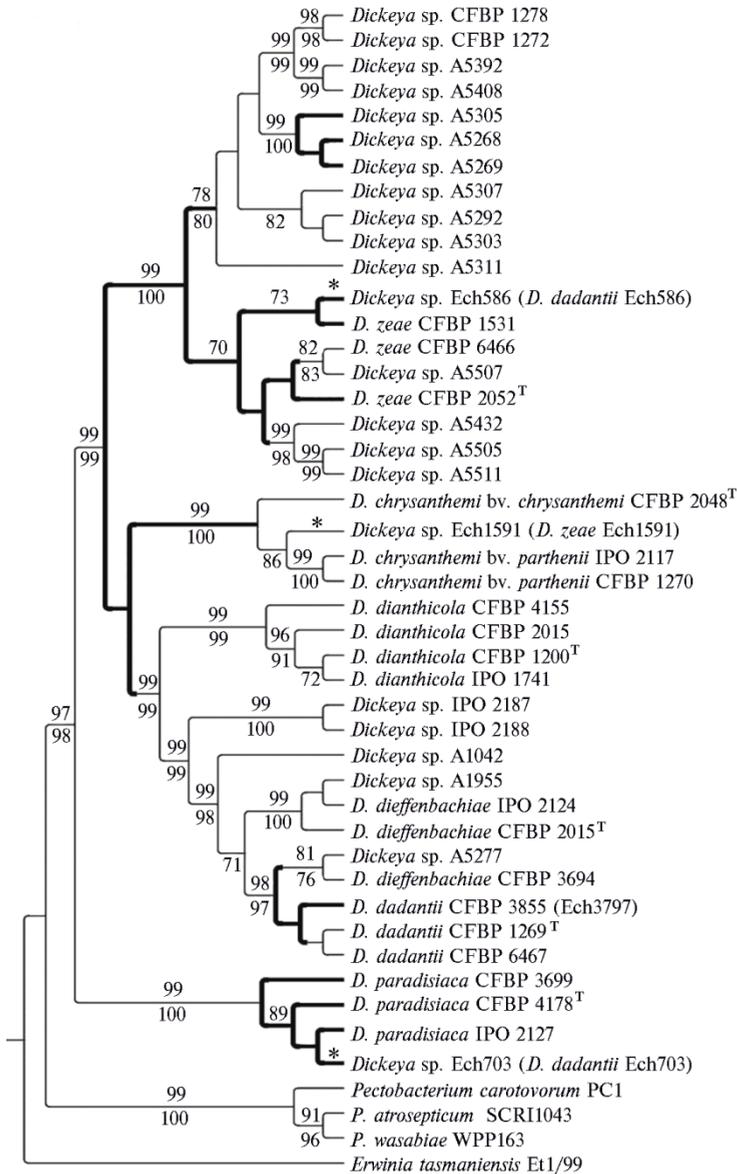
Вид	Растения-хозяева
<i>Dickeya dianthicola</i> [син.: <i>Pectobacterium</i> (<i>Erwinia</i>) <i>chrysanthem</i> , биовары I, VII, IX; <i>E. chrysanthem</i> pv. <i>dianthicola</i>]	Гвоздика китайская, картофель, томат, цикорий, артишок, георгин, гиацинт, ирис, каланхоэ
<i>D. dadantii</i> [син.: <i>P. (E.) chrysanthem</i> , биовары III и VIII]	Пеларгония, картофель, батат, ананас, банан, виды гвоздики, эуфорбия, сенполия, кукуруза, филодендрон, спинадасус (чертов плющ), крестовник, эрингиум (синеголовник), сингониум (гусиная лапка)
<i>D. zea</i> [син.: <i>P. (E.) chrysanthem</i> , биовары III и VIII]	Кукуруза, картофель, ананас, банан, табак, рис, брахиария, хризантема, пшеница, виды гвоздик, ктенанте, ахмея (эхмея), спинадасус, капуста, диффенбахия
<i>D. chrysanthem</i> bv. <i>chrysanthem</i> [син.: <i>P. (E.) chrysanthem</i> , V биовар; <i>P. (E.) chrysanthem</i> pv. <i>chrysanthem</i>]	Хризантема, цикорий, томат, подсолнечник, картофель, морковь, патрениум (дикий хинин), эуфорбия
<i>D. paradisiaca</i> [син.: <i>P. (E.) chrysanthem</i> , IV биовар; <i>P. (E.) chrysanthem</i> pv. <i>paradisiaca</i> ; <i>E. aradisiaca</i> ; <i>Brenneria paradisiaca</i>]	Банан
<i>D. dieffenbachiae</i> [син.: <i>E. chrysanthem</i> , II биовар; <i>P. (E.) chrysanthem</i> pv. <i>dieffenbachiae</i>]	Диффенбахия, томат
<i>D. fangzhongdai</i>	Груша
<i>D. aquatic</i>	Растение-хозяин не идентифицировано

С точки зрения эволюции род *Dickeya* монофилетичен и представляет сестринскую кладу для рода *Pectobacterium* (рис.), вместе они существенно отличаются от других фитопатогенных и свободноживущих энтеробактерий (17). Кроме видов, аналогичных ранее описанным патовариантам *P. chrysanthem* (*D. chrysanthem*, *dadantii*, *dieffenbachiae*, *dianthicola*, *paradisiaca*, *zea*), группа европейских исследователей поместила ряд штаммов так называемого III биовара, вызывавших новое заболевание картофеля в Западной Европе, в новый вид — *D. solani* (18). Микроорганизмы *D. solani* имеют высокую агрессивность и вызывают характерные симптомы болезни на картофеле (водянистая гниль стебля). Несколько позднее был идентифицирован вид, часто выделяемый из речной воды, но пока ни разу не обнаруженный в растениях, — *D. aquatica* (19), и совсем недавно описан последний из известных видов рода *Dickeya* — *D. fangzhongdai* (20), вызывающий заболевание груши.

Первое появление *D. dianthicola* (под названием *E. chrysanthem*) на картофеле было отмечено в Нидерландах в 1972 году (11). Затем патоген фиксировали в Израиле (21), Швеции (2), Швейцарии (22), Испании (23), Финляндии (24), Франции, Англии (25), Польше (26), Греции (27) и Японии (28). Имеются сведения о присутствии *Dickeya* spp. в Шотландии, Дании, Венгрии, Германии и Бельгии (5). В то же время в большинстве европейских стран потери, связанные с *D. dianthicola*, долго оставались незначительными, за исключением Швейцарии, где поражение картофеля *Dickeya* spp. было описано как преобладающее еще в 1992 году (22). Во время полевых испытаний в Финляндии (29) при сравнении прямых потерь от *D. dianthicola* и *D. solani* не выявили значительных различий (5-6 %) при поражении клубней, зато отмечали серьезное поражение стеблей вторым патогеном (73 % против 20 %). В результате трехлетних исследований R. Czajkowski с соавт. (30) не обнаружено различий в заболеваемости картофеля при инфицировании *D. solani* или *D. dianthicola*. Однако в другой работе отмечено, что ущерб от *D. solani* превышал потери от *D. dianthicola*, *P. atrosepticum* и *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* (5).

Симптоматика нового бактериоза картофеля в значительной мере сходна с признаками черной ножки стеблей и мягкой гнили клубней, вызываемой бактериями рода *Pectobacterium*. В отличие от них, *D. dianthicola* вызывает мокрую гниль клубней при более высокой температуре (оптимально при 27 °C), а *D. solani* — в основном увядание стеблей (водянистая

гниль) и поражение сосудистого кольца в клубнях, что напоминает развитие кольцевой (возбудитель *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus*) или бурой (*Ralstonia solanacearum*) гнили картофеля. Штаммы *Dickeya* spp. способны вызвать поражение растений при более низкой инфекционной нагрузке, чем *Pectobacterium*, поскольку они имеют больше возможностей для распространения через сосудистую ткань и характеризуются значительно большей агрессивностью.



Филогенетическое дерево бактерий рода *Dickeya*, построенное по объединенным последовательностям генов *dnaA*, *dnaJ*, *dnaX* и *recN* (17). Звездочкой отмечены штаммы *Dickeya*, первоначально определенные как *D. dadantii* (Ech586, Ech703) или *D. zeae* (Ech1591). T — типовые штаммы видов. Ветви филогенетического дерева, различающиеся при построении по некоторым генам и объединенным последовательностям, выделены жирными линиями. Значения бутстрэпа $\geq 70\%$ показаны выше ветвей — для дерева, построенного методом максимальной парсимонии, ниже — для метода максимального правдоподобия.

Предвсходовое развитие клубневой инфекции или ее раннее послевсходовое проявление обычно сопровождается поражением материн-

ского (семенного) клубня и ведет к гибели кустов. При оптимальной для патогена температуре растения отстают в росте, их листья желтеют, становятся мелкими, жесткими и складываются вдоль средней жилки. Побеги располагаются под острым углом к стеблю и тянутся вверх, а его нижняя часть приобретает цвет от желто-коричневого до темного. Пораженные растения легко выдергиваются из почвы. При низкой температуре зараженное растение может не отставать в росте от здоровых, однако при потеплении стебель внезапно темнеет от земли до верхних листьев, листья поникают и постепенно увядают без изменения окраски. Через столоны бактерии проникают в клубни, часть которых загнивает. Как и в случае возбудителей бактериального увядания и кольцевой гнили, патогены рода *Dickeya* стимулируют рост сапрофитных и слабопатогенных микроорганизмов на пораженных клубнях. Обычно зараженные клубни остаются без симптомов до весны, при этом инфекция находится в скрытом (латентном) виде в столонной части и в сосудистом кольце вплоть до высадки в поле весной (2). Количество молодых клубней с латентной формой инфекции зависит от степени проявления черной ножки на растениях в течение вегетационного периода. В отдельные годы до 75 % клубней под большим кустом оказываются носителями фитопатогенных бактерий. При неблагоприятных для патогена климатических условиях (сухая прохладная погода) болезнь не развивается, бактерии из посадочного клубня через растение и столоны проникают без видимых признаков в дочерние клубни (30).

J.K. Toth с соавт. (11) отмечают способность видов *Dickeya* spp., в отличие от холодолюбивого *P. atrosepticum*, поражать картофель в субтропических регионах (например, в Северной Америке, Северной Африке, Израиле и на юге Европы). Высказывается предположение, что глобальные климатические изменения (особенно повышение температуры весной и осенью) могут усугубить проблему с распространением новых видов, особенно *D. solani*, который на протяжении последних 5–6 лет вызывает наибольшие потери урожая картофеля в Европе.

Заболевания черной ножкой и мягкой гнилью визуально отличаются от других болезней картофеля. Однако в жарких и сухих условиях симптоматику бактериоза, вызванного *D. dianthicola* или *D. solani*, легко спутать с признаками болезней, вызываемыми *Verticillium dahliae*, или ускоренным старением растений (21).

При заражении растений патогенами *Dickeya* spp. важно знать источники инфекции, чтобы успешно ограничивать их дальнейшее распространение. Существуют два способа распространения бактерий *D. dianthicola* и *D. solani*: передача через посевной материал картофеля и другие растения-хозяева, а также перенос патогенов через дождевую, поливную воду и вредителей-векторов. Из-за широкого круга растений-хозяев (в том числе декоративных) *D. dianthicola* и *D. solani* могут получить дальнейшее распространение в мире не только при торговле семенным и продовольственным картофелем, но и через продажу цветочных культур (11). Так, имеются сообщения о выделении *D. dianthicola* из декоративных растений-хозяев в США, Колумбии, Японии и Новой Зеландии (11). Известны факты выживания *Dickeya* spp. в паслене сладко-горьком (*Solanum dulcamara*) в Швеции (31). В Израиле детально проанализирован бессимптомный растительный материал местных сорных видов на наличие *Dickeya* spp. и выявлено заражение сныти круглой (*Cyperus rotundus*) с частотой от 6,7 до 14,3 % пораженных растений (32).

Имеются сведения о заболеваниях картофеля, вызванных разными видами *Dickeya* ssp.: *D. chrysanthemi* выделен в США и на Тайване (25, 26),

D. dianthicola — в Бразилии (26), Перу (25, 28) и Зимбабве (34), *D. zeaе* — в Австралии и Папуа-Новой Гвинее (25, 35). Представители вида *D. zeaе* были изолированы из речной воды в Шотландии и Англии, но не обнаружены на картофеле (11). Бактерии *Dickeya* spp., выделенные из растений картофеля в Краснодарском и Ставропольском крае, принадлежали к *D. dadantii* (А.Н. Игнатов, неопубликованные данные).

Многочисленные исследования свидетельствуют, что как минимум один вид рода *Dickeya* (*D. dadantii*) тесно связан с насекомыми-фитофагами. Многочисленные исследования свидетельствуют, что как минимум один вид рода *Dickeya* (*D. dadantii*) тесно связан с насекомыми-фитофагами. Он заражает гороховую тлю (*Acyrtosiphon pisum*) и характеризуется патогенностью для трех других видов насекомых (дрозофилы *Melanogaster*, *Sitophilus oryzae* и *Spodoptera littoralis*) (36, 37). Перенос инфекции насекомыми возможен даже при кратковременном питании на растениях.

По сравнению с микроорганизмом *P. carotovorum* бактерии *Dickeya* spp. менее морозостойки в почве, зато успешнее выживают в воде (35).

В настоящее время отсутствуют надежные сведения об устойчивости сортов картофеля к *Dickeya* spp. Так, I.K. Toth с соавт. (11) показали, что все испытанные в Великобритании сорта были восприимчивы к *D. dianthicola*. Выявлено, что бактерии *D. solani* способны колонизировать корни растений картофеля в течение суток независимо от наличия повреждений. Патоген обнаруживали в столонах и стеблях через 15 сут после инфицирования почвы. Также сообщалось, что *Dickeya* spp. активнее колонизирует сосудистую систему растений картофеля, чем *P. atrosepticum* (11, 38).

Предложено проводить сравнительную оценку агрессивности тестируемых штаммов *D. solani*, измеряя массу пораженной ткани клубневых биопроб (инкубация 48 ч при 30 °С) (39). Тем не менее, остается ряд вопросов, в частности о взаимоотношениях *Dickeya* spp. с другими фитопатогенами, особенно в состоянии латентной инфекции, что имеет чрезвычайно важное значение для разработки методов защиты растений и показателей зараженности семенного картофеля при принятии новых промышленных стандартов.

При широком распространении *D. dianthicola* и *D. solani* на картофеле в большинстве областей нашей страны нельзя исключать переход этих патогенов в ближайшем будущем на томат и другие растения в защищенном грунте (11, 12, 14). Хотя биологические особенности бактерий этих видов неплохо изучены и создана коллекция их российских штаммов, видовой состав патогенов всего рода *Dickeya* на территории Российской Федерации пока детально не определен. Отечественным карантинным службам необходимо уделять особое внимание этим микроорганизмам в виду закупок партий импортного картофеля из государств, где виды *Dickeya* spp. имеют значительное распространение. К сожалению, ни ранее использовавшиеся, ни недавно принятые правила оценки зараженности семенного картофеля возбудителями черной ножки (ГОСТ 33996-2016), не делают различий между *Dickeya* spp. и *Pectobacterium* spp., что привело к стремительному распространению *Dickeya* spp. в России.

Таким образом, мы провели анализ доступной информации о распространении, вредоносности и генетическом разнообразии новых возбудителей бактериозов картофеля из рода *Dickeya*. Эти сведения представляют интерес для разработки методов диагностики чистоты семенного материала и борьбы с болезнями картофеля. На фоне высокого заражения семенного картофеля другими бактериальными патогенами крайне важно усилить внимание к зараженности семян новыми видами, которые имеют

значительный потенциал для распространения, адаптации к местным условиям и увеличения вредоносности в Российской Федерации, но не причислены к объектам, регулируемым международными и национальными карантинными организациями.

¹ООО ИЦ «ФитоИнженерия»,

141880 Россия, Московская обл., Дмитровский р-н, с. Рогачево,
ул. Московская, 58,
e-mail: a.ignatov@phytoengineering.ru ✉;

²ФГБНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии,

127550 Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 42,
e-mail: j.panycheva@phytoengineering.ru;

³ФГБНУ Всероссийский НИИ защиты растений,

196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбельского, 3,
e-mail: allazar54@mail.ru;

⁴ФГБНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии,

196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбельского, 3,
e-mail: provorovnik@yandex.ru, vladchebotar@rambler.ru

Поступила в редакцию
10 октября 2017 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2018, V. 53, № 1, pp. 123-131

POTATO PHYTOPATOGENS OF GENUS *Dickeya* — A MINI REVIEW OF SYSTEMATICS AND ETIOLOGY OF DISEASES

A.N. Ignatov¹, A.M. Lazarev², J.S. Panycheva^{1, 3}, N.A. Provorov⁴, V.K. Chebotar⁴

¹PhytoEngineering Research Center, Ltd, 58, ul. Moskovskaya, Rogachevo, Dmitrov Region, Moscow Province, 141880 Russia, e-mail a.ignatov@phytoengineering.ru (✉ corresponding author);

²All-Russian Research Institute of Plant Protection, Federal Agency for Scientific Organizations, 3, sh. Podbel'skogo, St. Petersburg, 196608 Russia, e-mail allazar54@mail.ru;

³All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology, Federal Agency for Scientific Organizations, 42, ul. Timiryazevskaya, Moscow, 127550 Russia, e-mail j.panycheva@phytoengineering.ru;

⁴All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, Federal Agency for Scientific Organizations, 3, sh. Podbel'skogo, St. Petersburg, 196608 Russia, e-mail provorovnik@yandex.ru, vladchebotar@rambler.ru

ORCID:

Ignatov A.N. orcid.org/0000-0003-2948-753X

Provorov N.A. orcid.org/0000-0001-9091-9384

Lazarev A.M. orcid.org/0000-0002-4282-0141

Chebotar V.K. orcid.org/0000-0001-9762-989X

Panycheva J.S. orcid.org/0000-0001-7537-0805

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported financially by Federal Potato Program (for pathogenic characterization) and by Russian Science Foundation project № 14-26-00094П (for molecular study)

Received October 10, 2017

doi: 10.15389/agrobiology.2018.1.123eng

Abstract

In recent years, plant growers in Russian Federation have met significant changes in species of bacterial pathogens causing economically harmful diseases of potatoes that is associated with the import of infected planting material, recent climatic changes favorable for bacterial disease development, over-wintering of the pathogens and their vectors (insects, mites and nematodes), and with lack of bactericidal pesticides for integrated plant protection. Damage of potato plants (*Solanum tuberosum* L.) by *Enterobacteriaceae* family is one of the greatest problems in production of seed and food potatoes. The bacteria cause a black leg, wet rotting of the stem in the field, and soft rot of potato tubers in storage. In temperate climate, the bacterial diseases of potatoes was usually caused by two species of genus *Pectobacterium*, *Pectobacterium atrosepticum* as a pathogen of black leg of potato, and *Pectobacterium carotovorum* causing a soft rot of potato and different vegetable crops (A.N. Ignatov et al., 2015). However, recently, many countries have faced the spreading on potato fields of new enterobacteria of genus *Dickeya*, which has been normally considered as pathogen of ornamentals and vegetables, particularly in countries of tropical and subtropical climate. A detailed study of genus *Dickeya* has shown that this diverse group of bacteria affects a number of plant species, including many economically important crops (I.K. Toth et al., 2011). The strains differed in attacked host plants, and phenotypic properties. It was found that strains isolated from European potato fields in years 1979-1994 were mainly related to *D. dianthicola*, the species well-adapted to temperate climatic regions. However, since 2005, the variants of *Dickeya*'s biotype III, referred to the new species *D. solani* were detected on potato in Europe, and soon became one of the most aggressive pathogens of this crop. Clarification of the taxonomic position and diversity within species of the genus *Dickeya*

(*D. chrysanthemi*, *D. dadantii*, *D. dianthicola*, *D. dieffenbachiae*, *D. paradisiaca*, *D. zaeae*, *D. solani*) gives a chance for development of new methods of diagnostics and control measures against these pathogens (L. Tsrer et al., 2011). Except for *D. dieffenbachiae*, all the species of this genus can affect potatoes. Infection of *D. dianthicola* and *D. solani* has been already reported in some regions of the European part of the Russian Federation (A.N. Karlov et al., 2010, 2011; A.M. Lazarev, 2013), and genome sequencing of the isolated bacteria showed their identity with strains of this genus isolated in Western Europe and Latin America (S.V. Vinogradova et al., 2014). The spreading of these pathogens abroad and in Russia, data on taxonomic position and description of their biological properties, and sources of infection, created ground for development of control measures against them. It is believed that *D. dianthicola* and *D. solani* have aroused as potato pathogens moving from vegetable crops in the early 1990s. Now they are striking plants in European countries, USA, South America, Africa and Asia. *D. dianthicola* and *D. solani*, first described at the territory of the Russian Federation in 2009, cause serious potato losses in Russia in recent years. In 2009-2013, the annual two-fold increase of contamination of seed potatoes by these pathogens was documented. Thus, in just 4 years, the prevalence of pathogens of the genus *Dickeya* in potato seed lots in Russia increased from 3 % to 26-28 % (A.N. Ignatov et al., 2015). Control of these pathogens on potato is based on the rejection of contaminated material and prevention of contamination at all stages of the technological cycle of seed potatoes. Potato varieties resistant to these pathogens have not been yet discovered.

Keywords: potatoes, bacterial diseases, blackleg, soft rot, *Pectobacterium*, *Dickeya*.

REFERENCES

1. Ignatov A.N., Egorova M.S., Khodykina M.V. *Zashchita i karantin rastenii*, 2015, 5: 6-9 (in Russ.).
2. Persson P. *Soft rot Erwinia species attacking potatoes in Sweden*. Swedish university of agricultural sciences, plant protection reports and dissertations, Uppsala, Sweden, 1991, no. 20.
3. Karlov A.N. *Diagnostika chernoi nozhki kartofelya, vyzvaemoi bakteriyami Dickeya, i geneticheskii polimorfizm shtammov vozbuditelei. Avtorefat kandidatskoi dissertatsii* [Detection of a black potato leg caused by *Dickeya* bacteria, and genetic polymorphism of strains of pathogens. PhD Tesis]. Moscow, 2011 (in Russ.).
4. Burkholder W.D., McFadden L.A., Dimock A.W. A bacterial blight of chrysanthemums. *Phytopathology*, 1953, 43: 522-526.
5. Samson R., Legendre J.B., Christen R., Fischer-Le Saux M., Achouak W., Gardan L. Transfer of *Pectobacterium chrysanthemi* (Burkholder, et al., 1953) Brenner I. 1973 and *Brenneria paradisiaca* to the genus *Dickeya* gen. nov. as *Dickeya chrysanthemi* comb. nov. and *Dickeya paradisiaca* comb. nov. and delineation of four novel species, *Dickeya dadantii* sp. nov., *Dickeya dianthicola* sp. nov., *Dickeya dieffenbachiae* sp. nov. and *Dickeya zaeae* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2005, 55: 1415-1427 (doi: 10.1099/ijs.0.02791-0).
6. Karlov A.N., Zotov V.S., Pekhtereva E.Sh., Matveeva E.V., Dzhililov F.S., Fesenko I.A., Karlov G.I., Ignatov A.N. *Izvestiya TSKHA*, 2010, 3: 134-141 (in Russ.).
7. Karlov A.N., Ignatov A.N., Karlov G.I., Pekhtereva E.Sh., Matveeva E.V., Shaad N.V., Vari-tsev Yu.A., Dzhililov F.S. *Izvestiya TSKHA*, 2011, 3: 38-48 (in Russ.).
8. Lazarev A.M. *Zashchita i karantin rastenii*, 2013, 6: 11-15 (in Russ.).
9. Vinogradova S.V., Kyrova E.I., Ignatov A.N. *Zashchita kartofelya*, 2014, 2: 15-17 (in Russ.).
10. Khayi S., Blin P., Chong T.M., Chan K.G., Faure D. Complete genome anatomy of the emerging potato pathogen *Dickeya solani* type strain IPO 2222(T). *Standards in Genomic Sciences*, 2016, 11: 87 (doi: 10.1186/s40793-016-0208-0).
11. Toth I.K., van der Wolf J.M., Saddler G., Lojkowska E., Hélias V., Pirhonen M., Elphinstone J.G. *Dickeya* species: an emerging problem for potato production in Europe. *Plant Pathol.*, 2011, 60(3): 385-399 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2011.02427.x).
12. Ma B., Hibbing M.E., Kim H.S., Reedy R.M., Yedidia I., Breuer J., Breuer J., Glasner J.D., Perna N.T., Kelman A., Charkowski A.O. Host range and molecular phylogenies of the soft rot enterobacterial genera *Pectobacterium* and *Dickeya*. *Phytopathology*, 2007, 97: 1150-1163 (doi: 10.1094/PHYTO-97-9-1150).
13. Lelliott R.A., Dickey R.S. Genus VII. *Erwinia*. In: *Bergey's manual of systematic bacteriology*. N.R. Krieg, J.G. Holt (eds). Williams & Wilkins, Baltimore, 1984: 469-476.
14. Dickey R.S. *Erwinia chrysanthemi*: a comparative study of phenotypic properties of strains from several hosts and other *Erwinia* species. *Phytopathology*, 1979, 69: 324-329 (doi: 10.1094/Phyto-69-324).
15. *List of prokaryotic names with standing in nomenclature (LPSN)*. Genus *Dickeya*. Available <http://www.bacterio.net/dickeya.html>. Accessed September 30, 2017.
16. Lee Y.-A., Yu C.-P. A differential medium for the isolation and rapid identification of a plant soft rot pathogen, *Erwinia chrysanthemi*. *J. Microbiol Meth.*, 2006, 64: 200-206 (doi: 10.1016/j.mimet.2005.04.031).
17. Marrero G., Schneider K.L., Jenkins D.M., Alvarez A.M. Phylogeny and classification of *Dickeya* based on multilocus sequence analysis. *International Journal of Systematic and Evolutionary*

- Microbiology*, 2013, 63(Pt 9): 3524-3539 (doi: 10.1099/ij.s.0.046490-0).
18. van der Wolf J.M., Nijhuis E.H., Kowalewska M.J., Saddler G.S., Parkinson N., Elphinsto J.N., Pritchard L., Toth I.K., Lojkowska E., Potrykus M., Waleron M., de Vos P., Cleenwerck I., Pirhonen M., Garlant L., Hélias V., Pothier J.F., Pfluger V., Duffy V., Tsrer L., Manulis S. *Dickeya solani* sp. nov., a pectinolytic plant pathogenic bacterium isolated from potato (*Solanum tuberosum*). *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2014, 64(3): 768-774 (doi: 10.1099/ij.s.0.052944-0).
 19. Parkinson N., DeVos P., Pirhonen M., Elphinstone J. *Dickeya aquatica* sp. nov., isolated from water ways. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2014, 64(7): 2264-2266 (doi: 10.1099/ij.s.0.058693-0).
 20. Tian Y., Zhao Y., Yuan X., Yi J., Fan J., Xu Z., Hu B., De Boer S.H., Li X. *Dickeya fangzhongdai* sp. nov., a plant-pathogenic bacterium isolated from pear trees (*Pyrus pyrifolia*). *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2016, 66(8): 2831-2835 (doi: 10.1099/ijsem.0.001060).
 21. Lumb V.M., Pérombelon M.C.M., Zutra D. Studies of a wilt disease of the potato plant in Israel caused by *Erwinia chrysanthemi*. *Plant Pathol.*, 1986, 35: 196-202 (doi: 10.1111/j.1365-3059.1986.tb02004.x).
 22. Cazelles O., Schwarzel R. Survey of bacterial diseases caused by *Erwinia* in seed potato fields in western Switzerland. *Revue Suisse d'Agriculture*, 1992, 24: 215-218.
 23. Palacio-Bielsa A., Cambra M.A., Lopez M.M. Characterisation of potato isolates of *Dickeya chrysanthemi* in Spain by a microtitre system for biovar determination. *Ann. Appl. Biol.*, 2006, 148: 157-164 (doi: 10.1111/j.1744-7348.2006.00045.x).
 24. Laurila J., Ahola V., Lehtinen A., Joutsjoki T., Hannukkala A., Rahkonen A., Pirhonen M. Characterisation of *Dickeya* strains isolated from potato and river water samples in Finland. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2008, 122(2): 213-225 (doi: 10.1007/s10658-008-9274-5).
 25. Parkinson N., Stead D., Bew J., Heeney J., Tsrer (Lahkim) L., Elphinstone J. *Dickeya* species relatedness and clade structure determined by comparison of *recA* sequences. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2009, 59: 2388-2393 (doi: 10.1099/ij.s.0.009258-0).
 26. Stawiak M., Łojkowska E., van der Wolf J.M. First report of bacterial soft rot on potato caused by *Dickeya* sp. (syn. *Erwinia chrysanthemi*) in Poland. *Plant Pathol.*, 2009, 58: 794 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2009.02028.x).
 27. Sarris P.F., Trantas E., Pagoulitou M., Stavrou D., Ververidis F., Goumas D.E. First report of potato blackleg caused by biovar 3 *Dickeya* sp. (*Pectobacterium chrysanthemi*) in Greece. *New Disease Reports*, 2011, 24: 21 (doi: 10.5197/j.2044-0588.2011.024.021).
 28. Suharjo R., Sawada H., Takikawa Y. Phylogenetic study of Japanese *Dickeya* spp. and development of new rapid identification methods using PCR-RFLP. *J. Gen. Plant Pathol.*, 2014, 80(3): 237-254 (doi: 10.1007/s10327-014-0511-9).
 29. Laurila J., Hannukkala A., Nykyri J., Pasanen M., Hélias V., Garlant L., Pirhonen M. Symptoms and yield reduction caused by *Dickeya* spp. strains isolated from potato and river water in Finland. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2010, 126(2): 249-262 (doi: 10.1007/s10658-009-9537-9).
 30. Czajkowski R., Grabe G.J., van der Wolf J.M. Distribution of *Dickeya* spp. and *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* in naturally infected seed potatoes. *Eur. J. Plant Pathol.*, 2009, 125: 263-275 (doi: 10.1007/s10658-009-9480-9).
 31. Olsson K. Detection of *Erwinia* spp. in some Swedish streams. In: *Reports of the International Conference on potato blackleg disease*. D.C. Graham, M.D. Harrison (eds). Oxford, 1985, 1: 45-46.
 32. Tsrer (Lahkim) L., Lebiush S., Erlich O., Ben-Daniel B., van der Wolf J. First report of latent infection of *Cyperus rotundus* caused by a biovar 3 *Dickeya* sp. (Syn. *Erwinia chrysanthemi*) in Israel. *New Disease Reports*, 2010, 22: 14 (doi: 10.5197/j.2044-0588.2010.022.014).
 33. De Lindo L., French E.R., Kelman A. *Erwinia* spp. pathogenic to potatoes in Peru. *American Potato Journal*, 1978, 55: 383.
 34. Ngadze E., Coutinho T.A., van der Waals J.E. First report of soft rot potatoes caused by *Dickeya dadantii* in Zimbabwe. *Plant Dis.*, 2010, 94(10): 1263 (doi: 10.1094/PDIS-05-10-0361).
 35. Cother E.J., Gilbert R.L. Presence of *Erwinia chrysanthemi* in two major river systems and their alpine sources in Australia. *J. Appl. Bacteriol.*, 1990, 69: 729-738 (doi: 10.1111/j.1365-2672.1990.tb01570.x).
 36. Grenier A.-M., Dupont G., Pagès S., Condemine G., Rahbé Y. The phytopathogen *Dickeya dadantii* (*Erwinia chrysanthemi* 3937) is a pathogen of the pea aphid. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2006, 72(3): 1956-1965 (doi: 10.1128/AEM.72.3.1956-1965.2006).
 37. Costechareyre D., Dridi B., Rahbé Y., Condemine G. Cyt toxin expression reveals an inverse regulation of insect and plant virulence factors of *Dickeya dadantii*. *Environ. Microbiol.*, 2010, 12(12): 3290-3301 (doi: 10.1111/j.1462-2920.2010.02305.x).
 38. Czajkowski R., De Boer W.J., Velvis H., van der Wolf J.M. Systemic colonization of potato plants by a soilborne green fluorescent protein-tagged strain of *Dickeya* sp. biovar 3. *Phytopathology*, 2010, 100: 134-142 (doi: 10.1094/PHTO-100-2-0134).
 39. Tsrer (Lahkim) L., Erlich O., Hazanovsky M., Daniel B.B., Zig U., Lebiush S. Detection of *Dickeya* spp. latent infection in potato seed tubers using PCR or ELISA and correlation with disease incidence in commercial field crops under hot-climate conditions. *Plant Pathol.*, 2011, 61(1): 161-168 (doi: 10.1111/j.1365-3059.2011.02492.x).