

Identificación molecular y actividad antifúngica *in vitro* de aislados actinobacterianos contra *Colletotrichum gloeosporioides*

Molecular identification and *in vitro* antifungal activity of actinobacterial isolates against *Colletotrichum gloeosporioides*

Jesús Rafael Trinidad-Cruz^{1,3} , Jhony Navat Enríquez-Vara² , Gabriel Rincón-Enríquez^{1*} ,
Evangeline Esmeralda Quiñones-Aguilar^{1*} 

¹Laboratorio de Fitopatología, Biotecnología Vegetal, Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco A.C. (CIATEJ), Subsede Zapopan, Camino Arenero 1227, El Bajío del Arenal, 45019 Zapopan, Jalisco, México.

²SECIHTI-Biotecnología Vegetal CIATEJ, Subsede Zapopan, Camino Arenero 1227, El Bajío del Arenal, 45019 Zapopan, Jalisco, México.

³Actualmente Investigador Independiente. Guadalajara, Jalisco, México.

*Autor de correspondencia: equinones@ciatej.mx, grincon@ciatej.mx

Nota científica

Recibida: 08 de marzo 2025

Aceptada: 05 de febrero 2026

RESUMEN. El uso de *Streptomyces* es una estrategia importante para el control de enfermedades postcosecha causadas por *Colletotrichum*. El objetivo de este estudio fue evaluar la actividad antifúngica *in vitro* de aislados actinobacterianos contra *C. gloeosporioides* e identificar aquellos con mayor actividad mediante secuenciación del gen ARNr 16S. Los experimentos se realizaron usando un diseño completamente al azar con tres repeticiones para cada aislado: serie BVEZ (76 aislados) y serie BVEZMW (122 aislados). La identificación molecular se realizó por secuenciación de Sanger usando el gen ARNr 16S. Los resultados mostraron que el 28 y 21% de los aislados exhibieron actividad antifúngica contra *C. gloeosporioides* para las series BVEZ y BVEZMW, respectivamente. La identificación molecular reveló que los cinco aislados sobresalientes pertenecen al género *Streptomyces*. Los *Streptomyces* spp. de este estudio podrían ser una fuente de metabolitos secundarios antifúngicos con potencial para el control de la antracnosis causada por *C. gloeosporioides*.

Palabras clave: Antracnosis, bioprospección, control biológico, *Streptomyces*.

ABSTRACT. The use of *Streptomyces* is an important strategy for the control of postharvest diseases caused by *Colletotrichum*. The objective of this study was to evaluate the *in vitro* antifungal activity of actinobacterial isolates against *C. gloeosporioides* and identify those with higher activity by sequencing the 16S rRNA gene. The experiments were performed using a completely randomized design with three replications for each isolate: BVEZ series (76 isolates) and serial BVEZMW (122 isolates). Molecular identification was performed by Sanger sequencing using the 16S rRNA gene. The results showed that 28 and 21% of the isolates exhibited antifungal activity against *C. gloeosporioides* for the BVEZ and BVEZMW series, respectively. Molecular identification revealed that the five outstanding isolates belong to the genus *Streptomyces*. The *Streptomyces* spp. in this study could be a source of antifungal secondary metabolites with potential for the control of anthracnose caused by *C. gloeosporioides*.

Key words: Anthracnose, bioprospecting, biological control, *Streptomyces*.

Como citar: Trinidad-Cruz JR, Enríquez-Vara JN, Rincón-Enríquez G, Quiñones-Aguilar EE (2026) Identificación molecular y actividad antifúngica *in vitro* de aislados actinobacterianos contra *Colletotrichum gloeosporioides*. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios 13(1): e4537. DOI: 10.19136/era.a13n1.4537.

INTRODUCCIÓN

Las enfermedades postcosecha causadas por especies del género *Colletotrichum*, conocidas comúnmente como antracnosis, son uno de los problemas durante la comercialización de cultivos frutícolas, debido a la podredumbre de los frutos, la cual impide su consumo posterior (Zakaria 2021). En México, las especies de *Colletotrichum* están ampliamente distribuidas en diferentes estados del país afectando cultivos frutícolas de importancia económica (Fuentes-Aragón *et al.* 2020, Tovar-Pedraza *et al.* 2020). Entre estos cultivos, la papaya, del cual México es el tercer productor a nivel mundial, enfrenta como principal limitante la antracnosis (Marquez-Zequera *et al.* 2018). En Oaxaca, principal estado productor de papaya en México, se ha reportado una incidencia postcosecha de antracnosis en frutos del 45 a 60%, ocasionado por *C. chrysophilum*, *C. siamense* y *C. brevisporum* (Pacheco-Esteva *et al.* 2022a, Pacheco-Esteva *et al.* 2022b, Pacheco-Esteva *et al.* 2023). En otros países, como Etiopía, la antracnosis en frutos de papaya causada por *C. gloeosporioides* presentan una incidencia de entre 21 a 33% en huertos, mientras que en la etapa postcosecha se incrementa de 47 a 60% (Getnet *et al.* 2024). El uso de fungicidas sintéticos, solos o en combinación (moléculas con diferente modo de acción), son la principal estrategia del manejo integrado de la antracnosis en papaya (Chan-Cupul *et al.* 2024). Sin embargo, la aparición de cepas de *Colletotrichum* resistentes y la necesidad de incrementar las dosis para lograr una mayor eficacia representan importantes limitaciones asociadas al uso de estos fungicidas (Schnabel *et al.* 2021, Chan-Cupul *et al.* 2024).

El uso de microorganismos y/o de sus metabolitos secundarios bioactivos es una estrategia importante para mitigar los problemas asociados al empleo de fungicidas sintéticos en el manejo integrado de la antracnosis (Hernández-Montiel *et al.* 2017). Entre estos microorganismos, las actinobacterias, en particular el género *Streptomyces*, son consideradas agentes potenciales de control biológico de hongos fitopatógenos, además de ser una fuente valiosa de nuevos metabolitos con diferentes actividades biológicas, incluida la antifúngica (Donald *et al.* 2022, LeBlanc 2022). Debido a estas características, se ha documentado también su aplicación en el control de enfermedades postcosecha. Recientemente, Ma *et al.* (2025) reportaron que los metabolitos bioactivos de *S. albidoflavus* SC-3 redujeron la severidad de la podredumbre blanda en frutos de kiwi causado por *Botryosphaeria dothidea*. De igual manera, Peng *et al.* (2025) indicaron que la inoculación de *Streptomyces* sp. N2 en frutos de naranja redujo la incidencia y el diámetro de lesión causado por la coinoculación de *Penicillium digitatum* y *P. italicum*, agentes causales de la enfermedad de los mohos verde y azul, respectivamente.

En el caso específico del control biológico de la antracnosis mediante *Streptomyces*, Evangelista-Martínez *et al.* (2020) reportaron la actividad antifúngica *in vitro* de un amplio espectro de *Streptomyces* sp. CACIS-1.5CA contra hongos fitopatógenos causantes de enfermedades postcosecha, incluido *Colletotrichum* spp. En experimentos postcosecha, Xiong *et al.* (2024) demostraron que la inoculación de *Streptomyces* sp. HNBCa1 en frutos de mango disminuyó la severidad de la antracnosis causado por *C. gloeosporioides* HNBY27. De forma similar, Renuka *et al.* (2023) observaron que la inoculación de *S. tuius* AR26 o la aplicación de sus metabolitos en frutos de chile redujo la podredumbre ocasionada por *C. scovillei*. En otro estudio, la inoculación del

cultivo líquido de *Streptomyces* spp. en frutos de chile disminuyó hasta un 85% el tamaño de lesión ocasionado por *C. gloeosporioides* MPU99 (Liotti *et al.* 2019).

Los estudios antes mencionados evidencian el potencial de los aislados de *Streptomyces* y/o sus metabolitos secundarios para el control de enfermedades postcosecha. En un estudio previo, el equipo de CIATEJ reportó que *Streptomyces* spp. aislados de suelo rizosférico de árboles de aguacate presentaron una notable actividad antimicrobiana contra la bacteria fitopatogénica *Xanthomonas* sp. BV801 (Trinidad-Cruz *et al.* 2024); sin embargo, su potencial como agentes de control biológico contra hongos fitopatógenos como *C. gloeosporioides* aún se desconoce. Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue evaluar la actividad antifúngica *in vitro* de aislados actinobacterianos contra *C. gloeosporioides* e identificar aquellos con mayor actividad mediante secuenciación del gen ARNr 16S.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

Los aislados actinobacterianos usados en este estudio pertenecen a la colección de actinobacterias del Laboratorio de Fitopatología del CIATEJ, los cuales fueron previamente aislados de suelo rizosférico de árboles de aguacate cv. Hass por Trinidad-Cruz *et al.* (2024). Los aislados actinobacterianos, criopreservados a -80°C , se reactivaron en placas (60×15 mm) de agar-extracto de levadura y malta (ISP2 = International *Streptomyces* Project medio 2: 4 g L⁻¹ de extracto de levadura, 10 g L⁻¹ de extracto de malta, 4 g L⁻¹ de dextrosa y 20 g L⁻¹ de agar, pH 7.3) o agar avena (ISP3 = ISP medio 3: 20 g L⁻¹ de hojuelas de avena, 1 mL L⁻¹ de solución de sales traza y 18 g L⁻¹ de agar, pH 7.2) (Shirling y Gottlieb 1966) (Tabla 1). Las placas de agar se incubaron a 28 °C.

Tabla 1. Aislados actinobacterianos de suelo rizosférico de árboles de aguacate cv. Hass seleccionados para determinar su actividad antifúngica

Serie	Número de aislados	Código	Medio de cultivo
BVEZ	76	BVEZ 01–23	ISP2
		BVEZ 24–76	ISP3
BVEZMW	122	BVEZMW 01–61	ISP2
		BVEZMW 62–122	ISP3

La cepa de *C. gloeosporioides* se cultivó en placas de agar papa dextrosa (PDA, 90×15 mm) a 28 °C por 12 días. La cepa de *C. gloeosporioides*, previamente aislado de un fruto de papaya con síntomas de antracnosis, fue provista por el Dr. Zahaed Evangelista Martínez investigador de la Subsele Sureste del CIATEJ, la cual fue descrita en Evangelista-Martínez *et al.* (2020).

Ensayo de actividad antifúngica

La actividad antifúngica de los aislados actinobacterianos se determinó por el método del disco de agar (Shomura *et al.* 1979) con ligeras modificaciones según lo descrito por Trinidad-Cruz *et al.*

(2021). Los aislados actinobacterianos se cultivaron en agar ISP2 o ISP3 a 28 °C por 7 días. Después de la incubación, los cultivos actinobacterianos se cortaron en discos de agar de 7.5 mm de diámetro usando puntas de micropipeta esterilizadas (100 o 1000 µL). Los discos de agar de cada aislado actinobacteriano estuvieron cubiertos sobre su superficie con micelio aéreo y de sustrato o micelio de sustrato. Los discos de agar se colocaron sobre placas de PDA (90×15 mm) a 1 cm de distancia del borde (cuatro aislados por placa). Luego, un disco de agar de *C. gloeosporioides*, tomado de la periferia del cultivo, se colocó en el centro de las placas de PDA. Placas de PDA sólo con *C. gloeosporioides* se usaron como testigo. Las placas de PDA se incubaron a 28 °C por 12 días. La actividad antifúngica se determinó midiendo el radio del halo de inhibición desde el centro del disco de agar hacia el disco de agar de *C. gloeosporioides*. Los datos se expresaron como el diámetro del halo de inhibición obtenido de la multiplicación del radio por 2. Los experimentos se llevaron a cabo usando un diseño experimental completamente al azar con tres repeticiones por aislado y testigo para cada serie de aislados (BVEZ y BVEZMW).

Identificación molecular: extracción de ADN, reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y secuenciación

Los aislados actinobacterianos BVEZ 31, BVEZ 40, BVEZMW 16, BVEZMW 36 y BVEZMW 51 se cultivaron en matraces Erlenmeyer de 125 mL con 20 mL de caldo ISP2. Los matraces se inocularon con tres discos de agar (7.5 mm de diámetro) y se colocaron en un incubador orbital a 250 rpm a 28 °C por 3 días. La biomasa micelial de los cultivos actinobacterianos se recuperó por centrifugación a 1 3000 rpm por 5 min, luego se congeló con nitrógeno líquido y se liofilizó por 24 h. La biomasa micelial se pulverizó a 25 Hz por 5 min usando un molino mezclador (MM 400, Retsch®, Haan, Germany). La extracción e integridad del ADN genómico se realizó según lo descrito por Trinidad-Cruz *et al.* (2024). El ADN genómico se extrajo usando el kit Dynabeads® DNA DIRECT™ Universal (ThermoFisher Scientific, Waltham, USA) como recomienda el fabricante para bacteria y se almacenó a -20 °C hasta su uso.

La amplificación del gen ARNr 16S de los aislados actinobacterianos se realizó por la técnica de la PCR usando los oligonucleótidos fd1 (5'-CCGAATTCGTCGACAACAGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') y rD1 (5'-CCCGGGATCCAAGCTTAAGGAGGTGATCCAGCC-3') (Weisburg *et al.* 1991). La mezcla de reacción y las condiciones de la PCR, la verificación de la amplificación y la purificación de los fragmentos amplificados se realizaron según lo descrito por Trinidad-Cruz *et al.* (2024). El producto Platinum® Taq DNA High Fidelity (ThermoFisher Scientific, Waltham, MA, USA) se usó para la PCR. El producto Wizard® SV Gel and PCR Clean-Up System (Promega, Madison, WI, USA) se usó para la purificación de los fragmentos de ADN. Los fragmentos amplificados se secuenciaron por la técnica de secuenciación de Sanger usando los oligonucleótidos 1100R (5'-GGGTTGCGCTCGTTG-3'), rD1 y fd1 en Macrogen Inc. (Seúl, República de Corea). El programa SnapGene® (versión 4.3.7, GSL Biotech, Chicago, IL, USA) se empleó para obtener la secuencia consenso del gen ARNr 16S de cada aislado actinobacteriano.

Afiliación filogenética de los aislados actinobacterianos

La secuencia consenso del gen ARNr 16S de los aislados BVEZ 31, BVEZ 40, BVEZMW 16, BVEZMW 36 y BVEZMW 51 se compararon con secuencias del material tipo disponibles en la base

de datos del GenBank usando el algoritmo megablast del programa BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) disponible en el sitio web NCBI (National Center for Biotechnology Information).

Los valores de similitud de secuencias del gen ARNr 16S se calcularon usando la herramienta de alineamiento de secuencias de nucleótidos por pares en línea en EzBioCloud. Para los análisis filogenéticos, se eligieron las secuencias de las cepas tipo que mostraron valores de similitud del gen ARNr 16S mayores al 99%. La secuencia de *Allostreptomyces psammosilenae* YIM DR4008^T (NR_156059.1) y *Allostreptomyces indicus* YIM 75704^T (NR_178391.1) se usaron como grupo externo.

Las filogenias se infirieron mediante el servidor web GGDC usando los parámetros predeterminados en el proceso de filogenómica DSMZ adaptado a genes individuales (Meier-Kolthoff *et al.* 2014, Meier-Kolthoff *et al.* 2021). El alineamiento múltiple de secuencias se realizó con MUSCLE (Edgar 2004). Los árboles de máxima verosimilitud y máxima parsimonia se infirieron a partir de la alineación con RAxML (Stamatakis 2014) y TNT (Goloboff *et al.* 2008), respectivamente. El árbol filogenético se editó usando la herramienta en línea iTOL (Interactive Tree of Life, versión 7) (Letunic y Bork 2024).

Análisis estadístico

Los aislados actinobacterianos sin actividad antifúngica no se consideraron en el análisis estadístico. Previo al análisis de la varianza (ANOVA), se evaluó la homocedasticidad y la distribución normal de los residuos de los datos mediante las pruebas de Bartlett y Shapiro-Wilk, respectivamente. Los datos del diámetro del halo de inhibición de *C. gloeosporioides* para cada serie de aislados (BVEZ o BVEZMW) se analizaron con un ANOVA de una vía y las medias se compararon con la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$). Todos los procedimientos estadísticos se llevaron a cabo usando el programa StatGraphics Centurion XVI (versión 16.2.04, Statgraphics Technologies, Inc., The Plains, VA, USA).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Aislados actinobacterianos con actividad antifúngica

A partir de 76 aislados actinobacterianos de la serie BVEZ y 122 aislados actinobacterianos de la serie BVEZMW, se seleccionaron aquellos con actividad antifúngica contra *C. gloeosporioides*. Entre estos, el 28% de los aislados de la serie BVEZ exhibieron actividad antifúngica contra *C. gloeosporioides* con halos de inhibición de 12.85 mm a 43.44 mm de diámetro (Figura 1), mientras que el resto de los aislados (55) no mostraron actividad. Entre los aislados con actividad, el aislado actinobacteriano BVEZ 40 exhibió una inhibición del crecimiento micelial significativa contra *C. gloeosporioides*, seguido por el aislado BVEZ 31 (Figura 1). Para la serie BVEZMW, el 21% de los aislados inhibieron el crecimiento micelial de *C. gloeosporioides* con halos de inhibición de 12.08 mm a 43.28 mm de diámetro (Figura 2), mientras que los otros 96 aislados no mostraron actividad. El aislado actinobacteriano BVEZMW 16 mostró una actividad antifúngica significativa contra *C. gloeosporioides*, seguido por los aislados BVEZMW 51 y BVEZMW 36.

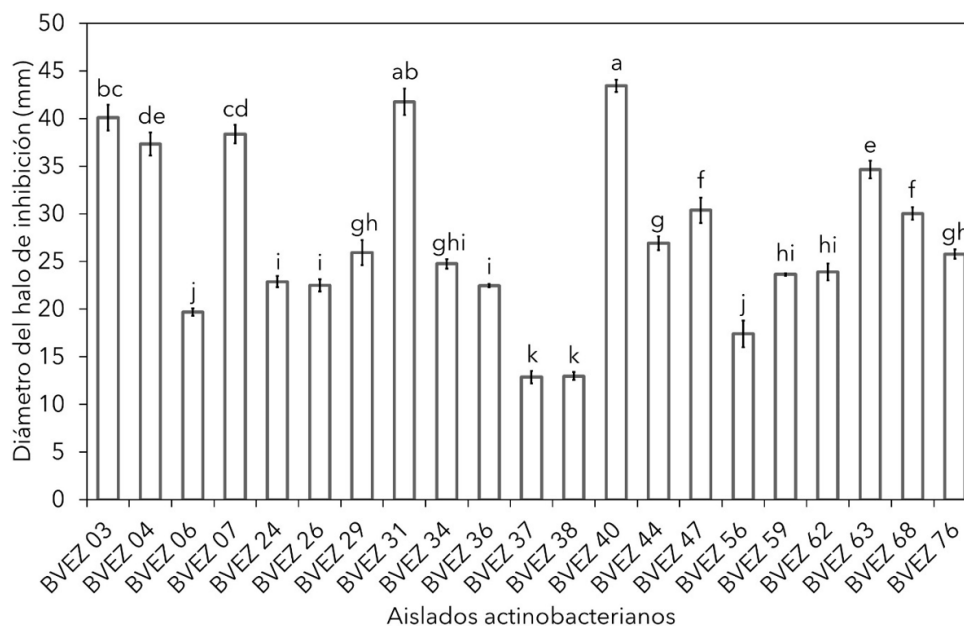


Figura 1. Actividad antifúngica de los aislados actinobacterianos de la serie BVEZ contra *C. gloeosporioides* en PDA. Los datos del diámetro del halo de inhibición son el promedio de tres repeticiones biológicas $\pm$ desviación estándar. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$).

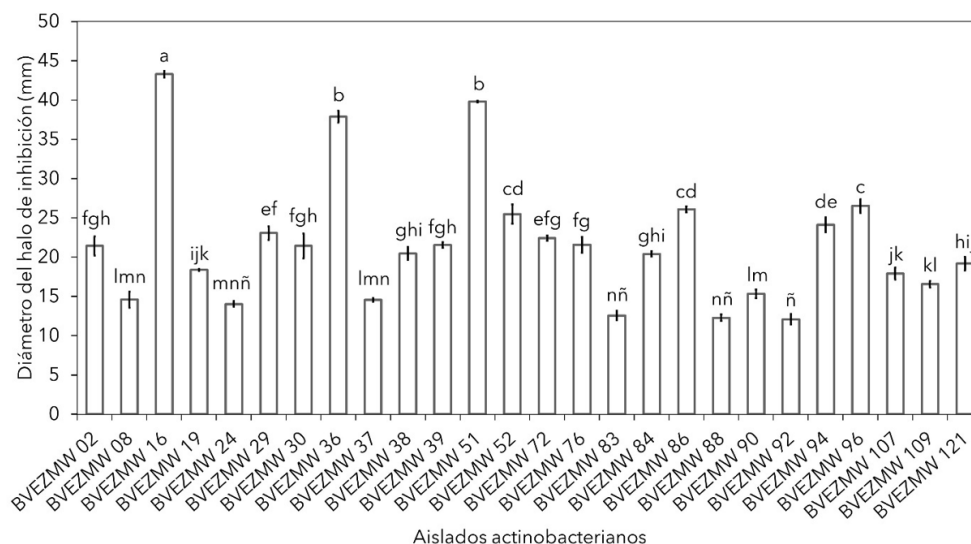


Figura 2. Actividad antifúngica de los aislados actinobacterianos de la serie BVEZMW contra *C. gloeosporioides* en PDA. Los datos del diámetro del halo de inhibición son el promedio de tres repeticiones biológicas $\pm$ desviación estándar. Letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$).

Durante la búsqueda de agentes de control biológico y/o de sus metabolitos bioactivos uno de los métodos principales es la evaluación de su actividad contra el fitopatógeno de interés, para descartar aquellos que no muestren actividad. Similarmente, Mendoza-Herrera *et al.* (2020) reportaron que el 22% de los aislados actinobacterianos (25 de 112) exhibieron actividad antifúngica contra *Colletotrichum* sp., además, la identificación molecular indicó que los aislados con mayor

actividad pertenecieron al género *Streptomyces*. Renuka *et al.* (2023) indicaron que los aislados actinobacterianos que mostraron las mayores zonas de inhibición contra *C. scovillei* (23 a 32 mm de diámetro) y *C. truncatum* (21 a 28 mm de diámetro) también pertenecieron al género *Streptomyces*.

Identificación molecular y análisis filogenético de los aislados actinobacterianos

Los aislados actinobacterianos se identificaron dentro del género *Streptomyces* con base en el análisis comparativo de las secuencias parciales del gen ARNr 16S usando el programa BLAST. *Streptomyces* sp. BVEZ 40 (1424 pb) y *Streptomyces* sp. BVEZMW 16 (1231 pb) exhibieron la mayor similitud del gen ARNr 16S con *S. antimycoticus* NBRC 12839^T (100%) y *S. yatensis* NBRC 101000^T (100%), respectivamente. *Streptomyces* sp. BVEZ 31 (1259 pb), *Streptomyces* sp. BVEZMW 36 (1233) y *Streptomyces* sp. BVEZMW 51 (1256) mostraron las mayores similitudes de secuencia con *S. antimycoticus* NBRC 12839^T del 99.84%. Las secuencias parciales del gen ARNr 16S de los *Streptomyces* spp. (BVEZ 31, BVEZ 40, BVEZMW 16, BVEZMW 36 y BVEZMW 51) se depositaron en la base de datos del GenBank con los números de acceso de PQ790587 a PQ790591, respectivamente.

Los datos de las secuencias de nueve cepas tipo del género *Streptomyces* que mostraron una alta similitud del gen ARNr 16S (> 99%) a las cepas de *Streptomyces* spp. de este estudio, se usaron para reconstruir los árboles filogenéticos. En el árbol filogenético de máxima verosimilitud (Figura 3), *Streptomyces* sp. BVEZMW 16 compartió un clado con *S. yatensis* NBRC 101000^T y *S. niphimycinicus* 4503^T. Similarmente, *Streptomyces* sp. BVEZ 40 se agrupó en un clado con *S. antimycoticus* NBRC 12839^T, *S. geldanamycininus* NRRL 3602^T y *S. melanosporofaciens* NBRC 13061^T como sus parientes más cercanos. Caso contrario, *Streptomyces* sp. BVEZ 31, *Streptomyces* sp. BVEZMW 36 y *Streptomyces* sp. BVEZMW 51 formaron un clado con *S. asiaticus* subsp. *ignotus* DSM 41524^T, *S. rhizosphaericus* NBRC 100778^T, *S. asiaticus* NBRC 100774^T, *S. indonesiensis* A4R2^T y *S. cangkringensis* NBRC 100775^T como sus parientes más cercanos (Figura 3).

Los *Streptomyces* spp. de este estudio exhibieron una alta similitud de secuencia del gen ARNr 16S (99.84 a 100%) a cepas tipo del género *Streptomyces* y en el árbol de máxima verosimilitud se observó las relaciones filogenéticas con sus parientes más cercanos. Los resultados anteriores demuestran que el gen ARNr 16S es confiable para identificar aislados a nivel de género. Sin embargo, asignar los *Streptomyces* spp. a nivel de especie usando un solo marcador molecular (gen ARNr 16S) no es adecuado para especies de este género (Kiepas *et al.* 2024). A pesar de lo anterior, se ha reportado previamente la actividad antifúngica contra hongos fitopatógenos de sus parientes más cercanos. Koch y Löffler (2009) y Saintpierre *et al.* (2003) reportaron la actividad antimicrobiana de *S. antimycoticus* FZB53 y *S. yatensis* SFOCin 76^T (= NBRC 101000^T) contra *Fusarium culmorum* y *F. oxysporum*, respectivamente. *S. niphimycinicus* 4503^T, aislado de sedimentos de manglares, produce un compuesto conocido como niphimycin C (Huang *et al.* 2023). Al respecto, Kim *et al.* (2013) y Chen *et al.* (2022) reportaron la actividad antifúngica de amplio espectro de niphimycin C contra hongos fitopatógenos entre los cuales se encuentran especies del género *Colletotrichum*. Además, Chung *et al.* (2021) y Nouioui *et al.* (2024) indicaron que varias de las cepas tipo de *Streptomyces*, estrechamente relacionadas a los *Streptomyces* spp. de este estudio, muestran una gran abundancia de grupos de genes biosintéticos implicados en la producción de metabolitos secundarios entre los cuales se encuentra antibióticos.



Figura 3. Árbol de máxima verosimilitud inferido según el modelo GTR+GAMMA y enraizado mediante enraizamiento de grupos externos. Las ramas se escalan en términos de la cantidad esperada de sustituciones por sitio. Los números a lado de las ramas son valores de soporte: se muestran los valores mayores al 60% del bootstrap para máxima verosimilitud (izquierda) y máxima parsimonia (derecha).

Los resultados obtenidos de la confrontación de los aislados actinobacterianos contra *C. gloeosporioides* permitió seleccionar los aislados con actividad antifúngica de la serie BVEZ (21 de 76) y BVEZMW (26 de 122) de aquellos que no mostraron actividad en PDA. Entre los aislados actinobacterianos con actividad antifúngica, los aislados BVEZ 31, BVEZ 40, BVEZMW 16, BVEZMW 36 y BVEZMW 51 exhibieron actividad antifúngica sobresaliente con respecto a otros aislados de su misma serie, esta actividad podría deberse a la producción de metabolitos secundarios. La identificación molecular de los aislados confirmó que pertenecen al género *Streptomyces*.

AGRADECIMIENTOS

JR Trinidad-Cruz agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado (CVU 424465).

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen intereses en competencia.

LITERATURA CITADA

- Chan-Cupul W, Ruelas-Jurado J, Sánchez-Rangel JC, Buenrostro-Nava MT, Manzo-Sánchez G (2024) Efficacy of chemical fungicides against the anthracnose disease caused by *Colletotrichum gloeosporioides* in *Carica papaya* fruits. *Agro Productividad* 17(4): 35-45. <https://doi.org/10.32854/agrop.v17i4.2583>
- Chen Y, Wei Y, Cai B, Zhou D, Qi D, Zhang M, Zhao Y, Li K, Wedge DE, Pan Z, Xie J, Wang W (2022) Discovery of niphimycin C from *Streptomyces yongxingensis* sp. nov. as a promising agrochemical fungicide for controlling banana *Fusarium* wilt by destroying the mitochondrial structure and function. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 70(40): 12784-12795. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.2c02810>
- Chung YH, Kim H, Ji CH, Je HW, Lee D, Shim SH, Joo HS, Kang HS (2021) Comparative genomics reveals a remarkable biosynthetic potential of the *Streptomyces* phylogenetic lineage associated with rugose-ornamented spores. *mSystems* 6(4): e0048921. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00489-21>
- Donald L, Pipite A, Subramani R, Owen J, Keyzers RA, Taufa T (2022) *Streptomyces*: still the biggest producer of new natural secondary metabolites, a current perspective. *Microbiology Research* 13(3): 418-465. <https://doi.org/10.3390/microbiolres13030031>
- Edgar RC (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32(5): 1792-1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Evangelista-Martínez Z, Contreras-Leal EA, Corona-Pedraza LF, Gastélum-Martínez E (2020) Biocontrol potential of *Streptomyces* sp. CACIS-1.5CA against phytopathogenic fungi causing postharvest fruit diseases. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 30: 117. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00319-9>
- Fuentes-Aragón D, Silva-Rojas HV, Guarnaccia V, Mora-Aguilera JA, Aranda-Ocampo S, Bautista-Martínez N, Téliz-Ortíz D (2020) *Colletotrichum* species causing anthracnose on avocado fruit in Mexico: Current status. *Plant Pathology* 69(8): 1513-1528. <https://doi.org/10.1111/ppa.13234>
- Getnet M, Alemu K, Tsedaley B (2024) Status of postharvest papaya anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) in Assosa Zone, Western Ethiopia. *Discover Food* 4: 25. <https://doi.org/10.1007/s44187-024-00095-7>
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24(5): 774-786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Hernández-Montiel LG, Zulueta-Rodriguez R, Angulo C, Rueda-Puente EO, Quiñones-Aguilar EE, Galicia R (2017). Marine yeast and bacteria as biological control agents against anthracnose on mango. *Journal of Phytopathology* 165(11-12): 833-840. <https://doi.org/10.1111/jph.12623>
- Huang Y, Hu W, Huang S, Chu J, Liang Y, Tao Z, Wang G, Zhuang J, Zhang Z, Zhou X, Pan X (2023) Taxonomy and anticancer potential of *Streptomyces niphimycinicus* sp. nov. against nasopharyngeal carcinoma cells. *Applied Microbiology and Biotechnology* 107(20): 6325-6338. <https://doi.org/10.1007/s00253-023-12707-w>
- Kiepas AB, Hoskisson PA, Pritchard L (2024) 16S rRNA phylogeny and clustering is not a reliable proxy for genome-based taxonomy in *Streptomyces*. *Microbial genomics* 10(9): 001287. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.001287>
- Kim HY, Kim JD, Hong JS, Ham JH, Kim BS (2013) Identification of antifungal niphimycin from *Streptomyces* sp. KP6107 by screening based on adenylate kinase assay. *Journal of Basic Microbiology* 53(7): 581-589. <https://doi.org/10.1002/jobm.201200045>
- Koch E, Löffler I (2009) Partial characterization of the antimicrobial activity of *Streptomyces antimycoticus* FZB53. *Journal of Phytopathology* 157(4): 235-242. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2008.01484.x>

- LeBlanc N (2022) Bacteria in the genus *Streptomyces* are effective biological control agents for management of fungal plant pathogens: a meta-analysis. *BioControl* 67(1): 111-121. <https://doi.org/10.1007/s10526-021-10123-5>
- Letunic I, Bork P (2024) Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool. *Nucleic Acids Research* 52(W1): W78-W82. <https://doi.org/10.1093/nar/gkae268>
- Liotti RG, Da Silva Figueiredo MI, Marcos Antônio Soares MA (2019) *Streptomyces griseocarneus* R132 controls phytopathogens and promotes growth of pepper (*Capsicum annuum*). *Biological Control* 138: 104065. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104065>
- Ma J, Long Y, Wang W, Li W, Chen X, Wang B, Zhang Z, Mo F, Yang L, Qin H, Yin X (2025) Biocontrol potential of *Streptomyces albidoflavus* SC-3 on kiwifruit soft rot caused by *Botryosphaeria dothidea*. *Postharvest Biology and Technology* 222: 113344. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2024.113344>
- Marquez-Zequera I, Cruz-Lachica I., Ley-Lopez N, Carrillo-Facio JA, Osuna-Garcia LA, Garcia-Estrada RS (2018) First report of *Carica papaya* fruit anthracnose caused by *Colletotrichum fructicola* in Mexico. *Plant Disease* 102(12): 2649-2649. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-18-0736-PDN>
- Meier-Kolthoff JP, Carbasse JS, Peinado-Olarte RL, Göker M (2021) TYGS and LPSN: a database tandem for fast and reliable genome-based classification and nomenclature of prokaryotes. *Nucleic Acids Research* 50(D1): D801-D807. <https://doi.org/10.1093/nar/gkab902>
- Meier-Kolthoff JP, Hahnke RL, Petersen J, Scheuner C, Michael V, Fiebig A, Rohde C, Rohde M, Fartmann B, Goodwin LA, Chertkov O, Reddy T, Pati A, Ivanova N, Markowitz V, Kyrpidis NC, Woyke T, Göker M, Klenk H-P (2014) Complete genome sequence of DSM 30083^T, the type strain (U5/41^T) of *Escherichia coli*, and a proposal for delineating subspecies in microbial taxonomy. *Standards in Genomic Sciences* 9: 2. <https://doi.org/10.1186/1944-3277-9-2>
- Mendoza-Herrera YM, Rios-Velasco C, Cambero-Campos J, de Dios-Ávila N, Pérez-Corral DA, Rodríguez-Guerra R, Estrada-Virgen MO (2020) Actinomicetos antagonistas a *Colletotrichum* sp. Penz. en el cultivo de mango en Nayarit, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 7(2): e2420. <https://doi.org/10.19136/era.a7n2.2420>
- Nouioui I, Boldt J, Zimmermann A, Makitrynsky R, Pötter G, Jando M, Döppner M, Kirstein S, Neumann-Schaal M, Gomez-Escribano JP, Nübel U, Mast Y (2024) Biotechnological and pharmaceutical potential of twenty-eight novel type strains of *Actinomycetes* from different environments worldwide. *Current Research in Microbial Sciences* 7: 100290. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2024.100290>
- Pacheco-Esteve MC, Soto-Castro D, Vásquez-López A, Tovar-Pedraza JM (2023) *Colletotrichum brevisporum* causing anthracnose of papaya (*Carica papaya* L.) in Mexico. *Canadian Journal of Plant Pathology* 45(4): 360-366. <https://doi.org/10.1080/07060661.2023.2195825>
- Pacheco-Esteve MC, Soto-Castro D, Vásquez-López A, Lima NB, Tovar-Pedraza JM (2022a) First report of *Colletotrichum chrysophilum* causing papaya anthracnose in Mexico. *Plant Disease* 106(12): 3213-3213. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-22-0681-PDN>
- Pacheco-Esteve MC, Soto-Castro D, Vásquez-López A, Tovar-Pedraza JM (2022b). First report of *Colletotrichum siamense* causing papaya anthracnose in Mexico. *Journal of Plant Pathology* 104(3): 1175. <https://doi.org/10.1007/s42161-022-01147-6>
- Peng S, Duan C, Liu Q, Wang Q, Dai Y, Hao L, Li K (2025) Biocontrol potential of *Streptomyces* sp. N2 against green and blue mold disease in postharvest navel orange and the action mechanism. *Food Microbiology* 125: 104658. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2024.104658>
- Renuka R, Prabakar K, Anandham R, Pugalandhi L, Rajendran L, Raguchander T, Karthikeyan G (2023) Exploring the potentiality of native actinobacteria to combat the chilli fruit rot pathogens under post-harvest pathosystem. *Life* 13(2): 426. <https://doi.org/10.3390/life13020426>

- Saintpierre D, Amir H, Pineau R, Sembiring L, Goodfellow M (2003) *Streptomyces yatensis* sp. nov., a novel bioactive streptomycete isolated from a New-Caledonian ultramafic soil. *Antonie van Leeuwenhoek* 83(1): 21-26. <https://doi.org/10.1023/a:1022906325397>
- Schnabel G, Tan Q, Schneider V, Ishii H (2021) Inherent tolerance of *Colletotrichum gloeosporioides* to fludioxonil. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 172: 104767. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2020.104767>
- Shirling EB, Gottlieb D (1966) Methods for characterization of *Streptomyces* species. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 16(3): 313-340. <https://doi.org/10.1099/00207713-16-3-313>
- Shomura T, Yoshida J, Amano S, Kojima M, Inouye S, Niida T (1979) Studies on *Actinomycetales* producing antibiotics only on agar culture. *The Journal of Antibiotics* 32(5): 427-435. <https://doi.org/10.7164/antibiotics.32.427>
- Stamatakis A (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312-1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Tovar-Pedraza JM, Mora-Aguilera JA, Nava-Díaz C, Lima NB, Michereff SJ, Sandoval-Islas JS, Cámara MPS, Téliz-Ortiz D, Leyva-Mir SG (2020) Distribution and pathogenicity of *Colletotrichum* species associated with mango anthracnose in Mexico. *Plant Disease* 104(1): 137-146. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-19-0178-RE>
- Trinidad-Cruz JR, Rincón-Enríquez G, Evangelista-Martínez Z, López-Pérez L, Quiñones-Aguilar EE (2024) Isolation, antibacterial activity and molecular identification of avocado rhizosphere actinobacteria as potential biocontrol agents of *Xanthomonas* sp. *Microorganisms* 12(11): 2199. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12112199>
- Trinidad-Cruz JR, Rincón-Enríquez G, Evangelista-Martínez Z, Guízar-González C, Enríquez-Vara JN, López-Pérez L, Quiñones-Aguilar EE (2021) Actinobacteria from avocado rhizosphere: antagonistic activity against *Colletotrichum gloeosporioides* and *Xanthomonas* sp. *Terra Latinoamericana* 39: e802. <https://doi.org/10.28940/terra.v39i0.802>
- Weisburg WG, Barns SM, Pelletier DA, Lane DJ (1991) 16S ribosomal DNA amplification for phylogenetic study. *Journal of Bacteriology* 173(2): 697-703. <https://doi.org/10.1128/jb.173.2.697-703.1991>
- Xiong Z, Xia T, Wu W, Wang R, Qi M, Zhang S, Li J, Yang Y, Zheng D, Lin S, Guo Z (2024) Critical secondary metabolites confer the broad-spectrum pathogenic fungi resistance property of a marine-originating *Streptomyces* sp. HNBCa1. *Journal of agricultural and food chemistry* 72(23): 13164-13174. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.4c02805>
- Zakaria L (2021) Diversity of *Colletotrichum* species associated with anthracnose disease in tropical fruit crops—A review. *Agriculture* 11(4): 297. <https://doi.org/10.3390/agriculture11040297>