



Phytoplasma: Transmission, Disease Development and Functional Genomics

Zehra Mezreli^{1,a,*}

¹Şanlıurfa Provincial Directorate of Agriculture and Forestry, 63040 Şanlıurfa, Turkey

*Corresponding author

ARTICLE INFO	ABSTRACT
<p><i>Review Article</i></p> <p>Received : 03/09/2021 Accepted : 02/02/2022</p> <p>Keywords: Phytoplasma Functional genomics Transmission Vector Disease</p>	<p>In recent years the number of phytoplasma diseases that negatively affect yield and quality of many plants has been increasing around the world. As is known grafting, plant propagation materials (seed, bulb, tuber), parasitic plants and insect vectors play active role in the spread of phytoplasmas causing these diseases. These organisms which get through plate in the sieve tube element and systemically colonize the plant, it invade and multiply salivary glands, midgut, hemocel, brain and fat tissue after sucking up insect body with stylet. Subsequently they continue the cycle by moving to a new plant with a diseased insect feeding on a healthy plant. Although the existence of functional genomics in this cycle is known, there is little information about transmission of phytoplasma from vector to host plant or from host plant to vector, the mechanism of disease caused by phytoplasma in the plant and genomics involved in different reactions in the host plant against phytoplasma infection.</p>

Türk Tarım – Gıda Bilim ve Teknoloji Dergisi, 10(3): 404-410, 2022

Fitoplazma: Taşınması, Hastalık Gelişimi ve Fonksiyonel Genomları

MAKALE BİLGİSİ	ÖZ
<p><i>Derleme Makalesi</i></p> <p>Geliş : 03/09/2021 Kabul : 02/02/2022</p> <p>Anahtar Kelimeler: Fitoplazma Fonksiyonel genomikler Taşınma Vektör Hastalık</p>	<p>Son yıllarda birçok bitkinin verim ve kalitesini olumsuz etkileyen fitoplazma hastalıklarının sayısı dünya genelinde artış göstermektedir. Bilindiği üzere bu hastalıklara neden olan fitoplazmaların yayılmasında da aşılama, bitki çoğaltma materyalleri (tohum, yumru, soğan) parazitik bitkiler ve vektör böcekler aktif rol oynamaktadır. Floemin kalbur borularındaki plakalardan geçip bitkide sistemik olarak kolonize olan bu organizmalar, vektör böceklerin stiletleri aracılığıyla vücuda alındıktan sonra tükürük bezleri, orta bağırsak, hemosel, beyin ve yağ dokusunu istila ederek çoğalırlar. Ardından hastalıklı bir böceğin sağlıklı bir bitki ile beslenmesiyle yeni bir bitkiye taşınarak döngüyü devam ettirirler. Bu döngüdeki fonksiyonel genomiklerin varlığı bilinmesine rağmen fitoplazmanın vektörden konukçu bitkiye aktarılması ya da konukçu bitkiden vektör böceğe alınması, fitoplazmanın bitkide neden olduğu hastalık mekanizması ve fitoplazmal enfeksiyona karşı konukçu bitkide meydana gelen farklı reaksiyonlarda rol oynayan genomikler hakkında çok az bilgi bulunmaktadır.</p>

^a zmezreli.94@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0003-2073-0636>



Giriş

Güneş ışığının enejisini depolayarak karbonhidratlarda, proteinlerde ve yağlarda kullanılabilir kimyasal enerjiye dönüştürebilen tek yüksek organizma olan bitkileri, bitki hastalıklarından korumak bitki koruma açısından çok önemlidir (Agrios, 2004). Ve bu hastalıklara neden olan bakteri, virüs, fungus ve fitoplazma gibi fitopatojenler bir bitkinin veya bitkisel ürünün büyümesini ve verimini azaltan en önemli faktörlerdendir. Özellikle bu fitopatojenler içerisindeki fitoplazmalar son yıllarda hem gelişmekte olan hem de tarımın oldukça sanayileşmiş olduğu ülkelerde ekonomik olarak önemini arttırmaktadır. 1967 yılında Doi ve arkadaşları tarafından keşfedilen ve 530 ile 1350 kb arasında değişen küçük genom boyutları ile fitoplazmalar, *Mollicutes* (Takım: Achoplasmatale; Şube: Tenericutes, Familya: Acholeplasmataceae) sınıfına aittirler (Marcone ve ark.,1999; Lee ve ark., 2000). Morfolojik ve ultra alt yapısal benzerliklerinden dolayı daha önceleri "Mikoplazma Benzeri Organizma (Mycoplasma Like Organism-MLO) olarak adlandırılan bu patojenler, 1992 yılında Molliküt Taksonomisi Alt Komitesi tarafından "mikoplazma benzeri organizmalar" yerine "fitopatojenik mollikütlere" atıfta bulunmak için "Fitoplazma"nın kullanılması önerilmiştir (Subcommittee on the Taxonomy of Mollicutes, 1993). 2004 yılında genel isim fitoplazma olarak kabul edilmiştir ve şu anda kültüre alınamayan bakteriler için kullanılan (Murray ve Stackebrant, 1995) *Candidatus* cinsi içerisinde dirler (IRPCM, 2004).

Virüsler ve bakteriler arasında ara form oluşturan bu tek hücreli bitki patojenleri 2 tip nükleik asit (DNA ve RNA) içermektedir. Polimorfik yapı gösteren bu organizmaların büyüklükleri 200-800 nm arasındadır ve G+C oranı düşüktür. Yaşamaları için böcek ve bitki gibi canlı organizmalara ihtiyaç duyan ve dünya çapında birçok bitki türünü enfektelediği bilinen fitoplazmalar önemli tarımsal kayıplara neden olmaktadır (Gurr ve ark., 2016; Kumari ve ark., 2019; Pierro ve ark., 2019).

Fitoplazmaların Taşınması

Konukçu dokularında sistematik olarak kolonize olan fitoplazmalar, sağlıklı bitkilere aşılama (anaçlar, çelik veya sürgün), mikro çoğaltmayla, yumrularla, kök filizleriyle, çiçek soğanlarıyla, tohumlarla ve genetik geçişten kaçınarak bitki materyali üretmek için kullanılan diğer yöntemler gibi vejetatif çoğaltma yöntemleriyle taşınabilmektedir (Çağlayan ve ark., 2019). Hastalanmış bitkilerden alınan aşı kalemleri ya da sürgünleri özellikle odunsu bitkilerde fitoplazmaların sağlıklı bitkilere, uzun mesafelere ve yeni alanlara ulaşmasını sağlayan aktif yöntemlerden biridir.

Floem sistemi ve embriyo arasındaki doğrudan bir bağlantının kurulamamasından ötürü uzun yıllar boyunca tartışma konusu olan yöntemlerden biri de tohumla taşınmadır. (Menon ve Pandalia, 1960). Çiçek anormallikleri ve meyve şekil bozukluklarının fitoplazma varlığıyla sıklıkla ilişkilendirilmesinden ötürü enfekteli bitkilerden elde edilen tohumların canlı olmadığı ve filizlenemediği uzun süre düşünülmüştür (McCoy ve ark., 1989). Ancak son yıllarda yapılan çalışmalarda sırasıyla European stone fruit yellows (ESFY) (Nečas ve ark., 2008)

ve Mulberry dwarf (MD) (Jiang ve ark., 2004) gibi fitoplazma hastalıkları ile enfekte olmuş kayısı ve dut tohumlarında ve çekirdeklerinde ve '*Candidatus* Phytoplasma asteris' (aster yellows: AY) ile enfekte olmuş mısır tanelerinde fitoplazmalar tanımlanmıştır (Nipah ve ark., 2007). Benzer bir araştırma, fitoplazma ile enfekteli karanfil (*Dianthus* spp.) (Music ve ark., 2004), domates (*Solanum lycopersicum* L.) *Citrus aurantifolia* (Christm.) ve keten tokmağı (Botti ve Betaccini, 2006) gibi ana bitkilerden elde edilen tohumların düşük bir yüzdesinin fitoplazma varlığına pozitif sonuç verdiğini göstermiştir.

Her bitki patojeninin taşınması için önemli olan adımlardan biri de vektör böceklerdir. Özellikle cicadellidae, fulgoromorpha, psyllidae, delphacidae, derbidae ve cixiidae familyalarına ait vektör böcekler, fitoplazma etmenlerinin boşlukta dağılmasını, ekolojik etkisini ve hastalığın epidemiyolojisinin belirlenmesinde rol oynayan en önemli taşıma araçlarından biridir (Weintraub ve Beanland, 2006). Horizontal taşınmadan farklı olarak vektör böcekler tarafından fitoplazmanın böcek üreyici organları ile taşınmasını ifade eden vertikal taşınma daha önceleri bilinmemekteydi. Transovoryal taşınma olarakta bilinen bu yöntem, yapılan son çalışmalarda böcek yumurtalıklarının, yumurtalarının, testislerinin ve diğer üreyici organlarının (Dickinson ve ark., 2013) fitoplazma etmenleri tarafından istila edilmesi ve enfeksiyonu ile patojenin sonraki nesillere aktarılmasını sağlayan aktif bir yol olduğunu göstermiştir. Örneğin Mittelberger ve ark. (2017) "*Ca. P. mali*" nin vektörlerinden biri olan "*Cacopsylla picta*" (Förster)' nin transovaryal taşıma yaptığını kanıtlamıştır. Kawakita ve ark. (2000) *Hishimonoides sellatiformis* (Ishihara) vektörünün üreyici organlarında ve yumurtalarında mulberry dwarf (MD) fitoplazmasını saptamıştır. Bunun yanı sıra küsküt (*Cuscuta* spp.) gibi tam parazit bitkilerde ister odunsu ister otsu bitkiler olsun botanik olarak akraba olmayan bitkilerden fitoplazma taşınması yapılabilmektedir.

Hastalık Gelişimi

Nedensel etmen(ler)in kolonizasyon davranışının bilindiği çoğu fitoplazma hastalığı için, bir bitkide hastalığın gelişimi istilacı fitoplazmanın varlığına bağlıdır. Bunun yanı sıra ırk virülensi, ırk girişi, fitoplazma konsantrasyonu, toksinler, bitkideki hormon dengesizliği ve fitoplazmanın konukçu hücre membranına tutunması gibi birçok etmen de hastalık gelişimine neden olabilecek diğer faktörlerdendir.

Bitki patojeni spiroplasmalardan farklı bir biyolojiye sahip olan fitoplazmalar Hemiptera takımına bağlı floemle beslenen bazı böcek familyaları tarafından alınarak hem kültür bitkilerine hem de yabani bitkilere taşınırlar. Enfekteli böcekler, bitkiler üzerinde beslendiklerinde floem dokusu ile sınırlı olan fitoplazmalar (Doi ve ark., 1967; Whitcomb ve Tully, 1989) kalbur borularının içine enjekte edilir ve orada çoğalırlar. Bununla birlikte aktif hareketi sağlayan flagella veya hücre iskeleti elemanlarını kodlayan genlerin fitoplazmalarda bulunmadığı göz önüne alındığında (Christensen ve ark., 2005) bir fitoplazma kaynak organdan depo organına doğru asimilasyonun akımıyla pasif olarak (Kube ve ark., 2012) floem

dokularından yaprak, kök ve ana gövdeye yayılım gösterir. Daha sonra sırasıyla kaynak organlarda (source organ) anormal bir karbonhidrat birikmesine, genç yapraklar ve kökler gibi depo organlarında (sink organ) da temel enerji depolama bileşiklerinde azalmaya ve floem taşınma sisteminde bozukluklara neden olarak hastalık gelişimini başlattığı görülmüştür (Catlin ve ark., 1975; Braun ve Sinclair, 1978; Kartte ve Seemüller, 1991; Lepka ve ark., 1999; Guthrie ve ark., 2001; Maust ve ark., 2003).

Yapılan diğer bir çalışmada stolbur fitoplazması ile enfekteli olan bir domates bitkisinde fitoplazmanın bitkinin anahtar çiçek genlerinin serbestleşmesine neden olarak bitkide anormal çiçek oluşumunu başlattığını göstermiştir (Pracros ve ark., 2006). Ancak hastalık gelişiminde veya bu olayları kontrol eden genleri içeren mekanizma ile ilgili çok az şey bilinmektedir.

Konukçu bitki, hastalığın aşaması, enfeksiyon zamanı, bitkinin yaşı ve çevresel faktörlerle beraber (McCoy, 1979; McCoy ve ark., 1989; Lee ve ark., 2000; Seemüller ve ark., 2002) hastalanmış bitkilerde çalılışma, sararma, cadı süpürgesi oluşumu (küçük yapraklarla beraber çok sayıda sürgünün çıkması), fillodi, virescence (çiçek yerine yaprak benzeri yapıların çıkması), anormal çoğalma (çiçek yapısından sürgün büyümesi) ve tepenin morarması (üst yaprakların ve apikal kısımların kızarması) gibi benzersiz morfolojik çeşitlilikle ilişkilendirilen floem nekrozu ve geriye doğru ölüm gibi belirtiler görülür (Meajima ve ark., 2014). Bununla birlikte fitoplazma hastalıklarının belirtileri çevresel koşullar, agronomik özellikler ve hastalığın seyri gibi durumlardan etkilendiği için semptom ifadesinin ve şiddetinin nasıl olduğu özellikle önemlidir (Ermacora ve Osler, 2019).

Fitoplazmaların Fonksiyonel Genomikleri

Fitoplazmalar hayatta kalmaları için gerekli olan ana substratları sentezlemek yerine besinleri konukçu hücrelerinden elde eden obligat parazitlerdir. Bu patojenler diğer bitki patojenleri ile karşılaştırıldığında patojenite ve virülanslarının ardındaki moleküler mekanizmalar ile ilgili çok az şey bilinmektedir. 500-840 arası gene sahip olan ve bu genlerin yaklaşık olarak %40-50' si saptanamayan fitoplazmalar, potansiyel mobil üniteler olarak adlandırılan (Bai ve ark., 2006) kopyalanmış genlere ve transpozon benzeri elementlere sahip tekrarlanan bölgeler açısından zengindirler (Arashida ve ark., 2008). Bitki patojeni bu bakteriler, patojenite adası olan kromozomlarda sıklıkla kümelenen birçok farklı patojenite genine sahiptir (Abramovitch ve ark., 2006; Jones ve Dangl, 2006). Bununla birlikte, fitoplazma genomları, bilinen bu patojenite genlerinin hiçbirinde homolog gen içermez (Maejima ve ark. 2014), bu da fitoplazmalar ve konukçular arasındaki etkileşim için yeni mekanizmaların varlığını göstermektedir (Oshima ve ark., 2002, 2004, 2007).

Bir fitoplazma genomu DNA replikasyonu, transkripsiyon, translasyon ve protein translokasyonu gibi temel hücre fonksiyonları için genler içermesine rağmen (Kakizawa ve ark., 2001; Jung ve ark., 2003) konukçuya bağımlı hayat döngülerinden dolayı önemli olan metabolik genlerini kaybederek genomlarını azaltmışlardır (Oshima ve ark., 2013) ve bu durum genomlarını analiz etmeyi zorlaştırmıştır. Ancak fitoplazmanın genomik özelliklerini karakterize etmek için 1990 yılında tüm dünyada birkaç

genom projesi başlatılmıştır ve bazı genomik fragmentler klonlanmıştır (Oshima ve ark., 2002; Miyata ve ark., 2002, 2003). Bununla birlikte sekanslama teknolojisindeki son gelişmelerle 2004 yılında 'Ca. P. asteris' OY-M irkinin tüm genomik sekansı ilk kez belirlenmiştir ve daha sonra 'Ca. P. asteris' AY-WB ırkı, 'Ca. P. australiense' ve 'Ca. P. mali' fitoplazmalarının tüm genomu rapor edilmiştir (Bai ve ark., 2006; Kube ve ark., 2008; Tran-Nguyen ve ark., 2008). Ancak fitoplazmaların AT ve zengin tekrar bölgelerine sahip olması ve bir konukçudan fitoplazma DNA' sını izole etmedeki zorluklar göz önüne alındığında ilk tüm-genom sekanslamasından bu yana sadece 7 fitoplazmanın tüm-genom sekansı ortaya çıkarılmıştır (Oshima ve ark., 2004; Bai ve ark., 2006; Kube ve ark., 2008; Tran-Nguyen ve ark., 2008; Andersen ve ark., 2013; Orlovskis ve ark., 2017; Wang J. ve ark., 2018). Gerçekleşen bu ilerlemeler ile birlikte fitoplazmaların membran proteinleri ve virülans faktörlerinde araştırılması da fitoplazma-konukçu-virülans ilişkisindeki moleküler mekanizmanın daha iyi anlaşılmasını sağlamıştır (Oshima ve ark., 2004; Suzuki ve ark., 2006; Oshima ve ark., 2007, 2011; Hoshi ve ark., 2009; Namba ve ark., 2019).

Fitoplazmaların Membran Proteinleri ve Vektörler Arasındaki İlişki

Fitoplazmaların hücre duvarının olmaması ve konukçu hücresi içerisinde bulunması nedeniyle, membran proteinleri veya salgılanan proteinler konukçu bitkinin ve böceğin hücrelerindeki sitoplazmada işlev görürler (Hogenhout ve ark., 2008). Bu yüzden fitoplazma genomunda kodlanan salgı proteinleri veya membran proteinlerinin fonksiyonlarını ve bu proteinlerin salgılandığı sistemleri tanımlamak fitoplazma-konukçu-virülans arasındaki ilişkiyi anlamak için önemlidir.

Fitoplazmalar iki tip salgı sistemlerine sahiptirler: Membran proteinlerinin entegrasyonu için gerekli olan YidC sistemi ve protein salgılanması ve entegrasyonu için gerekli olan Sec sistemi. Özellikle birçok bakteri için protein translokasyonu ve hücre canlılığının sürdürülmesinde gerekli olan Sec sistemi, SecA, SecY ve SecE proteinlerini salgılar ve bu proteinleri kodlayan genlere 'Ca. P. asteris' OY-M ırk genomunda rastlanmıştır (Kakizawa ve ark., 2001; 2004). Sec sistemi tarafından hücre yüzeyine gönderilen bu proteinler fitoplazma-konukçu arasındaki ilişki mekanizmasının aydınlatılmasında bir rol oynayabilir (Neriya ve ark. 2011).

Önceki çalışmalar, genellikle immünodominant membran proteinleri (IDP) olarak adlandırılan bir membran proteinleri alt kümesinin, çoğu fitoplazmada toplam hücre membran proteinlerinin büyük bir bölümünü oluşturduğunu ileri sürmüştür (Shen ve Lin, 1993). İmmunogold-etiketleme elektron mikroskopu çalışmaları IDP' nin hücre membranının dış yüzeyinde bulunduğunu kanıtlamıştır (Milne ve ark., 1995) ve birçok fitoplazmadan IDP kodlayan genler izole edilmiştir (Berg ve ark., 1999; Blomsquit ve ark., 2001; Barbara ve ark., 2002; Kakizawa ve ark., 2004, 2006). Hücre membranının dış yüzeyinde bulunan bu proteinler özellikle konukçu proteinleri ile etkileşime girerek fitoplazmaların yayılmasını sağlamaktadır (Konnerth ve ark., 2016).

IDP' ler; (I) immünodominant membran proteini (*Imp*); (II) immünodominant membran proteini A (*IdpA*);

(III) ve anitjenik membran protein (*Amp*).olmak üzere 3 ayrı sınıfa ayrılmaktadır. Bu IDP' ler birbirleriyle aminoasit benzerliği göstermez ve genomun farklı bölgelerinde bulunurlar. Bu IDP' ler bir biriyle ortolog değildirler. Birinci çeşit (*Imp*) sadece N-terminal transmembran bölgeleriyle tutturulmuştur; ikinci çeşit (*IdpA*) N-terminal ve C-terminal bölgelere sahiptir ve bu ikisi ayrılmaz; üçüncü çeşit (*Amp*) de aynı zamanda iki trans membran bölgelerine sahiptir fakat N-terminal açılır ve C-terminal sadece bağlantı görevi görür (Barbara ve ark., 2002). Özellikle antijenik membran proteini (AMP) fitoplazma hücre yüzeyinde baskın olarak saptanan fitoplazma membran proteinlerinin bir temsilcisidir (Kakizawa ve ark., 2009). '*Ca. P. asteris*' de bulunan AMP, miyozin ile birlikte AMP-mikrofilament kompleksi oluşturabilir ve böcek vektörlerin aktinleri ile etkileşime girebilir (Suzuki ve ark., 2006; Galetto ve ark., 2011). Oluşan bu AMP-mikrofilament protein kompleksi bir böceğin bir fitoplazmayı taşıyıp taşıyamayacağını belirlemektedir (Suzuki ve ark., 2006; Hoshi ve ark., 2007). Bununla beraber vektör böceğin ATP sentaz β alt birimi AMP mikrofilament komplekslerinde mevcut olduğu bulunmuştur (Galetto ve ark., 2011) ve ayrıca '*Ca. P. mali*' de bulunan diğer bir fitoplazma membran proteini olan imminodominant membran proteininin (*imp*) konukçu bitkinin aktinine bağlandığı görülmüştür (Boonrod ve ark., 2012). Hareket genlerinden yoksun olan fitoplazmaların aktine bağlanmasının kalbur boruları içinde ve kalbur plakaları aracılığıyla fitoplazma taşınmasını kolaylaştırdığı ve sonuçta bitkinin hastalandığı görülmüştür.

Fitoplazmaların Virülans Faktörleri

Birçok bitki patojeni bakterileri başarılı bir kolonizasyon için Tip-III salgı sistemlerini (Type III secretion system-T3SS) kullanarak konukçu hücrelerinin içerisine efektör olarak adlandırılan proteinler salgılar (Cornelis ve Van Gijsegem, 2000). Ancak fitoplazmalarda böyle bir sistem yoktur ve fitoplazma genomu bilinen herhangi bir efektör içermez. Bunun yanı sıra Hoshi ve ark. (2009) 38 amino asidin peptidi ve cadı süpürgesinin ("tengu-su" simptomlarının) indükleyicisi olan ilk fitoplazma efektör proteini 'TENUGU' yu '*Ca. P. asteris*' OY-M ırkında tanımlamışlardır. Fitoplazma hücresinden sekresyonun ardından TENUGU, planta içinde 12 amino asitten oluşan bir peptide bölünür ve daha sonra sürgün apikal meristemine taşınır, burada oksin sinyalizasyonunu ve biyosentez yollarını baskılar ve cadı süpürgesi simptomlarına neden olur (Hoshi ve ark., 2009; Sugawara ve ark., 2013; Denancé ve ark., 2013). TENUGU ayrıca başka bir bitki hormonu olan ve böcek vektörleri çekmeye katkıda bulunduğu düşünülen jasmonik asidin (JA) sinyal yolunu inhibe ederek erkek ve dişi çiçeklerin kısırlaşmasına neden olur (Minato ve ark., 2014). Bunun yanı sıra klasik fitoplazma simptomlarına neden olan birkaç efektör proteini daha bulunmuştur (Bai ve ark., 2009; Himeno ve ark., 2011; MacLean ve ark., 2011). Bu efektör proteinlerinden biri de '*Ca. P. asteris*' AY-WB ırk genomunda kodlanan salgı proteinlerinden biri olan SAP11' dir (Bai ve ark. 2009). Benzer şekilde, bu protein de JA sentezini azaltarak düzenler ve böcek vektörün doğurganlığını artırır (Sugio ve ark., 2011a).

SAP11'e ek olarak *Arabidopsis thaliana* bitkisinin çiçeksi organlarında morfolojik değişikliklere neden olan '*Ca. P. asteris*' AY-WB ırkında saptanan SAP54 ve PHY11 homolog proteinlerinde benzer simptomlara neden olduğu gözlenmiştir (MacLean ve ark., 2011; Maejima ve ark., 2014). Bu durumla ilgili moleküler mekanizma bilinmemesine rağmen fitoplazmalar tarafından salgılanan proteinlerin çiçek gelişimindeki genlerin fonksiyonlarına müdahale edebileceği varsayılmaktadır (Sugio ve ark., 2011a; Sugio ve Hogenhout, 2012). Sonuç olarak TENUGU, SAP11 ve SAP54/PHY11 gibi patojenite faktörleri hormon homeostazıda dahil olmak üzere bitki gelişim süreçlerini engellemek için fitoplazmalar tarafından salgılanmak tadır (Hoshi ve ark., 2009; Sugio ve ark. 2011b; Maclean ve ark., 2014; Maejima ve ark., 2014; Tan ve ark., 2016; Chang ve ark., 2018).

Sonuçlar

Bitkilerde virescence, fillodi, cadısüpürgesi, sararma-kızarma, bodurlaşma, aşırı yan sürgün oluşumu, anormal çiçek oluşumu gibi semptomatik ifadeler neden olan fitoplazmalar dünya üzerinde önemli önemsiz birçok üründe zarara neden olmaktadır. Aşılama, bitki çoğaltma materyalleri (soğan, yumru), tohum, parazitik bitkiler, vektör böcekler gibi faktörler tarafından da aktif olarak taşınabilen bu etmenler, hem gelişmekte olan hem de tarımsal açıdan gelişmiş ülkelerde etkisini gün geçtikçe arttırmaktadır. Artan bu etkiye bağlı olarak bitki ve bitkisel ürünlerde meydana gelen verim ve kalite kayıpları da hem ekonomik hem de gıdasal olarak birçok problemleri de beraberinde getirmektedir.

Fitoplazmaların bitkiler üzerindeki ana etkisi floemdeki kalbur borularının fonksiyonlarını bozmaktır. Bunun yanı sıra bitkiler de anormal bir karbonhidrat birikmesi, gen ekspresyonuna müdahale etme ve hormon seviyesinde dengesizlik gibi neden olduğu durumlarla birlikte bitki bünyesindeki doğal dengeyi bozarak hastalık gelişimini de başlatmaktadır. Fitoplazmanın genom analizi sadece hücresel açıdan geçirmiş olduğu evrimi değil aynı zamanda fitoplazma hastalıklarının bitkilerde neden olduğu semptomlar ile virülans faktörleri arasındaki ilişkiyi de ortaya çıkarmıştır. Ancak yine de ortaya çıkan semptomlar ve bu olayları kontrol eden genlerin kesin mekanizması, fitoplazmanın vektör tarafından alınmasında rol oynayan membran proteinlerinin rolü, fitoplazmanın konukçu bitki içerisindeki hareketi ve dağılımı, vektör özgünlüğü gibi daha detaylı araştırılması gereken bu konular fitoplazmanın patojenik mekanizmasının ve biyolojisinin daha iyi anlaşılmasını sağlayacaktır.

Kaynaklar

- Abramovitch RB, Anderson JC, Martin GB. 2006. Bacterial elicitation and evasion of plant innate immunity. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 7, 601–611.
- Agrios GN. 2004. *Plant Pathology*: 5th ed. Academic Press, San Diego, USA.
- Ammar ED, Hogenhout SA. 2006. Mollicutes associated with arthropods and plants. *Insect Symbiosis*, Vol. 2, Pp. 97–118.
- Andersen MT, Liefting LW, Havukkala I, Beever RE. 2013. Comparison of the complete genome sequence of two closely related isolates of '*Candidatus* Phytoplasma australiense' reveals genome plasticity. *BMC Genomics* 14:529. doi: 10.1186/1471-2164-14-529.

- Arashida R, Kakizawa S, Hoshi A, Ishii Y, Jung HY, Kagiwada S. 2008. Heterogeneous dynamics of the structures of multiple gene clusters in two pathogenetically different lines originating from the same phytoplasma. *DNA Cell Biol.* 27, 209–217.
- Bai X, Zhang J, Ewing A, Iller SA, Jancso Radek A, Shevchenko DV, Tsukerman K, Walunas T, Lapidus A, Campbell JW, Hogenhout SA. 2006. Living with genome instability: the adaptation of phytoplasmas to diverse environments of their insect and plant hosts. *J. Bacteriol.* 188, 3682–3696.
- Bai XD, Correa VR, Toruno TY, Ammar ED, Kamoun S, Hogenhout SA. 2009. AY-WB phytoplasma secretes a protein that targets plant cell nuclei. *Mol. Plant Microbe Interact.* 22, 18–30. doi: 10.1094/MPMI-22-1-0018.
- Barbara DJ, Morton A, Clark MF, Davies DL. 2002. Immunodominant membrane proteins from two phytoplasmas in the aster yellows clade (chlorate aster yellows and clover phyllody) are highly divergent in the major hydrophilic region. *Microbiology (UK)* 148, 157–167.
- Berg M, Davies DL, Clark MF, Vetten HJ, Maier G, Marcone C, Seemüller, E. 1999. Isolation of the gene encoding an immunodominant membrane protein of the apple proliferation phytoplasma and expression and characterization of the gene product. *Microbiology (UK)* 145, 1937–1943.
- Blomquist CL, Barbara DJ, Davies DL, Clark MF, Kirkpatrick BC. 2001. An immunodominant membrane protein gene from the western X-disease phytoplasma is distinct from those of other phytoplasmas. *Microbiology (UK)* 147, 571–580.
- Boonrod K, Munteanu B, Jarausch B, Jarausch W, Krczal G. 2012. An immunodominant membrane protein (Imp) of 'Candidatus Phytoplasma mali' binds to plant actin. *Mol. Plant Microbe Interact.* 25, 889–895. doi: 10.1094/MPMI-11-11-0303.
- Botti S, Bertaccini A. 2006. Phytoplasma Infection through Seed Transmission: Further Observations. 16th International Congress of the IOM, Cambridge, United Kingdom, 76: 113.
- Braun EJ, Sinclair WA. 1978. Translocation in phloem necrosis-diseased American elm seedlings. *Phytopathology* 68, 1733–1737.
- Caglayan K, Gazel M, Škorić, D. 2019. Transmission of Phytoplasmas by Agronomic Practices: Transmission and Management of Phytoplasma - Associated Diseases. 10.1007/978-981-13-2832-9_7.
- Catlin PB, Olsson EA, Beutel JA. 1975. Reduced translocation of carbon and nitrogen from leaves with symptoms of pear curl. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 100, 184–187.
- Chang SH, Tan C. M, Wu CT, Lin TH, Jiang SY, Liu RC. 2018. Alterations of plant architecture and phase transition by the phytoplasma virulence factor SAP11. *J. Exp. Bot.* 69, 5389–5401. doi: 10.1093/jxb/ery318.
- Christensen NM, Nicolaisen M., Hansen M, Schulz A. 2004. Distribution of phytoplasmas in infected plants as revealed by real-time PCR and bioimaging. *Molecular Plant–Microbe Interactions* 17, 1175–1184.
- Christensen NM, Axelsen KB, Nicolaisen M, Schulz A. 2005. Phytoplasmas and Their Interactions with Hosts. *Trends in Plant Science.* 10(11):526–535. doi: 10.1016/j.tplants.2005.09.008.
- Cornelis GR, Van Gijsegem F. 2000. Assembly and function of type III secretory systems. *Annu. Rev. Microbiol.* 54, 735–774. doi: 10.1146/annurev.micro.54.1.735.
- Denancé N, Sánchez-Vallet A, Goffner D, Molina A. 2013. Disease resistance or growth the role of plant hormones in balancing immune responses and fitness costs. *Front. Plant Sci.* 4:155. doi: 10.3389/fpls.2013.00155.
- Dickinson M, Tuffen M, Hodgetts J. 2013. The Phytoplasmas: An Introduction. In: Dickinson M, Hodgetts J, editors. *Phytoplasma: methods and protocols*. Totowa, NJ: Humana Press. p. 1–14.
- Doi Y, Teranaka M, Yora K, Asuyama H. 1967. Mycoplasma- or P1t group-like microorganisms found in the phloem elements of plants infected with mulberry dwarf, potato witches' broom, aster yellows or paulownia witches' broom. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 33, 259–266.
- Ermacora P, Osler R. 2019. Symptoms of phytoplasma diseases. In: Musetti R, Pagliari L, editors. *Phytoplasmas: methods and protocols, methods in molecular biology*. Vol. 1875. New York: Humana Press. p. 53–67.
- Galetto L, Bosco D, Balestrini R, Genre A, Fletcher J, Marzach C. 2011. The major antigenic membrane protein of "Candidatus 416 S. Namba [Vol. 95, Phytoplasma Asteris]" Selectively Interacts with ATP Synthase and Actin of Leafhopper Vectors. *Plos One* 6, E22571.
- Gurr GM, Johnson AC, Ash GJ, Wilson BAL, Ero MM, Pilotti CA. 2016. Coconut lethal yellowing diseases: a phytoplasma threat to palms of global economic and social significance. *Front. Plant Sci.* 7:1521. doi: 10.3389/fpls.2016.01521.
- Guthrie JN, Walsh KB, Scott PT, Rasmussen TS. 2001. The phytopathology of australian papaya dieback: a proposed role for the phytoplasma. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 58, 23–30.
- Himeno M, Neriya Y, Minato N, Miura C, Sugawara K, Ishii Y. 2011. Unique morphological changes in plant pathogenic phytoplasma-infected petunia flowers are related to transcriptional regulation of floral homeotic genes in an organ-specific manner. *PlantJ.* 67, 971–979. doi:10.1111/j.1365-313X.2011.04650.x.
- Hogenhout SA, Oshima K, Ammar ED, Kakizawa S, Kingdom S, Namba S. 2008. 'Phytoplasmas: bacteria that manipulate plants and insects. *Molecular Plant Pathology*, Vol. 9, No. 4, Pp. 403-423.
- Hoshi A, Ishii Y, Kakizawa S, Oshima K, Namba S. 2007. Host-parasite interaction of phytoplasmas from a molecular biological perspective. *Bull. Insectology* 60, 105–107.
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:6416–6421.
- Jiang H, Wei W, Saiki T, Kawakita H, Watanabe K, Sato M. 2004. Distribution patterns of mulberry dwarf phytoplasma in reproductive organs, winter buds, and roots of mulberry trees. *Journal of General Plant Pathology* 70, 168–173.
- Jones JD, Dangl JL. 2006. The Plant immune system. *Nature*, 444, 323–329.
- Jung HY, Miyata SI, Oshima K, Kakizawa S, Nishigawa H, Wei W. 2003. First complete nucleotide sequence and heterologous gene organization of the two rRNA operons in the phytoplasma genome. *DNA Cell Biol* 22, 209–215. doi: 10.1089/104454903321655837.
- Kakizawa S, Oshima K, Ishii Y, Hoshi A, Maejima K, Jung HY, Yamaji Y, Namba S. 2009. Cloning of immunodominant membrane protein genes of phytoplasmas and their in planta expression. *Fems Microbiology Letters* 293, 92–101.
- Kakizawa S, Oshima K, Jung HY, Suzuki S., Nishigawa H, Arashida R, Miyata S, Ugaki M, Kishino H, Namba S. 2006. Positive selection acting on a surface membrane protein of the plant-pathogenic phytoplasmas. *Journal of Bacteriology* 188, 3424–3428.
- Kakizawa S, Oshima K, Kuboyama T, Nishigawa H, Jung HY, Sawayanagi T, Tsuchizaki T, Miyata S, Ugaki M, Namba S. 2001. Cloning and expression analysis of phytoplasma protein translocation genes. *Molecular Plant–Microbe Interactions* 14, 1043–1050.
- Kakizawa S, Oshima K, Nishigawa H, Jung HY, Wei W, Suzuki S, Tanaka M, Miyata S, Ugaki M, Namba S. 2004. secretion of immunodominant membrane protein from onion yellows phytoplasma through the sec proteintranslocation system in *Escherichia coli*. *Microbiology (UK)* 150, 135–142.

- Kartte S, Seemüller, E. 1991. Histopathology of apple proliferation in *malus* taxa and hybrids of different susceptibility. *Journal of Phytopathology* 131, 149–160.
- Kawakita H, Saiki T, Wei W, Mitsuhashi W, Watanabe K, Sato M. 2000. Identification of mulberry dwarf phytoplasmas in the genital organs and eggs of leafhopper *Hishimonoides sellatifomis*. *Phytopathology*, 90(8): 909-914.
- Konnerth, A, Krczal G, Boonrod K. 2016. Immunodominant membrane proteins of phytoplasmas. *Microbiology* 162, 1267–1273. doi: 10.1099/mic.0.000331
- Kube M, Mitrovic J, Duduk B, Rabus R, Seemuller E. 2012. Current View On Phytoplasma Genomes and Encoded Metabolism. *Sci. WorldJ.* 2012, 185942. doi: 10.1100/2012/185942.
- Kube M, Schneider B, Kuhl H, Dandekar T, Heitmann K, Migdoll AM. 2008. The Linear Chromosome of The Plant-Pathogenic Mycoplasma 'Candidatus Phytoplasma mali'. *BMC Genomics* 9:306. doi: 10.1186/1471-2164-9-306.
- Kumari, S, Nagendran K, Rai AB, Singh B, Rao GP, Bertaccini A. 2019. Global Status Of Phytoplasma Diseases In Vegetable Crops. *Front. Microbiol.* 10:1349. doi: 10.3389/fmicb.2019.01349.
- Lee IM, Davis RE, Gundersen-Rindal DE. 2000. Phytoplasma: phytopathogenic mollicutes. *Annu. Rev. Microbiol.* 54, 221–255.
- Lefol C, Lherminier J, Boudon-Padieu E, Larrue J, Louis C, Caudwell A. 1994. Propagation of flavescence dorée MLO (Mycoplasma-Like Organism) in the leafhopper vector *Euscelidius variegatus*. *J. Invertebr. Pathol.* 63, 285–293.
- Lepka P, Stitt, M, Moll, E, Seemüller E. 1999. Effect of phytoplasmal infection on concentration and traslocation of carbohydrates and amino acids in periwinkle and tobacco. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 55, 59–68.
- Lherminier J, Prensier G, Boudon-Padieu E, Caudwell A. 1990. Immunolabeling of Grapevine Flavescence Doree MLO in Salivary Glands of *Euscelidius Variegatus*: A Light and Electron Microscopy Study.
- MacLean AM, Orlovskis Z, Kowitwanich K, Zdziarska AM, Angenent GC, Immink RG. 2014. Phytoplasma Effector SAP54 Hijacks Plant Reproduction By Degrading MAD5-box Proteins And Promotes Insect Colonization in a RAD23-Dependent Manner. *PLoS Biol.* 12:e1001835. doi: 10.1371/journal.pbio.1001835.
- Maclean AM, Sugio A, Makarova OV, Findlay KC, Grieve VM, Toth R. 2011. Phytoplasma effector SAP54 induces indeterminate leaf-like flower development in *Arabidopsis* Plants. *Plant Physiol.* 157, 831–841.
- Maejima K, Oshima K, Namba S. 2014. Exploring the phytoplasmas, plant pathogenic bacteria. *Journal of General Plant Pathology.* 80(3):210–221. doi: 10.1007/s10327-014-0512-8.
- Marcone C, Neimark H, Ragozzino A, Lauer U, Seemüller E. 1999. Chromosome sizes of phytoplasmas composing major phylogenetic groups and subgroups. *Phytopathology*, 89, 805–810.
- Maust BE, Espadas F, Talavera C, Aguilar M, Santamaria JM, Oropeza C. 2003. Changes in carbohydrate metabolism in coconut palms infected with the lethal yellowing phytoplasma. *Phytopathology* 93, 976–981.
- Mccoy RE. 1979. Mycoplasmas and Yellow Diseases. In: Whitcomb, R.F. and Tully, J.G. (Eds) *The Mycoplasmas*, Vol. III. Academic Press, New York, Pp. 229–264.
- Mccoy RM, Seemüller EE, Caudwell A, Chang CJ, Chen TA, Chikoswski LN, Cousin MT, Dale JL, Deuw GT, Golino D, Hackett KJ, Kirkpatrick BC, Marwitz R, Petzold H, Sinha R, Sugiura M, Whitcomb RF, Yang IL, Zhu B. 1989. Plant Diseases Associated with Mycoplasma-Like Organisms. in: Whitcomb, R. F. and J. G. Tully (Eds), *The Mycoplasmas*, Vol. 5; Spiroplasmas, Acholeplasmas and Mycoplasmas of Plants And Arthropods, Academic Press, New York. USA. Pp. 545-640.
- Menon K, Pandalai K. 1960. *The Coconut Palm, A Monograph.* Indian Central Coconut Committee, Ernakulam, India.
- Milne RG, Ramasso E, Lenzi R, Masenga V, Sarindu N, Clark MF. 1995. Preembedding and postembedding immunogold labeling and electron-microscopy in Plant Host Tissues of 3 Antigenically Unrelated Mios – Primula Yellows, Tomato 57–67.
- Minato N, Himeno M, Hoshi A, Maejima K, Komatsu K, Takebayashi Y. 2014. The Phytoplasmal Virulence Factor Tengu Causes Plant Sterility By Downregulating of The Jasmonic Acid and Auxin Pathways. *Sci. Rep.* 4, 7399.
- Mittelberger C, Obkircher L, Oettl S, Oppedisano T, Perdazzoli F, Panassiti B, Kerschbamer C, Anfora G, Janik K. 2017. The insect vector *Cacopsylla picta* vertically transmits the bacterium 'Candidatus Phytoplasma mali' to its Progeny. *Plant Pathology* 66, 1015–1021.
- Miyata S, Furuki K, Oshima K, Sawayanagi T, Nishigawa H, Kakizawa S. 2002. Complete nucleotide sequence of the S10-spc operon of phytoplasma: Gene organization and genetic code resemble those of *Bacillus subtilis*. *DNA Cell Biol.* 21, 527–534. doi: 10.1089/104454902320219086.
- Miyata S, Oshima K, Kakizawa S, Nishigawa H, Jun HY, Kuboyama T. 2003. Two different thymidylate kinase gene homologues, including one that has catalytic activity, are encoded in the onion yellows phytoplasma genome. *Microbiology* 149, 2243–2250. doi: 10.1099/mic.0.25834-0.
- Moya-Raygoza G, Nault LR. 1998. Transmission biology of maize bushy stunt phytoplasma by the corn leafhopper (Homoptera: Cicadellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91, 668–676.
- Murrall DJ, Nault LR, Hoy CW, Madden L, Miller SA. 1996. Effects of temperature and vector age on transmission of two ohio strains of aster yellows phytoplasma by the aster leafhopper (Homoptera: Cicadellidae). *J. Econ. Entomol.* 89, 1223–1232.
- Murray RGE, Stackebrandt E. 1995. "Taxonomic Note: Implementation of The Provisional Status Candidatus for Incompletely Described Prokaryotes". *International Journal of Systematic Bacteriology.* 45 (1): 186–187. Doi: 10.1099/00207713-45-1-186. Issn 0020-7713. Pmid 7857801.
- Nagaich B, Puri B, Sinha R, Dhingra M, Bhardwaj V. 1974. Mycoplasma-like organisms in plants affected with purple top roll, marginal flavescence and witches' broom diseases of potatoes. *Journal of Phytopathology*, 81(3): 273-279.
- Nakajima S, Nishimura N, Jung HY, Kakizawa S, Fujisawa I, Namba S. 2009. Movement of onion yellows phytoplasma and cryptotaenia japonica witches' broom phytoplasma in the nonvector insect *Nephotettix cincticeps*. *Jpn. J. Phtopathol.* 75, 29–34.
- Nakashima K, Hayashi T, 1995. Multiplication and distribution of rice yellow dwarf phytoplasma in infected tissues of rice and green rice leafhopper *Nephotettix cincticeps*. *Japanese Journal of Phytopathology*, 61(5): 451-455.
- Namba S. 2019. Molecular and biological properties of phytoplasmas. *Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci.* 95, 401–418. doi: 10.2183/pjab.95.028.
- Nečas T, Mašková V, Krška B. 2008. The Possibility of ESYF phytoplasma transmission through flowers and seeds. *Acta Horticulturae* 781, 443–448.
- Neriya Y, Sugawara K, Maejima K, Hashimoto M, Komatsu K, Minato N. 2011. Cloning, expression analysis, and sequence diversity of genes encoding two different immunodominant membrane proteins in poinsettia branch inducing Phytoplasma (Poibi). *Fems Microbiol. Lett.* 324, 38–47.
- Nipah Jo, Jones P, Hodgetts J, Dickinson M. 2007. Detection of phytoplasma dna in embryos from coconut palms in Ghana, and kernels from maize in Peru. *Bulletin of Insectology* 60,385–386.

- Orlovskis Z, Canale MC, Haryono M, Lopes JRS, Kuo CH, Hogenhout SA. 2017. A few sequence polymorphisms among isolates of Maize bushy stunt phytoplasma associate with organ proliferation symptoms of infected maize plants. *Ann. Bot.* 119, 869–884. doi: 10.1093/aob/mcw213.
- Oshima K, Ishii Y, Kakizawa S, Sugawara K, Neriya Y, Himeno M. 2011. Dramatic Transcriptional Changes In An Intracellular Parasite Enable Hosts Witching Between Plant And Insect. *PLoS ONE* 6:e23242. doi: 10.1371/journal.pone.0023242.
- Oshima K, Kakizawa S, Arashida R, Ishii Y, Hoshi A, Hayashi Y, Kagiwada S, Namba S. 2007. Presence of two glycolytic gene clusters in a severe pathogenic line of *Candidatus Phytoplasma asteris*. *Molecular Plant Pathology* 8, 481–489.
- Oshima K, Kakizawa S, Nishigawa H, Jung HY, Wei W, Suzuki S, Arashida R, Nakata D, Miyata S, Ugaki M, Namba S. 2004. Reductive evolution suggested from the complete genome sequence of a plant-pathogenic phytoplasma. *Nature Genetics* 36, 27–29.
- Oshima K, Maejima K, Namba S. 2013. Genomic and evolutionary aspects of phytoplasmas. *Front. Microbiol.* 4:230. doi: 10.3389/fmicb.2013.00230.
- Oshima K, Miyata S, Sawayanagi T, Kakizawa S, Nishigawa H, Jung HY, Furuki K, Yanazaki M, Suzuki S, Wei W, Kuboyama T, Ugaki M, Namba S. 2002. Minimal set of metabolic pathways suggested from the genome of onion yellows phytoplasma. *Journal of General Plant Pathology* 68, 225–236.
- Pierro R, Semeraro T, Luvisi A, Garg H, Vergine M, De Bellis L. 2019. The Distribution Of Phytoplasmas In South and East Asia: An Emerging Threat To Grapevine Cultivation. *Front. Plant Sci.* 10:1108. doi: 10.3389/fpls.2019.01108.
- Pracros P, Renaudin J, Eveillard S, Mouras A, Hernould M. 2006. Tomato flower abnormalities induced by stolbur phytoplasma infection are associated with changes of expression of floral development genes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19(1): 62–68.
- Purcell AH. 1982. Insect vector relationships with procaryotic plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 20(1): 397–417.
- Seemüller E, Garnier M, Schneider B. 2002. Mycoplasmas of Plants and Insects. In: Razin, S. and Herrmann, R. (Eds) *Molecular Biology And Pathology of Mycoplasmas*. Academic/Plenum Kluwer, London, Pp. 91–116.
- Seemüller E, Schneider B, Maurer R, Ahrens U, Daire X, Kison H, Lorenz KH, Firrao G, Avinent L, Sears BB. 1994. Phylogenetic classification of phytopathogenic mollicutes by sequence analysis of 16s ribosomal DNA. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 44, 440–446.
- Music MS, Samarzija I, Hogenhout SA, Haryono M, Cho ST, Kuo CH. 2019. The genome of ‘*Candidatus Phytoplasma solani*’ strain SA-1 is highly dynamic and prone to adopting foreign sequences. *Syst. Appl. Microbiol.* 42, 117–127. doi: 10.1016/j.syapm.2018.10.008.
- Shen WC, Lin CP. 1993. Production of monoclonal-antibodies against a mycoplasma like organism associated with sweet-potato witches-broom. *Phytopathology* 83, 671–675.
- Subcommittee on The Taxonomy of Mollicutes. Minutes of The Interim Meetings, 1 and 2 August, 1992, Ames, Iowa¹ *Int. J. Syst. Bacteriol.* April 1993, P. 394–397; Vol. 43, No. 2.
- Sugawara K, Honma Y, Komatsu K, Himeno M, Oshima K, Namba S. 2013. The alteration of plant morphology by small peptides released from the proteolytic processing of the bacterial peptide TENGU. *Plant Physiol.* 162, 2005–2014.
- Sugio A, Hogenhout SA. 2012. The genome biology of phytoplasma: modulators of plants and insects. *Curr. Opin. Microbiol.* 15, 247–254. doi: 10.1016/j.mib.2012.04.002.
- Sugio A, Kingdom HN, MacLean AM, Grieve VM, Hogenhout S.A. 2011b. Phytoplasma Protein Effector SAP11 Enhances Insect Vector Reproduction by Manipulating Plant Development and Defense Hormone Biosynthesis. *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.* 108, E1254–E1263. doi:10.1073/pnas.1105664108.
- Sugio A, MacLean AM, Kingdom HN, Grieve VM, Manimekalai R, Hogenhout SA. 2011a. Diverse target so phytoplasma effectors: from plant development to defense against insects. *Annu. Rev. Phytopathol.* 49, 175–195. doi: 10.1146/annurev-phyto-072910-095323.
- Suzuki S, Oshima K, Kakizawa S, Arashida R, Jung HY, 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 of The USA* 103, 4252–4257.
- Tan CM, Li CH, Tsao NW, Su LW, Lu YT, Chang SH. 2016. Phytoplasma SAP11 alters 3-isobutyl-2-methoxypyrazine biosynthesis in *Nicotiana benthamiana* by suppressing NbOMT1. *J. Exp. Bot.* 67, 4415–4425. doi: 10.1093/jxb/erw225.
- The IRPCM Phytoplasma/Spiroplasma Working Team - Phytoplasma Taxonomy Group 2004. *Candidatus Phytoplasma*, a taxon for the wall-less, non-helical prokaryotes that colonize plant phloem and insects. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 54 (Pt 4): 1243–1255. *Doi:* 10.1099/jjs.0.02854-0.
- Tran-Nguyen LTT, Kube, M, Schneider B, Reinhardt, R, Gibb KS. 2008. Comparative genome analysis of “*Candidatus Phytoplasma australiense*” (subgroup tuf-Australia I; rp-A) and “*Ca. Phytoplasma asteris*” strains OY-M and AY-WB. *J. Bacteriol.* 190, 3979–3991. doi: 10.1128/JB.01301-07.
- Wang J, Song L, Jiao Q, Yang S, Gao R, Lu X. 2018. Comparative genome analysis of jujube witches’-broom Phytoplasma, an obligate pathogen that causes jujube witches’-broom disease. *BMC Genomics* 19:689. doi: 10.1186/s12864-018-5075-1.
- Weintraub PG, Beanland L. 2006. "Insect vectors of phytoplasmas", *Annual Review of Entomology*, Vol. 51, Pp. 91–111.
- Whitcomb RF, Tully ED. 1989. *The mycoplasmas*, Vol. V. San Diego: Academic Press, Inc.