

编者按:瓜类细菌性果斑病(BFB)是一种侵染瓜类作物的世界性细菌病害,近年来国内外研究进展较快。因此,编辑部特向在BFB的发生流行、检测技术和致病机制方面积累了丰富经验与成果的中国农业科学院植物保护研究所赵廷昌研究员团队组约关于BFB的最新研究进展。由于中国是包括西瓜、甜瓜和黄瓜等葫芦科作物种植面积最大的生产国,总产量占到全世界的60%以上,BFB对中国瓜类产业影响巨大,研究资料丰富,故该团队决定将BFB的研究进展分为国外篇与国内篇分别发表。本期刊发BFB研究进展之国外篇,以飨读者。

## 瓜类细菌性果斑病国外研究新进展

费诺亚<sup>1,2</sup>,陈华民<sup>2</sup>,杨玉文<sup>2</sup>,关巍<sup>2</sup>,刘宝玉<sup>3</sup>,赵廷昌<sup>2</sup>

(1.沈阳农业大学 沈阳 110866; 2.中国农业科学院植物保护研究所 北京 100193;

3.巴彦淖尔市现代农牧事业发展中心 内蒙古巴彦淖尔 015000)

**摘要:**西瓜噬酸菌(*Acidovorax citrulli*)引起的瓜类细菌性果斑病(Bacterial fruit blotch, BFB)是一种世界性病害,严重危害西瓜和甜瓜产业,造成严重经济损失。研究该病害的发生特点、明确其病原菌的致病机制、研发与集成多种防治方法,对于瓜类细菌性果斑病的防治具有重要意义。虽然瓜类细菌性果斑病是瓜类产业发展的重要制约因素之一,但其病原菌致病机制的研究尚不够深入,系统的防治策略也尚未建立。因此,国外学者多年来持续地针对西瓜噬酸菌的特点、检测与防治方法进行了研究。特别是近年来,瓜类细菌性果斑病病原菌的致病机制、检测方法,以及病害的防治方面都取得了新的进展,对近5年国外在瓜类果斑病相关研究中的新发现进行了综述,以期为该病害今后的研究和防治策略提供新的思路。

**关键词:**瓜类细菌性果斑病;致病机制;综合防治

中图分类号:S642+S65

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2022)07-001-05

### Advances of cucurbit bacterial fruit blotch abroad

FEI Nuoya<sup>1,2</sup>, CHEN Huamin<sup>2</sup>, YANG Yuwen<sup>2</sup>, GUAN Wei<sup>2</sup>, LIU Baoyu<sup>3</sup>, ZHAO Tingchang<sup>2</sup>

(1. Shenyang Agricultural University, Shenyang 100086, Liaoning, China; 2. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. Modern Agriculture and Animal-Breeding Development Center of Bayannur, Bayannur 015000, Inner Mongolia, China)

**Abstract:** Bacterial fruit blotch (BFB) caused by *Acidovorax citrulli* is a worldwide disease, which seriously damages the watermelon and melon industry and causes serious economic losses. It is necessary to study the pathogenic mechanisms of *A. citrulli* and the characteristics of BFB, which is also of great significance to develop integrated control strategies for the disease. Although BFB causes serious damage, the pathogenic mechanism of *A. citrulli* is still unclear and the integrated control of BFB is still not established so far. Hence, many scholars focus on researching the mechanism of pathogenesis and developing effective management methods. Especially in recent years, there have been numerous new progress related to BFB research. In this paper, we summarized the new findings in the research of *A. citrulli* in recent 5 years to provide new insights for future research.

**Key words:** Bacterial fruit blotch; Pathogenesis; Management

瓜类细菌性果斑病(Bacterial fruit blotch, BFB)是由西瓜噬酸菌(*Acidovorax citrulli*)引发的高危种传细菌性病害,自1965年首次在美国报道以来<sup>[1]</sup>,不断向其他地区和国家扩散与传播,近几年在法国的瓜德罗普岛、北马其顿共和国等又有新的发现与

报道<sup>[2-3]</sup>,此外,关于西瓜噬酸菌新寄主番茄和茄子的报道也非常值得关注<sup>[4]</sup>。西瓜感染该病原菌后,通常子叶叶缘出现水渍状病斑并沿叶脉发展,斑点周围有黄色晕圈<sup>[5]</sup>。因其发生重、危害广、防治难等特点,多年来科研工作者们对西瓜噬酸菌(*A. citrul-*

收稿日期:2022-03-31;修回日期:2022-05-20

基金项目:新疆生产建设兵团农业领域兵团科技攻关计划项目;科技兴蒙行动重点专项(NMKJXM202107-03);国家西瓜产业技术体系(CARS-25);国家青年基金(31701754);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(S2022XM25);中国农业科学院创新工程;国家重点研发计划(2018YFD0201300, 2017YFD0201608, 2016YFD0201004)

作者简介:费诺亚,女,在读博士研究生,研究方向为植物病原细菌学。E-mail: fei\_nuoya@126.com

通信作者:赵廷昌,男,研究员,研究方向为植物病原细菌学。E-mail: zhaotcg@163.com

li)开展了大量研究。笔者对近5年国外西瓜噬酸菌(*A. citrulli*)的主要研究与报道进行了梳理,有助于制定科学有效的瓜类细菌性果斑病防治策略,并且可在一定程度上探明今后的研究方向。

## 1 西瓜噬酸菌种内分化

西瓜噬酸菌于2008年正式被确立为一个独立的种<sup>[6]</sup>,为变形菌门β-变形菌纲噬酸菌属的一个种。其种内可分为3个亚组,在致病性方面,I组菌株大多数分离自葫芦科的非西瓜寄主,对葫芦科中的几种寄主具有中等致病性或强致病性;而II组菌株大多数分离自西瓜,对西瓜致病性强,但对葫芦科非西瓜寄主致病力弱,且I组和II组西瓜噬酸菌无论是在田间自然发病还是人工接种时都有明显的西瓜和甜瓜寄主偏好,尤其是在果实组织中更明显<sup>[7-8]</sup>;III组为一组弱致病性的菌株,最初发现于印度<sup>[9]</sup>。I组和II组均已代表菌株基因组数据上传至NCBI,在最近的研究中,Yang等<sup>[10]</sup>重新组装了I组菌株M6的基因组数据,发现了一个天然存在的质粒pACM6,而在II型菌株目前未发现类似的质粒存在。

## 2 西瓜噬酸菌的检测

种子传播是BFB的重要传播途径,因此,种子检疫与病原菌检测技术在控制病害中起着重要作用。目前,应用较多的检测技术多基于PCR或血清学方法。

### 2.1 PCR检测

PCR是检测病原菌中最常用的检测方法之一,在西瓜噬酸菌中有报道的PCR检测方法包括传统PCR、多重PCR、实时荧光定量PCR(qRT-PCR)以及交叉引物核酸恒温扩增(cross-priming amplification, CPA)等。与其他检测方法相比,普通PCR检测是较快的检测方式,qRT-PCR则是人工成本较低的方法,且假阳性概率非常低。近年来,新的引物与PCR检测体系不断被开发,Slovareva与Starikova<sup>[11]</sup>基于编码PAS结构域(Per-周期昼夜蛋白-Arnt-芳基羟受体核转运蛋白-Sim-专一蛋白结构域)S-box蛋白的序列,开发了一种新的鉴定西瓜噬酸菌的qPCR检测引物PAS F/R与鉴定方法;Shneider等<sup>[12]</sup>基于富亮氨酸重复核糖核酸抑制酶基因(Leucine-rich repeat ribonuclease inhibitor)设计并应用了新的引物AC-1 F/R对西瓜噬酸菌进行检测。PCR检测还可用于区分西瓜噬酸菌的不同亚组,

Zhao等<sup>[13]</sup>利用不同组的特异性检测引物,建立了双重PCR体系用于检测样品中I组和II组西瓜噬酸菌的分布情况。

### 2.2 血清学检测

基于免疫反应的检测方法在西瓜噬酸菌上的应用也有报道,但传统免疫学方法在灵敏度与准确度方面有一定欠缺,在现代成像技术的加持下,免疫学检测技术的灵敏度与准确性被不断推上新的峰值。侧向流动免疫分析(lateral flow immunoassays, LFA)快速检测试剂盒可以提供半定量结果,提高可重复性,并减少误差。Saisin等<sup>[14]</sup>通过手动优化图像采集设备的参数,如相机曝光时间等,与自动模式设置相比,将西瓜噬酸菌LFA的检测限和灵敏度分别提高了3倍和5倍。

### 2.3 拉曼高光谱成像检测

除上述常见的检测方法外,研究人员也对其他一些检测方法进行了尝试,Hoonsoo等<sup>[15]</sup>认为拉曼高光谱成像技术在检测西瓜噬酸菌种子带菌方面具有较大的潜力,利用400~1800 cm<sup>-1</sup>范围内的拉曼高光谱成像数据,分析确定1 076.8 cm<sup>-1</sup>和437 cm<sup>-1</sup>处的2条谱带可作为区分病菌感染种子和健康种子的最佳拉曼峰,具有快速、准确和非破坏性的优点。

## 3 西瓜噬酸菌的致病机制

虽然瓜类细菌性果斑病目前危害严重,但对致病菌致病机制的研究尚未形成完善的网络。深入了解西瓜噬酸菌致病过程,解析其致病机制,是研发靶向制剂及制定针对性防治策略的重要基础,也是防治果斑病的必由之路。近年来,国外对西瓜噬酸菌致病机制的研究主要集中在三型分泌系统、菌毛等关键致病因子方面。

目前,已经证明西瓜噬酸菌的三型分泌系统(Type III secretion system, T3SS)是其关键致病因子,但其天然寄主西瓜由于遗传操作困难,在寄主与T3SS的互作研究中,很难应用西瓜作为互作对象,严重限制了西瓜噬酸菌T3SS的进一步研究。但随着烟草(*Nicotiana species*)被证明可作为西瓜噬酸菌的寄主并用于研究西瓜噬酸菌T3SS在寄主中的作用机制<sup>[16]</sup>,T3SS效应蛋白(T3SS effectors, T3Es)及其作用靶标逐渐被发掘<sup>[17]</sup>。基于AraC型转录调节因子HrpX对T3Es编码基因的调控以及生物信息分析,Jiménez-Guerrero等<sup>[17]</sup>初步筛选到了7个候选T3Es。2018年,Rosenberg等<sup>[18]</sup>发现功能型IV菌毛(Type IV pilus, T4P)是西瓜噬酸菌致病的

重要因素之一,通过 T4P 转座子突变体文库鉴定了多个突变体的表型,并对 T4P 相关基因功能进行了研究,所有突变体均在定殖能力、致病能力及生物膜形成能力等方面弱于野生型 M6。Kim 等<sup>[19-20]</sup>证实了 *A.citrulli* 中一个假定的双功能分支酸变位酶/预苯酸脱水酶 CmpAc 和假定的 Glycerol-3-Phosphate Dehydrogenase (GlpdAc) 均与西瓜噬酸菌的毒力相关,且证明了 GlpdAc 参与甘油代谢等。

## 4 瓜类细菌性果斑病的防治方法

现阶段,瓜类细菌性果斑病尚无商品化的、有推广价值的抗病品种,当前的很多抗性育种材料仍处于试验阶段或小范围应用中,主要的防治方法仍是农业防治、化学防治与生物防治等。

### 4.1 农业防治

硅肥被广泛应用于农业防治,含硅矿渣肥的施用使甜瓜果斑病的病情指数显著降低了 14%,发生率降低了 12%,改善了土壤肥力、植株生长和营养状况,果肉厚度增加了 8%,可溶性固形物含量增加了 7%。同时,试验中也发现甜瓜不同杂交种之间的硅积累没有差异<sup>[21]</sup>。一些传统的农业防治手段经当代分子生物学技术的揭示,对其有效性与作用机制都有了新的解读。Zhao 等<sup>[13]</sup>研究了温度对西瓜噬酸菌定殖的影响,结果发现,与持续在 28 °C 下培养相比,在 28 °C 下播种并在接种后 3 d 后转移到 40 °C 下的种子果斑病发病率与带菌数量均显著降低;但温度升高对 BFB 幼苗传播率降低的影响是可逆的,将种子从 40 °C 再次转至 28 °C 培养,果斑病发病率重新升高;且在接种后的前 3 d,西瓜噬酸菌对温度最敏感。

### 4.2 化学防治

化学防治和种子处理仍是果斑病比较有效的防治方法,研究表明,利用 ClO<sub>2</sub> 等进行种子处理可在对种子较安全的情况下有效减少种子的带菌量,但一些药剂如铜离子制剂处理可造成西瓜噬酸菌进入存活而不可培养状态(VBNC),若后续条件适宜,仍有复苏的可能<sup>[26]</sup>。乙酸和丙酸蒸气(100 mg·L<sup>-1</sup>;50 °C;相对湿度 43%或 85%)处理 1 h 即对西瓜噬酸菌有显著的抑菌活性,且不会显著影响种子的发芽率<sup>[27]</sup>。

### 4.3 生物防治

针对瓜类细菌性果斑病的生物防治也有诸多研究,目前已有多种生防菌株及其代谢产物被证明对西瓜噬酸菌有抑制效果,荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescence*)、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtil-*

*is*)、溶磷细菌伯克氏菌(*Burkholderia sp.*)、栖稻假单胞菌(*Pseudomonas oryzihabitans*)等及异常毕赤酵母菌(*Pichia anomala*)都可一定程度降低病害发生率<sup>[28-29]</sup>,噬菌体也被认为是潜在的生防材料<sup>[30-31]</sup>。Rahimi-Midani 等<sup>[32]</sup>利用从西瓜、甜瓜和南瓜中采集的样品分离的噬菌体建立了一种潜在的 BFB 生物防治方法。其研究表明,未经噬菌体处理的种子接种西瓜噬酸菌后表现为不萌发或萌发后出现 BFB 症状,相比之下,噬菌体包衣的西瓜种子在接种西瓜噬酸菌后可健康发芽的比例高达 90%。另外,一些生防菌株的代谢产物如哈茨木霉产生的赖氨酸- $\alpha$ -氧化酶<sup>[33]</sup>、新赤壳属的菌株(*Neocosmospora sp.*)产生的萘醌类物质也对西瓜噬酸菌有抑制作用<sup>[34]</sup>,基于比较基因组学等方法,其生防机制也逐渐清晰。但并非所有的生防菌都适用于西瓜噬酸菌,捕食性细菌蛭弧菌及其类似物(*Bdellovibrio and like organisms*, BALOs)会大量捕食其他细菌且杀菌谱较广。近期研究发现,西瓜噬酸菌对蛭弧菌具有一定抗性,Aharon 等<sup>[35]</sup>通过对西瓜噬酸菌菌株 M6 的文库建立与筛选,发现了西瓜噬酸菌编码微小假菌毛蛋白的基因 *gspK* 在其对噬菌蛭弧菌(*Bdellovibrio bacteriovorus*)的抗性方面起重要作用,且与 II 型分泌系统相关。

### 4.4 抗病育种

目前市场上仍未发现具有较高商业价值的瓜类细菌性果斑病抗病品种,因此抗性材料的挖掘是目前瓜类细菌性果斑病抗病育种的首要任务。虽然尚无有价值的抗性材料投入到实际生产中,完全免疫瓜类细菌性果斑病的种质资源还未发现,但最近报道的瓜类对西瓜噬酸菌抗性相关 QTL 为今后抗性品种的发掘与培育指明了方向<sup>[22]</sup>。Islam 等<sup>[23-24]</sup>通过生物测定和表达分析,鉴定了甜瓜基因组中 6 个可能的抗 BFB 候选 R 基因。经进一步功能验证后,这些基因可以通过育种和生物技术手段靶向操纵以提高甜瓜 BFB 抗性。从 491 个分离的 F<sub>2</sub> 甜瓜个体中确定了 BFB 抗性的遗传模式,这些个体由 BFB 抗病(PI 353814)和感病(PI 614596)亲本杂交,F<sub>1</sub> 代均产生抗性,F<sub>2</sub> 代抗病和感病表型分离比例为 3:1。结果表明,BFB 抗性由 1 个单基因显性基因控制。在对 57 个瓜类抗病相关基因的调查中发现,只有在抗病和感病亲本之间显示多态性的 *MELO3C022157* 基因(编码 TIR-NBS-LRR 结构域)被认为是进一步研究的良好候选基因,该基因上显示出多个 InDels 和 SNPs,基于感病材料的一个插入 InDel 标记设计

的 MB157-2,能够在 491 个 F<sub>2</sub> 代和 22 个地方品种/自交系材料中区分抗病和感病材料,检测准确率分别为 98.17%和 100%。这一基于 PCR 的新型共显性 InDel 标记为分子辅助育种提供了一种实用工具,旨在开发抗 BFB 的甜瓜品种。Assunção 等<sup>[25]</sup>鉴定了在不同物候期对细菌性果斑病具有遗传抗性的甜瓜材料,其中材料 I-136 和 A-43 表现出高水平的抗性,其果实没有出现果斑病症状,*A. citrulli* 的种子传播率仅为 0.6%(I-136)和 2.5%(A-43),可以作为果斑病抗性基因的亲本供体。

#### 4.5 综合防治

Azman 等<sup>[36]</sup>综述了近年来瓜类细菌性果斑病在诊断与防治方面的研究结果,可更好地了解这种病害,提出了种子处理-清除病原-抗性品种-种子健康测定-化学防治(Seed treatment-Pathogen exclusion-Resistant cultivar-Seed health testing-Chemical control)五位一体的防控模式,为制定最有效和可持续发展的 BFB 控制策略提供指导。Shirakawa 团队<sup>[37]</sup>报道了该病害在日本的首次发生,并对其防控相关技术进行了研究和开发,基于已有的研究结合日本及中国瓜类的实际种植情况提出了从引种到田间栽培期间的一系列果斑病的防控措施。

## 5 展望

近年来,瓜类细菌性果斑病在病原菌检测、致病机制以及防治等方面的研究取得了很大进展。目前,国外多名学者在进行针对关键致病因子 III 型分泌系统(Type III secretion system, T3SS)的研究。相当长一段时间内,T3SS 的机制研究都受限于寄主西瓜遗传操作体系的不成熟,但随着美国弗吉尼亚理工大学 Traore 等<sup>[16]</sup>证明模式植物烟草可作为西瓜噬酸菌的寄主并用于研究西瓜噬酸菌 T3SS 在寄主中的作用机制,III 型效应蛋白的鉴定工作方面的瓶颈正逐渐被突破,越来越多的 III 型效应蛋白陆续被报道,使得后续 III 型效应蛋白在寄主中的靶标及相关互作研究成为可能。这也是今后西瓜噬酸菌致病机制研究的重要内容。以色列希伯来大学的 Burdman 教授团队,基于调节因子 HrpX 对西瓜噬酸菌 I 组菌株 M6 中的 T3Es 进行了大量的分析与预测,并在后续研究中对预测到的 T3Es 进行了鉴定等工作<sup>[17]</sup>。美国佐治亚大学的 Walcott 教授团队在西瓜噬酸菌的不同组的分型与鉴定方面有较多成果,包括不同组的寄主偏好、遗传特性和分组方法等<sup>[9,13]</sup>,为国内外的其他研究者提供了大量参考。其他一

些国家例如日本和韩国的学者对各类型致病因子的研究也使得西瓜噬酸菌的致病相关调控网络更加明晰,其他一些致病相关基因也丰富了人们对其致病机制的理解。国内与国外各研究团队对果斑病与西瓜噬酸菌的研究各有侧重,但同时也有可以互相借鉴之处,综合各团队对果斑病的研究进展,可以对果斑病有更全面的了解。虽然对西瓜噬酸菌与瓜类细菌性果斑病的研究相对于其他植物病原细菌仍比较滞后,但在现有的研究基础上通过不懈的努力,将能够解开更多关于西瓜噬酸菌的谜题,并对瓜类细菌性果斑病有更全面的认知。

由于西瓜噬酸菌以种子携带形式,通过种子运输等方式进行短距离与长距离传播,因此,对种子的检疫工作非常艰巨且十分重要,已开发的多种检测技术能为种子检测提供技术支持。在病害防治方面,瓜类细菌性果斑病应用较多的仍是化学防治,使用药剂对种子进行处理是目前应用较广且行之有效的防治方法之一,针对该病害发生的现状,筛选出更多安全有效的药剂,将对今后药剂的轮换使用有指导意义。植物抗病性的利用和生物防治手段的开发是更安全的防治果斑病的手段,成为了近年来研究的热点,目前,虽然已经挖掘了部分针对西瓜噬酸菌的抗性材料与生防菌株,具有一定的应用前景,但从试验到应用仍有很长的路要走。为实现瓜类细菌性果斑病在生产上的高效防治,对果斑病菌致病机制的揭示、商品化抗性品种的筛选以及生物防治的机制等研究仍需继续探索。

#### 参考文献

- [1] WEBB R E, GOTH R W. A seedborne bacterium isolated from watermelon[J]. Plant Disease Report, 1965, 49(10): 818-821.
- [2] CUNTY A, AUDUSSEAU C, PAILLARD S, et al. First report of *Acidovorax citrulli*, the causal agent of bacterial fruit blotch, on melon (*Cucumis melo*) in Guadeloupe (France) [J]. Plant Disease, 2018, 103(5): 1017.
- [3] MITREV S, ARSOV E. First report of bacterial fruit blotch on watermelon caused by *Acidovorax citrulli* in the republic of North Macedonia[J]. Plant Disease, 2020, 104(10): 2721.
- [4] CHALUPOWICZ L, REUVEN M, DROR O, et al. Characterization of *Acidovorax citrulli* strains isolated from solanaceous plants[J]. Plant Pathology, 2020, 69: 1787-1797.
- [5] 赵廷昌, 孙福在, 王兵万, 等. 哈密瓜细菌性果斑病原菌鉴定[J]. 植物病理学报, 2001, 31(4): 357-364.
- [6] SCHAAD N W, POSTNIKOVA E, SECHLER A, et al. Reclassification of subspecies of *Acidovorax avenae* as *A. avenae* (Manns 1905) emend., *A. cattleyae* (Pavarino, 1911) comb. nov., *A. citrulli* Schaad et al., 1978) comb. nov., and proposal of *A. oryzae* sp. nov. [J]. Systematic and Applied Microbiology, 2008, 31(6/8): 434-446.
- [7] ECKSHAIN-LEVIN, MUNITZ T, MARIJA Z, et al. Comparative analysis of Type III secreted effector genes reflects diver-

- gence of *Acidovorax citrulli* strains into three distinct lineages[J]. *Phytopathology*, 2014, 104(11):1152-1162.
- [8] ZHAO M, DUTTA B, LUO X, et al. Genetically distinct *Acidovorax citrulli* strains display cucurbit fruit preference under field conditions[J]. *Phytopathology*, 2020, 110(5):973-980.
- [9] ZIVANOVIC M, WALCOTT R R. Further characterization of genetically distinct groups of *Acidovorax citrulli* strains[J]. *Phytopathology*, 2017, 107(1):29-35.
- [10] YANG R, GARCIA D S, MONTAÑO F P, et al. Complete assembly of the genome of an *Acidovorax citrulli* strain reveals a naturally occurring plasmid in this species[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1400.
- [11] SLOVAREVA O Y, STARIKOVA E V. A novel qPCR-based test system for *Acidovorax citrulli* based on the PAS domain S-Box protein gene[J]. *Molecular Genetics Microbiology and Virology*, 2021, 36(2): 100-103.
- [12] SHNEIDER Y A, KARIMOVA E V, SMIRNOVA I P. Method for selection of new primers for identification of the especially dangerous bacterium *Acidovorax citrulli*[J]. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, 2018, 165(6):823-826.
- [13] ZHAO M, WALCOTT R. *Acidovorax citrulli* is sensitive to elevated temperatures during early stages of watermelon seed germination[J]. *Seed science and Technology*, 2020, 48(1): 11-20.
- [14] SAISIN L, AMARIT R, SOMBOONKAEW A, et al. Significant sensitivity improvement for camera-based lateral flow immunoassay readers[J]. *Sensors(Basel)*, 2019, 18(11):4026.
- [15] LEE H, KIM M S, QIN J, et al. Raman hyperspectral imaging for detection of watermelon seeds infected with *Acidovorax citrulli*[J]. *Sensors*, 2017, 17(10):2188.
- [16] TRAORE S M S, ECKSHAIN-LEVI N, MIAO J, et al. *Nicotiana* species as surrogate host for studying the pathogenicity of *Acidovorax citrulli*, the causal agent of bacterial fruit blotch of cucurbits[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2019, 20(6):800-814.
- [17] JIMÉNEZ -GUERRERO I, PÉREZ-MINTAÑO F, DA SILVA G M, et al. Show me your secret (ed) weapons: a multifaceted approach reveals a wide arsenal of type III-secreted effectors in the cucurbit pathogenic bacterium *Acidovorax citrulli* and novel effectors in the *Acidovorax* genus[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2019, 21(1):17-37.
- [18] ROSENBERG T, SALAM B B, BURDMAN S. Association between loss of type IV pilus synthesis ability and phenotypic variation in the cucurbit pathogenic bacterium *Acidovorax citrulli* [J]. *Molecular Plant Microbe Interaction*, 2018, 31(5):548-559.
- [19] KIM M, LEE J, HEO L, et al. Putative bifunctional chorismate mutase/prephenate dehydratase contributes to the virulence of *Acidovorax citrulli*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:1482.
- [20] KIM M, LEE J, HEO L, et al. Proteomic and phenotypic analyses of a putative glycerol-3-phosphate dehydrogenase required for virulence in *Acidovorax citrulli*[J]. *The Plant Pathology Journal*, 2021, 37(1):36-46.
- [21] PRESTON H, NUNES G, PRETSON W, et al. Slag-based silicon fertilizer improves the resistance to bacterial fruit blotch and fruit quality of melon grown under field conditions[J]. *Crop Protection*, 2020, 147:105460.
- [22] BRANHAM S E, LEVI A, KATAWCZIK M L, et al. QTL mapping of resistance to bacterial fruit blotch in *Citrullus amarus*[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(5): 1463-1471.
- [23] ISALM M R, HOSSAIN M R, JESSE D M I, et al. Characterization, identification and expression profiling of genome-wide R-genes in melon and their putative roles in bacterial fruit blotch resistance[J]. *BMC Genetics*, 2020, 21(1):80.
- [24] ISLAM M R, HOSSAIN M R, JESSE D M I, et al. Development of molecular marker linked with bacterial fruit blotch resistance in melon (*Cucumis melo* L.) [J]. *Genes*, 2020, 11(2):220.
- [25] DE ASSUNÇÃO E F, DA CONCEIÇÃO C S, ALEXANDRE E R, et al. New sources of melon accessions with resistance to bacterial fruit blotch at different phenological stages of melon growth and to multiple strains of *Acidovorax citrulli*[J]. *Euphytica*, 2021, 217(5):1-15.
- [26] LEE S, KIM H, BEUCHAT L R, et al. Development of a decontamination method to inactivate *Acidovorax citrulli* on Cucurbitaceae seeds without loss of seed viability[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2019, 99:13.
- [27] SHIN H J, KIM H, BEUCHAT L R, et al. Antimicrobial activities of organic acid vapors against *Acidovorax citrulli*, *Salmonella enterica*, *Escherichia coli* O157:H7, and *Listeria monocytogenes* on Cucurbitaceae seeds[J]. *Food Microbiology*, 2020, 92:103569.
- [28] MAHESH A, RAJ Y D, WOO K S, et al. Biological control of bacterial fruit blotch of watermelon pathogen (*Acidovorax citrulli*) with rhizosphere associated bacteria[J]. *The Plant Pathology Journal*, 2017, 33(3):170-183.
- [29] HORUZ S. *Pseudomonas oryzae* habitans: a potential bacterial antagonist for the management of bacterial fruit blotch (*Acidovorax citrulli*) of cucurbits[J]. *Journal of Plant Pathology*, 2021, 103(3):751-758.
- [30] RAHIMI-MIDANI A, LEE Y S, KANG S W, et al. First isolation and molecular characterization of bacteriophages infecting *Acidovorax citrulli*, the causal agent of bacterial fruit blotch[J]. *Plant Pathology Journal*, 2018, 34(1):59-64.
- [31] RAHIMI-MIDANI A, KIM J O, KIM J H, et al. Potential use of newly isolated bacteriophage as a biocontrol against *Acidovorax citrulli*[J]. *Archives of Microbiology*, 2019, 202:377-389.
- [32] RAHIMI-MIDANI A, CHOI T J. Transport of phage in melon plants and inhibition of progression of bacterial fruit blotch[J]. *Viruses*, 2020, 12(4):477.
- [33] SMIRNOVA I P, KARIMOVA E V, SHNEIDER Y A, et al. L-lysine- $\alpha$ -oxidase: *Acidovorax citrulli* bacterium inhibitor[J]. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, 2018, 164(4):1-3.
- [34] KLOMCHITA, CALDERIN J D, JAIDEE W, et al. Naphthoquinones from *Neocosmospora* sp. — antibiotic activity against *Acidovorax citrulli*, the causative agent of bacterial fruit blotch in watermelon and melon[J]. *Journal of Fungi*, 2021, 7(5):370.
- [35] AHARON E, MOOKHERJEE A, PÉREZ-MONTAÑO F, et al. Secretion systems play a critical role in resistance to predation by *Bdellovibrio bacteriovorus*[J]. *Research in Microbiology*, 2021, 172(7/8):103878.
- [36] AZMAN A, ISMAIL I, JAAFAR N M, et al. Etiology, diagnostic approaches and management strategies of *Acidovorax citrulli*, a bacterial fruit blotch pathogen of cucurbits[J]. *Plant Protection Science*, 2021, 57(2):75-94.
- [37] SHIRAKAWA T. Studies on control of seed borne bacterial vegetable disease: Studies on epidemiology and control of cucurbits bacterial fruit blotch[J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2021, 87(6):408-412.