

SCOPAZZI DEL MELO

STATO ATTUALE DELLA RICERCA

APFELTRIEBSUCHT

AKTUELLER STAND DER FORSCHUNG

A cura di // Herausgegeben von

KATRIN JANIK

DANA BARTHEL

TIZIANA OPPEDISANO

GIANFRANCO ANFORA



FONDAZIONE
EDMUND MACH



Versuchszentrum
Centro di Sperimentazione
Research Centre

LAIBURG
NATURE & SCIENCE: HAND IN HAND

SCOPAZZI DEL MELO

STATO ATTUALE DELLA RICERCA

APFELTRIEBSUCHT

AKTUELLER STAND DER FORSCHUNG

A cura di // Herausgegeben von

KATRIN JANIK

DANA BARTHEL

TIZIANA OPPEDISANO

GIANFRANCO ANFORA



FONDAZIONE
EDMUND MACH



NATURE & SCIENCE: HAND IN HAND

Scopazzi del melo : stato attuale della ricerca = Apfeltriebsucht : aktueller Stand der Forschung / a cura di = herausgegeben von Katrin Janik ... [et al.]. - San Michele all'Adige (TN) : Fondazione Edmund Mach ; Laimburg : Ora (BZ) : Centro di Sperimentazione Laimburg, 2020. - 153 p. : i ll., tab. ; 26 cm.

ISBN: 9788878430532

1. Melo - Malattie da fitoplasmi I. Janik, Katrin II. Fondazione Edmund Mach III. Centro di sperimentazione Laimburg 634.11932

Il presente lavoro è stato svolto nell'ambito dei progetti APPL2.0, APPLClust, APPLIII e SCOPAZZI_FEM ed è stato finanziato dalla Provincia Autonoma di Bolzano - Alto Adige, dal Consorzio Mele Alto Adige e dall'Associazione Produttori Ortofrutticoli Trentini (APOT). // Die Arbeiten wurden im Rahmen der Projekte APPL2.0, APPLClust, APPLIII und SCOPAZZI-FEM durchgeführt und von der Autonomen Provinz Bozen - Südtirol, Italien, dem Südtiroler Apfelkonsortium und dem Verband der Obst- und Gemüseerzeuger im Trentino (APOT) finanziert.



SCOPAZZI DEL MELO - STATO ATTUALE DELLA RICERCA APFELTRIEBSUCHT - AKTUELLER STAND DER FORSCHUNG

© 2020 Fondazione Edmund Mach, Via E. Mach 1, 38098 San Michele all'Adige (TN) - Centro di Sperimentazione Laimburg/Versuchszentrum Laimburg, Laimburg 6, 39040 Ora/Auer (BZ).

È vietata la riproduzione con qualsiasi mezzo essa venga effettuata.

TESTI // TEXTE

Dana Barthel, Stefanie Fischnaller, Thomas Letschka, Katrin Janik, Cecilia Mittelberger, Sabine Öttl, Bernd Panassiti - Centro di Sperimentazione Laimburg, Ora (Italia) // Versuchszentrum Laimburg, Auer (Italien)

Gino Angeli, Mario Baldessari, Pier Luigi Bianchedi, Andrea Campisano, Laura Tiziana Covelli, Gastone Dallago, Claudio Ioriatti, Valerio Mazzoni, Mirko Moser, Federico Pedrazzoli, Omar Rota-Stabelli, Tobias Weil - Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige (Italia) // Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige (Italien)

Tiziana Oppedisano - Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige (Italia) / Università degli Studi del Molise // Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige (Italien) / Università degli Studi del Molise (Italien)

Gianfranco Anfora - Centro Agricoltura Alimenti Ambiente (C3A), Università degli Studi di Trento / Centro Ricerca e Innovazione, Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige (Italia) // Centro Agricoltura Alimenti Ambiente (C3A), Università degli Studi di Trento, San Michele all'Adige (Italien) / Centro Ricerca e Innovazione, Fondazione Edmund Mach, San Michele all'Adige (Italien)

Wolfgang Jarausch - AlPlanta, Neustadt an der Weinstraße (Germania) // AlPlanta, Neustadt an der Weinstraße (Deutschland)

Josef Österreicher, Michael Unterthurner - Centro di consulenza per la frutticoltura dell'Alto Adige, Lana-BZ (Italia) // Südtiroler Beratungsring für Obst- und Weinbau, Lana-BZ (Italien)

Wolfgang Schweigkofler - Dominican University of California, San Rafael California (USA) // Dominican University of California, San Rafael, Kalifornien (USA)

Rosemarie Tedeschi - DISAFA - Università degli Studi di Torino, Torino (Italia) // DISAFA Università degli Studi di Torino, Turin (Italien)

Hannes Schuler - Libera Università di Bozen-Bolzano, Bolzano (Italia) // Freie Universität Bozen, Bozen (Italien)

CURA E REVISIONE TESTI // BETREUUNG DER TEXTERSTELLUNG UND REVISION

Katrin Janik, Dana Barthel, Tiziana Oppedisano, Gianfranco Anfora

TRADUZIONI // ÜBERSETZUNG

(EN>IT) Mattia Tabarelli, Tiziana Oppedisano

(EN>DE) Studio Traduc - Bolzano (Claudia Lenz), Dana Barthel, Katrin Janik

COORDINAMENTO EDITORIALE // REDAKTIONELLE KOORDINATION

Erica Candioli

REALIZZAZIONE GRAFICA ESECUTIVA // GRAFISCHE UMSETZUNG

IDESIA - www.idesia.it

INDICE

INHALTSVERZEICHNIS

Presentazione	7
Introduzione	9
1 PIANTE OSPITI DEL FITOPLASMA DEGLI SCOPAZZI DEL MELO	13
Distribuzione geografica e impatto dell'AP nelle regioni europee coltivate a melo	14
Germania	14
Italia del Nord - Alto Adige, Trentino, Piemonte e Valle d'Aosta	16
Apple proliferation in altre regioni europee e in Medio Oriente	24
Sintomi	25
Sintomi specifici	25
Sintomi non specifici	26
Co-presenza di sintomi	30
Valutazione dei sintomi per determinare il grado di infestazione	31
Legislazione	32
Interazioni ospite-patogeno	33
Aspetti molecolari dello sviluppo dei sintomi nel melo	37
Trasmissione di 'Ca. P. mali' indipendente da insetti vettori	42
Materiale vegetale infetto latente – una contagiosa bomba a orologeria?	46
Il fenomeno del recupero	49
<hr/>	
Vorwort	7
Einleitung	9
1 PFLANZLICHE WIRTE DER APFELTRIEBSUCHT	13
Geografische Verteilung und Auswirkungen von AP in europäischen Apfelanbaugebieten	14
Deutschland	14
Norditalien - Tirol, Trentino, Piemont und Aostatal	16
Apfeltriebsucht in anderen europäischen Regionen und im Nahen Osten	24
Symptome	25
Spezifische Symptome	25
Unspezifische Symptome	26
Gleichzeitig auftretende Symptome	30
Beurteilung der Symptome zur Ermittlung des Befallsgrades	31
Gesetzliche Regelungen	32
Wirt-Pathogen-Interaktionen	33
Molekulare Aspekte der Symptomentwicklung beim Apfelbaum	37
Insektenvektor-unabhängige Übertragung von 'Ca. P. mali'	42
Latent infiziertes Pflanzenmaterial – eine infektiöse Zeitbombe?	46

	Materiale vegetale resistente: la soluzione ideale?	52
	Piante ospiti del 'Ca. P. mali'	55
	Interazioni tra comunità microbica endofitica e fitoplasmii	57
2	L'AGENTE CAUSALE DEGLI SCOPAZZI DEL MELO	63
	Tassonomia, filogenesi e caratterizzazione molecolare del fitoplasma AP	64
	Diagnosi molecolare	69
3	GLI INSETTI VETTORI DEGLI SCOPAZZI DEL MELO	73
	La diffusione degli scopazzi del melo su grandi distanze	74
	Biologia, ecologia e capacità vettoriale degli insetti vettori di AP	76
	<i>Cacopsylla picta</i> e <i>Cacopsylla melanoneura</i>	76
	<i>Fieberiella florii</i>	83
	Monitoraggio degli insetti vettori	87
	Ispezione visiva	87
	Battitura delle branche	88
	Trappole cromotropiche	89
	<i>Sweep-net</i> (retino entomologico)	90
	Strategie di controllo dei vettori	92
<hr/>		
	Das „Recovery“-Phänomen	49
	Resistentes Pflanzenmaterial – die ideale Lösung?	52
	Wirtspflanzen von 'Ca. P. mali'	55
	Wechselwirkungen zwischen der endophytischen Bakteriengemeinschaft und Phytoplasmen	57
2	DER ERREGER DER APFELTRIEBSUCHT	63
	Taxonomie, Phylogenie und molekulare Charakterisierung von AP-Phytoplasmen	64
	Molekulare Diagnose	69
3	INSEKTEN ALS ÜBERTRÄGER DER APFELTRIEBSUCHT	73
	Verbreitung der Apfeltriebsucht über größere Distanzen	74
	Biologie, Ökologie und Übertragungsfähigkeit von Vektoren der Apfeltriebsucht	76
	<i>Cacopsylla picta</i> und <i>Cacopsylla melanoneura</i>	76
	<i>Fieberiella florii</i>	83
	Insektenvektor-Monitoring	87
	Visuelle Bonitur	87
	Klopftrichter	88
	Klebefallen	89

Sviluppo di strategie di controllo sostenibili	96
Controllo biologico: microrganismi simbiotici e trasmissibilità del patogeno	96
Controllo biotecnologico: la comunicazione intraspecifica e interspecifica	98
Modelli statistici per correlare i fattori ambientali agli scopazzi del melo	103
Fauna dell'agroecosistema melo e potenziali nuovi vettori	107
4 CONCLUSIONI	115
AUTORI	119
BIBLIOGRAFIA	131

Netz/Kescher	90
Strategien zur Vektorbekämpfung	92
Entwicklung nachhaltiger Kontrollstrategien	96
Biologische Kontrolle: mikrobielle Symbionten und ihre Rolle bei der Phytoplasmen übertragung	96
Biotechnologische Kontrolle: intraspezifische und interspezifische Kommunikation	98
Analyse von Umweltfaktoren der Apfeltriebsucht mit Hilfe statistischer Modelle	103
Fauna des Apfel-Agrarökosystems und potenzielle neue Vektoren	107
4 SCHLUSSFOLGERUNGEN	115
DIE AUTOREN	119
LITERATURVERZEICHNIS	131

PRESENTAZIONE

VORWORT

Negli ultimi anni la cooperazione tra la Fondazione Edmund Mach (Trentino) e il Centro di Sperimentazione Laimburg (Alto Adige) è stata intensificata, allo scopo di riunire competenze e conoscenze dei due istituti di ricerca. La cooperazione nell'ambito della patologia degli scopazzi del melo rappresenta l'esempio perfetto di come un'efficace collaborazione scientifica tra enti partner dovrebbe essere. Entrambe le provincie sono caratterizzate dalla presenza di estese aree dedicate alla coltivazione del melo, colpite da ricorrenti focolai di scopazzi del melo. Queste circostanze hanno reso evidente che risultati rilevanti potessero essere raggiunti solamente in un regime di aperta collaborazione e scambio di idee. Abbiamo discusso, pianificato, dibattuto e lavorato assieme ma, soprattutto, siamo cresciuti come squadra. La complessità della malattia degli scopazzi del melo si riflette chiaramente nella varietà dei background tecnici e scientifici dei ricercatori coinvolti nei progetti. Questo lavoro è stato inoltre possibile anche grazie al contributo esterno di prestigiosi ricercatori nazionali ed internazionali noti per i loro studi sugli scopazzi del melo. Non nascondiamo dunque di essere orgogliosi di ciò che abbiamo realizzato

Um Erkenntnisse und Ressourcen beider Forschungseinrichtungen zu bündeln, wurde in den letzten Jahren die Zusammenarbeit zwischen der Fondazione Edmund Mach (Trentino) und dem Versuchszentrum Laimburg (Südtirol) intensiviert. Die Kooperation auf dem Gebiet der Apfeltriebsucht (apple proliferation - AP) steht exemplarisch dafür, wie gute wissenschaftliche Zusammenarbeit zwischen beiden Institutionen funktionieren kann. In beiden Provinzen gibt es ausgedehnte Apfelanbaugebiete, in denen die Apfeltriebsucht in den letzten Jahren wiederholt auftrat. Es lag auf der Hand, dass relevante Erkenntnisse über diese Pflanzenkrankheit nur in enger Zusammenarbeit erzielt werden können. Im Zuge von Diskussionen, Planungen, Kooperationen und kontroversen Gesprächen sind wir als Team zusammengewachsen. Die Komplexität des Themas spiegelt sich auch durch die unterschiedlichen wissenschaftlichen und fachlichen Profile der an den Projekten beteiligten Forscher wider. Ein großes Dankeschön gilt auch den nationalen und internationalen renommierten Forschern, die seit Jahren im Bereich der Apfeltriebsuchtforschung arbeiten, und die dazu beigetragen haben dieses Buch zu realisieren. Wir sind stolz auf das, was wir in den letzten Jahren gemeinsam erreicht haben. Diese Leistungen

assieme in questi anni. Tali risultati si riflettono nelle numerose pubblicazioni e presentazioni e in questo libro, che pubblichiamo come lavoro congiunto.

Il libro si rivolge agli studiosi del settore, agli agricoltori locali, agli studenti e a chiunque sia interessato alla materia. Forniamo una panoramica dello stato dell'arte della ricerca sugli scopazzi del melo (con particolare riferimento al Trentino e all'Alto Adige) e un'ampia lista di riferimenti per ulteriori approfondimenti. Il libro è disponibile in tre lingue: italiano, tedesco e inglese (versione online), in modo da rendere il suo contenuto accessibile sia a lettori nazionali che internazionali. La nostra collaborazione è tuttora in corso e siamo impazienti di vedere quali entusiasmanti scoperte il futuro ci riserverà. Vi auguriamo una buona lettura!

Gianfranco Anfora

Centro Agricoltura Alimenti Ambiente, Università
degli Studi di Trento / Fondazione Edmund Mach

e *Katrin Janik*

Centro di Sperimentazione Laimburg

.....

spiegeln sich in zahlreichen wissenschaftlichen Publikationen, Präsentationen und in diesem gemeinsamen Buchprojekt wider.

Das Buch richtet sich an Wissenschaftler in dem Forschungsgebiet, Landwirte in der Region, Studierende und an alle, die sich für die Apfeltriebsucht interessieren. Wir geben einen Überblick über den aktuellen Stand der Apfeltriebsuchtforschung (mit Schwerpunkt Trentino und Südtirol) und stellen eine ausführliche Liste von Referenzen zur Verfügung. Das Buch ist in drei Sprachen, d. h. Italienisch, Deutsch und Englisch (online), erhältlich, um seine Inhalte nationalen und internationalen Lesern zugänglich zu machen.

Unsere Zusammenarbeit wird fortgesetzt, und wir sind gespannt, welche interessanten Erkenntnisse die Zukunft bringen wird.

Viel Spaß beim Lesen!

Gianfranco Anfora

Centro Agricoltura Alimenti Ambiente, Università
degli Studi di Trento / Fondazione Edmund Mach

und *Katrin Janik*

Versuchszentrum Laimburg

I fitoplasmi sono responsabili di diverse malattie delle piante in tutto il mondo con un grande impatto economico (Weintraub e Beanland 2006). Una delle fitoplasmosi più importanti dal punto di vista economico sono gli "scopazzi del melo" (o Apple Proliferation - AP, spesso indicata anche come "scopa delle streghe"), causata dal batterio privo di membrana cellulare '*Candidatus Phytoplasma mali*' ('*Ca. P. mali*'), che riduce la dimensione, il peso e la qualità dei frutti nei meli colpiti. La riduzione del rendimento causata dall'AP in Italia ha comportato una perdita economica di circa 100 milioni di Euro nel 2001 (Strauss 2009). I fitoplasmi correlati al floema sono trasmessi da insetti che pungono e succhiano il floema ma possono anche essere diffusi dagli esseri umani attraverso l'innesto e il materiale vegetale infetto. L'agente eziologico degli scopazzi del melo viene trasmesso principalmente dai due psilidi *Cacopsylla picta* (Foerster 1848) (sinonimo *C. costalis*) e *Cacopsylla melanoneura* (Foerster 1848) (Hemiptera: Sternorrhyncha: Psyllidae) (*C. picta*: Frisinghelli *et al.* 2000; Jarausch *et al.* 2003; Carraro *et al.* 2008; *C. melanoneura*: Tedeschi e Alma 2004). Inoltre, è stata dimostrata la trasmissione tramite la cicalina, *Fiebelliella florii* (Stål 1864) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae)

Phytoplasmen sind weltweit für viele Pflanzenkrankheiten verantwortlich, die einen erheblichen wirtschaftlichen Schaden verursachen (Weintraub und Beanland 2006). Eine dieser, durch Phytoplasmen hervorgerufenen Pflanzenkrankheiten ist die Apfeltriebsucht (engl. apple proliferation – AP; umgangssprachlich auch „Besenwuchs“ genannt). Ein Befall kann zu großen finanziellen Einbußen im Apfelanbau führen. Die Krankheit wird verursacht durch das zellwandlose Bakterium '*Candidatus Phytoplasma mali*' ('*Ca. P. mali*'). Eine Infektion führt zu einer Minderung von Fruchtgröße, -gewicht und der allgemeinen Qualität der Äpfel. Die in Italien durch AP verursachten Schäden beliefen sich im Jahr 2001 auf rund 100 Mio. Euro (Strauss 2009). Phytoplasmen werden von Phloem-saugenden Insekten übertragen, können aber auch vom Menschen durch Veredelung und infiziertes Pflanzenmaterial verbreitet werden. '*Ca. P. mali*' wird hauptsächlich durch die beiden Psylliden *Cacopsylla picta* (Förster 1848) (Synonym *C. costalis*) und *Cacopsylla melanoneura* (Förster 1848) (Hemiptera: Sternorrhyncha: Psyllidae) übertragen (*C. picta*: Frisinghelli *et al.* 2000; Jarausch *et al.* 2003; Carraro *et al.* 2008; *C. melanoneura*: Tedeschi und Alma 2004) übertragen. Außerdem wurde die Übertragung durch die

(*F. florii*: Krczal *et al.* 1988; Tedeschi e Alma 2006; Generale: Alma *et al.* 2015). Poiché non vi sono trattamenti curativi per la malattia, una combinazione di diverse strategie preventive, come il controllo dei vettori mediante trattamenti con insetticidi, l'eradicazione di alberi infetti e l'uso di materiale vegetale non infetto certificato, sono attualmente le uniche misure per prevenire la diffusione dell'AP. Durante l'ultimo decennio, questo approccio gestionale ha consentito una limitazione efficace dell'incidenza della malattia nell'Italia settentrionale. Tuttavia, da alcuni anni emerge un allarmante dato di recrudescenza degli scopazzi del melo. Le ragioni delle nuove epidemie sono in gran parte sconosciute; inoltre, i motivi per cui i focolai di AP a livello spaziale sono raggruppati in determinate regioni sono anch'essi sconosciuti. Pertanto, vi è una crescente necessità di approfondire la nostra conoscenza della malattia, del sistema biologico e di sviluppare e attuare programmi innovativi di gestione delle malattie e dei parassiti sostenibili dal punto di vista ambientale. Inoltre, occorre prestare particolare attenzione ad evitare l'uso di materiale vegetale infetto proveniente da vivai infetti.

La diffusione degli scopazzi implica la moltiplicazione batterica nelle piante ospiti e negli insetti vettori, seguiti dalla dispersione dei batteri da parte di questi ultimi. Affrontare l'AP implica quindi un approccio sistemico che interconnette campi multidisciplinari come batteriologia, fisiologia vegetale, entomologia e scienze ambientali

Kleinzikade *Fiebertella florii* (Stål 1864) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadomorpha) nachgewiesen (*F. florii*: Krczal *et al.* 1988; Tedeschi und Alma 2006; Allgemein: Alma *et al.* 2015). Da es keine Behandlungsmethoden gegen die Krankheit gibt, ist derzeit eine Kombination verschiedener Präventionsstrategien die einzige Möglichkeit eine großflächige Krankheitsausbreitung zu verhindern. Dies geschieht durch Insektizidbehandlungen, die Rodung infizierter Bäume und die Verwendung von zertifiziertem, gesundem Pflanzmaterial. In den letzten zehn Jahren führten diese Präventionsstrategien zu einer wirksamen Eindämmung der Krankheit in Norditalien. Dennoch kommt es in manchen Jahren zu einem wiederkehrenden alarmierenden Krankheitsbefall. Die Gründe dafür sind weitgehend unbekannt; ebenso wie die Gründe warum die Apfeltriebsucht in bestimmten Regionen gehäuft auftritt. Eine Verbesserung unserer Kenntnisse über die Krankheit und deren Verbreitung sind daher Grundvoraussetzung für die Entwicklung und Umsetzung innovativer und ökologisch nachhaltiger Bekämpfungsprogramme.

Um sich erfolgreich verbreiten zu können muss sich das Phytoplasma in Wirtspflanzen und in Insektenvektoren vermehren und wird letztendlich von letzteren von Pflanze zu Pflanze übertragen. Die AP-Forschung umfasst daher multidisziplinäre Bereiche und verbindet Bakteriologie, Pflanzenphysiologie, Entomologie und Umweltwissenschaften auf molekularer, makroskopischer und geographischer

a livello molecolare, macroscopico e geografico (Fig. 1). Migliorare la ricerca collaborativa e interdisciplinare è quindi cruciale, ed è un prerequisito per ridurre i focolai di AP in futuro. Con questo libro si vuole dare una panoramica della situazione attuale e dei diversi campi interdisciplinari rilevanti nella ricerca sull'AP.

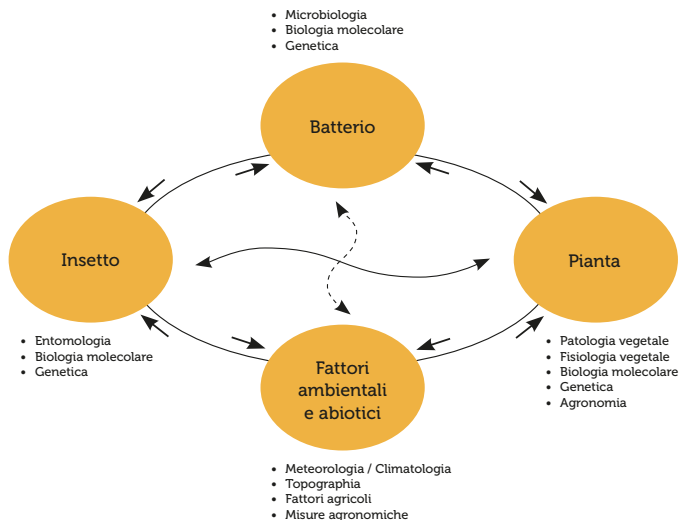


Figura 1
Schema delle interazioni coinvolte nelle fitoplasmosi

Ebene miteinander (Abb. 1). Die Weiterentwicklung der kooperativen, interdisziplinären Forschung ist daher von entscheidender Bedeutung und Voraussetzung, um Krankheitsausbrüche künftig einzudämmen oder zu verhindern. Mit diesem Buch geben wir einen Überblick über die aktuelle Situation und die verschiedenen interdisziplinären Bereiche der Forschungsarbeiten zur Apfeltriebsucht.

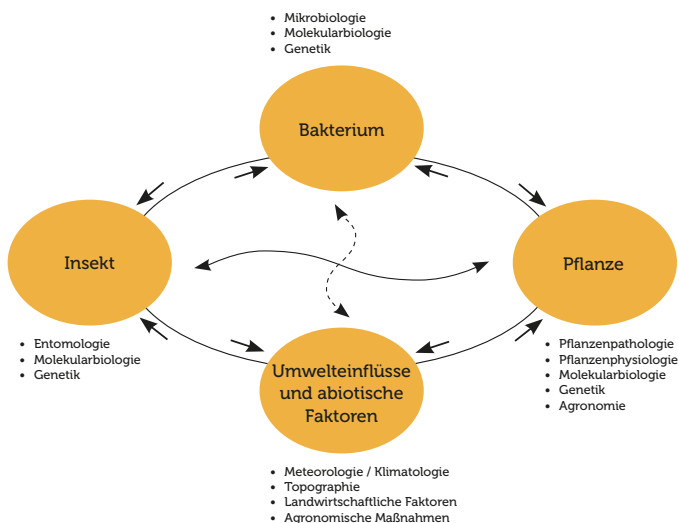


Abbildung 1
Schematischer Überblick über Interaktionen bei Phytoplasmosen





1

PIANTE OSPITI DEL FITOPLASMA DEGLI SCOPAZZI DEL MELO

PFLANZLICHE WIRTE DER APFELTRIEBSUCHT

Dana Barthel, Pier Luigi Bianchedi,
Andrea Campisano, Laura Tiziana Covelli,
Gastone Dallago, Claudio Ioriatti,
Wolfgang Jarausch, Thomas Letschka,
Cecilia Mittelberger, Mirko Moser, Sabine Öttl,
Josef Österreicher, Wolfgang Schweigkofler,
Rosemarie Tedeschi, Michael Unterthumer,
Katrin Janik

Distribuzione geografica e impatto dell'AP nelle regioni europee coltivate a melo

Germania

La malattia degli scopazzi del melo risulta descritta nella Germania meridionale già negli anni '50 (Kunze 1989). Per molto tempo si è pensato che la fascia settentrionale di distribuzione dell'AP attraversasse la Germania da Bonn, a ovest, alla Turingia, a est (Kunze 1989). Nel 1995, è stata rilevata la presenza di '*Ca. P. mali*' nella cicalina *F. florii* nella Germania del Sud (Bliefernicht e Krczal 1995) e nel 1998, Seemüller *et al.* hanno pubblicato una prima analisi relativa alla presenza di AP in Germania, basata sulla rilevazione tramite PCR del patogeno, estendendo la diffusione nella fascia settentrionale dell'AP in Germania a Ibbenbüren nel Nord Reno-Westfalia, non lontano dal confine olandese (Fig. 2). Questi autori non sono stati in grado di confermare l'infezione da AP nell'importante regione melicola di "Altes Land" vicino ad Amburgo. Negli anni passati, tuttavia, l'AP si è diffusa anche in questa regione, diventando anche lì una preoccupazione crescente (Weber e Zahn 2013). Nel 2004, l'AP è stata rilevata per la prima volta in Sassonia (Germania orientale) e un'indagine condotta dal 2008 al 2010 ha mostrato un'incidenza della malattia fino al 36 % nei frutteti di 15-20 anni (Herzog *et al.* 2012). Storicamente, la principale distribuzione dell'AP - accompagnata dalle maggiori perdite economiche - si

Geografische Verteilung und Auswirkungen von AP in europäischen Apfelanbaugebieten

Deutschland

Die Apfeltriebsucht wurde in Süddeutschland bereits in den 1950er-Jahren beschrieben (Kunze 1989). Lange Zeit ging man davon aus, dass die nördliche Ausbreitung der Apfeltriebsucht in Deutschland von Bonn im Westen bis Thüringen im Osten reichte (Kunze 1989). Im Jahr 1995 wurde in Süddeutschland '*Candidatus Phytoplasma mali*' in *Flavobacterium florii* detektiert (Bliefernicht und Krczal 1995). Drei Jahre später, im Jahr 1998, veröffentlichten Seemüller *et al.* eine erste Untersuchung über die Apfeltriebsucht in Deutschland, die auf dem PCR-Nachweis des Pathogens basierte. Sie konnten einen AP-Befall bis nach Ibbenbüren in Nordrhein-Westfalen unweit der niederländischen Grenze nachweisen (Abb. 2). Einen Befall in der bedeutenden Apfelanbaugegion „Altes Land“ bei Hamburg konnte die Autoren jedoch nicht bestätigen. In den letzten Jahren gibt die Ausbreitung der Apfeltriebsucht auch in dieser Region erheblichen Anlass zur Sorge (Weber und Zahn 2013). Im Jahr 2004 wurde AP erstmals in Sachsen nachgewiesen. Eine Studie, die von 2008 bis 2010 durchgeführt wurde, ergab einen Befall von 36 % in 15 bis 20 Jahre alten Obstanlagen (Herzog *et al.* 2012). Historisch gesehen, tritt AP hauptsächlich in den klimatisch wärmeren, südwestlichen Regionen Deutschlands



Figura 2

La Germania e i suoi stati federali; gli stati federali mostrati in blu sono interessati dagli scopazzi del melo

trova nelle regioni sud-occidentali della Germania con un clima più caldo, principalmente nella Rhineland-Palatinate e Baden-Württemberg (Kunze 1989; Seemüller *et al.* 1998; Jarausch 2007; Jarausch *et al.* 2007; 2011a). Un'indagine condotta nel 2005 e nel 2006 ha rivelato tassi di infezione fino al 57 % degli alberi per frutteto (Jarausch 2007). In alcuni

auf, nämlich in Rheinland-Pfalz und Baden-Württemberg (Kunze 1989; Seemüller *et al.* 1998; Jarausch 2007; Jarausch *et al.* 2007; 2011a). In diesen Regionen führte sie auch zu den höchsten wirtschaftlichen Einbußen. Eine in den Jahren 2005 und 2006 durchgeführte Untersuchung ergab eine Infektionsrate von bis zu 57 % pro Obstanlage



Abbildung 2

Deutschland und seine Bundesländer; die in blau dargestellten Bundesländer sind von der Apfeltriebsucht betroffen

frutteti abbandonati sono stati riportati tassi di infezione superiori al 75 % (Jarausch *et al.* 2011a). I risultati di queste analisi indicano che l'AP è diffuso in Germania, comprese le regioni settentrionali, orientali e meridionali. I dati di Seemüller *et al.* (1998) hanno dimostrato che l'AP non solo è presente nei frutteti commerciali ma è anche ampiamente distribuita in frutteti a bassa intensità o sparsi, inoltre, gli alberi infetti in questi frutteti parzialmente abbandonati sono considerati un importante serbatoio dell'infezione. L'AP è considerata una delle più rilevanti malattie del melo nella Germania sud-occidentale, anche se mancano dati relativi alla perdita di rendimento.

Italia del Nord - Alto Adige, Trentino, Piemonte e Valle d'Aosta

Alla fine degli anni '50 e all'inizio degli anni '60, in Alto Adige furono riportati i primi casi di AP (Fig. 3) (Österreicher e Thomann 2003, 2015a). Da quel periodo, gli alberi sintomatici, su portainnesti dalla crescita vigorosa, cominciarono a fare la loro comparsa con regolarità anche se ancora sporadicamente. Nel 1998, sono stati segnalati i primi casi di alberi colpiti su portainnesti M9 in Valle Isarco e sono stati documentati un numero maggiore di alberi sintomatici. Nei due anni successivi la malattia è stata segnalata in tutti i distretti coltivati a melo dell'Alto Adige, tuttavia le aree del Burgraviato e della Val Venosta sono state molto colpite, mentre in altri distretti sono stati riscontrati

.....

(Jarausch 2007). In einigen aufgelassenen Anlagen wurden Infektionsraten von über 75 % gemeldet (Jarausch *et al.* 2011a). Die Ergebnisse dieser Studien zeigen, dass AP in Deutschland weitverbreitet ist. Die Daten von Seemüller *et al.* (1998) haben gezeigt, dass AP nicht nur in kommerziellen, sondern auch in extensiv bewirtschafteten Obstanlagen oder Streuobstwiesen vorkommt. Infizierte Bäume aus jenen Anlagen sind ernst zu nehmende Infektionsherde. AP gilt als eine der schwerwiegendsten Apfelkrankheiten im Südwesten Deutschlands, obwohl umfangreiche Daten zu Ertragsverlusten fehlen.

Norditalien - Tirol, Trentino, Piemont und Aostatal

In den späten 1950er und frühen 1960er-Jahren wurden in Südtirol erste Fälle von AP gemeldet (Österreicher und Thomann 2003, 2015a) (Abb. 3). Seitdem traten sporadisch symptomatische Bäume auf starkwüchsigen Unterlagen auf. Im Jahr 1998 wurden erste Fälle von infizierten Bäumen auf schwachwüchsigen M9-Unterlagen im Eisacktal gemeldet und eine erhöhte Anzahl symptomatischer Bäume wurde dokumentiert. Innerhalb der folgenden zwei Jahre wurde die Krankheit in allen Apfelanbaugebieten Südtirols gemeldet, jedoch waren die Gebiete Burggrafenamt und Vinschgau besonders stark betroffen. In anderen Gebieten wurden die meisten Fälle in Bergregionen festgestellt. In einigen Apfelanlagen mit starkwüchsigen Unterlagen waren etwa 60 % der Bäume betroffen, während der Befall in Apfelanlagen



Figura 3
 Regione autonoma del Trentino-Alto Adige (Italia); i distretti e le aree indicate in blu sono interessati da AP

molti casi anche in collina. In alcuni frutteti, sono stati colpiti circa il 60 % degli alberi su portainnesti vigorosi, mentre non sono stati colpiti i frutteti con piante su portainnesti M9 nanizzanti (circa il 5 %) e negli anni successivi il numero di alberi sintomatici è diminuito (Österreicher e Thomann 2015a). Il primo focolaio grave di AP coincise con alte

mit M9-Unterlagen etwa 5 % geringer war. Dieser erste schwere Ausbruch der Apfeltriebsucht fiel mit einer hohen Dichte von *Cacopsylla melanoneura* zusammen; 1994 wurde dieses Insekt verstärkt im Eisacktal und Ende der 90er-Jahre im Vinschgau gefunden. 2001 wurden in Apfelanlagen in den höher gelegenen Anbaugebieten bis zu 70



Abbildung 3
 Autonome Region Trentino-Südtirol (Italien). Die in blau dargestellten Regionen und Gebiete sind von der Apfeltriebsucht betroffen

densità di *C. melanoneura*; nel 1994 alte densità di questo insetto sono state trovate in Valle Isarco e, alla fine degli anni '90, in Val Venosta. Nel 2001, in terreni collinari, sono stati trovati fino a 70 individui di *C. melanoneura* per branca del melo, ma circa quattro volte meno nei frutteti situati nelle valli (Österreicher e Thomann 2003). A partire da quell'anno, in Alto Adige, furono prese delle misure contro la *C. melanoneura* e la densità di questo psilide fu ridotta drasticamente, con il risultato che nel 2005 questo insetto si trovava in media in un albero su due (Österreicher e Thomann 2015a).

Nel 2004 la manifestazione della malattia è aumentata in diversi frutteti e l'anno successivo gli scopazzi sono tornati ad essere una preoccupazione in Alto Adige. Nel 2006, sono stati identificati alberi sintomatici in circa il 75 % dei frutteti monitorati (Fig. 4). Tuttavia, il problema non era equamente distribuito: mentre la Valle Isarco non ne era affatto interessata, i numeri dei nuovi casi segnalati in Val Venosta, Burgraviato e Val d'Adige erano in aumento (Österreicher e Thomann 2003, 2015a).

Nel 2004, sono stati segnalati in Alto Adige i primi esemplari di *C. picta* e questo vettore è stato trovato negli anni successivi in tutte le principali regioni di coltivazione del melo in Alto Adige ma non in Valle Isarco (Wolf e Zelger 2006). Le più alte densità di questo insetto sono state trovate in Val Venosta, Burgraviato e Val d'Adige; quindi, in aggiunta ai trattamenti contro la *C. melanoneura*, nel 2006,

Exemplare *C. melanoneura* pro Ast gefunden, aber etwa viermal weniger Individuen in Obstanlagen in den Tälern (Österreicher und Thomann 2003). Von diesem Jahr an wurden in Südtirol phytosanitäre Maßnahmen gegen *C. melanoneura* ergriffen und die Dichte dieser Psylliden drastisch reduziert, sodass 2005 dieses Insekt im Durchschnitt nur noch an jedem zweiten Baum gefunden wurde (Österreicher und Thomann 2015a). In den Folgejahren ging die Zahl der symptomatischen Bäume zurück (Österreicher und Thomann 2015a). Ab 2004 stieg der AP-Befall in mehreren Obstanlagen wieder an. Im darauffolgenden Jahr trat die Apfeltriebsucht erneut in ganz Südtirol auf. Im Jahr 2006 wurden symptomatische Bäume in etwa 75 % der überwachten Obstanlagen gefunden (Abb. 4). Das Problem verteilte sich jedoch nicht gleichmäßig: Während das Eisacktal kaum betroffen war, nahm im Vinschgau, Burggrafenamt und Etschtal die Zahl der neu gemeldeten Fälle zu (Österreicher und Thomann 2003, 2015a). Das Auftreten erster *Cacopsylla picta* Individuen in Südtirol wurde 2004 gemeldet, und in den folgenden Jahren in gesamt Südtirol, mit Ausnahme des Eisacktals, bestätigt (Wolf und Zelger 2006). Die höchsten Dichten dieses Insekts traten im Vinschgau, Burggrafenamt und im Etschtal auf; so wurden 2006 die phytosanitären Maßnahmen auch auf *C. picta* ausgeweitet. In den folgenden Jahren konnte dadurch die Dichte der Überträgerinsekten stark verringert werden (Österreicher und Thomann 2015a; Mittelberger *et al.* 2016).

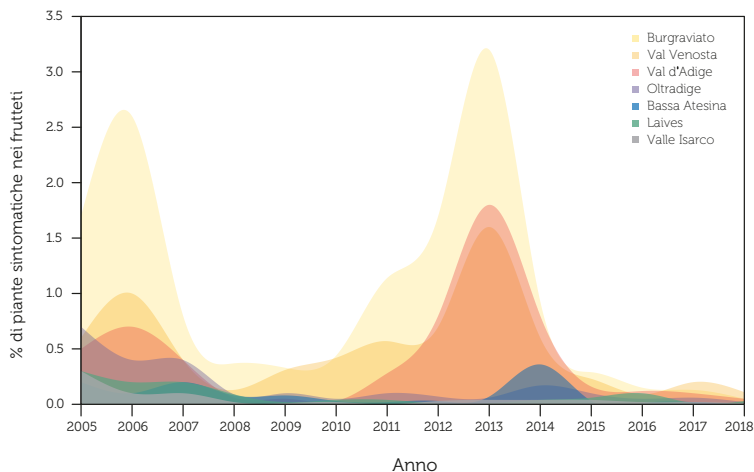


Figura 4
Infestazione di AP nelle comunità comprensoriali dell'Alto Adige coltivate a melo

la gestione dei vettori è stata estesa anche alla *C. picta* e negli anni successivi la densità di tali vettori è diminuita (Österreicher e Thomann 2015a; Mittelberger *et al.* 2016).

Dopo alcuni anni di relativo sollievo, la manifestazione della malattia è aumentata nuovamente a partire dalla Val Venosta e Burgraviato, con un picco nel 2013. È interessante notare che altre regioni come la Valle Isarco ne sono rimaste interessate solo in parte o per nulla (Österreicher e Unterthurner 2014). Nei due anni di picco, il

Nach einigen Jahren mit geringem AP-Befall breitete sich die Krankheit vom Vinschgau und Burggrafenamt ausgehend wieder aus und erreichte 2013 einen erneuten Höhepunkt. Interessanterweise blieben andere Regionen wie das Eisacktal weitgehend verschont (Österreicher und Unterthurner 2014). In beiden „Spitzenjahren“ 2006 und 2013 führte die Apfeltriebsucht in Südtirol zu einem wirtschaftlichen Gesamtschaden von rund 50 Mio. Euro (Österreicher und Thomann 2015b).

In den Jahren 2014 bis 2018 verbesserte sich die Situation und es wur-

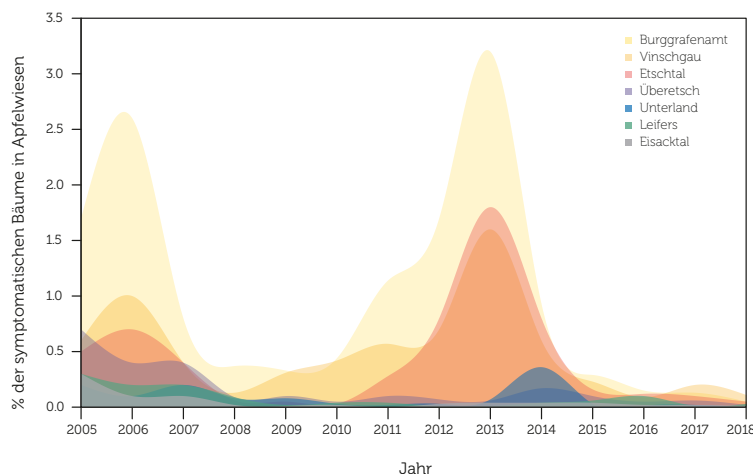


Abbildung 4
AP Befall in den Bezirksgemeinschaften Südtirols mit Apfelanbau

2006 e il 2013, gli scopazzi del melo hanno causato in Alto Adige un danno economico totale di circa 50 milioni di euro (Österreicher e Thomann 2015b).

Nel 2014 fino al 2018 la situazione è migliorata, con meno dell'1 % di alberi sintomatici nei frutteti (Fig. 4). Grazie alla strategia di controllo applicata, le densità di *C. picta* e *C. melanoneura* sono diminuite dal 2012 al 2014 in tutte le regioni monitorate dell'Alto Adige (Mittelberger *et al.* 2016). Fischnaller *et al.* (2017) hanno confermato questa tendenza anche per gli anni che vanno dal 2014 fino al 2016.

In Trentino (Fig. 3), il primo report di meli infetti da AP risale ai primi anni '50 (Refatti e Ciferri 1954), ma la malattia è apparsa piuttosto sporadica fino all'inizio degli anni '90, quando è stato segnalato un focolaio di tale malattia che ha causato danni economici significativi (Vindimian *et al.* 2002), soprattutto in Val di Non (Vindimian e Delaiti 1996).

Al fine di quantificare la diffusione della malattia e di comprenderne i fattori predisponenti, i coltivatori della Val di Non hanno effettuato un'indagine sugli alberi infetti nel 1999 e nel 2000 (Brunelli e Canova 2002). Il numero di alberi sottoposti a controllo è stato di 4,9 e 6,8 milioni, rispettivamente il 65 % e il 91 % del patrimonio di meli di quel distretto di coltivazione della mela (Val di Non). Il tasso medio di infezione è aumentato dallo 0,8 all'1,7 %. In generale, il tasso di infezione era più alto alle altitudini più elevate e nei frutteti più vecchi su portainnesti più vigorosi. Tuttavia, sono stati trovati circa il 5-10 % degli alberi

den weniger als 1 % erkrankte Bäume in den Obstbaubetrieben gezählt (Abb. 4). Aufgrund der verstärkten Bekämpfungsstrategie nahm die Dichte von *C. picta* und *C. melanoneura* in den Jahren 2012 bis 2014 in allen Regionen Südtirols ab (Mittelberger *et al.* 2016). Dieser Trend setzte sich in den Jahren 2014 bis 2016 fort (Fischnaller *et al.* 2017).

Im Trentino (Abb. 3) reicht der erste Bericht über AP befallene Bäume in die frühen 1950er-Jahre zurück; die Krankheit trat jedoch nur sporadisch auf (Refatti und Ciferri 1954). In den frühen 1990er-Jahren kam es zu einem starken Ausbruch der Apfeltriebsucht, der vor allem im Nonstal zu erheblichen wirtschaftlichen Einbußen führte (Vindimian und Delaiti 1996; Vindimian *et al.* 2002).

Um das Ausmaß der Ausbreitung zu bestimmen und Faktoren zu identifizieren, die die Krankheitsausbreitung begünstigen, führten die Landwirte im Nonstal in den Jahren 1999 und 2000 eine großflächige Untersuchung durch (Springhetti *et al.* 2002). Dabei wurden 4,9 bzw. 6,8 Millionen Bäume auf AP-Symptome kontrolliert, d. h. 65 % bzw. 91 % des Apfelbaumbestands des Nonstals. Die durchschnittliche Infektionsrate stieg von 0,8 % im Jahr 1999 auf 1,7 % im Folgejahr. Im Allgemeinen war die Infektionsrate in höheren Lagen und in älteren Obstanlagen auf starkwüchsigen Unterlagen höher. Etwa 5 bis 10 % der infizierten Bäume wurden in zweijährigen Obstanlagen und bis zu 20 % in etwa dreijährigen Obstanlagen gefunden. Seit 2001 führt das Pflanzenschutzamt der Provinz Trient ein offiziel-

infetti in frutteti di due anni e fino al 20 % in alcuni frutteti di tre anni. Dal 2001, l'Ufficio fitosanitario della provincia di Trento ha svolto un'attività di monitoraggio ufficiale. L'indagine è stata estesa all'intera area di coltivazione del melo della provincia e sono stati analizzati i potenziali effetti di misure agronomiche differenziate, attività colturali o altitudini diverse (Vindimian 2002). La percentuale media di alberi infetti variava dal 2,5 al 2,9 % fino al 2005. Durante questo periodo, la percentuale più elevata di alberi infetti è stata segnalata per i siti collinari della provincia (Val di Non) la cui l'area di coltivazione a melo rappresenta quasi il 60 % dell'area melicola totale della provincia di Trento. In questo distretto, l'incidenza media della malattia ha raggiunto il 5,5 %, ma alcuni vecchi frutteti coltivati su portainnesti vigorosi hanno mostrato fino al 70 % di alberi infetti. Il tasso di infezione è rapidamente diminuito quando l'estirpo degli alberi infetti è diventato obbligatorio e, nel 2006, sono state attivate misure di controllo chimico contro gli insetti vettori. L'implementazione delle azioni di controllo raccomandate è stata promossa concedendo ai coltivatori un sussidio per l'espianto dei frutteti di età superiore ai 20 anni o di frutteti con oltre il 20 % di alberi infetti.

La percentuale media di alberi infetti è costantemente diminuita durante il programma di espianto sovvenzionato, ovvero dal 2006 al 2010, quando ha raggiunto il tasso più basso, arrivando allo 0,27 %. Il tasso di infezione ha iniziato a salire nel 2012, in modo più significa-

.....

les Monitoring durch. Die Untersuchung wurde auf das gesamte Apfelanbaugebiet der Provinz ausgeweitet und der Effekt unterschiedlicher landwirtschaftlicher Maßnahmen, der Sorte sowie der Höhenlage analysiert (Vindimian 2002). Bis 2005 lag der durchschnittliche Prozentsatz der infizierten Bäume zwischen 2,5 bis 2,9 %. Der höchste Prozentsatz an infizierten Bäumen wurden in den Bergregionen im Nonstal gemeldet, dessen Apfelanbaufläche fast 60 % der gesamten Apfelerzeugung der Provinz Trient ausmacht. In diesem Bezirk lag der durchschnittliche Befall bei maximal 5,5 %. Einige ältere Obstanlagen, in denen starkwüchsige Unterlagen verwendet wurden, wiesen einen Befall von bis zu 70 % auf. Die Infektionsrate ging schnell zurück, als die Rodung infizierter Bäume verpflichtend wurde und ab dem Jahr 2006 Insektizide gegen die Überträgerinsekten eingesetzt wurden. Zusätzlich wurde die Rodung durch eine Rodungsbeihilfe gefördert, welche für Bäume mit einem Alter von über 20 Jahren oder für Bäume aus Anlagen mit einem Befall von über 20 % gezahlt wurde.

Im Verlauf dieses subventionierten Rodungsprogramms, welches von 2006 bis 2010 lief, sank der durchschnittliche Prozentsatz der infizierten Bäume kontinuierlich und erreichte 2010 die niedrigste Rate von 0,27 %. Die Infektionsrate stieg 2012 erneut an, vor allem im Etschtal und in der Valsugana, Regionen, die 30 % der gesamten Apfelanbaufläche der Provinz Trient ausmachen. Dort stieg die durchschnittliche Infektionsrate im Jahr 2014 auf 6 % wodurch sich die durchschnittliche

tivo in Val d'Adige e in Valsugana, regioni che rappresentano il 30 % dell'area totale di coltivazione a mele nella provincia. In questi due distretti, il tasso medio di infezione è salito al 6 % nel 2014, spingendo il tasso medio di infezione della Provincia di Trento al 2 %.

Nell'Italia nord-occidentale (Fig. 5), l'AP è stata registrata in due regioni di coltivazione del melo, il Piemonte e la Valle d'Aosta, dove alla fine degli anni '90 e nei primi anni del 2000 si è verificata una grave epidemia. In Piemonte, i territori dell'Alto Canavese (Provincia di Torino) sono i focolai storici della malattia. Nell'Alto Canavese, le cultivar tipiche della zona vengono coltivate con tecniche di agricoltura biologica e integrata. La produzione di mele è principalmente per il mercato locale. Alcune rilevazioni di infestazioni da AP si sono verificate anche in località della Provincia di Torino e della Provincia di Cuneo, aree caratterizzate da una coltivazione a melo più intensiva. Tuttavia, i focolai di AP erano piuttosto sporadici e non gravi (Minucci *et al.* 1996; Alma *et al.* 2000; Pinna *et al.* 2003; Spagnolo *et al.* 2005). Invece, in Valle d'Aosta, l'AP si è diffusa rappresentando una seria minaccia a partire dagli anni '90, soprattutto nei frutteti più vecchi. In questa regione l'incidenza della malattia ha raggiunto il 100 % in alcuni frutteti (Tedeschi *et al.* 2002; 2003). A seguito di un decreto ministeriale del 2006, che imponeva misure di controllo contro l'AP (Ministero delle Politiche e Agricole Forestali 2006), è stato attuato un programma di igiene ambientale. Gli alberi sarebbero dovuti essere ispezionati con

Infektionsrate in der Provinz Trient auf 2 % erhöhte.

Im Nordwesten Italiens (Abb. 5) wurde AP in zwei Apfelanbaugebieten registriert, dem Piemont und dem Aostatal, wo Ende der 90er-Jahre und in den ersten Jahren der 2000er eine schwere Epidemie auftrat. Im Piemont sind die Gebiete von Alto Canavese (Provinz Turin) die historisch gesehen am stärksten betroffenen Zonen. In Alto Canavese werden für die Region typische Apfelsorten in biologischer und auch in integrierter Anbauweise kultiviert. Die Apfelproduktion ist hauptsächlich für den lokalen Markt bestimmt. Einige Meldungen über einen AP-Befall gab es auch aus Orten der Provinz Turin und der Provinz Cuneo, Regionen mit verstärktem Apfelanbau. In diesen Gebieten trat der Befall jedoch relativ selten und nicht schwerwiegend auf (Minucci *et al.* 1996; Alma *et al.* 2000; Pinna *et al.* 2003; Spagnolo *et al.* 2005).

Im Aostatal ist die Apfeltriebsucht weit verbreitet und stellt seit den 1990er-Jahren eine ernsthafte Bedrohung vor allem in älteren Obstanlagen dar. In diesen Regionen waren in manchen Obstanlagen 100 % der Bäume befallen (Tedeschi *et al.* 2002; Tedeschi *et al.* 2003). Nach einem Ministerialdekret von 2006 wurde die obligatorische Bekämpfung der Apfeltriebsucht vorgeschrieben und ein entsprechendes Programm zur Eindämmung der Krankheit verabschiedet (Ministero delle Politiche Agricole e Forestali 2006). Bäume müssen seitdem regelmäßig auf das Auftreten typischer Symptome untersucht und erkrankte Bäume gerodet werden. Wies eine Anlage eine

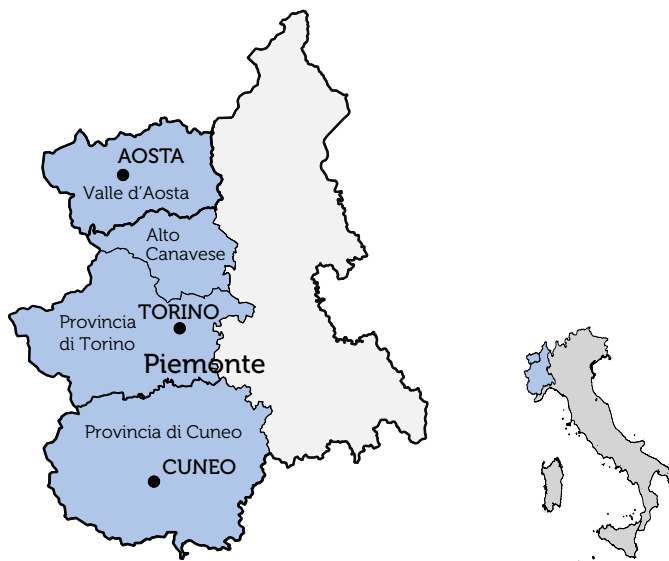


Figura 5
 Regione autonoma della Valle d'Aosta e Piemonte; i distretti indicati in blu sono interessati da AP

regolarità relativamente alla presenza dei sintomi tipici di AP procedendo poi alla rimozione degli alberi infetti. Inoltre, l'intero frutteto doveva essere sradicato nel caso in cui fosse stata rilevata un'infezione con un tasso superiore al 25 %. Come conseguenza, la diffusione dell'AP è diminuita, ma vengono costantemente effettuate indagini e vengono prescritti trattamenti contro i vettori in entrambe le regioni.

Infektionsrate von über 25 % auf, musste die gesamte Obstanlage gerodet werden. Infolge dieser Maßnahmen nahm die Verbreitung der AP in den betroffenen Gebieten ab, allerdings werden ständig Befallerhebungen durchgeführt und Maßnahmen zur Bekämpfung der Vektoren sind in beiden Regionen vorgeschrieben.

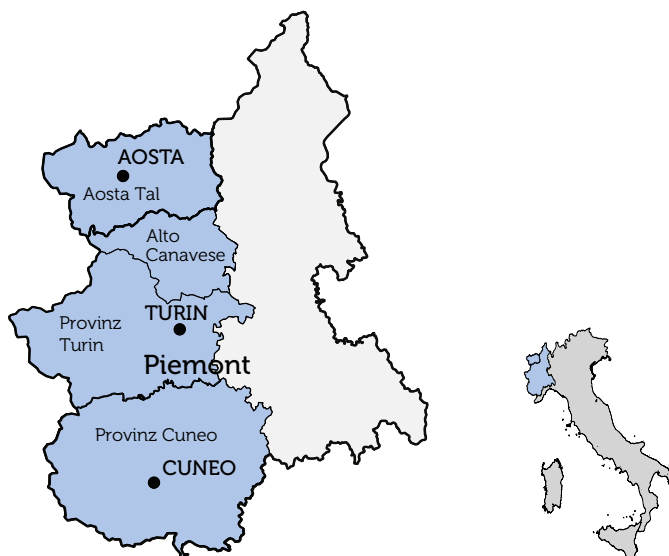


Abbildung 5
 Autonome Region Aostatal und Region Piemont; die blau markierten Gebiete sind von AP betroffen

Apple proliferation in altre regioni europee e in Medio Oriente

L'AP è ampiamente diffuso nelle regioni di coltivazione del melo in Europa e sono stati registrati casi in Austria, Belgio, Bosnia ed Erzegovina, Bulgaria, Croazia, Repubblica Ceca, Finlandia, Francia, Germania, Ungheria, Italia, Norvegia, Polonia, Romania, Serbia, Slovenia, Spagna, Svizzera, Paesi Bassi e Turchia (Tedeschi *et al.* 2013). Al fine di fornire informazioni aggiornate sulla distribuzione delle diverse malattie fitoplasmatiche, tra cui l'AP, è stata condotta un'indagine sulla distribuzione della malattia e sulla prevalenza degli insetti vettori di insetti confermati e putativi in tutta Europa (Bertaccini 2014). Sulla base di questi risultati, è stato compilato un database costituito da mappe e tabelle dettagliate di 28 paesi europei e del Medio Oriente (COST FA0807 2013).

Apfeltriebsucht in anderen europäischen Regionen und im Nahen Osten

Die Apfeltriebsucht ist in den Apfelanbaugebieten Europas weit verbreitet und ihr Auftreten wurde in Österreich, Belgien, Bosnien und Herzegowina, Bulgarien, Kroatien, Tschechien, Finnland, Frankreich, Deutschland, Ungarn, Italien, Norwegen, Polen, Rumänien, Serbien, Slowenien, Spanien, Schweiz, Niederlande und Türkei registriert (Tedeschi *et al.* 2013). Um aktuelle Informationen über die Verbreitung verschiedener Phytoplasmenkrankheiten, einschließlich AP, zu erhalten, wurden Studien in ganz Europa durchgeführt (Bertaccini 2014). Auf Grundlage dieser Ergebnisse wurde eine Datenbank mit Karten und detaillierten Tabellen aus 28 Ländern Europas und des Nahen Ostens erstellt (COST FA0807 2013).

Sintomi

Le misure attuali contro l'AP consistono in trattamenti contro gli insetti vettori che trasmettono il fitoplasma e la rimozione di materiale vegetale infetto. La rimozione del materiale vegetale infetto richiede un riconoscimento affidabile degli alberi infetti. Pertanto, la capacità di riconoscere gli alberi con sintomi specifici di AP è un'abilità indispensabile necessaria ad ogni frutticoltore delle regioni colpite. Un'infezione da AP causa una vasta gamma di sintomi nelle specie di *Malus* selvatiche e commerciali (Bovey 1963; Blattny *et al.* 1963; Rui 1950; Refatti e Ciferri 1954; Morvan e Castelain 1975; Kartte e Seemüller 1988), ma l'espressione dei sintomi può variare significativamente (Schmid 1975).

Sintomi specifici

Un sintomo è classificato come specifico dell'AP quando è inequivocabilmente correlato a un'infezione da AP. I sintomi specifici dell'AP sono la formazione della cosiddetta "Scopa delle streghe" (apici vegetativi di forma anomala a cespuglio con gruppi di germogli deboli e più piccoli) e stipole dentate e ingrossate (Seemüller 1990; Jaraus 2007; Seemüller *et al.* 2011a) (Fig. 6 e 7), con quest'ultimo sintomo più difficile da determinare sull'albero. Le dimensioni e la forma delle stipole dipendono dallo stadio di sviluppo del ramo in-

.....

Symptome

Die einzigen, derzeit verfügbaren Maßnahmen zur Eindämmung der Krankheitsausbreitung sind die Bekämpfung der Überträgerinsekten und die Rodung infizierter Pflanzen. Letzteres setzt eine zuverlässige Identifizierung der befallenen Bäume voraus. Daher ist es von entscheidender Bedeutung, dass Obstbauern in betroffenen Gebieten in der Lage sind, Bäume mit spezifischen Apfeltriebsuchtsymptomen zu erkennen. Eine AP-Infektion bei Wild- und Kulturapfel löst ein breites Spektrum an Symptomen aus (Bovey 1963; Blattny *et al.* 1963; Rui 1950; Refatti und Ciferri 1954; Morvan und Castelain 1975; Kartte und Seemüller 1988), wobei das Schadbild sehr unterschiedlich sein kann (Schmid 1975).

Spezifische Symptome

Ein Symptom wird als AP-spezifisch eingestuft, wenn es eindeutig einem Befall mit Apfeltriebsucht zugeordnet werden kann. AP-spezifische Symptome sind die Bildung von Hexenbesen (ein abnormal gewachsener Trieb mit strauchartigen, zwergwüchsigen Verästelungen) und vergrößerte und gezahnte Nebenblätter (Seemüller 1990; Jaraus 2007; Seemüller *et al.* 2011a) (Abb. 6 und 7), wobei das letztgenannte Symptom am Baum schwieriger zu bestimmen ist. Größe und Form der Nebenblätter hängen vom Entwicklungs-

teressato e dal rispettivo tipo di cultivar (Mattedi *et al.* 2008b; 2008f). Pertanto, è necessario un accurato confronto delle stipole di alberi sintomatici e asintomatici della stessa cultivar, al fine di effettuare un'adeguata valutazione della malattia. Sebbene la presenza di sintomi specifici indichi un'infezione da AP, l'assenza di stipole o di "Scopa delle streghe" non è prova che tale albero sia completamente esente da 'Ca. P. mali'.

Sintomi non specifici

Alcuni meli infetti possono mostrare sintomi che - quando compaiono da soli - non possono essere chiaramente collegati a un'infezione da AP, pertanto tali sintomi sono considerati come non specifici dell'AP. Tuttavia, l'espressione contemporanea di due o più sintomi non specifici dell'AP può indicare, in modo abbastanza affidabile, un'infezione da AP (Thomann e Tumler 2000; Mattedi *et al.* 2008b;

Figura 6

Un germoglio sano (A) rispetto ai germogli che mostrano sintomi di scopazzi del melo (B-D)

.....



Abbildung 6

Ein gesunder Trieb (A) im Vergleich zu Trieben, die charakteristische Hexenbesen (B-D) aufweisen

.....

stadium des betroffenen Zweiges und der jeweiligen Sorte ab (Mattedi *et al.* 2008b; 2008f). Daher ist ein sorgfältiger Vergleich der Nebenblätter von symptomatischen und asymptomatischen Bäumen derselben Sorte für eine sichere Diagnose erforderlich. Obwohl das Auftreten spezifischer Symptome auf eine Infektion mit der Apfeltriebsucht hinweist, ist das Fehlen vergrößerter Nebenblätter oder Hexenbesen kein Beweis dafür, dass der jeweilige Baum frei von 'Ca. P. mali' ist.

Unspezifische Symptome

Einige infizierte Apfelbäume können Symptome aufweisen, die - wenn sie allein auftreten - nicht eindeutig einem Befall mit 'Ca. P. mali' zugeordnet werden können. Diese Symptome gelten als nicht spezifisch für AP. Die gleichzeitige Ausprägung zweier oder mehrerer nicht-AP-spezifischer Symptome kann jedoch zuverlässig auf eine AP-Infektion hinweisen (Thomann und Tumler 2000; Mattedi

2008f). Un arrossamento precoce delle foglie è facilmente visibile ed è uno dei più evidenti sintomi non specifici di AP (Bovey 1963) (Fig. 8). Tuttavia, anche danni meccanici agli alberi, infezioni fungine o determinate condizioni fisiologiche possono indurre un arrossamento delle foglie (Schmid 1975; Mattedi *et al.* 2008b; 2008f). Un effetto di bronzatura prematuro, indotto dall'AP, è caratterizzato da una certa tonalità di colore e da una trama fogliare sottile come carta (Mattedi *et al.* 2008f). Inoltre, l'arrossamento precoce delle foglie come indicazione di infezione da AP è considerato variabile tra le differenti cultivar e nel corso degli anni a causa delle diverse condizioni climatiche (Mattedi *et al.* 2008f). In uno studio con la cultivar "Golden Delicious" si è potuto rilevare che l'arrossamento precoce della foglia con interessamento dell'intera chioma era correlato a un'infezione da AP nell'86 % dei casi osservati (Öttl *et al.* 2008). Invece di un arrossamento precoce delle foglie, alcune varietà di melo (ad

Figura 7
Stipole allargate e dentate -
un sintomo specifico di AP



et al. 2008b; 2008f). Eine frühzeitige Rotlaubigkeit ist leicht sichtbar und eines der offensichtlichsten unspezifischen Symptome der Apfeltriebsucht (Bovey 1963) (Abb. 8). Aber auch mechanische Baumschäden, Pilzinfektionen oder bestimmte physiologische Bedingungen können zu Rotlaubigkeit führen (Schmid 1975; Mattedi *et al.* 2008b; 2008f). Die durch Apfeltriebsucht induzierte, frühzeitige Rotlaubigkeit zeichnet sich durch einen bestimmten Farbton und eine papierartige Blattstruktur aus (Mattedi *et al.* 2008f). Darüber hinaus variiert die Ausprägung der AP-induzierten Rotfärbung zwischen verschiedenen Apfelsorten und klimatischen Bedingungen, die sich von Jahr zu Jahr ändern können (Mattedi *et al.* 2008f). In einer Untersuchung mit der Sorte "Golden Delicious" konnte festgestellt werden, dass eine frühzeitige Blattrötung der gesamten Baumkrone in 86 % der beobachteten Fälle mit einem Krankheitsbefall in Zusammenhang steht (Öttl *et al.* 2008). Einige Apfelsorten (z.B. "Gala") können vor der Ernte eine Chlorose ausbilden. Dies

Abbildung 7
Vergrößerte und gezahnte
Nebenblätter - ein spezifisches
Symptom der Apfeltriebsucht

esempio "Gala") possono mostrare una clorosi pre-raccolta, che può essere considerato un indizio di infezione da AP (se non causata da una carenza di nutrienti). Gli alberi infetti spesso mostrano un germogliamento prematuro in primavera (Schmid 1975; Mattedi *et al.* 2008f) che può essere osservato solo in un breve intervallo, rendendo questo sintomo piuttosto difficile da riconoscere. L'AP può indurre la crescita di rami poco sviluppati e, durante l'estate, possono verificarsi formazioni di rosette di foglie apicali così come nuovi germogli dai germogli ausiliari del vecchio legno (Zawadzka 1976). Questi sintomi sono spesso associati a un'aumentata suscettibilità all'oidio (Bovey 1963; Zawadzka 1976; Maszkiewicz *et al.* 1979). In alcuni casi, la diagnosi sui nuovi germogli può essere difficile poiché è influenzata da fattori abiotici, come la potatura o il danneggiamento della corteccia. Il germogliamento tardivo (fioritura tardiva) è spesso definito come un sintomo non specifico dell'AP (Kartte e See-

Figura 8

Arrossamento precoce delle foglie - un sintomo non specifico di AP



Abbildung 8

Vorzeitige Rotlaubigkeit - ein unspezifisches Symptom der Apfeltriebsucht

kann ein Hinweis auf eine AP-Infektion sein, allerdings nur wenn ein Nährstoffmangel ausgeschlossen werden kann. Infizierte Bäume zeigen oft einen verfrühten Knospenaufbruch im Frühjahr (Schmid 1975; Mattedi *et al.* 2008f). Da das Zeitintervall zwischen verfrühtem und normalem Knospenaufbruch sehr kurz ist, ist es schwierig dieses Symptom eindeutig zu identifizieren. Krankheitsbedingt können sich im Sommer gestauchte Triebe mit Rosettenformationen der an der Triebspitze liegenden Blätter bilden. Ebenso kann es zu einem Austrieb des alten Holzes kommen (Zawadzka 1976). Diese Symptome gehen oft mit einer erhöhten Anfälligkeit für Mehltau einher (Bovey 1963; Zawadzka 1976; Maszkiewicz *et al.* 1979). Die Bildung neuer Triebe kann aber auch durch abiotische Faktoren hervorgerufen werden, wie z. B. durch Schnitt oder durch Beschädigung der Rinde. Die späte Blüte wird häufig als unspezifisches Symptom der Apfeltriebsucht definiert (Kartte und Seemüller 1988), auch wenn Mattedi *et al.* (2008b; 2008f) dieses Symptom als nicht charakteris-

müller 1988); tuttavia, Mattedi *et al.* (2008b; 2008f) hanno descritto questo sintomo come non caratteristico per un'infezione. Infatti, gli autori sottolineano che la gravità di questo sintomo dipende dalla varietà di melo e che i nuovi impianti sono particolarmente colpiti a causa dei trattamenti ormonali in vivaio. Il sintomo non specifico di frutti piccoli, insapori e incolori con un picciolo lungo (Blattny *et al.* 1963; Zawadzka 1976; Seidl 1980; Schmidt *et al.* 2009; Seemüller *et al.* 2011a) (Fig. 9) è il sintomo economicamente importante dell'AP poiché questi frutti non sono commerciabili e determina una notevole riduzione dei guadagni (Herzog *et al.* 2012; Seemüller *et al.* 2011a; Österreicher e Thomann 2015b). Ulteriori sintomi non specifici descritti per la malattia dell'AP che non sono direttamente evidenti sono la malformazione delle radici (Kunze 1989) o ramificazione delle radici (Guerriero *et al.* 2012b), formazione di polloni di forme anormale, soppressione della crescita, legno invernale rossa-



Figura 9

Frutti di dimensioni ridotte - un sintomo non specifico di AP (a sinistra: mela prodotta da una pianta sana; a destra: mela prodotta da una pianta affetta da AP)

Abbildung 9

Kleine Früchte – ein unspezifisches Symptom der Apfelterbsucht (Links: Apfel von einem gesunden Baum. Rechts: Apfel von einem an AP erkrankten Baum)

tisch für eine AP-Infektion beschreiben. Die Autoren weisen darauf hin, dass die Ausprägung jenes Symptoms von der Apfelsorte abhängt und dass Neupflanzungen besonders davon betroffen sind, da sie durch hormonelle Behandlungen in der Baumschule beeinflusst sein können. Die Ausbildung von kleinen, geschmack- und farblosen Früchten mit langem Stiel (Abb. 9) (Blattny *et al.* 1963; Zawadzka 1976; Seidl 1980; Schmidt *et al.* 2009; Seemüller *et al.* 2011a) führt zu erheblichen wirtschaftlichen Einbußen, da Früchte mit derartigen Symptomen nicht marktfähig sind (Herzog *et al.* 2012; Seemüller *et al.* 2011a; Österreicher und Thomann 2015b). Weitere, allerdings nicht sofort ersichtliche, unspezifische Symptome der Apfelterbsucht sind Missbildungen an den Wurzeln (Kunze 1989), Verzweigungen der Wurzeln (Guerriero *et al.* 2012b), abnormal geformte Wurzelschösslinge, Beeinträchtigung des Wachstums, eine rötliche Färbung des Holzes während des Winters und sich hakenförmig nach unten krümmende Triebspitzen (Mattedi *et al.* 2008f).

stro e gemme apicali uncinatae (Mattedi *et al.* 2008f). Per alcuni taxa di *Malus* sono stati segnalati anche malformazioni fogliari e arricciamento fogliare, sverdimento delle venature e persino deperimento vegetativo (Kartte e Seemüller 1988).

Co-presenza di sintomi

Sintomi specifici o alcune combinazioni di sintomi sono spesso definiti come relativi all'AP (Thomann e Tumler 2000), ma ad oggi l'espressione dei sintomi è piuttosto irregolare e non è possibile rilevare un quadro sistematico (Carraro *et al.* 2004). Non è ancora chiaro se lo sviluppo di sintomi differenti sia correlato a diversi ceppi patogeni, alla sensibilità di alcune cultivar di melo, al comportamento di colonizzazione del fitoplasma nelle parti aeree degli alberi, a fattori ambientali o a determinate condizioni della fisiologia vegetale (Seemüller *et al.* 1984b; Seemüller 2002; Carraro *et al.* 2004; Seemüller e Schneider 2007; Herzog *et al.* 2010; Baric *et al.* 2011b). Pertanto, la disponibilità di studi esaurienti che affrontino lo sviluppo di determinati modelli di sintomi sarebbero utili per ottimizzare le strategie di monitoraggio sul campo. La presenza o all'assenza dei sintomi è anche associata alla presenza o all'assenza del fitoplasma nelle parti aeree degli alberi. La remissione dei sintomi, un fenomeno noto come "recupero" o "recovery" in inglese, è stata descritta sia in forma transitoria che permanente in alberi infetti (Seemüller *et al.* 1984b;

Bei einigen Apfelsorten treten auch Blattfehlbildungen, Einrollen der Blätter, chlorotische Venen und das Absterben von Pflanzenteilen auf (Kartte und Seemüller 1988).

Gleichzeitig auftretende Symptome

Bei der Apfetribsucht treten Symptome häufig in Kombination auf (Thomann und Tumler 2000). Allerdings ist die Symptomausprägung oft sehr unterschiedlich, ohne dass sich bestimmte Muster erkennen lassen (Carraro *et al.* 2004). Es ist noch nicht vollständig geklärt, ob die unterschiedliche Symptomentwicklung mit verschiedenen Erregerstämmen, der Empfindlichkeit bestimmter Apfelsorten, dem Besiedlungsverhalten der Phytoplasmen in den oberirdischen Teilen des Baumes, Umweltfaktoren oder bestimmten pflanzenphysiologischen Bedingungen zusammenhängt (Seemüller *et al.* 1984b; Seemüller 2002; Carraro *et al.* 2004; Seemüller und Schneider 2007; Herzog *et al.* 2010; Baric *et al.* 2011b). Daher wären umfassende Studien zum Auftreten von Symptomkombinationen hilfreich, um Überwachungsstrategien für die Praxis optimieren zu können. Das Auftreten bzw. das Fehlen der Symptome ist auch mit dem Auftreten bzw. dem Fehlen des Phytoplasmas in den oberirdischen Teilen des Baumes verbunden. Mit dem Rückgang der Symptome bei kranken Bäumen, dem sogenannten „Recovery-Phänomen“ (Aussetzen der Symptome trotz Infektion) geht eine vorübergehende oder dauerhafte „Regeneration“ einher

Osler *et al.* 2000; Carraro *et al.* 2004). Il recupero è caratterizzato da una cessazione dei sintomi ma dalla persistenza della presenza dei batteri nelle radici (si veda anche il capitolo "Il fenomeno del recupero"). I batteri che risiedono nelle radici degli alberi recuperati possono ricolonizzare spontaneamente la chioma e indurre nuovamente i sintomi (Carraro *et al.* 2004). Il trattamento con induttori di resistenza e regolatori di crescita delle piante ha mostrato solo effetti limitati e transitori sull'espressione dei sintomi, sui tassi di infezione e sui tassi di crescita di meli infetti da 'Ca. P. mali' (Schmidt *et al.* 2015). La guarigione dei meli infetti, cioè l'eradicazione del patogeno, non è mai stata documentata.

Valutazione dei sintomi per determinare il grado di infestazione

Il periodo migliore per la valutazione dei sintomi visivi è durante la raccolta poiché la maggior parte dei sintomi si sviluppa in autunno e, in confronto alla primavera, il numero di alberi con sintomi specifici è quasi il doppio (Jarausch 2007). Tuttavia, è consigliabile una valutazione dei sintomi da AP durante tutto il ciclo vegetativo, poiché diversi sintomi, come il germogliamento prematuro e l'arrossamento precoce delle foglie, sono possibili da rilevare solo in determinati periodi. Tuttavia, la valutazione dei sintomi visivi non garantisce che sia possibile identificare tutte le piante infette di un

(Seemüller *et al.* 1984b; Osler *et al.* 2000; Carraro *et al.* 2004). Beim „Recovery“ treten zwar keine Krankheitssymptome in den betroffenen Bäumen mehr auf, die Bakterien lassen sich aber weiterhin in den Wurzeln nachweisen (siehe Kapitel „Das Recovery-Phänomen“). Die Bakterien, die in den Wurzeln der „Recovery“ Bäume überleben, können die Baumkrone spontan wieder besiedeln und erneut Symptome hervorrufen (Carraro *et al.* 2004). In einer Studie konnte gezeigt werden, dass die Behandlung mit Resistenzinduktoren und Pflanzenwachstumsregulatoren lediglich einen begrenzten und vorübergehenden Effekt auf die Symptomausprägung, sowie auf Infektions- und Wachstumsraten von mit 'Ca. P. mali' infizierten Apfelbäumen hat (Schmidt *et al.* 2015). Eine Heilung befallener Apfelbäume, d. h. eine vollständige Ausmerzung des Erregers konnte bisher nicht nachgewiesen werden.

Beurteilung der Symptome zur Ermittlung des Befallsgrades

Die beste Zeit zur Symptomerhebung ist die Ernteperiode, da sich die meisten Symptome im Herbst entwickeln und die Anzahl der Bäume mit spezifischen Symptomen im Herbst fast doppelt so hoch ist wie im Frühjahr (Jarausch 2007). Es wird jedoch eine wiederholte Erhebung der Symptome über die gesamte Vegetationsperiode empfohlen, da einige Symptome, wie z.B. früher Knospenaufbruch und vorzeitige Blattrötung, nur in bestimmten Jahreszeiten sichtbar sind. Die visuelle

frutteto, dal momento che anche alberi senza sintomi possono essere infetti (si vedano i capitoli "Materiale vegetale infetto latente - una contagiosa bomba a orologeria?" e "Il fenomeno del recupero"). Ciò è dovuto principalmente al fatto che lo stato fisiologico dell'albero, la fase dell'infezione, le condizioni climatiche e altri fattori possono influenzare l'espressione dei sintomi.

Legislazione

Dal 2006 il Ministero dell'Agricoltura italiano prescrive che i materiali vegetali infetti da AP devono essere eliminati per ridurre il rischio di un'ulteriore diffusione di AP (Ministero delle Politiche e Agricole Forestali 2006). I decreti attualmente in vigore in entrambe le province di Bolzano e Trento definiscono la Scopa delle streghe come sintomo specifico per l'AP (Provincia Autonoma di Trento 2003; Autonome Provinz Bozen / Provincia Autonoma di Bolzano 2016). Stipole dentate e ingrossate, piccoli frutti, germogliamento prematuro e arrossamento fogliare precoce sono considerati sintomi da AP quando almeno due di questi sintomi si verificano contemporaneamente. I meli che presentano sintomi specifici o una determinata combinazione di sintomi devono essere sradicati per legge.

Symptomerhebung garantiert jedoch nicht, dass alle infizierten Pflanzen in einer Obstanlage mit Sicherheit identifiziert werden können, da auch symptomlose Bäume infiziert sein können (siehe Kapitel „Latent infiziertes Pflanzenmaterial - eine infektiöse Zeitbombe?“ und „Das Recovery“-Phänomen“). Dies liegt vor allem daran, dass der physiologische Zustand des Baumes, die Phase der Infektion, die klimatischen Bedingungen und andere Faktoren die Symptomausprägung beeinflussen können.

Gesetzliche Regelungen

Seit 2006 schreibt das italienische Landwirtschaftsministerium vor, dass AP befallene Pflanzen gerodet werden müssen, um das Risiko einer weiteren Ausbreitung der Apfeltriebsucht zu reduzieren (Ministero delle Politiche Agricole e Forestali 2006). In den derzeit geltenden Dekreten der Provinz Bozen und der Provinz Trient wird der Besen bzw. Hexenbesen als sicheres Merkmal für den Befall mit der Apfeltriebsucht gewertet (Provincia Autonoma di Trento, 2003; Autonome Provinz Bozen / Provincia Autonoma di Bolzano 2016). Vergrößerte und gezahnte Nebenblätter, kleine Früchte, früher Knospenbruch und vorzeitige Blattrötung gelten als Symptome für die Apfeltriebsucht, wenn mindestens zwei dieser Symptome in Kombination auftreten. Für Apfelbäume, die bestimmte Symptome oder eine der o.g. Symptomkombination aufweisen, gilt die gesetzliche Rodungspflicht.

Interazioni ospite-patogeno

Come tutti i fitoplasmi, 'Ca. P. mali' è un patogeno vegetale che risiede nel floema. Il 'Ca. P. mali' è presente nel melo durante tutto l'anno (Baric *et al.* 2011b), ma la concentrazione di fitoplasmi nelle parti aeree dell'albero varia drasticamente nel corso dell'anno (Schaper e Seemüller 1984; Seemüller *et al.* 1984a; 1984b; Loi *et al.* 2002; Pedrazzoli *et al.* 2008; Baric *et al.* 2011b). Il 'Ca. P. mali' ricolonizza le parti aeree dell'albero a partire dalla tarda primavera/inizio estate e questa colonizzazione raggiunge un picco verso la fine dell'estate e dura fino a dicembre. Vista la degradazione del floema, la concentrazione di fitoplasma nella chioma è ulteriormente ridotta durante la dormienza (Schaper e Seemüller 1984; Pedrazzoli *et al.* 2008). Pertanto, anche l'infettività (vale a dire in questo caso la capacità di infettare gli insetti vettori) di un melo potrebbe variare nel corso dell'anno. Nell'apparato radicale invece, il fitoplasma 'Ca. P. mali' è presente per tutto l'anno (Schaper e Seemüller 1982; Seemüller *et al.* 1984a; Baric *et al.* 2011b). Il costante rinnovo del floema nel sistema radicale consente la sopravvivenza dei fitoplasmi durante l'inverno (Schaper e Seemüller 1982).

I fitoplasmi interagiscono con il proprio ospite vegetale a diversi livelli. Si muovono attraverso i pori delle placche cribrose, interferiscono con i processi fisiologici e biochimici delle piante e bloccano

Wirt-Pathogen-Interaktionen

Wie alle Phytoplasmen, ist 'Ca. P. mali' ein pflanzenpathogenes Bakterium, das die Siebröhren, das sogenannte Phloem seiner Wirtspflanzen besiedelt. 'Ca. P. mali' überdauert im Apfelbaum (Baric *et al.* 2011b) aber die Konzentration an Phytoplasmen in den oberirdischen Teilen des Baumes schwankt im Jahresverlauf sehr stark (Schaper und Seemüller 1984; Seemüller *et al.* 1984a; 1984b; Loi *et al.* 2002; Pedrazzoli *et al.* 2008; Baric *et al.* 2011b). 'Ca. P. mali' besiedelt die oberirdischen Teile des Baumes im späten Frühjahr bzw. im Frühsommer, wobei die Besiedelung im Spätsommer ihren Höhepunkt erreicht und bis zum Dezember andauert. Mit einer Degeneration des Phloems während der Vegetationsruhe verringert sich auch die Konzentration an Phytoplasmen in der Baumkrone (Pedrazzoli *et al.* 2008; Schaper und Seemüller 1984). Daher kann auch die Infektiosität (d. h. in diesem Fall die Fähigkeit, den Insektenvektor zu infizieren) eines Apfelbaumes im Laufe des Jahres variieren. Im Wurzelsystem ist 'Ca. P. mali' ganzjährig nachzuweisen (Schaper und Seemüller 1984; Pedrazzoli *et al.* 2008). Aufgrund der permanenten Erneuerung des Phloems im Wurzelsystem überleben die Phytoplasmen dort auch im Winter (Schaper und Seemüller 1982).

Phytoplasmen interagieren mit ihren Wirtspflanzen auf verschiedenen Ebenen. Sie bewegen sich durch die Poren der Siebplatten,

il trasporto del floema ostruendo i tubi cribrosi (Kartte e Seemüller 1991; Lepka *et al.* 1999). Il '*Ca. P. mali*' non dispone di molti geni considerati essenziali per il metabolismo cellulare e per tale motivo fa affidamento sull'assorbimento di nutrienti dalla pianta. Si può ipotizzare che il fitoplasma assimili una vasta gamma di nutrienti e composti organici dalle cellule ospiti, probabilmente con effetti dannosi sul metabolismo dell'ospite.

I fitoplasmi possono influenzare il metabolismo della pianta direttamente attraverso un insieme di proteine di membrana e indirettamente attraverso proteine effettrici (si veda il capitolo "Aspetti molecolari dello sviluppo dei sintomi nel melo"). Gli studi *in vitro* hanno dimostrato che la proteina immunodominante Imp, o proteina di membrana integrale, del '*Ca. P. mali*' interagisce con le proteine vegetali come l'actina (Boonrod *et al.* 2012). Ciò assomiglia a quanto accade con un altro fitoplasma, il '*Ca. P. asteris*', la cui proteina di membrana antigenica immunodominante Amp si lega all'actina e si ipotizza che giochi un ruolo importante per quanto riguarda la mobilità del fitoplasma nel proprio ospite (Galletto *et al.* 2011). Inoltre, l'Amp del '*Ca. P. asteris*' interagisce con le sub-unità di sintesi dell'ATP dell'insetto, suggerendo che la sintesi dell'ATP svolga un ruolo di recettore per l'ingresso del fitoplasma nelle cellule dell'intestino medio e delle ghiandole salivari dell'insetto (Galletto *et al.* 2011). Questi risultati indicano un ruolo importante dell'Amp nel determinare la

stören physiologische und biochemische Prozesse der Pflanzen und blockieren den Transport im Phloem durch Verstopfen der Siebröhren (Kartte und Seemüller 1991; Lepka *et al.* 1999). Dem Phytoplasma '*Ca. P. mali*' fehlen viele Gene, die für den Zellstoffwechsel als essentiell gelten. Daher ist das Phytoplasma auf die Aufnahme von Nährstoffen aus der Pflanze angewiesen. Es wird vermutet, dass Phytoplasmen ein breites Spektrum an Nährstoffen und organischen Verbindungen aus den Zellen der Wirtspflanze aufnehmen, wahrscheinlich mit schädlichen Auswirkungen auf den Pflanzenstoffwechsel.

Phytoplasmen können den Pflanzenstoffwechsel durch eine Reihe von Membranproteinen direkt und indirekt durch Effektorproteine beeinflussen (siehe Kapitel „Molekulare Aspekte der Symptomentwicklung beim Apfelbaum“). *In vitro*-Studien zeigten, dass das immunodominante Membranprotein Imp von '*Ca. P. mali*' mit pflanzlichen Proteinen wie zum Beispiel Aktin interagiert (Boonrod *et al.* 2012). Auch das immunodominante, antigene Membranprotein Amp des verwandten Phytoplasmas '*Ca. P. asteris*' interagiert mit Aktin. Es wird angenommen, dass es eine Rolle bei der Mobilität des Phytoplasmas in seinem Wirt spielt (Galletto *et al.* 2011). Darüber hinaus interagiert Amp mit Untereinheiten der ATP-Synthase des Insekts, was darauf hindeutet, dass die ATP-Synthase eine Rolle als Rezeptor für den Zelleintritt in die Insektenzellen des mittleren Darms und der Speichel-

specificità dell'insetto vettore (Suzuki *et al.* 2006; Galetto *et al.* 2008; 2011; Rashidi *et al.* 2015).

L'infezione da '*Ca. P. mali*' può anche portare alla produzione di diverse proteine di difesa, a un aumento dei composti fenolici e sembra alterare la produzione di perossido di idrogeno (H_2O_2) nelle piante ospiti (si veda il capitolo "Aspetti molecolari dello sviluppo dei sintomi nel melo"). È interessante notare che il fitoplasma '*Ca. P. asteris*' può modulare la propria espressione genica in base allo stadio dell'infezione e alla specie ospite (Oshima *et al.* 2011). La disponibilità della sequenza del genoma di '*Ca. P. mali*' (Kube *et al.* 2008) fornisce la base per indagare le relazioni fitoplasma-ospite e i fattori di virulenza batterica. Le analisi delle sequenze hanno rivelato che il genoma del '*Ca. P. mali*' porta un elevato numero di AAA+ ATPasi e proteasi associate alla membrana (ad esempio FTSH codificate da *hflb*, anche note come geni *ftsh*) che possono degradare le proteine per l'assorbimento dei nutrienti o smorzare le reazioni di difesa dell'ospite (Kube *et al.* 2008) o agire come fattori di virulenza (si veda il capitolo "Aspetti molecolari dello sviluppo dei sintomi nel melo"). Come conseguenza di queste complesse interazioni, il contenuto di clorofilla, biomassa fogliare e quantità di proteine solubili diminuisce considerevolmente, mentre il contenuto di zuccheri, amido, amminoacidi e saccaridi totali aumenta significativamente (Bertamini *et al.* 2002). Sono stati osservati cambiamenti nei contenuti di

drüse spielt (Galetto *et al.* 2011). Die Interaktion zwischen Amp und bestimmten Insektenproteinen könnte daher eine Rolle dabei spielen, ob ein Insekt als Überträger des Phytoplasma fungieren kann (Suzuki *et al.* 2006; Galetto *et al.* 2008; 2011; Rashidi *et al.* 2015). Interessanterweise kann '*Ca. P. asteris*' seine Genexpression entsprechend dem Stadium der Infektion und der Wirtsart modulieren (Oshima *et al.* 2011).

Eine Infektion mit '*Ca. P. mali*' kann in der Wirtspflanze zur Produktion verschiedener Abwehrproteine, zur Erhöhung bestimmter Phenolverbindungen und zur Veränderung der Wasserstoffperoxid (H_2O_2)-Produktion führen (siehe Kapitel „Molekulare Aspekte der Symptomentwicklung im Apfelbaum“). Die Verfügbarkeit der Genomsequenz von '*Ca. P. mali*' (Kube *et al.* 2008) bildet die Grundlage für die Untersuchung von Phytoplasma-Wirtsbeziehungen und bakterieller Virulenzfaktoren. Sequenzanalysen ergaben, dass das Genom von '*Ca. P. mali*' eine hohe Anzahl von membranassoziierten AAA+ ATPasen und Proteasen (z. B. FtsH kodiert von *hflb*, auch bekannt als *ftsh*-Gene) kodiert. Proteasen können bestimmte Proteine abbauen und diese dadurch für die Nährstoffaufnahme verfügbar machen oder sie können die Abwehrreaktionen des Wirtes dämpfen (Kube *et al.* 2008) oder als Virulenzfaktoren wirken (siehe Kapitel „Molekulare Aspekte der Symptomentwicklung beim Apfelbaum“). Als Folge dieser komplexen molekularen Wechselwirkungen nimmt

pigmenti, nel complesso clorofilla-proteina e nelle attività fotosintetiche (Bertamini *et al.* 2003), nonché cambiamenti nei composti organici volatili (Rid *et al.* 2016). Un elevato livello di saccaridi è stato spesso messo in relazione con lo sviluppo dei sintomi indotti da AP nel melo, tuttavia ci sono ancora molti quesiti irrisolti, come ad esempio: il fitoplasma è in grado di indurre tutte le modifiche metaboliche, come lo squilibrio ormonale, la riallocazione degli zuccheri, l'accumulo di amido, ecc., in modo attivo nell'ospite o sono un risultato che è conseguenza di cambiamenti strutturali che possono essere osservati nel floema colonizzato? Inoltre, si possono osservare disturbi del fotosistema quando si verifica lo stress a livello di floema (Lemoine *et al.* 2013). Sebbene i fitoplasmati interagiscano direttamente con gli effettori e le proteine di membrana con il proprio ospite, il numero di cambiamenti fenotipici e la loro intensità potrebbero essere una conseguenza indiretta di cambiamenti nella fisiologia del floema, occlusione del tessuto, deposizioni callose, ecc., come descritto in molti studi (Musetti *et al.* 2010; 2011a; 2013a; 2013b; Guerriero *et al.* 2012a; Patui *et al.* 2013; Zimmermann *et al.* 2015). Pertanto, le prime interazioni durante l'infezione potrebbero essere molto specifiche e localizzate, ma non si può escludere che conseguenze successive siano piuttosto "reazioni a catena" che portano a cambiamenti fisici nei tessuti del floema e "semplicemente" causano squilibri fisiologici nell'ospite non direttamente collegati.

der Gehalt an Chlorophyll, Blattbiomasse und die Menge an löslichen Proteinen deutlich ab, während der Gehalt an Zucker, Stärke, Aminosäuren und Sacchariden erheblich zunimmt (Bertamini *et al.* 2002). In infizierten Pflanzen wurden Veränderungen des Pigmentgehalts, des Chlorophyll-Protein-Komplexes und der photosynthetischen Aktivität beobachtet (Bertamini *et al.* 2003). Außerdem verändert eine AP-Infektion die Freisetzung bestimmter flüchtiger organischer Verbindungen der Pflanze (Rid *et al.* 2016). Ein erhöhter Saccharidgehalt ist oft mit der AP-induzierten Symptomentwicklung im Apfelbaum verbunden. Dennoch sind noch viele Fragen offen, z. B. ob das Phytoplasma in der Lage ist die metabolischen Veränderungen wie hormonelles Ungleichgewicht, Zuckerumverteilung, Stärkeansammlung usw. im Wirt aktiv zu induzieren, oder ob es sich um Reaktionen der Pflanze auf die strukturellen Veränderung durch die Infektion handelt. Generell können Beeinträchtigungen des Photosystems beobachtet werden, wenn Stress auf Phloemlevel auftritt (Lemoine *et al.* 2013). Obwohl Phytoplasmen mit ihrem Wirt direkt über Effektoren und Membranproteine interagieren können, könnten die phänotypischen Veränderungen und deren Intensität eine indirekte Folge von Veränderungen in der Phloemphysiologie, Gewebeverschlüssen, Kalloseablagerungen usw. sein (Musetti *et al.* 2010; 2011a; 2013a; 2013b; Guerriero *et al.* 2012a; Patui *et al.* 2013; Zimmermann *et al.* 2015). So können erste Interaktionen während

Non è ancora chiaro quali vie metaboliche, geni e proteine vengano direttamente influenzate dal fitoplasma, inoltre, cambiamenti metabolici a valle non specifici in piante malate potrebbero ulteriormente ostacolare le analisi volte a fare chiarezza su quali siano le cause e quali le conseguenze.

Aspetti molecolari dello sviluppo dei sintomi nel melo

Per la maggior parte delle cultivar di melo, un'infezione da AP non porta alla morte dell'albero infetto. Inoltre, un'alta incidenza di 'Ca. P. mali' nella chioma è stata descritta come un prerequisito per lo sviluppo di gravi sintomi da AP (Schaper e Seemüller 1984; Seemüller *et al.* 1984a; 1984b; Bisognin *et al.* 2008b). La concentrazione di fitoplasmii nelle radici, d'altra parte, non sembra influenzare l'intensità della colonizzazione della chioma e il grado di espressione dei sintomi da AP (Baric *et al.* 2011b) (si veda il capitolo "Interazioni ospite-patogeno"). Tuttavia, gli esatti meccanismi molecolari alla base dello sviluppo dei sintomi non sono ancora noti in dettaglio. In uno studio che utilizzava tabacco e pervinca come piante modello, un'infezione da AP induceva una compromissione della traslocazione dei carboidrati nel tessuto parenchimatico (Lepka *et al.* 1999). Questa alterazione del trasporto dei carboidrati è stata correlata allo sviluppo dell'inibizione della crescita (arresto della crescita) e,

.....

der Infektion zwar sehr spezifisch und lokal sein, bei späteren Folgen könnte es sich aber um nachgeschaltete „Kettenreaktionen“ handeln, die zu physiologischen Ungleichgewichten im Wirt führen. Welche Gewebe, Gene und Proteine direkt vom Phytoplasma betroffen sind, ist in der Gesamtheit noch nicht bekannt. Weitere Analysen sind nötig, um zukünftig zwischen Ursache und Wirkung differenzieren zu können.

Molekulare Aspekte der Symptomentwicklung beim Apfelbaum

Bei den meisten Apfelsorten führt der Befall mit AP nicht zum Absterben des infizierten Baumes. Das massive Auftreten von 'Ca. P. mali' in der Baumkrone gilt als Voraussetzung für eine ausgeprägte Symptomentwicklung der Apfeltriebsucht (Schaper und Seemüller 1984; Seemüller *et al.* 1984a; 1984b; Bisognin *et al.* 2008b). Die Konzentration der Phytoplasmien in den Wurzeln hingegen scheint die Kolonisierungsintensität in der Baumkrone und die AP-Symptomentwicklung nicht zu beeinflussen (Baric *et al.* 2011b) (siehe Kapitel „Wirt-Pathogen-Interaktionen“). Die genauen molekularen Mechanismen der Symptomentwicklung sind jedoch noch nicht im Detail bekannt. In einer Studie mit Tabak und Immergrün, die als Modellpflanzen dienten, führte eine AP-Infektion zur Beeinträchtigung des Kohlenhydrattransports in stoffwechselaktives Gewebe (sink tissue)

dall'altro lato, all'accumulo di carboidrati nel tessuto di origine come causa del degrado delle foglie (clorosi) (Lepka *et al.* 1999). In linea con l'ipotesi che un'alterazione del metabolismo dei carboidrati sia un motivo per l'arresto della crescita e la clorosi, è possibile dimostrare che i geni chiave del ciclo di Calvin e dei processi di fotosintesi dei cloroplasti sono alterati nel melo durante l'infezione da AP e che tali alterazioni potrebbero essere coinvolte nello sviluppo dei sintomi da AP (Aldaghi *et al.* 2012; Luge *et al.* 2014). Uno studio recente relativo all'insorgenza precoce della degradazione della clorofilla nelle foglie di melo infetto da AP ha rivelato che il processo alla base della degradazione della clorofilla indotta da AP è lo stesso processo responsabile della senescenza stagionale delle foglie. Gli autori di questo studio hanno anche dimostrato che le piante infettate da AP contengono meno clorofilla, la degradano prima, ma più lentamente e contengono meno cataboliti quando la disgregazione della clorofilla è completata (Mittelberger *et al.* 2017). Giorno *et al.* (2013) descrivono una diminuzione del contenuto di glucosio, fruttosio e sorbitolo nei tessuti delle piante giovani di melo infette da AP, mentre saccarosio e amido aumentano. Gli autori di questo studio hanno anche riscontrato una sovraregolazione dei geni *PR-6*, *PR-8* e *Mal d 1*. I prodotti genici codificati sono quindi probabilmente coinvolti nell'induzione della risposta immunitaria nelle piante giovani infette da AP. Giorno e i co-autori (2013) hanno

(Lepka *et al.* 1999). Die Beeinträchtigung des Kohlenhydrattransports wird als Grund für die Wachstumshemmung (stunting) diskutiert und die reduzierte Kohlenhydratkonzentration im Speichergewebe (source tissue) könnte der Grund für das Symptom der Gelbfärbung (Chlorose) sein (Lepka *et al.* 1999). Es konnte gezeigt werden, dass sich die Expression wichtiger Gene des Calvin-Zyklus' und der Photosynthese in den Chloroplasten des Apfels während einer AP-Infektion verändern, und dass diese Veränderungen wiederum an der Ausbildung von Symptomen beteiligt sein könnten (Aldaghi *et al.* 2012; Luge *et al.* 2014). In einer Untersuchung wurde gezeigt, dass der Abbau des Chlorophylls in AP-infizierten Apfelbäumen zu den gleichen Kataboliten führt wie der saisonbedingte Chlorophyllabbau in Blättern gesunder Bäume. Die Autoren dieser Studie wiesen auch nach, dass Blätter AP-infizierter Bäume weniger Chlorophyll enthalten, und dieses früher, aber langsamer abbauen. Nach Abschluss des Chlorophyllabbaus konnten darüber hinaus weniger Kataboliten in Blättern AP-infizierter Bäume nachgewiesen werden (Mittelberger *et al.* 2017b). Giorno *et al.* (2013) beschreiben eine Verringerung des Glukose-, Fructose- und Sorbitolgehalts im Gewebe junger Apfelbaumsetzlinge, wohingegen sich der Saccharose- und Stärkegehalt erhöhte. Außerdem fanden die Autoren heraus, dass die Gene *PR-6*, *PR-8* und *Mal d 1* in infizierten Proben stärker exprimiert sind als in den entsprechenden Kontrollen. Diese Gene könnten an der

anche ipotizzato che l'aumento della quantità di zuccheri solubili potrebbe agire come una strategia di segnalazione nella pianta che influisce sull'espressione genica.

Il fatto che lo sviluppo dei sintomi potrebbe derivare da un effetto del 'Ca. P. mali' sulla regolazione ormonale delle piante è stato suggerito da molti autori e mostrato in diversi studi (Luge *et al.* 2014; Zimmermann *et al.* 2015; Tan *et al.* 2016; Janik *et al.* 2017). Aldaghi *et al.* (2012) affermano che profondi disturbi nell'equilibrio dei regolatori della crescita sono la causa di una vasta gamma di sintomi negli alberi colpiti. Nel loro studio, raggruppano i geni dei meli affetti da AP in tre gruppi ontologici: i) i geni coinvolti nei percorsi di fotosintesi sono de-regolati e potrebbero quindi essere rilevanti per lo sviluppo dei sintomi da AP, ad es. sintomi di clorosi fogliari e sintomi mediati dal metabolismo dei carboidrati; ii) i geni che influenzano la senescenza e l'accumulo di auxina e potrebbero quindi essere responsabili dell'inibizione della dominanza apicale (arresto della crescita) avendo anche un effetto sulla biosintesi dei flavonoidi (arrossamento delle foglie); iii) i geni che regolano la difesa delle piante, in particolare portando alla riduzione di H₂O₂, aumentando così la suscettibilità e la moltiplicazione del batterio nell'ospite (Aldaghi *et al.* 2012). In linea con questo, Musetti *et al.* (2004) hanno identificato che l'H₂O₂ si accumula in alberi infetti da AP recuperati e privi di sintomi. Gli autori hanno quindi concluso che un accumulo

Immunreaktion in den infizierten Pflanzen beteiligt sein. Giorno und Co-Autoren (2013) gingen zudem davon aus, dass die erhöhte Menge an löslichen Zuckern eine Art Signalstrategie darstellen könnte, die die Genexpression beeinflusst.

Dass eine Infektion mit 'Ca. P. mali' die pflanzliche Hormonregulation verändert, und dass dies im Zusammenhang mit der Symptomentwicklung steht, konnte bereits in einigen Studien gezeigt werden (Luge *et al.* 2014; Zimmermann *et al.* 2015; Tan *et al.* 2016; Janik *et al.* 2017). Aldaghi *et al.* (2012) sind der Auffassung, dass schwerwiegende Störungen im Gleichgewicht der Wachstumsregulatoren die Ursache für eine breite Palette von Symptomen bei befallenen Bäumen sind. In ihrer Studie fassen sie die Apfelgene, deren Expression von einer AP-Infektion verändert wird in drei Ontologiegruppen zusammen: i) Gene, die an Photosynthese beteiligt sind werden dereguliert und könnten daher für die Symptomentwicklung relevant sein, z. B. Blattchlorosen und durch den Kohlenhydrat-Stoffwechsel ausgelöste Symptome; ii) Gene, die Seneszenz und den Auxinhaushalt beeinflussen und somit für die Hemmung der Apikaldominanz (stunting) verantwortlich sein könnten und sich auf die Biosynthese der Flavonoide (Blattrötung) auswirken könnten; iii) Gene, welche die pflanzliche Abwehr regulieren, und vor allem zur Reduktion von H₂O₂ führen und somit die Anfälligkeit der Pflanze und die Vermehrung des Bakteriums in dieser erhöhen (Aldaghi *et*

di H₂O₂ contrasta lo sviluppo dei sintomi da AP.

Anche se molti autori interpretano i risultati a livello metabolomico come la ragione di alcuni sintomi, le prove dirette e i collegamenti molecolari di questa interconnessione rimangono scarsi. Il meccanismo spazio-temporale dello sviluppo della malattia nell'albero non è facile da analizzare. Tanto più che l'infezione naturale è difficile da definire in base a un modello, la maggior parte degli studi si basa su analisi condotte con piante modello (ad es. *Arabidopsis* spp. oppure *Nicotiana* spp.) o con semenzali di melo, ma raramente coinvolgono alberi di melo pienamente sviluppati. Tuttavia, sebbene il melo venga utilizzato per studiare il progresso della malattia, lo stato stagionale e fisiologico (ad esempio le capacità di difesa immunologica) gioca un ruolo cruciale nelle rispettive analisi. I fattori batterici che consentono al patogeno di stabilire e mantenere un'infezione, i cosiddetti fattori di virulenza o proteine effettrici, sono i principali attori nello sviluppo di malattie di diverse fitoplasmosi (Hoshi *et al.* 2009; MacLean *et al.* 2011; Sugio *et al.* 2011a; 2011b; Maejima *et al.* 2014). Spesso la conoscenza del fitoplasma del giallume dell'astro (AYWB) o di altre specie di fitoplasmi viene utilizzata come base rappresentativa per spiegare i risultati dello sviluppo dei sintomi da AP. È stato identificato l'effettore ATP_00189 di AP, che condivide la sequenza e l'omologia funzionale con l'effettore SAP11 dell'AYWB (Siewert *et al.* 2014;

al. 2012). In diesem Zusammenhang konnten Musetti *et al.* (2004) in AP-infizierten, aber symptomfreien „Recovery“-Apfelbäumen eine erhöhte H₂O₂-Konzentration feststellen. Die Autoren schlossen daraus, dass ein erhöhter H₂O₂-Gehalt die Entwicklung von Symptomen verringert.

Auch wenn viele Autoren einen Zusammenhang zwischen Stoffwechseleränderungen und Symptomentwicklung annehmen, liegen bislang nur wenige direkte Beweise dafür vor. Der räumlich-zeitliche Ablauf der Krankheitsentwicklung im Baum ist nicht einfach zu analysieren. Die meisten Untersuchungen wurden mit Modellpflanzen (z.B. *Arabidopsis* spp. oder *Nicotiana* spp.) oder mit jungen Apfelpflänzchen (Setzlinge) durchgeführt, beziehen sich aber selten auf ausgewachsene Apfelbäume. Auch der jahreszeitliche und physiologische Zustand des Baumes (z. B. die immunologische Abwehrsituation) können einen entscheidenden Einfluss auf die jeweiligen Analysen haben. Bakterielle Faktoren, die es dem Erreger ermöglichen, eine Infektion zu verursachen und aufrechtzuerhalten, so genannte Virulenzfaktoren oder Effektorproteine, sind entscheidend an der Entstehung verschiedener Phytoplasmosen beteiligt (Hoshi *et al.* 2009; MacLean *et al.* 2011; Sugio *et al.* 2011a; 2011b; Maejima *et al.* 2014). Häufig werden die Erkenntnisse aus anderen Phytoplasma-Wirt Interaktionen (z.B. des Aster Yellow Witches' Broom Phytoplasma; AYWB) als Basis verwendet, um die

Janik *et al.* 2017). Come l'effettore SAP11 del fitoplasma AYWB, l'ATP_00189 del '*Ca. P. mali*' è legato ai fattori di trascrizione di classe II teosinte/cycloidea/pcf (TCP) della propria pianta ospite (nel caso di '*Ca. P. mali*', i TCP dalla *Malus × domestica*) (Sugio *et al.* 2011a; Janik *et al.* 2017). Questi fattori di trascrizione regolano l'espressione degli ormoni durante i diversi processi di crescita, difesa e sviluppo della pianta (Cubas *et al.* 1999; Lopez *et al.* 2015; Ikeda e Ohme-Takagi 2014). Inoltre, uno studio con *Nicotiana benthamiana* che esprimeva l'ATP_00189 di tipo SAP del '*Ca. P. mali*', ha rivelato che questo effettore cambia l'espressione dei composti volatili, porta a difetti nello sviluppo del tricoma ghiandolare e alla soppressione delle risposte dell'acido jasmonico (Tan *et al.* 2016). Si ipotizza che gli ATPasi AAA+ fitoplasmatici abbiano un ruolo nella virulenza da '*Ca. P. mali*' (Seemüller *et al.* 2011c; 2013). In particolare, l'ATPasi AP460 AAA+ potrebbe far parte di un sistema di secrezione fitoplasmatica che agisce come un fattore di virulenza AP (Seemüller *et al.* 2018b). Tuttavia, l'esatta funzione e il ruolo di queste proteine durante l'infezione rimangono ancora non ben definite.

Funktion von '*Ca. P. mali*' Effektoren und die Entstehung von AP-Symptomen zu erklären. Es konnte gezeigt werden, dass der AP Effektor ATP_00189 Sequenzähnlichkeiten und eine funktionelle Homologie zu dem AYWB-Effektor SAP11 aufweist (Siewert *et al.* 2014; Janik *et al.* 2017). Ähnlich wie SAP11 des AYWB-Phytoplasma bindet ATP_00189 von '*Ca. P. mali*' teosinte/cycloidea/pcf (TCP) Klasse II Transkriptionsfaktoren seiner jeweiligen Wirtspflanze (bei '*Ca. P. mali*' TCPs von *Malus × domestica*) (Sugio *et al.* 2011a; Janik *et al.* 2017). Diese Transkriptionsfaktoren regulieren die Hormonexpression während der verschiedenen Wachstums-, Abwehr- und Entwicklungsprozesse der Pflanze (Cubas *et al.* 1999; Lopez *et al.* 2015; Ikeda und Ohme-Takagi 2014). Darüber hinaus ergab eine Studie mit ATP_00189 (auch SAP11_{CaPM} genannt) dass dieser Effektor in *Nicotiana benthamiana* die Produktion von Volatilen verändert, zu Defekten in der Trichomentwicklung und zur Unterdrückung der Jasmonat-vermittelten Abwehrreaktion führt (Tan *et al.* 2016). Es wird außerdem vermutet, dass AAA+ ATPasen bei der Virulenz von '*Ca. P. mali*' eine Rolle spielen (Seemüller *et al.* 2011b; 2013). Insbesondere die AAA+ ATPase AP460 könnte Teil eines Phytoplasma-Sekretionsystems sein, das als AP-Virulenzfaktor wirkt (Seemüller *et al.* 2018b). Die genaue Funktion und die Rolle dieser Proteine während der Infektion sind jedoch noch unklar.

Trasmissione di 'Ca. P. mali' indipendente da insetti vettori

Poiché il fitoplasma è limitato al floema all'interno della pianta, può essere trasmesso solo da una pianta all'altra da insetti che pungono e succhiano il floema o da connessioni floema-floema intatte. La trasmissione da parte degli insetti vettori è considerata la via più importante e più rilevante di diffusione dell'AP. Tuttavia, la trasmissione del 'Ca. P. mali' può essere ottenuta anche da innesti, ponti di radici naturali o tramite la cuscuta (*Cuscuta* spp.) (si veda anche il capitolo "Piante ospiti del 'Ca. P. mali'"). La trasmissione dal melo infetto alla pervinca ospite sperimentale (*Catharanthus roseus*) o dalla pervinca al tabacco è stata ottenuta tramite diverse specie di cuscuta (Carraro *et al.* 1988; Seemüller *et al.* 2011a; Luge *et al.* 2014). La *Cuscuta* è una pianta parassita che forma connessioni floematiche tra diverse piante e quindi può trasmettere il fitoplasma tra diverse piante ospiti.

Diverse specie di alberi hanno dimostrato di essere interconnesse attraverso i propri sistemi di radici (Tarroux *et al.* 2014). Questo fenomeno, chiamato anastomosi, è stato riportato in più di 150 specie (Bormann 1966). Le anastomosi radicali assumono funzioni vitali per la comunità degli alberi migliorando l'assorbimento dei nutrienti, la longevità del sistema radicale, la stabilità dell'albero e attenuando la

Insektenvektor-unabhängige Übertragung von 'Ca. P. mali'

Da Phytoplasmen innerhalb der Pflanze auf das Phloem beschränkt sind, können sie nur von Phloem-saugenden Insekten von Pflanze zu Pflanze bzw. durch intakte Phloem-Phloem-Verbindungen übertragen werden. Die Übertragung durch Insektenvektoren gilt als wichtigste und relevanteste Übertragungsart der Apfeltriebsucht. Die Übertragung von 'Ca. P. mali' erfolgt jedoch auch durch Veredelung, durch natürlich gebildete Wurzelverwachsungen oder durch die parasitäre Pflanze Teufelszwirn (*Cuscuta* spp.) (siehe Kapitel „Wirtspflanzen von 'Ca. P. mali'“). Die Übertragung der Phytoplasmen vom infizierten Apfel auf den in vielen Versuchen verwendeten Modellwirt Immergrün (*Catharanthus roseus*) oder vom Immergrün auf Tabak wurde durch unterschiedliche Arten des Teufelszwirns erreicht (Carraro *et al.*, 1988; Seemüller *et al.* 2011a; Luge *et al.* 2014). Teufelszwirn ist eine Schmarotzerpflanze, die Phloem-Verbindungen zwischen unterschiedlichen Pflanzen ausbildet und somit Phytoplasmen zwischen mehreren Wirtspflanzen -auch verschiedener Arten- übertragen kann.

Einige Baumarten bilden Wurzelverwachsungen zwischen benachbarten Bäumen (Tarroux *et al.* 2014). Dieses Phänomen wird Anastomose genannt und wurde bei mehr als 150 Arten festgestellt (Bor-

competizione tra alberi vecchi e giovani (Drénou 2003). La formazione di ponti radicali naturali sembra essere molto comune anche fra meli (Vindimian *et al.* 2002; Ciccotti *et al.* 2008). Studi epidemiologici hanno suggerito un possibile ruolo dei ponti radicali nella diffusione dell'AP (Bliefernicht e Krczal 1995), specialmente nei meleti di media età o più avanzati (Vindimian *et al.* 2002; Baric *et al.* 2008). Le applicazioni del glifosato, erbicida trasportato dal floema sistemico alle matrici del melo e la successiva traslocazione di questo erbicida ad alberi adiacenti tramite connessioni radicali, sono state utilizzate per dimostrare la presenza e la frequenza dei contatti radicali tra gli alberi all'interno di un frutteto (Ciccotti *et al.* 2007; Baric *et al.* 2008). I ponti radicali si verificano non solo tra meli vitali, ma anche tra giovani piante appena piantate e residui vitali di vecchie radici lasciate nel terreno dopo lo sradicamento del frutteto precedente. Queste radici rimanenti si possono rivelare vitali fino a 5-6 anni dallo sradicamento dell'albero e potrebbero ancora essere saggiate per la positività al 'Ca. P. mali' (Mattedi *et al.* 2008a). L'evidenza della trasmissione del 'Ca. P. mali' attraverso i ponti radicali è stata dimostrata in una sperimentazione in cui le piantine infette erano state messe insieme con piantine non infette (Ciccotti *et al.* 2008). La formazione del ponte radicale si è verificata dal primo anno in poi e aumentata in frequenza negli anni successivi. La naturale trasmissione del 'Ca. P. mali' dei ponti radicali è stata dimostrata da specifici

mann 1966). Bei der Wurzelanastomose werden die Vitalfunktionen der Einzelbäume gestärkt. Dies ist für die Baumgemeinschaften vorteilhaft, da es zu einer Verbesserung der Nährstoffaufnahme, der Langlebigkeit des Wurzelsystems, der Stabilität des Baumes und zur Abschwächung der Konkurrenz zwischen alten und jungen Bäumen führt (Drénou 2003). Die Ausbildung solcher natürlicher Wurzelbrücken scheint auch bei Apfelbäumen weit verbreitet zu sein (Vindimian *et al.* 2002; Ciccotti *et al.* 2008). Epidemiologische Studien sprechen dafür, dass Wurzelbrücken bei der Verbreitung der Apfeltriebsucht (Bliefernicht und Krczal 1995), vor allem in Obstanlagen mit mittelalten und alten Bäumen eine Rolle spielen (Vindimian *et al.* 2002; Baric *et al.* 2008). In Versuchen mit Glyphosat, einem systemisch über das Phloem transportierten Herbizid konnte die Häufigkeit von Wurzelverwachsungen zwischen Apfelbäumen untersucht werden. Dazu wurde Glyphosat auf Baumstümpfe aufgestrichen und die anschließende Häufigkeit der Übertragung dieses Herbizides auf benachbarte Bäume untersucht (Ciccotti *et al.* 2007; Baric *et al.* 2008). Wurzelbrücken treten nicht nur zwischen gesunden Apfelbäumen auf, sondern auch zwischen frisch gesetzten Jungpflanzen und vitalen Restbeständen alter Wurzeln gerodeter Bäume. Diese Wurzelreste sind noch fünf bis sechs Jahre nach Rodung des Baumes lebensfähig und in jenen konnte auch 'Ca. P. mali' nachgewiesen werden (Mattedi *et al.* 2008a). Ein Nachweis der Übertragung von 'Ca. P. mali'

studi di PCR e di immunofluorescenza (Ciccotti *et al.* 2008). I dati sperimentali suggeriscono che le connessioni delle radici sembrano avere un ruolo nella diffusione del 'Ca. P. mali' in vecchi frutteti e tra alberi su portainnesti vigorosi (Baric *et al.* 2008). Tuttavia, la trasmissione tramite le radici del 'Ca. P. mali' potrebbe essere osservata anche in alberi che crescono sul portainnesto meno vigoroso M9, comunemente usato nei frutteti commerciali (Lesnik *et al.* 2008). Il 'Ca. P. mali' può essere trasmesso sperimentalmente da un albero all'altro per innesto. L'innesto della marza è di solito un metodo molto efficace di trasmissione del 'Ca. P. mali' rispetto all'innesto di piccoli pezzi di tessuto (Seemüller *et al.* 2011a). Tuttavia, il successo della trasmissione tramite l'innesto della marza dipende dalla stagione in quanto la colonizzazione delle parti aeree dell'albero è soggetta alle fluttuazioni stagionali della presenza del 'Ca. P. mali' (Seemüller *et al.* 1984b; Pedrazzoli *et al.* 2008; Baric *et al.* 2011b; Schmidt *et al.* 2015) (si veda anche capitolo "Interazioni ospite-patogeno"). Pedrazzoli *et al.* (2008) hanno dimostrato che i tassi di trasmissione tramite il taglio del germoglio erano molto bassi tra marzo e maggio, ma più elevati tra giugno e agosto. Di conseguenza, inoculazioni sperimentali, ad es. per lo screening della resistenza all'AP, vengono effettuate nell'ultimo periodo dell'anno. Viceversa, l'innesto della marza durante il periodo di dormienza riduce il rischio di trasmissione accidentale tramite materiale infetto latente durante la produzione

durch Wurzelbrücken konnte bei einer Studie gezeigt werden, bei der infizierte Setzlinge gemeinsam mit gesunden Setzlingen getopft wurden. Die Wurzelbrückenbildung erfolgte ab dem ersten Jahr und nahm in den Folgejahren zu (Cicotti *et al.* 2008). Experimentelle Daten deuten darauf hin, dass Wurzelverbindungen eine Rolle für die Verbreitung von 'Ca. P. mali' zwischen Bäumen auf starkwüchsigem Unterlagen spielen (Baric *et al.* 2008), sowie auch zwischen Bäumen auf der kommerziell häufig verwendeten, schwachwüchsigem Unterlage M9 (Lesnik *et al.* 2008).

'Ca. P. mali' kann durch Veredelung experimentell von Baum zu Baum übertragen werden. Die Pfropfung mit Edelreisern ist in der Regel eine effizientere Methode zur Übertragung von 'Ca. P. mali' als kleine Gewebeteile (Chip) zu pflanzen (Seemüller *et al.* 2011a). Der Übertragungserfolg bei der Pfropfung hängt jedoch von der Jahreszeit ab, da die Konzentration an 'Ca. P. mali' in den oberirdischen Teilen des Baumes jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt (Seemüller *et al.* 1984b; Pedrazzoli *et al.* 2008; Baric *et al.* 2011b; Schmidt *et al.* 2015) (siehe Kapitel „Wirt-Pathogen-Interaktionen“). Pedrazzoli *et al.* (2008) haben nachgewiesen, dass die Übertragungsraten durch Chip-Veredelung zwischen März und Mai sehr niedrig sind und zwischen Juni und August am höchsten. Folglich empfiehlt es sich experimentelle Pfropfungen zur Übertragung von 'Ca. P. mali' in der zweiten Jahreshälfte durchzuführen. Umgekehrt ist das Ri-

di materiale vegetale. Le radici sono costantemente colonizzate dal fitoplasma (Seemüller *et al.* 1984b) e sono quindi un buon tessuto donatore per la trasmissione del 'Ca. P. mali' per innesto di radice a germoglio in altri periodi dell'anno. L'innesto di materiale da alberi il cui stato infettivo è sconosciuto a piante indicatrici sensibili (indicizzazione) è diventato un metodo comune per determinare se la pianta donatrice è infettata da fitoplasmi o virus (European e Mediterranean Plant Protection Organization 1999, 2017).

La coltura *in vitro* è stata impiegata con successo per mantenere il 'Ca. P. mali' in cultivar di *Malus* micropropagate (Jarausch *et al.* 1996). Utilizzando l'innesto *in vitro*, il fitoplasma potrebbe essere trasmesso a piante che *in vitro* sono in buona salute con un alto grado di efficienza (Jarausch *et al.* 1999). Questo approccio *in vitro* è stato quindi applicato allo screening degli ibridi domestici di *Malus sieboldii* e *M. sieboldii* × *M. domestica* per la resistenza all'AP (Bisognin *et al.* 2008a). D'altra parte, i portainnesti innestati derivati da vivai che utilizzano involontariamente marze infette costituiscono un rischio di introdurre materiale infetto in un frutteto (si veda il capitolo "Materiale vegetale infetto latente - una contagiosa bomba a orologeria?"). Tuttavia, il 'Ca. P. mali' non è trasmesso dai semi (Seidl e Komarkova 1974).

siko einer unbeabsichtigten Übertragung bei der Veredelung mit Edelreisern (siehe Kapitel „Latent infiziertes Pflanzenmaterial - eine infektiöse Zeitbombe?“) zwischen März und Mai geringer als zwischen Juni und August. Die Wurzeln werden von den Phytoplasmen ständig besiedelt (Seemüller *et al.* 1984b) und sind daher ein geeignetes Spendergewebe für die experimentelle Übertragung von 'Ca. P. mali'. Die Pfropfung mit Material von Bäumen, deren Infektionsstatus unbekannt ist, auf empfindliche Indikatorpflanzen (Indexierung) ist eine etablierte Methode, um festzustellen, ob die Spenderpflanze mit Phytoplasmen oder Viren infiziert ist (European und Mediterranean Plant Protection Organization 1999, 2017).

Die *in vitro*-Kultur wurde erfolgreich eingesetzt, um 'Ca. P. mali' in mikrovermehrten *Malus* Arten zu kultivieren und zu erhalten (Jarausch *et al.* 1996). Durch die *in vitro*-Vermehrung konnte das Phytoplasma höchst effizient auf gesunde *in vitro*-Pflanzen übertragen werden (Jarausch *et al.* 1999), um *Malus sieboldii* und *M. sieboldii* × *M. domestica* Hybride auf Resistenz gegen Apfelfriebsucht zu untersuchen (Bisognin *et al.* 2008a). Eine Übertragung von 'Ca. P. mali' über Samen konnte nicht gezeigt werden (Seidl und Komarkova 1974).

Materiale vegetale infetto latente – una contagiosa bomba a orologeria?

Il periodo di latenza riferito ad AP è definito come il lasso di tempo che trascorre dall'infezione allo sviluppo di sintomi visibili nella pianta. Fino ad ora non è esattamente definibile se il periodo di latenza termina con lo sviluppo di sintomi specifici o non specifici. Bovey (1963) ha riportato un periodo medio di latenza di 1,8 anni dopo l'infezione artificiale tramite taglio del germoglio o innesto. L'infezione da innesto della marza può causare uno sviluppo sintomatico più rapido, a causa di tassi di trasmissione del fitoplasma più elevati. L'innesto della marza, da alberi sintomatici coltivati in campo su portainnesti M9 sani, eseguito a febbraio, ha provocato lo sviluppo di sintomi nel 67,4 % delle piante in luglio e nell'84,8 % in ottobre dello stesso anno (Schmidt *et al.* 2015). In uno studio di sei anni su un nuovo frutteto appena piantato, Unterthurner e Baric (2011b) hanno dimostrato che i sintomi da AP possono essere riscontrati, nella maggior parte dei casi, entro un anno e mezzo o due dopo l'infezione. Tuttavia, gli autori di questo studio hanno anche riportato un prolungato periodo di latenza di quattro anni in uno degli alberi infetti.

In uno studio, condotto nell'Italia nord-orientale, è stato possibile determinare che il 10 % degli alberi non sintomatici scelti a caso

Latent infiziertes Pflanzenmaterial – eine infektiöse Zeitbombe?

Die auf die Apfeltriebsucht bezogene Latenzzeit wird als die Zeitspanne von der Übertragung des Erregers bis zur Entwicklung sichtbarer Symptome an der Pflanze definiert. Bislang ist noch nicht geklärt, ob die Latenzzeit mit der Entwicklung spezifischer oder unspezifischer Symptome endet. Bovey (1963) berichtete von einer durchschnittlichen Latenzperiode von 1,8 Jahren nach einer künstlichen Infektion durch Chip-Veredelung oder Geißfußveredelung. Die Veredelung gesunder M9-Unterlagen mit Reiseren symptomatischer Apfelbäume im Februar führte bereits im Juli (67,4 %) bzw. im Oktober (84,8 %) desselben Jahres zur Symptomentwicklung in den veredelten Pflanzen (Schmidt *et al.* 2015). Verglichen zur natürlichen Übertragung über Insekten führt eine Übertragung durch Veredelung zu einer verkürzten Zeitspanne zwischen Infektion und Symptomausprägung. Dies lässt sich auf das höhere Phytoplasmeninkokulum durch den Edelreis und die geringere Größe der Empfängerpflanze zurückführen. In einer 6-jährigen-Studie, die in einer neu gepflanzten Apfelanlage durchgeführt wurde, wiesen Unterthurner und Baric (2011) nach, dass Symptome der Apfeltriebsucht in der Regel innerhalb von 1,5 bis 2 Jahren nach der Infektion auftraten. Die Autoren dieser Studie berichteten jedoch auch über eine verlängerte

erano infetti da AP (Mattedi *et al.* 2008b). Negli anni dal 2003 al 2006 è stato condotto uno studio simile in Alto Adige in cui, rispettivamente, il 2,3 % e il 10,5 % degli alberi non sintomatici di due meleti erano infetti (Baric *et al.* 2007). Negli anni dal 2015 al 2017, uno su 1.000 alberi non sintomatici provenienti da due meleti altoatesini è risultato positivo all'AP (dati non pubblicati).

È necessario notare che è stato utilizzato solo materiale vegetale sano, certificato e non infetto dal 'Ca. P. mali' per la produzione e la propagazione. Il materiale vegetale infetto potrebbe facilitare la diffusione della malattia in aree finora libere dall'AP. Pertanto, il 'Ca. P. mali' viene classificato come organismo di quarantena in molti paesi e non deve essere presente nel materiale vegetale. L'importazione di materiale *Malus* da paesi con presenza di AP è regolata in tutto il mondo (<https://gd.eppo.int/taxon/PHYPPMA/categorization>). Tuttavia, è noto che - nonostante tutti gli sforzi - a volte viene rilevata la presenza di AP nel materiale madre e nel materiale in vivaio (W. Jarausch, comunicazione personale). A causa del periodo di latenza, le ispezioni visive non sono sufficienti per riconoscere la totalità del materiale vegetale infetto ma asintomatico. Questo vale per il materiale madre che viene potato drasticamente ogni anno per la produzione di germogli e per le piante giovani del vivaio. Pertanto, il monitoraggio tramite PCR casuale delle piante madri viene applicato come nuova strategia per garantire un materiale vegetale

.....

Latenzperiode von vier Jahren bei einem der infizierten Bäume. In einer in Nordostitalien durchgeführten Studie konnte festgestellt werden, dass 10 % zufällig ausgewählter, nicht symptomatischer Bäume mit Apfeltriebsucht befallen waren (Mattedi *et al.* 2008c). In den Jahren 2003 bis 2006 wurde eine ähnliche Studie in zwei Anlagen in Südtirol durchgeführt und es konnte in 2,3 % bzw. 10,5 % der nicht-symptomatischen Bäume eine Infektion mit 'Ca. P. mali' nachgewiesen werden (Baric *et al.* 2007). In den Jahren 2015 bis 2017 war einer von 1000 nicht symptomatischen Bäumen aus zwei Südtiroler Apfelanlagen von der Apfeltriebsucht befallen (unveröffentlichte Daten). Für die Produktion und die Vermehrung sollte nur 'Ca. P. mali' freies und zertifiziertes Pflanzenmaterial verwendet werden. Infiziertes Pflanzenmaterial könnte die Ausbreitung der Krankheit in bisher von AP freie Gebiete begünstigen. Daher gilt 'Ca. P. mali' in vielen Ländern als Quarantäneorganismus und darf unter keinen Umständen in importiertem Pflanzenmaterial enthalten sein. Der weltweite Import von *Malus* Pflanzmaterial, welches aus Befallsgebieten stammt, wird daher über die Pflanzenschutzorganisation für Europa und den Mittelmeerraum reguliert (<https://gd.eppo.int/taxon/PHYPPMA/categorization>). Trotz aller Vorsichtsmaßnahmen werden gelegentlich Apfeltriebsuchtinfektionen in Wurzeln oder Trieben von Bäumen aus Baumschulen entdeckt (W. Jarausch, persönliche Mitteilung). Aufgrund der Latenzperiode reichen Sichtbonituren nicht aus, um infiziertes aber

sano (almeno in Germania) (W. Jarausch, comunicazione personale). Il rischio di trasmissione per innesto usando una cultivar con infezione latente è considerato inferiore, specialmente se la parte da innestare è stata prelevata nella stagione di dormienza (si veda il capitolo "Trasmissione di 'Ca. P. mali' indipendente da insetti vettori". Esistono osservazioni di alberi sintomatici già dal primo anno di trapianto, ad esempio in Mattedi *et al.* (2008a), che hanno rilevato l'1,1 % di alberi infetti in un frutteto sperimentale appena piantato. Dal 2001 al 2004, i test PCR di materiale pronto per essere piantato hanno rivelato infezioni latenti da circa l'1 ‰ delle piante in Germania (dati non pubblicati) al 3 ‰ di piante in Italia (dati non pubblicati). Mattedi *et al.* (2008b) hanno trovato due su 300 alberi infetti prima del loro trapianto in un'area del Trentino (Italia). Nelle radici degli alberi in latenza, il 'Ca. P. mali' è presente durante tutto l'anno in concentrazioni paragonabili a quelle in alberi sintomatici (Baric *et al.* 2011b). Al contrario, il 'Ca. P. mali' colonizza solo sporadicamente e in concentrazioni molto basse le parti aeree degli alberi latenti (Seemüller *et al.* 1984a; 1984b; Loi *et al.* 2002; Pedrazzoli *et al.* 2008; Baric *et al.* 2011b). Poiché gli insetti vettori si nutrono di foglie e parti verdi della pianta, piante latentemente infette o recuperate, ad esempio alberi senza sintomi (si veda anche il capitolo "Il fenomeno del recupero") potrebbero quindi rappresentare una fonte di inoculazione per il vettore responsabile della trasmis-

.....

symptomloses Pflanzenmaterial zu identifizieren. Dies gilt sowohl für die Stammbestände, die jedes Jahr für die Edelreisproduktion stark beschnitten werden, als auch für die Jungpflanzen in den Baumschulen. Daher werden in Deutschland als neue Strategie zur Qualitätssicherung stichprobenartig Mutterpflanzen mittels PCR-Screening analysiert (W. Jarausch, persönliche Kommunikation). Das Übertragungsrisiko durch Veredelung mit einem latent infizierten Edelreis, Chip oder Knospe gilt als geringer, insbesondere wenn das Veredlungsmaterial in der Ruhezeit entnommen wurde (siehe Kapitel „Insektenvektor-unabhängige Übertragung von 'Ca. P. mali' - Wurzelverwachsungen und Übertragung durch Veredelung“). Es gibt Berichte über Apfelbäume, die bereits im ersten Standjahr, Symptome zeigten. Mattedi *et al.* (2008a) wiesen z.B. in einer neu gepflanzten Versuchsanlage 1,1 % infizierte Bäume nach. Von 2001 bis 2004 zeigten PCR-Tests in Deutschland, dass etwa 1 ‰ des Pflanzmaterials eine latente Infektion aufwies (unveröffentlichte Daten) und etwa 3 ‰ des Pflanzmaterials in Italien (unveröffentlichte Daten). Mattedi *et al.* (2008c) konnten nachweisen, dass zwei von 300 analysierten Bäumen in der Provinz Trient (Italien) bereits vor der Auspflanzung in die Anlagen infiziert waren.

In den Wurzeln latent infizierter Bäume ist 'Ca. P. mali' das ganze Jahr über nachweisbar, und zwar in Konzentrationen, die mit denen von symptomatischen Bäumen vergleichbar sind (Baric *et al.* 2011b). Im Gegensatz dazu besiedelt 'Ca. P. mali' nur sporadisch und in sehr

sione del 'Ca. P. mali'. Ancora non è chiaro quanto fitoplasma deve essere assorbito da un insetto vettore per portare a un'infezione in quest'ultimo. Quindi, la domanda, se le piante ospiti di 'Ca. P. mali' con una titolazione molto bassa nelle parti aeree hanno un potenziale infettivo, ancora resta senza risposta.

Il fenomeno del recupero

Meli coltivati sul campo e infettati da 'Ca. P. mali' possono mostrare una remissione spontanea dei sintomi, un fenomeno descritto come recupero (Osler *et al.* 2000). È stato rilevato che in 10 anni il 71 % degli alberi con sintomi da AP della cultivar "Florina" hanno recuperato, ciò corrisponde a un tasso medio annuo di remissione dei sintomi del 29 % (Osler *et al.* 2000). Gli alberi recuperati non sono privi di batteri e quindi non si sono completamente ripresi dall'infezione, ma solo dai sintomi tipici. Nonostante la scomparsa dei sintomi, i batteri possono ancora essere rilevati nelle radici, ma non nella chioma (Carraro *et al.* 2004). Tuttavia, l'albero di melo rimane infetto ed è in grado di trasmettere il fitoplasma attraverso l'innesto a radice ma non tramite l'innesto a germoglio (Carraro *et al.* 2004). Dopo un periodo non sintomatico, l'albero può cambiare il proprio stato da asintomatico a sintomatico e il fitoplasma può essere rilevato nuovamente nelle parti aeree dell'albero (Carraro *et*

geringen Konzentrationen die oberirdischen Teile latent befallener Bäume (Seemüller *et al.* 1984b; 1984a; Loi *et al.* 2002; Pedrazzoli *et al.* 2008; Baric *et al.* 2011b). Da Insektenvektoren an Blättern und grünen Pflanzenteilen saugen, stellen latent infizierte oder „Recovery“- Bäume (siehe Kapitel „Das Recovery-Phänomen“) eine potentielle Infektionsquelle für die Vektor-abhängige Übertragung dar. Es ist noch immer unklar, wie viele Phytoplasmen ein Überträgerinsekt aufnehmen muss, um diese anschließend übertragen zu können. Daher bleibt die Frage unbeantwortet, ob 'Ca. P. mali' infizierte Wirtspflanzen mit einer niedrigen 'Ca. P. mali'-Konzentration in der Baumkrone überhaupt ein Infektionspotenzial darstellen.

Das „Recovery“-Phänomen

In seltenen Fällen zeigen 'Ca. P. mali'-infizierte, symptomatische Apfelbäume in der neuen Vegetationsperiode keine AP-spezifischen Symptome mehr. Dieses Phänomen wird als „Recovery“ bezeichnet (Osler *et al.* 2000). Innerhalb von 10 Jahren wiesen 71 % der von Apfelfriebsucht befallenen Bäume der Sorte 'Florina' keine Symptome mehr auf, was einer durchschnittlichen jährlichen Rückgangsrate der Symptome von 29 % entspricht (Osler *et al.* 2000). Die „Recovery“ Bäume sind nicht bakterienfrei und demnach nicht von der Infektion geheilt, sie weisen lediglich keine Symptome mehr auf. Obwohl keine Symp-

al. 2004; Osler *et al.* 2000; Seemüller *et al.* 1984b; 2010b). È interessante notare che finora questo fenomeno poteva essere osservato solo sul campo, ma non poteva ancora essere indotto in condizioni sperimentali (Carraro *et al.* 2004; Schmidt *et al.* 2015).

Comprendere a pieno i meccanismi alla base del recupero può fornire informazioni importanti per capire meglio il processo della malattia AP. Il meccanismo molecolare di recupero prevede l'attivazione di diverse parti della risposta immunitaria della pianta. Un aumento di H_2O_2 nei tessuti colpiti è caratteristico delle piante recuperate, possibilmente in grado di contrastare direttamente o indirettamente il batterio (Musetti *et al.* 2004). Inoltre, gli alberi recuperati mostrano un aumento dei livelli di concentrazioni di Ca^{2+} che potrebbero essere collegati all'aumento osservato di deposizioni callose e all'accumulo di proteine nel floema fogliare (Musetti *et al.* 2010). L'aumento dell'espressione callosa è stato ipotizzato essere connesso al collegamento del floema (reversibile) e quindi al blocco di una distribuzione efficace dei batteri od ostacolo alla traslocazione delle proteine effettrici batteriche portando a una perdita di sintomi (Musetti *et al.* 2011b; Guerriero *et al.* 2012a). Tuttavia, in uno studio non è stata trovata alcuna correlazione tra la limitazione del flusso di massa del floema e la titolazione del fitoplasma nelle specie di *Arabidopsis* infettate da '*Ca. P. asteris*'. Questo suggerisce che le proteine degli elementi cribrosi siano coinvolte in

tome mehr sichtbar sind, können die Bakterien immer noch in den Wurzeln, aber nicht in der Baumkrone nachgewiesen werden (Carraro *et al.* 2004). Aus diesem Grund können die Phytoplasmen über Wurzelmaterial nicht aber über Edelreiser oder Chips übertragen werden (Carraro *et al.* 2004). Der Baum kann im Laufe der Jahre wieder symptomatisch werden und die Phytoplasmen besiedeln in diesem Fall erneut die Baumkrone (Osler *et al.* 2000; Carraro *et al.* 2004; Seemüller *et al.* 1984b; 2010b). Interessanterweise konnte dieses Phänomen zwar in Apfelanlagen beobachtet, jedoch nicht unter experimentellen Bedingungen herbeigeführt werden (Carraro *et al.* 2004; Schmidt *et al.* 2015). Die dem „Recovery“ zugrunde liegenden Mechanismen können aufschlussreiche Erkenntnisse zum Krankheitsverlauf der Apfeltriebsucht liefern. Bei der Infektion aktivieren bestimmte molekulare Mechanismen die pflanzliche Immunantwort. Eine erhöhte H_2O_2 -Konzentration in befallenem Gewebe ist für „Recovery“-Pflanzen charakteristisch, allerdings ist noch unklar ob es sich bei der Ausschüttung von H_2O_2 um eine direkte oder indirekte Reaktion der Pflanze auf die Infektion handelt (Musetti *et al.* 2004). Darüber hinaus weisen „Recovery“-Bäume erhöhte Konzentrationen an Ca^{2+} auf. Dies könnte im Zusammenhang mit der, während der Infektion beobachteten, verstärkten Callose-Ab Lagerung und der Proteinakkumulation im Phloem stehen (Musetti *et al.* 2010). Es wird vermutet, dass der erhöhte Callose-Gehalt zu einer reversiblen Verstopfung des Phloems führt und somit eine effekti-

meccanismi di difesa diversi dalla limitazione meccanica del patogeno (Pagliari *et al.* 2017). Musetti e colleghi (2013b) ipotizzano che, durante l'infezione, una cascata di attivazioni ormonali può portare sia a uno sviluppo del sintomo che a un recupero: l'acido salicilico (AS) viene immediatamente aumentato dopo l'infezione e antagonizza le difese dipendenti dell'acido jasmonico (AJ), portando a un'infezione sintomatica e all'accumulo di H_2O_2 che a sua volta porta ad un aumento dei livelli di AS. Tali autori suggeriscono che questa induzione dell'AS potrebbe contrastare lo sviluppo dei sintomi e quindi condurre a un recupero (Musetti *et al.* 2004; 2013b). L'idea di tale induzione dell'AS è supportata dal fatto che gli alberi recuperati sono meno inclini all'induzione dei sintomi da re-infezione rispetto agli alberi che non abbiano precedentemente recuperato, suggerendo un tipo di resistenza indotta (Osler *et al.* 2000). Tuttavia, Patui *et al.* (2013) hanno dimostrato che gli alberi recuperati hanno accumulato l'AJ attraverso l'induzione della via oxilipinica, inoltre, hanno anche dimostrato che i livelli di AS sono diminuiti negli alberi recuperati, sottolineando l'antagonismo reciproco tra i processi dell'AJ e dell'AS. Questi autori suggeriscono inoltre che l'attività osservata di perossidasi e ossidasi in combinazione con un'attività ridotta di scavenging delle specie reattive dell'ossigeno (ROS) potrebbe portare ad un accumulo di H_2O_2 durante il recupero. Tuttavia, nonostante la mancanza di chiarezza se l'accumulo di H_2O_2

ve Verteilung der Bakterien oder phytoplasmaler Effektorproteine verhindert (Musetti *et al.* 2011b; Guerriero *et al.* 2012a). Es konnte allerdings in einer Studie mit '*Ca. P. asteris*' in *Arabidopsis* keine Korrelation zwischen Einschränkung des Massenflusses im Phloem und der Phytoplasma-Konzentration festgestellt werden. Dies lässt vermuten, dass außer einer mechanischen Blockierung des Pathogens auch Proteine in den Siebelementen an den Abwehrmechanismen beteiligt sind (Pagliari *et al.* 2017). Musetti *et al.* (2013b) gehen davon aus, dass eine hormonelle Reaktionskette im Verlauf der Infektion entweder zu einer Symptomentwicklung oder zu „Recovery“ führt: Bei einer Infektion erhöht sich die Salicylsäure (SA) - Produktion und hemmt dadurch die Jasmonat (JA) - assoziierte Abwehr, was zu einer symptomatischen Infektion und Anreicherung von H_2O_2 und wiederum zu einem erhöhten SA-Spiegel führt. Die Forscher vermuten, dass diese Produktion von SA als Abwehr gegen die Symptomentwicklung dient und somit eine Erholung der Bäume bewirkt (Musetti *et al.* 2013b; 2004). Die These einer solchen SA-Induktion wird durch die Tatsache unterstützt, dass „Recovery“ Bäume weniger anfällig für die Symptominduktion durch eine erneute Infektion sind als nicht-„Recovery“ Bäume, was auf eine Art induzierte Resistenz schließen lässt (Osler *et al.* 2000). Patui *et al.* (2013) wiesen jedoch nach, dass sich in „Recovery“-Bäumen JA über eine Induktion von Oxylin anreichert, und konnten zeigen, dass die SA-Produktion in „Recovery“-Bäumen zurückgeht. Dies unterstreicht

è una causa o una conseguenza, l'attivazione simultanea dell'AJ e dell'AS durante il recupero è uno scenario possibile che potrebbe effettivamente migliorare le risposte di difesa (van Wees *et al.* 2000).

Materiale vegetale resistente: la soluzione ideale?

Le malattie da fitoplasma sono difficili da controllare a causa del ciclo di vita bifasico del fitoplasma nella pianta, degli insetti vettori e delle diverse modalità di trasmissione. Poiché mancano trattamenti specifici contro il fitoplasma, disporre di materiale vegetale resistente sarebbe un grande vantaggio.

La ricerca di resistenza genetica naturale all'AP nei taxa *Malus* è stata ampiamente utilizzata (Kartte e Seemüller 1991; Seemüller *et al.* 1992). Tra i *Malus × domestica*, le seguenti cultivar sono citate come (relativamente) tolleranti all'infezione da AP: 'Lord Lambourne' (Friedrich 1993), 'Clivia', 'Herma' (Friedrich e Rode 1996), 'Roja de Benjama' (Invasive Species Compendium 2017), 'Antonovka', 'Cortland', 'Spartan', 'Yellow Transparent', 'Wealthy' (Németh 1986; Thakur e Handa 1999), 'Melrose' (Richter 2003), 'Goldstar', 'Rubinola', 'Lotos' e 'Rosana' (Pflanzenschutzdienst Baden-Württemberg 2003). Tuttavia, la valutazione della tolleranza di queste cultivar era piuttosto basata su osservazioni empiriche sul campo che valutavano l'insorgenza

den reziproken Antagonismus zwischen JA- und SA abhängigen Signalwegen. Die Autoren vermuten ferner, dass die beobachteten Peroxidase-Oxidaseaktivitäten in Kombination mit einem verminderten Abbau reaktiver Sauerstoffspezies (reactive oxygen species; ROS) zu einer H₂O₂-Anreicherung während des „Recovery“ führen. Es ist noch unklar, ob es sich bei der H₂O₂-Anreicherung um Ursache oder Wirkung handelt. Nichtsdestotrotz ist die gleichzeitige Aktivierung von JA und SA während des „Recovery“ ein interessanter Ansatzpunkt zur Erklärung warum die Abwehrreaktion in den oberirdischen Teilen des Baumes effizienter abläuft (van Wees *et al.* 2000).

Resistentes Pflanzenmaterial – die ideale Lösung?

Phytoplasmen sind aufgrund ihres biphasischen Lebenszyklus in Pflanze und Insekt sowie aufgrund der unterschiedlichen Übertragungswege schwer zu bekämpfen. Da direkte Bekämpfungsmaßnahmen fehlen, wäre die Verwendung von resistentem Pflanzenmaterial eine effiziente Lösung, um die Krankheitsverbreitung zu verhindern. In den letzten Jahren wurde intensiv nach einer natürlichen Resistenz gegen die Apfeltriebsucht innerhalb der Gattung *Malus* gesucht (Kartte und Seemüller 1991; Seemüller *et al.* 1992). Unter den Kulturapfelsorten gelten die nachfolgenden Sorten als (relativ) tolerant

dei sintomi rispetto a uno screening attraverso studi mirati sulle infezioni. Tramite studi approfonditi condotti da Seemüller e colleghi (1992), è stata condotta un'indagine sistematica e controllata utilizzando diversi genotipi comprendenti centinaia di portainnesti, sia ben definiti che sperimentali, di *Malus × domestica* e di genotipi di *Malus selvatici* e ornamentali. Questi sono stati saggiati tramite un'infezione mediata da innesto in prove sul campo a lungo termine che hanno portato ad osservare che la resistenza (cioè espressione di sintomi inferiori e/o titolazioni batteriche inferiori nelle piante infette) era caratteristica solo di alcuni portainnesti apomittici sperimentali derivati da una specifica accessione di *M. sieboldii* (Kartte e Seemüller 1991; Seemüller *et al.* 1992; 2008; 2018a; Bisognin *et al.* 2008b; Seemüller e Harries 2010). Tuttavia, questi promettenti portainnesti *M. sieboldii* non sono propriamente adatti alla coltivazione di mele commerciali, dato che le piante innestate su queste varietà sviluppano per lo più alberi vigorosi e meno produttivi rispetto al portainnesto standard M9. Per mantenere le caratteristiche di resistenza e migliorare il valore agronomico del portainnesto, i genotipi di *M. sieboldii* resistenti sono stati incrociati all'interno del progetto SMAP con il portainnesto standard M9 (Bisognin *et al.* 2009; Seemüller *et al.* 2010a; Seemüller e Harries 2010; Jarausch *et al.* 2010; 2011b). Lo sviluppo di marcatori di ripetizione di sequenza semplice (SSR) e la selezione di veri cloni ricombinanti hanno rappresentato

gegenüber einer Infektion mit der Apfeltriebsucht: 'Lord Lambourne' (Friedrich 1993), 'Clivia', 'Herma' (Friedrich und Rode 1996), 'Roja de Benejama' (Invasive Species Compendium 2017), 'Antonovka', 'Cortland', 'Spartan', 'Yellow Transparent', 'Wealthy' (Németh 1986; Thakur und Handa 1999), 'Melrose' (Richter 2003), 'Goldstar', 'Rubinola', 'Lotos' und 'Rosana' (Pflanzenschutzdienst Baden-Württemberg 2003). Die Toleranzbewertung dieser Sorten basiert jedoch auf empirischen Feldbeobachtungen bzgl. des Auftretens von Apfeltriebsuchtsymptomen und nicht auf einem Screening durch gezielte Infektionsversuche. Seemüller und Kollegen (1992) führten als erste eine systematische Untersuchung unter Verwendung verschiedener Genotypen durch. Diese Untersuchung umfasste hunderte *Malus × domestica* Unterlagen sowie Genotypen des Wild- und Zierapfels. Die Unterlagen wurden durch Veredelung mit 'Ca. P. mali' infiziert und die Symptomausprägung in Langzeit-Feldversuchen untersucht. Dies führte zu der Beobachtung, dass reduzierte Symptomausprägung und/oder niedrigere bakterielle Konzentrationen in den infizierten Pflanzen nur in einigen experimentellen apomiktischen Unterlagen zu beobachten waren. Diese apomiktischen Unterlagen sind alle genetische Varianten von *Malus sieboldii* (Kartte und Seemüller 1991; Seemüller *et al.* 1992; 2008; 2018; Bisognin *et al.* 2008b; Seemüller und Harries 2010) und eignen sich nicht direkt für den Erwerbsanbau. Auf diese Sorten gepfropften Edelreiser entwickeln meist kräftigere und weniger produktive Bäume

l'aspetto più impegnativo a causa dell'alto livello di apomissia della *M. sieboldii*. L'apomissia è la produzione di una progenie genetica identica nonostante l'impollinazione della pianta madre con una cultivar geneticamente diversa (Koltunow 1993), una caratteristica che riduce fortemente la generazione di genotipi ricombinanti. Il programma di allevamento è stato ulteriormente ostacolato dal fatto che la *M. sieboldii* ha introdotto una ipersensibilità latente ai virus del melo in alcune delle progenie e che i cloni derivati da *M. sieboldii* dovevano essere micropropagati per ottenere una produzione clonale efficiente (Bisognin *et al.* 2008b; Liebenberg *et al.* 2010). Tuttavia, uno screening per la resistenza utilizzando la tecnica di innesto *in vitro* (Jarausch *et al.* 1999) seguita da infezioni controllate ha permesso la selezione di diversi genotipi resistenti. Dati relativi a studi sul campo di otto anni hanno confermato che la resistenza potrebbe essere ereditata dalla progenie riproduttiva e che, principalmente dalla generazione 4608 x M9, sono stati identificati genotipi resistenti con proprietà pomologiche simili a M9 (Seemüller *et al.* 2018a). Questa progenie è anche tollerante ai virus latenti del melo. I portainnesti più promettenti stanno ora entrando nella fase degli studi agronomici sul campo in Germania e in Italia (Seemüller *et al.* 2018a).

als auf der Standardunterlage M9. Um die symptom-reduzierten Merkmale zu erhalten und die agronomischen Eigenschaften der Unterlage zu verbessern, wurden im Rahmen des SMAP-Projekts *M. sieboldii* Genotypen mit der Standard-Unterlage M9 gekreuzt (Bisognin *et al.* 2009; Seemüller *et al.* 2010a; Seemüller und Harries 2010; Jarausch *et al.* 2010; 2011b). Die Entwicklung von Simple Sequence Repeats (SSR)-Markern und die Auswahl der entsprechenden rekombinanten Klone stellten aufgrund der Apomixis von *M. sieboldii* eine Herausforderung dar. Apomixis ist die Produktion genetisch identischer Nachkommen trotz Bestäubung der Mutterpflanze mit einer genetisch anderen Sorte (Koltunow 1993). Apomixis reduziert die Entstehung rekombinanter Genotypen trotz Kreuzung stark. Das Zuchtprogramm wurde zusätzlich dadurch erschwert, dass die Kreuzung mit *M. sieboldii* in einigen Nachkommen zu einer Überempfindlichkeit gegen latente Apfelviren führt. Außerdem müssen die von *M. sieboldii* abgeleiteten Klone mikropropagiert werden, um eine effiziente Vermehrung zu erreichen (Bisognin *et al.* 2008b; Liebenberg *et al.* 2010). Ein Screening auf verminderte Symptomentwicklung (oder verminderte Kolonisierbarkeit durch das Phytoplasma) mit Hilfe der *in vitro*-Transplantationstechnik (Jarausch *et al.* 1999) und anschließender kontrollierter Infektion, ermöglichte die Auswahl mehrerer interessanter Genotypen. Daten aus achtjährigen Feldversuchen bestätigten, dass die Eigenschaft vererbt werden können und dass vor allem bei der Nachkommenschaft 4608 x

Piante ospiti del 'Ca. P. mali'

Il comportamento alimentare degli insetti vettori è di grande rilevanza nella diffusione del fitoplasma. Un vettore polifago può inoculare una più ampia varietà di specie vegetali rispetto a un vettore monofago (Weintraub e Beanland 2006). *Cacopsylla picta* è descritto come monofago del melo (*Malus* spp. e *M. × domestica*) (Ossianilsson 1992; Weintraub e Beanland 2006; Alma *et al.* 2015). Mentre *C. melanoneura* viene descritto come ampiamente oligofago del biancospino (*Crataegus* spp.) e del melo (Ossianilsson 1992; Tedeschi *et al.* 2008). *Fiebertella florii* è polifago, si nutre di diverse piante, principalmente di Rosacee (Swenson 1974; Tedeschi e Alma 2006).

Usando la rilevazione PCR, il patogeno può essere osservato in alberi infetti in natura di diverse specie selvatiche di *Malus* e di melo domestico *M. × domestica* (Seemüller *et al.* 2011a). Esistono rapporti controversi riguardanti la presenza naturale di 'Ca. P. mali' nel biancospino. Tedeschi e Alma (2007) e Tedeschi *et al.* (2009) hanno rilevato l'infezione di questa pianta in natura, tuttavia, Mayer *et al.* (2009) non hanno rilevato l'infezione nel biancospino in un altro contesto geografico. Ci sono anche diversi rapporti di rilevazione di 'Ca. P. mali' (mediante PCR) in piante selvatiche o coltivate: nocciolo (*Corylus avellana*) (Marccone *et al.* 1996), pero (*Pyrus communis*), pero Nashi (*Pyrus pyrifolia*), prugna giapponese (*Prunus salicina*) (Lee *et al.*

M9 die pomologischen Eigenschaften denen von M9 sehr ähnlich sind (Seemüller *et al.* 2018a). Diese Nachkommenschaft ist auch gegenüber latenten Apfelviren tolerant. Die vielversprechendsten Unterlagen werden derzeit in agronomischen Feldstudien in Deutschland und Italien getestet (Seemüller *et al.* 2018a).

Wirtspflanzen von 'Ca. P. mali'

Das Wirtspflanzenspektrum des Insektenvektors ist von hoher Relevanz für die Ausbreitung von Phytoplasmen. Ein polyphager Vektor kann theoretisch eine größere Anzahl von Pflanzenarten inokulieren als ein monophager Vektor (Weintraub und Beanland 2006). *C. picta* wird als monophager Schädling am Apfel beschrieben (*Malus* spp. und *M. × domestica*) (Ossianilsson 1992; Weintraub und Beanland 2006; Alma *et al.* 2015), wohingegen *C. melanoneura* als weitgehend oligophager Vektor an Weißdorn (*Crataegus* spp.) und an Apfel (Ossianilsson 1992; Tedeschi *et al.* 2008) gilt. *F. florii* ist polyphag und ernährt sich von verschiedenen Pflanzen, hauptsächlich jedoch von Rosazeen (Swenson 1974; Tedeschi und Alma 2006).

Mittels PCR-Nachweis konnte natürliche Infektionen mit 'Ca. P. mali' in unterschiedlichen Wild- und Kulturapfelsorten nachgewiesen werden (Seemüller *et al.* 2011a). Hinsichtlich des natürlichen Vorkommens von 'Ca. P. mali' im Weißdorn gibt es widersprüchliche Berichte.

1995), carpino (*Carpinus betulus*), convolvolo (*Convolvulus arvensis*) (Seemüller 2002), ciliegio dolce (*Prunus avium*) e quercia (*Quercus robur* e *Quercus rubra*) (Seemüller et al. 2011a).

In esperimenti di inoculazione tramite innesto, 58 specie e sottospecie di *Malus* ornamentali e selvatiche nonché 40 ibridi di diverse specie di *Malus*, che erano usati come portainnesti, potevano essere infettati dal 'Ca. P. mali' (Kartte e Seemüller 1988, 1991). Tuttavia, il biancospino non può essere infettato con successo a livello sperimentale (Mayer et al. 2009). Come descritto nel capitolo "Trasmissione di 'Ca. P. mali' indipendente da insetti vettori", 'Ca. P. mali' può anche essere trasmesso per via sperimentale ad altre specie di piante tramite la cuscuta o per innesto.

Con questi metodi, 'Ca. P. mali' potrebbe essere trasmesso alla pervinca (*Catharanthus roseus*) (Marwitz et al. 1974; Carraro et al. 1988), al sedano (*Apium graveolens*) e al pomodoro (*Solanum lycopersicum*) (Seemüller et al. 2011a), così come a diverse specie di tabacco *Nicotiana occidentalis*, *N. tabacum*, *N. clevelandii*, *N. quadrivalvis* (Seemüller et al. 2011b; Luge et al. 2014) e *N. benthamiana* (Boonrod et al. 2012).

Il ruolo potenziale delle summenzionate piante ospiti di 'Ca. P. mali' per la diffusione dell'AP non è chiaro, poiché una trasmissione positiva sul campo richiede anche un insetto vettore che si nutra del floema della rispettiva pianta ospite e sia adatto alla trasmissione

Tedeschi und Alma (2007) sowie Tedeschi et al. (2009) konnten in Italien auf natürliche Weise infizierten Weißdorn nachweisen. Mayer et al. (2009) hingegen fanden diesen in Deutschland nicht. Es liegen außerdem mehrere Berichte über einen PCR-Nachweis von 'Ca. P. mali' in folgenden Wild- und Kulturpflanzen vor: Haselnuss (*Corylus avellana*) (Marcone et al. 1996), Birne (*Pyrus communis*), Nashi Birne (*Pyrus pyrifolia*), japanische Pflaume (*Prunus salicina*) (Lee et al. 1995), Hainbuche (*Carpinus betulus*), Winde (*Convolvulus arvensis*) (Seemüller 2002), Süßkirsche (*Prunus avium*) und Eiche (*Quercus robur* und *Quercus rubra*) (Seemüller et al. 2011a).

In Übertragungsversuchen konnten 58 Zier- und Wild-*Malus* Arten und -unterarten sowie 40 Hybride verschiedener *Malus* Arten, die als Unterlage verwendet wurden, durch Pfropfung mit 'Ca. P. mali' infiziert werden (Kartte und Seemüller 1988, 1991). Weißdorn allerdings konnte im Versuch bisher nicht erfolgreich infiziert werden (Mayer et al. 2009). Wie im Kapitel „Insektenvektor-unabhängige Übertragung von 'Ca. P. mali' - Wurzelverwachsungen und Übertragung durch Veredelung“ beschrieben, kann 'Ca. P. mali' auch experimentell durch Teufelszwirn oder Veredelung auf andere Pflanzenarten übertragen werden. Mit diesen Verfahren konnten Immergrün (*Catharanthus roseus*) (Marwitz et al. 1974; Carraro et al. 1988), Sellerie (*Apium graveolens*), Tomate (*Solanum lycopersicum*) sowie die verschiedenen Tabakarten *Nicotiana occidentalis*, *N. tabacum*, *N. clevelandii*, *N. quadrivalvis*

di 'Ca. P. mali'. Finora, non vi è alcuna prova di un coinvolgimento di piante selvatiche diverse dal biancospino come serbatoi per il patogeno nel ciclo epidemico.

Interazioni tra comunità microbica endofitica e fitoplasmi

Il microbioma vegetale è l'insieme dei microrganismi che vivono dentro o su una pianta. Svolge un ruolo fondamentale nella salute delle piante e nella loro produttività (come esaminato in Turner *et al.* 2013). I batteri non patogeni che si trovano all'interno dei tessuti vegetali sono chiamati batteri endofiti e l'entità di questi batteri colonizzanti vegetali costituisce l'endosfera. Questa endosfera è densamente popolata da endofiti microbici non patogeni che popolano tutte le possibili nicchie all'interno della pianta (Hardoim *et al.* 2015). La colonizzazione endofitica dei vasi xilematici è stata frequentemente presa in esame (Germaine *et al.* 2004; Compant *et al.* 2005; Lòpez-Fernàndez *et al.* 2015), e anche il floema, la parte della pianta ad accesso più limitato per i microbi, è - almeno in minima parte - colonizzata dagli endofiti (Bulgari *et al.* 2011; Pažoutová *et al.* 2012; Hilf *et al.* 2013).

L'infezione da fitoplasmi influisce sulla composizione delle comunità endofitiche ed è ipotizzabile che gli endofiti microbici possano a loro

.....
(Seemüller *et al.* 2011a; Luge *et al.* 2014) und *N. benthamiana* (Boonrod *et al.* 2012) experimentell infiziert werden (Seemüller *et al.* 2011a).

Die potenzielle Rolle der oben erwähnten Wirtspflanzen für die Verbreitung der Apfeltriebsucht bleibt unklar, da für die erfolgreiche natürliche Übertragung im Feld außerdem ein kompatibler Insektenvektor vorhanden sein muss, der sich vom Phloem der jeweiligen Wirtspflanze ernährt und 'Ca. P. mali' übertragen kann. Bisher gibt es keine Hinweise auf eine Beteiligung anderer Wildpflanzen außer Weißdorn (in Italien) als natürliches Reservoir des Erregers.

Wechselwirkungen zwischen der endophytischen Bakteriengemeinschaft und Phytoplasmen

Die Gesamtheit der Mikroorganismen, die in oder auf einer Pflanze leben wird als das pflanzliches Mikrobiom bezeichnet. Dieses Mikrobiom spielt eine fundamentale Rolle bei der Pflanzengesundheit und Produktivität (Turner *et al.* 2013). Nicht-pathogene Bakterien, die sich im Inneren des Pflanzengewebes befinden, sogenannte endophytische Bakterien besiedeln verschiedene Nischen innerhalb der Pflanze, u.a. das Xylem (Germaine *et al.* 2004; Compant *et al.* 2005; Lòpez-Fernàndez *et al.* 2015), und das Phloem (Bulgari *et al.* 2011; Pažoutová *et al.* 2012; Hilf *et al.* 2013).

volta influenzare il processo infettivo o innescare il recupero della pianta (Kamińska *et al.* 2010; Grisan *et al.* 2011; Bulgari *et al.* 2011; 2014). Alcuni studi esplorano come il microbioma vegetale allevia le malattie da fitoplasma focalizzate su simbiosi micorriziche (Lingua *et al.* 2002; Garcia-Chapa *et al.* 2004).

Un effetto dell'endofita fungino di controllo biologico *Epicoccum nigrum*, molto diffuso e ben caratterizzato, per quanto riguarda l'infezione da 'Ca. P. mali' è stato documentato nella pianta modello *Catharanthus roseus* (Musetti *et al.* 2011a). Questo studio ha dimostrato che il coinoculo di *E. nigrum* in *C. roseus* infetto da 'Ca. P. mali' porta ad una riduzione dei sintomi di AP. Tuttavia, i meccanismi sottostanti l'interazione *E. nigrum*-fitoplasma non sono ancora chiari. Si può solo ipotizzare che gli effetti positivi indotti da *E. nigrum* siano direttamente esercitati sull'endofita (ad esempio producendo antimicrobici attivi contro il fitoplasma) o indirettamente mediati da un'immunità alterata della pianta. Bulgari *et al.* (2012; 2014) hanno riferito che 'Ca. P. mali' influenza le comunità di endofiti batterici presenti nelle radici dei meli. Gli autori hanno osservato che nelle piante malate di AP queste comunità endofitiche erano meno diversificate e differentemente costituite rispetto a quelle presenti nelle piante non infette. L'rDNA 16S degli Pseudomonadales e Sphingomonadales è stato rilevato nelle radici di piante sane, ma non in quelle malate. Inoltre, il DNA degli Burkholderiales veniva isolato

Eine Infektion mit Phytoplasmen beeinflusst die Zusammensetzung dieser endophytischen Gemeinschaften, und es ist denkbar, dass bestimmte mikrobielle Endophyten den Infektionsprozess beeinflussen oder ein „Recovery“ der Pflanzen auslösen können (Kamińska *et al.* 2010; Grisan *et al.* 2011; Bulgari *et al.* 2011; 2014). Einige Studien, die sich mit dem Effekt des pflanzlichen Mikrobioms auf die Phytoplasmeninfektion beschäftigen, untersuchen in diesem Zusammenhang insbesondere die Rolle von Mykorrhiza Symbiosen (Lingua *et al.* 2002; Garcia-Chapa *et al.* 2004). Die Wirkung des weit verbreiteten und gut charakterisierten Endophyten *Epicoccum nigrum* auf eine AP-Infektion wurde in der Modellpflanze *Catharanthus roseus* untersucht (Musetti *et al.* 2011a). In dieser Studie konnte gezeigt werden, dass die Co-Inokulation von *E. nigrum* in 'Ca. P. mali' infizierten *C. roseus* Pflanzen zu einer Reduktion der AP-Symptome führt. Die zugrunde liegenden Mechanismen der Interaktionen zwischen dem Phytoplasma und *E. nigrum* sind allerdings noch unklar. Es ist ebenfalls unklar, ob die positiven Effekte direkt von *E. nigrum* ausgeübt werden (z. B. durch die Produktion von antimikrobiellen Wirkstoffen gegen das Phytoplasma) oder indirekt durch eine veränderte pflanzliche Immunität. Bulgari *et al.* (2012; 2014) schließen aus den Ergebnissen ihrer Studie, dass 'Ca. P. mali' die natürlich-vorkommende bakterielle Endophytengemeinschaft in den Wurzeln von Apfelbäumen beeinflusst. Die Autoren beobachteten, dass in von Apfeltriebsucht befallenen Pflanzen diese Endophytengemeinschaften

più frequentemente in radici sane che in quelle malate. Alcuni taxa batterici come Xanthomonadales, Actinomycetales, Legionellales e Acidimicrobiales preferiscono colonizzare le piante infette. D'altra parte, le colonie di *Lysinibacillus* venivano isolate solamente in piante sane (Bulgari *et al.* 2012).

Diversi microrganismi associati a piante malate non infette o affette da AP comprendono ceppi che sono noti per esercitare un potenziale controllo biologico o con un ruolo protettivo contro alcuni patogeni vegetali (Duffy e Défago 1999; Ait Barka *et al.* 2000; Schouten *et al.* 2004; Kavino *et al.* 2007; Compant *et al.* 2008; Choudhary e Johri 2009; Verhagen *et al.* 2010; Trivedi *et al.* 2011).

È noto che molti endofiti producono metaboliti secondari e altri composti attivi e quindi hanno proprietà antibatteriche e antimicotiche contro i patogeni. Alcuni endofiti possono provocare dei meccanismi di difesa nelle piante e quindi agire come induttori di resistenza (come esaminato in Romanazzi *et al.* 2009 e Compant *et al.* 2013). Diversi studi hanno dimostrato che la resistenza acquisita sistemica (SAR) è coinvolta nel fenomeno del recupero (Osler *et al.* 2000; Musetti *et al.* 2005; 2007) (si veda anche il capitolo "Il fenomeno del recupero"). Pertanto, comprendere il ruolo degli endofiti durante l'induzione del recupero delle piante infette da AP è un fattore interessante poiché potrebbe fornire una possibilità di identificare una misura di controllo sostenibile contro l'AP.

weniger vielfältig und unterschiedlich aufgebaut waren als in nicht infizierten Pflanzen. Die 16S rDNA von Pseudomonadales und Sphingomonadales konnte in Wurzeln von gesunden, aber nicht in kranken Pflanzen nachgewiesen werden. Burkholderiales wurden ebenfalls häufiger aus gesunden Wurzeln als aus kranken Wurzeln isoliert. Bestimmte Bakterientaxa wie Xanthomonadales, Actinomycetales, Legionellales und Acidimicrobiales scheinen bevorzugt infizierte Pflanzen zu besiedeln, hingegen wurde *Lysinibacillus* nur aus gesunden Pflanzen isoliert (Bulgari *et al.* 2012).

Von einigen Stämmen der Mikroorganismen, die entweder mit nicht infizierten oder mit Apfeltriebsucht infizierten Pflanzen in Verbindung gebracht werden konnten, ist bekannt, dass sie ein gewisses protektives Potenzial gegen bestimmte Pflanzenpathogene aufweisen (Duffy und Défago 1999; Ait Barka *et al.* 2000; Schouten *et al.* 2004; Kavino *et al.* 2007; Compant *et al.* 2008; Choudhary und Johri 2009; Verhagen *et al.* 2010; Trivedi *et al.* 2011).

Einige Endophyten produzieren Sekundärmetabolite und andere aktive Wirkstoffe und weisen somit antibakterielle und antimykotische Eigenschaften auf. Außerdem können bestimmte Endophyten pflanzliche Abwehrmechanismen stimulieren und dienen daher als Resistenzinduktoren (Romanazzi *et al.* 2009 und Compant *et al.* 2013). Mehrere Studien haben gezeigt, dass die systemisch erworbene Resistenz (Systemic Acquired Resistance - SAR) am „Recovery“-Phänomen beteiligt ist

Studi recenti hanno mostrato risultati preliminari su un'attività promettente relativa a un insieme di microrganismi simbiotici isolati da piante ospiti e insetti vettori di fitoplasmi. Questi includono un batterio delle Xanthomonadaceae e diversi isolati di Bacilli (Naor *et al.* 2015). In particolare, il batterio tipo *Dyella* (DLB; lasur-Kruh *et al.* 2017b) isolato dall'emittero *Hyaesthes obsoletus*, il principale vettore del 'Ca. P. solani' (agente eziologico della malattia del Bois noir, il cosiddetto legno nero della vite, Quaglino *et al.* 2013), era in grado di inibire la crescita del Mollicute *Spiroplasma melliferum* coltivabile (un modello per gli studi sull'inibizione del fitoplasma, Naor *et al.* 2011). Inoltre, il DLB ha ridotto la gravità dei sintomi e ha portato a un aumento del tasso di recupero delle piante infette (lasur-Kruh *et al.* 2017a; Naor *et al.* 2017).

In base a queste recenti scoperte, microrganismi non specifici, ovvero che condividono gli organismi ospiti (piante e insetti) con il rispettivo patogeno, potrebbero rappresentare la chiave per un nuovo approccio, finora esplorato con difficoltà, per scoprire nuovi strumenti di biocontrollo microbico anche contro l'AP.

(Osler *et al.* 2000; Musetti *et al.* 2005; 2007) (siehe Kapitel „Das Recovery-Phänomen“). Es ist wichtig die Rolle von Endophyten insbesondere beim „Recovery“ besser zu verstehen, denn dies könnte zukünftig neue Wege für nachhaltige Bekämpfungsstrategien gegen AP eröffnen.

In einer Studie konnte gezeigt werden, dass bestimmte symbiotische Mikroorganismen, die aus Wirtspflanzen und Insektenvektoren isoliert wurden, ebenfalls als interessante Gegenspieler des Phytoplasmas in Frage kommen. Zu diesen Mikroorganismen gehören ein Xanthomonadaceae und mehrere *Bacillus* Isolate (Naor *et al.* 2015). Insbesondere das *Dyella*-artige Bakterium (DLB; lasur-Kruh *et al.* 2017b) aus der Zikade *Hyaesthes obsoletus*, dem wichtigsten Vektor von 'Ca. P. solani', dem Erreger der Schwarzholzkrankheit der Rebe (Quaglino *et al.* 2013), konnte das Wachstum von *Spiroplasma melliferum* hemmen (Naor *et al.* 2011). Spiroplasma sind kultivierbare Bakterien der Klasse Mollicutes und den Phytoplasmen in einigen Aspekten ähnlich. Sie wurden daher als Modellorganismus für Versuche zur Phytoplasmenhemmung verwendet. Die Verwendung von DLB reduzierte die Schwere der Symptome der Schwarzholzkrankheit der Rebe und führte zu einer erhöhten „Recovery“-Rate in infizierten Pflanzen (lasur-Kruh *et al.* 2017a; Naor *et al.* 2017). Der Einsatz nicht-pathogener Mikroorganismen, die beide Wirtsorganismen des Phytoplasma besiedeln, könnte daher einen neuartigen, bisher kaum erforschten Ansatz als mikrobielle Kontrollstrategie auch gegen Apfeltriebsucht darstellen.





2

L'AGENTE CAUSALE
DEGLI SCOPAZZI
DEL MELO

DER ERREGER
DER APFELTRIEBSUCHT

Katrin Janik, Sabine Öttl, Federico Pedrazzoli,
Omar Rota-Stabelli, Rosemarie Tedeschi,
Thomas Letschka

Tassonomia, filogenesi e caratterizzazione molecolare del fitoplasma AP

Il fitoplasma AP è tassonomicamente definito come '*Candidatus Phytoplasma mali*' (Seemüller e Schneider 2004). Lo stato provvisorio di '*Candidatus*' è usato perché questo microrganismo non può essere coltivato e i postulati di Koch non possono essere soddisfatti. '*Ca. P. mali*' appartiene alla famiglia delle Acholeplasmataceae (ordine Acholeplasmatales) dei Mollicutes, una grande classe di batteri contenenti vari agenti patogeni inclusi gli *Spiroplasma* (Entomoplasmale) (Oshima *et al.* 2013; Siewert *et al.* 2014). Come tutti gli altri membri della classe Mollicutes, il fitoplasma AP è caratterizzato dall'assenza di una parete cellulare e da un ciclo vitale parassitario obbligatorio nel floema della pianta che ostacola la sua coltura *in vitro*. Il genere '*Candidatus Phytoplasma*' ha attraversato una grande radiazione genetica, che ha generato almeno 40 specie diverse che colpiscono una varietà di piante ospiti; i tempi di questa radiazione sono ancora sconosciuti, così come l'epoca della diversificazione del fitoplasma da altre Acholeplasmataceae (Kube *et al.* 2012). Sebbene esista una certa specificità tra i fitoplasmata e i loro ospiti, i fitoplasmata della stessa specie possono occasionalmente infettare piante diverse, rendendo l'epidemiologia estremamente complessa (Lee *et al.* 2000). Il fitoplasma AP è strettamente correlato al '*Candidatus Phytoplasma pyri*', l'agente

Taxonomie, Phylogenie und molekulare Charakterisierung von AP-Phytoplasmen

AP-Phytoplasmen werden taxonomisch als '*Candidatus Phytoplasma mali*' definiert (Seemüller und Schneider 2004). Der vorläufige Status '*Candidatus*' wird verwendet, da diese Mikroorganismen unkultivierbar sind und daher die Koch'schen Postulate nicht erfüllt werden können. Das Phytoplasma '*Ca. P. mali*' gehört zur Familie der Acholeplasmataceae (Ordnung Acholeplasmatales) der Klasse Mollicutes. Mollicutes stellen eine große Klasse von Bakterien dar, die verschiedene Krankheitserreger umfasst, darunter auch Spiroplasmata (Entomoplasmatale) (Oshima *et al.* 2013; Siewert *et al.* 2014). Wie alle anderen Mitglieder der Klasse Mollicutes besitzt das AP-Phytoplasma keine Zellwand und zeichnet sich darüber hinaus durch seinen obligatorischen parasitären Lebenszyklus innerhalb des Insektes und im Phloem der Pflanze aus. Diese Eigenschaften behindern maßgeblich die Kultivierbarkeit von '*Ca. P. mali*'. Die Gattung '*Candidatus Phytoplasma*' erlebte eine große genetische Diversifizierung, die mindestens 40 verschiedene phytopathogene Arten hervorbrachte. Der Zeitpunkt, wann es zu dieser genetischen Diversifizierung kam ist unbekannt, ebenso wie die evolutionäre Abspaltung der Phytoplasmen von anderen Acholeplasmataceae (Kube *et al.* 2012). Obwohl es eine gewisse Spezifität zwischen Phytoplasmen und ihren Wirten gibt, können Phytoplasmen derselben

causale del deperimento del pero; questi due sono a loro volta sono strettamente correlati al '*Candidatus Phytoplasma prunorum*' (che causa il Giallume europeo delle Drupacee (European Stone Fruit Yellows, ESFY)) e più a distanza al '*Candidatus Phytoplasma spartii*' (Seemüller e Schneider 2004). Questi quattro fitoplasmi appartengono al gruppo del fitoplasmi 16SrX (Lee *et al.* 1998; Marccone *et al.* 2004).

'*Ca. P. mali*' è caratterizzato da un piccolo genoma organizzato in un unico cromosoma lineare. Il genoma differisce in molti aspetti da quello di altre specie di fitoplasmi (Kube *et al.* 2008) ed è geneticamente altamente dinamico con un basso contenuto di GC (Jarusch *et al.* 2000; Bai *et al.* 2006; Sugio e Hogenhout 2012). I sistemi di classificazione dei fitoplasmi erano basati sulla diversità di sequenze di rRNA 16S. I primer che amplificano specificamente i geni rRNA 16S del fitoplasma AP del sono stati ampiamente descritti e utilizzati per la diagnosi (Deng e Hiruki 1991; Ahrens e Seemüller 1992; Lee *et al.* 1993; Namba *et al.* 1993; Schneider *et al.* 1993; Gundersen e Lee 1996). Un sistema di classificazione del fitoplasma comunemente usato comporta l'analisi del pattern RFLP di un amplicone di rRNA 16S (Lee *et al.* 1998): basandosi su questa classificazione, il fitoplasma AP appartiene al sottogruppo 16SrX-A come sopra descritto.

Discriminare tra le varianti genetiche di AP è un prerequisito fondamentale per studiare i focolai di AP nelle diverse regioni europee. Una classificazione del fitoplasma AP basata sull'analisi di più geni

Art gelegentlich verschiedene Pflanzen infizieren, was die Epidemiologie äußerst komplex macht (Lee *et al.* 2000). Das AP-Phytoplasma ist eng verwandt mit '*Candidatus Phytoplasma pyri*', dem Erreger des Birnenverfalls. Jene beiden wiederum sind näher verwandt mit '*Candidatus Phytoplasma prunorum*' (verursacht Europäische Steinobstvergilbung) und weiter entfernt mit '*Candidatus Phytoplasma spartii*' (Seemüller und Schneider 2004). Diese vier Phytoplasmen gehören zur 16SrX Phytoplasmengruppe (Lee *et al.* 1998; Marccone *et al.* 2004). '*Ca. P. mali*' zeichnet sich durch sein kleines Genom aus, das in einem einzigen, linearen Chromosom angeordnet ist. Das Genom unterscheidet sich hinsichtlich mehrerer Aspekte von dem anderer Phytoplasmaarten (Kube *et al.* 2008). Es ist genetisch sehr variabel und verfügt über einen sehr niedrigen GC-Gehalt (Jarusch *et al.* 2000; Bai *et al.* 2006; Sugio und Hogenhout 2012). Die aktuellen Phytoplasma-Klassifizierungssysteme basieren auf 16S rRNA-Sequenzdiversität. Primer, die spezifisch Phytoplasmen 16S rRNA-Gene amplifizieren, wurden umfassend beschrieben und werden zu Diagnosezwecken verwendet (Deng und Hiruki 1991; Ahrens und Seemüller 1992; Lee *et al.* 1993; Namba *et al.* 1993; Schneider *et al.* 1993; Gundersen und Lee 1996). Ein häufig verwendetes Phytoplasma-Klassifizierungssystem ist die Analyse des Restriktionsfragmentlängenpolymorphismus (RFLP) Musters eines 16S rRNA-Amplikons (Lee *et al.* 1998): basierend auf dieser Klassifikation gehört das AP-Phytoplasma wie bereits be-

(anche non ribosomali) e con un potere discriminante più elevato è stata messa a punto. Questa tipizzazione molecolare permette una più chiara differenziazione tra i diversi ceppi all'interno di una specie di fitoplasma (Smart *et al.* 1996; Schneider *et al.* 1997; Jarausch *et al.* 2000; Danet *et al.* 2011; Baric *et al.* 2011a; Martini e Lee 2013; Seemüller *et al.* 2013; Šeruga Musić e Skorić 2013; Valiunas *et al.* 2013). In particolare, la tipizzazione multilocus delle sequenze (MLST), un metodo basato sull'analisi delle variazioni in più siti genomici, consente l'analisi delle relazioni intra- e inter-specie (Danet *et al.* 2011; Casati *et al.* 2011; Janik *et al.* 2015). Con questo metodo, vengono analizzate diverse aree genetiche del genoma del fitoplasma (loci) e viene generato un codice di tipizzazione specifico per ceppo.

La capacità di rilevare una maggiore diversità genetica consente di studiare le distribuzioni geografiche di diversi ceppi di fitoplasma, identificare infezioni miste e valutare virulenze e associazioni tra alcuni ceppi e insetti vettori. Il vantaggio degli studi MLST consiste nella possibilità di una tipizzazione di dettaglio mediante l'analisi e il confronto di sequenze in loci diversi. Uno svantaggio, tuttavia, è che, anche se possono essere analizzati i processi evolutivi, molti programmi di analisi MLST comuni (ad esempio eBURST) non prendono in considerazione le probabilità differenziali di alcuni eventi mutazionali in gruppi di geni diversi (ad esempio considerare le funzioni conservate/non conservate). Ad esempio, Seemüller e colleghi (Seemüller *et al.* 2010b; 2011b)

schrieben zur 16SrX-A-Subgruppe.

Der Vergleich genetischer Varianten des AP-Phytoplasmas ist wichtig um Ausbrüche der Apfeltriebsucht in verschiedenen europäischen Regionen zu untersuchen und miteinander zu vergleichen. Eine Klassifizierung von AP-Phytoplasmen basierend auf der Analyse mehrerer, variablerer, u.a. nicht-ribosomaler Gene wurde entwickelt. Diese molekulare Typisierung erlaubt eine deutlichere Unterscheidung zwischen verschiedenen Stämmen innerhalb einer Phytoplasmaart (Smart *et al.* 1996; Schneider *et al.* 1997; Jarausch *et al.* 2000; Danet *et al.* 2011; Baric *et al.* 2011a; Martini e Lee 2013; Seemüller *et al.* 2013; Šeruga Musić e Skorić 2013; Valiunas *et al.* 2013). Insbesondere die Multilokus-Sequenztypisierung (MLST) ermöglicht einen detaillierten Vergleich zwischen verschiedenen Phytoplasmaarten und -stämmen (Danet *et al.* 2011; Casati *et al.* 2011; Janik *et al.* 2015). Bei dieser Methode werden mehrere verschiedene genetische Bereiche des Phytoplasmagenoms (Loci) analysiert und ein Stamm-spezifischer Typisierungscode erstellt. Die Fähigkeit, genetisch unterschiedliche Phytoplasma Stämme zu bestimmen, ermöglicht es die geografische Verteilung dieser Stämme zu untersuchen. Darüber hinaus können Mischinfektionen innerhalb von Pflanzen und Tieren untersucht und die Virulenz einzelner Stämme bestimmt werden. Außerdem kann die Assoziation bestimmter Phytoplasmenstämme mit ihren jeweiligen Insektenvektoren untersucht werden. Der Vorteil von MLST-Studien liegt in der Möglichkeit einer

hanno usato i geni *hflB* e *imp* per proporre un'associazione tra alcuni ceppi e la virulenza. Si ipotizza un ruolo di *hflB* e *imp* nella virulenza e gli autori hanno mostrato una correlazione tra alcune varianti nella sequenza del gene *hflB* e la virulenza del ceppo. Tuttavia, il ruolo biologico delle proteine codificate durante l'infezione da fitoplasmi non è stato ancora completamente compreso (si veda il capitolo "Aspetti molecolari dello sviluppo dei sintomi nel melo"). Mentre questi due marcatori molecolari si sono rivelati altamente polimorfici, SNP (mutazioni puntiformi) stabili sono stati trovati nel gene della nitroreduktasi che ha portato alla definizione dei sottotipi comunemente usati di ceppi "AT-1", "AT-2" e "AP" (Jarusch *et al.* 2000). Un altro approccio di tipizzazione basato sul rRNA 16S e sul gene *rpl22* (che codifica L22) ha rivelato una correlazione insetto (vettore) - ceppo in Alto Adige (Italia settentrionale) (Baric *et al.* 2011a). *Cacopsylla melanoneura* ospitava un ceppo di fitoplasma AP AT-1 e *C. picta* ospitava AT2 (Baric *et al.* 2010; 2011a). I risultati hanno inoltre mostrato un pattern di distribuzione spazio-temporale: il ceppo AT-1 era prevalente prima del 2005 in questa regione, mentre il ceppo AT-2 è stato rilevato solo nel 2006 per la prima volta, cioè due anni dopo la prima scoperta di *C. picta* come vettore (Baric *et al.* 2011a). Poco dopo la comparsa di *C. picta*, si è manifestato un forte focolaio di AP, con picco nel 2006 (si veda il capitolo "Italia del Nord - Alto Adige, Trentino, Piemonte e Valle d'Aosta"). La trasmissione del fitoplasma AP da parte di *C. picta* è stata dimo-

.....

fein abgestimmten Typisierung durch Analyse und Vergleich von Sequenzen verschiedener Loci. Ein Nachteil besteht jedoch darin, dass viele gängige MLST-Analyseprogramme (z. B. eBURST) unterschiedliche Wahrscheinlichkeiten bestimmter Mutationsereignisse (z. B. in Genen mit konservierter oder unkonservierter Funktion) verschiedener Gengruppen nicht berücksichtigen. Seemüller *et al.* (2010b; 2011b) nutzten die Gene *hflB* und *imp*, um einen Zusammenhang zwischen bestimmten Stämmen und der Virulenz herzustellen. Es wird angenommen, dass *hflB* und *imp* bei der Virulenz eine Rolle spielen, und die Autoren zeigten eine Korrelation zwischen bestimmten Sequenz-Varianten des *hflB*-Gens und der Virulenz des Stammes auf. Die biologische Rolle der kodierten Proteine bei einer Phytoplasmainfektion ist jedoch noch nicht vollständig geklärt (siehe Kapitel „Molekulare Aspekte der Symptomentwicklung beim Apfelbaum“). Während sich diese beiden molekularen Marker als hochpolymorph erwiesen, wurden im Nitroreduktase-Gen stabile SNPs (Einzelnukleotid-Polymorphismus, englisch single nucleotide polymorphism) gefunden, die zur weit verbreiteten Subtypdefinition der „AT-1“, „AT-2“ und „AP“ Stämme führten (Jarusch *et al.* 2000). Ein weiterer Typisierungsansatz, der auf dem 16S rRNA- und dem *rpl22*-Gen (kodierend L22) basiert, ergab eine Insekten (Vektor)-Stamm-Korrelation in Südtirol (Norditalien) (Baric *et al.* 2011a). *C. melanoneura* trägt den AP Phytoplasma Stamm AT-1 und *C. picta* den Stamm AT-2 (Baric *et al.* 2010a; 2011a). Die Ergebnisse zeigten ferner ein räumlich-zeitliches

strata da diversi studi indipendenti in Italia e Germania (Frisinghelli *et al.* 2000; Seemüller *et al.* 2004; Jarausch *et al.* 2004a; Carraro *et al.* 2008; Oppedisano *et al.* 2019b). È interessante notare che le prove di trasmissione del fitoplasma AP con *C. melanoneura* sono riuscite solo nell'Italia nord-occidentale e nel Trentino (Tedeschi *et al.* 2003; Tedeschi e Alma 2004; Mattedi *et al.* 2008c; Oppedisano *et al.* 2019b) ma sono fallite in Germania (Seemüller *et al.* 2004; Mayer *et al.* 2009). Questi risultati hanno portato all'ipotesi che alcuni sottotipi di fitoplasmi AP potrebbero essere specificamente associati a determinate popolazioni di *C. melanoneura* in determinate regioni (Mayer *et al.* 2009). Pertanto, i dati di tipizzazione genetica possono aiutare a spiegare focolai locali e periodici di AP e la loro associazione a determinati insetti. Un approccio futuro potrebbe consistere nel combinare i dati provenienti dalla tipizzazione del fitoplasma, dall'associazione ceppo-vettore, dalla genetica delle popolazioni di insetti e dal loro comportamento per sviluppare modelli e elaborare una previsione di diffusione dell'AP. Ciò richiede in effetti una profonda conoscenza dei parametri che influenzano il sistema biologico altamente complesso di diffusione dell'AP. L'applicazione di conoscenze derivanti dalla tipizzazione molecolare e dall'analisi delle sequenze potrebbe ulteriormente rivelare i fattori coinvolti nella virulenza, l'associazione coi vettori e, infine, consentire una sorta di tracciamento delle fonti molecolari per individuare la fonte dell'infezione. Qualsiasi approccio di tipizzazione è limitato al tipo di

Verteilungsmuster: Der AT-1-Stamm war vor 2005 in Südtirol weit verbreitet, während der AT-2-Stamm 2006 zum ersten Mal nachgewiesen wurde, d. h. zwei Jahre nach der ersten Entdeckung von *C. picta* (Baric *et al.* 2011a). Kurz nach dem Auftreten von *C. picta* kam es im Jahr 2006 zu einem starken Ausbruch der Apfeltriebsucht (siehe Kapitel „Norditalien - Südtirol, Trient, Piemont und Aostatal“).

Die Übertragung von AP-Phytoplasma durch *C. picta* wurde durch verschiedene, unabhängige Studien in Italien und Deutschland nachgewiesen (Frisinghelli *et al.* 2000; Seemüller *et al.* 2004; Jarausch *et al.* 2004a; Carraro *et al.* 2008; Oppedisano *et al.* 2019b). Interessanterweise gelang es nur in Nordwest-Italien und Trient, Übertragungsstudien von AP-Phytoplasma mit *C. melanoneura* durchzuführen (Tedeschi *et al.* 2003; Tedeschi und Alma 2004; Mattedi *et al.* 2008d; Oppedisano *et al.* 2019b), in Deutschland jedoch nicht (Seemüller *et al.* 2004; Mayer *et al.* 2009). Diese Ergebnisse führten zu der Hypothese, dass bestimmte AP-Phytoplasma-Subtypen mit bestimmten *C. melanoneura*-Populationen in verschiedenen Regionen in Verbindung stehen könnten (Mayer *et al.* 2009). So können genetische Typisierungsdaten helfen, lokale und periodisch auftretende Ausbrüche der Apfeltriebsucht und deren Assoziation mit bestimmten Insekten zu erklären. Ein zukünftiger Ansatz sollte darin bestehen, Daten aus der Typisierung von Phytoplasmen, Phytoplasma (Stamm)-Insekt (Vektor)-Verbindungen sowie der Genetik und dem Verhalten von Insektenpopulationen

loci analizzati e quindi dipende fortemente dallo specifico problema e dalla domanda affrontata nello studio relativo. Pertanto, l'analisi di diversi loci rende spesso difficile confrontare e interpretare i dati di diversi autori e studi. In futuro è raccomandato utilizzare un metodo di tipizzazione uniforme per studiare la distribuzione spazio-temporale e la diffusione del fitoplasma AP.

Diagnosi molecolare

Negli ultimi decenni, diversi tipi di analisi sono stati utilizzati per la diagnostica del fitoplasma. Questi test diagnostici spaziano da saggi biologici in cui il materiale infetto sospetto viene innestato su piante indicatrici legnose o analisi sierologiche che utilizzano anticorpi specifici contro il fitoplasma AP, ad es. analisi immuno-adsorbenti legati ad un enzima (ELISA), o rilevazioni con immunofluorescenza. Tuttavia, queste tecniche spesso richiedono molto impegno, hanno una bassa sensibilità o sono inclini a generare risultati falsi-negativi. Per un rilevamento affidabile e più facile del fitoplasma AP nelle piante e negli insetti, sono stati messi a punto diversi strumenti molecolari. Si basano tutti sulla rilevazione del DNA specifico di AP. L'amplificazione PCR delle regioni di DNA specifiche per AP è lo strumento diagnostico più sensibile e affidabile. La maggior parte degli autori segue le procedure sviluppate da Kirkpatrick *et al.* (1987), Ahrens e

.....

zu kombinieren. Dies erfordert fundiertes Wissen über die Parameter, die das hochkomplexe biologische System der AP-Verbreitung beeinflussen. Diese Erkenntnisse können genutzt werden, um Vorhersagemodelle zur Apfeltriebsuchtausbreitung zu entwickeln. Die Erkenntnisse aus molekularen Typisierungs- und Sequenzanalysen können weitere wichtige Erklärungsansätze darüber liefern, welche Faktoren am Zusammenspiel zwischen Virulenz und Vektorspezifität beteiligt sind. Außerdem ist die genetische Typisierung ein interessanter Ansatz für eine Art molekularer Identifizierung ursprünglicher Infektionsquellen. Jeder Typisierungsansatz ist auf die Art der analysierten Loci begrenzt und hängt daher stark vom jeweiligen Problem und der in der jeweiligen Studie behandelten Frage ab. So erschwert die Analyse verschiedener Loci oft den Vergleich und die Interpretation von Daten verschiedener Autoren und Studien. Es wäre daher empfehlenswert einheitliche Typisierungsmethoden zu verwenden, um die räumlich-zeitliche Verteilung und Ausbreitung von AP zu untersuchen.

Molekulare Diagnose

In den letzten Jahrzehnten wurden verschiedene Methoden in der Diagnostik von Phytoplasmen eingesetzt. Diese Methoden umfassen eine Bandbreite verschiedenster Techniken; von biologischen Assays, bei denen potentiell infiziertes Material auf Indikatorpflanzen

Seemüller (1992) e Maixner *et al.* (1995) per l'estrazione del DNA e l'arricchimento del DNA del fitoplasma usando il tessuto del floema dei meli. Il metodo di Doyle e Doyle (1990) è ampiamente utilizzato per l'estrazione del DNA da piante e insetti (Firrao *et al.* 1994; Tedeschi *et al.* 2002; Carraro *et al.* 2008).

La nested PCR, una metodologia di amplificazione del DNA altamente sensibile che comprende due cicli separati di PCR, è stata impiegata per il rilevamento del fitoplasma AP nelle piante e negli psillidi utilizzando primer universali (P1/P7 + F2n/R2) e primer specifici del gruppo 16SrX (P1/P7 + fO1/rO1) (Lee *et al.* 1995; Lorenz *et al.* 1995). La nested PCR è consigliabile se si sospetta una bassa concentrazione o una distribuzione non uniforme del patogeno nell'ospite. A causa della similarità genetica all'interno del gruppo di fitoplasm AP, l'identificazione specifica spesso richiede ulteriori passi, come la digestione degli ampliconi con diversi enzimi di restrizione e la successiva analisi RFLP o sequenziamento (Kison *et al.* 1994; Lee *et al.* 1995; Lorenz *et al.* 1995; Razin e Tully 1995; Gundersen e Lee 1996; Smart *et al.* 1996; Jarausch *et al.* 2000). Un protocollo di immunocattura PCR (IC-PCR) è stato proposto da Heinrich *et al.* (2001) per un rilevamento sensibile, affidabile e riproducibile su larga scala del fitoplasma AP. I protocolli per la differenziazione dei ceppi AP sono stati pubblicati da Jarausch *et al.* (2000), Casati *et al.* (2010) e Baric *et al.* (2011a). Diversi protocolli quantitativi di PCR real-time

gepfropft wird, bis hin zu serologischen Assays mit AP-spezifischen Antikörpern, z. B. Enzyme-linked Immunosorbent Assay (ELISA) oder Immunfluoreszenz-Nachweis. Diese Techniken sind jedoch oft arbeitsintensiv, haben eine geringe Sensitivität und sind deshalb anfällig für falsch-negative Ergebnisse. Für einen zuverlässigen und weniger umständlichen Nachweis von AP-Phytoplasma bei Pflanzen und Insekten wurden verschiedene molekulare Methoden entwickelt, die auf dem Nachweis AP-spezifischer DNA mittels PCR basieren. Die meisten Autoren nutzen die von Kirkpatrick *et al.* (1987), Ahrens und Seemüller (1992) und Maixner *et al.* (1995) entwickelten Verfahrensweisen zur DNA-Extraktion und Phytoplasmen-DNA Aufreinigung aus Phloemgewebe von Apfelbäumen. Die Methode von Doyle und Doyle (1990) ist ebenfalls weit verbreitet für DNA-Extraktion aus Pflanzen und Insekten (Firrao *et al.* 1994; Tedeschi *et al.* 2002; Carraro *et al.* 2008).

Die sogenannte "nested" PCR ist eine hochsensitive DNA-Amplifikation, die in zwei getrennten PCR-Läufen durchgeführt wird. Sie wird für den Nachweis von AP-Phytoplasma in Pflanzen und Psylliden unter Verwendung von Universalprimern (P1/P7 + F2n/R2) und 16SrX-gruppenspezifischen Primern (P1/P7 + fO1/rO1) eingesetzt (Lee *et al.* 1995; Lorenz *et al.* 1995). Die nested PCR empfiehlt sich dann, wenn eine geringe Konzentration oder eine ungleichmäßige Verteilung des Erregers im Wirt vermutet wird. Aufgrund der genetischen Ähnlichkeit der Phytoplasmen innerhalb der 16SrX -Gruppe sind für die spezifische

sono stati sviluppati per AP in piante e insetti, basati su tecnologie SYBR Green (Jarusch *et al.* 2004b; Galetto *et al.* 2005; Torres *et al.* 2005), TaqMan™ (Baric e Dalla Via 2004; Aldaghi *et al.* 2007; 2008) e EvaGreen® (Monti *et al.* 2013). I metodi PCR descritti richiedono attrezzature di laboratorio specifiche e devono essere eseguiti da personale esperto. Negli ultimi anni, la LAMP (loop-mediated isothermal amplification) è diventata un metodo diagnostico in sito interessante, veloce, economico e sensibile per il rilevamento del fitoplasma (Notomi 2000; Dickinson 2015). Diversi lavori presentano risultati promettenti che evidenziano come la LAMP potrebbe essere in futuro un metodo diagnostico affidabile per l'AP (Neumüller *et al.* 2014; De Jonghe *et al.* 2017).

Identifizierung oft weitere Schritte notwendig, wie z. B. Sequenzierung oder der Amplikonverdau mit bestimmten Restriktionsenzymen und anschließender RFLP-Analyse (Kison *et al.* 1994; Lee *et al.* 1995; Lorenz *et al.* 1995; Razin und Tully 1995; Gundersen und Lee 1996; Smart *et al.* 1996; Jarusch *et al.* 2000). Eine "immunocapture"-PCR (IC-PCR) für einen empfindlichen, zuverlässigen und reproduzierbaren Hochdurchsatznachweis von Apfeltriebsucht-Phytoplasmen wurde von Heinrich *et al.* (2001) vorgeschlagen. Protokolle zur Differenzierung von AP-Stämmen wurden von Jarusch *et al.* (2000), Casati *et al.* (2010) und Baric *et al.* (2011a) veröffentlicht. Zum Nachweis von AP wurden unterschiedliche quantitative „realtime“-PCR Protokolle auf der Basis von SYBR Green (Jarusch *et al.* 2004b; Galetto *et al.* 2005; Torres *et al.* 2005), TaqMan™ (Baric und Dalla Via 2004; Aldaghi *et al.* 2007; 2008) und EvaGreen® Technologien entwickelt (Monti *et al.* 2013). Die beschriebenen PCR-Methoden erfordern allerdings eine spezielle Laborausstattung und müssen von erfahrenem Personal durchgeführt werden. Die „loop-mediated isothermal amplification“ (LAMP) hat sich in den letzten Jahren zu einem interessanten, schnellen, kostengünstigen und empfindlichen Vor-Ort-Diagnoseverfahren zum Nachweis von Phytoplasmen entwickelt (Notomi 2000; Dickinson 2015). Mehrere Berichte zeigen vielversprechende Ergebnisse, so dass die LAMP in Zukunft eine zuverlässige Diagnosemethode für AP darstellen könnte (Neumüller *et al.* 2014; De Jonghe *et al.* 2017).



3

GLI INSETTI VETTORI DEGLI SCOPAZZI DEL MELO

INSEKTEN ALS ÜBERTRÄGER DER APFELTRIEBSUCHT

Tiziana Oppedisano, Gino Angeli,
Mario Baldessari, Dana Barthel, Gastone Dallago,
Stefanie Fischnaller, Claudio Ioriatti,
Valerio Mazzoni, Cecilia Mittelberger,
Sabine Öttl, Bernd Panassiti, Federico Pedrazzoli,
Omar Rota-Stabelli, Hannes Schuler,
Rosemarie Tedeschi, Tobias Weil, Gianfranco Anfora

La diffusione degli scopazzi del melo su grandi distanze

Gli scopazzi del melo rappresentano una fitopatologia descritta per la prima volta negli anni '50 in Trentino (Rui 1950). Successivamente, Bovey (1963) ne ha descritto l'epidemiologia e per primo ha associato la malattia ad alcuni insetti vettori che ne avrebbero consentito una progressiva -ma non rapida- diffusione nel territorio (Bovey 1971; Amici *et al.* 1972). Le indagini si sono immediatamente focalizzate su alcuni gruppi di emitteri, in particolare su cicaline e fulgoridi (che insieme formano il gruppo degli Auchenorrhyncha), i quali erano già stati considerati vettori di diversi altri fitoplasmi. Per questo motivo, gli Auchenorrhynchi sono stati fortemente sospettati di essere potenziali vettori dell'agente causale di AP (Kunze 1976). Sono stati quindi condotti campionamenti nei frutteti infestati e analisi molecolari sono state eseguite per trovare i vettori responsabili della malattia (Kunze 1989; Refatti *et al.* 1985; Carraro *et al.* 1988). Nei primi esperimenti di trasmissione condotti, alcune cicaline appartenenti alle specie *Artianus interstitialis* (Germar 1821) e alla spumacchina *Philaenus spumarius* (Linnaeus 1758) erano stati in grado di acquisire e trasferire l'agente causale da una pianta di sedano precedentemente infettata a diverse piantine di melo (Hegab ed El-Zohairy 1985). Tuttavia, non potendo confermare questi risultati,

Verbreitung der Apfeltriebsucht über größere Distanzen

Nach dem ersten Bericht über die Apfeltriebsucht aus den 1950er-Jahren aus der Provinz Trient (Rui 1950), war es Bovey (1963), der die Epidemiologie beschrieb und als Erster die Krankheit mit bestimmten Vektorinsekten in Verbindung brachte (Bovey 1971; Amici *et al.* 1972). Die Untersuchungen konzentrierten sich unmittelbar auf einige Gruppen von Hemiptera, insbesondere auf Zwergzikaden und Spitzkopfizikaden (gemeinsam als Auchenorrhyncha bekannt), die bereits als Vektoren mehrerer anderer Phytoplasmen galten. Aus diesem Grund standen Auchenorrhyncha Arten stark im Verdacht, potenzielle Vektoren des AP-Erregers zu sein (Kunze 1976). Es wurden Feldstudien in Apfelanlagen und molekulare Analysen durchgeführt, um die Überträger der Krankheit zu identifizieren (Kunze 1989; Refatti *et al.* 1986; Carraro *et al.* 1988). Die ersten Übertragungsversuche mit 'Ca. P. mali' deuteten darauf hin, dass zwei Zikaden, die Zwergzikade - *Artianus interstitialis* (Germar 1821) und die Xylem-saugende Schaumzikade *Philaenus spumarius* (Linnaeus 1758) - den Erreger von infiziertem Sellerie aufnehmen und auf Apfelbaum-Setzlinge übertragen konnten (Hegab und El-Zohairy 1986). Diese Erkenntnisse konnten jedoch von anderen Forschern nicht bestätigt werden (Frisinghelli *et al.* 2000).

presto i ricercatori accantonarono l'ipotesi che entrambe le specie potessero essere putativi vettori del fitoplasma di AP (Frisinghelli *et al.* 2000).

Più recentemente, sebbene diverse specie di emitteri floemomizi siano state dimostrate essere portatori occasionali di AP, solo tre specie sono state riconosciute per essere efficienti vettori del fitoplasma 'Ca. P. mali'. Queste sono rappresentate dalle psille *Cacopsylla picta* (Foerster 1848) (sinonimo di *Cacopsylla costalis* Foerster, 1848) e *Cacopsylla melanoneura* (Foerster 1848) (Hemiptera: Sternorrhyncha: Psyllidae), e dalla cicalina *Fieberiella florii* (Stål 1864) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae) (Frisinghelli *et al.* 2000; Tedeschi *et al.* 2002; Jarausch *et al.* 2003; Tedeschi e Alma 2006; Carraro *et al.* 2008, Alma *et al.* 2015; Oppedisano *et al.* 2019b). La capacità vettoriale di queste specie è stata comprovata attraverso prove di trasmissione in laboratorio. Inoltre, come tutti i vettori di fitoplasmi, esse trasmettono 'Ca. P. mali' in maniera persistente-propagativa, conservando la potenziale capacità infettiva per tutta la vita (Weintraub e Beanland 2006). Infatti, propagativo significa che il patogeno si può moltiplicare negli insetti e, d'altra parte, persistente significa che l'insetto rimane inoculativo per tutta la vita (Fletcher *et al.* 1998).

I fitoplasmi possono essere ingeriti tramite la linfa durante le fasi di alimentazione, ma non necessariamente si moltiplicano nel corpo degli insetti. Infatti, il rilevamento dei fitoplasmi nell'insetto non è

Auch wenn sich verschiedene Phloem-saugende Hemiptera als gelegentliche Überträger von 'Ca. P. mali' herausstellten, wurden bislang nur drei Arten als Vektoren der Apfeltriebsucht bestätigt. Es handelt sich dabei um die beiden Psylliden *Cacopsylla picta* (Foerster 1848) (syn. *C. costalis*) und *Cacopsylla melanoneura* (Foerster 1848) (Hemiptera: Sternorrhyncha: Psyllidae) sowie die Kleinzikade *Fieberiella florii* (Stål 1864) (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadellidae) (Frisinghelli *et al.* 2000; Tedeschi *et al.* 2002; Jarausch *et al.* 2003; Tedeschi und Alma 2006; Carraro *et al.* 2008; Alma *et al.* 2015; Oppedisano *et al.* 2019b). Die Fähigkeit dieser Arten 'Ca. P. mali' auf persistent-propagative Weise zu übertragen wurde in Laborversuchen nachgewiesen (Weintraub und Beanland 2006). Propagativ bedeutet, dass sich der Krankheitserreger im Insekt vermehren kann; persistent bedeutet dagegen, dass das infizierte Insekt über seine gesamte Lebensdauer infektiös bleibt (Fletcher *et al.* 1998).

Phytoplasmen können beim Saugen des Phloemsafte vom Insekt aufgenommen werden, vermehren sich in diesem aber nicht unbedingt. Deshalb gilt der Nachweis eines Phytoplasmas in einem Phloem-saugenden Insekt nicht *per se* als Beweis, dass das jeweilige Insekt auch in der Lage ist, den Krankheitserreger zu übertragen. Damit sich die Phytoplasmen im Insektenkörper vermehren können, muss das Phytoplasma vom Darmepithel in die Speicheldrüsen übergehen - ein hoch abgestimmter Prozess der bakteriellen

di per sé una dimostrazione che questo sia in grado di trasmettere l'agente patogeno. Il processo moltiplicativo nel corpo dell'insetto richiede il passaggio di fitoplasmi dall'epitelio intestinale alle ghiandole salivari, un processo di adattamento dei batteri nei confronti dell'insetto vettore (Hogenhout *et al.* 2008; Alma *et al.* 2015). Pertanto, la capacità vettoriale di un insetto nel trasmettere i fitoplasmi ingeriti può essere provata solo mediante prove di trasmissione (Bosco e Tedeschi 2013).

Biologia, ecologia e capacità vettoriale degli insetti vettori di AP

Cacopsylla picta e *Cacopsylla melanoneura*

Il genere *Cacopsylla* è, in termini numerici, il più vasto tra quelli appartenenti alla famiglia Psyllidae. Attualmente ne sono riconosciute almeno 400 specie (Ouvrard 2017), tra cui molti dei principali vettori associati a fitoplasmosi di piante da frutto (Hodkinson 1974).

Cacopsylla picta (Fig. 10) è presente in Europa e Asia Minore, mentre *C. melanoneura* (Fig. 10) ha una più ampia distribuzione in tutta la regione olopaleartica. Entrambe le specie sono univoltine, ovvero compiono una generazione per anno ed entrambe svernano allo stadio di adulto (Lauterer 1999; Mattedi *et al.* 2008d; Jarausch e Jarausch 2010; Jarausch *et al.* 2011; 2014; Tedeschi *et al.* 2012) su pian-

Anpassung an das Vektorinsekt (Hogenhout *et al.* 2008; Alma *et al.* 2015). So kann die Fähigkeit eines Insektenvektors, das aufgenommene Phytoplasma zu übertragen, nur durch Übertragungsversuche nachgewiesen werden. Dazu werden infizierte Insekten auf gesunde Wirtspflanzen aufgesetzt und anschließend wird der Infektionsstatus dieser Wirtspflanzen analysiert (Bosco und Tedeschi 2013).

Biologie, Ökologie und Übertragungsfähigkeit von Vektoren der Apfeltriebsucht

Cacopsylla picta und *Cacopsylla melanoneura*

Die Gattung *Cacopsylla* ist die größte Gattung der Familie Psyllidae mit mehr als 400 anerkannten Arten (Ouvrard 2017). Die Gattung umfasst alle bedeutenden Vektoren von Phytoplasmen, die Obstbäume infizieren können (Hodkinson 1974).

Cacopsylla picta (Abb. 10) ist in ganz Europa und Kleinasien verbreitet, während *C. melanoneura* (Abb. 10) in der gesamten Paläarktis weit verbreitet ist. Beide Arten sind univoltin, d. h. sie vollenden pro Jahr eine Generation und überwintern als Adulte auf ihrem Winterwirt (Lauterer 1999; Mattedi *et al.* 2008d; Jarausch und Jarausch 2010; Jarausch *et al.* 2011a; 2014; Tedeschi *et al.* 2012). Bei diesen Winterwirten handelt es sich hauptsächlich um Koniferen (Čermák

te rifugio, soprattutto su conifere (Čermák e Lauterer 2008; Pizzinat *et al.* 2011). Alla fine dell'inverno gli adulti migrano nuovamente dai boschi alle piante ospiti, dove si riproducono e dove si sviluppano gli stadi giovanili.

Cacopsylla melanoneura è una specie oligofaga su piante dei generi *Malus*, *Crataegus*, e occasionalmente *Pyrus*, mentre *C. picta* è strettamente monofaga su *Malus* spp. In Italia, la migrazione di *C. melanoneura* dai siti di svernamento ai frutteti è generalmente registrata tra la fine di gennaio e la metà di marzo, mentre *C. picta* migra da fine marzo ad aprile. Gli adulti di nuova generazione sviluppatasi su melo, progressivamente lasciano le piante ospiti a giugno e luglio (*C. melanoneura* e *C. picta*, rispettivamente) (Mattedi *et al.* 2008d; Tedeschi *et al.* 2012). Lo sviluppo degli stadi giovanili richiede quattro o cinque settimane e gli individui della nuova generazione rimangono nei frutteti per circa due settimane prima di migrare verso

Figura 10

Esemplare di adulto femmina di *C. picta* (adulto di nuova generazione) e di *C. melanoneura* (adulto svernante)



und Lauterer 2008; Pizzinat *et al.* 2011). Am Ende des Winters kehren die Adulten (Remigranten) auf ihre Wirtspflanze zurück, wo Paarung, Eiablage und Entwicklung der Nymphen stattfinden.

Cacopsylla melanoneura ist oligophag auf Pflanzen der Gattungen *Malus* spp., *Crataegus* spp. und gelegentlich *Pyrus* spp., wohingegen *C. picta* auf *Malus* spp. streng monophag ist. In Italien wurde zwischen Ende Januar und Mitte März der Einflug (Migration) von *C. melanoneura* von ihren Winterwirten in die Obstanlagen registriert, während *C. picta* von Ende März bis April in die Anlagen migriert. Die jungen adulten Tiere der neuen Generation (Emigranten) verlassen die Wirtspflanzen schrittweise bis Juni (*C. melanoneura*) bzw. bis Juli (*C. picta*) (Mattedi *et al.* 2008d; Tedeschi *et al.* 2012). Die Larvenentwicklung dauert vier bis fünf Wochen und die jungen Adulten bleiben etwa zwei Wochen in den Apfelanlagen, bevor sie zu ihren Winterwirten migrieren. Die jungen Adulten von *C. picta* sowie *C. melanoneura* sind hellgrün gefärbt, mit einem gelblich gestreif-

Abbildung 10

Exemplar eines adulten *C. picta* (Emigrant) und eines *C. melanoneura* (Remigrant) Weibchens

i siti di svernamento. I giovani adulti di queste psille sono di colore verde chiaro, con un mesotorace giallastro fasciato. Più avanti nella stagione, il loro colore inizia a presentare un imbrunimento con macchie giallastre-arancioni più o meno estese su tutto il corpo (Ossiannilsson 1992). Durante l'ibernazione il corpo cambia colorazione a nero-marrone (Lauterer 1999). Le ali anteriori sono incolore, ma possono presentare vene marrone scuro o nere negli esemplari più vecchi. In *C. picta*, la lunghezza complessiva dei maschi è 2,86-3,24 mm, le femmine raggiungono i 3,14-3,43 mm in lunghezza e una singola femmina depone circa 160 uova (Ossiannilsson 1992). In *C. melanoneura*, la lunghezza dei maschi è 2,52-3,10 mm, delle femmine è 2,95-3,30 mm (Ossiannilsson 1992) e ogni femmina può deporre circa 200 uova.

Il riconoscimento morfologico degli adulti di *C. melanoneura* e *C. picta* dalle altre specie del genere *Cacopsylla* è spesso difficile (Tedeschi *et al.* 2009) e spesso diventa ancora più complicato negli stadi giovanili. Per questo motivo, i ricercatori hanno sviluppato approcci molecolari che consentano la discriminazione delle diverse specie, rafforzando così la determinazione morfologica classica (Tedeschi e Nardi 2010; Oettl e Schlink 2015).

La loro distribuzione, il tasso di infezione e la capacità di trasmissione si sono però dimostrati eterogenei tra le diverse aree geografiche in cui gli scopazzi sono presenti. Nel Nord-Est Italia, in Germania e

ten Mesothorax. Später wechselt ihre Farbe zu einem schmutzigen Gelb oder Orange mit mehr oder weniger großen dunkelbraunen oder schwarzen Markierungen (Ossiannilsson 1992). Während des Überwinterns ändert sich die Körperfarbe in schwarzbraun (Lauterer 1999). Die Vorderflügel sind farblos, die Venen bei alten Exemplaren sind dunkelbraun oder schwarz, das Pterostigma ist grau-braun. Bei *C. picta* beträgt die Gesamtlänge der Männchen 2,86-3,24 mm, die der Weibchen 3,14-3,43 mm (Ossiannilsson 1992), und ein Weibchen kann etwa 160 Eier legen. Bei *C. melanoneura* beträgt die Gesamtlänge der Männchen 2,52-3,10 mm, die der Weibchen 2,95-3,30 mm (Ossiannilsson 1992), und ein Weibchen kann etwa 200 Eier legen.

Die morphologische Unterscheidung von adulten *C. melanoneura* und *C. picta* von anderen *Cacopsylla*-Arten ist schwierig (Tedeschi *et al.* 2009) und noch komplizierter während der Nymphenphase. Es wurden PCR-basierte Ansätze entwickelt, die eine Unterscheidung verschiedener *Cacopsylla*-Arten ermöglichen und somit die klassische morphologische Artenbestimmung ergänzen (Tedeschi und Nardi 2010; Oettl und Schlink 2015).

Die räumliche Verteilung, die natürliche Infektionsrate und das Übertragungspotenzial von *C. picta* und *C. melanoneura* sind in verschiedenen geografischen Regionen unterschiedlich. In Nordostitalien, Deutschland und osteuropäischen Ländern treten *C. picta* und *C. melanoneura* sympatrisch auf, d.h. die Insekten können im

altri paesi dell'Europa orientale sia *C. picta* che *C. melanoneura* vivono in simpatria, vale a dire che gli insetti possono essere presenti nella stessa area geografica ed incontrarsi, ma *C. picta* ha un ruolo più importante come vettore (Frasinghelli *et al.* 2000; Jarausch *et al.* 2003; 2004; 2007; Mattedi *et al.* 2008c; Oppedisano *et al.* 2019). Carraro *et al.* (2008) hanno dimostrato che gli adulti svernanti di *C. picta*, quando arrivano dai boschi ai frutteti, sono già infetti e Jarausch *et al.* (2011a) hanno dimostrato che questi insetti vettori rimangono infettivi durante tutta la loro permanenza nei frutteti. D'altra parte, per quanto riguarda *C. melanoneura*, Tedeschi *et al.* (2003) dopo diversi anni di studi condotti in Piemonte e Valle d'Aosta, hanno evidenziato l'importanza degli adulti svernanti come vettori, trovando una percentuale maggiore di adulti svernanti infetti rispetto agli adulti di nuova generazione.

In Germania, Jarausch *et al.* (2007; 2011a) trovarono tassi di trasmissione di 8-45 % e 0 % in adulti svernanti di *C. picta* e *C. melanoneura*, rispettivamente. Nei primi anni 2000, una serie di studi condotti in Trentino ha confermato l'efficienza di trasmissione maggiore di *C. picta* rispetto a *C. melanoneura*, con rispettivamente il 4,1 % e 0,36 % di piante risultate infette a seguito di prove di trasmissione sperimentali (Mattedi *et al.* 2008e). Dopo una recrudescenza improvvisa della malattia avvenuta in alcune aree melicole del Trentino-Alto Adige nel 2011, prove di acquisizione e trasmissione sono state nuovamente

selben geographischen Gebiet gemeinsam vorkommen, jedoch gilt *C. picta* als Hauptüberträger der Krankheit (Frasinghelli *et al.* 2000; Jarausch *et al.* 2003; 2004a; 2007; Mattedi *et al.* 2008d; Oppedisano *et al.* 2019b). Carraro *et al.* (2008) konnten zeigen, dass adulte *C. picta* (Remigranten) bereits hochinfektiös sind, wenn sie vom Winterquartier in die Apfelanlagen migrieren und Jarausch *et al.* (2011a) zeigten, dass die Vektoren während ihrer gesamten Lebensdauer in den Apfelanlagen infektiös bleiben. Tedeschi *et al.* (2003) weisen vor allem in Hinblick auf *C. melanoneura* auf die Bedeutung der Remigranten als Vektoren hin. Grund dafür sind die längere Verweildauer in den Apfelanlagen und ein höherer Anteil von infizierten Exemplaren im Vergleich zu den Emigranten, den Adulten der neuen Generation. In Deutschland, fanden Jarausch *et al.* (2007; 2011a) Übertragungsraten von 8 bis 45 % bei überwinterten Adulten von *C. picta*, jedoch 0 % bei überwinterten Adulten von *C. melanoneura*. Eine sechsjährige Studie in der Provinz Trient (Nordostitalien) bestätigte die höhere Übertragungseffizienz von *C. picta* mit 4,1 % infizierten Versuchspflanzen gegenüber *C. melanoneura* mit 0,36 % (Mattedi *et al.* 2008e). Nach einem plötzlichen Ausbruch der Krankheit, der 2011 in einigen Apfelanbaugebieten der Region Trentino-Südtirols beobachtet wurde, wurden erneut Versuche zur Aufnahme und Übertragung durchgeführt, um den neuen Übertragungsstatus der beiden Hauptvektoren zu bewerten. In allen Lebensphasen erreichte

effettuate per valutare il nuovo 'stato vettoriale' dei due vettori principali e, considerando una media tra tutti gli stadi vitali considerati, l'efficienza di trasmissione ha raggiunto l'1,5 % in *C. melanoneura* e il 10,2 % in *C. picta* (Oppedisano *et al.* 2019b). Anche altri studi hanno dimostrato che le psille del melo sono in grado di trasmettere i fitoplasmii sia come adulti sia come ninfe (Tedeschi e Alma 2004; Jarausch *et al.* 2004a; 2011; Oppedisano *et al.* 2019b).

Per quanto riguarda l'infettività naturale delle specie raccolte in campo, tassi di infezione sono risultati essere meno dell'1 % in Germania, Svizzera settentrionale e Francia orientale per *C. melanoneura* (Mayer *et al.* 2009). Questo è in contrasto con il comportamento di *C. melanoneura* nel Nord-Ovest Italia dove Tedeschi *et al.* (2003) hanno riportato che il 45 % degli individui di *C. melanoneura* raccolti in un frutteto con il 100 % di piante infette sono risultati positivi alla presenza del fitoplasma. Per *C. picta*, al contrario, il tasso di infezione naturale è risultato essere elevato in molti studi (Jarausch *et al.* 2003; 2004; Mattedi *et al.* 2007; 2008d; Carraro *et al.* 2008; Baric *et al.* 2010). Nel Nord-Est Italia, *C. picta* ha mostrato un'infezione media di 'Ca. P. mali' del 45 % negli adulti svernanti e il 14 % negli adulti di nuova generazione (Carraro *et al.* 2008).

Un fattore importante da considerare nella biologia e nelle conseguenti capacità come vettore di *C. melanoneura* è il ruolo di altre piante ospiti. Infatti, recenti studi hanno mostrato che alcune po-

die Übertragungseffizienz 1,5 % bei *C. melanoneura* und 10,2 % bei *C. picta* (Oppedisano *et al.* 2019b). Auch in anderen Studien konnte nachgewiesen werden, dass Nymphen wie auch Adulte in der Lage sind 'Ca. P. mali' zu übertragen (Tedeschi und Alma 2004; Jarausch *et al.* 2004a; 2011a; Oppedisano *et al.* 2019b).

Für *C. melanoneura* wurde in Deutschland, der Nordschweiz und Ostfrankreich eine Infektionsrate von unter 1 % festgestellt (Mayer *et al.* 2009). Im Gegensatz dazu wurden im Nordwesten Italiens für *C. melanoneura*, die in einer zu 100 % AP-infizierten Obstanlage gefangen wurden, Infektionsraten von 45 % nachgewiesen (Tedeschi *et al.* 2003). Für *C. picta* hingegen wurde in mehreren Studien eine hohe natürliche Infektionsrate dokumentiert (Jarausch *et al.* 2003; 2004a; Mattedi *et al.* 2007; 2008e; Carraro *et al.* 2008; Baric *et al.* 2010b), die beispielsweise in Nordostitalien 45 % bei überwinterten Adulten und 14 % bei jungen Adulten betrug (Carraro *et al.* 2008).

Ein weiterer bedeutender Faktor in der Biologie und der Übertragungsfähigkeit von *C. melanoneura* ist die Rolle der Wirtspflanzen. In einer Studie wurde gezeigt, dass einige Populationen von *C. melanoneura* Weißdorn (*Crataegus monogyna*) (Jacquin 1775) und einige Apfel als Wirtspflanzen bevorzugen. Es wurde daraufhin die Hypothese aufgestellt, dass diese Populationen genetisch unterschiedlich sind (Malagnini *et al.* 2013). Die deutschen *C. melanoneura* Populationen bevorzugen Weißdorn als Hauptwirt. Dies könnte die

popolazioni di questa specie preferiscono o il biancospino (*Crataegus monogyna* Jacquin 1775) come pianta ospite o il melo, lanciando l'ipotesi che queste due popolazioni potrebbero essere geneticamente separate (Malagnini *et al.* 2013). Ciò è in linea con i risultati ottenuti dopo studi analoghi in Germania, con le popolazioni tedesche di *C. melanoneura* che preferiscono biancospino come ospite primario, fatto che potrebbe spiegare la scarsa importanza di *C. melanoneura* come vettore di AP in quest'area (Mayer *et al.* 2009). Inoltre, differenze in efficienza di trasmissione dovute a differenti adattamenti tra popolazioni di psille e diversi ceppi di fitoplasma, non possono essere escluse (Tedeschi e Nardi 2010). Infatti, è stato recentemente dimostrato che esiste una correlazione genetica tra alcuni ceppi di AP e *C. picta* o *C. melanoneura*, rispettivamente (Baric *et al.* 2011a). Nonostante tutti gli esperimenti condotti negli ultimi anni, sebbene il ruolo di *C. picta* sia stato abbastanza riconosciuto, l'impatto effettivo di *C. melanoneura* nella diffusione di AP richiede ulteriori approfondimenti.

La concentrazione di fitoplasmi in un vettore di fitoplasma dipende dalla concentrazione di fitoplasmi nella pianta di origine su cui l'insetto si nutre (Tedeschi *et al.* 2012), dalla durata del periodo di acquisizione e dalla capacità del fitoplasma di moltiplicarsi all'interno del vettore (Hogenhout *et al.* 2008). Pedrazzoli *et al.* (2007) riferiscono che entrambe le psille del melo raccolte in Trentino sono in grado di

geringe Bedeutung von *C. melanoneura* als Vektor der Apfeltrieb-sucht in Deutschland erklären (Mayer *et al.* 2009). Unterschiedliche Übertragungseffizienzen durch unterschiedliche Anpassungen der Psyllidenpopulationen und bestimmter Phytoplasmenstämme können nicht ausgeschlossen werden (Tedeschi und Nardi 2010). In diesem Zusammenhang wiesen Baric *et al.* (2011a) die genetische Korrelation zwischen bestimmten Stämmen von 'Ca. P. mali' und *C. picta* bzw. *C. melanoneura* nach. In Hinblick auf *C. melanoneura* ist abschließend zu sagen, dass selbst nach all den in den vergangenen Jahren in Nordostitalien durchgeführten Versuchen der tatsächliche Einfluss auf die Verbreitung der Apfeltriebsucht noch nicht vollständig geklärt ist.

Die Phytoplasmenkonzentration in einem Insektenvektor hängt von jener in der Quellpflanze, (Tedeschi *et al.* 2012), der Dauer der Aufnahmeperiode und der Fähigkeit des Phytoplasmas, sich innerhalb des Insektenvektors zu vermehren ab (Hogenhout *et al.* 2008). Pedrazzoli *et al.* (2007) stellten fest, dass beide in der Provinz Trient gesammelten Psylliden-Vektoren ebenfalls in der Lage waren, 'Ca. P. mali' aufzunehmen, wobei allerdings *C. picta* konstant eine höhere Phytoplasmenkonzentration erreichte als *C. melanoneura*; diese Daten wurden kürzlich von Oppedisano *et al.* (2019b) bestätigt. Die Phytoplasmenkonzentration stieg bei beiden Arten signifikant an, wenn die Psylliden nach dem Sammeln bis zu vier Tage lang auf ge-

acquisire 'Ca. P. mali', ma che *C. picta* costantemente raggiunge una concentrazione superiore rispetto a *C. melanoneura*; questo risultato è stato confermato da Oppedisano *et al.* (2019b). La concentrazione di fitoplasma aumenta significativamente da uno fino a un massimo di quattro giorni in entrambe le specie poste forzatamente ad acquisire. Anche in Germania, popolazioni di *C. melanoneura* con una bassa quantità di fitoplasma rafforzano la teoria che questa specie non abbia rilevanza come vettore in quell'area (Mayer *et al.* 2009). La soglia minima di concentrazione di fitoplasma necessaria per far sì che avvenga una trasmissione efficiente può dipendere da diversi fattori come la specie o la popolazione di appartenenza, ma anche il ceppo del fitoplasma in questione.

A parte l'acquisizione attraverso l'ingestione di linfa floematica infetta, un altro modo di diffusione di AP è rappresentato dalla trasmissione transovarica o 'verticale', ovvero la trasmissione del patogeno da madri infette alla prole. Recentemente Mittelberger *et al.* (2017a) hanno dimostrato che *C. picta* riesce a trasmettere verticalmente 'Ca. P. mali'. Secondo questo studio, una soglia critica di concentrazione di fitoplasma è necessaria affinché avvenga con successo la trasmissione per via materna. Inoltre, la concentrazione di fitoplasma negli adulti di nuova generazione è risultata simile a quella degli individui parentali infetti, indicando che questi adulti infettati direttamente dalla madre possano rimanere infettivi fino al loro ri-

sunden Versuchspflanzen gehalten wurden. In den, in Deutschland vorkommenden *C. melanoneura* Populationen wurden geringere Phytoplasmenkonzentrationen nachgewiesen. Dies wird als weiterer Grund dafür angesehen, dass diese Art als Vektor der Apfeltrieb- sucht in Deutschland keine Bedeutung hat (Mayer *et al.* 2009). Die minimale Phytoplasmenkonzentration, die für eine effektive Über- tragung notwendig ist, könnte von verschiedenen Faktoren wie Psyl- lidenart, Population und Phytoplasmenstamm beeinflusst werden. Neben der Aufnahme von infiziertem Phloemsaft durch Saugen stellt die transovarische oder „vertikale“ Erregerübertragung eine weitere Form der Phytoplasmenverbreitung dar. In diesem Fall wird das Phytoplasma von mit 'Ca. P. mali' infizierten Weibchen an ihre Nachkommen weitergegeben. Mittelberger *et al.* (2017a) konnten nachweisen, dass *C. picta* 'Ca. P. mali' transovariell überträgt. Für eine Übertragung der Phytoplasmen an die *C. picta* Nachkommen muss die Phytoplasmenkonzentration einen bestimmten Schwellen- wert im Muttertier überschreiten. Darüber hinaus ist die Phytoplas- menkonzentration in Adulten der neuen Generation (Emigranten) ähnlich jener der infizierten Eltern (Remigranten). Dies deutet da- rauf hin, dass transovariell infizierte Adulte der neuen Generation genauso infektiös sind wie deren Elterntiere. Die Möglichkeit einer transovariellen Übertragung bei *C. melanoneura* wurde von Tedeschi *et al.* (2006) untersucht. Sie konnte zwar nicht nachgewiesen, aber

torno nei frutteti la primavera successiva. Al contrario, la possibilità di una trasmissione transovarica è stata studiata in *C. melanoneura* da Tedeschi *et al.* (2006) e, anche se non può essere esclusa, non è stata finora dimostrata.

Monitoraggi sistematici delle popolazioni di psille del melo e della presenza della malattia in campo vengono eseguiti ogni anno in un numero rappresentativo di meleti nelle province di Trento e Bolzano, fornendo così le informazioni di base ai servizi tecnici di consulenza per aggiornare i produttori sulle strategie di controllo più corrette. La Figura 11 rappresenta le osservazioni territoriali fatte in queste due province negli ultimi anni (modificato da Oppedisano *et al.* 2017 per i dati sul Trentino e da Fischnaller *et al.* 2017 per quelli sull'Alto Adige).

Fieberiella florii

Fieberiella florii (Stål 1864) (Fig. 12) è una cicalina a distribuzione paleartica appartenente alla sottofamiglia delle Deltocephalinae (Hemiptera: Cicadellidae). Questa specie è stata ampiamente riportata nel continente europeo nonché nel continente nordamericano, dove è una specie alloctona (van Steenwyk *et al.* 1990). Questa cicalina è una specie univoltina e sverna come ninfa su piante ospiti ornamentali come ligustro (*Ligustrum* spp.), bosso (*Buxus* spp.), mirto (*Myrtus* spp.), biancospino (*Crataegus* spp.), pyracantha (*Pyracantha* spp.), cea-

auch nicht ausgeschlossen werden.

In einer repräsentativen Anzahl von Apfelanlagen der Provinzen Trient und Bozen wird jedes Jahr ein systematisches Monitoring der Psyllidenpopulationen sowie eine Erhebung des Symptomaufretens durchgeführt. Diese Überwachung liefert wichtige Erkenntnisse für die Praxis. Die Abbildung 11 stellt die territorialen Beobachtungen der letzten Jahre in diesen beiden Provinzen dar (modifiziert von Oppedisano *et al.* 2017 für Trentino und von Fischnaller *et al.* 2017 für Südtirol).

Fieberiella florii

Die Kleinzikade *Fieberiella florii* (Abb. 12) gehört zur Unterfamilie der Deltocephalinae (Hemiptera: Cicadellidae) und ist sowohl auf dem europäischen Kontinent weit verbreitet als auch in Nordamerika, wo sie eine allochthone Art ist (van Steenwyk *et al.* 1990). Diese Kleinzikade ist univoltin und überwintert als Nymphe auf Zierpflanzen wie Liguster (*Ligustrum* spp.), Buchsbaum (*Buxus* spp.), Myrte (*Myrtus* spp.), Weißdorn (*Crataegus* spp.), Feuerdorn (*Pyracantha* spp.), Säckelblumen (*Ceanothus* spp.), Zwergmispel (*Cotoneaster* spp.) und Apfel (*Malus* spp.) sowie als Eier auf Zierpflanzen und laubabwerfenden Obstbäumen (Swenson 1974). *F. florii* verfügt über zwei eigenständige farbliche Hauptmerkmale, weshalb sich die Art von allen anderen europäischen Zwergzikaden leicht unterscheiden lässt:

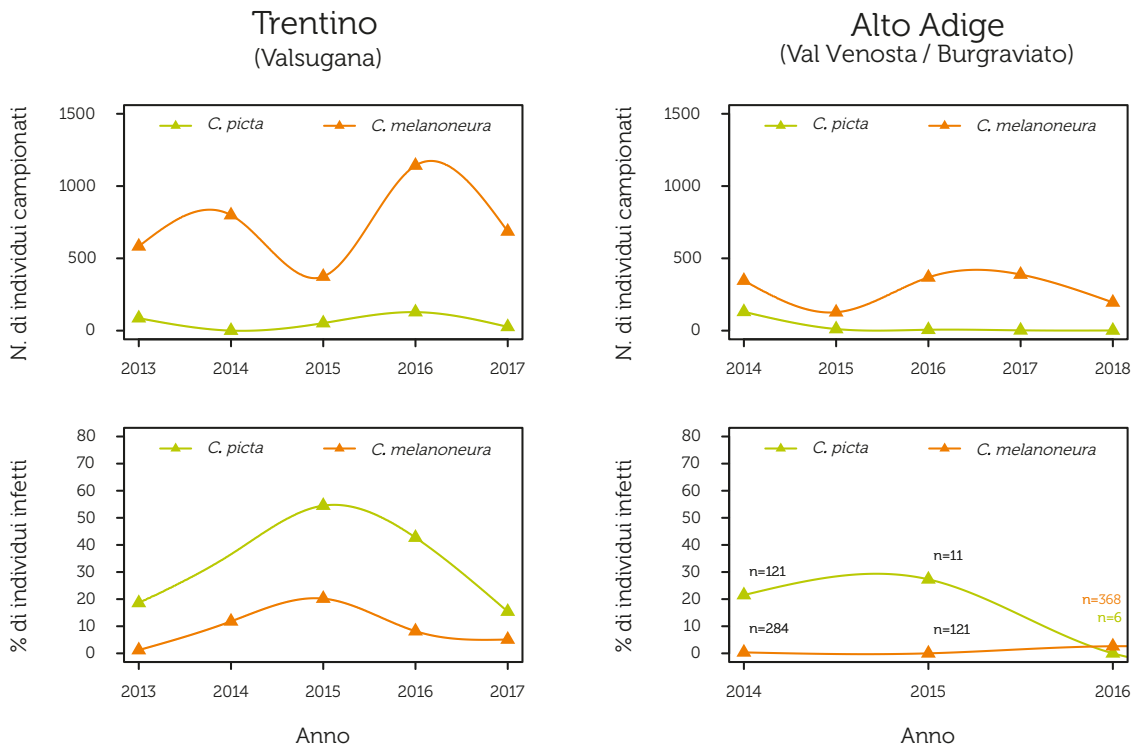
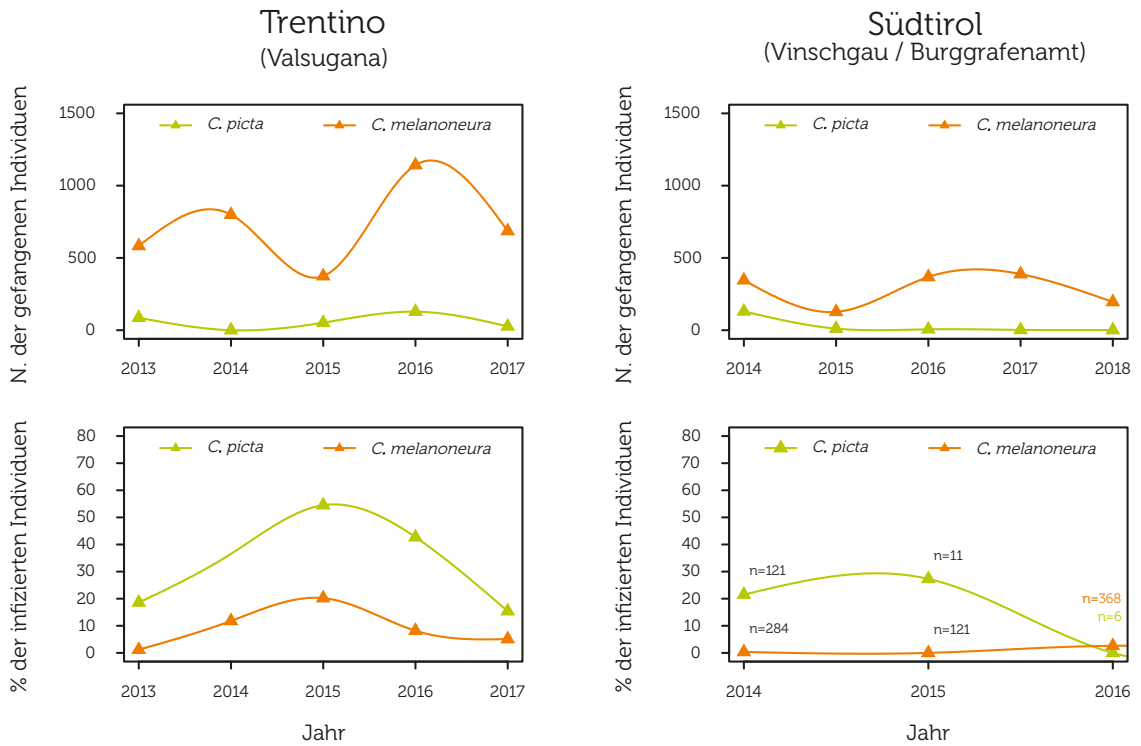


Figura 11

Densità di popolazione di psille del melo e tasso di infezione da AP in psille del melo in Trentino-Alto Adige

Abbildung 11

Populationsdichte und AP-Infektionsrate beider Apfelsylliden in der Region Trentino-Südtirol



nothus (*Ceanothus* spp.), cotonastro (*Cotoneaster* spp.), melo selvatico e melo (*Malus* spp.), ma sverna anche come uovo su piante ornamentali e alberi da frutto caducifoglie (Swenson 1974). *Fiebertella florii* ha due principali caratteri cromatici peculiari che rendono la specie facilmente riconoscibile da tutte le altre cicaline europee (congeneriche escluse): (1) una spessa striscia nera tra gli occhi all'altezza del passaggio dal vertice alla fronte e (2) una diffusa presenza di piccoli punti neri sulla parte anteriore del corpo e sulle ali posteriori, che sono entrambi prevalentemente di colore bruno con qualche macchia bianca e nera. Al contrario, le ninfe sono di un verde giallastro luminoso, dotate di numerose setole nella parte terminale dell'addome e presentano anche qui dei piccoli punti neri lungo il corpo. Gli adulti sono presenti in campo da maggio a ottobre (Swenson 1974). *Fiebertella florii* è stata riconosciuta in Nord America come uno dei più importanti vettori dell'agente delle malattie del gruppo-X ('Can-



Figura 12
Esemplare di adulto di *F. florii*

Abbildung 12
Exemplar eines adulten *F. florii*

(1) ein dicker schwarzer Streifen, der von Auge zu Auge auf Höhe des Übergangs vom Scheitelpunkt bis zum Rand verläuft, und (2) ein diffuses Auftreten von kleinen schwarzen Punkten am Vorderkörper und an den hinteren Flügeln, welche beide meist bräunlich sind, mit einigen weißen und schwarzen Flecken. Im Gegensatz dazu sind Nymphen hellgrün-gelblich gefärbt mit zahlreichen Härchen am Ende des Abdomens und weisen ebenfalls die kleinen schwarzen Punkte am ganzen Körper auf. *F. florii* kann auf zahlreichen Sträuchern und Bäumen leben, unter denen sie Rosaceae bevorzugt, wo sie auch als Nymphe überwintern kann; Adulte kommen von Mai bis Oktober vor (Swenson 1974).

In Nordamerika gilt *F. florii* als einer der wichtigsten Vektoren des *X-Disease*-Erregers ('*Ca. Phytoplasma pruni*', 16SrIII-Gruppe) (Gold und Sylvester 1982; van Steenwyk *et al.* 1990). Aufgrund seines bereits bekannten Übertragungspotenzials des *X-Disease*-Erregers wurde Ende der 1980er-Jahre auf der Grundlage von Symptomaus-

didatus Phytoplasma pruni', 16SrIII gruppo) (Gold *et al.* 1982; van Steenwyk *et al.* 1990). Dato il suo potenziale come vettore, è stata considerata alla fine degli anni Ottanta come potenziale vettore del fitoplasma del melo, sulla base dell'espressione dei sintomi e dei controlli di microscopia a fluorescenza (Krczal *et al.* 1988) dopo prove di trasmissione su piante di melo sane. Tedeschi ed Alma (2006) hanno confermato la competenza di *F. florii* nel trasmettere 'Ca. P. mali' attraverso prove di trasmissione, con una probabilità di trasmissione compresa tra 0,7 e 2,2 % da parte di un singolo campione inoculato sperimentalmente. Le analisi molecolari eseguite su individui provenienti dal campo, hanno rivelato un tasso d'infezione naturale del 5,2 % per esemplari raccolti nel meieto e del 20 % per quelli raccolti su piante selvatiche (biancospino, rovo e ligustro), più elevato rispetto ai campioni di *C. melanoneura* provenienti dalla stessa zona (Tedeschi e Alma 2006). Comunque, il rischio relativo per le piante di melo di essere infettate da *F. florii* è considerato basso poiché questa specie viene trovata nei frutteti solo occasionalmente (3-9 campioni/frutteto/settimana). Il ruolo di *F. florii* non è tuttavia da sottovalutare anche a causa della sua elevata polifagia e della sua comparsa nei meleti in un periodo in cui le psille si trovano su ospiti alternativi (a partire dalla fine di maggio fino a ottobre), ma anche perché è presente quando il titolo del fitoplasma nelle piante è più elevato (Tedeschi e Alma 2006).

prägung und Fluoreszenzmikroskopie angenommen, dass *F. florii* auch ein potenzieller Vektor von 'Ca. P. mali' sei (Krczal *et al.* 1988). Tedeschi und Alma (2006) wiesen in Übertragungsversuchen nach, dass ein einzelnes Exemplar von *F. florii* mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,7 bis 2,2 % 'Ca. P. mali' übertragen kann. Molekularbiologische Analysen von *F. florii* zeigten eine natürliche Infektionsrate von 5,2 % bei Insekten, die aus Apfelanlagen stammen, und von 20 % bei Insekten, die von Wildpflanzen (Weißdorn, Brombeersträucher, Liguster) gesammelt wurden, auf (Tedeschi und Alma 2006). Somit wies *F. florii* höhere Infektionsraten auf als aus dem gleichen Gebiet stammende *C. melanoneura*. Das Risiko, dass ein Apfelbaum durch *F. florii* infiziert wird, wird jedoch aufgrund seines geringen Vorkommens in Apfelanlagen (3-9 Exemplare/Anlage/Woche) und der relativ niedrigen Übertragungseffizienz als gering angesehen (Tedeschi und Alma 2006).

Monitoraggio degli insetti vettori

Informazioni raccolte in maniera accurata su insetti vettori e malattia costituiscono la base per comprendere pattern spaziali e dinamiche epidemiologiche, fornendo raccomandazioni in materia di gestione della malattia utili ai produttori e alle varie parti coinvolte. Per *C. picta* e *C. melanoneura*, i principali vettori di AP, le tecniche di monitoraggio comprendono: ispezione visiva, battitura delle branche (frappage), trappole cromotropiche e sweep net (retino entomologico). A seconda delle informazioni richieste (presenza, densità di popolazione, stadio di sviluppo, generazione, genere e pattern spaziali) e su che tipo di pianta bisogna campionare (pianta ospite o di rifugio), non tutti i metodi sono ugualmente adatti e spesso diverse tecniche devono essere combinate (Alma e Tedeschi 2010).

Ispezione visiva

A intervalli di 7-14 giorni, centinaia di germogli e specifici organi della pianta come rosette florali e rametti vengono selezionati in modo casuale per essere ispezionati e verificare la presenza o meno di psille (Mattedi *et al.* 2008c). L'ispezione visiva fornisce un insieme di informazioni generali circa l'abbondanza della popolazione e la composizione in termine di stadi mobili (ninfe e adulti) e uova (Tedeschi *et al.* 2009; 2012).

Insektenvektor-Monitoring

Korrekte Informationen über das Vorkommen der Insektenvektoren und der Krankheit bilden die Grundlage für das Verständnis von räumlichen Ausbreitungsmustern und Dynamiken, die Krankheitsausbrüche begünstigen könnten. Dies dient als Grundlage für Empfehlungen und Bewertungen von Schädlingsbekämpfungsstrategien. Bei *C. picta* und *C. melanoneura* zählen Sichtbonitur, Klopfrichter, Klebefallen und Netze/Kescher zu den Methoden der Befallsermittlung. Abhängig von den benötigten Informationen (Vorkommen, Dichten, Entwicklungsstadium, Generation, Geschlechterzusammensetzung und räumliche Muster) und den Pflanzen (Wirts- oder Schutzpflanzen) sind nicht alle Methoden gleichermaßen geeignet. Daher sollten verschiedene Techniken kombiniert werden (Alma und Tedeschi 2010).

Visuelle Bonitur

Im Abstand von 7-14 Tagen sollten hunderte Pflanzenorgane (wie Sprossen, Blumenrosetten und Zweige) zufällig ausgewählt und auf das Vorhandensein von Psylliden untersucht werden (Mattedi *et al.* 2008c). Die visuellen Inspektionen liefern allgemeine Informationen über die Häufigkeit und Zusammensetzung der Vektorpopulation in Bezug auf mobile Stadien (Nymphen und Erwachsene) und Eier (Tedeschi *et al.* 2009; 2012).

Battitura delle branche

La battitura delle branche (Burts e Retan 1973) (Fig. 13) è il metodo più comune per il campionamento delle psille e viene utilizzato per ottenere un valore di densità assoluta (numero di psille per filare/getto/foglia) (Tedeschi *et al.* 2009; 2012). Come regola generale, il campionamento deve essere eseguito durante le ore della giornata con più basse temperature (Horton 1999). Il metodo consiste nell'utilizzare un vassoio rettangolare (piatto o a forma di imbuto) rivestito di un apposito tessuto bianco (frappage), che bisogna tenere il più vicino possibile al di sotto della chioma della pianta (preferibilmente a meno di 20 cm) mentre con un bastone apposito si colpisce la branca con tre colpi di media intensità (Tedeschi *et al.* 2012). Il campionamento sequenziale su piante dello stesso filare dovrebbe essere evitato, poiché le piante di melo sono spesso collegate con un filo e la battitura di una pianta potrebbe provocare vibrazioni che a sua volta potreb-

Figura 13
Battitura delle branche

Abbildung 13
Klopftrichter



Klopftrichter

Klopftrichter oder auf Englisch "limb jarring" genannt (Burts und Retan 1973) (Abb. 13) ist die gebräuchlichste Methode der Psylliden-Probenahme. Mit dieser Methode können präzise Angaben zu den absoluten Populationsdichten (Anzahl der Psylliden pro Ast/Spritze/Blatt) erzielt werden (Tedeschi *et al.* 2009; 2012). Es wird empfohlen, die Probenahme von Psylliden bei niedrigeren Temperaturen durchzuführen (z. B. Horton 1999). Die Probenahme erfolgt mit einem rechteckigen Trichter aus weißem Gewebe, der möglichst nahe unter dem Ast des Apfelbaums (vorzugsweise < 20 cm) gehalten wird. Der Ast wird dreimal mittelstark geschlagen und die herunterfallenden Insekten aufgefangen (Tedeschi *et al.* 2012). Sequenzielle Stichproben von Bäumen in der gleichen Reihe sollten vermieden werden, da Apfelbäume oft mit Draht verbunden sind und das Schlagen eines Baumes Vibrationen verursacht, die wiederum die Vektorpräsenz auf einem benachbarten Baum beeinträchtigen können.

bera essere avvertite da psille presenti su pflanze limitrofe, beeinflussend so auf das Sampling von quest'ultimen.

Trappole cromotropiche

Lo scopo principale per l'uso di una trappola cromotropica è il monitoraggio delle attività di volo di una specie. Molti fattori possono influenzare il numero di catture per trappola, come ad esempio le condizioni atmosferiche, l'altezza della trappola e la sua posizione, la dimensione e il materiale di cui è costituita. In particolare, Horton (1999) ha dimostrato che l'interazione di diversi fattori (come ad esempio le condizioni ambientali e lo stato fisiologico dell'insetto) influenzano l'attività di volo e di conseguenza le catture della trappola cromotropica. Mettendo a confronto diversi spettri di fluorescenza, Adams *et al.* (1983) hanno trovato che con trappole cromotropiche con uno spettro compreso tra 520-600 nm (es. trappole gialle) è stato raggiunto un numero elevato di catture delle psille del pero, mentre con trappole gialle di diverse intensità, Hall *et al.* (2010) non hanno rilevato alcuna differenza significativa nelle catture di psille. Le trappole cromotropiche gialle sono risultate un metodo di cattura efficiente sia da sole (Garcia *et al.* 2014; Miñarro *et al.* 2016), sia in combinazione con i frappe (Tedeschi *et al.* 2002), ma anche per monitorare entrambe le popolazioni di psille che vivono nel meleto e quelle che vivono sul biancospino (Tedeschi *et al.* 2009).

Klebefallen

Klebefallen werden erfolgreich zur Überwachung der Flugaktivität von Insekten eingesetzt. Horton (1999) zeigte jedoch, dass das Zusammenspiel verschiedener Faktoren (z. B. Umweltbedingungen, physiologischer Zustand des Insekts) die Flugaktivität beeinflusst und somit auch die Anzahl der Fänge mittels Klebfalle. Weitere Faktoren wie Wetterbedingungen, Höhe, Position, Größe und Material der Falle beeinflussen auch die Erfolgsrate von Klebefallen. Daher sollten die Ergebnisse der Befallsermittlung vorsichtig interpretiert werden. Durch den Vergleich mehrerer Fluoreszenzspektren stellten Adams *et al.* (1983) fest, dass Klebefallen mit einem Spektrum zwischen 520-600 nm (z. B. gelbe Klebefallen) die meisten Psylliden an Birnbäumen erfassen. Dagegen hat die Intensität des Gelbtones keinen entscheidenden Einfluss auf die Quantität der Fänge (Hall *et al.* 2010). Um die Populationsdynamik in Apfelanlagen zu erheben, wurden erfolgreich gelbe Klebefallen als alleinstehende Methode eingesetzt (Garcia *et al.* 2014; Miñarro *et al.* 2016) ebenso aber auch in Kombination mit Klopfrichtern (Tedeschi *et al.* 2002). Nicht nur Apfelanlagen, sondern auch Weißdorn wurde mit gelben Klebefallen beprobt (Tedeschi *et al.* 2009).

C. melanoneura Fänge auf gelben Klebefallen setzen sich verstärkt aus Männchen zusammen. Dies lässt sich auf einen früheren Einflug männlicher Tiere in die Apfelanlage und ein aktiveres

Le trappole cromotropiche gialle generalmente catturano i maschi di *C. melanoneura* all'inizio della stagione, ovvero quando iniziano a verificarsi gli spostamenti dai siti di svernamento ai frutteti e vi è un aumento di spostamenti dovuto alla ricerca dei partner per la riproduzione, mentre registrano un'attività di volo ridotta delle femmine durante le fasi di deposizione delle uova (Tedeschi *et al.* 2002). Chireceanu e Fată (2012), tramite campionamenti con trappole cromotropiche gialle, hanno indicato un periodo di attività degli individui più lungo rispetto ai monitoraggi fatti con il frappege, questi tempi corrispondevano a 2-3 settimane per gli adulti svernanti e a 1-2 settimane per gli adulti di nuova generazione di *C. melanoneura*. Per identificare o analizzare ulteriormente gli insetti catturati, questi possono essere staccati dalle trappole collose utilizzando esano, acetone o solventi commerciali come Bio-Clear (Bio-Optica, Milano, Italia). Comunque si deve sempre tener presente che i dati ottenuti dalle trappole cromotropiche sono cumulativi (1 o 2 settimane di cattura), mentre battendo le branche vi è un dato istantaneo della cattura e, per questa ragione, non è possibile fare un confronto diretto tra i due metodi di campionamento.

Sweep-net (retino entomologico)

I campionamenti con il retino entomologico vengono periodicamente effettuati per monitorare la presenza delle psille del melo sul cotico

Partnersuchverhalten der Männchen zurückführen. Des Weiteren ist die Flugaktivität von eierlegenden Weibchen vermindert (Tedeschi *et al.* 2002). Chireceanu und Fată (2012) zeigten, dass mittels gelben Klebefallen eine länger anhaltende Aktivität von *C. melanoneura* Adulten nachgewiesen werden konnte als mittels Klopfrichter: überwinterte Adulte wurden 2 bis 3 Wochen und junge Adulte der neuen Generation 1 bis 2 Wochen länger in den Anlagen gefunden. Zur taxonomischen Identifizierung oder Konservierung für weitere Analysen können gefangene Insekten mit Hexan, Aceton oder handelsüblichen Lösungsmitteln wie Bio-Clear (Bio-Optica, Mailand, Italien) von Klebefallen abgelöst werden. Es sollte darauf hingewiesen werden, dass die durch gelbe Klebefallen gewonnenen Daten kumulativ sind (1 oder 2 Wochen der Erfassung), während die Probenahme mittels Klopfrichter Stichproben liefert. Ein direkter Vergleich von Ergebnissen, die mit unterschiedlichen Methoden erhoben wurden ist daher nicht möglich.

Netz/Kescher

Regelmäßig werden Psylliden zu Forschungszwecken mit dem Kescher gefangen, um so deren Präsenz auf dem Unterwuchs in Apfelanlagen zu überwachen. Eine Untersuchung von Forno *et al.* (2002) wurde in drei aufeinander folgenden Jahren mit 50 Schlägen pro Obstanlage durchgeführt. Die Autoren dieser Studie berichteten,

erboso all'interno dei frutteti (Forno *et al.* 2002). Dopo aver effettuato campionamenti di questo tipo per tre anni consecutivi su 50 sfalci con il retino per frutteto, è stato riportato che le specie di psille rinvenute sul cotico erboso tra i filari sono le stesse catturate sulle vicine piante di melo. Inoltre esse non vengono più catturate sulle piante erbacee e non lasciano progenie su tali piante fino al volo per lasciare i meli. Il retino entomologico viene anche utilizzato per campionare le psille sulle conifere durante il periodo di svernamento. Per questo scopo viene utilizzato un retino con un manico allungabile, necessario per raggiungere le parti più alte delle piante in cui risiedono le psille (Čermák e Lauterer 2008; Pizzinat *et al.* 2011) (Fig. 14).

Ispezioni visive, battitura delle branche e retino entomologico consentono di catturare insetti viventi che possono essere utilizzati in ulteriori esperimenti (per esempio prove di trasmissione) e/oppure analisi molecolari.



Figura 14

L'uso di un retino entomologico in inverno

Abbildung 14

Gebrauch eines entomologischen Netzes mit Teleskopgriff

dass in den Apfelanlagen die gleichen Psyllidenarten wie im Unterwuchs in benachbartem Gestrüpp gefunden wurden. Es konnte jedoch nicht nachgewiesen werden, dass die Psylliden auch Nachkommen auf dem Unterwuchs produzierten. Der Kescher wird auch verwendet, um das Vorkommen von *Cacopsylla* auf Koniferen, dem Winterwirt, zu untersuchen; diese Art des Monitorings wird während der Überwinterung wie auch während der Übersommerung durchgeführt. Zu diesem Zweck ist ein Kescher mit Teleskopgriff erforderlich, um auch höhere Bereiche in der Baumkrone zu erreichen (Čermák und Lauterer 2008; Pizzinat *et al.* 2011) (Abb. 14).

Mittels Sichtbonituren, Klopfrichter und Kescher werden Insekten lebend gefangen. Diese können dann für weitere Versuche (z.B. Übertragungsversuche) und molekularbiologische Analysen verwendet werden.

Strategie di controllo dei vettori

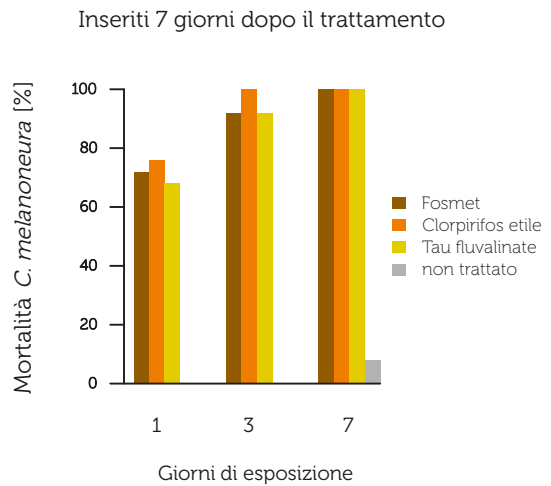
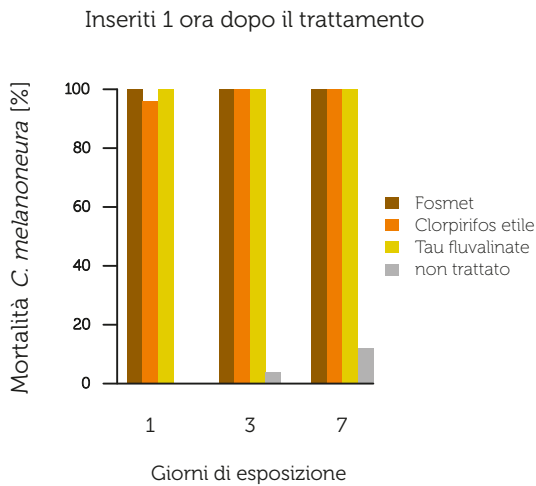
La scoperta che le psille fossero i vettori del fitoplasma del melo ha cambiato la gestione del meieto in termini di trattamenti. Le specie *C. picta* e *C. melanoneura*, precedentemente trascurate, sono state spostate al centro dell'attenzione dei coltivatori, che hanno cominciato a combatterle con ripetuti trattamenti chimici (Jarausch e Torres 2014). La lotta contro i vettori e l'estirpo di piante infette ha portato ad un abbattimento delle popolazioni delle psille e a una diminuzione di presenza degli scopazzi in diverse regioni.

Baldessari *et al.* (2017) hanno rivelato l'efficacia di diversi insetticidi contro gli psillidi svernanti vettori di AP. Tali autori hanno documentato la caratterizzazione di agrofarmaci per quanto riguarda l'efficacia e la persistenza dei loro principi attivi allo scopo di sostituire quelli con un profilo eco-tossicologico sfavorevole. Per questo scopo, sono state svolte nel corso degli anni prove di pieno campo e di semi-campo valutando una quindicina di principi attivi a differenti tempistiche di trattamento, tra cui alcuni formulati in via di registrazione. Le figure 15 e 16 riassumono i risultati ottenuti con alcuni prodotti selezionati nelle prove di semi-campo del 2015. In questo caso, dai risultati si evince che per entrambe le specie tutti gli insetticidi causano un elevato tasso di mortalità delle forme svernanti anche a sette giorni dopo l'esposizione, manifestando quindi una

Strategien zur Vektorbekämpfung

Schwere Ausbrüche der Apfeltriebsucht in ganz Europa erhöhten den Handlungsdruck auf die Obstbauern. Nachdem die beiden Hauptvektoren identifiziert wurden, konnten Strategien zur Bekämpfung der Schädlinge entwickelt werden. Die bislang vernachlässigten Insekten *C. picta* und *C. melanoneura* rückten in den Mittelpunkt der Aufmerksamkeit der Obstbauern und diese begannen, Pflanzenschutzmittel zur Eindämmung einzusetzen (Jarausch und Torres 2014). Die Bekämpfung der Vektoren führte zu einem Rückgang der Psyllidenpopulationen. Eine Strategie zur Eindämmung des Pathogens ist die Rodung infizierter Pflanzen, was zu einem Rückgang des Apfeltriebsucht-Befalls in den verschiedenen Regionen führte.

Baldessari *et al.* (2017) untersuchten die Effizienz mehrerer Insektizide gegen überwinterte Adulte der Apfelsylliden. Sie charakterisierten die Wirkstoffe hinsichtlich ihrer Wirksamkeit und Persistenz mit dem Ziel, Alternativen für handelsübliche Substanzen mit ungünstigem ökotoxikologischem Profil zu finden. Zu diesem Zweck wurden im Laufe der Jahre Vollfeld- und Halbfeldtests durchgeführt. Bei diesen Tests wurden etwa 15 Wirkstoffe zu verschiedenen Behandlungszeitpunkten bewertet, darunter auch einige Mittel mit neuen Formulierungen. Die Abbildungen 15 und 16 fassen die Ergebnisse



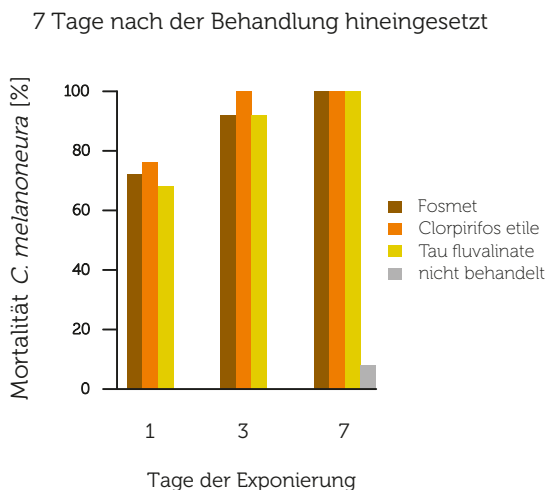
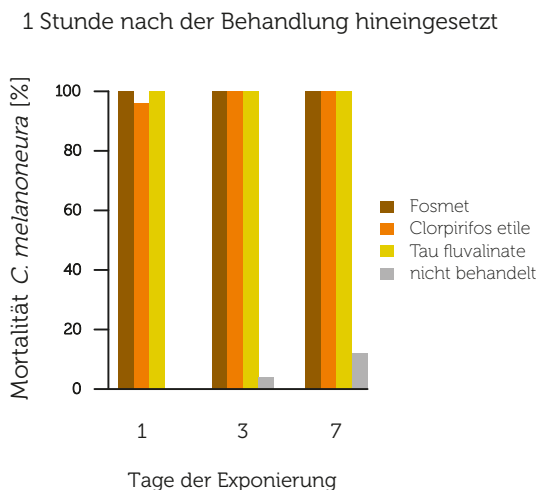
buona persistenza. Inoltre, gli agrofarmaci sono stati validati anche in termini di selettività culturale ed effetti collaterali nei confronti degli organismi utili.

Un approccio alternativo è rappresentato dall'uso di particelle inerti, come il caolino, che agiscono creando un film sulla superficie vegetale che inibisce l'alimentazione e lo spostamento degli insetti sulle piante, e in seconda misura, impedisce la trasmissione di agenti pa-

Figura 15
Mortalità di adulti svernanti di *C. melanoneura* (%) inseriti un'ora e sette giorni dopo il trattamento con diversi insetticidi e persistenza valutata a uno, tre e sette giorni di esposizione

zusammen, die in einigen ausgesuchten Semi-Feldversuchen in der Provinz Trient durchgeführt wurden. Die Ergebnisse zeigen, dass alle getesteten Insektizide bei *C. picta* und *C. melanoneura* Remigranten auch sieben Tage nach Behandlung zu einer hohen Mortalität führen. Darüber hinaus wurden diese Agropharmazeutika auch in Bezug auf ihre Anwendbarkeit und die Nebenwirkungen auf Nützlinge validiert.

Abbildung 15
Mortalität von überwinterten Adulten (%) von *C. melanoneura*, die eine Stunde und sieben Tage nach der Behandlung von Apfelpflanzen mit diversen Insektiziden aufgesetzt wurden und die Persistenz wurde nach ein, drei und sieben Tagen aufgenommen



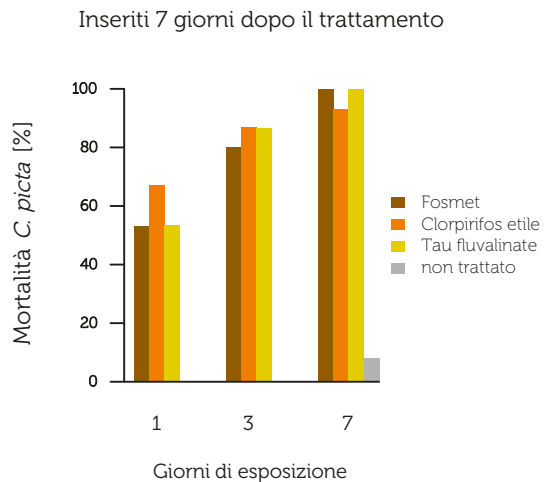
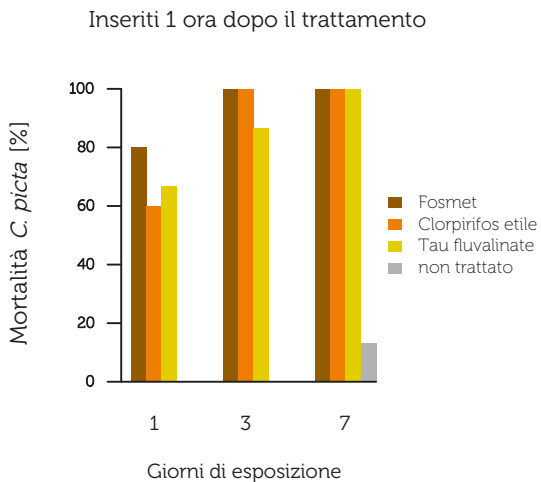
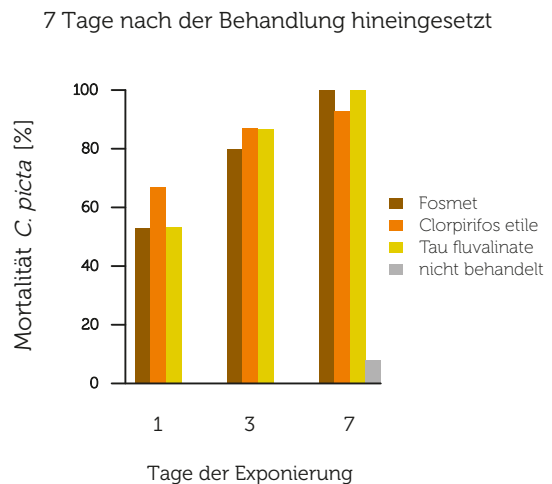
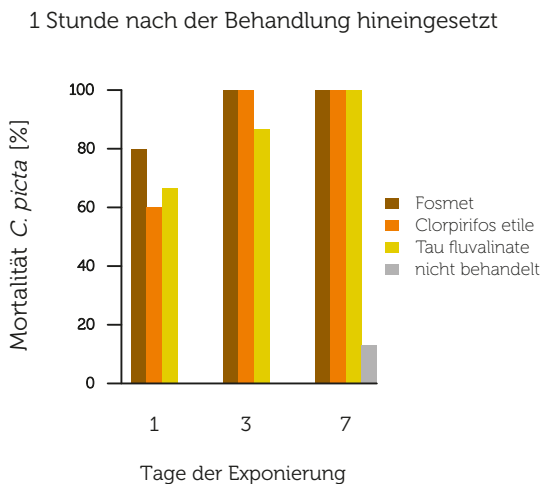


Figura 16
Mortalità di adulti svernanti di *C. picta* (%) inseriti un'ora e sette giorni dopo il trattamento con diversi insetticidi e persistenza valutata a uno, tre e sette giorni di esposizione

togeni tramite insetti vettori. L'uso del caolino era già stato proposto come alternativa agli insetticidi ad ampio spettro utilizzati contro la psilla del pero *C. pyri* (Pasqualini *et al.* 2002; Daniel *et al.* 2005; Eler e Cetin 2007; Saour *et al.* 2010) e la sua efficacia è stata dimostrata contro *C. melanoneura* (Tedeschi *et al.* 2007a; 2007b). Trattamenti con caolino nel tardo inverno hanno ridotto sensibilmente il numero di uova deposte e di conseguenza di ninfe sviluppate. Inoltre, deve

Abbildung 16
Mortalität von überwinterten Adulten (%) von *C. picta*, die eine Stunde und sieben Tage nach der Behandlung von Apfelpflanzen mit diversen Insektiziden aufgesetzt wurden und die Persistenz wurde nach ein, drei und sieben Tagen aufgenommen

Ein alternativer Ansatz zur Reduktion von Psyllidenpopulationen in den Anlagen besteht in der Verwendung eines Repellents, wie z.B. Kaolin. Durch die Bildung eines Kaolin-Films werden die Schädlinge daran gehindert, an der Pflanze zu saugen oder sich auf der Pflanze zu bewegen. Durch den eingeschränkten Kontakt zwischen Insekt und Pflanze wird auch die Übertragung des Pflanzenpathogens verhindert. Verarbeitetes Kaolin wurde bereits als Alternative



essere tenuto in conto il fatto che le particelle di caolino non sono un insetticida, ma un coadiuvante e per questo motivo può essere utilizzato anche in agricoltura biologica.

Negli ultimi anni c'è stato un particolare interesse per le strategie di controllo innovative basate sullo sviluppo di trappole specie-specifiche per il monitoraggio e la cattura massale di diverse specie di insetti vettori di fitoplasmi di piante da frutto, tra cui *C. melanoneura* e *C. picta* (Jarausch e Torres 2014). In particolare, nel sistema AP, l'infechimico prodotto dalle piante infette è attrattivo per entrambi i sessi degli psillidi, per cui potrebbe essere possibile sviluppare sistemi di cattura di massa per un controllo sostenibile dei vettori. Inoltre, per *C. melanoneura* potrebbero essere identificati composti volatili che modificano il comportamento, ma ad oggi quelli conosciuti non sono specie-specifici. La possibilità di combinare composti attrattivi da utilizzare nelle trappole come esche artificiali per il monitoraggio e per la cattura di massa con composti repellenti da utilizzare in complesse strategie push-and-pull è promettente (Eben e Gross 2013).

zu Breitbandinsektiziden gegen den europäischen Birnenblattsauer *C. pyri* eingesetzt (Pasqualini *et al.* 2002; Daniel *et al.* 2005; Erler und Cetin 2007; Saour *et al.* 2009) und seine Wirksamkeit wurde auch gegen *C. melanoneura* nachgewiesen (Tedeschi *et al.* 2007a; 2007b). Spätwinterliche Behandlungen mit Kaolin konnten die Anzahl der gelegten Eier und damit die Anzahl der Nymphen reduzieren. Da Kaolin kein Insektizid, sondern ein Adjuvans (Hilfsstoff) ist, kann es auch im ökologischen Landbau eingesetzt werden.

Seit einigen Jahren hat sich das Interesse an innovativen Bekämpfungsstrategien verstärkt. Der Schwerpunkt liegt auf der Entwicklung von artenspezifischen Fallen für *C. melanoneura* und *C. picta*, die zum Monitoring und zum Massenfang eingesetzt werden können (Jarausch und Torres 2014). Insbesondere im Pathosystem der Apfeltriebsucht sind pflanzliche Pheromone (gebildet von infizierten Bäumen) für beide Geschlechter der Psylliden attraktiv, sodass es möglich sein könnte Massenfangsysteme für eine nachhaltige Vektorkontrolle zu entwickeln. Auch für *C. melanoneura* konnten potenziell verhaltensändernde Wirkstoffe identifiziert werden, die allerdings nicht artspezifisch sind. Die Möglichkeit Lockstoffe mit Repellents als Push-Pull-Strategie zu kombinieren ist vielversprechend (Eben und Gross 2013).

Sviluppo di strategie di controllo sostenibili

Controllo biologico: microrganismi simbiotici e trasmissibilità del patogeno

I batteri sono microrganismi ubiquitari in tutti gli insetti e possono influenzare drammaticamente l'ecologia del loro ospite (Dale e Moran 2006). Le conseguenze di queste interazioni possono variare in un continuum che va dal mutualismo al parassitismo. Ad un estremo, endosimbionti primari possono influire positivamente sulla fitness del loro ospite fornendo nutrienti essenziali o proteggendoli dai parassiti. La maggior parte di questi simbiotici sono quindi necessari per lo sviluppo dei loro ospiti (Douglas 2016). All'altro estremo, i simbiotici secondari possono influire negativamente sulla fitness dei loro ospiti (Engelstädter e Hurst 2009). Essendo ereditati maternamente, essi possono modificare la riproduzione dei loro ospiti attraverso le femmine per migliorare la propria fitness (Werren *et al.* 2008). Questi endosimbionti di solito non sono richiesti dall'ospite per sopravvivere, e nella maggior parte dei casi hanno un impatto negativo sulla sua fitness (Douglas 2011).

L'adattamento a specifiche piante ospiti deriva da carenze nutrizionali che devono essere compensate da simbiotici obbligati che forniscono sostanze nutritive mancanti. Pertanto, gli endosimbionti

Entwicklung nachhaltiger Kontrollstrategien

Biologische Kontrolle: mikrobielle Symbionten und ihre Rolle bei der Phytoplasmen übertragung

Mikroorganismen sind bei Insekten allgegenwärtig und können die Ökologie ihres Wirtes stark beeinflussen (Dale und Moran 2006). Die Folgen dieser Wechselwirkungen reichen von Mutualismus bis Parasitismus. Im Extremfall können primäre Endosymbionten die Fitness ihres Wirtes durch die Bereitstellung essentieller Nährstoffe positiv beeinflussen oder vor Parasiten schützen. Die meisten dieser Endosymbionten werden daher für die Entwicklung ihrer Wirte benötigt (Douglas 2016). Auf der anderen Seite können sekundäre Endosymbionten die Leistungsfähigkeit ihrer Wirte negativ beeinflussen (Engelstädter und Hurst 2009). Durch maternale Vererbung modifizieren sie die Reproduktion ihrer Wirte dahin, dass die Nachkommen weiblich sind, um ihre eigene Leistungsfähigkeit zu verbessern (Werren *et al.* 2008). Diese Endosymbionten werden vom Wirt in der Regel nicht benötigt und wirken sich in den meisten Fällen negativ auf seine Leistungsfähigkeit bzw. Fitness aus (Douglas 2011). Die Anpassung an bestimmte Wirtspflanzen führt zu Ernährungsmängeln, die durch obligate Endosymbionten ausgeglichen werden müssen, indem die Endosymbionten die fehlenden, aber essentielle

primari sono ubiquitari nelle specie erbivore di emitteri e forniscono nutrienti essenziali che mancano nella fonte alimentare (Baumann 2005). Il gammaproteobatterio *Carsonella ruddii* è un endosimbionte primario che sembra essere presente in tutte le specie di psillidi (Thao *et al.* 2000). Poiché le psille si nutrono di linfa ricca di zuccheri e povera di aminoacidi, questo endosimbionte sintetizza i nutrienti essenziali mancanti nella loro dieta (Baumann 2005). Inoltre, molte psille sono infettate da vari endosimbionti secondari con ruoli funzionali sconosciuti (Sloan e Moran 2012).

L'impatto degli endosimbionti sugli ospiti offre la possibilità di sfruttare le caratteristiche al fine di sviluppare strumenti per il controllo degli insetti parassiti. Gli endosimbionti possono essere utilizzati per influenzare negativamente la fitness dell'ospite o per ridurre l'efficacia come vettore della malattia (Arora e Douglas 2017). Ad esempio, l'endosimbionte *Wolbachia* ha dimostrato di essere in grado di ridurre direttamente le popolazioni di insetti dannosi e di impedire la replicazione dei virus all'interno dei suoi vettori (McGraw e O'Neill 2013). Zanzare infette da *Wolbachia* sono attualmente in fase di rilascio sul campo per sopprimere la trasmissione della dengue (Hoffmann *et al.* 2011). La diversità degli endosimbionti presenti nelle specie vettori di fitoplasmi offre un'interessante opportunità per studiare i meccanismi di controllo della trasmissione dei fitoplasmi basati sulla simbiosi (Alma *et al.* 2009).

Nährstoffe liefern. Daher sind primäre Endosymbionten in pflanzenfressenden Hemiptera-Arten allgegenwärtig (Baumann 2005). Das Gammaproteobakterium *Carsonella ruddii* ist ein primärer Endosymbiont, der in allen Arten von Psylliden vorhanden zu sein scheint (Thao *et al.* 2000). Da sich Psylliden von zuckerreichem, aber amino-säurearmem Phloem-Saft ernähren, synthetisiert dieser Endosymbiont essentielle Nährstoffe, die in der Insektennahrung fehlen (Baumann 2005). Darüber hinaus sind viele Psylliden von verschiedenen sekundären Endosymbionten mit bisher unbekanntem funktionellen Rollen infiziert (Sloan und Moran 2012).

Die Auswirkungen von Endosymbionten auf ihre Wirte bieten die Möglichkeit von symbiont-basierter Strategie zur Bekämpfung von Schädlingen. Endosymbionten können verwendet werden, um die Leistungsfähigkeit des Wirtes negativ zu beeinflussen oder seine Übertragungsfähigkeit von Krankheiten zu reduzieren (Arora und Douglas 2017). So hat sich beispielsweise gezeigt, dass der Endosymbiont *Wolbachia* in der Lage ist, die Abundanz von Schädlinginsekten zu verringern und Viren an ihrer Replikation im Vektor zu hindern (McGraw und O'Neill 2013). Mit *Wolbachia* infizierte Stechmücken werden zurzeit im Feld ausgebracht, um die Übertragung von Dengue-Erregern zu hemmen (Hoffmann *et al.* 2011). Die Vielfalt der Endosymbionten in den Insektenvektoren bietet eine interessante Möglichkeit, symbiont-basierte Kontrollmechanismen der Phyto-

Studi di trascrittomica e metabolomica sono stati condotti per determinare le interazioni tra 'Ca. P. mali' ed il suo vettore *C. melanoneura* (Weil *et al.* in preparazione). È stato scoperto che il patogeno è in grado di interferire sul comportamento dell'ospite, influenzando prevalentemente il funzionamento del sistema nervoso e dei ritmi endogeni. Inoltre, analisi metaboliche hanno rivelato una significativa alterazione dei livelli di carboidrati e polioli in seguito all'infezione di 'Ca. P. mali', determinando così uno squilibrio metabolico nell'insetto. Tali risultati suggeriscono che l'infezione di 'Ca. P. mali' può avere un impatto rilevante sulla fisiologia e sul comportamento dell'insetto vettore, e di conseguenza anche sulla sua capacità di trasmettere il fitoplasma. Quindi una conoscenza approfondita delle complesse dinamiche che regolano il sistema pianta-vettore-patogeno potrebbe aprire la strada allo sviluppo di innovative strategie di controllo biologico della malattia degli scozzesi del melo.

Controllo biotecnologico: la comunicazione intraspecifica e interspecifica

Segnali chimici, acustici e visivi possono essere usati dagli insetti per scambiare informazioni o coordinare complessi comportamenti di corteggiamento (Lubanga *et al.* 2016). È stato solo in tempi relativamente recenti che segnali chimici intraspecifici, sono stati descritti

plasmenübertragung zu untersuchen (Alma *et al.* 2010). Mittels transkriptomischer und metabolomischer Ansätze wurden die Auswirkungen einer 'Ca. P. mali' Infektion auf die Physiologie von *C. melanoneura* untersucht (Weil *et al.*, i. Vorb.). Es wurde festgestellt, dass der Erreger in der Lage ist, rhythmische Prozesse zu modulieren, vor allem durch die Beeinflussung der Leitbahnen des Nervensystems, wobei er auf Eigenschaften abzielt, die mit Phototransduktion, Fortbewegung, Stoffwechsel und Keimzellenentwicklung verbunden sind. Darüber hinaus zeigten Stoffwechselanalysen, dass sich der Kohlenhydrat- und Polyolspiegel bei einer 'Ca. P. mali' Infektion erheblich verändert und zu einem metabolischen Ungleichgewicht im Insekt führt. Diese Veränderung hängt wahrscheinlich mit einer Änderung des Verhaltens und der Fähigkeit zur Übertragung des Phytoplasmas zusammen. Diese Ergebnisse verdeutlichen die Komplexität der Dynamik dieses Pflanzen-Vektor-Erregersystems und können den Weg für die Entwicklung neuartiger biologischer Strategien zur Bekämpfung der Apfeltriebsucht ebnen.

Biotechnologische Kontrolle: intraspezifische und interspezifische Kommunikation

Insekten können chemische, visuelle und akustische Modalitäten nutzen um Informationen auszutauschen und komplexe Balzverhalten zu koordinieren (Lubanga *et al.* 2016). Männchen verschiedener

per avere un ruolo nell'attrazione sessuale delle psille (feromoni sessuali) (Soroker *et al.* 2004). Ad oggi, si è dimostrato che i maschi di quattro specie di psille vengono attratti da semiochimici prodotti dalle femmine, tra queste specie ci sono *Cacopsylla bidens* (Šulc 1907), *Cacopsylla pyricola* (Förster 1948), *Bactericera cockerelli* (Šulc 1909) e *Diaphorina citri* (Kuwayama 1908). Per esempio, Guédot *et al.* (2009) hanno trovato che le femmine di *C. pyricola* producono grandi quantità di 13-metilheptacosane, che è attrattivo per i maschi sia in laboratorio che attraverso prove in campo. Questo ha fornito la prima evidenza che i feromoni sessuali di una femmina sono capaci di attrarre maschi di psille da piante ospiti limitrofe. Utilizzando un approccio simile, l'acido dodecanoico è stato identificato come semiochimico della femmina attrattivo per il maschio di *D. citri* (Mann *et al.* 2013). Dopo la ricerca e le attività di riconoscimento, il corteggiamento è generalmente breve e sembra essere mediato da una combinazione di idrocarburi epicuticolari e segnali vibrazionali diffusi via substrato.

Come accennato precedentemente, anche per quanto riguarda la comunicazione interspecifica, *C. picta* e *C. melanoneura* utilizzano segnali chimici volatili per l'identificazione delle loro piante ospiti (Gross 2011). Inoltre, 'Ca. P. mali' ha evoluto meccanismi di manipolazione della fisiologia della pianta ospite e indirettamente del comportamento del vettore attirando maggiormente *C. picta* su

Psyllidenarten werden von den von Weibchen produzierten Botenstoffen angezogen, dies wurde bei *Cacopsylla bidens* (Šulc 1907), *Cacopsylla pyricola* (Förster 1848), *Bactericera cockerelli* (Šulc 1909) und *Diaphorina citri* (Kuwayama 1908) beobachtet. So produzieren beispielsweise die Weibchen von *C. pyricola* deutlich größere Mengen an 13-Methylheptacosan als Männchen. 13-Methylheptacosan ist eine chemische Verbindung, die als Lockstoff für Männchen bekannt ist (Guédot *et al.* 2009). Dies war der erste Nachweis eines weiblichen Pheromons, das männliche Psylliden von benachbarten Wirtspflanzen anlockt. Mit einem ähnlichen Ansatz wurde Dodekansäure als Botenstoff der Weibchen identifiziert, welcher männliche *D. citri* anlockt (Mann *et al.* 2013). Nach dem Suchen und Erkennen ist die Balz in der Regel kurz. Vermutlich werden eine Kombination aus epikutikulären Kohlenwasserstoffen und substratgebundenen Schwingungssignalen zur Werbung eingesetzt. Erst seit kurzem weiß man, dass intraspezifische semiochemische Signale eine Rolle bei der Partnersuche von Psylliden spielen (Soroker *et al.* 2004).

Ähnlich wie bei interspezifischer Kommunikation reagieren *C. picta* und *C. melanoneura* auf chemische Reize zur Identifizierung ihrer Wirtspflanzen (Gross 2011). Darüber hinaus hat 'Ca. P. mali' Mechanismen entwickelt, die nicht nur die Pflanzenphysiologie, sondern auch indirekt das Vektorverhalten manipulieren. Infizierte Pflanzen werden auf diese Weise attraktiver für *C. picta* (Mayer *et al.*

piante infette per scopi alimentari (Mayer *et al.* 2008a; 2008b). Questo fenomeno di coevoluzione aumenta la probabilità di acquisizione del fitoplasma da parte del vettore e successivamente la sua diffusione. Al contrario, *C. picta* preferisce ovideporre su piante sane, forse a causa di effetti negativi dei fitoplasmi sullo sviluppo della prole (Mayer *et al.* 2011). Il principale composto volatile responsabile dell'attrazione del vettore su piante infette è stato identificato come β -cariofillene - un sesquiterpene. Ora è in fase di valutazione per lo sviluppo di trappole utili per monitoraggio e/o cattura massale (Weintraub e Gross 2013). Al contrario, *C. melanoneura* sembra non reagire alla presenza di questo composto sesquiterpene (Eben e Gross 2013).

I segnali acustici tra insetti possono essere suddivisi in due categorie a seconda del mezzo di trasmissione: segnali via aerea (es. Cicadoidea, Grylloidea, Tettigoniidae) e segnali provenienti dal

Figura 17

Indagine al microscopio elettronico a scansione (SEM) su femmina di *C. melanoneura*
 A) torace e creste ascellari dell'ala posteriore (axc2, axc3), mesopostnotum (pnt2);
 B) particolare della cresta ascellare B;
 C) particolare dell'ala posteriore (A2)
 (R. Kostanjšek/T. Oppedisano)

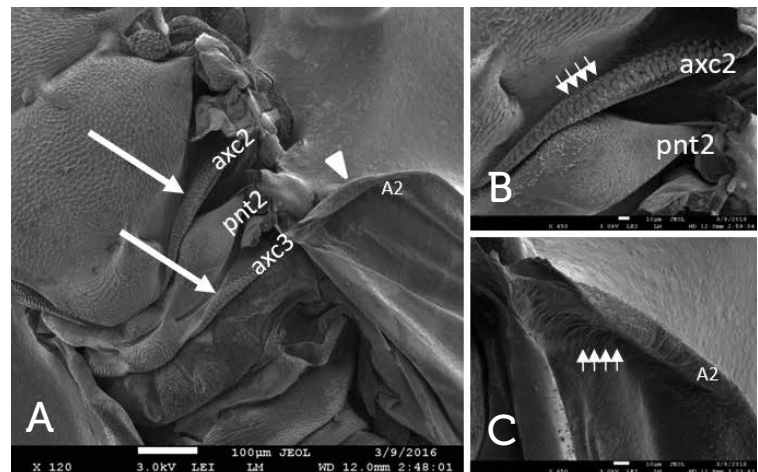


Abbildung 17

Rasterelektronenmikroskopische (REM) Untersuchung eines *C. melanoneura* Weibchens
 A) Thorax und Käämme in der Achsel des Hinterflügels (axc2, axc3), Mesopostnotum (pnt2);
 B) Details der Käämme in der Achsel B;
 C) Detail der Hinterflügel (A2)
 (R. Kostanjšek/T. Oppedisano)

2008a; 2008b). Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit das Insekten sich infizieren und sich dadurch '*Ca. P. mali*' schneller ausbreiten kann. Im Gegensatz dazu bevorzugt *C. picta* die Eiablage an gesunden Bäumen, vielleicht aufgrund der schädlichen Auswirkungen der Phytoplasmen auf die Nachkommen (Mayer *et al.* 2011). Das wichtigste Volatil, welches mittels Headspace-Analyse aus Proben von infizierten Bäumen identifiziert wurde, ist das Sesquiterpen β -Caryophyllen. Es macht infizierte Bäume für den Vektor attraktiv. Derzeit wird β -Caryophyllen für die Entwicklung von Fallen zum Monitoring und/oder des Massenfangs getestet (Weintraub und Gross 2013). Jedoch reagierte *C. melanoneura* nicht auf dieses Sesquiterpen (Eben und Gross 2013).

Akustische Signale unter Insekten können je nach Übertragungsmedium in zwei Kategorien eingeteilt werden: Luftsignale (z. B. Cicadoidea, Grylloidea, Tettigoniidae) und substratgebundene Schwingungssignale (z. B. Psylloidea, Chrysopidae) (Liao und Yang 2015). Psylloidea nutzen substratgebundene Signale während der Paarung

substrato solido (es. Psylloidea, Chrysopidae) (Liao e Yang 2015). Nella superfamiglia Psylloidea, i segnali provenienti dal substrato svolgono una funzione per accoppiamento e riconoscimento specifico. Maschi e femmine di psille di solito eseguono duetti reciproci durante il corteggiamento (Tishechkin 2005; Percy *et al.* 2006; Eben *et al.* 2014; Liao e Yang 2015). Le psille infatti sono in grado di produrre vibrazioni spostando rapidamente le ali che presentano una fila di creste a ridosso della vena anale, che sfregano contro delle strutture simili a creste presenti in sporgenze su meso- e meta-torace (Taylor 1985) (Fig. 17).

Le caratteristiche del segnale, come lunghezza di chiamata, numero di impulsi e latenza di risposta, sono utilizzati per il riconoscimento di specie e di genere (Lubanga *et al.* 2014). Recentemente, sono stati registrati i primi segnali di comunicazione vibrazionale emessi durante il corteggiamento dalle due psille del melo (Oppedisano *et*

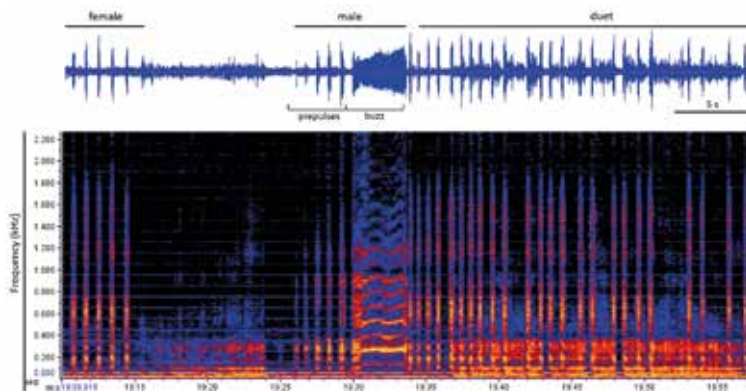


Figura 18

Spettrogramma dei segnali vibrazionali di *C. picta* registrati durante il corteggiamento. Il segnale femminile è una sequenza di impulsi; il segnale maschile consiste in una serie di preimpulsi e un ronzio

Abbildung 18

Aufgezeichnetes Spektrogramm der Schwingungssignale von *C. picta* während des Balzverhaltens. Das weibliche Signal ist eine Abfolge von Impulsen; das männliche Signal besteht aus einer Reihe von Vorimpulsen und einem Summen

und zur Art spezifischen Erkennung. Die männlichen und weiblichen Psylliden führen in der Regel wechselseitige Duette während des Balzens durch (Tishechkin *et al.* 2006; Percy *et al.* 2006; Eben *et al.* 2015; Liao und Yang 2015). Psylliden können durch schnelle Bewegungen ihrer Vorderflügel, die mit einer einzelnen Reihe von Kämmen auf der Analvene bestückt sind, Vibrationen erzeugen, indem sie gegen ähnliche Strukturen von hervorstehenden Kämmen auf dem Meso- und Metathorax reiben (Taylor 1985) (Abb. 17).

Signaleigenschaften wie Ruflänge, Pulszahl und Antwortlatenz dienen der Arten- und Geschlechtererkennung (Lubanga *et al.* 2014). Vor kurzem wurden mittels Laservibrometer Vibrationssignale der beiden Insektenvektoren der Apfeltriebsucht während der Balz aufgenommen (Oppedisano *et al.* 2016; 2019a). Es wurde gezeigt, dass Weibchen von *C. picta* die Kommunikation auf der Wirtspflanze initiieren, indem sie eine Reihe von Schwingungsimpulsen aussenden, gefolgt von einem Duett aus männlichem Ruf und weiblicher

al. 2016; 2019a). È stato visto che le femmine di *C. picta* avviano la comunicazione sulla pianta ospite mediante emissione di treni di impulsi, che vengono poi seguiti da un duetto che consiste in una chiamata del maschio e una risposta della femmina (Fig. 18). Per quanto riguarda *C. melanoneura*, nonostante il segnale emesso non sia stato completamente descritto, è stata accertata l'esistenza di chiamate da parte dei maschi (Oppedisano *et al.* 2016; 2019a). Questa scoperta apre la strada per saggiare la possibilità di interferire nella formazione degli accoppiamenti delle psille del melo attraverso l'uso della comunicazione vibrazionale, basandosi su una strategia di controllo biotecnologica che è già in fase di sviluppo contro altri insetti nocivi per l'agricoltura (Eriksson *et al.* 2012; Polajnar *et al.* 2016; Nieri e Mazzoni 2017).

Antwort (Abb. 18). Trotz der bisher noch nicht beschriebenen Kommunikationsart von *C. melanoneura* wurde die Existenz männlicher Ruflaute nachgewiesen (Oppedisano *et al.* 2016; 2019a). Diese Ergebnisse ebneten den Weg für eine weitere alternative Schädlingsbekämpfung, bei der die Kommunikation zwischen den Vektorinsekten mit Schwingungssignalen gestört wird. Diese Methode wurde bereits zur Paarungsstörung bei anderen Insektenschädlingen eingesetzt (Eriksson *et al.* 2012; Polajnar *et al.* 2016; Nieri und Mazzoni 2018).

Modelli statistici per correlare i fattori ambientali agli scopazzi del melo

Monitorare gli insetti vettori di AP è al momento l'unico modo per determinare le strategie per la gestione degli scopazzi del melo. A causa dei costi per il lavoro in campo e per le analisi di laboratorio, questi monitoraggi vengono eseguiti solo in un numero limitato di appezzamenti e, a partire dai dati raccolti in questi siti, si prendono le decisioni necessarie per l'intera gestione locale. Tuttavia, le condizioni ambientali dei diversi meleti variano significativamente, variando così di conseguenza anche la loro attrattività nei confronti degli insetti vettori.

In Valsugana (Trentino), l'arrivo della psilla *C. melanoneura* può essere monitorato attraverso l'uso di un modello previsionale - sviluppato da Tedeschi *et al.* (2012) - che si basa sulla variazione di una temperatura soglia per area. Poiché l'ovideposizione avviene durante la fase di germogliamento delle piante, mentre i picchi di ovature e schiuse sono registrati prima della fioritura, conoscere la sincronia tra *C. melanoneura* e la fenologia della pianta ospite è importante poiché si presume che ci sia un collegamento tra queste e le temperature (Hodkinson 2009). Proprio per questo motivo è stato sviluppato un indice d'immigrazione per prevedere l'arrivo progressivo degli adulti svernanti dai siti di svernamento (Tedeschi *et al.* 2012).

Analyse von Umweltfaktoren der Apfeltriebsucht mit Hilfe statistischer Modelle

Derzeit bilden die Monitoring-Daten beider Vektoren die Grundlage zur Ausarbeitung von Schädlingsbekämpfungsstrategien. Aufgrund von kosten- und zeitaufwendigen Feld- und Laboranalysen wird das Vektormonitoring nur an einer begrenzten Anzahl von Standorten durchgeführt. Anhand dieser Daten werden Bekämpfungsstrategien verallgemeinert. Die Umweltbedingungen an den ausgewählten Standorten bzw. Apfelanlagen sind jedoch nicht alle in gleichem Maße für die Vektoren geeignet, so dass diese Verallgemeinerungen zu einem ineffektiven Schädlingsmanagement führen können.

Für das Gebiet der Valsugana (Provinz Trient) wurden Temperaturschwellenwerte bestimmt um das erste Auftreten von *C. melanoneura* vorherzusagen (Tedeschi *et al.* 2012). Die Eiablage beginnt mit Knospenaufbruch, während die Hauptzeit der Eiablage und das Schlüpfen der Nymphen an die frühe Blüte gekoppelt ist. Die Synchronität zwischen dem Wachstum der Wirtspflanze und dem Lebenszyklus von *C. melanoneura* ist wichtig und wird als temperaturabhängig angesehen (Hodkinson 2009). So wurde ein Immigrationsindex definiert, um den schrittweisen Einflug der überwinterten Adulten in die Apfelanlage vorherzusagen (Tedeschi *et al.* 2012). In den untersuchten Apfelanlagen beginnen die ersten Flugaktivitäten der Psylliden, wenn

Nelle aree prese in considerazione, si è visto che le psille iniziano a raggiungere i meleti quando la media della temperatura massima di sette giorni supera i 9,5°C o l'indice di immigrazione ha raggiunto la temperatura soglia. Questo indice, basato su temperature registrate nei frutteti, rappresenta un utile strumento per programmare i trattamenti insetticidi contro *C. melanoneura*. Sulla base del lavoro di Tedeschi *et al.* (2012) in Trentino, un modello previsionale basato sulla temperatura è stato sviluppato per *C. melanoneura* e *C. picta*, anche per i frutteti dell'Alto Adige (Panassiti *et al.* 2018). Tuttavia, questo modello presenta diversi limiti e l'applicabilità dei risultati richiede un'ulteriore valutazione. Inoltre, i risultati del modello basato sulla temperatura per la previsione della migrazione di *C. picta* e *C. melanoneura* hanno mostrato forti differenze già in un confronto geografico su piccola scala. Ciò indica che tutte le previsioni - anche se sono disponibili dati sufficienti - sono valide solo per aree geografiche molto piccole. I fattori geografici associati all'ubicazione dei siti invernali (ad esempio, l'orografia regionale, i principali flussi d'aria e la distanza dai meleti) possono influenzare in modo diverso il processo di migrazione delle psille e influenzarne la presenza o l'assenza. I modelli di distribuzione delle specie (noti anche come habitat models) hanno lo scopo di identificare e quantificare la relazione tra le variabili ambientali e una variabile di risposta (Guisan e Zimmermann 2000). Esempi di variabili di risposta nell'epidemiologia

entweder der Mittelwert der maximalen Temperatur am siebenten Tag über 9,5°C liegt oder der Immigrationsindex den Schwellenwert erreicht hat. Dieser Index, der auf den in den Obstanlagen gemessenen Temperaturen basiert, stellt ein nützliches Instrument dar, um die Zeitpunkte von Insektizidbehandlungen gegen *C. melanoneura* besser einschätzen zu können. Auf der Grundlage von Tedeschi *et al.* (2012) wurde für *C. melanoneura* und *C. picta* ein temperaturabhängiges Migrationsmodell entwickelt, um das erste Auftreten der Vektoren in Apfelanlagen in Südtirol vorherzusagen (Panassiti 2018). Dieses Modell ist jedoch nur begrenzt aussagefähig, und für die Anwendbarkeit der Ergebnisse müssen weitere Evaluationen durchgeführt werden. Darüber hinaus ergaben die Ergebnisse des Modells für *C. picta* und *C. melanoneura* bereits in einem kleinräumigen geographischen Vergleich starke Unterschiede. Dies deutet darauf hin, dass alle Vorhersagen - auch wenn genügend Daten verfügbar wären - nur für sehr kleine geografische Gebiete gelten. Geografische Faktoren, die mit dem Standort des Winterquartiers zusammenhängen (z.B. die regionale Höhenlage, die Haupt-Luftströmungen und die Entfernung zu den Apfelanlagen), wirken sich gegebenenfalls auf die Migration der Psylliden aus und können ihr Vorhandensein oder Fehlen beeinflussen. Habitatmodelle (auch bekannt als Artenverteilungsmodelle) zielen darauf ab, die Beziehung zwischen Umweltvariablen und einer Reaktionsvariablen zu identifizieren und zu quantifizieren (Guisan und

degli scopazzi del melo potrebbero includere presenza/assenza e abbondanza dei vettori, la quantità di fitoplasma nell'insetto vettore e la presenza/assenza di sintomi su melo. I predittori ambientali biotici e abiotici in genere vengono scelti per rappresentare le risorse (ad esempio le piante ospiti), i disturbi (ad esempio gli insetticidi) e i fattori limitanti (ad esempio la temperatura) (Guisan e Thuiller 2005). I risultati di questi modelli possono essere utili per migliorare le strategie di controllo degli scopazzi del melo in diversi modi. Ad esempio, forniscono informazioni indirette sul tipo di bosco preferito dai vettori come sito di svernamento. Questa informazione consentirebbe l'inserimento di data-logger nei boschi per monitorare la temperatura e stimare l'inizio del volo dei vettori dalle piante rifugio verso i frutteti. Inoltre, la caratterizzazione delle relazioni specie-ambiente permetterebbe di fare previsioni su larga scala e, in base a queste, di creare mappe di rischio.

Gli habitat models non sono da limitare ai soli vettori, ma possono anche essere applicati al patogeno e alla stessa malattia (Thébaud *et al.* 2006; Panassiti *et al.* 2015; 2017). Utilizzando l'inferenza bayesiana, Panassiti (2018) ha sviluppato un modello congiunto (ossia che stima simultaneamente le variabili che influenzano il vettore, i tassi d'infezione del vettore e i sintomi di AP sulle piante) per l'epidemiologia degli scopazzi del melo. Il modello ha permesso di tenere conto del rilevamento imperfetto dei sintomi AP stimando la probabilità

Zimmermann 2000). Beispiele für Reaktionsvariablen in der AP-Epidemiologie könnten beispielsweise die An- bzw. Abwesenheit und die Häufigkeit des Vektors, Infektionsraten des Insektenvektors und die An- bzw. Abwesenheit von AP-Symptomen an Apfelbäumen sein. Abiotische und biotische Umweltprädiktoren werden typischerweise so gewählt, dass sie Ressourcen (z. B. Wirtspflanzen), Störungen (z. B. Insektizide) und limitierende Faktoren (z. B. Temperatur) abbilden (Guisan und Thuiller 2005).

Die Ergebnisse statistischer Modelle können dazu beitragen, die Strategien zur Bekämpfung der Apfeltriebsucht auf verschiedene Weise zu verbessern. So können beispielsweise Informationen über die Waldtyppräferenz der Vektoren hilfreich sein, um Überwinterungsgebiete einzugrenzen. Für eine bessere Einschätzung des Beginns der Flugaktivität der Vektoren, könnten Temperaturlogger installiert werden. Darüber hinaus ermöglichen identifizierte Art-Umwelt Wechselbeziehungen flächendeckende Vorhersagen und darauf basierende Risikokarten. Habitatmodelle sind nicht auf Vektoren beschränkt, sondern können auch auf den Erreger und die Krankheit angewendet werden (Thébaud *et al.* 2006; Panassiti *et al.* 2015; 2017). Unter Verwendung der Bayes'schen Inferenz entwickelte Panassiti (2018) ein gemeinsames Modell für die Epidemiologie der Apfeltriebsucht (d. h. die gleichzeitige Einschätzung der Abhängigkeiten von Vektor, Phytoplasmeninfektionsraten des Vektors und AP-Symptomen von Apfelbäumen). Anhand

di rilevamento condizionale sul vero stato di infezione. Un fattore che interessa il rilevamento dei sintomi è da attribuire alle infezioni latenti, che si ripercuote in un aumento del numero di falsi negativi, e quindi, in un'inferenza scorretta del sistema. Perciò, Panassiti (2018) ha incluso nel modello una cosiddetta "informativa preventiva" che sfrutta i risultati sperimentali già esistenti sulle infezioni latenti di AP delle piante di melo (il 2,32 % e il 10,48 % a seconda dell'età della pianta, Baric *et al.* 2007), e permette di migliorare la stima della probabilità di rilevamento del patogeno nelle piante. I risultati preliminari di questo modello indicano che la probabilità di presenza dei vettori di AP e di piante sintomatiche è positivamente influenzata dall'aumento di altitudine e temperatura, mentre risulta essere negativamente influenzata dalle pratiche di difesa integrata. In conclusione, gli habitat models sono uno strumento utile per stabilire le relazioni specie-ambiente e per creare delle mappe di rischio. I risultati dei modelli possono contribuire di conseguenza a nuovi approfondimenti sull'epidemiologia degli scopazzi e consentire di sviluppare e adattare efficienti strategie di gestione.

des Modells konnte die unzureichende Erkennung von AP-Symptomen miteinbezogen werden, indem die Wahrscheinlichkeit der Symptomerkennung in Abhängigkeit vom tatsächlichen Infektionsstatus eingeschätzt wurde. Ein Faktor, der die Symptomerkennung beeinflusst, sind latente Infektionen, die vermutlich zu einer erhöhten Anzahl von falsch negativen Ergebnissen und damit zu einer verzerrten Schlussfolgerung des Systems führen. Daher schloss Panassiti (2018) eine so genannte informative A-priori-Verteilung mit ein, welche die vorhandenen Versuchsergebnisse über latente AP-Infektionen von Apfelbäumen nutzt (2,32 und 10,48 % je nach Alter der Apfelbäume Baric *et al.* 2007) und eine genauere Einschätzung der Erkennungswahrscheinlichkeit ermöglicht. Die vorläufigen Ergebnisse dieses Modells zeigten, dass die Wahrscheinlichkeiten für das Auftreten von AP-Vektoren und symptomatischen Bäumen durch eine steigende Höhenlage und Temperatur steigen, im Gegensatz dazu durch integrierten Schädlingsschutz sinken. Um die Aussagekraft des Modells zu verbessern ist ein umfangreicherer Datensatz, der über viele Jahre aufgebaut wurde, erforderlich. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Habitatmodelle ein nützliches Instrument sind, um die Wechselbeziehung zwischen Insektenarten und Umwelt abzubilden und somit Risikokarten zu erstellen. Die Modellergebnisse können daher zu neuen Erkenntnissen in der Epidemiologie der Apfeltriebsucht beitragen und die Entwicklung und Anpassung effizienter Bekämpfungsstrategien ermöglichen.

Fauna dell'agroecosistema melo e potenziali nuovi vettori

L'ordine degli emitteri comprende gruppi di insetti con specifici apparati boccali pungenti-succhianti; questa peculiarità ha conferito un effetto rilevante durante i processi evolutivi di radiazione adattativa di questo gruppo d'insetti (Goodchild 1966). Come detto più volte, i fitoplasmi sono organismi che vivono esclusivamente nel floema delle piante e per questo motivo possono essere acquisiti e trasmessi solo da insetti floemomizi. Le abitudini alimentari degli emitteri possono variare da fitofagi (la maggior parte delle specie) a predatori, compresi ectoparassiti ed ematofagi. I vettori di fitoplasmi devono nutrirsi selettivamente su specifici tessuti vegetali dove questi patogeni risiedono, e farlo con un comportamento definito "non distruttivo". Weintraub e Beanland (2006) hanno raccolto le caratteristiche richieste da una specie per essere considerata un efficiente vettore di fitoplasmi e, secondo questi autori, gli emitteri sono i principali candidati tra gli ordini degli insetti. Infatti, questi insetti condividono la caratteristica di essere emimetaboli e ninfe e adulti oltre ad avere un'alimentazione simile, condividono la stessa nicchia sulla pianta. Spesso sono entrambi ninfe e adulti a poter trasmettere i fitoplasmi. Inoltre, la loro alimentazione è di tipo non distruttivo, promuovendo l'inoculazione del patogeno nel

Fauna des Apfel-Agrarökosystems und potenzielle neue Vektoren

Die Ordnung der Hemiptera umfasst Insektengruppen mit spezifischen stechend-saugenden Mundwerkzeugen. Im Zuge verschiedener Evolutionsprozesse (z.B. der adaptiven Radiation) haben sich hochspezialisierte Arten herausgebildet (Goodchild 1966). Die Ernährungsgewohnheiten der Hemiptera reichen von der Phytophagie (bei der Mehrheit der Arten) bis hin zu Predationsverhalten, einschließlich Ektoparasitismus und Hämatophagie. Da der Lebensraum der Phytoplasmen innerhalb der Pflanze auf das Phloem beschränkt ist, können sie nur von phloemfressenden Insekten aufgenommen und übertragen werden. Phytoplasmenvektoren müssen sich spezifisch, selektiv und auf eine nicht-destruktive Weise von dem Pflanzengewebe ernähren, in dem sich der Krankheitserreger befindet. Weintraub und Beanland (2006) überprüften die Merkmale, die eine Insektenart zu einem erfolgreichen Phytoplasmavektor macht. Die Insektengruppe der Hemiptera sticht dabei besonders hervor. Insekten dieser Ordnung sind hemimetabolisch, d.h. Nymphen und Adulte ernähren sich ähnlich und teilen sich den gleichen physischen Ort. Oft können sowohl Nymphen als auch Adulte Phytoplasmen übertragen. Sie ernähren sich selektiv von bestimmten Pflanzengewebe, was sie zu potentiellen Vektoren von Krankheitserregern macht. Darüber hinaus

sistema vascolare della pianta senza danneggiare i tessuti conduttivi o suscitare risposte difensive. Inoltre, essi hanno un rapporto persistente-propagativo con i fitoplasmi.

Gli emitteri (Hemiptera) sono un ordine molto eterogeneo comprendente per esempio i sottordini sternorrinchi (Sternorrhyncha) (cocciniglie, afidi, psille e mosche bianche), cimici (eterotteri, Heteroptera) e auchenorrinchi (Auchenorrhyncha). Questo ultimo è diviso in due infraordini principali: Cicadomorpha (cicaline, membracidi, sputacchine e cicale) e Fulgoromorpha (comprendenti tutte le famiglie dei fulgoridi).

Negli ultimi anni, la densità di popolazione e i tassi di infettività trovati in *C. picta* e *C. melanoneura* dopo nuovi focolai di AP in Trentino-Alto Adige, non sono stati sufficienti a spiegare i livelli di diffusione della malattia in campo. Pertanto, nuovi studi sono stati intrapresi per identificare potenziali nuovi vettori di AP, soprattutto all'interno dell'ordine degli emitteri. Come detto in precedenza, effettuare prove di trasmissione è l'unico modo per verificare la capacità di trasmissione di fitoplasmi da parte di una specie. Nel corso degli anni, sebbene la presenza di AP sia stata rilevata in alcuni insetti floemomizi, prove di trasmissione non sono state condotte o hanno dato risultati negativi e quindi questi insetti non possono essere considerati come vettori. La presenza di AP è stata rilevata in diversi afidi del melo: *Aphis pomi* (De Geer 1773), *Dysaphis plantaginea* (Pas-

ist ihre Ernährung nicht-destruktiv, was eine erfolgreiche Inokulation des pflanzlichen Gefäßsystems fördert, ohne leitfähiges Gewebe zu schädigen und Abwehrreaktionen hervorzurufen. Außerdem haben sie eine propagierende und dauerhafte Beziehung zu Phytoplasmen. Die Ordnung der Hemiptera ist sehr vielfältig. Zu ihr gehören beispielsweise die Unterordnungen der Sternorrhyncha (jene ist in die Überfamilien der Schildläuse [Coccoidea], Blattläuse [Aphidoidea], Blattflöhe [Psylloidea], Weiße Fliege [Aleyrodoidea] geteilt), der Wanzen [Heteroptera] und der Zikaden [Auchenorrhyncha]. Letztere sind in zwei Zwischenordnungen unterteilt: Cicadomorpha (wozu die Familien der Zwergzikaden [Cicadellidae], Buckelzirpen [Membracidae], Schaumzikaden [Aphrophoridae] und Singzikaden [Cicadidae] gehören) und Fulgoromorpha (die Spitzkopfzikade).

In den letzten Jahren reichten die Populationsdichten und Infektionsraten von *C. picta* und *C. melanoneura* nach erneuten Ausbrüchen der Apfeltriebsucht in der Region Trentino-Südtirol nicht aus, um das Ausmaß der Ausbreitung der Krankheit in den Apfelanlagen zu erklären. Daher wurden Versuche unternommen, weitere AP-übertragende Insekten zu identifizieren. Wie bereits erwähnt, sind Übertragungsversuche der einzige Nachweis für die Vektorfähigkeit eines Insekts. Auch wenn 'Ca. P. mali' in einigen Phloemsaugenden Insekten nachgewiesen werden konnte, wurden nicht immer Übertragungsversuche durchgeführt oder sie erzielten negative

serini 1860), *Eriosoma lanigerum* (Hausmann 1802), *Dysaphis devectora* (Walker 1849) e *Rhopalosiphum insertum* (Walker 1849). Negli afidi è stato riscontrato un titolo molto basso di fitoplasma rispetto alle psille infette, e le prove di trasmissione non hanno dato risultati positivi, perciò gli autori hanno concluso che gli afidi non contribuiscono alla diffusione AP (Cainelli *et al.* 2007).

'Ca. P. mali' è stato rilevato anche in altre specie del genere *Cacopsylla*, come in *Cacopsylla peregrina* (Förster 1948) (Tedeschi *et al.* 2009), ma anche in *Cacopsylla mali* (Schmidberger 1836) e in *Cacopsylla crataegi* (Schrank 1801) (Baric *et al.* 2010b; Miñarro *et al.* 2016). La presenza del patogeno riportata varia da 21,74 % al 53,85 % per *Cacopsylla peregrina*, dal 1 % al 10 % per *C. mali* e da 1 a 16,7 % per *C. crataegi* (Tedeschi *et al.* 2009; Baric *et al.* 2010b; Miñarro *et al.* 2016). Inoltre, AP è stato rilevato anche in due specie di psille esotiche associate all'eucalipto, la *Ctenarytaina eucalypti* (Maskell 1890) e la *Ctenarytaina spatulata* (Taylor 1997), che sono entrambe presenti nei meleti della regione delle Asturie (Spagna settentrionale), con percentuali di individui positivi a 'Ca. P. mali' che vanno da 1,4 % a 3 % per *C. eucalypti* e dal 2,3 % al 2,7 % per *C. spatulata* (Garcia *et al.* 2014; Miñarro *et al.* 2016). Per tutte queste specie ulteriori prove di trasmissione sarebbero necessarie al fine di confermare lo stato di vettore.

In passato, diverse specie appartenenti alla famiglia dei cicadellidi

Resultate, weshalb diese Insekten nicht als Vektoren von 'Ca. P. mali' gelten. In den Apfelblattläusen: *Aphis pomi* (De Geer 1773), *Dysaphis plantaginea* (Passerini 1860), *Eriosoma lanigerum* (Hausmann 1802), *Dysaphis devectora* (Walker 1849) und *Rhopalosiphum insertum* (Walker 1849) wurde 'Ca. P. mali' entdeckt, wenn auch in geringeren Konzentrationen als in infizierten Psylliden. Die Übertragungsversuche schlugen fehl, woraus die Autoren schlossen, dass Blattläuse nicht zur Verbreitung der Apfeltriebsucht beitragen (Cainelli *et al.* 2007).

'Ca. P. mali' wurde auch in anderen *Cacopsylla* Arten nachgewiesen, wie z. B. in *Cacopsylla peregrina* (Förster 1848) (Tedeschi *et al.* 2009), in *Cacopsylla mali* (Schmidberger 1836) und *Cacopsylla crataegi* (Schrank 1801) (Baric *et al.* 2010b; Miñarro *et al.* 2016). Das festgestellte Vorkommen des Krankheitserregers in diesen Insekten bewegte sich zwischen 21,74 % und 53,85 % bei *Cacopsylla peregrina*, von 1 % bis 10 % bei *C. mali* und von 1 % bis 16,7 % bei *C. crataegi* (Tedeschi *et al.* 2009; Baric *et al.* 2010b; Miñarro *et al.* 2016). Außerdem wurde 'Ca. P. mali' in zwei exotischen Eukalyptus-Psylliden, *Ctenarytaina eucalypti* (Maskell 1890) und *Ctenarytaina spatulata*, nachgewiesen (Taylor 1997). Beide Arten wurden in Apfelanlagen in der Region Asturien in Nordspanien gefangen und wiesen eine natürliche Infektionsrate mit 'Ca. P. mali' von 1,4 % bis 3 % bei *C. eucalypti* bzw. von 2,3 % bis 2,7 % bei *C. spatulata* auf (Garcia *et al.* 2014; Miñarro *et al.* 2016). Um die Vektorfähigkeit dieser Arten zu untersuchen, müssten weitere Übertragungsversuche

presenti nei meleti, come *Empoasca vitis* (Goethe 1875), sono stati analizzati per verificare la presenza di AP (Mattedi *et al.* 2008e). Per studiare la capacità vettoriale di questa specie, Mattedi *et al.* (2008e) hanno effettuato prove di trasmissione, ma non hanno ottenuto risultati positivi. Altre specie segnalate in passato come vettori sono *Philaenus spumarius* (Linnaeus 1758) (Hemiptera: Aphrophoridae) e *Artianus interstitialis* (Germar 1821) (Hemiptera: Cicadellidae); queste erano state in grado di trasmettere AP da piantine infette di sedano a piantine di melo e da piante di sedano infetto a piante di sedano sane (Marenaud *et al.* 1978; Hegab ed El-Zohairy 1986; Nemeth 1986). Tuttavia, altri esperimenti condotti con *P. spumarius* non hanno confermato i risultati precedenti (Refatti *et al.* 1986). Danielli *et al.* (1996) hanno identificato diversi gruppi di fitoplasma in *Metcalfa pruinosa* (Say 1830) (Hemiptera: Flatidae), tra cui 'Ca. P. mali', ma il suo status come vettore non è mai stato confermato.

Dopo che nuovi focolai di AP si sono manifestati in Trentino-Alto Adige a partire dal 2011, i ricercatori hanno focalizzato parte del loro lavoro nella raccolta e identificazione di comunità di cicaline nei meleti, studiando la loro distribuzione nell'agroecosistema melo. Gli insetti mostrano frequenti migrazioni (De Long 1971; Taylor 1985; Della Giustina 2002; 2002b) che influenzano le loro dinamiche di popolazione e le loro distribuzioni spaziali. Queste migrazioni devono essere prese in considerazione per adeguate strategie di gestione

durchgeführt werden. In der Vergangenheit wurden verschiedene Insektenarten der in Apfelanlagen vorkommenden Familie Cicadellidae (Auchenorrhyncha), wie z. B. *Empoasca vitis* (Goethe 1875), auf das Vorkommen von 'Ca P. mali' analysiert, allerdings erfolglos (Mattedi *et al.* 2008e). Um die Vektorfähigkeit dieser Art zu untersuchen, führten Mattedi *et al.* (2008e) Übertragungsversuche durch, allerdings ohne positive Ergebnisse. Andere Arten gelten ebenfalls als Vektoren, wie z. B. *Philaenus spumarius* (Linnaeus 1758) (Homoptera: Aphrophoridae) und *Artianus interstitialis* (Germar 1821) (Homoptera: Cicadellidae), die 'Ca. P. mali' von infiziertem Sellerie auf Apfelpflänzchen übertragen konnten und vom infizierten Sellerie auf gesunden Sellerie (Marenaud *et al.* 1978; Hegab und El-Zohairy 1986; Németh 1986). Jedoch erbrachten andere Versuche mit *P. spumarius* keine Bestätigung der vorhergehenden Versuche (Refatti *et al.* 1986). Danielli *et al.* (1996) entdeckten verschiedene Gruppen von Phytoplasmen bei der Bläulingszikade *Metcalfa pruinosa* (Say 1830) (Homoptera: Flatidae), u.a. 'Ca. P. mali'; allerdings wurde sein Vektorstatus nie bestätigt.

Nach den Ausbrüchen der Apfeltriebsucht in der Region Trentino-Südtirol im Jahr 2011 widmeten die Forscher einen Teil ihrer Arbeit der Sammlung und Identifizierung von Zikaden, welche in Apfelanlagen gefangen wurden. Ebenfalls wurde deren räumliche Ausbreitung im gesamten Agrarökosystem des Apfels untersucht. Diese Insekten migrieren häufig (DeLong 1971; Taylor 1985, Della Giustina 2002a,

Paesaggio dominato da foreste

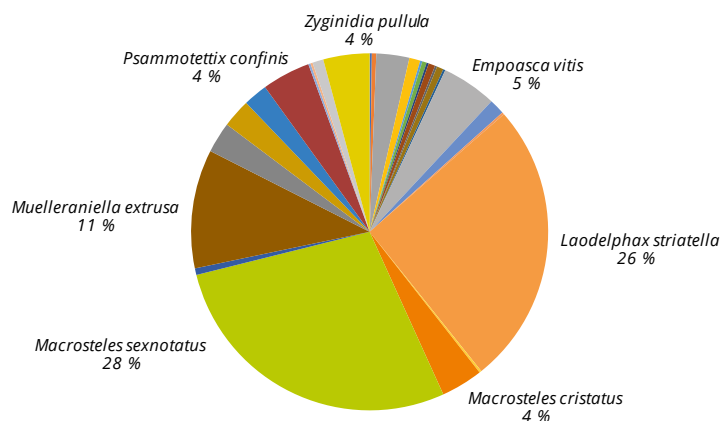


Figura 19

Abbondanza di specie (Auchenorrhyncha) in nove meleti situati in un paesaggio dominato da foreste in Valsugana (Trentino)

integrata di specie nocive o potenzialmente nocive (Matsumura e Suzuki 2003; Orenstein *et al.* 2003; Emmen *et al.* 2004; Decante e van Helden 2008). Come regola generale, solo pochi insetti sono considerati come specie chiave di qualsiasi coltura. Tuttavia, questo approccio non riesce a spiegare in dettaglio tutti i rapporti che esistono negli agroecosistemi, dove invece è la comunità, nel suo complesso, a determinare le produzioni e l'impatto socio-economico. Oppedisano *et al.* (2017) hanno valutato gli effetti di diversi

2002b), was ihre Populationsdynamik und räumlichen Verteilungen beeinflusst. Um angemessene Schädlingsbekämpfungsstrategien für den integrierten Obstanbau zu entwickeln, müssen diese Migrationen berücksichtigt werden (Matsumura und Suzuki 2003; Orestein *et al.* 2003; Emmen *et al.* 2004; Decante und van Helden 2008). Generell gilt, dass nur wenige Zikadenarten Kulturpflanzen als Hauptwirtspflanze nutzen. Die genauen Zusammenhänge und Interaktionen die im Agrarökosystem Apfelanlage bestehen sind bisher allerdings nur unzu-

Forst dominierte Landschaft

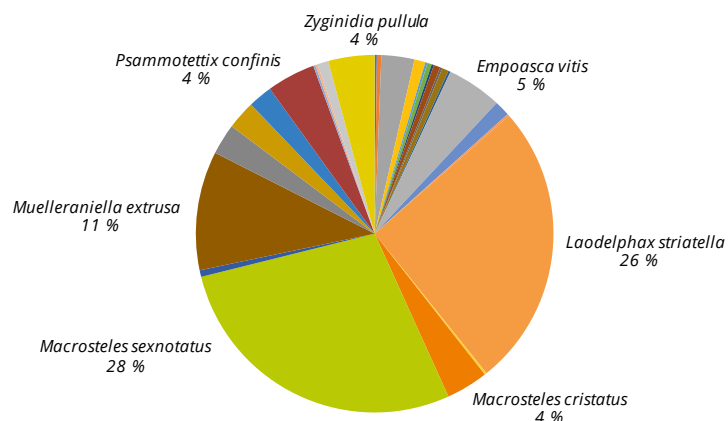


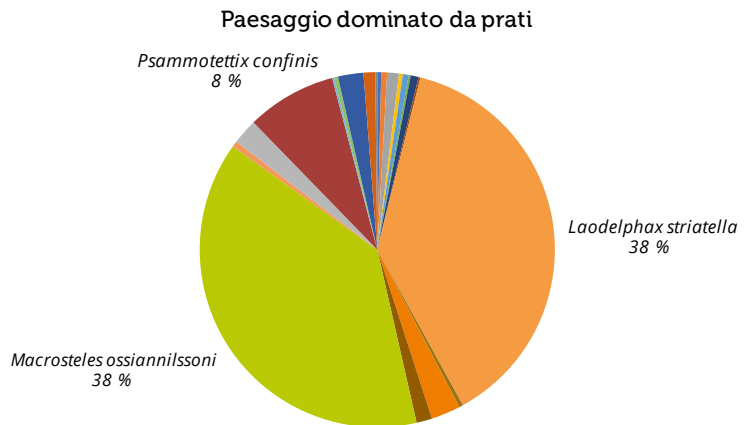
Abbildung 19

Artenreichtum (Auchenorrhyncha) in neun Apfelanlagen, umgeben von einer von Forst dominierten Landschaft in der Valsugana (Provinz Trient)

Figura 20

Abbondanza di specie (Auchenorrhyncha) in nove meleti situati in un paesaggio dominato da prati in Valsugana (Trentino)

.....



paesaggi sulla presenza di queste comunità all'interno dei meleti. Inoltre, nello stesso studio, i ricercatori hanno valutato il ruolo delle specie più rappresentative come putativi vettori di 'Ca. P. mali'. I risultati preliminari sulla diversità di queste comunità nei meleti sono mostrati in Figure 19, 20 e 21.

Analisi molecolari per verificare la presenza di AP sono state condotte su 1.305 individui raccolti in questo studio. Due cicaline della famiglia Cicadellidae sono state trovate infette da 'Ca. P. mali': un individuo di *Empoasca vitis* e uno di *Orientus ishidae* (Matsumura 1902)

.....

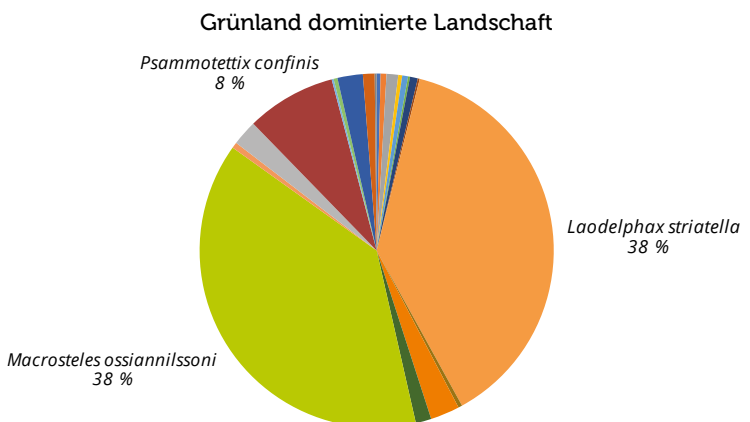
reichend bekannt. Oppedisano *et al.* (2017) haben die Auswirkungen von umliegenden Landschaften auf das Vorkommen von Zikaden-Gemeinschaften in Apfelanlagen untersucht. Darüber hinaus haben die Forscher in derselben Studie die Rolle der repräsentativsten Arten und deren potentieller Rolle als Vektor von 'Ca. P. mali' evaluiert. Erste Ergebnisse über die Vielfalt der Zikaden-Gemeinschaften sind in den Abbildungen 19, 20 und 21 dargestellt.

Insgesamt wurden 1305 Zikaden einer molekularbiologischen Analyse unterzogen. Bei zwei Zwergzikaden (Cicadellidae) wurde 'Ca P. mali':

Abbildung 20

Artenreichtum (Auchenorrhyncha) in neun Apfelanlagen, umgeben von einer von Grünland dominierten Landschaft in der Valsugana (Provinz Trient)

.....



Paesaggio dominato da frutteti

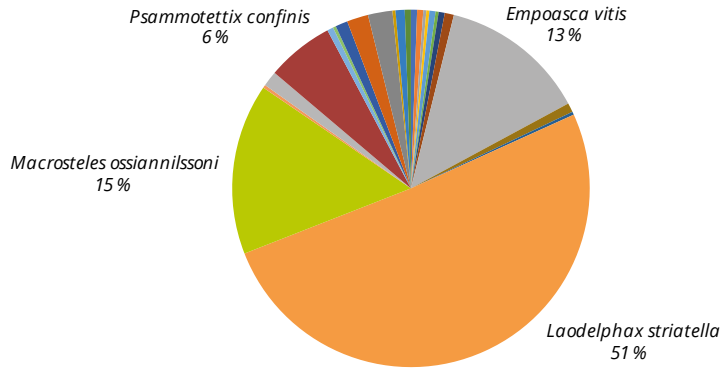


Figura 21

Abbondanza di specie (Auchenorrhyncha) in nove meleti situati in un paesaggio dominato da frutteti in Valsugana (Trentino)

(Cicadellidae: Deltocephalinae). Inoltre, due esemplari appartenenti alla specie *Stictocephala bisonia* (Kopp e Yonke 1977) (Membracidae: Membracinae) contenevano concentrazioni molto basse di 'Ca. P. mali'. Quindi, questi risultati sono il primo passo nella ricerca di potenziali vettori nuovi o finora sconosciuti, sebbene ulteriori indagini in condizioni controllate sono necessarie per verificare la loro capacità di acquisizione e trasmissione.

nachgewiesen, bei einem Exemplar der grünen Rebzikade (*Empoasca vitis*) (Göethe 1875) (Cicadellidae: Typhlocybinae) und bei einer Orientzikade (*Orientus ishidae*) (Matsumura 1902) (Cicadellidae: Deltocephalinae). Außerdem enthielten zwei Exemplare der Büffelzikade (*Stictocephala bisonia*) (Kopp und Yonke 1977) (Membracidae: Membracinae) sehr geringe Konzentrationen von 'Ca. P. mali'. Diese Ergebnisse sind der erste Schritt auf der Suche nach bisher unbekanntem oder neuen Vektoren. Es sind jedoch weitere Untersuchungen zur Aufnahme- und Übertragungsfähigkeit der genannten Insektenarten notwendig.

Obstanbau dominierte Landschaft

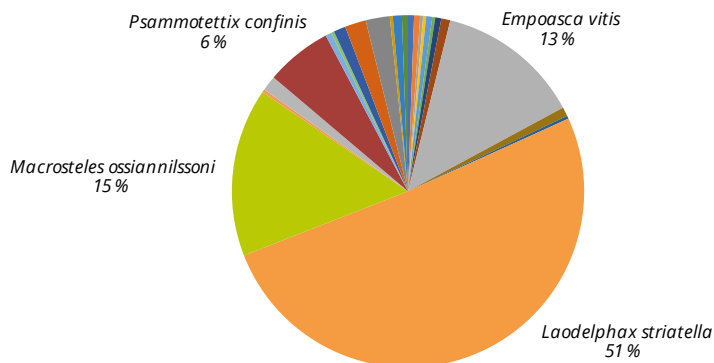


Abbildung 21

Artenreichtum (Auchenorrhyncha) in neun Apfelanlagen, umgeben von einer von Obstanbau dominierten Landschaft in der Valsugana (Provinz Trient)



4

CONCLUSIONI

SCHLUSSFOLGERUNGEN



Durante gli ultimi decenni è stato adottato un approccio di tipo multidisciplinare per approfondire la comprensione delle caratteristiche biologiche ed epidemiologiche degli scopazzi del melo. Non essendo disponibili mezzi di lotta diretta nei confronti delle fitoplasmosi, diversi studi si sono focalizzati sull'approfondimento dei meccanismi alla base della diffusione della malattia. Molti di questi studi riguardano biologia ed ecologia degli insetti vettori e i potenziali fattori che predispongono gli insetti a trasmettere il fitoplasma. I risultati delle ricerche sulla trasmissione effettuati sulle psille mostrano che sia *C. picta* che *C. melanoneura* giocano un ruolo importante nella diffusione della malattia, specialmente in condizioni di alta densità e in presenza di numerose fonti di inoculo, ovvero di molte piante infette. Allo stato attuale non vi sono indicazioni che altri emittenti siano in grado di trasmettere la malattia; non è possibile, tuttavia, escludere un coinvolgimento di altri insetti quali vettori degli scopazzi del melo. Monitorare l'incidenza di meli sintomatici e le popolazioni di psillidi è indispensabile nelle fasi epidemiche ed endemiche, al fine di garantire una corretta valutazione della situazione attuale e dell'efficacia delle misure fitosanitarie applicate. Le registrazioni effettuate negli ultimi anni in Trentino e Alto Adige mostrano come la malattia abbia avuto un andamento estremamente fluttuante, di conseguenza sono necessarie osservazioni a lungo termine per comprendere in maniera più dettagliata le dinamiche di trasmissio-

In den letzten Jahrzehnten wurde ein multidisziplinärer Ansatz verfolgt, um das Verständnis für die epidemiologischen und biologischen Ausprägungen der Apfelfriebsucht (AP) zu vertiefen. Da es keine direkten Maßnahmen zur Bekämpfung von Phytoplasmen gibt, zielen mehrere Projekte darauf ab, Erkenntnisse über die Mechanismen der Verbreitung der Krankheit zu gewinnen. Viele Studien konzentrieren sich auf die Biologie und Ökologie der Insektenvektoren und auf mögliche Faktoren, die diese Insekten zu Überträgern machen. Sowohl *C. picta* als auch *C. melanoneura* spielen eine wichtige Rolle bei der Ausbreitung der Krankheit, insbesondere wenn sie in hohen Dichten vorkommen und sich viele infizierte Apfelbäume in den Anlagen befinden. Derzeit gibt es keine Hinweise darauf, dass andere Insektenarten eine Rolle bei der Krankheitsübertragung spielen. Eine Beteiligung anderer Insekten als Vektoren an der AP-Übertragung kann jedoch nicht ausgeschlossen werden. Die Überwachung des AP-Vorkommens und der Psyllidenpopulationen in den Anlagen ist in epidemischen und endemischen Phasen unerlässlich, um die aktuelle Situation und die Wirksamkeit der angewandten Pflanzenschutz-Maßnahmen zu beurteilen. In den letzten Jahren wurde in der Region Trentino-Südtirol ein stark schwankendes Krankheitsvorkommen verzeichnet, so dass langfristige Untersuchungen erforderlich sind, um die Übertragungsdynamik genauer zu verstehen. Psylliden zeichnen sich durch einen univoltinen Lebenszyklus,

ne della patologia. Le psille sono caratterizzate da un ciclo biologico di tipo univoltino, che coinvolge diverse (e solo parzialmente conosciute) piante ospiti. Ad ora, non sono ancora stati messi a punto metodi di allevamento che permettano la produzione di insetti in gran numero, fondamentale a fini sperimentali. I fitoplasmi sono geneticamente molto dinamici e, anche in questo caso, non esistono metodi per un'efficiente propagazione extracellulare. Tale mancanza di metodi di coltura *ex vivo* ostacola gli studi microbiologici e rende impossibile la manipolazione genetica dei fitoplasmi. Queste complicazioni e questi inconvenienti rendono ancor più difficile ogni tentativo di trarre conclusioni generali. Un filone di ricerca emergente riguarda le proteine effettrici dei fitoplasmi e i più recenti risultati evidenziano come queste siano elementi fondamentali per acquisire una conoscenza più approfondita del meccanismo molecolare che porta allo sviluppo della patologia. Sono inoltre essenziali metodi diagnostici affidabili, non solo per monitorare la malattia ma anche per individuare nuovi potenziali insetti vettori e piante serbatoio. L'utilizzo di portainnesti resistenti rappresenterebbe la soluzione più sostenibile ma, nonostante i continui sforzi, non è stata trovata alcuna varietà in grado di conferire una reale resistenza a 'Ca. P mali', ovvero una pianta impossibile da infettare.

Tutte le strategie di controllo applicate finora in Trentino-Alto Adige si concentrano esclusivamente sulla riduzione della densità del

.....

an dem verschiedene (und nur teilweise bekannte) Wirtspflanzen beteiligt sind aus. Bislang gibt es noch keine effiziente Zuchtmethode, mit der eine hohe Anzahl von Insekten für experimentelle Zwecke produziert werden kann. Phytoplasmen sind genetisch hochdynamisch, und können bisher nicht zellfrei im Labor vermehrt werden. Dieser Mangel an ex-vivo-Kulturmethoden erschwert mikrobiologische Untersuchungen und macht eine genetische Manipulation der Phytoplasmen zu Forschungszwecken bisher unmöglich. All diese Komplikationen erschweren jeden Versuch, allgemeine Schlussfolgerungen zu ziehen. Es gibt immer mehr Studien, in denen die Rolle von Phytoplasma-Effektorproteinen bei der Krankheitsentstehung analysiert wird. Sie sind wichtig für ein besseres Verständnis der Krankheit auf molekularer Ebene. Eine zuverlässige Diagnostik ist darüber hinaus unerlässlich, nicht nur zur Überwachung der Krankheit, sondern auch zur Bestimmung potenzieller neuer Insektenvektoren und Reservoirpflanzen. Die Verwendung resistenter Unterlagen wäre die nachhaltigste Lösung, aber trotz aller Bemühungen wurde keine Apfelsorte gefunden, die eine vollständige Resistenz (d.h. keine Infektion) gegen AP-Phytoplasma bietet.

Alle bisher in Trentino-Südtirol angewandten Kontrollstrategien konzentrieren sich auf die Reduzierung der Vektordichten in den Obstanlagen durch phytosanitäre Maßnahmen. In Zukunft müssen neuartige, spezifische und nachhaltige Bekämpfungsmaßnahmen gegen

vettore in campo mediante l'applicazione di molteplici trattamenti chimici e sull'estirpo obbligatorio delle piante infette. Nel prossimo futuro sarà quindi di vitale importanza sviluppare misure di controllo innovative, specifiche e sostenibili, applicabili anche nel campo dell'agricoltura biologica. I risultati raggiunti negli ultimi progetti aprono interessanti possibilità per lo sviluppo di tali potenziali strategie. La valutazione della biodiversità degli emitteri conferma ancora una volta la necessità di investire in un'ottica di innovazione tecnologica rispettosa dell'ambiente, dato che anche i meleti coltivati con il metodo convenzionale presentano un ampio spettro di diverse specie di insetti. I recenti studi su habitat modeling, microbiota e comunicazione degli psillidi aprono nuove prospettive per l'implementazione di strategie di controllo specifiche, sostenibili e tempestive, caratteristiche essenziali per garantire un ridotto impatto su ambiente e salute umana.

die Apfeltriebsucht entwickelt werden, die auch im ökologischen Apfelanbau eingesetzt werden können. Die in den letzten Projekten erzielten Ergebnisse eröffnen neue interessante Möglichkeiten für die Entwicklung solcher Strategien in der Zukunft. Die Bewertung der Biodiversität der Hemiptera bestätigt, dass auch konventionell bewirtschaftete Apfelanlagen ein breites Spektrum an verschiedenen Insektenarten aufweisen können. Die jüngsten Studien über die Kommunikation zwischen Psylliden, zur Zusammensetzung ihres Mikrobioms und zu den Möglichkeiten der Erstellung von Risikovorhersagen mittels Habitatmodellen eröffnen neue Perspektiven für die Umsetzung spezifischer, nachhaltiger und zeitlich abgestimmter Strategien zur Vektorbekämpfung. Auch zukünftig ist es von übergeordneter Bedeutung, dass jegliche Bekämpfungsstrategie eine möglichst geringe Auswirkung auf die menschliche Gesundheit und die Umwelt hat.

Gianfranco Anfora

PhD, è entomologo, Professore Associato in Entomologia Generale e Applicata presso il Centro Agricoltura, Alimenti e Ambiente (C3A), Università di Trento/Fondazione Edmund Mach. Ha indirizzato la sua attività di ricerca allo studio della comunicazione degli insetti, all'identificazione di semiochimici intraspecifici e interspecifici mediante indagini molecolari, elettrofisiologiche e comportamentali, e allo sviluppo di programmi di gestione integrata e di controllo biologico dei principali artropodi dannosi nella produzione di uva e frutta.

PhD, ist Entomologe und Außerordentlicher Professor für Allgemeine und Angewandte Entomologie am Zentrum für Agrarwissenschaften, Lebensmitteltechnik und Umwelt der Universität Trient/Fondazione Edmund Mach. Seine Forschungsaktivitäten konzentrierten sich auf die Themengebiete der Insektenkommunikation, insbesondere die Identifizierung von intraspezifischen und interspezifischen Semiochemikalien durch molekulare, elektrophysiologische und verhaltensbezogene Untersuchungen sowie auf die Entwicklung von integrierten und biologischen Schädlingsbekämpfungsprogrammen in der Wein- und Obstproduktion.

.....

Gino Angeli

Responsabile dell'Unità Protezione delle Piante, Biodiversità Agroforestale ed Apicoltura presso la Fondazione Edmund Mach (FEM). Nel corso della sua carriera ha condotto numerose ricerche sullo sviluppo di metodi di controllo integrato nei confronti di organismi dannosi del melo e della vite. Ha focalizzato la sua ricerca sugli effetti collaterali degli agrochimici su organismi benefici, indagini comportamentali su acari fitoseidi e insetti in campo e sull'applicazione di semiochimici in pieno campo. È stato impegnato per molti anni nella gestione del Centro di Saggio FEM.

Ist Leiter des Bereichs Pflanzenschutz in der Agroforstwirtschaft und Bienenzucht an der Fondazione Edmund Mach. Während seiner Berufslaufbahn hat er umfangreiche Forschungen zur integrierten Bekämpfung von Apfel- und Traubenschädlingen durchgeführt. Seine Forschungsschwerpunkte liegen auf den Nebenwirkungen von Agrochemikalien auf Nutzorganismen, Verhaltensuntersuchungen von Phytoseiidae und Insekten im Feld und auf der flächendeckenden Anwendung von Semiochemikalien. Er arbeitete viele Jahre lang in der Leitung der „Test-Facility“.

.....

Mario Baldessari

Laureato in Scienze Agrarie presso l'Università di Padova e PhD in "Protezione delle Piante". Dal 2003 si occupa della valutazione dell'efficacia di prodotti per la protezione delle piante (di origine chimica o biologica) per il controllo di diversi tipi di parassiti (inclusi parassiti emergenti o da quarantena). Esperto nell'IPM, la sua attività nell'unità Centro di Saggio della Fondazione Edmund Mach riguarda lo sviluppo di nuove strategie per la produzione integrata di frutta e uva, il controllo biologico di insetti fitofagi, l'implementazione di tecniche di confusione sessuale, la caratterizzazione dei pesticidi (es. discriminazione di dosi, baseline, tempi di applicazione), effetti collaterali sugli organismi benefici e la ricerca su parassiti e patogeni nuovi ed emergenti.

Promovierte auf dem Gebiet des Pflanzenschutzes und hat einen Abschluss in Agrarwissenschaften der Universität Padua. Seit 2003 beschäftigt er sich mit der Evaluation der Wirksamkeit von Pflanzenschutzmitteln (chemischer oder biologischer Herkunft) zur Bekämpfung verschiedener Arten von Schädlingen (einschließlich neu auftretender Schädlinge oder Quarantäneorganismen). Experte im IPM, seine Tätigkeit im Bereich „Test Facility“ umfasst die Entwicklung neuer Strategien für den integrierten Obst- und Weinbau, die biologische Schädlingsbekämpfung, die Implementierung der Paarungsstörungstechnik, die Charakterisierung von Pflanzenschutzmitteln (z. B. unterschiedliche Dosierungen, Ausgangsbasis, Sprühzeitpunkt), Nebenwirkungen auf Nützlinge und Erforschung neuer und auftretender Schädlinge und Krankheitserreger.

.....

Dana Barthel

Dipl.-Ing., è un ingegnere per l'utilizzo del suolo e gestione delle risorse idriche e collaboratrice del gruppo di lavoro Genomica Funzionale presso il Centro di Sperimentazione Laimburg. La sua ricerca attuale è focalizzata sullo sviluppo di nuovi metodi di rilevazione non distruttivi per il patogeno AP e sui cambiamenti fisiologici che sono causati dal patogeno nella pianta.

Dipl.-Ing., ist Ingenieurin für Landnutzung und Wasserwirtschaft und Mitarbeiterin der Arbeitsgruppe Funktionelle Genomik am Versuchszentrum Laimburg. Ihre derzeitige Forschung konzentriert sich auf die Entwicklung neuer Detektionsverfahren für den AP-Erreger und die physiologischen Veränderungen, die durch diese im Baum verursacht werden.

.....

Pier Luigi Bianchedi

Agronomo, dal 2003 si concentra sulle problematiche della selezione fitosanitaria (virus e fitoplasmi) di melo e vite. Ha più di 15 anni di esperienza di ricerca su '*Candidatus Phytoplasma mali*' in particolare sugli aspetti di interazione pianta-fitoplasma e nella valutazione della resistenza alla AP nei genotipi della mela. Da oltre dieci anni gestisce e organizza il mantenimento in coltura *in vitro* e la micropropagazione

di genotipi agronomicamente importanti di melo e vite. Attualmente è il referente per le procedure necessarie per la certificazione del materiale viticolo prodotto dai vivai. È inoltre referente del laboratorio di micropropagazione del Centro Trasferimento Tecnologico della Fondazione Edmund Mach che è una piattaforma di servizio per la conservazione, propagazione e risanamento del materiale vegetale e opera come supporto per diverse prove sperimentali.

Ist Agronom und seit 2003 konzentriert er sich auf die Problematik der phytosanitären Selektion (Viren und Phytoplasmen) in Apfel und Traube. Er verfügt über mehr als 15 Jahre Forschungserfahrung im Zusammenhang mit '*Candidatus Phytoplasma mali*', insbesondere im Bereich der Pflanzen-Phytoplasmen-Interaktion und zur Bewertung der Resistenz gegen AP in Apfelgenotypen. Seit über zehn Jahren verwaltet und organisiert Pier Luigi Bianchedi die Pflege von In-vitro-Kulturen und die Mikrovermehrung von agronomisch wichtigen Apfel- und Traubengenotypen. Derzeit ist er Ansprechpartner für die Zertifizierung des von Baumschulen erzeugten Traubenpflanzmaterials. Darüber hinaus ist Pier Luigi Bianchedi für das Mikrovermehrungslabor des Technology Transfer Centre verantwortlich, das eine Serviceplattform für die Wartung, Konservierung und Vermehrung des Pflanzenmaterials ist und als Unterstützung für mehrere experimentelle Versuche dient.

.....

Andrea Campisano

PhD, è attualmente affiliato al Ministero dell'Istruzione, dell'Università e della Ricerca (MIUR). Le sue principali aree di competenza sono le interazioni tra piante di interesse agrario e microrganismi e la loro dissezione tramite l'utilizzo delle scienze -omiche. La sua ricerca si concentra sulle potenzialità dei microrganismi come alternativa ai pesticidi e come biofertilizzanti, al fine di ottenere agroecosistemi sostenibili per la salute e l'ambiente.

PhD, ist Experte für Pflanzen-Mikroben-Interaktionen und arbeitet derzeit mit dem italienischen Ministerium für Bildung, Hochschulwesen und Forschung (MIUR) zusammen. Zu seinen wichtigsten Forschungsfeldern gehören die Pflanzen-Mikroben-Interaktionen und ihre Analyse mittels Omics-Ansatz. Seine Forschung konzentriert sich auf das Potenzial von Mikroorganismen als Alternative zu Pestiziden und als Biodünger, mit dem Ziel nachhaltige, aber produktive Agrarökosysteme zu etablieren.

.....

Laura Tiziana Covelli

PhD, è una fitopatologa che ha incentrato il suo interesse soprattutto sulle molteplici problematiche dell'agricoltura legate agli agenti fitopatogeni e alle malattie che essi provocano, utilizzando in particolare le nuove tecniche di biologia molecolare e metodologie e strumenti di bioinformatica. Ha inoltre contribuito allo sviluppo di due software scientifici e all'implementazione di un database degli elementi genetici mobili (www.gydb.org). La sua recente attività di ricerca è stata

indirizzata all'identificazione di nuove strategie per il biocontrollo della malattia di Apple proliferation (AP) - in particolare sull'azione di possibili "batteri benefici" endofitici contro '*Candidatus Phytoplasma mali*' e i loro effetti sulla fisiologia della pianta del melo - così come sull'identificazione di ceppi di fitoplasma potenzialmente coinvolti nell'espressione dei sintomi.

PhD, beschäftigt sich als promovierte Pflanzenpathologin vor allem mit der Vielzahl von Herausforderungen in der Landwirtschaft im Zusammenhang mit phytopathogenen Erregern und den diesbezüglichen Krankheiten. Ihr Arbeitsschwerpunkt liegt in den Bereichen neuer Techniken der Molekularbiologie sowie computergestützter Methoden und Analysewerkzeuge. Darüber hinaus arbeitete sie bei der Entwicklung zweier wissenschaftlicher Software-Programme und der Implementierung der Gypsy-Datenbank mobiler genetischer Elemente mit (www.gydb.org). Ihre letzte Forschungsaktivität konzentrierte sich auf die Identifizierung neuer Strategien der biologischen Kontrolle der Apfeltriebsucht, insbesondere auf die Wirkung von putativen endophytischen „nützlichen Bakterien“ gegen '*Candidatus Phytoplasma mali*' und ihre Auswirkungen auf die Physiologie der Apfelpflanzen - sowie auf die Identifizierung von '*Ca. Phytoplasma mali*' Stämmen, die möglicherweise an der Symptomexpression beteiligt sind.

.....

Gastone Dallago

È un agronomo, responsabile dell'unità Centro di Saggio presso il Centro Trasferimento Tecnologico della Fondazione Edmund Mach. È il delegato ufficiale della Provincia autonoma di Trento nel Gruppo Difesa Integrata (GDI) del MIPAAFT di Roma. La sua attività principale è la sperimentazione dell'efficacia di fungicidi, insetticidi, erbicidi, regolatori di crescita, etc. (sostanze attive o nuovi pesticidi, registrati o meno), nelle colture trentine. In questo progetto coordina l'attività di un gruppo di consulenti con l'obiettivo di controllare i vettori del fitoplasma, di monitorare la presenza di piante infette nei meleti e di pubblicare comunicazioni tecniche agli agricoltori.

Ist Agrarwissenschaftler und verantwortlich für den Bereich „Test Facility“ im Technology Transfer Centre/Fondazione Edmund Mach sowie offizieller Delegierter der Provinz Trient in der GDI (Integrated Pest Management Group) des italienischen MIPAAFT (Ministerium für Landwirtschafts-, Ernährungs- und Forstpolitik) in Rom. Den Hauptteil seiner Arbeit widmet er der Erforschung der Wirksamkeit von Fungiziden, Insektiziden, Herbiziden, Wachstumsregulatoren usw. (registrierte oder nicht registrierte Wirkstoffe oder neue Pestizide) in Bezug auf Anbaukulturen im Trentino. In diesem Projekt koordiniert er die Arbeit einer Gruppe von Beratern mit dem Ziel, Phytoplasma-Vektoren effizient zu bekämpfen, den Befall in Apfelanlagen zu überwachen und fachliche Mitteilungen an die Landwirte zu veröffentlichen.

.....

Stefanie Fischnaller

MSc, biologa, fa parte del gruppo di lavoro Entomologia del Centro di Sperimentazione Laimburg. Il suo interesse di ricerca si concentra sull'ecologia degli insetti emitteri (Psillidi, Auchenorrhynchi e Eteroteri). Negli ultimi anni si è specializzata nella biologia degli psillidi e nello studio del loro ruolo nella trasmissione della malattia degli scopazzi del melo.

M.Sc., Biologin, ist Mitarbeiterin der Arbeitsgruppe Entomologie am Versuchszentrum Laimburg. Ihr Forschungsschwerpunkt liegt in der Ökologie von Insektenschädlingen in der Ordnung der Hemiptera (Psyllide, Auchenorrhyncha und Heteroptera). In den vergangenen Jahren hat sich Stefanie Fischnaller auf die Biologie der Psylliden und ihre Rolle bei der Übertragung der Apfeltriebsucht spezialisiert.

.....

Claudio Ioriatti

PhD, dirigente del Centro Trasferimento Tecnologico della Fondazione Edmund Mach. Entomologo ed esperto nella realizzazione di strategie di produzione integrata per melo e vite. La sua attività di ricerca si è focalizzata sull'applicazione di semiochimici per il controllo di insetti dannosi all'agricoltura, sulla lotta biologica dei parassiti e sulla gestione della resistenza agli insetticidi, integrata con il coordinamento del servizio di consulenza che opera con le aziende agricole locali.

PhD, ist Leiter des Technology Transfer Centre der Fondazione Edmund Mach. Er ist Entomologe und Experte in der Implementierung des integrierten Apfel- und Weinbaus. Seine Forschungstätigkeit im Bereich der Implementierung von Semiochemikalien, der biologischen Schädlingsbekämpfung und des Insektizid-Resistenzmanagements ist in die Koordination der Beratungsstelle für die lokale Agrarindustrie eingebunden.

.....

Katrin Janik

Dr. rer. nat., è biologa. È responsabile del gruppo di lavoro Genomica Funzionale e Project Leader dei progetti sugli scopazzi del melo presso il Centro di Sperimentazione Laimburg. Katrin Janik è specializzata in Biologia Molecolare e Biologia delle infezioni con più di 11 anni di esperienza. Il suo principale interesse di ricerca è nel campo delle interazioni ospite-patogeno e della biologia delle proteine effettori batteriche. Da oltre 6 anni, le fitoplasmosi sono la sua principale area di ricerca.

Dr. rer. nat., ist Biologin. Sie leitet die Arbeitsgruppe Funktionelle Genomik und die Projekte zur Apfeltriebsucht am Versuchszentrum Laimburg. Ihre Spezialgebiete sind Molekularbiologie und Infektionsbiologie. Katrin Janik verfügt über eine 12-jährige Berufserfahrung. Ihr Forschungsschwerpunkt liegt im Bereich der Wirt-Pathogen-Interaktionen und Biologie der bakteriellen Effektorproteine. Seit mehr als sechs Jahren forscht sie vor allem an Phytoplasmosen.

.....

Wolfgang Jarausch

PhD, è biologo presso AlPlanta - Istituto per la Ricerca Vegetale del RLP AgroScience di Neustadt an der Weinstrasse, Germania. Dall'inizio degli anni '90, i suoi principali temi di ricerca sono le malattie da fitoplasma degli alberi da frutto europei. I suoi studi comprendono la caratterizzazione molecolare dei fitoplasm, lo sviluppo di strumenti di rilevamento molecolare, studi epidemiologici, l'identificazione e la caratterizzazione biologica dei vettori di insetti, la coltura di tessuti vegetali di piante infette da fitoplasma per studiare la resistenza genetica e indotta e lo sviluppo di portainnesti resistenti. PhD, ist Biologe bei AlPlanta – Institut für Pflanzenforschung in Neustadt an der Weinstraße. Seit Anfang der 1990er Jahre liegt der Fokus seiner Forschungen auf Phytoplasmenkrankheiten europäischer Obstbäume. Seine Studien umfassten die molekulare Charakterisierung von Phytoplasmen, die Entwicklung molekularer Detektionswerkzeuge, epidemiologische Studien, die Identifizierung und biologische Charakterisierung von Insektenvektoren, Pflanzengewebekultur von Phytoplasmen-infizierten Pflanzen zur Untersuchung genetischer und induzierter Resistenzen und die Entwicklung resistenter Unterlagen.

.....

Thomas Letschka

PhD, è un biologo molecolare presso il Centro di Sperimentazione Laimburg, leader nell'area della genomica applicata e della biologia molecolare. La sua attività di ricerca è volta a comprendere e rilevare caratteristiche specifiche di malattie, resistenza alle malattie, qualità e aspetti sanitari del melo e della vite. La traduzione dei risultati in attività pratiche o di allevamento è il suo obiettivo principale. PhD, ist Molekularbiologe am Versuchszentrum Laimburg und leitet den Fachbereich Angewandte Genomik und Molekularbiologie. Seine Forschungsaktivitäten zielen darauf ab, spezifische Ausprägungen von Krankheiten, Krankheitsresistenzen, Qualitäts- und Gesundheitsaspekte bei Äpfeln und Weinreben zu bestimmen und zu analysieren. Schwerpunkte seiner Arbeit sind die Umsetzung der Ergebnisse in die Praxis, z.B. in Züchtungen.

.....

Valerio Mazzoni

PhD, è responsabile dell'unità di Entomologia Agraria del Centro di Ricerca e Innovazione della Fondazione Edmund Mach. Come entomologo, la sua esperienza include tassonomia, ecologia comportamentale e sviluppo di strategie di controllo integrate. L'attività scientifica nel suo Laboratorio di Bioacustica si concentra sul campo della Biotremologia e ha ottenuto notevoli sviluppi nell'applicazione di questa disciplina per la lotta ai parassiti in agricoltura. PhD, ist Leiter des Bereichs landwirtschaftliche Entomologie im Forschungs- und Innovationszentrum an der Fondazione Edmund Mach in San Michele all'Adige. Als Entomologe gehören die Taxonomie, Verhaltensökologie und integrierter Pflanzenschutz zu seinen Spezi-

algebierten. Die wissenschaftliche Tätigkeit in seinem Bioakustiklabor konzentriert sich auf den Bereich der Biotremologie. Valerio Mazzoni hat die Anwendung dieser Disziplin für den Einsatz in der landwirtschaftlichen Schädlingsbekämpfung wesentlich weiterentwickelt.

.....

Cecilia Mittelberger

M.Sc., è agronomo presso il Centro di Sperimentazione Laimburg con un focus scientifico su diversi argomenti legati ai fitoplasmi. Attualmente lavora sull'identificazione e la caratterizzazione delle interazioni tra le proteine effettoriali di 'Ca. P. mali' e i loro partner di interazione nel melo ed è iscritta come dottoranda presso la Martin-Luther University (Halle, Germania).

M.Sc., ist Agrarwissenschaftlerin am Versuchszentrum Laimburg mit dem Forschungsschwerpunkt auf unterschiedlichen Themenbereichen, die in Verbindung mit Phytoplasmen stehen. Derzeit arbeitet sie an der Identifizierung und Charakterisierung von Interaktionen zwischen den Effektorproteinen von 'Candidatus Phytoplasma mali' und ihren Interaktionspartnern beim Apfelbaum. Sie ist als Doktorandin an der Martin-Luther-Universität Halle eingeschrieben.

.....

Mirko Moser

PhD, è biologo molecolare e ricercatore presso la Fondazione Edmund Mach. Il suo tema di ricerca si concentra sullo studio dei cambiamenti trascrizionali, post-trascrizionali ed epigenetici che si verificano durante l'interazione pianta-patogeno nelle malattie che colpiscono vite e melo, e dei cambiamenti che avvengono nei meccanismi regolatori alla base dello sviluppo della pianta, analizzando i livelli di RNA e piccoli RNA e studiando la metilazione del DNA e il rimodellamento della cromatina utilizzando approcci di sequenziamento ad alto throughput.

Dr.rer.nat., ist Molekularbiologe und wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Fondazione Edmund Mach. Sein Forschungsthema konzentriert sich auf die Untersuchung der transkriptionellen, post-transkriptionellen und epigenetischen Veränderungen, die während der Pflanzen-Pathogen-Interaktion bei Krankheiten von Apfelbäumen und Weinreben auftreten. Des Weiteren erforscht er die Veränderungen der Regulationsmechanismen, die der Pflanzenentwicklung zugrunde liegen, indem er RNAs und kleine RNAs analysiert und DNA-Methylierung und Chromatin-Remodellierung unter Einsatz von Hochdurchsatz-Sequenzierungen untersucht.

.....

Sabine Öttl

Dr. rer. nat., biologa, è responsabile del gruppo di lavoro Fitopatologia presso il Centro di Sperimentazione Laimburg. Ha una conoscenza approfondita della cultura frutticola altoatesina e molti anni di esperienza con gli scopazzi del melo nel campo della genomica applicata.

Attualmente la sua principale area di ricerca è la biologia degli agenti patogeni fungini delle piante con particolare attenzione alla gestione della resistenza.

Dr. rer. nat., ist Biologin und Leiterin der Arbeitsgruppe Phytopathologie am Versuchszentrum Laimburg. Sie verfügt über fundierte Kenntnisse im Obstanbau in Südtirol und langjährige Erfahrung im Bereich der Apfeltriebsucht in der Feldforschung und der angewandten Genomik. Ihr Forschungsschwerpunkt liegt derzeit in der Biologie von pilzlichen Pflanzenpathogenen mit dem Fokus auf Resistenzmanagement.

.....

Tiziana Oppedisano

PhD, entomologa presso il Centro di ricerca e consulenza agricola di Hermiston dell'Oregon State University. La sua ricerca di dottorato si è concentrata sulla biologia e l'ecologia degli insetti vettori degli scopazzi del melo. È interessata a studiare l'interazione a tre vie tra piante, insetti e patogeni, dai rapporti ecosistemici fino ai meccanismi a livello genomico.

Ist Entomologin und Postdoc-Stipendiatin am Hermiston Agricultural Research and Extension Centre an der Oregon State University. Ihre Forschungen im Rahmen ihrer Promotion konzentrierten sich auf die Biologie und Ökologie von Insektenvektoren der Apfeltriebsucht. Sie arbeitet an der Untersuchung der Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen, Insekten und Pathogenen, von der Ökosystem-Ebene bis zur Analyse auf genomischer Ebene.

.....

Bernd Panassiti

Dr. rer. nat., è un ecologo quantitativo particolarmente interessato alle strutture spaziali ed alle dinamiche delle popolazioni, alle interazioni tra le specie e alla biodiversità. Combina studi sul campo ed esperimenti a diverse scale spazio-temporali e analisi molecolari con modelli statistici per studiare i fattori ambientali che influenzano le dinamiche di popolazione di insetti, piante vascolari e malattie che colpiscono le colture agricole.

Dr. rer. nat., forscht auf dem Gebiet der quantitativen Ökologie, insbesondere in Bezug auf räumliche Populationsstrukturen, räumliche Populationsdynamik, Arteninteraktionen und Biodiversität. Er kombiniert Feldstudien und Experimente auf verschiedenen Raum-Zeit-Skalen sowie molekulare Analysen mit statistischen Modellen, um Umweltfaktoren zu untersuchen, die Ursache der beobachteten räumlichen Muster u.a. von Insekten, Gefäßpflanzen und Krankheiten von Kulturpflanzen, sind.

.....

Federico Pedrazzoli

È biologo e lavora alla Fondazione Edmund Mach come tecnologo. Durante il dottorato di ricerca in Protezione delle Piante si è occu-

pato dello studio del ruolo delle psille nella trasmissione del fitoplasma degli scopazzi del melo. È stato successivamente coinvolto nello sviluppo di strategie innovative per il controllo biologico dei fitofagi del castagno e attualmente lavora nel laboratorio di diagnosi della Fondazione, occupandosi di virus di insetti e piante.

Ist Biologe und arbeitet an der Fondazione Edmund Mach (FEM) als Technologe. Er promovierte im Bereich Pflanzenschutz mit einer Studie über die Rolle von Psylliden bei der Übertragung von 'Candidatus Phytoplasma mali'. Er war weiterhin an der Entwicklung von Strategien zur biologischen Bekämpfung von Kastanienschädlingen beteiligt und arbeitet derzeit im Diagnoselabor der FEM, wo er molekulare Werkzeuge zum Nachweis von Viren bei Insekten und Pflanzen einsetzt.

.....

Omar Rota-Stabelli

PhD, ricercatore senior presso l'Unità di Entomologia Agraria della Fondazione Edmund Mach. Sta conducendo diversi progetti di ricerca di base e applicata ed è interessato a come l'evoluzione guida la biologia e l'ecologia degli organismi, in particolare gli insetti di importanza agricola. Affronta questo tema con vari metodi evolutivi e genomici, in particolare genomica comparativa, filogenetica e datazione molecolare su una varietà di organismi modello tra cui insetti e funghi parassiti delle colture, zanzare e loro virus trasmessi, *Wolbachia* e altri microrganismi.

Ist Wissenschaftler im Bereich Landwirtschaftliche Entomologie der Fondazione Edmund Mach. Er leitet verschiedene Projekte in der Grundlagen- und angewandten Forschung und interessiert sich dafür, wie die Evolution die Biologie und die Ökologie von Organismen weiterentwickelt, insbesondere von Insekten, die in der Agrarwirtschaft eine bedeutende Rolle spielen. Er befasst sich thematisch mit verschiedenen evolutionären und genomischen Methoden, insbesondere mit vergleichender Genomik, Phylogenetik und molekularer Datierung an einer Vielzahl von Modellorganismen, einschließlich Insekten und Pilzschädlingen von Nutzpflanzen, Moskitos und deren mitgeführten Viren, *Wolbachia* und Mikroorganismen.

.....

Hannes Schuler

PhD, è professore assistente di Entomologia Generale e Applicata presso la Libera Università di Bolzano. Ha ampi interessi nello studio dell'ecologia e dell'evoluzione degli insetti parassiti e dei microrganismi ad essi associati. In particolare, la sua ricerca si concentra sul ruolo degli endosimbionti riproduttivi sull'ecologia e l'evoluzione degli insetti ospiti. Inoltre, è interessato a comprendere la dinamica delle introduzioni ed invasioni in nuove aree di insetti di interesse economico e come il nuovo ambiente influisce sui loro endosimbionti batterici. PhD, ist Assistenzprofessor für Allgemeine und Angewandte Entomologie an der Freien Universität Bozen. Schuler hat ein breit gefächertes Interesse an der Ökologie und der Evolution von Schädlings-

insekten und assoziierten Mikroben. Seine Forschung konzentriert sich insbesondere auf die Rolle von Endosymbionten in der Ökologie und Evolution ihrer Insektenwirte. Darüber hinaus gilt sein Interesse der Verbreitungsdynamik invasiver Schadinsekten und deren bakteriellen Endosymbionten und dem damit verbundenen wirtschaftlichen Schaden.

.....

Wolfgang Schweigkofler

Ha conseguito un master in microbiologia presso l'Università di Vienna (1994) e un dottorato in biologia applicata presso l'Università di risorse naturali e scienze della vita applicata di Vienna (1998). È stato borsista post-dottorato prima presso il Centro di Sperimentazione Laimburg, dal 1999-2001, lavorando sul biocontrollo degli insetti che abitano il suolo, e poi presso l'UC Berkeley, USA (2002-2004), lavorando sui patogeni forestali. Dal 2004-2011 ha lavorato come fitopatologo senior presso il Centro di Sperimentazione Laimburg. Si è trasferito negli Stati Uniti nel 2011, lavorando presso una start-up biotecnologica prima di accettare una posizione presso la Dominican University of California a San Rafael. Attualmente è professore associato di ricerca e scienziato capo presso il NORS-DUC, il National Ornamentals Research Site dell'Università Dominicana. I suoi interessi di ricerca includono malattie della vite, melo e piante ornamentali, patologia forestale, controllo biologico, biodiversità ed invasioni biologiche.

Hat einen Master in Mikrobiologie der Universität Wien (1994) und einen PhD in Angewandter Biologie der Universität für Bodenkultur, Wien (1998). Wolfgang Schweigkofler war von 1999-2001 Postdoktorand am Versuchszentrum Laimburg, Italien, wo er an der Biokontrolle von Bodeninsekten arbeitete, und anschließend an der UC Berkeley, USA (2002-2004), wo er sich mit Waldpathogenen befasste. Von 2004-2011 arbeitete er als leitender Pflanzenpathologe am Versuchszentrum Laimburg. Im Jahr 2011 zog er in die USA, wo er kurzzeitig bei einem Biotech-Startup Unternehmen arbeitete, bevor er eine Stelle an der Dominican University of California in San Rafael annahm. Derzeit ist er außerordentlicher Professor und leitender Wissenschaftler am NORS-DUC, dem National Ornamentals Research Site der Dominican University. Seine Forschungsschwerpunkte umfassen Krankheiten der Weinrebe, des Apfels und Zierpflanzen, Waldpathologie, biologische Kontrolle, Biodiversität und Invasionsbiologie.

.....

Rosemarie Tedeschi

PhD, è professore associato di Entomologia Generale e Applicata presso il Dipartimento di Scienze Agrarie, Forestali e Alimentari (DISAFA) dell'Università di Torino. Ha conseguito un dottorato di ricerca in Gestione integrata e biologica dei parassiti e ha una lunga esperienza in biologia, etologia, infettività ed epidemiologia dei vet-

tori di insetti patogeni delle piante, principalmente fitoplasmi. La sua attività di ricerca riguarda anche il sistema immunitario degli insetti e lo sviluppo di strategie innovative di controllo dei parassiti delle colture.

Ist Außerordentliche Professorin für Allgemeine und Angewandte Entomologie am Fachbereich Agrar-, Forst- und Ernährungswissenschaften (DISAFA) an der Universität Turin, Italien. Sie promovierte im Bereich Integrierter und Biologischer Pflanzenschutz und verfügt über langjährige Erfahrung im Bereich Biologie, Ethologie, Infektionsbiologie und Epidemiologie von Insektenvektoren von Pflanzenpathogenen, hauptsächlich Phytoplasmen. Ihre Forschungstätigkeiten richten sich auch auf Insektenimmunität und innovative Bekämpfungsstrategien gegen Pflanzenschädlinge.

.....

Tobias Weil

PhD, è un ricercatore senior presso il Dipartimento Qualità degli Alimenti e Nutrizione alla Fondazione Edmund Mach. È interessato all'esplorazione e alla valutazione di microrganismi per un utilizzo sostenibile in agricoltura, industria e medicina, nonché allo studio della loro rilevanza per le funzioni e i servizi dell'ecosistema, sia in ambienti naturali che artificiali.

PhD, ist leitender Wissenschaftler in der Abteilung Nahrungsmittelqualität und Ernährung an der Fondazione Edmund Mach. Sein Interesse gilt der Erforschung und Bewertung mikroskopischer Organismen zur nachhaltigen Nutzung in der Landwirtschaft, Industrie und Medizin sowie deren Relevanz für Ökosystemfunktionen und -dienstleistungen. Dies umfasst die Ökologie von Mikroorganismen in natürlichen und technischen Umgebungen.

BIBLIOGRAFIA

LITERATURVERZEICHNIS

- Adams R. G., Domeisen C. H., Ford L. J. (1983). Visual trap for monitoring pear psylla (Homoptera: Psyllidae) adults on pears. *Environmental Entomology* 12 (5): 1327-1331.
- Ahrens U., Seemüller E. (1992). Detection of DNA of plant pathogenic mycoplasma-like organisms by a polymerase chain reaction that amplifies a sequence of the 16S rRNA gene. *Phytopathology* 82 (2): 828-832.
- Ait Barka E., Belarbi A., Hachet C., Nowak J., Audran J. C. (2000). Enhancement of *in vitro* growth and resistance to gray mould of *Vitis vinifera* co-cultured with plant growth-promoting rhizobacteria. *FEMS Microbiology Letters* 186: 91-95.
- Aldaghi M., Bertaccini A., Lepoivre P. (2012). cDNA-AFLP analysis of gene expression changes in apple trees induced by phytoplasma infection during compatible interaction. *European Journal of Plant Pathology* 134 (1): 117-130.
- Aldaghi M., Massart S., Roussel S., Dutrecq O., Jijakli M. H. (2008). Adaptation of real-time PCR assay for specific detection of apple proliferation phytoplasma. *Acta Horticulturae* 781: 387-393.
- Aldaghi M., Massart S., Roussel S., Jijakli M. H. (2007). Development of a new probe for specific and sensitive detection of 'Candidatus Phytoplasma mali' in inoculated apple trees. *Annals of Applied Biology* 151: 251-258.
- Alma A., Daffonchio D., Gonella E., Raddadi N. (2010). Microbial symbionts of Auchenorrhyncha transmitting phytoplasmas: a resource for symbiotic control of phytoplasmas. In: Weintraub P. G., Jones P. (Ed./Hg.): *Phytoplasmas. Genomes, Plant Hosts and Vectors*. Wallingford, UK: CAB: 272-292.
- Alma A., Navone C., Visentin C., Arzone A., Bosco D. (2000). Rilevamenti di fitoplasmi di "apple proliferation" in *Cacopsylla melanoneura* (Förster) (Homoptera Psyllidae). *Petria* 10: 141-142.
- Alma A., Tedeschi R. (2010). Phytoplasma vectors in Italy. Knowledge, critical aspects and perspectives. *Petria* 20: 650-663.
- Alma A., Tedeschi R., Lessio F., Picciau L., Gonella E., Ferracini C. (2015). Insect vectors of plant pathogenic Mollicutes in the Euro-Mediterranean region. *Phytopathogenic Mollicutes* 5 (2): 53-73.
- Amici A., Refatti E., Osler R., Pellegrini S. (1972). Corpi riferibili a micoplasmii in piante di melo affette dalla malattia degli scopazzi. *Rivista di Patologia Vegetale* 8: 3-19.
- Arora A. K., Douglas A. E. (2017). Hype or opportunity? Using microbial symbionts in novel strategies for insect pest control. *Journal of Insect Physiology* 103: 10-17.
- Autonome Provinz Bozen / Provincia Autonoma di Bolzano (16.08.2011). Phytosanitäre Maßnahmen zur Bekämpfung der Apfeltriebsucht / Misure fitosanitarie per la lotta contro la malattia degli scopazzi del melo, vom 604/31.2. *Amtsblatt / Bollettino Ufficiale* (34): 16-19.
- Bai X., Zhang J., Ewing A., Miller S. A., Jancso Radek A., Shevchenko D. V., Tsukerman K., Walunas T., Lapidus A., Campbell J. W., Hogenhout S. A. (2006). Living with genome instability: the adaptation of phytoplasmas to diverse environments of their insect and plant hosts. *Journal of Bacteriology* 188 (10): 3682-3696.
- Baldessari M., Angeli G., Oppedisano T. (2017). Nuove strategie contro le psille vettori degli scopazzi del melo. *L'Informatore Agrario* 9: 47-51.

- Baric S., Berger J., Cainelli C., Kerschbamer C., Dalla Via J. (2011a). Molecular typing of 'Candidatus Phytoplasma mali' and epidemic history tracing by a combined T-RFLP/VNTR analysis approach. *European Journal of Plant Pathology* 131: 573-584.
- Baric S., Berger J., Cainelli C., Kerschbamer C., Letschka T., Dalla Via J. (2011b). Seasonal colonisation of apple trees by 'Candidatus Phytoplasma mali' revealed by a new quantitative TaqMan real-time PCR approach. *European Journal of Plant Pathology* 129: 455-467.
- Baric S., Dalla Via J. (2004). A new approach to apple proliferation detection: a highly sensitive real-time PCR assay. *Journal of Microbiological Methods* 57 (1): 135-145.
- Baric S., Kerschbamer C., Berger J., Cainelli C., Dalla Via J. (2010a). Ausbreitung der Apfeltriebsucht in Südtirol in zwei Wellen. *Obstbau Weinbau* (2): 70-73.
- Baric S., Kerschbamer C., Dalla Via J. (2007). Detection of latent apple proliferation infection in two differently aged apple orchards in South Tyrol (northern Italy). *Bulletin of Insectology* 60 (2): 265-266.
- Baric S., Kerschbamer C., Vigl J., Dalla Via J. (2008). Translocation of Apple Proliferation Phytoplasma via natural root grafts - a case study. *European Journal of Plant Pathology* 121 (2): 207-211.
- Baric S., Öttl S., Dalla Via J. (2010b). Infection rates of natural psyllid populations with 'Candidatus Phytoplasma mali' in South Tyrol (Northern Italy). *Julius-Kühn-Archiv* 427: 189-192.
- Bertaccini A. (Ed./Hg.) (2014). COST Action FA0807 Phytoplasmas and phytoplasma disease management: how to reduce their economic impact. [S. l.]: IPWG - International Phytoplasma Working Group.
- Bertamini M., Grando M. S., Nedunchezian N. (2003). Effects of phytoplasma infection on pigments, chlorophyll-protein complex and photosynthetic activities in field grown apple leaves. *Biologia Plantarum* 47 (2): 237-242.
- Bertamini M., Muthuchelian K., Grando M. S., Nedunchezian N. (2002). Effects of Phytoplasma Infection on Growth and Photosynthesis in Leaves of Field Grown apple. *Photosynthetica* 40 (1): 157-160.
- Bisognin C., Ciccotti A. M., Salvadori A., Moser M., Grando M. S., Jarausch W. (2008a). *In vitro* screening for resistance to apple proliferation in *Malus* species. *Plant Pathology* 57: 1163-1171.
- Bisognin C., Schneider B., Salm H., Grando M. S., Jarausch W., Moll E., Seemüller E. (2008b). Apple proliferation resistance in apomictic rootstocks and its relationship to phytoplasma concentration and simple sequence repeat genotypes. *Phytopathology* 98 (2): 153-158.
- Bisognin C., Seemüller E., Citterio S., Velasco R., Grando M. S., Jarausch W. (2009). Use of SSR markers to assess sexual vs apomictic origin and ploidy level of breeding progenies derived from crosses of apple proliferation-resistant *Malus sieboldii* and its hybrids with *Malus x domestica* cultivars. *Plant Breeding* 128: 507-513.
- Blattny J. C., Seidl V., Erbenova M. (1963). The apple proliferation of various sorts and the possible strain differentiation of the virus. *Phytopathologia Mediterranea* 2 (3): 119-123.
- Bliefernicht K., Krczal G. (1995). Epidemiological studies on apple proliferation disease in Southern Germany. *Acta Horticulturae* 386: 444-447.

- Boonrod K., Munteanu B., Jarausch B., Jarausch W., Krczal G. (2012). An immunodominant membrane protein (Imp) of '*Candidatus Phytoplasma mali*' binds to plant actin. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 25 (7): 889-895.
-
- Bormann F. H. (1966). The structure, function and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. *Ecological Monographs* 36: 1-26.
-
- Bosco D., Tedeschi R. (2013). Insect vector transmission assays. In: Dickinson M., Hodgetts J. (Ed./Hg.): *Phytoplasma*. Totowa NJ: Humana Press (938): 73-85.
-
- Bovey R. (1963). Observations and experiments on apple proliferation disease. *Phytopathologia Mediterranea* 2 (3): 111-114.
-
- Bovey R. (1971). Observations sur la dissémination de la maladie des proliférations du pommier. *Annual Review of Phytopathology*. No. hors-serie: 387-390.
-
- Bulgari D., Bozkurt A. I., Casati P., Cağlayan K., Quaglino F., Bianco P. A. (2012). Endophytic bacterial community living in roots of healthy and '*Candidatus Phytoplasma mali*' infected apple (*Malus domestica*, Borkh.) trees. *Antonie Van Leeuwenhoek* 102 (4): 677-687.
-
- Bulgari D., Casati P., Crepaldi P., Daffonchio D., Quaglino F., Brusetti L., Bianco P. A. (2011). Restructuring of Endophytic Bacterial Communities in Grapevine Yellow-Diseased and Recovered *Vitis vinifera* L. Plants. *Applied and Environmental Microbiology* 77: 5018-5022.
-
- Bulgari D., Casati P., Quaglino F., Bianco P. A. (2014). Endophytic bacterial community of grapevine leaves influenced by sampling date and phytoplasma infection process. *BMC Microbiology* 14: 198.
-
- Burts E. C., Retan A. H. (1973). Detection of pear psylla. Washington State University, Cooperative Extension Service Mimeo 3069.
-
- Cainelli C., Forno F., Mattedi L., Grando M. S. (2007). Can apple aphids be vectors of '*Candidatus Phytoplasma mali*'? *IOBC/WPRS Bulletin* 30 (4): 261-266.
-
- Carraro L., Ermacora P., Loi N., Osler R. (2004). The Recovery Phenomenon in Apple Proliferation-Infected Apple Trees. *Journal of Plant Pathology* 86 (2): 141-146.
-
- Carraro L., Ferrini F., Ermacora P., Loi N. (2008). Infectivity of *Cacopsylla picta* (Syn. *Cacopsylla costalis*), Vector of '*Candidatus Phytoplasma mali*' in North East Italy. *Acta Horticulturae* 781: 403-408.
-
- Carraro L., Osler R., Refatti E., Poggi P. C. (1988). Transmission of the possible agent of apple proliferation to *Vinca rosea* by dodder. *Rivista di Patologia Vegetale* 24 (4): 43-52.
-
- Casati P., Quaglino F., Stern A. R., Tedeschi R., Alma A., Bianco P. A. (2011). Multiple gene analyses reveal extensive genetic diversity among '*Candidatus Phytoplasma mali*' populations. *Annals of Applied Biology* 158: 257-266.
-
- Casati P., Quaglino F., Tedeschi R., Spiga F. M., Alma A., Spadone P., Bianco P. A. (2010). Identification and Molecular Characterization of '*Candidatus Phytoplasma mali*' Isolates in North-western Italy. *Journal of Phytopathology* 158: 81-87.
-
- Čermák V., Lauterer P. (2008). Overwintering of psyllids in South Moravia (Czech Republic) with respect to the vectors of the apple proliferation cluster phytoplasmas. *Bulletin of Insectology* 61 (1): 147-148.
-

- Chireceanu C., Fată V. (2012). Data on the hawthorn psyllid *Cacopsylla melanoneura* (Forster) populations in Southeast Romania. *Ecologia Balkanica* 4: 43-49.
- Choudhary D. K., Johri B. N. (2009). Interactions of *Bacillus* spp. and plants-with special reference to induced systemic resistance (ISR). *Microbiology Research* 164: 493-513.
- Ciccotti A. M., Bianchedi P. L., Bragagna P., Deromedi M., Filippi M., Forno F., Mattedi L. (2007). Transmission of 'Candidatus Phytoplasma mali' by root bridges under natural and experimental conditions. *Bulletin of Insectology* 60 (2): 387-388.
- Ciccotti A. M., Bianchedi P. L., Bragagna P., Deromedi M., Filippi M., Forno F., Mattedi L. (2008). Natural and Experimental Transmission of 'Candidatus Phytoplasma mali' by Root Bridges. *Acta Horticulturae* 781: 459-464.
- Compant S., Brader G., Muzammil S., Sessitsch A., Lebrühi A., Mathieu F. (2013). Use of beneficial bacteria and their secondary metabolites to control grapevine pathogen diseases. *BioControl* 58 (4): 435-455.
- Compant S., Nowak J., Coenye T., Clement C., Ait Barka E. (2008). Diversity and occurrence of *Burkholderia* spp. in the natural environment. *FEMS Microbiology Reviews* 32 (4): 607-626.
- Compant S., Reiter B., Sessitsch A., Nowak J., Clement C., Barka E. A. (2005). Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by plant growth promoting bacterium *Burkholderia* sp strain PsJN. *Applied and Environmental Microbiology* 71: 1685-1693.
- COST FA0807 (2013). Integrated Management of Phytoplasma Epidemics in Different Crop Systems. In collaborazione con/Unter Mitarbeit von Bertaccini A. (Chair), Nicolaisen M., Duduk B., Weintraub P. G., Jarausch W., Hogenhout S., Dickinson M. <http://www.costphytoplasma.ipwgn.net.org/>, 29.09.2013.
- Cubas P., Lauter N., Doebley J., Coen E. (1999). The TCP domain: a motif found in proteins regulating plant growth and development. *Plant Journal* 18 (2): 215-222.
- Dale C., Moran N. A. (2006). Molecular interactions between bacterial symbionts and their hosts. *Cell* 126 (3): 453-465.
- Danet J. L., Balakishiyeva G., Cimerman A., Sauvion N., Marie-Jeanne V., Labonne G., Lavina A., Battle A., Krizanac I., Skoric D., Ermacora P., Serçe C. U., Caglayan K., Jarausch W., Foissac X. (2011). Multilocus sequence analysis reveals the genetic diversity of European fruit tree phytoplasmas and supports the existence of inter-species recombination. *Microbiology* 157 (2): 438-450.
- Daniel C., Pfammatter W., Kehrli P., Wyss E. (2005). Processed kaolin as an alternative insecticide against the European pear sucker, *Cacopsylla pyri* (L.). *Journal of Applied Entomology* 129: 363-367.
- Danielli A., Bertaccini A., Vibio M., Mori N., Murari E., Posenato G., Girolami V. (1996). Detection and molecular characterization of phytoplasmas in the planthopper *Metcalfa pruinosa* (Say) (Homoptera: Flatidae). *Phytopathologia Mediterranea* 35 (1): 62-65.
- De Jonghe K., De Roo I., Maes M. (2017). Fast and sensitive on-site isothermal assay (LAMP) for diagnosis and detection of three fruit tree phytoplasmas. *European Journal of Plant Pathology* 147 (4): 749-759.
- Decante D., van Helden M. (2008). Spatial and temporal distribution of *Empoasca vitis* within a vineyard. *Agricultural and Forest Entomology* 10 (2): 111-118.

- Della Giustina W. (2002a). Les cicadelles nuisibles à l'agriculture 1e partie. *Insectes* 126: 3-6.
-
- Della Giustina W. (2002b). Les cicadelles nuisibles à l'agriculture 2e partie. *Insectes* 127: 25-28.
-
- DeLong D. M. (1971). The Bionomics of Leafhoppers. *Annual Review of Entomology* 16 (1): 179-210.
-
- Deng S., Hiruki C. (1991). Amplification of 16S rRNA genes from culturable and nonculturable Mollicutes. *Journal of Microbiological Methods* 14: 53-61.
-
- Dickinson M. (2015). Loop-Mediated Isothermal Amplification (LAMP) for Detection of Phytoplasmas in the Field. In: Lacomme C. (Ed./Hg.): *Plant Pathology: Techniques and Protocols*. New York, NY: Springer New York: 99-111.
-
- Douglas A. E. (2011). Lessons from studying insect symbioses. *Cell Host Microbe* 10 (4): 359-367.
-
- Douglas A. E. (2016). How multi-partner endosymbioses function. *Nature Reviews Microbiology* 14 (12): 731-743.
-
- Doyle J. J., Doyle J. B. (1990). Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12: 13-15.
-
- Drénou C. (2003). Unis par les racines. *Forêt Entreprise* 153: 27-33.
-
- Duffy B. K., Défago G. (1999). Environmental Factors Modulating Antibiotic and Siderophore Biosynthesis by *Pseudomonas fluorescens* Biocontrol Strains. *Applied and Environmental Microbiology* 65 (6): 2429-2438.
-
- Eben A., Gross J. (2013). Innovative control of psyllid vectors of European fruit tree phytoplasmas. *Phytopathogenic Mollicutes* 3 (1), 37-39.
-
- Eben A., Mühlethaler R., Gross J., Hoch H. (2015). First evidence of acoustic communication in the pear psyllid *Cacopsylla pyri* L. (Hemiptera, Psyllidae). *Journal of Pest Science* 88 (1): 87-95.
-
- Emmen D. A., Fleischer S. J., Hower A. (2004). Temporal and Spatial Dynamics of *Empoasca fabae* (Harris) (Homoptera, Cicadellidae) in Alfalfa. *Environmental Entomology* 33 (4): 890-899.
-
- Engelstädter J., Hurst G. D. D. (2009). The Ecology and Evolution of Microbes that Manipulate Host Reproduction. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40 (1): 127-149.
-
- Eriksson A., Anfora G., Lucchi A., Lanzo F., Virant-Doberlet M., Mazzoni V. (2012). Exploitation of Insect Vibrational Signals Reveals a New Method of Pest Management. *PLoS ONE* 7 (3), art. e32954.
-
- Erler F., Cetin H. (2007). Effect of kaolin particle film treatment on winterform oviposition of the pear psylla *Cacopsylla pyri*. *Phytoparasitica* 35 (5): 466-473.
-
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (1999). EPPO certification scheme PM4/27(1), Pathogen-tested material of *Malus*, *Pyrus* and *Cydonia*. *Certification Schemes* 29: 239-252.
-
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (2017). PM 7/62 (2) 'Candidatus Phytoplasma mali', 'Ca. P. pyri' and 'Ca. P. prunorum'. *Diagnostics* 47 (2): 466-473.
-

- Firrao G., Gobbi E., Locci R. (1994). Rapid diagnosis of apple proliferation mycoplasma-like organism using a polymerase chain reaction procedure. *Plant Pathology* 43: 669-674.
-
- Fischnaller S., Parth M., Messner M., Stocker R., Kerschbamer C., Reyes-Dominguez Y., Janik K. (2017). Occurrence of different *Cacopsylla* species in apple orchards in South Tyrol (Italy) and detection of apple proliferation phytoplasma in *Cacopsylla melanoneura* and *Cacopsylla picta* (Hemiptera: Psylloidea). *Cicadina* 17: 37-51.
-
- Fletcher J., Wayadande A., Melcher U., Ye F. (1998). The phytopathogenic mollicute-insect vector interface: a closer look. *Phytopathology* 88 (12): 1351-1358.
-
- Forno F., Mattedi L., Vindimian M. E., Branz A., Forti D., Schgraffer M. (2002). Tre anni di osservazioni sulle psille del melo. *Terra Trentina* (3): 25-29.
-
- Friedrich G. (1993). Handbuch des Obstbaus. In collaborazione con/Unter Mitarbeit von Kegl H., Mäde A., Petzold H. Stuttgart (Germany): Eugen Ulmer Verlag.
-
- Friedrich G., Rode H. (1996). Pflanzenschutz im integrierten Obstbau. Stuttgart (Germany), Eugen Ulmer Verlag.
-
- Frisinghelli C., Delaiti M., Grando S., Forti D., Vindimian E. (2000). *Cacopsylla costalis* (Flor 1861) as a Vector of Apple Proliferation in Trentino. *Journal of Phytopathology* 148: 425-431.
-
- Galetto L., Bosco D., Balestrini R., Genre A., Fletcher J., Marzachi C. (2011). The major antigenic membrane protein of 'Candidatus Phytoplasma asteris' selectively interacts with ATP synthase and actin of leafhopper vectors. *PLoS ONE* 6 (7), art. e22571.
-
- Galetto L., Bosco D., Marzachi C. (2005). Universal and group-specific real-time PCR diagnosis of flavescence dorée (16Sr-V), bois noir (16Sr-XII) and apple proliferation (16Sr-X) phytoplasmas from field-collected plant hosts and insect vectors. *Annals of Applied Biology* 147 (2): 191-201.
-
- Galetto L., Fletcher J., Bosco D., Turina M., Wayadande A., Marzachi C. (2008). Characterization of putative membrane protein genes of the 'Candidatus Phytoplasma asteris', chrysanthemum yellows isolate. *Canadian Journal of Microbiology* 54 (5): 341-351.
-
- García R. R., Somoano A., Moreno A., Burckhardt D., Queiroz D., Miñarro M. (2014). The occurrence and abundance of two alien eucalypt psyllids in apple orchards. *Pest Management Science* 70 (11): 1676-1683.
-
- García-Chapa M., Batlle A., Laviña A., Camprubí A., Estaún V., Calvet C. (2004). Tolerance increase to pear decline phytoplasma in mycorrhizal OHF-333 pear rootstock. *Acta Horticulturae* 657: 437-441.
-
- Germaine K., Keogh E., García-Cabellos G., Borremans B., von der Lelie D. von der, Barac T., Oeyen L., Vangronsveld J., Moore F. P., Moore E. R. B., Campbell C. D., Ryan D., Dowling D. N. (2004). Colonisation of poplar trees by gfp expressing bacterial endophytes. *FEMS Microbiology Ecology* 48: 109-118.
-
- Giorno F., Guerriero G., Biagetti M., Ciccotti A. M., Baric S. (2013). Gene expression and biochemical changes of carbohydrate metabolism in *in vitro* micro-propagated apple plantlets infected by 'Candidatus Phytoplasma mali'. *Plant Physiology and Biochemistry* 70: 311-317.
-
- Gold R. E., Sylvester E. S. (1982). Pathogen strains and leafhopper species as factors in the transmission of western X-disease agent under varying light and temperature conditions. *Hilgardia* 50 (3): 1-43.
-

- Goodchild A. J. P. (1966). Evolution of the alimentary canal in the Hemiptera. *Biological Reviews* 41 (1): 97-139.
-
- Grisan S., Martini M., Musetti R., Osler R. (2011). Development of a molecular approach to describe the diversity of fungal endophytes in either phytoplasma infected, recovered or healthy grapevines. *Bulletin of Insectology* 64 (Supplement): S207-S208.
-
- Gross J. (2011). Chemical ecology of psyllids and their interactions with vectored phytoplasma and plants. *IOBC/WPRS Bulletin* 72 (72): 123-126.
-
- Guédot C., Millar J. G., Horton D. R., Landolt P. J. (2009). Identification of a Sex Attractant Pheromone for Male Winterform Pear Psylla, *Cacopsylla pyricola*. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35 (12): 1437-1447.
-
- Guerriero G., Giorno F., Ciccotti A. M., Schmidt S., Baric S. (2012a). A gene expression analysis of cell wall biosynthetic genes in *Malus x domestica* infected by 'Candidatus Phytoplasma mali'. *Tree Physiology* 32 (11): 1365-1377.
-
- Guerriero G., Spadiut O., Kerschbamer C., Giorno F., Baric S., Ezcurra I. (2012b). Analysis of cellulose synthase genes from domesticated apple identifies collinear genes WDR53 and CesA8A: partial co-expression, bicistronic mRNA, and alternative splicing of CESA8A. *Journal of Experimental Botany* 63 (16): 6045-6056.
-
- Guisan A., Thuiller W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
-
- Guisan A., Zimmermann N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
-
- Gundersen D. E., Lee I. M. (1996). Ultrasensitive detection of phytoplasmas by nested-PCR assays using two universal primer pairs. *Phytopathologia Mediterranea* 35: 144-151.
-
- Hall D. G., Sétamou M., Mizell R. F. (2010). A comparison of sticky traps for monitoring Asian citrus psyllid (*Diaphorina citri* Kuwayama). *Crop Protection* 29: 1341-1346.
-
- Hardoim P. R., Overbeek van L. S., Berg G., Pirttilä A. M., Compant S., Campisano A., Döring M., Sessitsch A. (2015). The Hidden World within Plants: Ecological and Evolutionary Considerations for Defining Functioning of Microbial Endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 79: 293-320.
-
- Hegab A. M., El-Zohairy M. M. (1985). Retransmission of mycoplasma-like bodies associated with apple proliferation disease between herbaceous plants and apple seedlings. *Acta Horticulturae* 193: 343-344.
-
- Heinrich M., Botti S., Carprara L., Arthofer W., Strommer S., Hanzer V., Katinger H., Bertaccini A., Machada M. L. D. C. (2001). Improved detection methods for fruit tree phytoplasmas. *Plant Molecular Biology Reporter* 19: 169-179.
-
- Herzog U., Wiedemann W., Trapp A. (2010). Apfeltriebsucht in Sachsen. *Schriftenreihe des LfULG* (19).
-
- Herzog U., Wiedemann W., Trapp A. (2012). Phytoplasmen im sächsischen Obstbau. *Schriftenreihe des LfULG* (32).
-
- Hilf M. E., Sims K. R., Folimonova S. Y., Achor D. S. (2013). Visualization of 'Candidatus Liberibacter asiaticus' Cells in the Vascular Bundle of Citrus Seed Coats with Fluorescence *In Situ* Hybridization and Transmission Electron Microscopy. *Phytopathology* 103 (6): 545-554.
-

- Hodkinson I. D. (1974). The biology of the Psylloidea (Homoptera). A review. *Bulletin of Entomological Research* 64 (02): 325-338.
-
- Hodkinson I. D. (2009). Life cycle variation and adaptation in jumping plant lice (Insecta. Hemiptera: Psylloidea): a global synthesis. *Journal of Natural History* 43 (1-2): 65-179.
-
- Hoffmann A. A., Montgomery B. L., Popovici J., Iturbe-Ormaetxe I., Johnson P. H., Muzzi F., Greenfield M., Durkan M., Leong M. Y. S., Dong Y., Cook H., Axford J., Callahan A. G., Kenny N., Omodei C., McGraw E. A., Ryan P. A., Ritchie S. A., Turelli M., O'Neill S. L. (2011). Successful establishment of *Wolbachia* in *Aedes* populations to suppress dengue transmission. *Nature* 476 (7361): 454-457.
-
- Hogenhout S. A., Oshima K., Ammar E. D., Kakizawa S., Kingdom H. N., Namba S. (2008). Phytoplasmas: bacteria that manipulate plants and insects. *Molecular Plant Pathology* 9 (4): 403-423.
-
- Horton D. R. (1999). Monitoring of pear psylla for pest management decisions and research. *Integrated Pest Management Reviews* 4: 1-20.
-
- Hoshi A., Oshima K., Kakizawa S., Ishii Y., Ozeki J., Hashimoto M., Komatsu K., Kagiwada S., Yamaji Y., Namba S. (2009). A unique virulence factor for proliferation and dwarfism in plants identified from a phytopathogenic bacterium. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106 (15): 6416-6421.
-
- Isur-Kruh L., Naor V., Zahavi T., Ballinger J. M., Sharon R., Robinson W. E., Perlman S. J., Zchori-Fein E. (2017a). Bacterial associates of *Hyaletthes obsoletus* (Hemiptera: Cixiidae), the insect vector of bois noir disease, with a focus on cultivable bacteria. *Research in Microbiology* 168 (1): 94-101.
-
- Isur-Kruh L., Zahavi T., Barkai R., Freilich S., Zchori-Fein E., Naor V. (2017b). *Dyella*-like bacterium isolated from an insect as a potential biocontrol agent against grapevine yellows. *Phytopathology* 108 (3): 336-341.
-
- Ikeda M., Ohme-Takagi M. (2014). TCPs, WUSs, and WINDs: families of transcription factors that regulate shoot meristem formation, stem cell maintenance, and somatic cell differentiation. *Frontiers in Plant Science* 5:427.
-
- Janik K., Mithöfer A., Raffener M., Stellmach H., Hause B., Schlink K. (2017). An effector of apple proliferation phytoplasma targets TCP transcription factors - a generalized virulence strategy of phytoplasma? *Molecular Plant Pathology* 18 (3): 435-443.
-
- Janik K., Oettl S., Schlink K. (2015). Local distribution of 'Candidatus Phytoplasma mali' genetic variants in South Tyrol (Italy) based on a MLST study. *Phytopathogenic Mollicutes* 5 (1-Supplement): S29-S30.
-
- Jarausch B., Fuchs A., Schwind N., Krczal G., Jarausch W. (2007). *Cacopsylla picta* as most important vector for 'Candidatus Phytoplasma mali' in Germany and neighbouring regions. *Bulletin of Insectology* 60: 189-190.
-
- Jarausch B., Jarausch W. (2010). Psyllid vectors and their control. In: Weintraub P. G., Jones P. (Ed./Hg.): *Phytoplasmas - Genomes, Plant Hosts and Vectors*. Oxfordshire, UK: CAB: 250-271.
-
- Jarausch B., Schwind N., Jarausch W., Krczal G. (2004a). Overwintering adults and spring-time generation of *Cacopsylla picta* (synonym *C. costalis*) can transmit apple proliferation phytoplasmas. *Acta Horticulturae* (657): 409-413.
-

- Jarausch B., Schwind N., Fuchs A., Jarausch W. (2011a). Characteristics of the spread of apple proliferation by its vector *Cacopsylla picta*. *Phytopathology* 101 (12): 1471-1480.
- Jarausch B., Schwind N., Jarausch W., Krczal G., Seemüller E., Dickler E. (2003). First report of *Cacopsylla picta* as a vector for apple proliferation phytoplasma in Germany. *Plant Disease* 87 (1): 101.
- Jarausch B., Weintraub P. G., Sauvion N., Maixner M., Foissac X. (2014). Diseases and insect vectors. In: Bertaccini A. (Ed./Hg.): Phytoplasmas and phytoplasma disease management: how to reduce their economic impact. Bologna: 111-121.
- Jarausch W. (2007). www.apfeltriebsucht.de.
- Jarausch W., Bisognin C., Grando S., Schneider B., Velasco R., Seemüller E. (2010). Breeding of apple proliferation resistant-rootstocks: where are we? *Petria* 20 (3): 675-677.
- Jarausch W., Bisognin C., Schneider B., Grando S., Velasco R., Seemüller E. (2011b). Breeding apple proliferation-resistant rootstocks: durability of resistance and pomological evaluation. *Bulletin of Insectology* 64 (Supplement): S275-S276.
- Jarausch W., Lansac M., Bliot C., Dosba F. (1999). Phytoplasma transmission by *in vitro* graft inoculation as a basis for a preliminary screening method for resistance in fruit trees. *Plant Pathology* 48: 238-287.
- Jarausch W., Lansac M., Dosba F. (1996). Long-term maintenance of nonculturable apple-proliferation phytoplasmas in their micropropagated natural host plant. *Plant Pathology* 45: 778-786.
- Jarausch W., Peccerella T., Schwind N., Jarausch B., Krczal G. (2004b). Establishment of a quantitative real-time PCR assay for the quantification of apple proliferation phytoplasmas in plants and insects. *Acta Horticulturae* 357: 415-420.
- Jarausch W., Saillard C., Heliot B., Garnier M., Dosba F. (2000). Genetic variability of apple proliferation phytoplasmas as determined by PCR-RFLP and sequencing of a non-ribosomal fragment. *Molecular and Cellular Probes* 14 (1): 17-24.
- Jarausch W., Torres E. (2014). Management of phytoplasma-associated diseases. In: Bertaccini A. (Ed./Hg.): Phytoplasmas and phytoplasma disease management: how to reduce their economic impact. Bologna: IPWG-International Phytoplasma Working Group: 199-208.
- Kamińska M., Klamkowski K., Berniak H., Sowik I. (2010). Response of mycorrhizal periwinkle plants to aster yellows phytoplasma infection. *Mycorrhiza* 20 (3): 161-166.
- Karte S., Seemüller E. (1988). Variable response within the genus *Malus* to the apple proliferation disease. *Journal of Plant Diseases and Protection* 95 (1): 25-34.
- Karte S., Seemüller E. (1991). Susceptibility of grafted *Malus* taxa and hybrids to apple proliferation disease. *Journal of Phytopathology* 131: 137-148.
- Kavino M., Harish S., Kumara N., Saravanakumar D., Damodaran T., Soorianathasundaram K., Samiyappan R. (2007). Rhizosphere and endophytic bacteria for induction of systemic resistance of banana plantlets against bunchy top virus. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 1087-1098.
- Kirkpatrick B. C., Stenger D. C., Morris T. J., Purcell A. (1987). Cloning and detection of DNA from a non culturable plant pathogenic mycoplasma-like organism. *Science* 238: 197-200.

- Kison H., Schneider B., Seemüller E. (1994). Restriction Fragment Length polymorphisms within the Apple Proliferation mycoplasma-like organism. *Journal of Phytopathology* 141 (4): 395-401.
-
- Koltunow A. M. (1994). Apomixis: Embryo Sacs and Embryos Formed without Meiosis or Fertilization in Ovules. *Plant Cell* 5: 1425-1437.
-
- Krczal G., Krczal H., Kunze L. (1988). *Fiebertella florii* (Stål), a vector of apple proliferation agent. *Acta Horticulturae* 235: 99-106.
-
- Kube M., Schneider B., Kuhl H., Dandekar T., Heitmann K., Migdoll A. M., Reinhardt R., Seemüller E. (2008). The linear chromosome of the plant-pathogenic mycoplasma 'Candidatus Phytoplasma mali'. *BMC Genomics* 9, art. 306.
-
- Kube M., Mitrovic J., Duduk B., Rabus R., Seemüller E. (2012). Current view on phytoplasma genomes and encoded metabolism. *The Scientific World Journal* 2012: ID185942.
-
- Kunze L. (1976). Spread of apple proliferation in a newly established apples plantation. *Acta Horticulturae* 67: 121-128.
-
- Kunze L. (1989). Apple proliferation. In: Virus and Virus-like Diseases of Pome Fruits and Simulating Noninfectious Disorders, Cooperative Extension College of Agriculture and Home Economics. Pullmann, WA. Washington State University: 99-113.
-
- Lauterer P. (1999). Results of the investigations on Hemiptera in Moravia, made by the Moravian museum (Psylloidea). *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae*: 71-151.
-
- Lee I. M., Bertaccini A., Vibio M., Gundersen D. E. (1995). Detection of multiple phytoplasmas in perennial fruit trees with decline symptoms in Italy. *Phytopathology* 85 (6): 728-735.
-
- Lee I. M., Davis R. E., Gundersen-Rindal D. E. (2000). Phytoplasma: phytopathogenic mollicutes. *Annual Review of Microbiology* 54: 221-55.
-
- Lee I. M., Gundersen-Rindal D. E., Bertaccini A. (1998). Phytoplasma: ecology and genomic diversity. *Phytopathology* 88 (12): 1359-1366.
-
- Lee I. M., Hammond R. W., Davis R. E., Gundersen D. E. (1993). Universal Amplification and Analysis of Pathogen 16S rDNA for Classification and Identification of Mycoplasma-like Organisms. *Phytopathology* 83 (8): 834-842.
-
- Lemoine R., La Camera S., Atanossova R., Dédaldéchamp F., Allario T., Pourtau N., Bonnemain J. L., Laloi M., Coutos-Thévenot P., Maurousset L., Faucher M., Girousse C., Lemmonier P., Parrilla J., Durand M. (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science* 4: 272.
-
- Lepka P., Stitt M., Moll E., Seemüller E. (1999). Effect of phytoplasmal infection on concentration and translocation of carbohydrates and amino acids in periwinkle and tobacco. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 55: 59-68.
-
- Lesnik M., Brzin J., Mehle N., Ravnikar M. (2008). Transmission of 'Candidatus phytoplasma mali' by natural formation of root bridges in M9 apple. *Agricultura* 5: 43-46.
-
- Liao Yi-Chang, Yang Man-Miao (2015). Acoustic Communication of Three Closely Related Psyllid Species. A Case Study in Clarifying Allied Species Using Substrate-borne Signals (Hemiptera: Psyllidae: Cacopsylla). *Annals of the Entomological Society of America* 108 (5): 902-911.
-

- Liebenberg A., Wetzel T., Kappis A., Herdemertens M., Krczal G., Jarausch W. (2010). Influence of apple stem grooving virus on *Malus-sieboldii*-derived apple proliferation resistant rootstock. *Julius-Kühn-Archiv* 427: 186-188.

 Lingua G., D'Agostino G., Massa N., Antosiano M., Berta G. (2002). Mycorrhiza-induced differential response to a yellows disease in tomato. *Mycorrhiza* 12: 191-198.

 Loi N., Ermacora P., Carraro L., Osler R., & Chen T. A. (2002). Production of monoclonal antibodies against apple proliferation phytoplasma and their use in serological detection. *European Journal of Plant Pathology* 108 (1): 81-86.

 Lopez J. A., Sun Y., Blair P. B., Mukhtar M. S. (2015). TCP three-way handshake: linking developmental processes with plant immunity. *Trends in Plant Science* 4: 238-245.

 Lòpez-Fernández S., Sonogo P., Moretto M., Pancher M., Engelen K., Pertot I., Campisano A. (2015). Whole-genome comparative analysis of virulence genes unveils similarities and differences between endophytes and other symbiotic bacteria. *Frontiers in Microbiology* 6, art. 419.

 Lorenz K. H., Schneider B., Ahrens U., Seemüller E. (1995). Detection of the Apple Proliferation and Pear Decline Phytoplasmas by PCR Amplification of Ribosomal and Non-ribosomal DNA. *Phytopathology* 85 (7): 771-776.

 Lubanga U. K., Drijfhout F. P., Farnier K., Steinbauer M. J. (2016). The Long and the Short of Mate Attraction in a Psylloid: do Semiochemicals Mediate Mating in *Acanthocnema dobsoni* Froggatt? *Journal of Chemical Ecology* 42 (2): 163-172.

 Lubanga U. K., Guedot C., Percy D. M., Steinbauer M. J. (2014). Semiochemical and Vibrational Cues and Signals Mediating Mate Finding and Courtship in Psylloidea (Hemiptera): A Synthesis. *Insects* 5 (3): 577-595.

 Luge T., Kube M., Freiwald A., Meierhofer D., Seemüller E., Sauer S. (2014). Transcriptomics assisted proteomic analysis of *Nicotiana occidentalis* infected by 'Candidatus Phytoplasma mali' strain AT. *Proteomics* 14 (16): 1882-1889.

 MacLean A. M., Sugio A., Makarova O. V., Findlay K. C., Grieve V. M., Tóth R., Nicolaisen M., Hogenhout S. A. (2011). Phytoplasma effector SAP54 induces indeterminate leaf-like flower development in Arabidopsis plants. *Plant Physiology* 157 (2): 831-841.

 Maejima K., Iwai R., Himeno M., Komatsu K., Kitazawa Y., Fujita N., Ishikawa K., Fukuoka M., Minato N., Yamaji Y., Oshima K., Namba S. (2014). Recognition of floral homeotic MADS domain transcription factors by a phytoplasmal effector, phyllogen, induces phylloidy. *The Plant Journal* 78 (4): 541-554.

 Maixner M., Ahrens U., Seemüller E. (1995). Detection of the German grapevine yellows (Vergillungskrankheit) MLO in grapevine, alternative hosts and vector by a specific PCR procedure. *European Journal of Plant Pathology* 101: 241-250.

 Malagnini V., Pedrazzoli F., Papetti C., Cainelli C., Zasso R., Gualandri V., Pozzebon A., Ioriatti C. (2013). Ecological and Genetic Differences between *Cacopsylla melanoneura* (Hemiptera, Psyllidae) Populations Reveal Species Host Plant Preference. *PLoS ONE* 8 (7), art. E69663.

 Mann R. S., Rouseff R. L., Smoot J., Rao N., Meyer W. L., Lapointe S. L., Robbins P. S., Cha D., Linn C. E., Webster F. X., Tiwari S., Stelinski L. L. (2013). Chemical and behavioral analysis of the cuticular hydrocarbons from Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*. *Insect Science* 20 (3): 367-378.

- Marcone C., Gibb K. S., Streten C., Schneider B. (2004). 'Candidatus Phytoplasma spartii', 'Candidatus Phytoplasma rhamnii' and 'Candidatus Phytoplasma allocasuarinae', respectively associated with spartium witches'-broom, buckthorn witches'-broom and allocasuarina yellows diseases. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 54 (4): 1025-1029.
-
- Marcone C., Ragozzino A., Seemüller E. (1996). Association of phytoplasmas with the decline of European hazel in southern Italy. *Plant Pathology* 45: 857-863.
-
- Marenaud C., Mazy K., Lansac, M. (1978). La prolifération du pommier: une maladie curieuse et dangereuse. *P.H.M. Revue Horticole* 188: 41-50.
-
- Martini M., Lee I. M. (2013). PCR and RFLP analyses based on the ribosomal protein operon. *Methods in Molecular Biology* 938: 173-188.
-
- Marwitz R., Petzold H., Özel M. (1974). Untersuchungen zur Übertragbarkeit des möglichen Erregers der Triebsucht des Apfels auf einen krautigen Wirt. *Phytopathologische Zeitung* 81: 85-91.
-
- Maszkiewicz J., Blaszczyk W., Millikan D. F. (1979). Investigation on the apple proliferation disease I. Increased susceptibility of affected leaf tissue to *Podosphaera leucotricha*. *Phytoprotection* (60): 47-54.
-
- Matsumura M., Suzuki Y. (2003). Direct and feeding-induced interactions between two rice planthoppers, *Sogatella furcifera* and *Nilaparvata lugens*. Effects on dispersal capability and performance. *Ecological Entomology* 28 (2): 174-182.
-
- Mattedi L., Ciccotti A. M., Bianchedi P. L., Bragagna P., Deromedi M., Filippi M., Forno F., Pedrazzoli F. (2008a). Trasmissione di Apple proliferation attraverso anastomosi radicali. In: Ioriatti C., Jarausch W. (Ed./Hg.): Scopazzi del melo - Apple proliferation. San Michele all'Adige (TN): Fondazione Edmund Mach: 76-91.
-
- Mattedi L., Forno F., Branz A., Bragagna P., Battocletti I., Gualandri V., Pedrazzoli F., Bianchedi P. L., Deromedi M., Filippi M., Dallabetta N., Varner M., Ciccotti A. M. (2008f). Come riconoscere la malattia in campo: novità sulla sintomatologia. In: Ioriatti C., Jarausch W. (Ed./Hg.): Scopazzi del melo - Apple proliferation. San Michele all'Adige (TN): Fondazione Edmund Mach: 41-50.
-
- Mattedi L., Forno F., Branz A., Piffer I., Gualandri V., Pedrazzoli F., Salvadori A., Stoppa G., Schneider B., Jarausch W. (2008c). Analisi della diffusione della malattia in regioni modello. In: Ioriatti C., Jarausch W. (Ed./Hg.): Scopazzi del melo - Apple proliferation. San Michele all'Adige (TN): Fondazione Edmund Mach: 63-75.
-
- Mattedi L., Forno F., Cainelli C., Grando M. S., Jarausch W. (2007). Transmission of "Candidatus Phytoplasma mali" by psyllid vectors in Trentino. *IOBC/WPRS Bulletin* 30 (4): 267-272.
-
- Mattedi L., Forno F., Cainelli C., Grando M. S., Jarausch W. (2008d). Research on 'Candidatus Phytoplasma mali' transmission by insect vectors in Trentino. *Acta Horticulturae* 781: 369-374.
-
- Mattedi L., Forno F., Cainelli C., Grando M. S., Jarausch W. (2008e). Psille del melo da curiosità a temibili parassiti. *L'Informatore Agrario*. 64 (4): 109-116.
-
- Mayer C. J., Jarausch B., Jarausch W., Jelkmann W., Vilcinskis A., Gross J. (2009). *Cacopsylla melanoneura* has no relevance as vector of apple proliferation in Germany. *Phytopathology* 99 (6): 729-738.
-

- Mayer C. J., Vilcinskis A., Gross J. (2008a). Phytopathogen Lures Its Insect Vector by Altering Host Plant Odor. *Journal of Chemical Ecology* 34: 1045-1049.
- Mayer C. J., Vilcinskis A., Gross J. (2008b). Pathogen-induced Release of Plant Allomone Manipulates Vector Insect Behavior. *Journal of Chemical Ecology* 34 (12): 1518-1522.
- Mayer C. J., Vilcinskis A., Gross J. (2011). Chemically mediated multitrophic interactions in a plant-insect vector-phytoplasma system compared with a partially nonvector species. *Agricultural and Forest Entomology* 13 (1): 25-35.
- McGraw E. A., O'Neill S. L. (2013). Beyond insecticides: new thinking on an ancient problem. *Nature Reviews Microbiology* 11 (3): 181-193.
- Miñarro M., Somoano A., Moreno A., Garcia R. R. (2016). Candidate insect vectors of apple proliferation in Northwest Spain. *SpringerPlus* 5 (1): 1240.
- Ministero delle Politiche Agricole e Forestali (23.02.2006). Misure per la lotta obbligatoria contro il fitoplasma Apple Proliferation Phytoplasma. http://www.provinz.bz.it/landwirtschaft/download/Decreto_ministeriale_23_febbraio_2006.pdf.
- Minucci C., Navone P., Boccardo G. (1996). Presenza di scopazzi del melo (apple proliferation) in frutteti del Piemonte. *Informatore Fitopatologico* 6: 47-49.
- Mittelberger C., Mitterrutzner E., Fischnaller S., Kerschbamer C., Janik K. (2016). Populationsdichten der Apfelfriebsucht-vektoren 2012 - 2014 im Burggrafenamt. *Obstbau Weinbau* (4): 17-20.
- Mittelberger C., Obkircher L., Oetl S., Oppedisano T., Pedrazzoli F., Panassiti B., Kerschbamer C., Anfora G., Janik K. (2017a). The insect vector *Cacopsylla picta* vertically transmits the bacterium 'Candidatus Phytoplasma mali' to its progeny. *Plant Pathology* 66 (6): 1015-1021.
- Mittelberger C., Pichler C., Yalcinkaya H., Erhart T., Gasser J., Schumacher S., Janik K., Robatscher P., Kräutler B., Oberhuber M. (2017b). Pathogen-Induced Leaf Chlorosis: Products of Chlorophyll 2 Breakdown Found in Degreened Leaves of Phytoplasma-Infected 3 Apple (*Malus × domestica* Borkh.) and Apricot (*Prunus armeniaca* L.) 4 Trees Relate to the Pheophorbide a Oxygenase/Phyllobilin Pathway. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 65: 2651-2660.
- Monti M., Martini M., Tedeschi R. (2013). EvaGreen real-time PCR protocol for specific 'Candidatus Phytoplasma mali' detection and quantification in insects. *Molecular and Cellular Probes* 27 (3-4): 129-136.
- Morvan G., Castelain C. (1975). Nouvelles observations sur la sensibilité de *Malus × dawsioniana* Rehd. à la maladie de la prolifération du pommier et sur son utilisation comme indicateur. *Acta Horticulturae* (44): 175-180.
- Musetti R., Buxa S. V., De Marco F., Loschi A., Polizzotto R., Kogel K. H., van Bel A. J. E. (2013a). Phytoplasma-triggered Ca²⁺ influx is involved in sieve-tube blockage. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 26 (4): 379-386.
- Musetti R., De Marco F., Farhan K., Polizzotto R., Santi S., Ermacora P., Osler R. (2011b). Phloem-specific protein expression patterns in apple and grapevine during phytoplasma infection and recovery. *Bulletin of Insectology* 64 (Supplement): S211-S212.
- Musetti R., Farhan K., De Marco F., Polizzotto R., Paolacci A., Ciaffi M., Ermacora P., Grisan S., Santi S., Osler R. (2013b). Differentially-regulated defence genes in *Malus domestica* during phytoplasma infection and recovery. *European Journal of Plant Pathology* 136: 13-19.

- Musetti R., Grisan S., Polizzotto R., Martini M., Paduano C., Osler R. (2011a). Interactions between 'Candidatus Phytoplasma mali' and the apple endophyte *Epicoccum nigrum* in *Catharanthus roseus* plants. *Journal of Applied Microbiology* 110 (3): 746-756.
-
- Musetti R., Marabottini R., Badiani M., Martini M., Sanità di Toppi L., Borselli S., Borgo M., Osler R. (2007). On the role of H₂O₂ in the recovery of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Prosecco) from Flavescence dorée disease. *Functional Plant Biology* 34: 750-758.
-
- Musetti R., Paolacci A., Ciaffi M., Tanzarella O. A., Polizzotto R., Tubaro F., Mizzau M., Ermacora P., Badiani M., Osler R. (2010). Phloem cytochemical modification and gene expression following the recovery of apple plants from apple proliferation disease. *Phytopathology* 100 (4): 390-399.
-
- Musetti R., Sanità di Toppi L., Ermacora P., Favali M. A. (2004). Recovery in apple trees infected with the apple proliferation phytoplasma: an ultrastructural and biochemical study. *Phytopathology* 94 (2): 203-208.
-
- Musetti R., Sanità di Toppi L., Martini M., Ferrini F., Loschi A., Favali M. A., Osler R. (2005). Hydrogen peroxide localisation and antioxidant status in the recovery of apricot plants from European Stone Fruit Yellows. *European Journal of Plant Pathology* 112: 53-61.
-
- Namba S., Kato S., Iwanami S., Oyaizu H., Shiozawa H., Tsuchizaki T. (1993). Detection and Differentiation of Plant-Pathogenic Mycoplasma-like Organisms Using Polymerase Chain Reaction. *Phytopathology* 83 (7): 786-791.
-
- Naor V., Ezra D., Zahavi T. (2011). The use of *Spiroplasma melliferum* as a model organism to study the antagonistic activity of grapevine endophytes against phytoplasma. *Bulletin of Insectology* 64 (Supplement): S265-S266.
-
- Naor V., Iasur-Kruh L., Barkai R., Bordolei R., Rodoy S., Harel M., Zahavi T., Zchori-Fein E. (2015). Introduction of beneficial bacteria to grapevines as a possible control of phytoplasma associated diseases. *Phytopathogenic Mollicutes* 5 (1s): S111-S112.
-
- Naor V., Iasur-Kruh L., Zahavi T., Kapulnik Y., Bahar O., Lidor O., Zchori-Fein E. (2017). The potential use of endosymbiont/endophytic bacteria to reduce yellows disease symptoms in wine grapes. In: Future IPM 3.0 towards a sustainable agriculture (Conference). IOBC-WPRS general assembly - Meeting of the WGs Integrated protection in viticulture, induced resistance in plants against insects and diseases and Multitrophic interactions in soil. 214-215.
-
- Németh M. V. (1986). Virus, Mycoplasma and Rickettsia Diseases of Fruit Trees. Lancaster, Boston, USA/Dordrecht, Netherlands: M. Nijhoff Publishers.
-
- Neumüller M., Siemonsmeier A., Hadersdorfer J., Treutter D. (2014). Blue LAMP - Neues Verfahren erleichtert den Nachweis von Apfeltriebsucht und Birnenverfall. *Obstbau Weinbau* (1): 14-17.
-
- Nieri R., Mazzoni V. (2018). The reproductive strategy and the vibrational duet of the leafhopper *Empoasca vitis*. *Insect Science* 25 (5): 869-882.
-
- Notomi T. (2000). Loop-mediated isothermal amplification of DNA. *Nucleic Acids Research* 28 (12), art. e63.
-
- Oettl S., Schlink K. (2015). Molecular Identification of Two Vector Species, *Cacopsylla melanoneura* and *Cacopsylla picta* (Hemiptera: Psyllidae), of Apple Proliferation Disease and Further Common Psyllids of Northern Italy. *Journal of Economic Entomology* 108 (5): 2174-2183.
-

- Oppedisano T., Panassiti B., Pedrazzoli F., Mittelberger C., Bianchedi P. L., Angeli G., De Cristofaro A., Janik K., Anfora G., Ioriatti C. (2019b). Importance of psyllids' life stage in the epidemiology of apple proliferation phytoplasma. *Journal of Pest Science* 93: 49-61.
- Oppedisano T., Pedrazzoli F., Cainelli C., Franchi R., Gubert F., Marini L., Mazzoni V., De Cristofaro A., Ioriatti C. (2017). Investigation of the biodiversity and landscape ecology of apple orchards to investigate potential new vectors of apple proliferation. *IOBC/WPRS Bulletin* 123: 104-105.
- Oppedisano T., Polajnar J., Kostanjšek R., De Cristofaro A., Ioriatti C., Virant Doberlet M., Mazzoni V. (2019a). Substrate-borne vibrational communication in the vector of apple proliferation disease *Cacopsylla picta* (Hemiptera: Psyllidae). *Journal of Economic Entomology* 113 (2): 596-603.
- Oppedisano T., Polajnar J., Kostanjšek R., Ioriatti C., De Cristofaro A., Virant-Doberlet M., Mazzoni V. (2016). Substrate-borne vibrational communication in the vectors of Apple Proliferation *Cacopsylla picta* and *C. melanoneura* (Homoptera: Psyllidae). Proceedings of 1st International Symposium on Biotremology - San Michele all'Adige, Italy: 47.
- Orestein S., Zahavi T., Nestel D., Sharon R., Barkalifa M., Weintraub P. G. (2003). Spatial dispersion patterns of potential leafhopper and planthopper (Homoptera) vectors of phytoplasma in wine vineyards. *Annals of Applied Biology* 142 (3): 341-348.
- Oshima K., Ishii Y., Kakizawa S., Sugawara K., Neriya Y., Himeno M., Minato N., Miura C., Shiraishi T., Yamaji Y., Namba S. (2011). Dramatic transcriptional changes in an intracellular parasite enable host switching between plant and insect. *PLoS ONE* 6 (8), art. e23242.
- Oshima K., Maejima K., Namba S. (2013). Genomic and evolutionary aspects of phytoplasmas. *Frontiers in Microbiology* 4, art. 230.
- Osler R., Loi N., Carraro L., Ermacora P., Refatti E. (2000). Recovery in plants affected by phytoplasmas. Proceedings of the 5th Congress of the European Foundation for Plant Pathology, Taormina, Italy: 589-592.
- Ossianilsson F. (1992). The Psylloidea (Homoptera) of Fennoscandia and Denmark. In: Kristensen N. P., Michelsen V. (Ed./Hg.): Fauna Entomologica Scandinavica. Leiden (NL), New York (USA), Cologne (D): Brill: 26-347.
- Österreicher J., Thomann M. (2003). Apfeltriebsucht in Südtirol. *Obstbau Weinbau* (11): 305-307.
- Österreicher J., Thomann M. (2015a). Apfeltriebsuchtbefall in Südtirol. Bozen (IT), 17.07.2015. E-Mail (comunicazione personale / persönliche Kommunikation) a/an K. Janik.
- Österreicher J., Thomann M. (2015b). Wirtschaftliche Ausfälle durch Apfeltriebsucht in Südtirol. Bozen (IT), 17.07.2015. E-mail (comunicazione personale / persönliche Kommunikation) a/an K. Janik.
- Österreicher J., Unterthurner M. (2014). Starker Anstieg von Apfeltriebsucht im Burggrafnamt and Vinschgau. *Obstbau Weinbau* (2): 52-54.
- Öttl S., Baric S., Dalla Via J. (2008). Teilweise Rotfärbung weist nicht auf Apfeltriebsucht hin. *Obstbau Weinbau* (2): 58-59.
- Ouvrard D. (2017). Psyllist - The World Psylloidea Database. <http://www.hemiptera-databases.com/psyllist> - Accesso / Suche vom 14.04.2017.

- Pagliari L., Buoso S., Santi S., Furch A. C. U., Martini M., Degola F., Loschi A., van Bel A. J.E., Musetti R. (2017). Filamentous sieve element proteins are able to limit phloem mass flow, but not phytoplasma spread. *Journal of Experimental Botany* 68 (13): 3673-3688.
-
- Panassiti B. (2018). Using Bayesian Inference to Investigate the Influence of Environmental Factors on a Phytoplasma Disease Using Bayesian Inference to Investigate the Influence of Environmental Factors on a Phytoplasma Disease. In: Nezhad M. S. F. (Ed./ Hg.): *New Insights into Bayesian Inference*: IntechOpen: 166-172.
-
- Panassiti B., Hartig F., Breuer M., Biedermann R. (2015). Bayesian inference of environmental and biotic factors determining the occurrence of the grapevine disease 'bois noir'. *Ecosphere* 6 (8), art. 143.
-
- Panassiti B. (2018). Using Bayesian Inference to Investigate the Influence of Environmental Factors on a Phytoplasma Disease Using Bayesian Inference to Investigate the Influence of Environmental Factors on a Phytoplasma Disease. In: Nezhad M. S. F. (Ed./ Hg.): *New Insights into Bayesian Inference*: IntechOpen: 166-172.
-
- Pasqualini E., Civolani S., Grappadelli L. C. (2002). Particle film technology: approach for biorational control of *Cacopsylla pyri* (Rhynchota Psyllidae) in north Italy. *Bulletin of Insectology* 55: 39-42.
-
- Patui S., Bertolini A., Clincon L., Ermacora P., Braidot E., Vianello A., Zancani M. (2013). Involvement of plasma membrane peroxidases and oxylipin pathway in the recovery from phytoplasma disease in apple (*Malus domestica*). *Physiologia Plantarum* 148 (2): 200-213.
-
- Pažoutová S., Šrůtka P., Holuša J., Chudíčková M., Kubátová A., Kolařík M. (2012). *Liberomyces* gen. nov. with two new species of endophytic coelomycetes from broadleaf trees. *Mycologia* 104: 198-210.
-
- Pedrazzoli F., Ciccotti A. M., Bianchedi P. L., Salvadori A., Zorer R. (2008). Seasonal colonisation behaviour of *Candidatus Phytoplasma mali* in apple trees in Trentino. *Acta Horticulturae* 781: 483-489.
-
- Pedrazzoli F., Gualandri V., Forno F., Mattedi L., Malagnini V., Salvadori A., Stoppa G., Ioriatti C. (2007). Acquisition capacities of the overwintering adults of the psyllid vectors of 'Candidatus Phytoplasma mali'. *Bulletin of Insectology* 60 (2): 195-196.
-
- Percy D. M., Taylor G. S., Kennedy M. (2006). Psyllid communication. Acoustic diversity, mate recognition and phylogenetic signal. *Invertebrate Systematics* 20 (4): 431-445.
-
- Pflanzenschutzdienst Baden-Württemberg (2003). Reaktion von Apfelsorten auf Infektion mit Apfelfriebsucht (Infektion: 2000). *Jahresbericht des Pflanzenschutzdienstes Baden-Württemberg*: 55.
-
- Pinna M., Gamba U., Spagnolo S., Zaccara P., Tedeschi R., Gallo S. (2003). Monitoraggio dei meleti del Canavese colpiti da fitoplasmici agenti causali di AP (Apple Proliferation). *Bollettino di Agricoltura biologica a cura del CRAB (Reference Centre for Organic Farming, Turin Province)* 1: 9-20.
-
- Pizzinat A., Tedeschi R., Alma A. (2011). *Cacopsylla melanoneura* (Foerster): aestivation and overwintering habitats in Northwest Italy. *Bulletin of Insectology* 64 (Supplement): S135-S136.
-
- Polajnar J., Eriksson A., Virant-Doberlet M., Mazzoni V. (2016). Mating disruption of a grapevine pest using mechanical vibrations. From laboratory to the field. *Journal of Pest Science* 89 (4): 909-921.
-

- Quaglino F., Zhao Y., Casati P., Bulgari D., Bianco P. A., Wei W., Davis R. E. (2013). 'Candidatus Phytoplasma solani', a novel taxon associated with stolbur- and bois noir-related diseases of plants. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 63 (Pt 8): 2879-2894.
-
- 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* 15 (193), art. 193.
-
- Razin S., Tully J. G. (Ed./Hg.) (1995). *Molecular and Diagnostic Procedures in Mycoplasmaology*. Elsevier (1).
-
- Refatti E., Osler R., Loi N., Roggero P. (1986). Research on transmission of apple proliferation. *Acta Horticulturae* 193: 345-350.
-
- Richter S. (2003). Achtung auf Apfeltriebsucht und Flachästigkeit. *Besseres Obst* 12: 4-6.
-
- Rid M., Mesca C., Ayasse M., Gross J. (2016). Apple Proliferation Phytoplasma Influences the Pattern of Plant Volatiles Emitted Depending on Pathogen Virulence. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3 (67), art. 152.
-
- Romanazzi G., Musetti R., Marzachi C., Casati P. (2009). Induction of resistance in the control of phytoplasma diseases. *Petria* 19: 113-129.
-
- Rui D. (1950). Una malattia inedita: la virosi a scopazzi del melo. *Humus* 6 (11): 7-10.
-
- Saour G., Ismail H., Hashem A. (2010). Impact of kaolin particle film, spiroadiclofen acaricide, harpin protein, and an organic biostimulant on pear psylla *Cacopsylla pyri* (Hemiptera: Psyllidae). *International Journal of Pest Management* 56: 75-79.
-
- Schaper U., Seemüller E. (1982). Condition of the phloem and the persistence of mycoplasma-like organisms associated with apple proliferation and pear decline. *Phytopathology* 72 (7): 736-742.
-
- Schaper U., Seemüller E. (1984). Recolonization of the stem of apple proliferation and pear decline-diseased trees by the causal organisms in spring. *Zeitschrift Für Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz / Journal of Plant Diseases and Protection* 91: 608-613.
-
- Schmid G. (1975). Prolonged observations on spread and behaviour of proliferation disease in apple orchards. *Acta Horticulturae* (44): 183-192.
-
- Schmidt S., Baric S., Massenz M., Letschka T., Vanas V., Wolf M., Kerschbamer C., Zelger R., Schweigkofler W. (2015). Resistance inducers and plant growth regulators show only limited and transient effects on infection rates, growth rates and symptom expression of apple trees infected with 'Candidatus Phytoplasma mali'. *Journal of Plant Diseases and Protection* 122 (5/6): 207-214.
-
- Schmidt S., Vanas V., Schweigkofler W., Öttl S., Berger J., Cainelli C., Baric S. (2009). Das Schwerpunktprojekt Apfeltriebsucht am Versuchszentrum Laimburg. *Obstbau Weinbau* (7): 272-277.
-
- Schneider B., Ahrens U., Kirkpatrick B. C., Seemüller E. (1993). Classification of plant-pathogenic mycoplasma-like organisms using restriction-site analysis of PCR-amplified 16S rDNA. *Journal of general microbiology* 139: 519-527.
-
- Schneider B., Gibb K. S., Seemüller E. (1997). Sequence and RFLP analysis of the elongation factor Tu gene used in differentiation and classification of phytoplasmas. *Microbiology* 143 (10): 3381-3389.
-

- Schouten A., van der Berg G., Edel-Hermann V., Steinberg C., Gautheron N., Alabouvette C., Vos C. H. de, Lemanceau P., Raaijmakers J. M. (2004). Defense responses of *Fusarium oxysporum* to 2,4-diacetylphloroglucinol, a broad-spectrum antibiotic produced by *Pseudomonas fluorescens*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 17: 1201-1211.
- Seemüller E. (1990). Apple proliferation. Jones, A. L., Aldwinkel, H. S. (Ed./Hg.): Compendium of apple and pear diseases. St. Paul, MN, USA: APS Press: 67-68.
- Seemüller E. (2002). Apple proliferation: Etiology, epidemiology and detection. In: Brunelli A., Canova A. (Ed./Hg.): Proceedings Giornate Fitopatologiche, Vol. 1. Baselga di Piné (TN): 3-6.
- Seemüller E., Bisognin C., Grando S., Schneider B., Velasco R., Jarausch W. (2010a). Breeding of rootstocks resistant to apple proliferation disease. *Julius-Kühn-Archiv* 427: 183-185.
- Seemüller E., Carraro L., Jarausch W., Schneider B. (2011a). Apple Proliferation Phytoplasma. In: Hadidi A., Barba M., Candresse T., Jelkmann W. (Ed./Hg.): Virus and Virus-like diseases or Pome and Stone fruits: The American Phytopathological Society: 67-73.
- Seemüller E., Dickler E., Berwarth C., Jelkmann W. (2004). Occurrence of Psyllids in Apple Orchards and Transmission of Apple Proliferation by *Cacopsylla picta* (syn. *C. costalis*) in Germany. *Acta Horticulturae* 657: 533-537.
- Seemüller E., Gallinger J., Jelkmann W., Jarausch W. (2018a). Inheritance of apple proliferation resistance by parental lines of apomictic *Malus sieboldii* as donor of resistance in rootstock breeding. *European Journal of Plant Pathology* 151, (3): 767-779.
- Seemüller E., Harries H. (2010). Plant Resistance. In: Weintraub P. G., Jones P. (Ed./Hg.): Phytoplasmas - Genomes, Plant Hosts and Vectors. Oxfordshire, UK: CABI: 147-169.
- Seemüller E., Kampmann M., Kiss E., Schneider B. (2011b). *HflB* gene-based phytopathogenic classification of 'Candidatus phytoplasma mali' strains and evidence that strain composition determines virulence in multiply infected apple trees. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 24, (10): 1258-1266.
- Seemüller E., Kartte S., Kunze L. (1992). Resistance in established and experimental apple rootstocks to apple proliferation disease. *Acta Horticulturae* 309: 245-251.
- Seemüller E., Kison H., Lorenz K. H. (1998). On the geographic distribution and prevalence of the apple proliferation phytoplasma in low-intensity orchards in Germany. *Journal of Plant Diseases and Protection* 105: 404-410.
- Seemüller E., Kiss E., Sule S., Schneider B. (2010b). Multiple infection of apple trees by distinct strains of 'Candidatus Phytoplasma mali' and its pathological relevance. *Phytopathology* 100 (9): 863-870.
- Seemüller E., Kunze L., Schaper U. (1984a). Colonization behavior of MLO, and symptom expression of proliferation-diseased apple trees and decline-diseased pear trees over a period of several years. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz / Journal of Plant Diseases and Protection* 91: 525-532.
- Seemüller E., Schaper U., Zimbelmann F. (1984b). Seasonal variation in the colonization patterns of mycoplasma-like organisms associated with apple proliferation and pear decline. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz / Journal of Plant Diseases and Protection* 91: 371-382.

- Seemüller E., Schneider B. (2007). Differences in Virulence and Genomic Features of Strains of 'Candidatus Phytoplasma mali', the Apple Proliferation Agent. *Phytopathology* 97 (8): 964-970.
- Seemüller E., Sule S., Kube M., Jelkmann W., Schneider B. (2013). The AAA+ ATPases and HflB/FtsH proteases of 'Candidatus Phytoplasma mali': phylogenetic diversity, membrane topology, and relationship to strain virulence. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 26 (3): 367-376.
- Seemüller E., Zikeli K., Furch A. C. U., Wensing A., Jelkmann W. (2018b). Virulence of 'Candidatus Phytoplasma mali' strains is closely linked to conserved substitutions in AAA+ ATPase AP460 and their supposed effect on enzyme function supposed effect on enzyme function. *European Journal of Plant Pathology* 150 (3): 701-711.
- Seemüller E., Moll E., Schneider B. (2008). Apple proliferation resistance of *Malus sieboldii*-based rootstocks in comparison to rootstocks derived from other *Malus* species. *European Journal of Plant Pathology* 121 (2): 109-119.
- Seemüller E., Schneider B. (2004). 'Candidatus Phytoplasma mali', 'Candidatus Phytoplasma pyri' and 'Candidatus Phytoplasma prunorum', the causal agents of apple proliferation, pear decline and European stone fruit yellows, respectively. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 54: 1217-1226.
- Seidl V. (1980). Some results of several years' on apple proliferation disease. *Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 15: 241-245.
- Seidl V., Komarkova V. (1974). Studies on natural spread of proliferation disease of apple. *Phytopathology* 81 (4): 301-313.
- Šeruga Musić M. S., Skorić D. (2013). Single-strand conformation polymorphism analysis for differentiating phytoplasma strains. *Methods in Molecular Biology* 938: 217-222.
- Siewert C., Luge T., Duduk B., Seemüller E., Büttner C., Sauer S., Kube M. (2014). Analysis of expressed genes of the bacterium 'Candidatus Phytoplasma mali' highlights key features of virulence and metabolism. *PLoS ONE* 9 (4), art. e94391.
- Sloan D. B., Moran N. A. (2012). Genome reduction and co-evolution between the primary and secondary bacterial symbionts of psyllids. *Molecular Biology and Evolution* 29 (12): 3781-3792.
- Smart C. D., Schneider B., Blomquist C. L., Guerra L. J., Harrison N. A., Ahrens U., Lorenz K. H., Seemüller E., Kirkpatrick B. C. (1996). Phytoplasma-specific PCR primers based on sequences of the 16S-23S rRNA spacer region. *Applied and Environmental Microbiology* 62 (8): 2988-2993.
- Soroker V., Talebaev S., Harari A., Wesley D. (2004). The Role of Chemical Cues in Host and Mate Location in the Pear Psylla *Cacopsylla bidens* (Homoptera: Psyllidae). *Journal of Insect Behavior* 17 (5): 613-626.
- Spagnolo S., Gamba U., Pinna M., Zaccara P., Tedeschi R., Gallo S. (2005). Monitoraggio dei meleti del Pinerolese colpiti da Apple Proliferation. *Bollettino di Agricoltura biologica a cura del CRAB (Reference Centre for Organic Farming, Turin Province)* 2: 21-36.
- Springhetti M., Ianes P., Dallago G. (2002). Diffusione degli scopazzi (AP) nel melo nelle Valli del Noce. In: Brunelli A., Canova A. (Ed./Hg.): Proceedings Giornate Fitopatologiche, Vol. 2. Baselga di Piné, Trento: 599-606.

- Strauss E. (2009). Microbiology. Phytoplasma research begins to bloom. *Science* 325 (5939): 388-390.
-
- Sugio A., Hogenhout S. A. (2012). The genome biology of phytoplasma: modulators of plants and insects. *Current Opinion in Microbiology* 15 (3): 247-254.
-
- Sugio A., Kingdom H. N., MacLean A. M., Grieve V. M., Hogenhout S. A. (2011a). Phytoplasma protein effector SAP11 enhances insect vector reproduction by manipulating plant development and defense hormone biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108 (48): E1254-E1263.
-
- Sugio A., MacLean A. M., Kingdom H. N., Grieve V. M., Manimekalai R., Hogenhout S. A. (2011b). Diverse targets of phytoplasma effectors: from plant development to defense against insects. *Annual Review of Phytopathology* 49: 175-195.
-
- Suzuki S., Oshima K., Kakizawa S., Arashida R., Jung H. Y., Yamaji Y., Nishigawa H., Ugaki M., Namba S. (2006). Interaction between the membrane protein of a pathogen and insect microfilament complex determines insect-vector specificity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103 (11): 4252-4257.
-
- Swenson K. G. (1974). Host plants and seasonal cycle of a leafhopper *Fieberiella florii* in Western Oregon. *Journal of Economic Entomology* 67 (2): 299-300.
-
- Tan C. M., Li C. H., Tsao N. W., Su L. W., Lu Y. T., Chang S. H., Lin Y. Y., Liou J. C., Hsieh L-C., Yu J. Z., Sheue C. R., Wang S. Y., Lee C. F., Yang J. Y. (2016). Phytoplasma SAP11 alters 3-isobutyl-2-methoxy-pyrazine biosynthesis in *Nicotiana benthamiana* by suppressing *NbOMT1*. *Journal of Experimental Botany* 67 (14): 4415-4425.
-
- Tarroux E., Des Rochers A., Tremblay F. (2014). Molecular analysis of natural root grafting in jack pine (*Pinus banksiana*) trees: how does genetic proximity influence anastomosis occurrence? *Tree Genetics & Genomes* 10: 667-677.
-
- Taylor K. L. (1985). A possible stridulatory organ in some psylloidea (Homoptera). *Australian Journal of Entomology* 24 (1): 77-80.
-
- Tedeschi R., Alma A. (2004). Transmission of apple proliferation phytoplasma by *Cacopsylla melanoneura* (Homoptera: Psyllidae). *Journal of Economic Entomology* 97 (1): 8-13.
-
- Tedeschi R., Alma A. (2006). *Fieberiella florii* (Homoptera: Auchenorrhyncha) as a Vector of "Candidatus Phytoplasma mali". *Plant Disease* 90 (3): 284-290.
-
- Tedeschi R., Alma A. (2007). 'Candidatus Phytoplasma mali': the current situation of insect vectors in northwestern Italy. *Bulletin of Insectology* 60 (2): 187-188.
-
- Tedeschi R., Baldessari M., Mazzoni V., Trona F., Angeli G. (2012). Population dynamics of *Cacopsylla melanoneura* (Homoptera: Psyllidae) in northeast Italy and its role in the apple proliferation epidemiology in apple orchards. *Journal of Economic Entomology* 105 (2): 322-328.
-
- Tedeschi R., Bertignono L., Alma A. (2007a). Il caolino: buone prospettive per la difesa della *Cacopsylla melanoneura* (Förster) (Homoptera Psyllidae). Proceedings XXI Congresso Nazionale Italiano di Entomologia. XXI Congresso Nazionale Italiano di Entomologia. Campobasso, 11-16 giugno 2007, Tipografia Coppini: 235.
-
- Tedeschi R., Bosco D., Alma A. (2002). Population dynamics of *Cacopsylla melanoneura* (Homoptera: Psyllidae), a vector of apple proliferation phytoplasma in northwestern Italy. *Journal of Economic Entomology* 95 (3): 544-551.
-

- 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.
-
- Tedeschi R., Gamba U., Pinna M., Spagnolo S., Alma A. (2007b). Il caolino: una nuova opportunità nella difesa biologica ed integrata. Un esempio di applicazione nel contenimento di *Cacopsylla melanoneura* (Forster) in meleli del Canavese affetti da AP. *Bollettino di Agricoltura biologica a cura del CRAB* 3: 9-21.
-
- Tedeschi R., Jarausch B., Delic D., Weintraub P. G. (2013). Actual distribution of fruit tree and grapevine phytoplasma diseases and their vectors in Europe and neighboring regions. *Phytopathogenic Mollicutes* 3 (1): 3-4.
-
- Tedeschi R., Lauterer P., Bertignono L., Alma A. (2008). Hawthorn psyllid fauna in north-western Italy. *Bulletin of Insectology* 61 (1): 143-144
-
- Tedeschi R., Lauterer P., Brusetti L., Tota F., Alma A. (2009). Composition, abundance and phytoplasma infection in the hawthorn psyllid fauna of northwestern Italy. *European Journal of Plant Pathology* 123: 301-310.
-
- Tedeschi R., Nardi F. (2010). DNA-based discrimination and frequency of phytoplasma infection in the two hawthorn-feeding species, *Cacopsylla melanoneura* and *Cacopsylla affinis*, in northwestern Italy. *Bulletin of Entomological Research* 100 (6): 741-747.
-
- Tedeschi R., Visentin C., Alma A., Bosco D. (2003). Epidemiology of apple proliferation (AP) in northwestern Italy: evaluation of the frequency of AP-positive psyllids in naturally infected populations of *Cacopsylla melanoneura* (Homoptera: Psyllidae). *Annals of Applied Biology* 142 (3): 285-290.
-
- Thakur P., Handa A. (1999). Phytoplasma Diseases of Temperate Fruits. In: Verma L. R., Sharma R. C. (Ed./Hg.) Diseases of Horticultural Crops: Fruits. New Dehli: Indus: 291-315.
-
- Thao M. L., Moran N. A., Abbot P., Brennan E. B., Burckhardt D. H., Baumann P. (2000). Cospeciation of psyllids and their primary prokaryotic Endosymbionts. *Applied and Environmental Microbiology* 66 (7): 2898-2905.
-
- Thébaud G., Sauvion N., Chadœuf J., Dufils A., Labonne G. (2006). Identifying risk factors for European stone fruit yellows from a survey. *Phytopathology* 96 (8): 890-899.
-
- Thomann M., Tumler E. (2000). Der Besenwuchs des Apfels. *Obstbau Weinbau* (10): 293-294.
-
- Tishechkin D. Y., Drosopoulos S., Claridge M. F. (2006). Vibratory communication in Psylloidea (Hemiptera). In: Drosopoulos S., Claridge M. F. (Ed./Hg.): Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution. Boca Raton, Florida: CRC Press: 357-363.
-
- Torres E., Bertolini E., Cambra M., Montón C., Martín M. P. (2005). Real-time PCR for simultaneous and quantitative detection of quarantine phytoplasmas from apple proliferation (16 SrX) group. *Molecular and Cellular Probes* 19 (5): 334-340.
-
- Trivedi P., Spann T., Wang N. (2011). Isolation and characterization of beneficial bacteria associated with citrus roots in Florida. *Microbial Ecology* 62 (2): 324-336.
-
- Turner T. R., James E. K., Poole P. S. (2013). The plant microbiome. *Genome Biology* 14 (6): 209.
-

- Unterthurner M., Baric S. (2011). Sechs Jahre Erfahrungen in einer Modellanlage. *Obstbau Weinbau* (3): 77-78.
-
- Valiunas D., Jomantiene R., Davis R. E. (2013). Evaluation of the DNA-dependent RNA polymerase β -subunit gene (rpoB) for phytoplasma classification and phylogeny. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 63 (10): 3904-3914.
-
- van Steenwyk R. A., Havens D. M., and Freeman R. (1990). Evaluation of trap types for two vectors of western X-Disease: *Colladonus montanus* and *Fieberiella florii* (Homoptera: Cicadellidae). *Journal of Economic Entomology* 83: 2279-2283.
-
- van Wees S.C., de Swart E.A., van Pelt J. A., van Loon L. C., Pieterse C.M. (2000). Enhancement of induced disease resistance by simultaneous activation of salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97 (15): 8711-8716.
-
- Verhagen B. W. M., Trotel-Aziz P., Couderchet M., Hofte M., Aziz A. (2010). *Pseudomonas* spp. induced systemic resistance to *Botrytis cinerea* is associated with induction and priming of defence responses in grapevine. *Journal of Experimental Botany* 61 (1): 249-260.
-
- Vindimian M. E. (2002). Scopazzi del melo: diffusione in Trentino e ricerche in atto. *Atti Giornate fitopatologiche* 1: 7-12.
-
- Vindimian M. E., Ciccotti A. M., Filippi M., Springhetti M., Deromedi M. (2002). Trasmisione di Apple Proliferation (AP) tramite anastomosi radicale. *Petria* 12 (3): 375.
-
- Vindimian M. E., Delaiti L. (1996). Indagine sistematica sugli scopazzi del melo. *Terra Trentina* 8: 30-33.
-
- Weber R. W. S., Zahn V. (2013). Die Apfeltriebsucht an der Niederelbe. *Mitteilungen des Obstbauversuchsrings des Alten Landes* 68: 283-288.
-
- Weintraub P. G., Beanland L. (2006). Insect vectors of phytoplasmas. *Annual Review of Entomology* 51: 91-111.
-
- Weintraub P., Gross J. (2013). Capturing insect vectors of phytoplasmas. *Methods in Molecular Biology*. 938: 61-72.
-
- Werren J. H., Baldo L., Clark M. E. (2008). *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology* 6 (10): 741-751.
-
- Wolf M., Zelger R. (2006). Auftreten von Sommerapfelblattsauger in Südtirol. *Obstbau Weinbau* (1): 14-17.
-
- Zawadzka B. J. (1976). Reaction of apple cultivars to infection by apple proliferation disease. *Acta Horticulturae* (67): 113-120.
-
- Zimmermann M. R., Schneider B., Mithöfer A., Reichelt M., Seemüller E., Furch C. U. (2015). Implications of 'Candidatus Phytoplasma mali' infection on phloem function of apple trees. *Endocytobiosis and Cell Research* 26: 67-75.
-

Finito di stampare nel mese di ottobre 2020 // Der Druck wurde im Oktober 2020 fertiggestellt.
Litotipografia Alcione - Lavis (TN)





ISBN 978-88-784-3053-2



9 788878 430532