

Alteraciones fisiológicas y metabólicas inducidas por *Candidatus Liberibacter asiaticus* en cítricos: una revisión

Physiological and metabolic alterations induced by *Candidatus Liberibacter asiaticus* in citrus: A review

Julio David Mendoza-García¹ , Santiago Domínguez-Monge² , Dimas Mejía-Sánchez^{1*} ,
Jorge Luis Flores-Sánchez³ 

¹ Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Parasitología Agrícola, Maestría en Ciencias en Protección Vegetal, km 38.5 Carretera México-Texcoco, 56230, Texcoco, Estado de México, México.

² Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Ixtacuaco, km 4.5 Carretera Martínez de la Torre-Tlapacoyan, 93655, Javier Rojo Gómez, Tlapacoyan, Veracruz, México.

³ Instituto Tecnológico El Llano Aguascalientes, km 18, Carretera Aguascalientes-San Luis Potosí, 20330, Aguascalientes, México.

*Autor para correspondencia: dimasms@gmail.com

Fecha de recepción:

29 de junio de 2025

Fecha de aceptación:

10 de noviembre de 2025

Disponible en línea:

13 de febrero de 2026

Este es un artículo en acceso abierto que se distribuye de acuerdo a los términos de la licencia Creative Commons.



Reconocimiento-
NoComercial-
CompartirIgual 4.0
Internacional
(CC BY-NC-SA 4.0)

Cómo citar:

Mendoza-García, J. D., Domínguez-Monge, S., Mejía-Sánchez, D., & Flores-Sánchez, J. L. (2026). Alteraciones fisiológicas y metabólicas inducidas por *Candidatus Liberibacter asiaticus* en cítricos: una revisión. *Acta Agrícola y Pecuaria*, 12, e0121009. <https://doi.org/10.30973/aap/2026.12.0121009>

RESUMEN

La enfermedad del huanglongbing (HLB), causada por *Candidatus Liberibacter asiaticus* (CLas), es una de las más devastadoras que afectan a los cítricos a nivel mundial. La infección por este patógeno induce alteraciones fisiológicas y metabólicas severas que impactan negativamente el crecimiento, la productividad y la sanidad de las plantas. Entre los principales efectos de CLas se encuentra la disrupción en el transporte de fotoasimilados, lo que provoca desbalances hormonales y la generación de estrés oxidativo. Asimismo, la alteración en el equilibrio de nutrientes esenciales intensifica la sintomatología del HLB y reduce la capacidad defensiva de las plantas. Comprender las respuestas fisiológicas y metabólicas inducidas por la infección es clave para el desarrollo de estrategias de manejo eficaces. En esta revisión, se analizan los principales procesos fisiológicos y metabólicos alterados por CLas y su relación con la patogenicidad del microorganismo, con el objetivo de aportar bases científicas para la implementación de estrategias de control con enfoque integral.

PALABRAS CLAVE

Citrus spp., HLB, CLas, desorden fisiológico.

ABSTRACT

Huanglongbing (HLB), caused by *Candidatus Liberibacter asiaticus* (CLas), is one of the most devastating diseases affecting citrus worldwide. Infection by this pathogen induces severe physiological and metabolic alterations that negatively impacting plant growth, productivity, and health. Among the main effects of CLas is the disruption of photoassimilate transport, leading to hormonal imbalances and the generation of oxidative stress. In addition, disturbances in the balance of essential nutrients intensify HLB symptom expression and reduce the defensive capacity of plants. Understanding the physiological and metabolic responses induced by infection is key to the development of effective management strategies. This review analyzes the major physiological and metabolic processes altered by CLas and their relationship with the pathogenicity of the microorganism, with the aim of providing a scientific basis for the implementation of integrated control strategies.

KEYWORDS

Citrus spp., HLB, CLas, physiological disorder.

INTRODUCCIÓN

Los cítricos son de importancia mundial, con una amplia presencia en al menos 149 países que, en conjunto, producen anualmente 188,618,407.02 toneladas de cítricos. Los principales países productores son China, Brasil, India, México y España (Organización de las Naciones para la Alimentación y la Agricultura, 2022). En México, la citricultura se distribuye en 29 estados dedicados a la producción de diversos cítricos como naranja, limón, tangerina y toronja, en una extensión total de 639,987.52 hectáreas. Veracruz se destaca como el principal estado productor de cítricos en el país (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera, 2023).

Los cítricos son afectados por diversas enfermedades, dentro de las más importantes se encuentra el Huanglongbing (HLB), siendo la más devastadora a nivel mundial (Bové, 2012; Mora-Aguilera et al., 2014). Esta enfermedad es causada por *Candidatus Liberibacter* (CL) spp. y transmitida por el psílido asiático de los cítricos (PAC) *Diaphorina citri* Kuwayama. Se han reportado cuatro especies que provocan el HLB: CL americanus, presente únicamente en Brasil; CL africanus, limitada al continente africano; CL caribbeanus, encontrada en Colombia, y CL asiaticus (CLas), la especie más extendida a nivel mundial y presente

en México (Brlansky et al., 2009; Jagoueix et al., 1994; Keremane et al., 2015; Thapa et al., 2020).

El objetivo de este estudio es integrar los cambios metabólicos y fisiológicos que son afectados por la infección de CLas, con la finalidad de proporcionar información relevante que ayude en la implementación de estrategias de manejo para la enfermedad.

Afinidad entre planta-vector y transmisión de CLas

Los psílidos vectores del HLB son insectos pertenecientes a la familia Liviidae, del orden Hemiptera (Monzó et al., 2015). En las plantas, un vector es cualquier organismo capaz de adquirir, retener y transmitir un agente infeccioso a otro organismo. En el caso específico del HLB, un psílido se considera vector cuando puede adquirir el patógeno de una planta enferma, retenerlas por un periodo de tiempo y, finalmente, transmitirlos a una planta sana durante su alimentación. De acuerdo con las características del proceso de adquisición, retención y transmisión del patógeno, la diseminación de bacterias por insectos se clasifica en tres tipos generales: no persistente, semipersistente y persistente (Grillet, 2019; López-Arroyo et al., 2022).

La transmisión de CLas por insectos ocurre exclusivamente a través del psílido *Diaphorina citri* Kuwayama, de manera persistente-circulativa (Inoue et al., 2009).

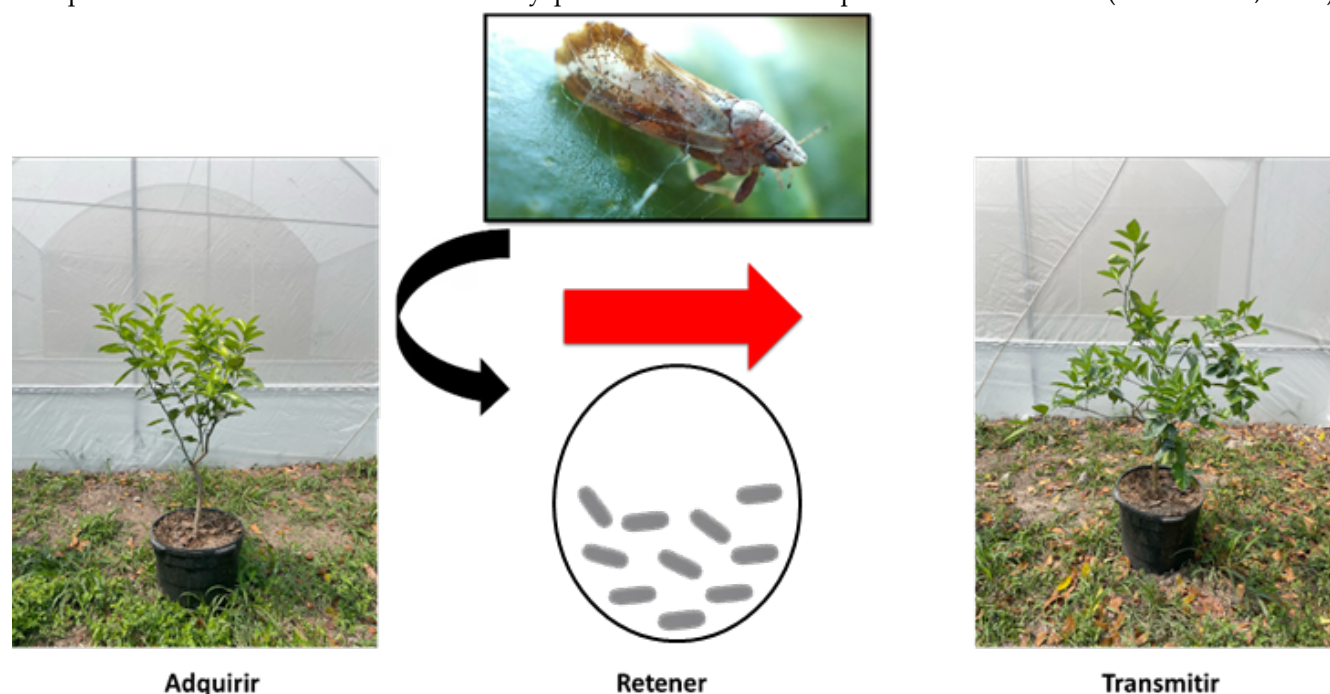


Figura 1. Proceso de transmisión del huanglongbing (*Candidatus Liberibacter asiaticus*) por el psílido asiático de los cítricos (*Diaphorina citri*).

Tras la adquisición del patógeno, el psílido mantiene su capacidad de transmisión durante toda su vida, aunque requiere de un periodo latente antes de poder transmitirla. La diseminación requiere de un periodo de alimentación de 5-7 horas. En general, un psílido adulto puede infectar árboles sanos en un periodo de 1 a 25 días, mientras que una ninfa proveniente de una generación infectiva puede transmitir la bacteria tan pronto como esta emerge (Ammar et al., 2016) (Figura 1).

Estudios de transmisión realizados en distintas partes del mundo indican que la concentración de CLas en *D. citri* es mayor cuando la bacteria se adquiere durante el estado ninfal, lo que permite que el insecto permanezca infectado a lo largo de todo su ciclo biológico. En su fase adulta, *D. citri* muestra una mayor preferencia por alimentarse de plantas enfermas de HLB en comparación con plantas sanas (Luo et al., 2015). Esta afinidad se atribuye a cambios histológicos en las hojas de las plantas enfermas, como el engrosamiento de la capa cuticular y el aumento progresivo del contenido de almidón (Cen et al., 2012). Estas modificaciones pueden hacer que las plantas enfermas sean más atractivas para *D. citri*, favoreciendo la transmisión de la bacteria.

Sintomatología del HLB

Las plantas enfermas de HLB desarrollan una serie de síntomas distintivos que afectan tanto su estructura aérea como su sistema radicular. En la parte aérea, se observa amarillamiento sectorizado en el dosel, acompañado de adelgazamiento progresivo de las ramas, reducción de la brotación vegetativa y floral. Las hojas presentan un moteado clorótico asimétrico, con zonas amarillas dispersas que contrastan con áreas verdes irregulares, además de engrosamiento, textura corchosa, aspecto agrandado y coriáceo, así como venas amarillas prominentes, síntomas que pueden confundirse con deficiencias de zinc, magnesio y manganeso. Los frutos presentan deformaciones con menor tamaño y peso, así como una maduración inversa que inicia en el pedúnculo. El sistema radicular también se ve gravemente afectado, con una marcada reducción de las raíces secundarias, lo que limita la absorción de minerales y la retención de agua. La combinación de estos síntomas conduce a un menor vigor general de las plantas (Bové, 2006; Esquivel-Chávez et al., 2012; Robles-González et al., 2017; Sagaram et al., 2009).

Impacto en la producción citrícola por HLB

A nivel mundial, las pérdidas por efecto del HLB varían entre el 42 % (Brasil) y hasta el 60 % (México). En México, diversos estudios han evaluado los impactos productivos inducidos por CLas en diferentes especies de cítricos (Cuadro 1). El primer reporte en el país se realizó en Yucatán, en una huerta de limón persa, donde se observó que los árboles enfermos de HLB presentaban afectaciones en los frutos, con una reducción del 17.31 % en su peso, lo que implicó pérdidas de 2.4 toneladas por hectárea. En la zona del Pacífico, en limón mexicano, se han documentado pérdidas de vigor en los árboles, con una reducción en la producción de frutos de entre 40-60 %. En Veracruz, la principal zona citrícola del país, se ha reportado una disminución del 15.8 % en el peso de los frutos de limón persa, equivalente a aproximadamente 2.4 toneladas por hectárea. En este mismo estado, las pérdidas de naranja Valencia alcanzan hasta el 56 %, lo que representa una reducción de 8 toneladas por hectárea. En el caso de la naranja March, la disminución en la producción oscila entre el 48 % y el 58.73 % con pérdidas de 6.83 a 8.36 toneladas por hectárea (Cuadro 1).

Cuadro 1. Pérdidas productivas causadas por HLB en diferentes especies de cítricos en México.

México	Variedad	Pérdidas	Fuente
Yucatán	Limón persa	17.30 %	Flores-Sánchez et al. (2015)
Colima	Limón mexicano	40-60 %	Robles-González et al. (2017)
Martínez de la Torre, Veracruz	Limón persa	15.80 %	Ortiz-Saavedra et al. (2022)
Tihuatlán, Veracruz	Naranja Valencia	56 %	Mendoza-García et al. (2023)
Tihuatlán, Veracruz	Naranja March	48-58.73 %	Mendoza-García et al. (2023)

Las pérdidas reportadas se han asociado con el efecto negativo de CLas en las plantas, provocando un desbalance en la concentración de nutrientes y la expresión genética. Este desbalance impacta en la disminución de calcio (Ca), magnesio (Mg), manganeso

(Mn) y zinc (Zn), afectando principalmente la síntesis de proteínas y el metabolismo de las plantas infectadas (Cuadro 2) (Kwakye & Kadyampakeni, 2022; Manzanilla-Ramírez et al., 2022).

Cuadro 2. Cambios fisiológicos en cítricos asociados a la infección de CLas.

Concentración	HLB (–)	HLB (+)
Zn	↓	↓
Fe	↓	↓
Cu	↓	↓
Ca	*	↓
Mg	*	↓
Mn	*	↓
K	*	↑
Clorofila	*	↓
Almidón en hoja	*	↑
Glucosa / Nervadura	*	↑
Almidón en raíz	*	↓
Síntesis de proteínas	*	↓
Metabolismo general	*	↓
Superóxido dismutasa	↑	↑

Aumento = ↑; disminución = ↓; Estables = *.

En México, para mitigar los daños y el impacto de la enfermedad, la estrategia del modelo integral incorpora el manejo agronómico —principalmente la nutrición— como un factor clave para convivir con la enfermedad de una manera rentable y sustentable. En Colima y Veracruz, esta estrategia se ha implementado con éxito en cultivos de limón mexicano y limón persa, respectivamente, mediante una nutrición balanceada con énfasis en N-P-K-Mg-S y Ca (Cuadro 3) (Flores-Sánchez, Huesca et al., 2024).

La nutrición balanceada, como parte del manejo integrado, ha generado cambios positivos ante el

impacto del HLB. En limón persa, se ha observado un incremento en la producción (Flores-Sánchez et al., 2023), así como un aumento en las reservas energéticas radicales en forma de almidón (Mendoza-García et al., 2024). Estos efectos han favorecido un mayor vigor general del cultivo, estimulando la producción floral, vegetativa y productiva (Flores-Sánchez, Domínguez-Monge et al. 2024).

Generalidades entre una interacción de planta y patógeno

Las plantas han desarrollado mecanismos de defensa frente al estrés biótico y abiótico, como la producción de especies reactivas de oxígeno, movilización de iones y activación de factores de transcripción, que generan proteínas de defensa (Pitino et al. 2017). Su sistema inmunológico sigue un modelo en zigzag con tres fases: detección de patrones moleculares asociados a microorganismos, reconocimiento de patrones específicos de patógenos e identificación de daños en tejidos vegetales, identificados por receptores de reconocimiento de patógenos (Gómez-Gómez & Boller, 2002; Jones & Dangl, 2006). Ante una infección, las plantas activan dos respuestas principales. Primero, la de hipersensibilidad (HR), caracterizada por la muerte celular localizada y la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) para contener al patógeno. Luego, la respuesta sistémica adquirida (SAR), mediada por el ácido salicílico (SA), la cual fortalece las defensas en otras partes de la planta. Los patógenos biotróficos activan la vía del SA, mientras que los necrotróficos inducen las vías del ácido jasmónico y etileno, promoviendo la producción de enzimas antioxidantes y proteínas antimicrobianas para bloquear la infección (Figura 2) (Glazebrook, 2005; Howe, 2004).

Cuadro 3. Escenarios de aplicación de la nutrición balanceada en limón mexicano y limón persa afectados por el HLB de los cítricos en México.

Zona	Cultivo	Formulación aplicada		Otros tratamientos	Producción
Tecomán, Colima	Limón mexicano (HLB+)	N-P-K-Mg-S y Ca (149-73-120-20-53-150)	vs.	N-P-K (120-60-60)	27 % ↑
				Manejo regional	
				Sin aplicación N-P-K	37 % ↑
Martínez de la Torre, Veracruz	Limón persa (HLB+)	N-P-K-Mg-S y Ca (225-68-222-20-90-119)	vs.	N-P-K (180-50-150)	13 % ↑
				Manejo regional	
				Sin aplicación N-P-K	53 % ↑

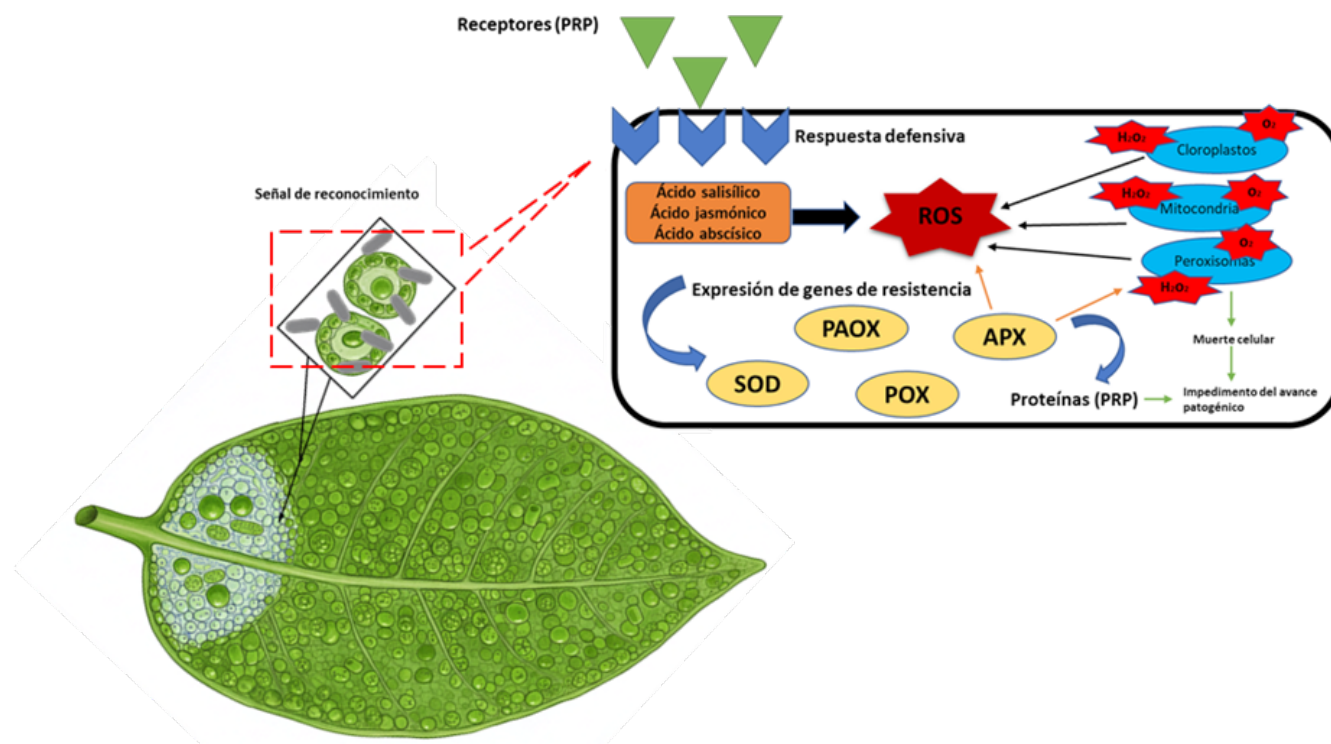


Figura 2. Mecanismo de defensa inducidos en respuestas al ataque de patógenos.

Interacción CLas en cítricos

Aunque se han estudiado sus mecanismos de patogenicidad en cítricos, aun no se comprenden por completo. CLas evade la inmunidad de la planta mediante la secreción de proteínas efectoras, como Las5315, que modifican procesos celulares y facilitan la infección (Pitino et al., 2016). A diferencia de otros patógenos como *Pseudomonas* o *Xanthomonas*, que utilizan un sistema de secreción tipo III (T3SS), CLas cuenta con al menos 16 proteínas efectoras que actúan por otros mecanismos (Jones & Dangl, 2006; Pitino et al., 2016). Una vez infectada, la planta responde activando defensas que incluyen la acumulación de ácido salicílico (SA), producción de especies reactivas de oxígeno, apoptosis, deposición de calosa y síntesis de proteínas PP2, las cuales bloquean el floema e inhiben el transporte de fotoasimilados. Sin embargo, CLas produce una peroxidasa que degrada el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), permitiendo su supervivencia y provocando un exceso de ROS en la planta, lo que genera estrés oxidativo (Figura 3) (Mukesh et al., 2015; Pitino et al., 2017). Este desbalance afecta estructuras celulares esenciales como el sistema tilacoide en los cloroplastos, causando clorosis y acumulación de almidón en el floema, síntomas característicos de la enfermedad (Rosales & Burns, 2011; Schaffer et al., 1986).

Generalidades del almidón en las plantas

El almidón es la principal fuente de almacenamiento de carbohidratos en las plantas y participa en diferentes rutas metabólicas esenciales para su supervivencia (Tofiño et al., 2006). Su función clave radica en el almacenamiento temporal de los fotoasimilados generados durante el ciclo de las pentosas. Durante el día, estos compuestos se acumulan en las hojas como sacarosa dentro de las vacuolas o como almidón en el estroma de los cloroplastos del mesófilo. Por la noche, el almidón se moviliza para cubrir las necesidades de carbono del metabolismo no fotosintético (Santacruz et al., 2004). El transporte de los fotoasimilados hacia los órganos de destino (vertederos) se realiza en forma de sacarosa o compuestos de la serie rafinosa, según la especie vegetal y el tipo de transporte en el floema, ya sea por vía simplástica o apoplástica. En estos órganos de destino, como semillas, raíces u hojas en desarrollo, el metabolismo del almidón está determinado por la proporción de síntesis entre almidón y sacarosa en el tejido fuente, así como con la eficiencia en la exportación de sacarosa y la capacidad de absorción del vertedero (Minchin & Lacombe, 2005; Schöning & Kollmann, 1997).

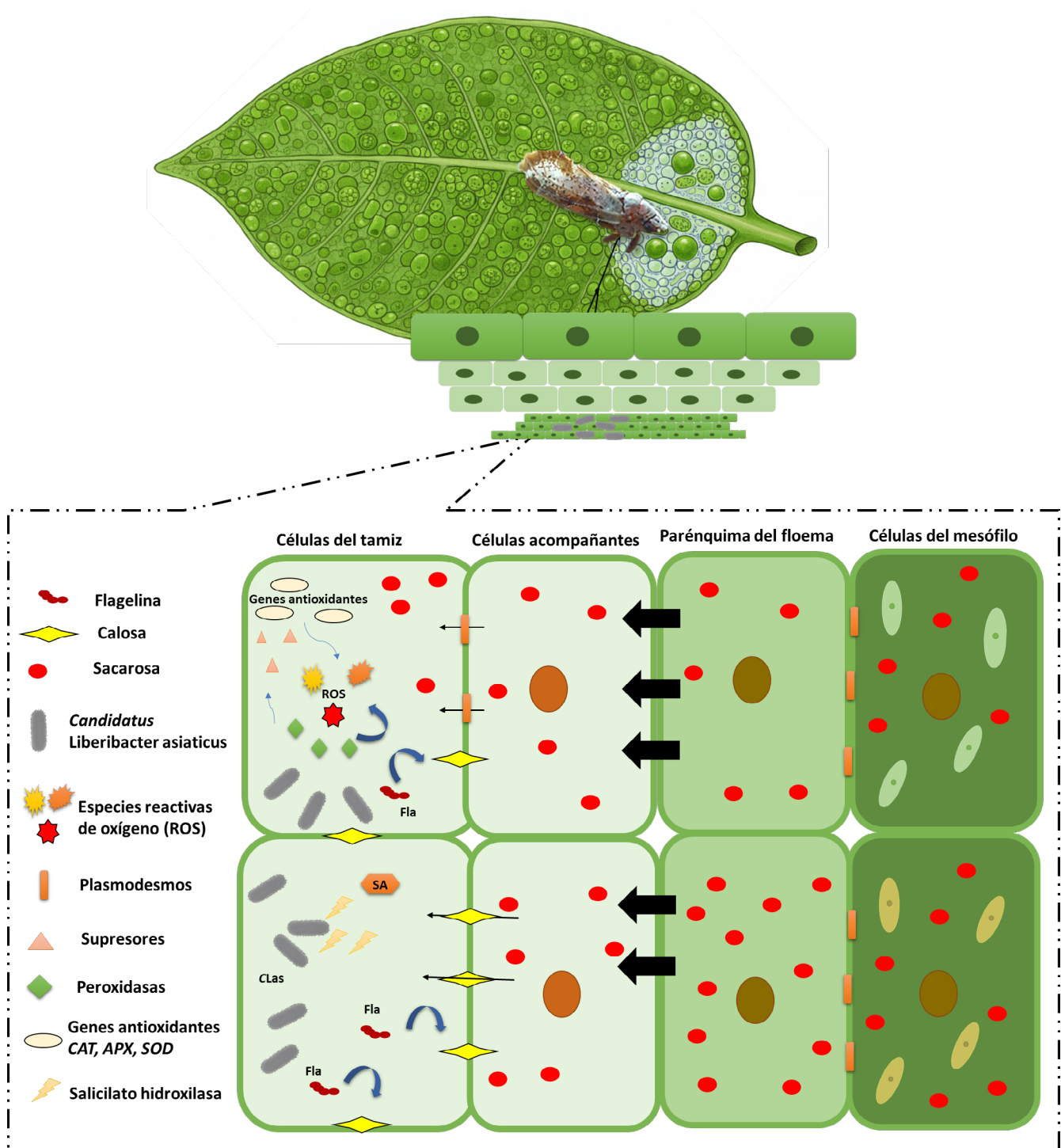


Figura 3. Modelo conceptual de la interacción de *Candidatus Liberibacter asiaticus* en cítricos, destacando el proceso de transmisión y el mecanismo de patogenicidad asociados a HLB. Adaptado y modificado a partir de Dalio et al. (2017).

Respuestas fisiológicas y metabólicas de la planta ante la presencia de CLas

La infección de CLas en la planta cambia los procesos metabólicos (Curtolo et al., 2020), ocasionando la acumulación de calosa en los tubos cribosos como mecanismo de defensa para bloquear la propagación de la infección. No obstante, la acumulación continua de calosa, inducida por efectores como Las5315, ocasiona una irritación constante del floema, bloqueando el transporte adecuado de nutrientes (Koh et al., 2012; Pitino et al., 2016). Lo anterior, provoca la acumulación de almidón en las hojas, lo que bloquea el transporte de azúcares y reduce la disponibilidad de carbohidratos en el sistema radicular (Manzanilla-Ramírez et al., 2019; Pitino et al., 2016). Además, este bloqueo afecta la fotosíntesis, dañando los cloroplastos y ocasionando clorosis. La figura 4 sintetiza esos cambios fisiológicos y metabólicos provocados por la infección de CLas; asimismo, describe las principales alteraciones responsables de la sintomatología típica del HLB.

Uno de los efectos más evidentes de la infección es la reducción de la tasa fotosintética y la disminución del contenido de clorofila en las hojas. CLas coloniza

el floema, afecta el transporte de nutrientes y genera estrés oxidativo, lo que daña la estructura y función de los cloroplastos (Schaffer et al., 1986). Este estrés oxidativo ocasiona la acumulación de ROS, que afectan la integridad de las membranas celulares y reducen la eficiencia fotosintética (Pitino et al., 2017; Sagi & Fluhr, 2006). Además, la infección induce la acumulación de almidón en las hojas debido a la interrupción en la translocación de carbohidratos (Manzanilla-Ramírez et al., 2019; Manzanilla-Ramírez et al., 2022), generando un mecanismo de autorregulación que inhibe aún más la fotosíntesis. Asimismo, la interrupción en el transporte de minerales esenciales como manganeso (Mn), zinc (Zn), magnesio (Mg) y hierro (Fe) afecta la formación de clorofila y la actividad de enzimas clave en la fotosíntesis (Kwaky & Kadyampakeni, 2022).

La interrupción del transporte de azúcares es otro efecto crítico de la infección por CLas. Como respuesta defensiva, la planta acumula calosa en los tubos cribosos, lo que bloquea el flujo de fotoasimilados y contribuye a la disfunción del floema (Koh et al., 2012). Además, la inhibición de enzimas clave como *sacarosa sintasa* y *sacarosa invertasa* limita la movilización de carbohidratos, lo que impide que los azúcares sean

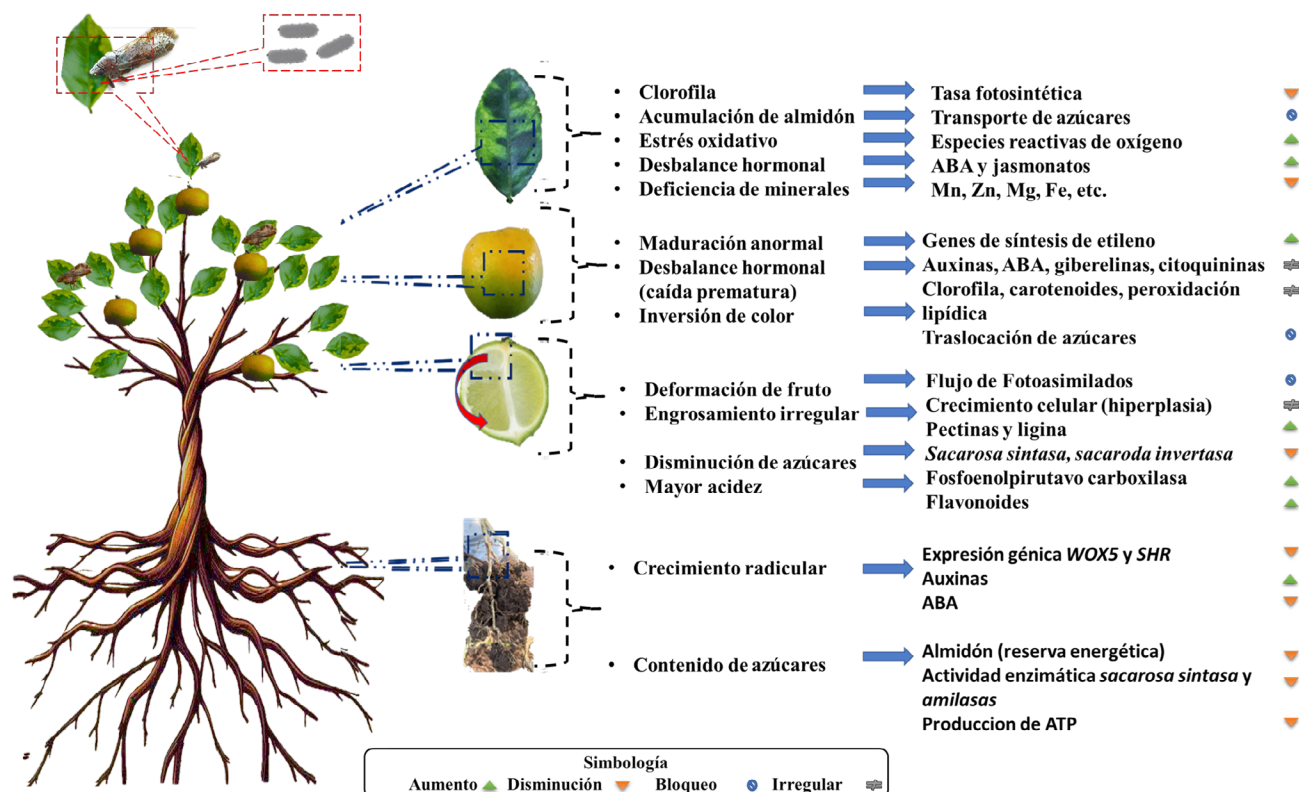


Figura 4. Respuestas metabólicas inducidas por la transmisión de *Candidatus Liberibacter asiaticus* en diferentes órganos de la planta.

transportados a otras partes de la planta, particularmente hacia la raíz y los frutos (Nwugo et al., 2013; Pitino et al., 2016). Como consecuencia, la acumulación de almidón en las hojas y la deficiencia de azúcares en otros órganos vegetales conducen a un desbalance energético que afecta el desarrollo y crecimiento de la planta (Nabors, 2006).

La infección también ocasiona un desbalance hormonal que afecta el desarrollo general de la planta. Se ha observado un aumento en los niveles de ácido abscísico y jasmonatos, el cual genera una respuesta de estrés que inhibe la actividad de auxinas y citoquininas, hormonas esenciales para el crecimiento y desarrollo vegetal (Massenti et al., 2016). Asimismo, la alteración en la síntesis de etileno contribuye a la maduración anormal de los frutos, provocando su caída prematura y la inversión del color. Por otro lado, las alteraciones en los niveles de giberelinas y citoquininas interfieren con el desarrollo de los órganos vegetales, potenciando aún más los efectos negativos de la enfermedad (Manzanilla-Ramírez et al., 2022; Pérez-Zarate et al., 2022).

Finalmente, la disminución del contenido de almidón en las raíces y el desbalance energético derivado de la infección aceleran aún más el deterioro fisiológico de la planta. La reducción en la actividad de *sacarosa sintasa* y amilasas complica la conversión de carbohidratos en energía, al afectar la producción de ATP y limitar el crecimiento y desarrollo de la planta. La escasez de reservas energéticas en la raíz disminuye su capacidad para mantener el metabolismo y sostener la estructura de la planta, lo que conduce a una disminución progresiva de su vigor y productividad (Bernal et al., 2022; Tofiño et al., 2006).

CONCLUSIONES

La infección por CLas induce cambios fisiológicos y metabólicos en las diferentes especies de cítricos, afectando su crecimiento, desarrollo y productividad. Entre los efectos más importantes se encuentran el bloqueo del transporte de carbohidratos, el desbalance hormonal y la generación del estrés oxidativo, todo lo cual compromete la integridad celular y la eficiencia fotosintética. Ante esta situación, es fundamental comprender los procesos que ocurren en las plantas afectadas por HLB. Este conocimiento resalta la importancia de enfoques integrales de manejo que combinen

prácticas nutricionales balanceadas con el control regional de *Diaphorina citri*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación por la beca de maestría otorgada al primer autor, dentro del Programa de Protección Vegetal de la Universidad Autónoma Chapingo.

LITERATURA CITADA

- Ammar, E.-D., Ramos, J. E., Hall, D. G., Dawson, W. O., & Shatters, R. G., Jr. (2016). Acquisition, replication and inoculation of *Candidatus Liberibacter asiaticus* following various acquisition periods on Huanglongbing-infected citrus by nymphs and adults of the Asian Citrus Psyllid. *PLoS ONE*, 11(7), e0159594. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159594>
- Bernal, L., Coello, P., & Martínez-Barajas, J. E. (2022). Regulación de la degradación del almidón en las hojas. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 45(4), 503-507. <https://doi.org/10.35196/rfm.2022.4.503>
- Bové, J. M. (2006). Huanglongbing: a destructive, newly-emerging, century-old disease of citrus. *Journal of Plant Pathology*, 88(1), 7-37.
- Bové, J. M. (2012). Huanglongbing and the future of citrus in São Paulo state, Brazil. *Journal of Plant Pathology*, 94(3), 465-467.
- Brlansky, R. H., Dewdney, M. M., Rogers, M. E., & Chung, K. R. (2009). *Florida Citrus Pest Management Guide: Huanglongbing (Citrus Greening)*. University of Florida IFAS Extension.
- Cen, Y., Yang, C., Holdford, P., Beattie, G. A. C., Spooner-Hart, R. N., Liang, G., & Deng, X. (2012). Feeding behavior of the Asiatic citrus psyllid, *Diaphorina citri*, on healthy and huanglongbing-infected citrus. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 143(1), 13-22. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2012.01222.x>
- Curtolo, M., Pacheco, I. de S., Boava, L. P., Takita, M. A., Granato, L. M., Galdeano, D. M., de Souza, A. A., Cristofani-Yaly, M., & Machado, M. A. (2020). Wide-ranging transcriptomic analysis of *Poncirus trifoliata*, *Citrus sunki*, *Citrus sinensis* and contrasting hybrids re-

- veals HLB tolerance mechanisms. *Scientific Reports*, 10, 20865. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77840-2>
- Dalio, R. J. D., Magalhães, D. M., Rodrigues, C. M., Arena, G. D., Oliveira, T. S., Souza-Neto, R. R., Picchi, S. C., Martins, P. M. M., Santos, P. J. C., Máximo, H. J., Pacheco, I. S., De Souza, A. A., & Machado, M. A. (2017). PAMPs, PRRs, effectors and R-genes associated with citrus-pathogen interactions. *Annals of Botany*, 119(5), 749-774. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw238>
- Esquivel-Chávez, F., Valdovinos-Ponce, G., Mora-Aguilera, G., Gómez-Jaimes, R., Velázquez-Monreal, J. J., Manzanilla-Ramírez, M. Á., Flores-Sánchez, J. L., & López-Arroyo, J. I. (2012). Análisis histológico foliar de cítricos agrios y naranja dulce con síntomas ocasionados por *Candidatus Liberibacter asiaticus*. *Agrociencia*, 46, 769-782.
- Flores-Sánchez, J. L., Mora-Aguilera, G., Loeza-Kuk, E., López-Arroyo, J. I., Domínguez-Monge, S., Acevedo-Sánchez, G., & Robles-García, P. (2015). Pérdidas en producción inducidas por *Candidatus Liberibacter asiaticus* en limón persa, en Yucatán México. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 33(2), 195-210.
- Flores-Sánchez, J. L., Domínguez-Monge, S., Huesca-Santos, A., Ortiz-Saavedra, S., & Mendoza-García, J. D. (2024). Influencia de la nutrición balanceada en la inducción floral y vegetativa del limón persa (*Citrus latifolia*) infectados con *Candidatus Liberibacter asiaticus*. *Revista Biológico Agropecuaria Tuxpan*, 12(2), 108-115. <https://doi.org/10.47808/revistabioagro.v12i2.579>
- Flores-Sánchez, J. L., Huesca, A., Domínguez-Monge, S., Velázquez-Monreal, J., Manzanilla-Ramírez, M., & San Martín-Matheis, H. (2024). Nutrición sostenible para potenciar la sanidad de los cultivos: Visión Yara. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 42(Supl.), S9.
- Flores-Sánchez, J., Domínguez-Monge, S., Huesca-Santos, A., Pérez-Hernández, O., Mendoza-García, J., & Ortiz-Saavedra, S. (2023). Efecto de la nutrición balanceada en la producción de limón persa con HLB en San Rafael, Veracruz. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 41(Supl.), S35-S36.
- Glazebrook, J. (2005). Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 43, 205-227. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.135923>
- Gómez-Gómez, L., & Boller, T. (2002). Flagellin perception: a paradigm for innate immunity. *Trends in Plant Science*, 7(6), 251-256. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02261-6](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02261-6)
- Grillet, M. G. (2019). Mecanismos, patrones y procesos en la emergencia y persistencia de patógenos transmitidos por insecto vectores: heterogeneidad y escala. *Boletín de la Academia de Ciencias, Físicas, Matemáticas y Naturales*, 79, 35-60.
- Howe, G. A. (2004). Jasmonates as signals in the wound response. *Journal of Plant Growth Regulation*, 23(3), 223-237. <https://doi.org/10.1007/s00344-004-0030-6>
- Inoue, H., Ohnishi, J., Ito, T., Tomimura, K., Miyata, S., Iwanami, T., & Ashihara, W. (2009). Enhanced proliferation and efficient transmission of *Candidatus Liberibacter asiaticus* by adult *Diaphorina citri* after acquisition feeding in the nymphal stage. *Annals of Applied Biology*, 155(1), 29-36. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00317.x>
- Jagoueix, S., Bové, J.-M., & Garnier, M. (1994). The phloem-limited bacterium of greening disease of citrus is a member of the alpha subdivision of the Proteobacteria. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 44(3), 379-386. <https://doi.org/10.1099/00207713-44-3-379>
- Jones, J. D. G., & Dangl, J. L. (2006). The plant immune system. *Nature*, 444, 323-329. <https://doi.org/10.1038/nature05286>
- Keremane, M. L., Ramadugu, C., Castaneda, A., Díaz, J. E., Peñaranda, E. A., Chen, J., Duan, Y. P., Halbert, S. E., & Lee, R. F. (2015). Report of *Candidatus Liberibacter caribbeanus*, a new citrus and psyllid associated *Liberibacter* from Colombia, South America. 2015 APS Annual Meeting, Pasadena, Estados Unidos.
- Koh, E.-J., Zhou, L., Williams, D. S., Park, J., Ding, N., Duan, Y.-P., & Kang, B.-H. (2012). Callose deposition in the phloem plasmodemesmata and inhibition of phloem transport in citrus leaves infected with "*Candidatus Liberibacter asiaticus*". *Protoplasma*, 249, 687-697. <https://doi.org/10.1007/s00709-011-0312-3>
- Kwakye, S., & Kadyampakeni, D. M. (2022). Micronutrients improve growth and development of HLB-affected citrus trees in Florida. *Plants*, 12(1), 73. <https://doi.org/10.3390/plants12010073>
- López-Arroyo, J. I., Ortega-Arenas, L. D., Pérez-Zárate, L. A., & Villanueva-Jiménez, J. A. (2022). *Diaphorina citri* y Huanglongbing. En L. D. Ortega Arenas (Ed.), *Insectos y ácaros vectores de fitopatógenos: Estudios de caso en México* (pp. 187-239). Colegio de Postgraduados.

- Luo, X., Yen, A. L., Powell, K. S., Wu, F., Wang, Y., Zeng, L., Yang, Y., & Cen, Y. (2015). Feeding behavior of *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae) and its acquisition of '*Candidatus Liberibacter Asiaticus*', on Huanglongbing-infected *Citrus reticulata* leaves of several maturity stages. *Florida Entomologist*, 98(1), 186-192. <https://doi.org/10.1653/024.098.0132>
- Manzanilla-Ramírez, M. Á., Velázquez-Monreal, J. J., Robles-González, M. M., Maurillo-Hernández, J. E., & Villegas-Monter, A. (2022). Efectos fisiológicos de Huanglongbing en limón Mexicano (*Citrus aurantiifolia*) injertado en *C. macrophylla*. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 40(4). <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2022-11>
- Manzanilla-Ramírez, M. Á., Villegas-Monter, Á., Velázquez-Monreal, J. J., Zavaleta-Mancera, H. A., Sandoval-Villa, M., & Muñoz-Orozco, A. (2019). Physiological changes in Mexican lemon trees in production infected with HLB. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 10(7), 1603-1614.
- Massenti, R., Bianco R. L., Sandhu A. K., Gu, L., & Sims, C. (2016). Huanglongbing modifies quality components and flavonoid content of 'Valencia' oranges. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 96(1), 73-78. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7061>
- Mendoza-García, J., Domínguez-Monge, S., Mejía-Sánchez, D., Hernández-Juárez, C., Flores-Sánchez, J., Ortiz-Saavedra, S., & Huesca-Santos, A. (2024). Cambios en las reservas radicales en árboles de limón persa (*Citrus latifolia*) infectados con *Candidatus Liberibacter asiaticus*. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 42(Supl.), S34-S35.
- Mendoza-García, J., Domínguez-Monge, S., Pérez-Hernández, O., Ortiz-Saavedra, S., Sarmiento-Tejeda, R., & Flores-Sánchez, J. (2023). Efecto del HLB en la producción y calidad de naranja dulce en Tihuatlán, Veracruz. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 41(Supl.), S34-S35.
- Minchin, P. E. H., & Lacombe, A. (2005). New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. *New Phytologist*, 166(3), 771-779. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01323.x>
- Monzó, C., Urbaneja, A., & Tenas, A. (2015). Los psílidos *Diaphorina citri* y *Trioza erytreae* como vectores de la enfermedad de cítricos Huanglongbing (HLB): reciente detección de *T. erytreae* en la Península Ibérica. *Boletín SEEA*, (1), 29-37.
- Mora-Aguilera, G., Robles-García, P., López-Arroyo, J. I., Flores-Sánchez, J., Acevedo-Sánchez, G., Domínguez-Monge, S., Gutiérrez-Espinosa, A., & Loeza-Kuk, E. (2014). Situación actual y perspectivas del manejo del HLB de los cítricos. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 32(14), 108-119.
- Mukesh, J., Fleites, L. A., & Dean, W. G. (2015). Prophage-encoded peroxidase in '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' is a secreted effector that suppresses plant defenses. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 28(12), 1330-1337. <https://doi.org/10.1094/MPMI-07-15-0145-R>
- Nabors, M. W. (2006). *Introducción a la botánica*. Pearson Educación.
- Nwugo, C. C., Duan, Y., & Lin, H. (2013). Study on citrus response to Huanglongbing highlights a down-regulation of defense-related proteins in lemon plants upon '*Ca. Liberibacter asiaticus*' infection. *PLoS One*, 8(6), e0067442. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067442>
- Organización de las Naciones para la Alimentación y la Agricultura. (2022). *FAOSTAT. Cultivos y productos para la ganadería*. <https://www.fao.org/faostat/es/#data/QCL>
- Ortiz-Saavedra, S., Domínguez-Monge, S., Allende-Molar, R., Msendoza-García, J. D., Pérez-Hernández, O., Rodríguez-Quiblera, C. G., Curti-Díaz, S. A., Flores-Sánchez, J. L., & Sarmiento-Tejeda, R. (2022). Influencia de Huanglongbing en pérdidas de producción y calidad de frutos de limón persa en Veracruz. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 40(Supl.), S40.
- Pérez-Zarate, L. A., Villanueva-Jiménez, J. A., Osorio-Acosta, F., García-Pérez, E., Flores-de la Rosa, F. R., & Martínez-Hernández, A. (2022). Mecanismos involucrados en la patogénesis de *Candidatus Liberibacter asiaticus* y bases moleculares de la tolerancia en cítricos. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 40(4). <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2022-8>
- Pitino, M., Armstrong, C. M., & Duan, Y. (2017). Molecular mechanisms behind the accumulation of ATP and H₂O₂ in citrus plants in response to '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' infection. *Horticulture Research*, 4, 17040. <https://doi.org/10.1038/hortres.2017.40>
- Pitino, M., Armstrong, C. M., Cano, L. M., & Duan, Y. (2016). Transient expression of *Candidatus Liberibacter asiaticus* effector induces cell death in *Nicotiana benthamiana*. *Frontiers in Plant Science*, 7, 982. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00982>

- Robles-González, M. M., Orozco-Santos, M., Manzanilla-Ramírez, M. Á., Velázquez-Monreal, J. J., & Carrillo-Medrano, S. H. (2017). Efecto del HLB sobre el rendimiento de limón mexicano en Colima, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 8(5), 1101-1111.
- Rosales, R., & Burns, J. K. (2011). Phytohormone changes and carbohydrate status in sweet orange fruit from Huanglongbing-infected trees. *Journal of Plant Growth Regulation*, 30, 312-321. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9193-0>
- Sagaram, U. S., Deangelis, K. M., Trivedi, P., Andersen, G. L., Lu, S., & Wang, N. (2009). Bacterial diversity analysis of Huanglongbing pathogen-infected citrus, using phylochip arrays and 16S rRNA gene clone library sequencing. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(6), 1566-1574. <https://doi.org/10.1128/aem.02404-08>
- Sagi, M., & Fluhr, R. (2006). Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases. *Plant Physiology*, 141(2), 336-340. <https://doi.org/10.1104/pp.106.078089>
- Santacruz, S., Koch, K., Andersson, R., & Åman, P. (2004). Characterization of potato leaf starch. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(7), 1985-1989. <https://doi.org/10.1021/jf030601k>
- Schaffer, A. A., Liu, K.-C., Goldschmidt, E. E., Boyer, C. D., & Goren, R. (1986). Citrus leaf chlorosis induced by sink removal: Starch, nitrogen, and chloroplast ultrastructure. *Journal of Plant Physiology*, 124(1-2), 111-121. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(86\)80183-3](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(86)80183-3)
- Schöning, U., & Kollmann, R. (1997). Phloem translocation in regenerating *in vitro*-heterografts of different compatibility. *Journal of Experimental Botany*, 48(2), 289-295.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. (2023). *Anuario estadístico de la producción agrícola. Cierre de la producción agrícola*. https://nube.agricultura.gob.mx/cierre_agricola/
- Thapa, S. P., De Francesco, A., Trinh, J., Gurung, F. B., Pang, Z., Vidalakis, G., Wang, N., Ancona, V., Ma, W., & Coaker, G. (2020). Genome-wide analyses of *Liberibacter* species provides insights into evolution, phylogenetic relationships, and virulence factors. *Molecular Plant Pathology*, 21(5), 716-731. <https://doi.org/10.1111/mpp.12925>
- Tofiño, A., Fregene, M., Ceballos, H., & Cabal, D. (2006). Regulación de la biosíntesis del almidón en plantas terrestres: perspectivas de modificación. *Acta Agronómica*, 55(1), 18.