

Xylella fastidiosa

La amenaza de una bacteria fitopatógena emergente

Ester Marco-Noales y Silvia Barbé

Centro de Protección Vegetal y Biotecnología
Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias (IVIA), 46113 Moncada, Valencia

INTRODUCCIÓN

Casi a diario podemos encontrar noticias sobre *Xylella fastidiosa* en los medios de comunicación. Pero ¿qué es y qué sabemos realmente de este organismo? *X. fastidiosa* es una bacteria fitopatógena Gram negativa que coloniza dos hábitats: el xilema de la planta hospedadora y el tracto digestivo anterior de insectos que se alimentan de savia bruta. Tiene un rango de más de 350 especies de plantas huéspedes, tanto mono como dicotiledóneas, pertenecientes a más de 200 géneros y más de 70 familias botánicas, y es transmitida por distintas especies de insectos que actúan como vectores. Su actualidad en Europa radica en el brote epidémico detectado en 2013 en la región de Apulia, en el sur de Italia, donde hasta la fecha la bacteria ha devastado miles de olivos. Una visita a la zona, con extensas áreas de olivos muertos y completamente secos, da idea de los efectos de la presencia de la bacteria y justifica la alarma generada en el continente (Figura 1).



Figura 1. Síntomas avanzados de la enfermedad del desecamiento rápido del olivo producida por *Xylella fastidiosa*, observados en la región de Apulia, sur de Italia. Noviembre de 2016. (Foto: E. Marco-Noales, IVIA)

X. fastidiosa es el agente causal de graves enfermedades en cultivos de gran importancia económica como olivo, vid, cítricos, frutales, almendro, y es también capaz de afectar a especies forestales y plantas ornamentales. Su amplia gama de huéspedes, que ha ido en aumento en los últimos años, y lo que aún desconocemos de ella, la convierten en una amenaza imprevisible que está emergiendo en Europa de manera poco predecible.

Las primeras referencias de las enfermedades causadas por esta bacteria se remontan a finales del siglo XIX en Estados Unidos, cuando una patología hasta entonces desconocida arrasó miles de viñedos en California, y en la misma época se describió la enfermedad del falso melocotonero en Georgia, con la misma etiología. En la década de 1930 a la enfermedad en vid se le dio el nombre de enfermedad de Pierce en reconocimiento al trabajo de Newton B. Pierce, el investigador que varios años antes había descrito con detalle los sín-

tomas observados. Una década más tarde se identificaron varias especies de insectos vectores transmisores de la enfermedad, pero no fue hasta 1978 cuando se consiguió aislar en un medio de cultivo la bacteria agente causal. En 1987, esta bacteria se describió y clasificó, dándosele el nombre de *Xylella fastidiosa*, que hace referencia a su hábitat en el xilema (del griego *xylon*, madera) y a sus exigencias nutricionales que dificultan su crecimiento *in vitro* (fastidiosa) (Figura 2). En esa misma década, en Argentina y Brasil se describió una enfermedad en naranjo denominada clorosis variegada de los cítricos, con síntomas de amarilleamiento en hojas, y se pudo demostrar que su agente causal era también *X. fastidiosa*. A partir de entonces la bacteria empezó a detectarse en muchas otras especies de plantas cultivadas y silvestres, produciendo o no enfermedad. Y ésta es una de sus peculiaridades, que puede estar presente en plantas asintomáticas de forma latente durante muchos años. De hecho, la colonización de una planta por *X. fastidiosa*

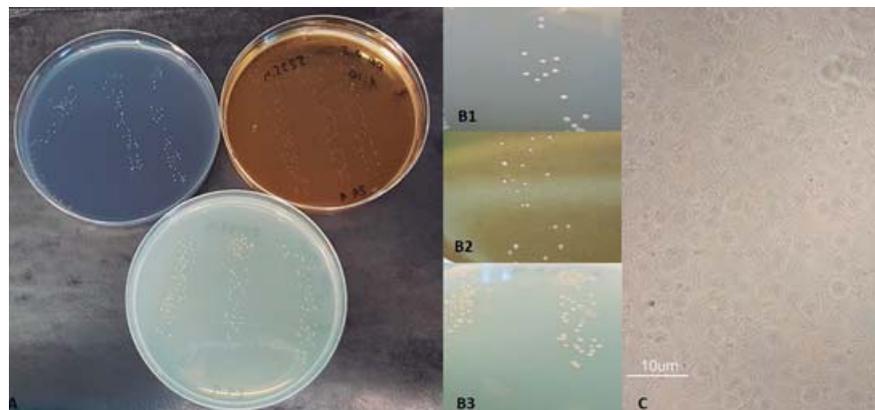


Figura 2. A) Crecimiento *in vitro* de la cepa IMA5235 de *Xylella fastidiosa* subespecie *fastidiosa* ST1, aislada de cerezo (Mallorca, 2016 -primera detección de *X. fastidiosa* en España-), en los medios de cultivo recomendados para su aislamiento tras 17 días de incubación a 28 °C: B1) medio BCYE; B2) medio PWG y B3) medio PD2. C) Imagen de microscopía óptica de una preparación en fresco de la cepa IMA6035 de *Xylella fastidiosa* subespecie *fastidiosa* ST1, aislada de *Calicotome spinosa* (Mallorca, 2017). (Fotos: S. Barbé, IVIA)

no implica necesariamente el desarrollo de enfermedad, ya que ésta es resultado de complejas interacciones entre la bacteria, la planta, el vector y el ambiente.

Hasta 2013, la distribución de *X. fastidiosa* se limitaba casi exclusivamente al continente americano, desde Canadá a Argentina. Sin embargo, después del brote de Italia han ido apareciendo más casos en Europa. En 2015 *X. fastidiosa* se detectó en Francia, en un primer momento en Córcega, en plantas ornamentales de *Polygala myrtifolia*, y posteriormente en otros huéspedes y también en la zona continental (Costa Azul). En este mismo año se detectó en Suiza, como una intercepción, en plantas de café importadas de Sudamérica. Un año más tarde se detectó en Alemania en una planta de adelfa de un pequeño invernadero. En 2016 se detectó en Mallorca, en tres cerezos de un centro de jardinería, y progresivamente se ha ido detectando en numerosos huéspedes y en todas las islas Baleares, a excepción de Formentera. Meses más tarde, en junio de 2017, se detectó por primera vez en la Península Ibérica, en plantaciones de almendro de la provincia de Alicante. En abril de 2018, la bacteria ha sido detectada en un olivo de la Comunidad de Madrid y en ese mismo mes en tres plantas de *P. myrtifolia* de un vivero de Almería. Ante este panorama, inevitablemente surgen varias preguntas: ¿Está *X. fastidiosa* presente

en muchos otros lugares además de allí donde hasta el momento se ha detectado? ¿Está presente de forma latente en muchas plantas? ¿Desde cuándo está en Europa? Sin duda ninguna, *X. fastidiosa* plantea un apasionante desafío para el investigador científico.

BIOLOGÍA DE *X. fastidiosa*

X. fastidiosa es una bacteria no flagelada que tiene movilidad vertical en el xilema gracias a *pili* de tipo IV (*twitching motility*), y que forma biopelículas tanto en los vasos xilemáticos de la planta hospedadora como en el tracto digestivo anterior del insecto vector, en las que tienen un papel muy importante los *pili* de tipo I. Los mecanismos específicos por los que es capaz de causar enfermedad no se conocen bien aún, aunque parece que el desarrollo de los síntomas se debe, al menos inicialmente, a respuestas fisiológicas de la planta, desencadenadas por el déficit hídrico originado por el taponamiento de los vasos del xilema con biopelículas de la bacteria. Mientras que unas cepas de *X. fastidiosa* son capaces de multiplicarse en la planta y colonizarla de modo generalizado, produciendo una infección sistémica, otras viven como organismos endófitos sin producir síntomas. Las que se extienden ampliamente desde el sitio de infección se unen a las paredes de los vasos xilemáticos y forman colonias que

pueden llegar a bloquear el transporte de agua y sales minerales. Las membranas de los haces del xilema pueden ser degradadas por la bacteria mediante la producción de enzimas del tipo poligalacturonasa, y la planta, como defensa, fabrica tilosas y sustancias polisacáridicas que también pueden llegar a bloquear el xilema.

Los síntomas que se producen varían en función de la planta huésped, y de la interacción con factores ambientales, pero en general lo que se observa es que las plantas afectadas se secan, el follaje adquiere la apariencia de estar quemado (Figura 3), y eventualmente la planta puede morir por el bloqueo del transporte de la savia bruta en los vasos. Los primeros síntomas observables consisten en una necrosis marginal de las hojas, generalmente acompañada de un halo clorótico, que avanza por el limbo, y las hojas pueden llegar a secarse completamente y caer. En ciruelo y en almendro a esa necrosis marginal se le denomina escaldado (Figura 4). Las plantas pueden reducir su crecimiento y tener una producción más baja y corta en el tiempo y los frutos pueden secarse. El desarrollo de los síntomas frecuentemente es lento (varios meses desde la infección) y puede darse en una parte o en el árbol entero; se manifiestan más claramente durante verano y otoño, cuando la demanda hídrica de la planta es mayor y está dificultada por la oclusión de los haces



Figura 3. Aspecto de un almendro de la zona infectada por *Xylella fastidiosa* de El Castell de Guadalest (Alicante, 2017 -primera detección de *X. fastidiosa* en la Península Ibérica-). Se observa que las hojas adquieren una tonalidad ligeramente dorada al secarse. En California, este síntoma es conocido como *Golden death* o muerte dorada. (Foto: E. Marco-Noales, IVIA)



Figura 4. Detalle de la sintomatología producida por *Xylella fastidiosa* en hoja de almendro, en donde se aprecia la banda clorótica que separa la zona escaldada del tejido verde. (Foto: I. Navarro, IVIA)

vasculares. En algunos casos, las plantas no llegan a morir pero pueden ser más susceptibles a otras enfermedades y a plagas. La clorosis variegada de los cítricos se caracteriza por manchas amarillas en el haz de las hojas, similares a deficiencias nutricionales, y pequeñas manchas de color marrón claro en el envés; los frutos son muy pequeños, duros, maduran prematuramente y no resultan aptos ni siquiera para su procesamiento industrial. No es fácil emplear los síntomas como herramienta de diagnóstico porque son similares a los inducidos por estrés hídrico y por otras causas bióticas y abióticas.

Otro factor importante para que la enfermedad se desarrolle son las condiciones climáticas, en concreto la temperatura. El rango de temperaturas que permite la multiplicación de *X. fastidiosa* en vid (la planta más estudiada) es de 17 a 25 °C; las poblaciones decrecen por debajo de 5 °C. Sin embargo, la capacidad de supervivencia de *X. fastidiosa* puede variar según la subespecie considerada, la especie vegetal infectada y su cultivar.

LAS SUBESPECIES DE *X. fastidiosa* Y LOS GRUPOS GENÉTICOS

Dentro de la especie *X. fastidiosa* hay varios grupos genéticamente distintos, que se denominan subespecies. Además, dentro de cada subespecie hay pequeñas variaciones que dan lugar a grupos genéticos (ST, *sequence type*), de los que se conocen más de 80. Esta clasificación está basada en el análisis multilocus (MLST, *multilocus sequence typing*) de la secuencia nucleotídica de siete genes de mantenimiento (*leuA*, *petC*, *malF*, *cysG*, *holC*, *nuoL*, *gltT*). La variabilidad de *X. fastidiosa* se debe a que es propensa a intercambiar material genético dentro de sus poblaciones mediante recombinación. La recombinación podría explicar que el flujo genético que se produce a consecuencia de este fenómeno sea uno de los motores de la emergencia de nuevas enfermedades producidas por esta bacteria.

Las principales subespecies son: *fastidiosa*, que afecta sobre todo a vid, almendro y alfalfa; *multiplex*, a numerosos huéspedes de *Prunus* spp., *Quercus* spp., *Ulmus* spp., olivo, *Rubus* spp. y *Morus* spp.; *pauca*, a naranjo, café y olivo; y *sandyi*, a adelfa. Entre las subespecies

parece haber cierto grado de diferenciación en función del huésped; sin embargo, los mecanismos moleculares de la especificidad no se conocen todavía. Actualmente, se desconoce si muchas especies de plantas europeas, principalmente silvestres, serían huéspedes de *X. fastidiosa*, dado que nunca antes han estado expuestas a la bacteria. El aislamiento geográfico propició, aparentemente, una divergencia genética del 1-3% entre las cuatro subespecies en los últimos 20.000-50.000 años. Pero este aislamiento se rompió por la actividad humana, que favoreció la recombinación homóloga de subespecies que antes estaban físicamente separadas. La variabilidad observada en las cepas estudiadas llevó a proponer una quinta subespecie para agrupar aislados de la bacteria que causan enfermedad en la planta ornamental *Chitalpa tashkentensis*, en Nuevo México (Estados Unidos), pero su posición filogenética no está clara. Del mismo modo, se propuso la subespecie *morus* para aislados identificados en moreras en Estados Unidos. Otros aislados de perales enfermos en Taiwán, que en un principio se habían clasificado como otra subespecie distinta, según los últimos estudios filogenéticos conforman ahora una nueva especie del género, *X. taiwanensis*.

LOS INSECTOS QUE SE ALIMENTAN DE XILEMA SON TRANSMISORES POTENCIALES DE *X. fastidiosa*

Xylella fastidiosa, que está restringida al xilema de la planta hospedadora, es transmitida por insectos del orden Hemiptera, suborden Auchenorrhyncha, que se alimentan exclusivamente del xilema. En estos insectos no existe transmisión transovarial o entre estadíos, ya que la ninfa, al mudar, pierde la cutícula y, por tanto, las bacterias adheridas a ella; pero la bacteria persiste en insectos adultos, siendo estos infectivos el resto de su vida.

El insecto adquiere la bacteria al chupar la savia bruta de una planta infectada, y la bacteria se adhiere a la cutícula de la parte anterior del tracto digestivo del insecto, el estomodeo, donde puede multiplicarse y formar biopelículas. Sin embargo, la multiplicación y la formación de biopelículas no son requisitos necesarios para la transmisión, como lo demuestra el hecho de que no existe período

de latencia en el vector, por lo que *X. fastidiosa* puede ser transmitida inmediatamente a una planta sana. Parece que el número de eventos de inoculación es más importante que el número de células bacterianas inoculadas en ellos, ya que unas pocas bacterias son suficientes para originar infección. El flujo de *X. fastidiosa* dentro de la planta es un proceso relativamente lento y es posible que múltiples infecciones en diferentes puntos de la planta resulten en una colonización más rápida, propiciando una expresión de síntomas más temprana.

Mientras que en América se conocen muchos de los vectores transmisores, en Europa solo se ha identificado como tal la especie *Philaenus spumarius*, en el brote de Italia, vector que no había sido identificado anteriormente como una plaga del olivo. Es un insecto polífago con una amplia distribución mundial que, como todos los Cercopoidea, secreta una espuma protectora en el estado de ninfa (Figura 5). Este insecto se ha convertido en Italia en un vector muy efectivo para diseminar la enfermedad.

LA PREVENCIÓN Y LA VIGILANCIA SON LAS MEJORES ESTRATEGIAS DE CONTROL

La prevención es, sin duda, la primera y más efectiva medida de control. Además, en la actualidad no existe ningún método eficaz para combatir a *X. fastidiosa*. Si la bacteriosis se introduce en una zona, tarde o temprano la bacteria es diseminada por vectores locales, aunque la eficacia de esa transmisión y la consiguiente dispersión de la enfermedad dependen de diversos factores.



Figura 5. Detalle de la espuma protectora que producen las ninfas de *Philaenus spumarius*. (Foto: Francisco J. Beitia, IVIA)

En Italia han ensayado varios tratamientos en olivo, y algunos parece que reducen la severidad de los síntomas, pero no llegan a curar completamente. Además, el modo de administración de los posibles productos presenta una dificultad añadida, ya que en principio requerirían inyecciones en el xilema de cada planta de manera individual, lo que hace el método casi inviable. Además, el uso de determinados productos que pueden ser efectivos, como formulaciones de cobre, manganeso, zinc, podría tener efectos negativos por su acumulación en suelo, su toxicidad, y por el posible desarrollo de resistencias en las bacterias diana. El campo de los tratamientos bactericidas frente a *X. fastidiosa* es un ámbito en continua experimentación. Hay métodos más amigables con el medio ambiente, como el uso de péptidos antimicrobianos o de virus bacteriófagos, que son prometedores pero que requieren todavía desarrollo y experimentación. Otro frente abierto en este sentido es la investigación en la búsqueda de cultivares tolerantes o más resistentes a la enfermedad.

SITUACIÓN ACTUAL DE *X. fastidiosa* EN ESPAÑA

Como se ha comentado anteriormente, en octubre de 2016 se detectó *X. fastidiosa* en tres cerezos de un centro de jardinería en Manacor (Mallorca). Poco después se empezó a detectar en diversas especies vegetales cultivadas, sil-

vestres y ornamentales, incluyendo acebuche, almendro, ciruelo, olivo, vid y *P. myrtifolia* entre las 18 identificadas hasta el momento en las islas. Además, se han descrito tres subespecies, *fastidiosa* y *multiplex* en Mallorca, *multiplex* en Menorca y *pauca* en Ibiza. Las muestras analizadas de la isla de Formentera han sido siempre, hasta ahora, negativas.

Casi un año después de la primera detección de *X. fastidiosa* en España, en junio de 2017 se produce la primera detección en la Península Ibérica, en la localidad alicantina de El Castell de Guadalest (Alicante, Comunidad Valenciana), en una parcela de almendros de alrededor de 30 años de edad (Figura 6). En mayo de este año 2018 el número de parcelas de almendro con muestras positivas ascendía a 178, todas en municipios de esa zona de la provincia de Alicante. En las parcelas infectadas y en los alrededores se han capturado ejemplares de los insectos *P. spumarius* y *Neophilaenus campestris*, y en un pequeño porcentaje de ellos, con más frecuencia en los primeros, se ha detectado *X. fastidiosa*; está pendiente demostrar su capacidad de transmisión de la bacteria en las condiciones locales.

El pasado mes de abril se comunicó la detección de *X. fastidiosa* en un olivo de la Comunidad de Madrid, en una parcela de Villarejo de Salvanés (Figura 7). Y unos días después se informó de la detección en unas plantas ornamentales de *P. myrtifolia* de un vivero de El Ejido, Almería.

Aunque la detección de *X. fastidiosa* ha seguido una secuencia espacio-temporal en Europa desde el brote de Italia en 2013, los datos de los que disponemos indican que los brotes identificados con posterioridad al de Italia no son consecuencia de una dispersión de la bacteria desde el mismo, puesto que hay diversidad de subespecies y grupos genéticos según el foco considerado. Además, no hay que perder de vista que los controles, las inspecciones y los análisis se han intensificado desde 2014, y eso también ha contribuido a que se detecte con mayor frecuencia esta bacteria que, probablemente, lleva mucho tiempo en Europa. De hecho, el material vegetal importado debe haber sido el medio de transporte por el que *X. fastidiosa* ha llegado al continente europeo. Las importaciones anteriores a 2014, sobre todo de plantas ornamentales, ascienden a miles de toneladas anuales y, en algunos casos, su procedencia era de países en donde se sabe que la bacteria está presente. Un ejemplo del riesgo de introducción de material vegetal contaminado podemos encontrarlo en la similitud de secuencia nucleotídica de la cepa de *X. fastidiosa* aislada en el brote de Italia con cepas de Costa Rica, apoyando la hipótesis de la introducción de esta bacteria en el continente europeo con plantas infectadas procedentes de Centroamérica. Es, por tanto, muy probable que haya habido múltiples introducciones de la bacteria en Europa y que, dependiendo de diversas circunstancias, en algunos lugares y en determinados huéspedes



Figura 6. Parcela de almendros afectados por *X. fastidiosa* en El Castell de Guadalest (Alicante, 2017 - primera detección de *X. fastidiosa* en la Península Ibérica-), donde se aprecian labores de erradicación. (Foto: E. Marco-Noales, IVIA)



Figura 7. Detalle de hojas sintomáticas de un olivo infectado por *Xylella fastidiosa* detectado en una parcela de Villarejo de Salvanés (Comunidad de Madrid, 2018). Se observan las típicas necrosis marginales en forma de "punta de flecha". (Foto: A. Monterde, IVIA)

des estén manifestándose síntomas de las enfermedades que causa.

INVESTIGACIÓN SOBRE *X. fastidiosa* EN EUROPA

Actualmente hay dos proyectos de investigación del Horizonte 2020 de la Unión Europea: POnTE (*Pest Organisms Threatening Europe*) y XF-ACTORS (*Xylella Fastidiosa Active Containment Through a multidisciplinary-Oriented Research Strategy*), en los que participan muchos países europeos, y varios equipos españoles. Ambos proyectos están liderados por el CNR de Bari (Italia), y en ellos se trata de abordar el patosistema de *X. fastidiosa* de un modo multidisciplinar y global. Su objetivo general es el avance en el conocimiento de la bacteria, el vector y la planta hospedadora, y en posibles estrategias de gestión de las enfermedades en los distintos huéspedes, pero con un énfasis especial en el olivo, dado que cuando estos proyectos se gestaron el único brote en Europa era el del sur de Italia y la emergencia era en este hospedador. La investigación de este patosistema se está abordando mediante NGS, transcriptómica y estudio del microbioma, con la meta de encontrar soluciones sostenibles. Se pretenden identificar recursos genéticos de olivar resistentes a la infección por *X. fastidiosa* y evaluar la efectividad de biomoléculas seleccionadas y antagonistas para el control en planta. Además, hay resultados prometedores que combinan *remote-sensing* con mediciones en campo y con herramientas innovadoras para la detección *in situ*.

Los objetivos, que se complementan entre ambos proyectos, son: la implementación de evaluaciones de riesgo para las diferentes áreas geográficas, la prevención de la entrada de la bacteria en zonas libres mediante el desarrollo de métodos de detección temprana, tanto de laboratorio como de campo, la mitigación del impacto socio-económico de las enfermedades causadas por *X. fastidiosa*, la gestión integrada mediante múltiples apro-

ximaciones (resistencia varietal, tratamientos amigables con el medio ambiente, etc.), y el apoyo a las políticas europeas de toma de decisiones basadas en el conocimiento científico. En definitiva, se trata de generar conocimiento sobre la patogenicidad, la transmisión y la susceptibilidad de los huéspedes a las diferentes cepas de *X. fastidiosa* encontradas en los brotes europeos.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Nuestras condiciones climáticas son favorables para el establecimiento y la dispersión de *X. fastidiosa*, por lo que esta bacteria, que está ya presente en distintos lugares de la geografía española, constituye una grave amenaza para la agricultura en general. El genotipo de cada cepa de *X. fastidiosa* encontrada, la abundancia y eficiencia de transmisión de los vectores implicados y las condiciones climáticas concretas de cada zona son factores que condicionan la situación de cada brote de la enfermedad. Cuanto más avancemos en el conocimiento de este patosistema, más capaces seremos de optimizar el modo de abordar los problemas que puedan surgir en el sector agrícola. Una legislación adecuada, basada en los avances científicos, flujo de información y cooperación entre los sectores implicados, inspecciones, coordinación entre territorios y fomento de la investigación interdisciplinar son los pilares para una buena gestión.

Desde el punto de vista científico, *X. fastidiosa* es una bacteria muy interesante. No olvidemos que la enfermedad de Pierce en vid se describió a finales del siglo XIX y, a pesar del tiempo transcurrido, todavía se desconoce mucho sobre su agente causal. Sus características hacen a esta bacteria particularmente difícil de estudiar y controlar. Las enfermedades que produce deben entenderse como el resultado de las interacciones entre los diferentes genotipos de la bacteria, las plantas huéspedes y los vectores, y el conocimiento de esas interacciones

nos permitirá comprender la ecología y la evolución de esta bacteria.

¿Está *X. fastidiosa* presente en cualquier lugar del mundo? ¿Cuánta diversidad genética hay en sus poblaciones? ¿Por qué hay especificidad entre genotipos de *X. fastidiosa* y plantas huéspedes? ¿Existe especificidad entre los genotipos de *X. fastidiosa* y los vectores? ¿Cómo es el proceso de colonización del insecto por *X. fastidiosa*? ¿Por qué en unas plantas se desarrollan síntomas y en otras la infección es latente? ¿Discriminan los vectores entre plantas sintomáticas y asintomáticas? ¿Por qué es heterogénea la distribución de *X. fastidiosa* dentro de la planta? Son muchas las preguntas que todavía no tienen una respuesta clara y que requieren una investigación multidisciplinar que permita tener una visión de conjunto de esta fascinante bacteria.

Los autores agradecen la financiación a los proyectos del Horizonte 2020 de la Unión Europea POnTE (*Pest Organisms Threatening Europe, agreement* No 635646) y XF-ACTORS (*Xylella Fastidiosa Active Containment Through a multidisciplinary-Oriented Research Strategy, No 727987*).

REFERENCIAS

- Almeida, R.P.P. 2016. *Xylella fastidiosa* vector transmission biology, pp. 165-173. En: Judith K. Brown (ed.), *Vector-Mediated Transmission of Plant Pathogens*. The American Phytopathological Society.
- Almeida, R.P.P. y Nunney, L. 2015. How do plant diseases caused by *Xylella fastidiosa* emerge? *Plant Disease* 99: 1457-1467.
- Chatterjee, S., Almeida, R.P. y Lindow, S. 2008. Living in two worlds: the plant and insect lifestyles of *Xylella fastidiosa*. *Annu Rev Phytopathol.* 46: 243-71.
- Hopkins, D. L. y Purcell, A. H. 2002. *Xylella fastidiosa*: Cause of Pierce's disease of grapevine and other emergent diseases. *Plant Dis.* 86:1056-1066.
- Janse, J.D. y Obradovic, A. 2010. *Xylella fastidiosa*: Its biology, diagnosis, control and risks. *J. Plant Pathol.* (92), sup. 1; pp. 35-48.
- Landa, B.B., Marco-Noales, E. y López, M.M. 2017. Enfermedades causadas por *Xylella fastidiosa*. *Cajamar Caja Rural* (ed.).
- Purcell, A.H. 2013. Paradigms: examples from the bacterium *Xylella fastidiosa*. *Ann. Rev Phytopathol.* 51: 339-356.