

Insetti vettori di batteri floematici e xilematici

INSETTI VETTORI DI BATTERI FLOEMATICI

Il genere *Liberibacter* comprende un gruppo di batteri fitopatogeni trasmessi da insetti di primaria importanza per diverse colture frutticole e ortive. Questi batteri Gram-negativi sono localizzati nel floema delle piante ospiti e sono incoltivabili, a eccezione di *Liberibacter crescens*, isolato da papaya (Leonard et al., 2012).

La malattia più importante tra quelle causate da *liberibacter* è detta Huanglongbing (HLB, termine cinese per indicare “la malattia del drago giallo”), legata a diverse specie in questo genere (Bové, 2006). L’HLB è diffuso nelle principali aree di coltivazione di agrumi in Asia, Africa, Nord e Sud America. I sintomi di questa malattia (ingiallimento fogliare con andamento a macchia e presenza di isole verdi, deperimento di germogli e rami, frutti di ridotte dimensioni e scarsa colorazione) possono condurre a perdite produttive del 30-100% (Aubert, 1993; Wang e Trivedi, 2013), con gravi conseguenze per il settore della produzione di agrumi.

Gli agenti eziologici, patogeni da quarantena in Europa, appartengono alle specie ‘*Candidatus Liberibacter asiaticus*’, ‘*Ca. L. africanus*’ e ‘*Ca. L. americanus*’. Mentre la presenza di ‘*Ca. L. africanus*’ è limitata al continente africano, ‘*Ca. L. asiaticus*’, pur essendo stato inizialmente descritto in Asia, è stato riscontrato anche nelle Americhe, così come ‘*Ca. L. americanus*’ (Teixeira et al., 2005; Lopes et al., 2009). Queste tre specie, oltre a essere distinte sulla base della similarità di sequenza del gene 16SrRNA, presentano caratteristiche diverse in relazione alla tolleranza al calore: ‘*Ca. L. asiaticus*’ è in grado

* Dipartimento di Scienze Agrarie, Forestali e Alimentari, Università di Torino

di sopportare temperature sopra i 30°C, mentre ‘*Ca. L. africanus*’ e ‘*Ca. L. americanus*’ sono termosensibili (Janse, 2012).

Questi microrganismi sono trasmessi da pianta a pianta da psille, e in particolare dalla psilla asiatica degli agrumi *Diaphorina citri* Kuwayama e dalla psilla africana *Trioza erytreae* (Del Guercio). *D. citri* trasmette ‘*Ca. L. asiaticus*’ in Asia, suo areale di origine, e in America, dove è comparsa dagli anni ’90 (Hall et al., 2013), inoltre trasmette ‘*Ca. L. americanus*’ in America. *T. erytreae* è il vettore di ‘*Ca. L. africanus*’, sebbene in condizioni sperimentali possa trasmettere anche ‘*Ca. L. asiaticus*’ (Massonie et al., 1976). La maggior parte degli studi in merito alla relazione patogeno-vettore è stata condotta sulla specie più diffusa, ‘*Ca. L. asiaticus*’. Entrambi i vettori trasmettono questo patogeno in maniera persistente, tuttavia *D. citri* è stata dimostrata essere la più efficiente, in quanto capace di acquisire ‘*Ca. L. asiaticus*’ più efficacemente, di acquisire anche durante gli ultimi stadi giovanili, e di trasmettere sia come ninfa che come adulto (Xu et al., 1988). Oltre al trasferimento da pianta a pianta, ‘*Ca. L. asiaticus*’ può essere trasmesso verticalmente alla progenie (Pelz-Stelinski et al., 2010) e orizzontalmente tramite trasmissione venerea da maschio a femmina (Mann et al., 2011).

Oltre ai liberibacter agenti causali di HLB, un’altra specie in questo gruppo di batteri, ‘*Ca. L. solanacearum*’, è un importante patogeno in quanto è l’agente causale di giallumi delle solanacee e di una malattia chiamata “Zebra chip” su patata, registrate in Nuova Zelanda e in America, mentre in Europa è stato segnalato su carota e su sedano (Hansen et al., 2008; Abad et al., 2009; Liefiting et al., 2009; Munyaneza et al., 2012; Nelson et al., 2013; Loiseau et al., 2014; Teresani et al., 2014). La psilla vettore di ‘*Ca. L. solanacearum*’ alle solanacee è *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hansen et al., 2008); i ceppi del patogeno che attaccano la carota e il sedano sono invece associati ai vettori *Bactericera trigonica* Hodkinson e *Trioza apicalis* Förster (Munyaneza et al., 2010; Nelson et al., 2013). Nonostante ‘*Ca. L. solanacearum*’ sia stato dimostrato influenzare negativamente la fecondità dell’insetto (Nachappa et al., 2014), questo patogeno è frequentemente riscontrato nelle psille ospiti, poiché può essere trasmesso verticalmente alla progenie, oltre che orizzontalmente (Hansen et al., 2008).

In Europa, oltre a ‘*Ca. L. solanacearum*’, una nuova specie è stata recentemente segnalata in associazione a *Cacopsylla pyri* (L.) (Raddadi et al., 2011). Tale specie, denominata ‘*Ca. L. europaeus*’, presenta nelle popolazioni di *C. pyri* elevati tassi di infezione e un alto titolo negli individui infetti. Inoltre è stato dimostrato come la psilla sia in grado di trasmettere efficacemente il microrganismo al pero. Tuttavia, la presenza di ‘*Ca. L. europaeus*’ non è

stata correlata alla presenza di sintomi nelle piante ospiti, per cui per questo batterio è stato supposto un ruolo di endofita piuttosto che di patogeno (Raddadi et al., 2011). Indagini condotte su diverse specie di psille e sulle rispettive piante ospiti presenti in Europa e nel bacino del mediterraneo hanno permesso di dimostrare come '*Ca. L. europaeus*' sia diffuso in numerose specie nel genere *Cacopsylla* [*C. pyrisuga* (Förster), *C. pyricola* (Förster), *C. peregrina* (Förster), *C. nigrita* (Zetterstedt), *C. brevipennata* (Flor), *C. ambigua* (Förster), *C. melanoneura* (Förster), *C. affinis* (Löw)] e nelle rosacee [*Pyrus communis* L., *Malus domestica* (Borkh.), *Crataegus monogyna* (Jacquin), *Prunus spinosa* (L.), *Prunus domestica* (L.)] in Europa, confermando l'assenza di sintomi sulle piante infette (Camerota et al., 2012). Tuttavia, nonostante le rosacee non siano sintomatiche in presenza di questa specie, in altri areali e per altre piante '*Ca. L. europaeus*' può essere patogeno. In Nuova Zelanda questo microrganismo è stato ritrovato in piante di *Cytisus scoparius* (L.) sintomatiche e infestate dallo psillide *Arytainilla spartiophila* Förster, anch'esso infetto da '*Ca. L. europaeus*' (Thompson et al., 2013).

I batteri del genere *Arsenophonus* sono molto diffusi negli artropodi: è stato stimato che questo gruppo di γ -Proteobatteri sia presente nel 5% delle specie (Duron et al., 2008). Questi microrganismi possono svolgere ruoli molto diversi nei loro ospiti, che spaziano dalla simbiosi obbligata o facoltativa al commensalismo o alla patogenicità (Bressan, 2014). Inoltre, lo stesso genere comprende batteri patogeni per le piante a localizzazione floematica trasmessi da cixiidi.

Il primo patogeno in questo gruppo a essere stato riscontrato è il responsabile della clorosi marginale della fragola, denominato negli anni '90 del XX secolo '*Ca. Phlomobacter fragariae*' (Zreik et al., 1998), e in seguito proposto come riconducibile al genere *Arsenophonus* sensu lato (Bressan, 2014).

Il cixiide *Cixius wagneri* (China) è stato riconosciuto come vettore di questo microrganismo alla fragola in Francia, dove la clorosi marginale è stata osservata per la prima volta (Danet et al., 2004), mentre in Giappone, dove recentemente è stato individuato il patogeno in associazione alla malattia, non è al momento noto l'insetto responsabile della trasmissione (Tanaka et al., 2006).

Altro batterio fitopatogeno conosciuto nel genere *Arsenophonus* è stato identificato in Francia su barbabietola da zucchero, dove causa una malattia definita "basses richesses", che comporta una netta diminuzione del contenuto in zuccheri delle piante attaccate (Richard-Molard et al., 1995). Questo microrganismo, denominato '*Ca. Arsenophonus phytopathogenicus*', è trasmesso da *Pentastiridius leporinus* (L.) (Gatineau et al., 2002).

Sebbene dal punto di vista filogenetico '*Ca. P. fragariae*' e '*Ca. A. phytopathogenicus*' siano nettamente distinguibili come specie diverse, in alcuni casi sono state osservate sovrapposizioni nelle interazioni con insetti e piante. La flessibilità di queste associazioni, unita alla capacità dei cixiidi di adattarsi facilmente a nuovi ambienti e piante ospiti, può facilmente spiegare la sempre più frequente emergenza di nuove malattie.

In Italia '*Ca. A. phytopathogenicus*' è stato osservato in associazione a una malattia simile alla clorosi marginale su fragola (Terlizzi et al., 2007); lo stesso patogeno è stato riscontrato in *C. wagneri*, vettore di '*Ca. P. fragariae*' alla fragola. È stato dimostrato che il cixiide è capace di trasmettere alla barbabietola '*Ca. A. phytopathogenicus*', ma non '*Ca. P. fragariae*' (Bressan et al., 2008).

Inoltre, è stato dimostrato che batteri fitopatogeni nel gruppo degli *Arsenophonus* possiedono molte delle caratteristiche proprie dei microrganismi simbiotici, quali la trasmissione verticale e la presenza nei tessuti riproduttivi, l'assenza di danni alle cellule dell'insetto colonizzate e l'elevata incidenza di infezione nelle popolazioni degli ospiti (Bressan, 2014). Anche il loro ciclo biologico stagionale è prevalentemente associato all'insetto piuttosto che alla pianta (Bressan et al., 2009). Dato che molti altri organismi del genere *Arsenophonus* sono simbiotici degli insetti, il gruppo di batteri che causano malattie alle piante rappresenta un modello intermedio, probabilmente tuttora in evoluzione, tra il fitopatogeno e l'endosimbionte.

Serratia marcescens è un batterio gram-negativo ubiquitario che colonizza svariate e diversissime nicchie ecologiche, è conosciuto come patogeno di animali, inclusi insetti, e uomo ma un suo ceppo colonizza il floema di diverse cucurbitacee ed è agente accertato del cucurbit yellow vine disease di anguria, melone e zucca in Nord America (Bruton et al., 2003). Tale batterio è trasmesso dal coreide *Anasa tristis* (De Geer) secondo una modalità persistente propagativa non del tutto chiarita (Wayadande et al., 2005).

INSETTI VETTORI DI BATTERI XILEMATICI

I batteri fitopatogeni xilematici, definiti xylem-limited bacteria (XLB), sono assai poco numerosi (Purcell and Hopkins, 1996; Remenant et al., 2011) e soltanto due specie, *Xylella fastidiosa* (Wells) e *Ralstonia syzygii* (Roberts), sono trasmesse da insetti, precisamente da cicaline. Mentre *R. syzygii* infetta soltanto *Syzygium aromaticum* (l'albero dei chiodi di garofano), *X. fastidiosa* è un fitopatogeno di enorme importanza in agricoltura a causa della sua vastissima gamma di piante ospiti e delle sue caratteristiche epidemiologiche.

X. fastidiosa è un gammaproteobatterio della famiglia Xanthomonadaceae e il genere *Xylella* annovera la sola specie *X. fastidiosa*. La specie presenta però una sostanziale variabilità genetica tanto che almeno quattro sottospecie, ssp. *fastidiosa*, ssp. *pauca*, ssp. *multiplex* e ssp. *sandyi* sono universalmente accettate (Schaad et al., 2004; Schuenzel et al., 2005). La sottospecie più conosciuta è *fastidiosa* che è anche l'unica capace di infettare la vite, a cui causa la malattia di Pierce (Pierce's Disease; PD) (Nunney et al., 2010). Isolati della ssp. *pauca* sono responsabili della malattia degli agrumi conosciuta come citrus variegated chlorosis (CVC), mentre gli isolati delle sottospecie *multiplex* e *sandyi* sono poco caratterizzati e la loro biologia poco conosciuta. L'isolato di *X. fastidiosa* recentemente rilevato in olivo in Puglia e associato all'"Olive quick decline syndrome" (OQDS) appartiene alla ssp. *pauca* (Cariddi et al., 2014). *X. fastidiosa* è associata a fitopatie indicate come Pierce's disease (vite), alfalfa dwarf (erba medica), phony peach disease (pesco) citrus variegated chlorosis (agrumi), plum leaf scald (susino), leaf scorch (mandorlo, oleandro, olmo, caffè, quercia e acero). *X. fastidiosa* colonizza gli elementi xilematici e blocca il movimento della linfa grezza, i sintomi sono conseguenza di questa sua localizzazione e consistono in rapidi disseccamenti fogliari. La gamma di piante ospiti conosciute di *X. fastidiosa* è eccezionalmente ampia e certamente incompleta, anche perché il batterio non induce sintomi in molti dei suoi ospiti e quindi è difficilmente rintracciabile. A oggi almeno 300 specie di piante in più di 60 famiglie sono conosciute come ospiti di *X. fastidiosa* (Czwieneczek et al., 2014).

X. fastidiosa colonizza lo xilema ed è perciò trasmessa da insetti emitteri auchenorrhinchi xilemomizi. La trasmissione mediante insetto avviene secondo una modalità unica, che include caratteristiche della trasmissione persistente e non persistente. I cicadellidi della sottofamiglia Cicadellinae (sharpshooter) e le sputacchine della famiglia Cercopidae (spittlebugs) sono vettori della batteriosi. I vettori di *X. fastidiosa* sono capaci di inoculare il patogeno immediatamente dopo la nutrizione infettante, senza la necessità di un periodo di incubazione (come nella trasmissione non persistente), l'infettività può essere mantenuta per tutta la vita (come nella trasmissione persistente), ma non attraverso la muta (come nella trasmissione non persistente). Questa anomala modalità di trasmissione si spiega con il fatto che, nonostante l'infezione sia persistente, il batterio si localizza soltanto nella prima parte del digerente, di origine ectodermica e quindi non è circolativo. In particolare le cellule batteriche, dopo essere state acquisite dal vettore, aderiscono alle pareti del precibario, dove sono in grado di moltiplicarsi e possono essere ritenute per tutta la vita (Almeida et al., 2005). Tutti gli insetti che si nutrono della linfa grezza

contenuta nei vasi xilematici (sputacchine, cicaline, cicale) sono da considerarsi potenziali vettori di *X. fastidiosa* (Purcell, 1989; Almeida et al., 2005).

L'epidemiologia delle malattie causate da *X. fastidiosa* è molto variabile ed è il risultato di complesse interazioni biotiche e abiotiche che coinvolgono la specie vettrice (in relazione al ciclo biologico e al voltinismo, al comportamento nutrizionale, alla capacità di spostamento attivo), il genotipo del batterio (in relazione allo specifico host-range dei diversi genotipi, anche all'interno della stessa sottospecie e alla capacità di ricombinazione omologa tra ceppi differenti), le piante ospiti coltivate e spontanee (in relazione alla loro permissività alla moltiplicazione del batterio e alla loro attrattività per il vettore). Tutte queste interazioni rendono difficilmente prevedibile l'epidemiologia delle fitopatie associate a *Xylella* in nuove situazioni geografiche/climatiche/agronomiche e le conoscenze acquisite nelle associazioni batterio-vettore-pianta ospite conosciute hanno un valore limitato. Per esempio, nell'epidemiologia della PD della vite nella California settentrionale e centrale le infezioni, dovute principalmente al cicadellide *Graphocephala atropunctata*, sono di tipo primario, cioè dovute a cicaline che, infettatesi su piante ripariali, si trasferiscono successivamente su vite, soprattutto nei bordi dei vigneti adiacenti a corsi d'acqua, a cui trasmettono il batterio. In questo caso la trasmissione secondaria, da vite a vite, seppur possibile nella tarda estate e nell'autunno, ha un'importanza epidemiologica trascurabile (Hopkins e Purcell, 2002). Del tutto opposta è l'epidemiologia del CVC degli agrumi in Brasile dove, nonostante siano conosciute molte piante ospiti erbacee di *X. fastidiosa* (Lopes et al., 2003), la diffusione della malattia è dovuta principalmente a infezioni secondarie da *Citrus* a *Citrus* a opera dei cicadellidi *Bucephalogonia xanthophis* e *Dilobopterus costalimai*. L'epidemiologia della stessa fitopatia, per esempio la PD della vite, può avere caratteristiche assai diverse in presenza di diverse specie vettrici. Nel sud della California l'introduzione della specie invasiva *Homalodisca vitripennis* ha drammaticamente cambiato la diffusione della malattia perché quest'ultima specie, a differenza di *G. atropunctata*, svolge due generazioni l'anno, sverna negli agrumeti adiacenti ai vigneti raggiungendo perciò livelli di popolazione elevatissimi in vigneto (Coviella et al., 2006) e sostenendo probabilmente anche la diffusione secondaria da vite a vite (Perring et al., 2001).

Le specie vettrici di *X. fastidiosa* sono state elencate nella quasi totalità da Redak et al. (2004) che annovera 37 cicadellini e 5 sputacchine tra i vettori noti. Esistono inoltre due contributi che riportano la capacità delle cicale (Hemiptera Cicadoidea) di trasmettere *X. fastidiosa* (Paiao et al., 2002; Krell et al., 2007). Il ruolo delle cicale deve però ancora essere verificato. I dati

GRUPPO TASSONOMICO	SPECIE PIÙ IMPORTANTI	DISTRIBUZIONE GEOGRAFICA	RUOLO NELLA DIFFUSIONE DI <i>X. FASTIDIOSA</i>
Cicadellidae Cicadellinae (38 specie)	<i>Bucephalogonia xanthophis</i>	Argentina, Bolivia, Brasile, Paraguay	Associata a epidemie di CVC negli agrumeti
	<i>Dilobopterus costalimai</i>	Brasile	Associata a epidemie di CVC negli agrumeti
	<i>Graphocephala atropunctata</i>	Stati Uniti e America Centrale	Associata a epidemie di PD nei vigneti della California settentrionale e centrale
	<i>Homalodisca vitripennis</i>	Stati Uniti meridionali, Messico, Polinesia Francese, Haway, Isola di Pasqua	Associata a epidemie di PD nei vigneti della California meridionale
Cercopoidea (6 specie)			Non associati a fitopatie epidemiche
Cicadoidea (2 specie)			Ruolo non confermato

Tab. 1 Vettori di *X. fastidiosa* nelle Americhe

riportati da Redak et al. (2004) si riferiscono a specie vettrici del continente americano, poiché *X. fastidiosa*, fino a tempi recenti, era limitata alle Americhe. Recentemente, l'introduzione del batterio a Taiwan (Su et al., 2013), Iran (Amanifar et al., 2014) e, purtroppo, Italia (Saponari et al., 2013) pone il problema di identificare i vettori locali di *X. fastidiosa*, soprattutto di quelle specie che sono associate alla diffusione epidemica del batterio.

I principali vettori di *X. fastidiosa* nelle Americhe sono riassunti nella tabella 1 mentre i più importanti potenziali vettori della stessa in Europa sono indicati in tabella 2. Infine in Italia, nel Salento, la sputacchina *Philaenus spumarius* è stata identificata come vettore del ceppo locale (Co.Di.RO strain) di *X. fastidiosa* (Saponari et al., 2014).

È da rimarcare che nelle Americhe tutti i principali vettori di *X. fastidiosa* sono cicadellini. In Europa questo gruppo tassonomico è assai poco rappresentato mentre le specie appartenenti ai cercopoidei (sputacchine) sono le maggiori indiziate.

In conclusione, tutti gli insetti xilemomizi sono potenziali vettori di *X. fastidiosa* ma alcune specie sono candidati più importanti a causa della loro abbondanza, ampia distribuzione e polifagia. A questo proposito è importante sottolineare che una particolare attenzione va posta nel prevenire l'introduzione della temibile *H. vitripennis*, l'unico vettore di *X. fastidiosa* che ha sinora mostrato di avere elevata capacità invasiva. Questa specie, originaria delle regioni sud-orientali degli Stati Uniti e del nord-est del Messico, ha invaso e

GRUPPO TASSONOMICO	SPECIE PIÙ IMPORTANTI	DISTRIBUZIONE GEOGRAFICA	RUOLO POTENZIALE NELLA DIFFUSIONE DI X. FASTIDIOSA
Cicadellidae Cicadellinae (8 specie)	<i>Cicadella viridis</i>	Ubiquitaria in Europa	Molto comune, polifaga ma limitata ad ambienti umidi
Cercopoidea (34 specie)	<i>Aphrophora alni</i>	Ubiquitaria in Europa	Comune, polifaga
	<i>Aphrophora salicina</i>	Ubiquitaria in Europa	Comune, oligofaga
	<i>Philaenus spumarius</i>	Ubiquitaria in Europa	Molto comune, polifaga*
	<i>Cercopis vulnerata</i>	Assente nel Nord Europa	Comune, associata principalmente a piante erbacee
Cicadoidea (54 specie)	<i>Cicada orni</i>	Assente nel Nord Europa	Nessuna informazione sulla capacità di trasmissione
	<i>Cicadatra atra</i>	Balcani, Italia e Francia	Nessuna informazione sulla capacità di trasmissione
	<i>Lyristes plebejus</i>	Assente nel Nord Europa	Nessuna informazione sulla capacità di trasmissione
	<i>Cicadivetta tibialis</i>	Assente nel Nord Europa	Nessuna informazione sulla capacità di trasmissione
	<i>Tibicina haematodes</i>	Assente nel Nord Europa	Nessuna informazione sulla capacità di trasmissione
* <i>P. spumarius</i> è vettore accertato del ceppo di <i>X. fastidiosa</i> identificato nel Salento (Saponari et al., 2014)			

Tab. 2 *Potenziali vettori di X. fastidiosa in Europa*

si è insediata ad alti livelli di popolazione in California (anni '80), Polinesia Francese (1999), Haway (2004) e Isola di Pasqua (2005) (Petit et al., 2008).

Il ruolo delle cicale deve essere indagato, ma non enfatizzato prima di aver acquisito dati sperimentali certi.

LA LOTTA AGLI INSETTI VETTORI DI BATTERI VASCOLARI

Il controllo degli insetti vettori è inscindibile dalla lotta, o meglio dalla prevenzione, della trasmissione degli agenti fitopatogeni. Per gli insetti vettori, infatti, la trasmissione del fitopatogeno è la causa primaria di dannosità e spesso i danni diretti dovuti ai vettori sono del tutto trascurabili.

Le principali fitopatie a eziologia batterica trasmesse da insetti non sono presenti in Italia (es. Huanglongbing associato a *Liberibacter* spp.) o sono presenti in focolai di ridotta dimensione (es. Olive quick decline syndrome associato a *X. fastidiosa* nel Salento). Prevenire l'introduzione o la diffusione di questi patogeni da quarantena mediante il materiale propagativo infetto è perciò il principale e più efficace mezzo di lotta. Occorre ricordare che anche l'introduzione di vettori infetti in modo persistente (come nel caso dei vettori di batteri) può essere una via di introduzione-diffusione del patogeno. Quando il patogeno è introdotto, sarebbe in teoria auspicabile intraprendere un piano di eradicazione che però spesso non è praticabile. Per esempio l'eradicazione di *X. fastidiosa* negli areali di introduzione non è mai stata ottenuta ed è ritenuta impraticabile a causa del gran numero di piante e di insetti vettori che la possono ospitare.

Tra le misure preventive volte a ridurre la dannosità dei vettori si annoverano interventi agronomici, meccanici e fitoiatrici. Il controllo biologico dei vettori può anche avere un valido effetto coadiuvante nel contenimento delle fitopatie trasmesse ma raramente è efficace come unico metodo di lotta. La rimozione delle piante infette in campo è utile soprattutto in colture poliennali (Sisterson e Stenger, 2013), ma anche in colture annuali quando la fonte di inoculo è rappresentata dalla coltura stessa. È senz'altro auspicabile l'eliminazione delle piante infette da *X. fastidiosa*, sia coltivate che spontanee. Purtroppo però questo patogeno non induce sintomi in molte piante ospiti e quindi la rimozione delle piante infette è applicabile in pratica solo per gli ospiti sintomatici. Le piante di *Citrus* infette da HLB sono regolarmente eliminate a seguito di capillari e continui monitoraggi dei sintomi (svolti anche con l'ausilio di carrelli elevatori che permettono agli operatori una migliore visione della chioma delle piante) e milioni di piante di *Citrus* sono state rimosse per contenere l'epidemia di HLB.

Il principale mezzo di lotta meccanica contro i vettori consiste nella loro esclusione mediante l'uso di reti a maglia sufficientemente fine da impedirne l'ingresso. Naturalmente questa tecnica di difesa può essere applicata solo nelle colture protette e nei vivai. Un esempio dell'applicazione di questa tecnica è la produzione di piantine di agrumi in Brasile entro serre di rete per prevenire l'ingresso di *D. citri* vettrice di HLB. Barriere fisiche sono state sperimentate per impedire la colonizzazione dei vigneti da parte del cicadellide *H. vitripennis* in California (Blua and Redak 2003). Il principale svantaggio di questa tecnica risiede nel costo ma la stessa presenta anche il vantaggio di essere compatibile con altre metodiche di lotta quali l'applicazione di insetticidi e il controllo biologico.

L'uso di insetticidi nella lotta contro gli insetti vettori al fine di prevenire la trasmissione di batteriosi è naturalmente molto diffuso, anche se non è esente da criticità. Infatti si può affermare che, oltre all'impatto sull'entomofauna utile e ai problemi tossicologici, gli insetticidi hanno spesso un'efficacia limitata perché i vettori sono in grado di trasmettere i fitopatogeni con periodi di nutrizione brevi. L'insetto, anche se avvelenato, è perciò in grado di infettare una pianta prima di morire. L'attività degli insetticidi nei riguardi dei vettori va perciò valutata in relazione allo scopo da raggiungere: essi sono generalmente efficaci nel ridurre l'entità della popolazione di un vettore infeudato alla coltura stessa (per esempio *D. citri* vettore dei *Liberibacter* associati a HLB o i cicadellini vettori di *X. fastidiosa* associata a CVC negli agrumeti del Brasile) ma sono meno efficaci nel difendere la coltura dalla trasmissione a opera di vettori provenienti da altre piante ospiti (per esempio i cicadellini vettori di *X. fastidiosa* a vite). In ogni caso le applicazioni di insetticidi, soprattutto di neonicotinoidi (cloronicotili), hanno mostrato discreti livelli di efficacia nel prevenire la diffusione dei patogeni batterici trasmessi da insetti anche nel caso di infezioni primarie (dovute a insetti che infettano la coltura provenendo dall'esterno) (Almeida et al., 2005). I neonicotinoidi sono applicati per via fogliare, radicale (fertirrigazione) o anche al tronco nel caso degli agrumi. La grande sistemicità e persistenza dei cloronicotili permette di proteggere le piante per un periodo relativamente lungo perché essi sono attivamente traslocati anche nelle foglie di nuova formazione. I fitomizi che si nutrono su piante trattate con i cloronicotili non muoiono immediatamente ma smettono molto rapidamente di nutrirsi cessando di trasmettere i patogeni. L'uso ripetuto dei neonicotinoidi rischia però di selezionare ceppi di insetti resistenti. Questa problematica è più grave per gli psillidi vettori di *Liberibacter*, che svolgono diverse generazioni l'anno, piuttosto che per la maggior parte delle cicaline vettrici di *X. fastidiosa* che sono mono- o bivoltine e quindi hanno un minor potenziale di sviluppo di popolazioni resistenti. Poiché tali insetticidi mostrano elevata persistenza e sistemicità il loro uso deve essere attentamente valutato caso per caso al fine di evitare intossicazioni di pronubi o residui troppo elevati. Altri insetticidi che possono essere convenientemente applicati per prevenire la trasmissione persistente sono pymetrozine, pyriproxifen e flonicamid; queste molecole possono eventualmente essere usate in alternanza con i neonicotinoidi per evitare l'insorgenza di ceppi resistenti.

Nell'ambito della lotta alle malattie delle piante i cui agenti causali sono trasmessi da insetti, un interessante contributo può essere fornito dallo sfruttamento dei microrganismi simbiotici dei vettori, tramite la tecnica definita controllo simbiotico (CS). Questo approccio si basa sulle conoscenze finora

acquisite sulla natura delle interazioni ospite-simbionte in numerosi modelli di interesse agrario o sanitario, che possono permettere di indirizzare la lotta direttamente agli insetti oppure al contenimento dei patogeni da loro trasmessi (Crotti et al., 2012). Per lo sviluppo di strategie di CS è necessario in primo luogo conoscere l'identità della comunità microbica associata agli insetti di interesse e la localizzazione dei simbionti nei distretti corporei dell'ospite, e successivamente studiare le caratteristiche delle interazioni simbiotiche, al fine di selezionare microrganismi utilizzabili come agenti di lotta.

I simbionti possono essere impiegati per il CS in caso siano in grado di: i) esprimere fattori di antagonismo diretto nei confronti dell'insetto o del patogeno; ii) sbilanciare le popolazioni dell'ospite tramite manipolazione riproduttiva; o iii) competere con i patogeni nella colonizzazione del corpo dell'insetto. Oltre all'esistenza di un'azione di contenimento della malattia associata all'insetto vettore, i potenziali agenti di CS devono avere dei requisiti indispensabili per la loro effettiva utilizzabilità. Questi requisiti includono la stabile associazione con l'ospite, la dominanza all'interno della comunità microbica dei singoli individui, la localizzazione negli stessi organi colonizzati dai patogeni, la facilità di coltivazione e manipolazione genetica *in vitro*, e la trasmissione verticale e/o orizzontale. Un ultimo passaggio indispensabile per la creazione di protocolli di CS è l'accurata valutazione dei rischi connessi al rilascio nell'ambiente degli agenti di controllo individuati, specialmente nel caso si preveda di utilizzare microrganismi geneticamente modificati. Oltre alla valutazione dei rischi per l'ambiente relativi all'eventuale immissione di materiale genetico modificato, è dunque necessario verificare se il simbionte selezionato sia tossico per l'artropode o per gli organismi animali e vegetali con cui questo viene in contatto, o se la sua presenza nelle comunità microbiche naturali sbilanci la loro composizione dando luogo a fenomeni di disbiosi (Alma et al., 2010).

I primi risultati legati allo sviluppo di protocolli di lotta basati sul CS sono stati ottenuti in campo medico, in particolare in merito al controllo del protozoo responsabile della malattia di Chagas, trasmesso da *Rhodnius prolixus* Stål (Durvasula et al., 1997). Tuttavia anche i vettori di patogeni delle piante sono stati oggetto di studi in questa direzione. Un interessante esempio è rappresentato dalle ricerche condotte sul modello *X. fastidiosa* - vite - *H. vitripennis*, mirate al contenimento della malattia di Pierce, che causa ingenti danni alla viticoltura in Florida e in altri Stati del sud-est degli USA. La tecnica di controllo proposta è basata sulla paratransgenesi, ossia sulla trasformazione genetica di un simbionte del vettore, al fine di renderlo incapace di trasmettere *X. fastidiosa*.

Tra i batteri endofiti della vite associati anche alla cicalina è stato selezionato un microrganismo facilmente manipolabile in vitro, *Alcaligenes xylosoxidans denitrificans*. La sua capacità di colonizzare il primo tratto intestinale di *H. vitripennis*, che ospita anche *X. fastidiosa*, è stata esaminata in seguito a nutrizione su substrato artificiale addizionato di batteri modificati (Bextine et al., 2004). Inoltre la colonizzazione di diverse piante ospiti è stata valutata in seguito all'inoculazione diretta nel vegetale (Bextine et al., 2005). I risultati di queste prove hanno dimostrato la possibilità di impiegare *A. xylosoxidans denitrificans* come agente di controllo, oltre alla praticabilità dell'impiego di un sistema di distribuzione dell'agente di CS attraverso la pianta (vite). Ulteriori studi utili allo sviluppo di protocolli di CS sono stati effettuati al fine di verificare la possibilità di ottenere un sistema di controllo di lunga durata in seguito alla prima somministrazione. Tramite PCR quantitativa su cicaline sperimentalmente infettate con un ceppo trasformato del simbionte, è stato dimostrato che anche dopo lunghi periodi *A. xylosoxidans denitrificans* può essere mantenuto da *H. vitripennis* (Ramirez et al., 2008). L'effettiva possibilità di impiego di questo microrganismo come agente di CS è stata inoltre analizzata tramite un'accurata valutazione dei rischi ambientali. L'esistenza di tossicità per le piante, alterazioni degli ospiti, trasferimento genico orizzontale a ceppi *wild type* del simbionte, o conseguenze legate all'ecologia microbica del sistema pianta, sono fattori presi in esame unitamente alla stabilità del transgene e l'effetto sul processo di vinificazione (Miller et al., 2006).

RIASSUNTO

Gli insetti vettori di batteri fitopatogeni sono emetteri floemomizi o xilemomizi che trasmettono i batteri con modalità persistente. I vettori di *Candidatus Liberibacter* spp., agenti causali della malattia degli agrumi detta "Huanglongbing" o di giallumi di piante ortive, sono le psille *Diaphorina citri*, *Trioza erytreae*, *Bactericera cockerelli*, *Bactericera trigonica*, *Trioza apicalis*. *Cacopsylla pyri* trasmette invece *Ca. Liberibacter europaeus*, che non induce sintomi di malattia nella pianta ospite. *Ca. Arsenophonus* phytopathogenicus, agente della malattia della bietola da zucchero "basses richesses" è trasmesso dal cixide *Pentastiridius leporinus* mentre *Serratia marcescens* agente del cucurbit yellow vine disease in Nord America è trasmessa dal coreide *Anasa tristis*. Tra i batteri fitopatogeni xilematici soltanto la specie *Xylella fastidiosa*, recentemente introdotta anche in Italia, è di grande importanza fitopatologica. La trasmissione avviene secondo una modalità unica, che include caratteristiche della trasmissione persistente e non persistente. I vettori di *X. fastidiosa* sono cicadellidi della sottofamiglia Cicadellinae e sputacchine delle famiglie Aphrophoridae e Cercopidae. Le specie europee potenziali vettrici di *X. fastidiosa* e quelle Americane vettrici accertate sono elencate. Infine le strategie di lotta ai vettori di batteri fitopatogeni sono analizzate criticamente.

ABSTRACT

Xylem-sap feeding hemipteran insects transmit plant pathogenic bacteria in a persistent manner. The vectors of *Candidatus Liberibacter* spp., causal agents of the “Huanglong-bing” disease of citrus and of yellowing diseases of vegetable crops are the psyllids *Dialeuraphora citri*, *Trioza erytreae*, *Bactericera cockerelli*, *Bactericera trigonica*, *Trioza apicalis*. Moreover, *Cacopsylla pyri* transmits the non-pathogenic *Ca. L. europeus*. The cixiid planthopper *Pentastiridius leporinus* is the vector of *Ca. Arsenophonus* phytopathogenicus, the agent of the sugarbeet disease known as “basses richesses”. Finally, the strain of *Serratia marcescens* associated with cucurbit yellow vine disease in North America is transmitted by the heteropteran bug *Anasa tristis*. Among the xylem-limited bacteria, only *Xylella fastidiosa*, that has been recently introduced in Italy, is a very important and widespread plant pathogen. The transmission modality is peculiar because it includes characteristics of the persistent and non-persistent transmission. The xylem-sap feeders of the family Cicadellidae subfamily Cicadellinae (sharpshooters) and the spittlebugs of the families Aphrophoridae and Cercopidae (spittlebugs), are the known vectors of the bacterium. European potential vectors and American known vectors of *X. fastidiosa* are listed. The control strategies of the insect vectors of plant pathogenic bacteria are critically reviewed.

BIBLIOGRAFIA

- ABAD J.A., BANDLA M., FRENCH-MONAR R.D., LIEFTING L.W., CLOVER G.R.G. (2009): *First report of the detection of 'Candidatus Liberibacter' species in zebra chip disease infected potato plants in the United States*, «Plant Disease», 93, p. 108.
- ALMA A., DAFFONCHIO D., GONELLA E., RADDADI N. (2010): *Microbial symbionts of Auchenorrhyncha transmitting phytoplasmas: a resource for symbiotic control of phytoplasmas*, in *Phytoplasmas: Genomes, Plant Hosts and Vectors*, Weintraub P. & Jones P. Ed., CAB International, Wallingford, UK, pp. 272-292.
- ALMEIDA R.P.P., BLUA M.J., LOPES J.R. AND PURCELL A.H. (2005): *Vector transmission of Xylella fastidiosa: Applying fundamental knowledge to generate disease management strategies*, «Annals of the Entomological Society of America», 98, pp. 775-786.
- AMANIFAR N., TAGHAVI M., IZADPANAH K., BABAEI G., BAKHTIARI C.M. (2014): *Isolation and pathogenicity of Xylella fastidiosa from grapevine and almond in Iran*, «Phytopathologia Mediterranea», 53, http://dx.doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-12647.
- AUBERT B. (1993): *Citrus greening disease, a serious limiting factor for citri culture in Asia and Africa*, in *Proceedings 4th Congress International Society Citrus Nurserymen*, Etienne R. Ed., South Africa, pp. 134-142.
- BEXTINE B.R., LAUZON C., POTTER S.E., LAMPE D., MILLER T.A. (2004): *Delivery of a genetically marked Alcaligenes sp. to the glassy winged sharpshooter for use in a paratransgenic control strategy*, «Current Microbiology», 48, pp. 327-331.
- BEXTINE B.R., LAMPE D., LAUZON C., JACKSON B., MILLER T.A. (2005): *Establishment of a genetically marked insect-derived symbiont in multiple host plants*, «Current Microbiology», 50, pp. 1-7.
- BLUA M.J. AND REDAK R.A. (2003): *Impact of a screen barrier on the introgression of the glassy-winged sharpshooter into a nursery yard*, in M.A. Tariq, S. Oswalt, P. Blincoe, R. Spencer, L. Houser, A. Ba, and T. Esser [eds.], *Proceedings of CDFA Pierce's disease*

- research symposium, 8-11 December 2003, Coronado, CA. Copeland Printing, Sacramento, CA, pp. 282-285.
- BOVÉ J.M. (2006): *Huanglongbing: a destructive, newly emerging, century-old disease of citrus*, «Journal of J. Plant Pathology», 88, pp. 7-37.
- BRESSAN A. (2014): *Emergence and evolution of Arsenophonus bacteria as insect-vectored plant pathogens*, «Infection, Genetics and Evolution», 22, pp. 81-90.
- BRESSAN A., SÉMÉTEY O., ANREODO J., LHERMINIER J., BOUDON-PADIEU E. (2009): *Vector transmission of a plant pathogenic bacterium in the Arsenophonus clade sharing ecological traits with facultative insect endosymbionts*, «Phytopathology», 99, pp. 1289-1296.
- BRESSAN A., SÉMÉTEY O., NUSILLARD B., CLAIR D., BOUDON-PADIEU E. (2008): *Insect vectors (Hemiptera: Cixiidae) and pathogen types associated with syndrome "basses richesses" disease of sugar beet in France*, «Plant Disease», 92, pp. 113-119.
- BRUTON B.D., MITCHELL F., FLETCHER J., PAIR S.D., WAYADANDE A., MELCHER U., BRADY J., BEXTINE B., POPHAM T.W. (2003): *Serratia marcescens, a phloem-colonizing, squash bug-transmitted bacterium: causal agent of cucurbit yellow vine disease*, «Plant Disease», 87 (8), pp. 937-944.
- CAMEROTA C., RADDAI N., PIZZINAT A., GONELLA E., CROTTI E., TEDESCHI R., MOZES-DAUBE N., EMBER I., ACS Z., KOLBER M., ZCHORI-FEIN E., DAFFONCHIO D., ALMA A. (2012): *Incidence of 'Candidatus Liberibacter europaeus' and phytoplasmas in Cacopsylla species (Hemiptera: Psyllidae) and their host/shelter plants*, «Phytoparasitica», 40, pp. 213-221.
- CARIDDI C., SAPONARI M., BOSCIA D., DE STRADIS A., LOCONSOLE G., NIGRO F., PORCELLI F., POTERE O., MARTELLI G.P. (2014): *Isolation of a Xylella fastidiosa strain infecting olive and oleander in Apulia, Italy*, «Journal of Plant Pathology», 96 (2), pp. 425-429.
- COVIELLA C.E., GARCIA J.F., JESKE D.R., REDAK R.A. & LUCK R.F. (2006): *Feasibility of tracking within-field movements of Homalodisca coagulata (Hemiptera: Cicadellidae) and estimating its densities using fluorescent dusts in mark-release-recapture experiments*, «Journal of Economic Entomology», 99 (4), pp. 1051-1057.
- CROTTI E., BALLOI A., HAMDI C., SANSONNO L., MARZORATI M., GONELLA E., FAVIA G., CHERIF F.A., BANDI C., ALMA A., DAFFONCHIO D. (2012): *Microbial symbionts: a resource for the management of insect-related problems*, «Microbial Biotechnology», 5, pp. 307-317.
- CZWIENCZEK E., ALMEIDA R.P.P., STANCANELLI G., GREGOIRE J.C., CAFFIER D., HOLLO G., MOSBACH-SCHULTZ O., STRONA G., BRAGARD C. (2014): *Extensive literature search to build a database on the host range of Xylella fastidiosa*, Proceedings of the International symposium on the European Outbreak of *Xylella fastidiosa* in olive, Gallipoli-Locorotondo, Italy, 21-24 October 2014, p. 50.
- DANET J.-L., SALAR P., BATAILLER B., FOISSAC X., GARNIER M. (2004): *Transmission of 'Candidatus Phlomobacter fragariae' to periwinkle by the planthopper Cixius wagneri (China) and characterization of the isolate*, «Acta Horticulturae», 656, pp. 87-95.
- DURON O., BOUCHON D., BOUTIN S., BELLAMY L., ZHOU L., ENGELSTADTER J. (2008): *The diversity of reproductive parasites among arthropods: Wolbachia do not walk alone*, «BMC Biology», 6, p. 27.
- DURVASULA R.V., GUMBS A., PANACKAL A., KRUGLOV O., AKSOY S., MERRIFIELD R.B., RICHARDS F.F., BEARD C.B. (1997): *Prevention of insect-borne disease: an approach using transgenic symbiotic bacteria*, «Proceeding National Academy of Science USA», 94, pp. 3274-3278.

- GATINAEU F., JACOB N., VAUTRIN S., LARRUE J., LHERMINIER J., RICHARD-MOLARD M., BOUDON-PADIEU E. (2002): *Association with the syndrome "basses richesses" of sugar beet of a phytoplasma and a bacterium-like organism transmitted by a Pentastiridius sp.*, «Phytopathology», 92, pp. 384-392.
- HALL D.G., RICHARDSON M., AMMAR E.-D., HALBERT S. (2013): *Asian citrus psyllid, Diaphorina citri, vector of citrus huanglongbing disease*, «Entomologia Experimentalis et Applicata», 146, pp. 207-223.
- HANSEN A.K., TRUMBLE J.T., STOUTHAMER R., PAINE T.D. (2008): *New Huanglongbing species, Candidatus Liberibacter psyllaurous found to infect tomato and potato, is vectored by the psyllid Bactericera cockerelli (Sulc)*, «Applied and Environmental Microbiology», 74, pp. 5862-5865.
- HOPKINS D.L. & PURCELL A.H. (2002): *Xylella fastidiosa: cause of Pierce's disease of grapevine and other emergent diseases*, «Plant Disease», 86 (10), pp. 1056-1066.
- KRELL R.K., BOYD E.A., NAY J.E., PARK Y.L. AND PERRING T.M. (2007): *Mechanical and Insect Transmission of Xylella fastidiosa to Vitis vinifera*, «American Journal of Enology and Viticulture», 58, pp. 211-216.
- JANSE J.D. (2012): *Bacterial diseases that may or do emerge, with (possible) economic damage for Europe and the Mediterranean basin: notes on epidemiology, risks, prevention and management on first occurrence*, «Journal of Plant Pathology», 94 (4, Suppl.), S4-4.29.
- LEONARD M.T., FAGEN J.R., DAVIS-RICHARDSON A.G., DAVIS M.J., TRIPLETT E.W. (2012): *Complete genome sequence of Liberibacter crescens BT-1*, «Standards in Genomic Science», 7, pp. 271-283.
- LIEFTING L.W., WEIR B.S., PENNYCOOK S.R., CLOVER G.R. (2009): *'Candidatus Liberibacter solanacearum', associated with plants in the family Solanaceae*, «International Journal of Systematic Evolutionary Microbiology», 59, pp. 2274-2276.
- LOISEAU M., GAMIER S., BOIRIN V., MERIEAU M., LEGUAY A., RENAUDIN I., RENVOISE J.P., GENTIT P. (2014): *First report of 'Candidatus Liberibacter solanacearum' in carrot in France*, «Plant Disease», 98 (6), p. 839.
- LOPES S.A., MARCUSSI S., TORRES S.C.Z., SOUZA V., FAGAN C., FRANÇA S.C., FERNANDES N.G. & LOPES J.R.S. (2003): *Weeds as alternative hosts of the citrus, coffee, and plum strains of Xylella fastidiosa in Brazil*, «Plant Disease», 87 (5), pp. 544-549.
- LOPES S.A., FRARE G.F., BERTOLINI E., CAMBRA M., FERNANDES N.G., AYRES A.J., MARIN D.R., BOVÉ J.M. (2009): *Liberibacters associated with citrus huanglongbing in Brazil: 'Candidatus Liberibacter asiaticus' is heat tolerant, 'Ca. L. americanus' is heat sensitive*, «Plant Disease», 93, pp. 257-262.
- MANN R.S., PELZ-STELINSKI K., HERMANN S.L., TIWARI S., STELINSKI L.L. (2011): *Sexual transmission of a plant pathogenic bacterium, Candidatus Liberibacter asiaticus, between conspecific insect vectors during mating*, PLoS ONE 6: e29197.
- MASSONIE G., GARNIER M., BOVÉ J.M. (1976): *Transmission of Indian citrus decline by Trioza erytrae, the vector of the South African greening*, in Proc. 7th Conf. Int. Organic Citrus Virol., Calavan E.C. ed., University of California, Riverside, pp. 18-20.
- MILLER T.A., LAUZON C., LAMPE D., DURVASULA R., MATTHEWS S. (2006): *Paratransgenesis applied to control insect-transmitted plant pathogens: the Pierce's disease case*, in *Insect Symbiosis*, vol. 2, Bourtzis K. & Miller T.A. Ed., CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, pp. 247-263.
- MUNYANEZA J.E., FISHER T.W., SENGODA V.G., FARCZYNSKI S.F., NISSINEN A., LEMMETTY A. (2010): *Association of 'Candidatus Liberibacter solanacearum' with the psyllid*

- Trioza apicalis* (Hemiptera: Triozidae) in Europe», «Journal of Economic Entomology», 103 (4), pp. 1060-1070.
- MUNYANEZA J.E., SENGODA V.G., SUNDHEIM L., MEADOW R. (2012): *First report on "Candidatus Liberibacter solanacearum" associated with psyllid-infected carrots in Norway*, «Plant Disease», 96, p. 454.
- NELSON W.R., SENGODA V.G., ALFARO-FERNANDEZ A.O., FONT M.I., CROSSLIN J.M., MUNYANEZA J.E. (2013): *A new haplotype of "Candidatus Liberibacter solanacearum" identified in the Mediterranean region*, «European Journal of Plant Pathology», 135, pp. 633-639.
- NACHAPPA P., LEVY J., PIERSON E., TAMBORINDEGUY C. (2014): *Correlation between "Candidatus Liberibacter solanacearum" infection levels and fecundity in its psyllid vector*, «Journal of Invertebrate Pathology», 115, pp. 55-61.
- NUNNEY L., YUAN X., BROMLEY R.E. AND STOUTHAMER R. (2010): *Population genomic analysis of a bacterial plant pathogen: novel insight into the origin of Pierce's disease of grapevine in the U.S.*, PLoS One 5: e15488.
- PAIAO F.G., MENEGUIM A.M., CASAGRANDE E.C. AND LEITE R.P. (2002): *Envolvimento de cigarras (Homoptera, Cicadidae) na transmissão de Xylella fastidiosa em cafeeiro*, «Fitopatologia Brasileira», 27, p. 67.
- PELZ-STELINSKI K.S., BRLANSKY H.R., EBERT T.A., ROGERS M.E. (2010): *Transmission parameters for Candidatus Liberibacter asiaticus by asian citrus psyllid*, «Journal of Economic Entomology», 103, pp. 1531-1541.
- PERRING T., FARRAR C. & BLUA M. (2001): *Proximity to citrus influences Pierce's disease in Temecula Valley vineyards*, «California Agriculture», 55 (4), pp. 13-18.
- PETIT J.N., HODDLE M.S., GRANDGIRARD J., RODERICK G.K. & DAVIES N. (2008): *Invasion dynamics of the glassy-winged sharpshooter Homalodisca vitripennis (Germar) (Hemiptera: Cicadellidae) in French Polynesia*, «Biological Invasions», 10 (7), pp. 955-967.
- PURCELL A.H. (1989): *Homopteran transmission of xylem-inhabiting bacteria*, in *Advances in disease vector research*, vol. 6, Ed Harris KF. Springer, New York, pp. 243-266.
- PURCELL A.H., HOPKINS D.L. (1996): *Fastidious xylem-limited bacterial plant pathogens*, «Annual Review of Phytopathology», 34 (1), pp. 131-151.
- RAMIREZ J.L., PERRING T.M., MILLER T.A. (2008): *Fate of a genetically modified bacterium in foregut of Glassy-Winged Sharpshooter (Hemiptera: Cicadellidae)*, «Journal of Economic Entomology», 101 (5), pp. 1519-1525.
- RADDADI N., GONELLA E., CAMEROTA C., PIZZINAT A., TEDESCHI R., CROTTI E., MANDRIOLI M., BIANCO P.A., DAFFONCHIO D., ALMA A. (2011): *'Candidatus Liberibacter europaeus' sp. nov. that is associated with and transmitted by the psyllid Cacopsylla pyri apparently behaves as an endophyte rather than a pathogen*, «Env. Microbiol.», 13 (2), pp. 414-426.
- REDAK R.A., PURCELL A.H., LOPES J.R.S., BLUA M.J., MIZELL III R.F. AND ANDERSEN P.C. (2004): *The biology of xylem fluid-feeding insect vectors of Xylella fastidiosa and their relation to disease epidemiology*, «Annual Review of Entomology», 49, pp. 243-270.
- REMANANT B., DE CAMBIAIRE J.-C., CELLIER G., JACOBS J.M., MANGENOT S., BARBE V., LAJUS A., VALLENET D., MEDIGUE C., FEGAN M., ALLEN C., PRIOR P. (2011): *Ralstonia solanaceae, the blood disease bacterium and some asian R. solanacearum strains form a single genomic species despite divergent lifestyles*, PLoS ONE 6: e24356.
- RICHARD-MOLARD M., GARRAESSUS S., MALATESTA G., ORNY G., VALENTIN P., LEMAIRE O., REINBOLD C., GESRT M., BLECH F., FONNE G., PUTZ C., GROUSSON C., BOUDON-PADIEU E. (1995): *Le syndrome des basses richesses – Investigations au champ et*

- tentatives d'identification de l'agent pathogène et du vecteur*, in Proceedings of the 58th Congrès de l'Institut International de Recherches Betteravières, Bruxelles, 19-22 Juin 1995, Dijon-Beaune, France, pp. 299-309.
- SAPONARI M., BOSCIA D., NIGRO F. AND MARTELLI G.P. (2013): *Identification of DNA sequences related to Xylella fastidiosa in oleander, almond and olive trees exhibiting leaf scorch symptoms in Apulia (Southern Italy)*, «Journal of Plant Pathology», 95, p. 668.
- SAPONARI M., LOCONSOLE G., CORNARA D., YOKOMI R.K., DE STRADIS A., BOSCIA D., BOSCO D., MARTELLI G.P., KRUGNER R., PORCELLI F. (2014): *Infectivity and Transmission of Xylella fastidiosa by Philaenus spumarius (Hemiptera: Aphrophoridae) in Apulia, Italy*, «Journal of Economic Entomology», 107 (4), pp. 1316-1319.
- SCHAAD N.W., POSTNIKOVA E., LACY G., FATMI M. AND CHANG C.J. (2004): *Xylella fastidiosa subspecies: X. fastidiosa subsp. piercei, subsp. nov., X. fastidiosa subsp. multiplex subsp. nov., and X. fastidiosa subsp. pauca subsp. nov.*, «Systematic and applied microbiology», 27 (3), pp. 290-300.
- SCHUENZEL E.L., SCALLY M., STOUTHAMER R. AND NUNNEY L. (2005): *A multigene phylogenetic study of clonal diversity and divergence in North American strains of the plant pathogen Xylella fastidiosa*, «Applied and Environmental Microbiology», 71, pp. 3832-3839.
- SISTERSON M.S., STENGER D.C. (2013): *Roguing with replacement in perennial crops: conditions for successful disease management*, «Phytopathology», 103 (2), pp. 117-128.
- SU C.-C., CHANG C.J., CHANG C.-M., SHIH H.-T., TZENG K.-C., JAN F.-J., KAO C.-W. AND DENG W.-L. (2013): *Pierce's Disease of grapevines in Taiwan: isolation, cultivation and pathogenicity of Xylella fastidiosa*, «Journal of Phytopathology», 161, pp. 389-396.
- TANAKA M., NAO M., USUGI T. (2006): *Occurrence of strawberry marginal chlorosis caused by "Candidatus Phlomobacter fragariae" in Japan*, «Journal of General Plant Pathology», 72, pp. 374-377.
- TEIXEIRA D.C., DANET J.L., EVEILLARD S., MARTINS E.C., CINTRA DE JESUS W.JR, YAMAMOTO P.T., APARECIDO LOPES S., BEOZZO BASSANEZI R., JULIANO AYRES A., SAILLARD C., BOVÉ J.M. (2005): *Citrus huanglongbing in São Paulo State, Brazil: PCR detection of the 'Candidatus' Liberibacter species associated with the disease*, «Molecular and Cellular Probes», 19, pp. 173-179.
- TERESANI G.R., BERTOLINI E., ALFARO-FERNÁNDEZ A., MARTÍNEZ C., OSSAMU TANAKA F.A., KITAJIMA E.W., ROSELLÓ M., SANJUÁN S., FERRÁNDIZ J.C., LÓPEZ M.M., CAMBRA M., FONT M.I. (2014): *Association of 'Candidatus Liberibacter solanacearum' with a vegetative disorder of celery in Spain and development of a Real-Time PCR method for its detection*, «Phytopathology», 104 (8), pp. 804-811.
- TERLIZZI F., BABINI A.R., LANZONI C., PISI A., CREDI R., FOISSAC X., SALAR P. (2007): *First report of a γ -3 proteobacterium associated with diseased strawberries in Italy*, «Plant Dis.», 91, p. 1688.
- THOMPSON S., FLETCHER J.D., ZIEBELL H., BEARD S., PANDA P., JORGENSEN N., FOWLER S.V., LIEFTING L.W., BERRY N., PITMAN A.R. (2013): *First report of 'Candidatus Liberibacter europaeus' associated with psyllid infested Scotch broom*, «New Disease Reports», 27, p. 6.
- WAYADANDE A., BRUTON B., FLETCHER J., PAIR S. & MITCHELL F. (2005): *Retention of cucurbit yellow vine disease bacterium Serratia marcescens through transstadial molt of vector Anasa tristis (Hemiptera: Coreidae)*, «Annals of the Entomological Society of America», 98 (6), pp. 770-774.

- WANG N. E TRIVEDI P. (2013): *Citrus Huanglongbing: a newly relevant disease presents unprecedented challenges*, «Phytopathology», 103 (7), pp. 652-665.
- ZREIK L., BOVÉ J.M., GARNIER M. (1998): *Phylogenetic characterization of the bacterium-like organism associated with marginal chlorosis of strawberry and proposition of a Candidatus taxon for the organism, 'Candidatus Phlomobacter fragariae'*, «International Journal of Systematic Bacteriology», 48, pp. 257-261.