

Minireview

Enfermedades causadas por Fitoplasmas. Situación en Argentina

Franco Fernández^{1,2}; Florencia Alessio¹; Vanina Bongiorno¹; Ernestina Galdeano³ y Luis Conci^{1,2}

1. Instituto de Patología Vegetal. Centro de Investigaciones Agropecuarias (INTA). Camino 60 cuadras Kmt. 5,5 (X5020ICA). Córdoba. Argentina. Capítulo Centro.
2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Unidad de Fitopatología y Modelización Agrícola (UFYMA), Córdoba.
3. Instituto de Botánica del Nordeste, (CONICET-UNNE), Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste, Sargento Cabral 2131 (3400). Corrientes, Argentina. Capítulo NEA
Correo-e: conci.luis@inta.gob.ar

Resumen

Los fitoplasmas (Mollicutes) son bacterias sin pared celular, no cultivables, habitantes exclusivos del floema en plantas infectadas. Se encuentran también en la hemolinfa de sus insectos vectores, donde además se multiplican y son transmitidos por toda la vida del insecto. Son agentes causales de enfermedades que producen pérdidas en diferentes cultivos de gran importancia económica y han sido citadas en más de 1000 especies de plantas en el planeta. Su clasificación está basada en el análisis de varios genes. Se demostró que estos patógenos han perdido una importante cantidad de genes vitales por evolución reductiva, presentando una importante cantidad de genes para el transporte. El análisis de las secuencias y RFLP del gen 16Sr ribosomal ha permitido establecer una clasificación en grupos y subgrupos, los que presentan distribuciones irregulares en el planeta. Así, en Argentina se han detectado hasta el momento cinco grupos 16Sr (16SrI; III; VII; X; XIII) y numerosos subgrupos propios del cono sur americano, afectando cultivos tan importantes como ajo, duraznero, remolacha, alfalfa, frutilla, peral, paraíso, entre otros. Los síntomas son variables aunque los más frecuentes son: acortamiento de entrenudos, escoba de bruja (sobrebrotamiento), disminución del tamaño foliar, virescencias, filodias, amarillamientos y enrojecimientos. Se han detectado en numerosas malezas, las que podrían estar funcionando no solo como hospedantes alternativos del patógeno sino también como refugio para los insectos vectores. Poco se sabe acerca de los insectos involucrados en los patosistemas de la región, así como de los mecanismos de patogenicidad que operan en estos agentes. El control de este tipo de patógenos se basa en la prevención, control de insectos vectores, eliminación de fuentes de inóculo, uso de genotipos tolerantes y el uso de material libre de patógenos en el caso de cultivos de multiplicación agámica.

Introducción

Los fitoplasmas son bacterias carentes de pared celular, de naturaleza parasítica, biótrofos, endosimbiontes obligados en un hábitat restringido al floema de las plantas infectadas (Fig. 1.A) y a tejidos de los insectos vectores. Se los ha encontrado infectando más de 1000 especies de plantas en el mundo y son responsables de importantes pérdidas económicas, además de las limitaciones en la comercialización, ya que muchos de ellos son causantes de enfermedades consideradas cuarentenarias (revisado por Bertaccini and Lee, 2018). En la naturaleza los fitoplasmas se transmiten de manera

persistente cuando insectos hemípteros, principalmente Cicadélidos (planthoppers), Delfácidos (leafhoppers), Cíxidos y Psílidos, se alimentan de la savia del floema de plantas infectadas. La transmisión es de tipo propagativa donde, luego de la adquisición durante la alimentación sigue un período variable de incubación, en el cual ocurre la multiplicación del patógeno dentro del insecto. Solo si el fitoplasma coloniza las glándulas salivales, este insecto puede transmitir el patógeno y actuar como vector, permaneciendo infectivo el resto de su vida y pudiendo infectar cada vez que se alimenta de una planta sana (Weintraub and Jones, 2010) (Fig. 2). Para que una especie de insecto pueda

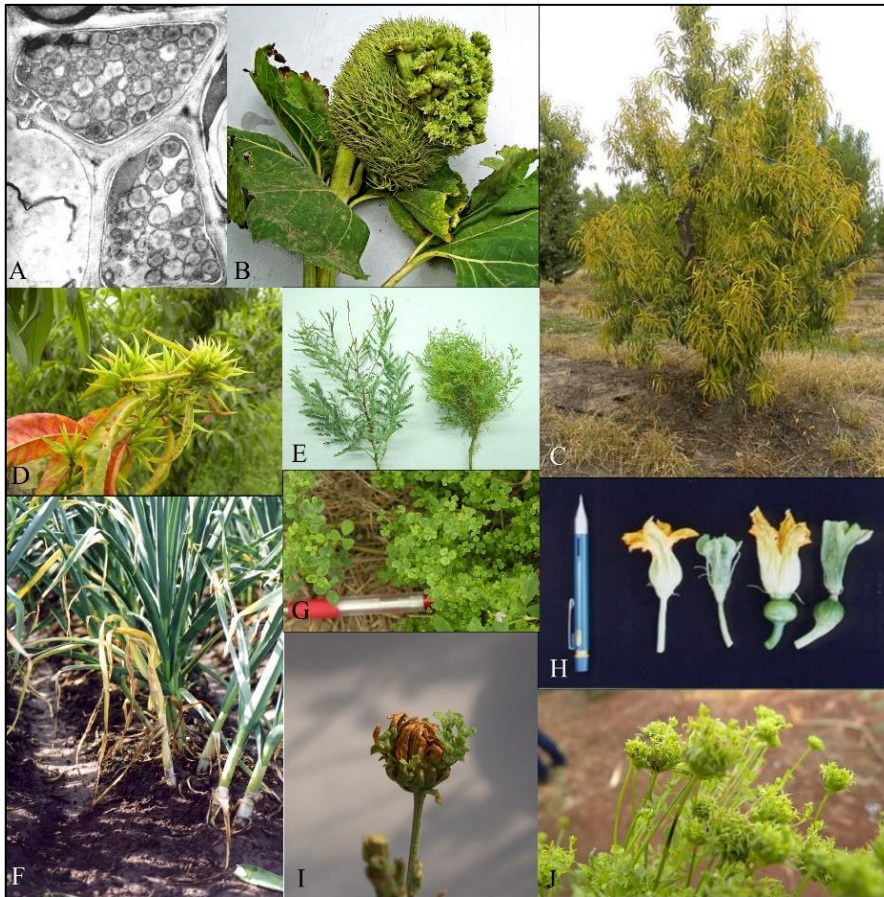


Figura 1. A. Microscopía electrónica de cortes ultrafinos en corte transversal de un tallo. Se observa tejido saturado de cuerpos pleomórficos. Barra=500nm (Microscopio Electrónico; C. Nome). B. Modificaciones florales en girasol (16SrIII-J). C. Amarillamientos y declinamiento en durazneros (16Sr X-C). D. Acortamiento de entrenudos, enrojecimientos, disminución en el tamaño de hojas en duraznero (16SrIII-B). E. Escoba de bruja por sobrebrotamiento y acortamiento de entrenudos en lagaña de perro. F. Amarillamiento y marchitez en ajo Colorado (16SrIII-J). G. Disminución de tamaño foliar, amarillamiento y esterilidad de flores en alfalfa (16SrVII-C). H. Virescencia en flores de zapallito (16SrIII-J). I. Filodia en Crisantemo (16Sr III). J. Escoba de bruja en amor seco

transmitir un fitoplasma en particular, debe existir una interacción precisa entre un grupo particular de proteínas de la membrana del fitoplasma (proteínas inmunodominantes de membrana) y proteínas del insecto (revisado en Konnerth et al., 2016). La transmisión transovarial se ha demostrado solo en algunos grupos particulares de fitoplasmas y no como una característica generalizada en este tipo de patógenos (Tedeschi et al., 2006). La transmisión por semilla biológica ha sido reportada en algunos trabajos científicos, por ejemplo, a partir de semillas de alfalfa, sésamo, maíz, tomate y recientemente de amaranto (Calari et al., 2011; Chung and Jeong, 2014; Noelting et al., 2019). Sin embargo, se desconocen en

profundidad los mecanismos asociados a estos dos últimos tipos de transmisión.

La dificultad del cultivo *in vitro* de estos patógenos ha limitado la profundización en el conocimiento de sus características biológicas, aspectos de su patogenicidad y obstaculizado su clasificación (Lee et al., 2000; Zhao et al., 2015). La amplificación, a través de la técnica de PCR, de una porción del gen 16S ARNr y posterior digestión con enzimas de restricción (PCR-RFLP) permitió sentar las bases de un sistema fiable de clasificación. A su vez, el análisis de la secuencia parcial de genes conservados (16Sr DNA, proteínas ribosomales y otros) determinó que los fitoplasmas constituyen un clado monofilético dentro de la clase *Mollicutes*, más relacionados con *Acholeplasma* y bien diferenciados de *Mycoplasma* y *Spiroplasma* (Lim and Sears, 1989; Zhao et al., 2015). Según el criterio recomendado por el Comité

Internacional de Sistemática de Bacterias (ICSB, 1997), los fitoplasmas deben ser considerados como un género y por lo menos cada grupo 16Sr representar una potencial especie. Considerando que para la clasificación de bacterias no cultivables corresponde aplicar la categoría provisional de *Candidatus* (ICSB, 1995) se propuso *Candidatus* Phytoplasma (IRPCM, 2004). Habitualmente se emplean otros genes menos conservados como marcadores adicionales para una clasificación y diferenciación más exacta, sobre todo entre cepas cercanas (Marcone et al., 2014). El notable avance de la última década en el desarrollo e implementación de tecnologías de secuenciación masiva ha permitido obtener información genómica relevante para fitoplasmas. Los primeros abordajes en la clasificación de estos organismos basada en la información genómica se han realizado con éxito (Cho et al., 2020) permitiendo incluso identificar genes marcadores aptos para MLST (*Multilocus Sequence Typing*), cada vez más utilizado para la clasificación de todo tipo de bacterias. Nuevos linajes han sido identificados y caracterizados durante los últimos 35 años. En el mundo se han delineado al menos 38 grupos 16Sr, más de 130 subgrupos (Pérez-López et al., 2016; Bertaccini and Lee, 2018) y a su vez 44 especies de *Candidatus* Phytoplasma (Namba, 2019).

El estudio del genoma de los fitoplasmas es uno de los enfoques más empleado a la hora de estudiar aspectos básicos de la patogenicidad en estas bacterias. La tecnología y metodología de secuenciación de nueva generación (NGS, *next generation sequencing*) ha permitido secuenciar el genoma completo de 6 fitoplasmas, mientras que otros 16 han sido secuenciados parcialmente, donde solo dos de ellos son fitoplasmas propios de América del sur (Zamorano and Fiore, 2016; Fernández et al., 2020a). El análisis de los genomas ha demostrado que los fitoplasmas tienen una biología única, un genoma pequeño (0,7-1,2kpb) con bajo contenido de Citosina/Guanina, reflejando una evolución reductiva con la pérdida de numerosos genes involucrados en vías metabólicas, considerados fundamentales (Namba, 2019). Se han identificado numerosos genes de proteínas efectoras con rol clave en los mecanismos de patogenicidad, induciendo cambios tanto en plantas hospedantes como en insectos vectores que aumentarían la aptitud biológica del patógeno durante la infección y la dispersión (Hogenhout et al., 2008; Sugio et al., 2011; 2012 Renaudin et al., 2015; Rashidi et al., 2018). La mayoría de estas proteínas de patogenicidad son menores a los 40kDa, lo que estaría indicando que las mismas pueden atravesar el floema y dirigirse hacia otros tejidos en el huésped por fuera del floema (Rumpler et al., 2015). La sintomatología ocasionada por los fitoplasmas se relaciona en parte con el papel que juegan dichas proteínas en la regulación de procesos metabólicos y fisiológicos. Los síntomas incluyen cambios en la coloración (amarillamiento, enrojecimiento), disminución en el tamaño y cambios en la forma de las hojas (acartuchamiento, encrespado) (Fig.1.C.D.G.F; Fig.4). En flores se han observado

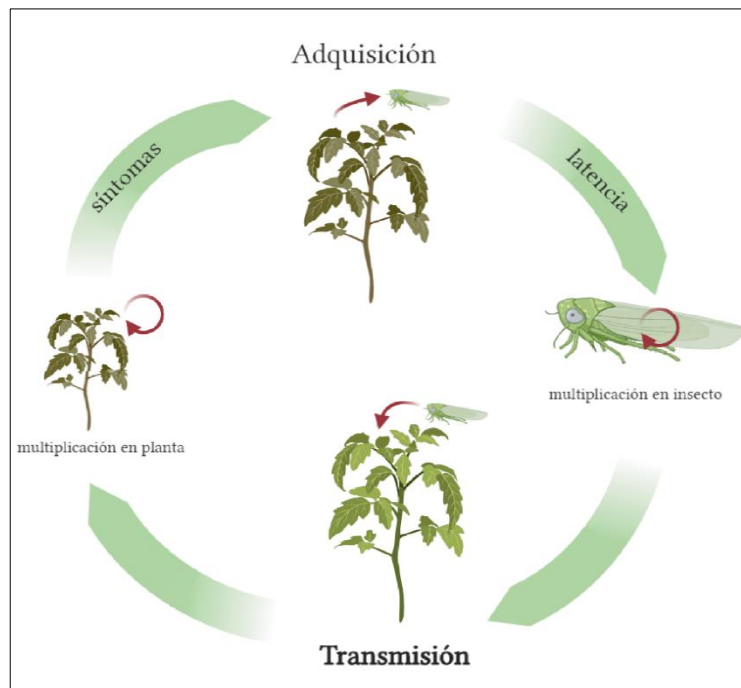


Figura 2. Esquema del mecanismo de dispersión de los fitoplasmas en la naturaleza, mediada por un insecto vector. El insecto se alimenta del floema de una planta infectada (adquisición). Si el insecto es vector de ese fitoplasma, este no solo se multiplica en los diferentes tejidos, sino que es capaz de atravesar numerosas barreras hasta las glándulas salivares luego de un periodo variable de tiempo (latencia). Posteriormente, si el insecto se alimenta de una planta sana, en su saliva transmite el patógeno a otra planta que podría ser o no huésped del patógeno (transmisión), la que luego de unos días puede comenzar a mostrar síntomas.

El estudio del genoma de los fitoplasmas es uno de los enfoques más empleado a la hora de estudiar aspectos básicos de la patogenicidad en estas bacterias. La tecnología y metodología de secuenciación de nueva generación (NGS, *next generation sequencing*) ha permitido secuenciar el genoma completo de 6 fitoplasmas, mientras que otros 16 han sido secuenciados parcialmente, donde solo dos de ellos son fitoplasmas propios de América del sur (Zamorano and Fiore, 2016; Fernández et al., 2020a). El análisis de los genomas ha demostrado que los fitoplasmas tienen una biología única, un genoma pequeño (0,7-1,2kpb) con bajo contenido de Citosina/Guanina, reflejando una evolución reductiva con la pérdida de numerosos genes involucrados en vías metabólicas, considerados fundamentales (Namba, 2019). Se han identificado numerosos genes de proteínas efectoras con rol clave en los mecanismos de patogenicidad, induciendo cambios tanto en plantas hospedantes como en insectos vectores que aumentarían la aptitud biológica del patógeno durante la infección y la dispersión (Hogenhout et al., 2008; Sugio et al., 2011; 2012 Renaudin et al., 2015; Rashidi et al., 2018). La mayoría de estas proteínas de patogenicidad son menores a los 40kDa, lo que estaría indicando que las mismas pueden atravesar el floema y dirigirse hacia otros tejidos en el huésped por fuera del floema (Rumpler et al., 2015). La sintomatología ocasionada por los fitoplasmas se relaciona en parte con el papel que juegan dichas proteínas en la regulación de procesos metabólicos y fisiológicos. Los síntomas incluyen cambios en la coloración (amarillamiento, enrojecimiento), disminución en el tamaño y cambios en la forma de las hojas (acartuchamiento, encrespado) (Fig.1.C.D.G.F; Fig.4). En flores se han observado



Figura 3. A. Síntoma de escoba de bruja en rama negra (acortamiento de entrenudos, sobretamamiento y disminución de lámina foliar). B. Amarillamientos en hojas duraznero y enrojecimiento en peral producido por el mismo fitoplasma 16SrX-C. D. Flor en vinca sana. E-F. Flores de vinca mostrando síntomas de virescencia.

virajes en el color o síntoma de *virescencia* (del color normal al verde) y desarrollo de estructuras vegetativas en reemplazo de las estructuras reproductivas, ocasionando un síntoma conocido como *filodia* (Fig.1.B.H.I; Fig. 3.D.E). Por su parte, en el tallo son característicos los síntomas de sobretamamiento o *escoba de bruja* y acortamiento de entrenudos (Fig. 1.D.E.J; Fig. 3.A). Otros síntomas menos comunes son la muerte progresiva de ramas o *die back* y la esterilidad de flores.

Fitoplasmas en Argentina

Numerosos trabajos muestran una notable diversidad de fitoplasmas en América del sur, muchos de ellos con características únicas, lo que ha permitido proponer nuevos subgrupos y especies *Candidatus* (Fernández et al., 2020b; Conci et al., 2020). En Argentina se han identificado fitoplasmas de 5 grupos 16Sr diferentes (I, III, VII, X y XIII) y numerosos subgrupos, algunos iguales o similares a los reportados en otras áreas del mundo y numerosos subgrupos exclusivos del cono sur americano. Entre las más de 30 especies de plantas hospedadoras se destacan cultivos de importancia económica regional y nacional, así como numerosas malezas, las que podrían actuar como hospedantes alternativos de los

fitoplasmas o como refugio para posibles vectores (Tabla 1). A continuación, se mencionan algunas de las enfermedades más relevantes causadas por fitoplasmas en el país:

Amarillamientos en paraíso (*Melia azedarach* L.)

Árboles de paraíso pertenecientes al arbolado público y miles de hectáreas forestadas con esta especie se han visto drásticamente afectados por la creciente expansión de las enfermedades causadas por fitoplasmas en el país. La enfermedad denominada *Declinamiento del paraíso* (*China tree decline Phytoplasma*; ChTDIII), fue la primera enfermedad causada por este tipo de patógenos descrita en Argentina (previamente denominados MLO's) (Vazquez et al., 1983). Los síntomas comienzan con el amarillamiento de hojas en algunas de las ramas, acortamiento de entrenudos y reducción de la lámina foliar. La aparición de síntomas se inicia en los extremos de la rama, la que muere progresivamente desde el extremo a la base (*die back*). El síntoma se va extendiendo gradualmente, hacia toda la planta y en unos años finaliza con la muerte. Los estudios de distribución establecieron que en toda la región centro y norte del país se encuentran ejemplares afectados por este fitoplasma que pertenece al grupo 16SrIII-B (X-disease) (Gomez et al., 1996; Galdeano et al., 2004; Arneodo et al., 2005). El grupo 16SrIII es el más frecuente en la región y en Argentina (Fig. 4). En la región NE se identificó otro fitoplasma con alta prevalencia que afectó la producción de esta especie, eliminando 18000 ha forestadas con paraíso para producción de madera en la provincia de Misiones. Los síntomas son similares a los del declinamiento, aunque más severos, con amarillamientos más generalizados, marcado acortamiento de entrenudos y sobretamamiento. A esta enfermedad se la llamó *Amarillamiento del paraíso* (*China tree yellowing*; ChTYXIII). Se estableció que este fitoplasma pertenece al grupo 16Sr XIII (MPV) y se le

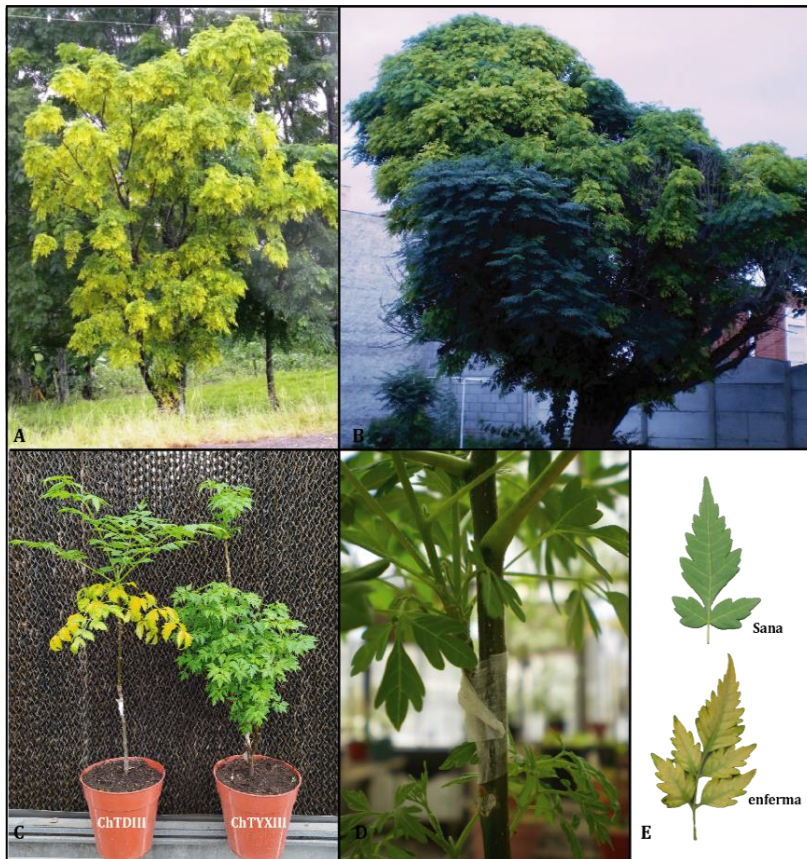


Figura 4. Síntomas de infección por fitoplasmas en paraísos. **A.** Amarillamiento en paraíso gigante infectado con ChTYXIII (C. phytoplasma meliae). **B.** Planta del arbolado publico infectada con el ChTDIII, con síntomas de amarillamiento parcial y diferentes grados de avance. **C.** Infecciones artificiales con ChTDIII y ChTYXIII, mediante injertos bajo condiciones controladas. **D.** Detalle de injerto de púa. **E.** Amarillamiento en hojas de paraíso producido por la infección por fitoplasmas.

asignó un nuevo subgrupo G (Arneodo et al., 2005; 2007) y, por sus características únicas, fue descrito como un nuevo taxón denominado ‘*Candidatus Phytoplasma meliae*’ (Fernández et al., 2016) (Fig. 4).

“Tristeza del ajo” y “Declinamiento de la remolacha”

En el cultivo de ajo (*Allium sativum* L), la principal hortaliza exportable de Argentina, se ha identificado la presencia de un fitoplasma produciendo la enfermedad llamada *Tristeza del ajo* (*Garlic decline*, GDIII). Esta denominación se debe a que la planta enferma presenta marchitez similar a la falta de agua, además de amarillamiento (en ajos tipo Colorado) (Fig. 1.F), enrojecimientos (en ajos tipo Blanco y Morado) y disminución notable en el tamaño y calidad del bulbo (Fig. 5. A. B). La enfermedad ha sido detectada en todas las áreas productoras del país, con

alta prevalencia (23-100%) y baja incidencia (0,03-0,75%) (Galdeano et al., 2009). Este fitoplasma pertenece al grupo 16SrIII (X-disease) subgrupo J (Conci et al., 1998; Galdeano et al., 2004; 2009), que es exclusivo del cono sur americano. Los genotipos de ajo Morado y Blanco son más susceptibles a este patógeno, la incidencia y prevalencia notablemente mayor que en el ajo Colorado. Los cultivares Blanco y Colorado son tradicionalmente plantados en Argentina, mientras que el Morado fue introducido desde Asia hace unos 25 años, representando un alto porcentaje del área cultivada actual. Se determinó que la enfermedad es letal para el cultivo cuando este es afectado tempranamente, sin embargo, la ausencia aparente de un vector eficiente, la eliminación manual de plantas sintomáticas por los productores durante el cultivo, la selección de semilla de calidad y la remisión de la enfermedad durante el almacenamiento reduciría la importancia de la enfermedad (Galdeano et al., 2009).

El mismo fitoplasma 16SrIII-J se ha detectado de manera esporádica afectando plantas de girasol (*Helianthus annus* L) (Guzmán et al., 2014) (Fig. 1.B) y mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) (Fernández et al., 2018). Además, este patógeno está limitando la expansión del cultivo de remolacha forrajera (*Beta vulgaris* subsp. *Rapacea*), utilizada para la producción de leche y carne en el Valle Medio y Valle Inferior de Rio Negro. Afecta también a la remolacha azucarera (*Beta vulgaris* var. *altissima*), acelga (*Beta vulgaris* var. *cicla*) y remolacha hortícola (*Beta vulgaris*). Los síntomas más comunes son marchitamiento de las plantas, amarillamiento, sobrebrotamiento y disminución del

tamaño foliar, produciendo la muerte prematura de la planta con una raíz de menor tamaño y mala calidad (Fernández et al., 2020c) (Fig. 5.D.E). Este mismo fitoplasma (16SrIII-J) ha sido reportado afectando remolacha en Chile (Castro et al., 2000), donde se ha establecido que el cicadélido (Hemíptero) *Paratanus exitiosus* es el vector de la enfermedad (Fig. 5.C). Si bien en Río Negro se ha detectado la presencia de este insecto, no se ha demostrado su rol en la transmisión de la enfermedad. El control de el/los vectores en las primeras etapas del cultivo, la eliminación de malezas que podrían servir de refugio a los insectos y hospedantes alternativos del patógeno, así como la incorporación de enemigos naturales podrían funcionar como estrategia para disminuir la incidencia de la enfermedad en la región, para lo cual es menester conocer al vector y las curvas de población del insecto.



Figura 5. Infecciones con el fitoplasma 16SrIII-J en ajo y Beta vulgaris. **A.** Síntoma de enrojecimiento por infección en ajo Blanco. **B.** Diferencia de tamaño entre cabezas de ajo sanos (izq.) y ajos infectados que sobrevivieron a la infección (der.) (foto: V. Conci). **C.** *Paratanus exitiosus* (desde NMW Image N°. i14139). **D.** Síntomas en plantas de acelga infectadas con fitoplasmas (der.), planta sana (izq.). **E.** Síntoma de decaimiento y amarillamiento en remolacha forrajera (izq.), planta sana

Fitoplasmas en frutilla

En Argentina, la producción de frutilla (*Fragaria x ananassa* Duch) se concentra en las provincias de Tucumán, Santa Fe, Buenos Aires, Jujuy y Corrientes. Los plantines se compran en el exterior y son multiplicados por viveristas en regiones aisladas en el país. El ingreso de material biológico representa un riesgo por la introducción de nuevos patógenos mientras que la multiplicación agámica podría favorecer la concentración y dispersión de patógenos sistémicos durante la comercialización del material y en el cultivo. El estudio de plantas con síntomas sospechosos de infección por fitoplasmas han permitido determinar que existen distintos fitoplasmas afectando este cultivo en las principales áreas productoras del país. Los síntomas observados incluyen desde *virescencia* (viraje en el color de los pétalos hacia el verde), *filodia* (conversión de órganos florales en órganos similares a hojas), amarillamiento, enrojecimiento, superbrotamiento en corona y anomalías en hojas, flores y fruto.

Síntoma de filodia: se identificaron plantas con síntomas de virescencia, hipertrofia de aquenios y el desarrollo de las estructuras vegetativas en las inflorescencias (filodia) que suele impedir la formación normal de la fruta (Fig. 6.C.D). Se asoció con la presencia de un fitoplasma perteneciente al grupo 16SrVII-C y se lo denominó *Argentinean Strawberry Phyllody phytoplasma* (ASP) (Fernández et al., 2012). Es importante notar que el mismo síntoma puede estar causado por factores abióticos como fitotoxicidad, desbalances hormonales, entre otros.

Síntoma de Enrojecimiento: múltiples factores bióticos y abióticos están asociados al enrojecimiento en frutilla, se ha demostrado en el país que ese síntoma además puede ser causado por la presencia de diferentes fitoplasmas.

Las plantas enfermas exhiben una marcada disminución en el tamaño o achaparramiento, hojas maduras abarquilladas, con su cara adaxial de color rojizo, hojas jóvenes y emergentes disminuidas en tamaño y con amarillamiento hacia el borde de la lámina, seguido por la pérdida y deformación de flores y frutos, necrosis y por último la muerte de la planta (Fig. 6. A.B).

Dicha sintomatología está asociada a la presencia de fitoplasmas pertenecientes a 3 grupos 16Sr: 16SrIII (X-disease), 16SrVII (ash yellows) y 16SrXIII (MPV).

Dentro del grupo X-disease (16SrIII), se identificaron 4 subgrupos en frutilla, entre los cuales se menciona al 16SrIII-J, mientras que los 3 restantes constituyen nuevos subgrupos aun sin denominar (Tabla 1). Para homogenizar la nomenclatura, todos los fitoplasmas del grupo X-disease asociados al

síntoma de enrojecimiento en Argentina fueron denominados *Strawberry X-redness* (StrawXR) (Fernández et al., 2017a). Debido a que los patógenos detectados dentro de este grupo 16Sr son exclusivos de la región, se deduce que la infección de frutillas con fitoplasmas del grupo 16SrIII podría deberse a la acción mediada por insectos vectores, probablemente con poca eficiencia o baja densidad de individuos, teniendo en cuenta el bajo porcentaje

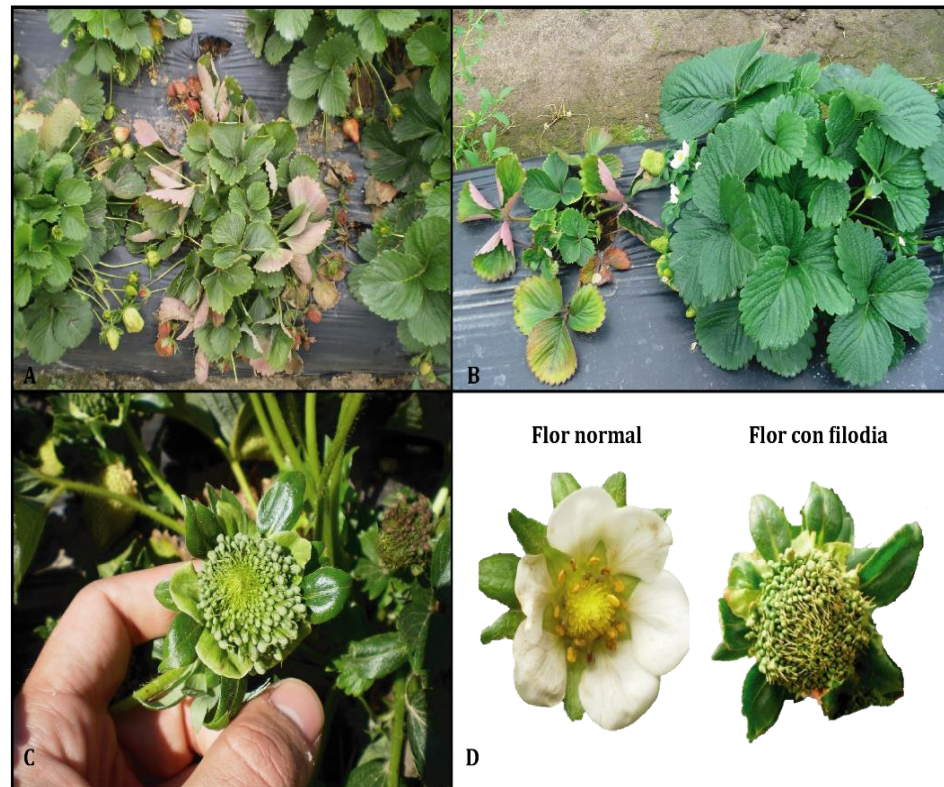


Figura 6. A. Síntomas de enrojecimiento. B. acartuchamiento de hojas, disminución de tamaño foliar. C-D. filodias y virescencias en plantas de frutilla debido a infección con diferentes fitoplasmas.

de plantas que aparecen infectadas en lotes de producción. En relación al grupo 16SrXIII, todos los fitoplasmas asociados a esta sintomatología y pertenecientes al grupo 16SrXIII fueron denominados como *Strawberry Red leaf phytoplasmas* (StrawRL). Se han descrito 2 subgrupos asociados, el 16SrXIII-F y 16SrXIII-A. El subgrupo 16SrXIII-F fue descrito por primera vez en Argentina y en asociación con esta enfermedad en frutilla (Fernández et al., 2015; Fernández, 2015), mientras que el subgrupo 16SrXIII-A ya había sido descrito asociado a virescencia en plantas de frutilla de México (Perez-López and Dumonceaux, 2016; Avendaño-Benequen et al., 2017). Los fitoplasmas asociados al subgrupo 16SrXIII-A, descritos en el cultivo de frutilla en Argentina, se han registrado en el cv. Camarosa, el cual es importado como plantín desde la región de California (Estados Unidos) para luego ser multiplicado vegetativamente en viveros del país. Dadas estas consideraciones, sumadas al hecho de que no existe registro de fitoplasmas del subgrupo 16SrXIII-A presentes en Argentina ni en América del sur, sería factible especular que dichos fitoplasmas hayan sido introducidos en las plantas madre.

Si bien se han identificado diferentes fitoplasmas en el cultivo y con alta prevalencia, la baja incidencia en las diferentes zonas productoras permite pensar que no existen poblaciones importantes de insectos que transmitan este tipo de patógenos. El control estricto de la sanidad de las plantas madres cuando ingresan y durante su multiplicación es una de las claves para evitar su difusión. Esta situación pone de manifiesto la necesidad de ajustar métodos de detección sensibles y sencillos, promoviendo las medidas de control sanitario masivo de esta clase de patógenos en plantas madres provenientes de viveros del exterior, o en el movimiento regional.

Fitoplasmas en frutales de carozo y pepita

En los valles templados de Jujuy las condiciones ecológicas son óptimas para una producción extra temprana de duraznos (*Prunus persica* L) como en ninguna otra parte del país. Desde hace algunos años se han detectado síntomas de amarillamiento, enrojecimiento, disminución de tamaño, enrollamiento y necrosis de hojas, defoliación prematura de las ramas y acortamiento severo de entrenudos. Los síntomas mencionados avanzan cada temporada, afectando ramas enteras y causando la muerte de plantas (Fig 1.D). Esta sintomatología está asociada con la presencia de un fitoplasma perteneciente al grupo 16SrIII-B (X-disease), y a la enfermedad se la llamó *Amarillamiento del duraznero* (*Argentinean Peach Yellows*; ArPY) (Fernández et al., 2013). La enfermedad se presenta con alta prevalencia y letalidad, aunque existe comportamiento diferencial entre los genotipos que se utilizan en la región. En la misma zona productora se detectaron recientemente plantas de ciruelo (*Prunus domestica* L) con síntomas de acortamiento de entrenudos y distorsión de hojas, donde se pudo detectar la presencia del mismo fitoplasma descrito en duraznero (16SrIII-B), además de un nuevo fitoplasma clasificado como 16SrXIII-L (*Plum Yellows Witches' Broom*; PYWB) (Bongiorno et al., 2020), nuevo subgrupo para el grupo 16SrXIII.

Por otra parte, en la provincia de Mendoza, zona núcleo de producción de duraznero para industria, se ha detectado un fitoplasma perteneciente al grupo 16SrX-C (*Ca. Phytoplasma pyri*) asociado a plantas con marcado amarillamiento, acortamiento de hojas y secado de ramas (Fig. 1.C) (Fernández et al., 2017b), similar al descrito en Chile infectando peral (Rosany et al., 2016) y también en otras regiones del planeta. El patógeno es considerado cuarentenario para este cultivo en varios países y representa pérdidas en la producción, así como fuertes limitaciones en la comercialización. Aún no se ha evaluado la incidencia real de esta enfermedad en la región ni se conocen los vectores involucrados en su transmisión. Según datos de otras regiones, este grupo de fitoplasmas se transmite exclusivamente por *Psíidos*. Si bien en el área se han encontrado numerosos *Psíidos*, no se ha evaluado aún la capacidad de transmisión del patógeno, la evolución de la enfermedad ni el daño producido. Durante el año 2019, el mismo fitoplasma fue detectado en lotes de pera (*Pyrus communis*) de la provincia de Río Negro, las plantas afectadas mostraban un fuerte enrojecimiento, distorsión y disminución en el tamaño de hojas y acortamiento de entrenudos (Fig 3.B) (Fernández et al., 2019). Considerando que Argentina es uno de los principales exportadores de peras, y que se considera a este fitoplasma un patógeno cuarentenario, es fundamental establecer la existencia de vectores en el área de producción, controlar el estado sanitario de las plantas que ingresan y se comercializan en el país, a las plantas en vivero además de las plantas dadoras de yemas y de portainjerto.

Escoba de bruja de la alfalfa

El litoral árido andino de Argentina presenta condiciones óptimas para la producción de semilla de alfalfa (*Medicago sativa* L). En esta región se ha detectado un fitoplasma del grupo 16SrVII-C (ash-yellows), miembro de un nuevo subgrupo asociado a la llamada *escoba de bruja de la alfalfa* (Conci et al., 2005). El síntoma más característico es la disminución en el tamaño general de la planta y de la lámina foliar, acortamiento de entrenudos, sobrebrotamiento, esterilidad de flores y muerte prematura de la planta (Fig. 1.G). Se determinó una alta prevalencia de la enfermedad en la región de Cuyo, tanto la incidencia como la severidad varían de acuerdo a la edad del lote, donde el número de plantas muertas por la infección justifica en muchos casos la roturación prematura del lote por la pérdida en la producción de semillas (Meneguzzi, 2009). Si bien se hicieron estudios para identificar a

los posibles insectos vectores, aún no se logró demostrar esta capacidad en ninguna de las especies analizadas.

Estrategias generales para el control de enfermedades causadas por fitoplasmas

De manera general, algunas de las medidas que se recomiendan para lograr disminuir el impacto de este tipo de enfermedades sistémicas son:

- Utilizar plantas fehacientemente sanas tanto en cultivos perennes y/o de multiplicación agámica (control estricto en vivero y en el cultivo).
- Controlar vectores mediante estrategias biológicas/químicas, en la medida que se haya identificado a los insectos vectores, se conozcan sus curvas poblacionales y se haya logrado identificar enemigos naturales.
- Identificar reservorios naturales de cada fitoplasma, hospedantes alternativos y refugio de insectos vectores (malezas, especies nativas).
- Búsqueda de resistencia/tolerancia natural.
- Generación de resistencia/tolerancia a través de estrategias biotecnológicas (edición génica, RNAi).
- Planear estrategias de escape, sobre todo en cultivo anuales (conocer el vector, sus curvas poblacionales y ciclo de vida).
- Desarrollar cultivos trampa.
- Desarrollar técnicas de diagnóstico sencillas y sensibles, para eliminación temprana de plantas infectadas en cultivos perennes y en producciones pequeñas.

Es probable que en los próximos años las enfermedades causadas por fitoplasmas se incrementen debido a la tropicalización de las regiones templadas, aspecto ventajoso para numerosos vectores, sumado a las restricciones cada vez más fuertes en el uso masivo de fitosanitarios sobre los cultivos y al movimiento de material biológico entre regiones. Profundizar el conocimiento de los vectores involucrados en cada enfermedad, el estudio de factores de virulencia y genomas podría ser un camino para identificar las particularidades de estos patógenos en cada región, y comprender los mecanismos de patogenicidad necesarios para el diseño de estrategias de control.

Tabla 1. Grupos y subgrupos 16Sr de fitoplasmas descritos en Argentina, planta hospedante, localización geográfica. *: subgrupo in-denominado. Subgrupo subrayado: propio de la región. Nombres en negrilla: malezas

Grupo 16Sr	Sub grupo	Nombre de la enfermedad	Planta hospedante	Localización geográfica (provincia)	Cita bibliográfica
I (Aster yellows)	B	Maize bushy stunt (MBS)	<i>Zea mays</i> L	Buenos Aires, Tucumán, Salta, Santa Fe, Chaco, Formosa, Misiones.	Jimenez Pecci et al., 2002
	<u>AJ</u>	Argentinean catharanthus little leaf (ACLL)	<i>Catharanthus roseus</i> L.G. Don, <i>Daucus carota</i> L. sub-sp. <i>sativus</i> <i>Matricaria chamomilla</i> L. <i>Coniza bonariensis</i> (L.)Cronquist <i>Bidens subalternans</i> DC	Córdoba, Corrientes, Santiago del Estero, Buenos Aires	Torres et al., 2011; Fernández et al., 2020b
III (X-disease)		China-tree decline (ChTDIII)	<i>Melia azedarach</i> L.	Córdoba, Corrientes, Chaco, Tucumán, Mendoza, Santa Fe, Misiones, San Juan	Arneodo et al., 2006 Galdeano et al., 2004
	B	Caesalpinia little leaf (CaesLL)	<i>Caesalpinia gilliesii</i> (Wall. ex Hook.) Wall. ex D.Dietr.	Córdoba	Galdeano et al., 2013
		Gaura yellows phytoplasma (GYP)	<i>Gaura parviflora</i> Dougl.	Córdoba	Torres et al., 2009
		Argentinean peach yellows (ArPY)	<i>Prunus persica</i> L.	Jujuy	Fernández et al., 2013
		Plum Yellows Witches' Broom (PYWB)	<i>Prunus domestica</i> L.	Jujuy	Bongiorno et al., 2020
		Tomato little leaf (TomLL)	<i>Solanum lycopersicum</i> L	Tucumán	Galdeano et al., 2013
		Catharanthus little leaf (CatLL)	<i>Catharanthus roseus</i> L.G. Don	Corrientes	Galdeano et al., 2013
	<u>W</u>	Bellis virescence (BellVir)	<i>Bellis perennis</i> L.	Córdoba	Galdeano et al., 2013
		Sunflower phytoplasma (SunPhy)	<i>Helianthus annuus</i> L.	Buenos Aires	Guzman et al., 2012
		Garlic decline (GDIII)	<i>Allium sativum</i> L.	Mendoza, Córdoba, San Juan, Buenos Aires	Galdeano et al., 2003
Tomato reddening (TomRed)		<i>Solanum lycopersicum</i> L	San Juan	Galdeano et al., 2013	
Sugar beet decline phytoplasma (SBd)		<i>Beta vulgaris</i> L. var. <i>altissima</i> <i>B. vulgaris</i> L var. <i>rapacea</i> <i>B. vulgaris</i> var. <i>cicla</i>	Río Negro Buenos Aires	Fernández et al., 2020c	
Cucurbita virescence (CucVir)		<i>Cucurbita maxima</i> var. <i>zapallito</i>	Córdoba	Galdeano et al., 2013	
Cassava Dwarfism Witches' Broom (CassDWB)		<i>Manihot esculenta</i> Crantz	Misiones	Fernández et al., 2018	
Heterothalamus little leaf (HetLL)		<i>Heterothalamus alienus</i> (S.) Kuntze	Córdoba	Galdeano et al., 2013	
<u>X</u>	Conyza witches'-broom (ConWB)	<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist <i>Bidens subalternans</i> DC <i>Heterosperma ovatifolium</i> C, <i>Conium maculatum</i> L	Córdoba	Galdeano et al., 2013 Fernández et al., 2020b	
*	Chrysanthemum virescence (CVir)	<i>Chrysanthemum</i> sp.	Córdoba		
	Bidens phyllody phytoplasma (BiPP)	<i>Bidens subalternans</i> var <i>simulans</i> Sherff	Córdoba		
	Strawberry X-Redness (StrawXR)	<i>Fragaria x ananassa</i> D.	Tucumán	Fernández et al., 2017a	
VII (Ash yellows)	<u>B</u>	Artemisia witches'-broom (ArtWB)	<i>Artemisia annua</i> L. <i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist <i>Bidens subalternans</i> DC	Córdoba, Misiones, San Juan	Meneguzzi et al., 2008 Fernández et al., 2020b
	<u>C</u>	Argentinean alfalfa witches'-broom (ArAWB)	<i>Medicago sativa</i> L.	San Juan, Mendoza, Catamarca	Conci et al., 2005
		Argentinean strawberry phyllody (ASP)	<i>Fragaria x ananassa</i> D.	Corrientes	Fernández et al., 2013
	*	Baccharis witches'-broom (BaWB)	<i>Baccharis flabellata</i> (Hook. Et Arn. var. <i>Flabellata</i>)	Córdoba	
X (Apple proliferation)	C	Pear decline (PD)	<i>Pyrus communis</i> L	Río Negro	Fernández et al., 2019
		Peach Yellows (PeY)	<i>Prunus persicae</i> L	Mendoza	Fernández et al., 2017b
XIII (Mexican periwinkle virescence)	A	Strawberry red leaf (StrawRL) Amaranth Shoot Proliferation	<i>Fragaria x ananassa</i> D. <i>Amaranthus caudatus</i> subsp. <i>mantegazzianus</i>	Tucumán Buenos Aires	Fernández, 2015 Noelting et al. 2019
	<u>G</u>	China-tree yellows (ChTYXIII) C. Phytoplasma meliae	<i>Melia azedarach</i> L.	Chaco, Formosa, Corrientes, Misiones, Tucumán	Arneodo et al., 2005 Fernández et al., 2016
	<u>F</u>	Strawberry red leaf (StrawRL)	<i>Fragaria x ananassa</i> D.	Tucumán, Corrientes	Fernández et al., 2015
	<u>L</u>	Plum Yellows Witches' Broom (PYWB)	<i>Prunus domestica</i> L	Jujuy	Bongiorno et al., 2020

Referencias

- Arneodo J., Galdeano E., Orrego A., Stauffer A., Nome S and Conci L. 2005. Identification of two phytoplasmas detected in China-trees with decline symptoms in Paraguay. *Aust. Plant Pathol.* 34:583-585.
- Arneodo J., D. Marini, E. Galdeano, N. Meneguzzi, M. Bacci Jr., C. Domecq, S. Nome and L. Conci. 2007. Diversity and Geographical Distribution of Phytoplasmas infecting China-tree in Argentina. *Journal of Phytopathology* 155; 70-75.
- Avendaño-Benequen, M., Silva-Rojas, H. V., Marbán-Mendoza, N., and Rebollar-Alviter, A. 2017. Mexican periwinkle virescence phytoplasma associated with phyllody and virescence in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.). *European Journal of Plant Pathology* 147(2):451-454.
- Bertaccini, A., and Lee, I.-M. 2018. "Phytoplasmas: an update," in *Phytoplasmas: Plant Pathogenic Bacteria - I: Characterisation and Epidemiology of Phytoplasma - Associated Diseases*, eds G. P. Rao, A. Bertaccini, N. Fiore, and L. W. Liefing (Singapore: Springer), 1–29. doi: 10.1007/978-981-13-0119-3-1
- Bongiorno, V., Alessio, F., Curzel, V.; Nome, C, Fernández, F and Conci, L. 2020. 'Ca. Phytoplasma pruni' and 'Ca. Phytoplasma meliae' are affecting plum in Argentina. *Australasian Plant Dis. Notes* 15, 36. <https://doi.org/10.1007/s13314-020-00406-8>
- Calari A, Contaldo N, Ardizzi S, Bertaccini A. 2010. Phytoplasma detection in corn with reddening in Italy. In: *Current status and perspectives of phytoplasma disease research and management*. Eds Bertaccini A, Lavina A, Torres E. Sitges, Spain, 5.
- Castro S, Hepp R, Romero J. 2000. La marchitez amarilla de la remolacha azucarera de Chile es producida por un fitoplasma del grupo 16SrIII, vol 50. X Congress of SEF, Valencia, Spain
- Cho, S.-T., Lin, C.-P., and Kuo, C.-H. 2019. Genomic characterization of the periwinkle leaf yellowing (PLY) phytoplasmas in Taiwan. *Front. Microbiol.* 10:2194. doi: 10.3389/fmicb.2019.02194
- Cho S-T, Kung H-J, Huang W, Hogenhout SA and Kuo C-H. 2020. Species Boundaries and Molecular Markers for the Classification of 16SrI. *Phytoplasmas Inferred by Genome Analysis. Front. Microbiol.* 11:1531. doi: 10.3389/fmicb.2020.01531
- Chung BN, Jeong MI. 2014. Identification of "stolbur" phytoplasmas in *Petunia hybrida* seedlings. *Phytopathogenic Mollicutes* 4, 5–8.
- Conci V., G. Gomez, D. Docampo and Conci L. 1998. Phytoplasma associated with garlic (*Allium sativum* L). *Journal of Phytopathology* 146:473-477
- Conci L, Meneguzzi N, Galdeano E, Torres L, Nome C, Nome S. 2005. Detection and molecular characterisation of an alfalfa phytoplasma in Argentina that represents a new subgroup in the 16S rDNA ash yellows group ('Candidatus Phytoplasma fraxini'). *European Journal of Plant Pathology* 113, 255–265.
- Conci, L, Fernández, F, Plazas, C, Guerra, G. 2020. Fitoplasmas en Argentina. Situación actual. *Investigación, Ciencia y Universidad*. ISSN 2525-1783. 3 (4) 81.
- Fernández F, Conci V, Kirschbaum D and Conci L. 2012. Molecular characterization of a phytoplasma of the ash yellows group (16SrVII-C) occurring in strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch.) plants in Argentina. *European Journal of Plant Pathology*, Vol. 135, No. 1. pp. 1-4
- Fernández FD, Guzmán FA, Curzel V, Bejarano N, Conci LR. 2013. Detection and molecular characterization of a phytoplasma affecting *Prunus persica* L. in Jujuy, Argentina. *Eur J Plant Pathol* 135:627–631
- Fernández F. 2015. Caracterización molecular y epidemiología de fitoplasmas pertenecientes al grupo 16Sr XIII (Mexican periwinkle virescence group; MPV) presentes en la Argentina. Tesis doctoral, FCEfYN, UNC. 196pp
- Fernández F, Meneguzzi N, Guzmán F, Kirschbaum D, Conci V, Nome C and Conci L. 2015. Detection and identification of a novel 16SrXIII subgroup phytoplasma associated with strawberry red leaf disease in Argentina. *Int J Syst Evol Microbiol* doi: 65(8):2741-7
- Fernández F, Galdeano E, Kornowski M, Arneodo J, Conci L. 2016. Description of 'Candidatus Phytoplasma meliae', a phytoplasma associated with Chinaberry (*Melia azedarach* L.) yellowing in South America. *IJSEM* 66 (12), 5244-5251
- Fernández F, Meneguzzi N and Conci L. 2017a. Identification of three novel subgroups within the X-disease group associated with strawberry redness disease. *IJSEM* 67: 753-758
- Fernández F, Marini D, Farrando R and Conci L. 2017b. First report of a 'Candidatus Phytoplasma pyri' strain in Argentina. *Australasian Plant Disease Notes*, 12: 8.
- Fernández F, Uset A, Baumgratz G and Conci L. 2018. Detection and identification of a 16SrIII-J phytoplasma affecting cassava (*Manihot esculenta* Crantz) in Argentina. *Australasian Plant Disease Notes* 13(1):24
- Fernández FD, Conci LR. 2019. "First report of 'Candidatus Phytoplasma pyri'-related strain causing pear decline in Argentina". *Crop Protection*. Volume 121, 28-33

- Fernández F, Zubert C, Huettel B, Kube M, Conci L. 2020a. Draft genome sequence of “*Candidatus Phytoplasma pruni*” (X-disease group, subgroup 16SrIII-B) strain ChTDIII from Argentina. *Microbiology Resource Announcements* (accepted for publication, /MRA.00792-20) DOI: 10.1128/MRA.00792-20
- Fernández F, Galdeano E and Conci L. 2020b. Phytoplasmas diversity and identification of new aster yellows subgroup (16SrI) associated to weed species in Argentina. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. doi.org/10.1099/ijsem.0.003704.
- Fernández F, F Guzmán, P Baffoni, L Reinoso, M Kiehr, R Delhey, V Favere, E Galdeano and L. Conci. 2020c. Phytoplasmas of subgroup 16SrIII-J associated with *Beta vulgaris* in Argentina. *Trop. Plant Pathol*. doi.org/10.1007/s40858-019-00317-9
- Galdeano, E.; Torres, L.; Meneguzzi, N.; Guzmán, F.; Gomez, G.; Docampo, D. and Conci, L. 2004. Molecular Characterization of 16S ribosomal DNA and phylogenetic analysis of two X-disease group phytoplasmas affecting China-tree (*Melia azedarach* L.) and Garlic (*Allium sativum* L.) in Argentina. *Journal of Phytopathology* 152 (3), 174-181
- Galdeano E., L. Conci, O. González, S. Paradell, J. Di Rienzo, C. Nome and V. Conci. 2009. Epidemiological aspects of garlic decline disease caused by a phytoplasma in Asiatic and Argentinean garlic cultivars. *Australasian Plant Pathol* 38, 437–443
- Galdeano E, Guzmán F, Fernández F and Conci L. 2013. Genetic diversity of 16SrIII group phytoplasmas in Argentina. Predominance of subgroups 16SrIII-J and B and two new subgroups 16SrIII-W and X. *European Journal of Plant Pathology*. 137:753-764. DOI: 10.1007/s10658-013-0285-5.
- Giménez Pecci, M. P.; E. De Oliveira; R. Resende; I. G. Laguna; L. R. Conci; A. Avila; P. Herrera; E. Galdeano; C. Borgogno; E. Virla y C. F. Nome. 2002. Ocorrência de doenças causadas por Mollicutes e por virus nas províncias de Tucumán e de Córdoba na Argentina. *Fitopatología Brasileira*. Vol27 (4) 403-407.
- Gomez G, Conci L, Ducasse D and Nome S. 1996. Purification of the Phytoplasma Associated with China-tree (*Melia azedarach* L.) Decline and the Production of a Polyclonal Antiserum for its Detection. *J. of Phytopathology* 144:473-477
- Guzmán, F; Giolitti, F; Fernández, F; Nome, C; Lenardon, S and Conci, L. 2014. Identification and molecular characterization of a phytoplasma associated with sunflower in Argentina. *European Journal of Plant Pathology*. 138:679-683. DOI 10.1007/s10658-013-0352-y
- Hogenhout S, Oshima K, Ammar R, Kakizawa S, Kingdom H, Namba S. 2008. Phytoplasmas. Bacteria that manipulate plants and insects. *Molecular Plant Pathology*, 9(4):403-423.
- ICSB-Subcommittee on the Taxonomy of Mollicutes. 1997. Minutes of the interim meetings.12 and 18 July 1996, Orlando, Florida, USA. *Int J Syst Evol Microbiol*. 47:911-914.
- The IRPCM Phytoplasma/Spiroplasma Working Team-Phytoplasma Taxonomy Group. 2004. ‘*Candidatus Phytoplasma*’, a taxon for the wall-less, non-helical prokaryotes that colonize plant phloem and insects. *Int J Syst Evol Microbiol*. 54:1243-1255. doi: 10.1099/ijms.0.02854-0.
- Konnerth A, Krczal G, Boonrod K. 2016. Immunodominant membrane proteins of phytoplasmas. *Microbiology (Reading)*. 2016 Aug;162(8):1267-1273. doi: 10.1099/mic.0.000331.
- Lee, I.; Davis, R. and Gundersen-Rindal, D. 2000. Phytoplasma: Phytopathogenic Mollicutes. *Ann. Rev. Microbiol*. 54: 221-255.
- Lim P and Sears B. 1989. 16S rRNA sequence indicates that plant-pathogenic mycoplasma-like organisms are evolutionarily distinct from animal mycoplasmas. *J Bacteriol*. 171(11):5901-5906.
- Marcone, C. 2014. Molecular biology and pathogenicity of phytoplasmas. *Ann Appl Biol* 165 199–221
- Meneguzzi N. 2009. Caracterización molecular, taxonomía y diagnóstico de fitoplasmas del grupo Ash Yellows (VII). Tesis doctoral, FCEFyN, UNC. 146pp
- Meneguzzi, N., L. Torres, E. Galdeano, F. A. Guzmán, S. F. Nome And L.R. Conci. 2008. Molecular characterization of a phytoplasma of the ash yellows group (16Sr VII-B) occurring in *Artemisia annua* and *Conyza bonariensis* weeds. *AgriScientia XXI* (1) 7-15.
- Miyazaki, A., Shigaki, T., Koinuma, H., Iwabuchi, N., Rauka, G.B., Kembu, A., Saul J, Watanabe K, Nijo T, Maejima K, Yamaji Y, Namba S. 2018. ‘*Candidatus Phytoplasma noviguineense*’, a novel taxon associated with Bogia coconut syndrome and banana wilt disease on the island of New Guinea. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol*. 68, 170–175.
- Namba, S. 2019. Molecular and biological properties of phytoplasmas. *Proc. Jpn. Acad., Ser. B* 95
- Noelting, M. C., Ferreira, J., Galvão, S. R., Greizerstein, E. J., Molina, M. D. C., López, C. and Bedendo, I. P. 2019. *Amaranthus caudatus* subsp. *mantegazzianus*: A new host of ‘*Candidatus Phytoplasma hispanicum*’ (subgroup 16Sr XIII-A). *J Phytopathol*. 00:1–6. <https://doi.org/10.1111/jph.12852>

- Perez-López E and Dumonceaux T. 2016. Detection and identification of the heterogeneous novel subgroup 16SrXIII-(A/I)I phytoplasma associated with strawberry green petal disease and Mexican periwinkle virescence. *Int J of Syst and Evol Microbiol*, 66, 4406–4415
- Pérez-López E, Luna-Rodríguez M, Olivier CY, Dumonceaux TJ. 2016. The underestimated diversity of phytoplasmas in Latin America. *Int J Syst Evol Microbiol*; 66:492–513
- Rashidi M.; Galetto L.; Bosco D.; Bulgarelli A.; Vallino M.; Veratti F.; Marzachi C. 2015. Role of the major antigenic membrane protein in phytoplasma transmission by two insect vector species. *BMC Microbiology* DOI 10.1186/s12866-015-0522-5
- Renaudin J, Béven L, Batailler B, Duret S, Desqué D, Arricau-Bouvery N, Malembic-Maher S and Foissac X. 2015. Heterologous expression and processing of the flavescence dorée phytoplasma variable membrane protein VmpA in *Spiroplasma citri*. *BMC Microbiology* DOI 10.1186/s12866-015-0417-5
- Rosany F, Quiroga N, Méndez P, Zamorano A, Fiore N. 2016. First report of 'Candidatus phytoplasma pyri' on pear in Chile. *Plant Dis*. doi:10.1094/PDIS-08-16-1144-PDN
- Sugio A, Kingdom H, MacLean A, Grieve M, and Hogenhout S. 2011. Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis. *PNAS*, 108 (48):E1254–E1263
- Tedeschi R, Ferrato V, Rossi J, Alma A. 2006. Possible phytoplasma transovarial transmission in the psyllids *Cacopsylla melanoneura* and *Cacopsylla pruni*. *Plant Pathology* 55, 18–24.
- Torres L, Galdeano E, Fernández F, Meneguzzi N, Conci L. 2011. Establishment of the new subgroup 16SrI-S (rr-rp) tuf-H belonging to 'Ca. phytoplasma asteris' in wild and cultivated plants in Argentina. *J Plant Pathol*;93:311–320
- Torres, L.; Guzmán, F.; Fernández, F.; Meneguzzi, N.; Formento, N.; Nome, C. y Conci, L. 2009. Especies nativas y malezas, reservorios naturales de fitoplasmas en las provincias de Córdoba y Entre Ríos. En Actas de las XIII Jornadas Fitosanitarias Argentinas. Termas de Río Hondo, Santiago del Estero, Argentina. 31/09-2/10.
- Vazquez, A., D.A. Ducasse, S.F. Nome, J.O Muñoz. 1983. Declinamiento del paraíso (*Melia azedarach* L.), síntomas y estudio de la enfermedad. *Rev de Invest. Agrop. INTA*. XVIII (2):309-320.
- Weintraub, P. and P. Jones. 2010. Phytoplasmas. *Genomes, Plant hosts and vectors*. CAB International. ISBN 978-1-84593-530-6. pp329
- Zamorano A., Fiore N. 2016. Draft genome sequence of 16SrIII-J phytoplasma, a plant pathogenic bacterium with a broad spectrum of hosts. *Genome Announcements*. <http://dx.doi.org/10.1128/genomeA.00602-16>
- Zhao Y, Davis R, Wei W, Lee I. 2015. Should 'Candidatus Phytoplasma' be retained within the Order Acholeplasmatales?. *Int J Syst Evol Microbiol*, 65: 1075-1082.