



Streptomyces spp. ASSOCIADAS À SARNA DA BATATA

Suzete Aparecida Lanza Destéfano¹, Lucas Vitor¹,
Daniele Bussioli Alves Corrêa¹, Alex Augusto Tomaseto¹,
Regiane Pinheiro dos Santos Monteiro¹

RESUMO

A sarna da batata, de ocorrência generalizada nas principais regiões produtoras do Brasil e do mundo, é considerada como uma das doenças bacterianas mais importantes que afetam a cultura. Sua incidência vem aumentando, tornando-se um fator limitante na produção da batata no Brasil. A sarna é causada por diferentes espécies do gênero *Streptomyces*, sendo *S. scabiei* a espécie mais amplamente distribuída. Os sintomas se caracterizam por lesões superficiais ou profundas que podem afetar toda a superfície do tubérculo, acarretando diminuição do seu valor comercial e até mesmo impedindo a sua comercialização. Os mecanismos de patogenicidade de *Streptomyces* são considerados altamente evoluídos, e diferentes fatores de patogenicidade estão envolvidos nos processos de penetração, colonização e evasão do sistema de defesa da planta, como a fitotoxina taxtomina A, a proteína necrogênica Nec1 e a enzima tomatinase. Entretanto, algumas espécies fitopatogênicas causadoras da sarna não produzem taxtomina, nem a proteína Nec1, indicando que outras vias metabólicas estão envolvidas na patogenicidade dessas espécies. Considerando os fatores favoráveis ao desenvolvimento da doença, diferentes estratégias de controle podem ser adotadas, a fim de se reduzir a incidência e severidade da sarna. Medidas de controle como plantio de cultivares resistentes, certificação de batata-semente, tratamento dos tubérculos antes do plantio e controle químico ou biológico têm sido empregadas. Entretanto, ainda não há um método com total eficácia. Nesta revisão, serão apresentados e discutidos aspectos relevantes sobre o histórico da sarna da batata, etiologia, ciclo de vida do patógeno, distribuição mundial, determinantes de patogenicidade, medidas de manejo e técnicas de identificação do agente causal.

PALAVRAS-CHAVE: Bactérias fitopatogênicas, Manejo, *Solanum tuberosum*, taxtomina A

ABSTRACT

Potato scab, widespread in the main producing areas of Brazil and the world is considered one of the most important bacterial diseases affecting the potato crop. The incidence of the disease has been increasing, becoming a limiting factor in potato production in Brazil. Potato scab is caused by different species of the *Streptomyces* genus and *S. scabiei* species is the most widely distributed in the world. The potato scab symptoms are superficial or deep lesions that affect all surface of the tuber, reducing its commercial value and even preventing its commercialization. The pathogenicity mechanisms of *Streptomyces* are considered highly evolved, and different factors are involved in the penetration and colonization processes and evasion of the

***Streptomyces* spp.
ASSOCIATED WITH
POTATO COMMON
SCAB**

¹Laboratório de Bacteriologia Vegetal/CAPSA, Instituto Biológico, Alameda dos Videiros, 1097, CEP 13101-680, Campinas, São Paulo, Brasil. Autor para correspondência: suzete.destefano@sp.gov.br

plant's defense system, such as phytotoxin thaxtomin A, necrogenic protein Nec1 and tomatinase enzyme. However, some phytopathogenic species causing potato scab do not produce thaxtomin or the Nec1 protein, indicating that other metabolic pathways are involved in the pathogenicity of these species. Considering the favorable factors to the disease development, different control strategies can be adopted in order to reduce the incidence and severity of potato scab. Control measures, such as resistant cultivars, seed potato certification, treatment of tubers before planting and chemical or biological control have been employed. However, a method with full effectiveness does not exist yet. In this review, relevant aspects of potato scab regarding history, etiology, pathogen life cycle, worldwide distribution, pathogenicity determinants, management measures and causal agent identification techniques will be presented and discussed.

KEYWORDS: Phytopathogenic bacteria, Management, *Solanum tuberosum*, Thaxtomin A

A batata (*Solanum tuberosum* L.) é originária das regiões andinas e foi difundida para diversos países por meio das primeiras expedições espanholas. Atualmente, é a quarta principal cultura alimentar no mundo, após o arroz, milho e trigo (FIERS et al. 2012; STARK et al. 2020). Considerada uma das maiores fontes de nutrientes para a humanidade, a cultura passou a ser utilizada em programas de erradicação da fome no mundo devido às suas características nutricionais, ser de fácil cultivo e apresentar alto rendimento por área plantada (FAO 2008; ZAHEER & AKHTAR 2016). De acordo com dados compilados pelo Banco de Dados Estatísticos das Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura, em 2014, atingiu-se o número de 159 países (82% dos países do mundo) com setorização da produção de batata (FAO 2018), representando assim uma cultura com relevância global (WIJESINHA-BETTONI & MOUILLÉ 2019).

As áreas de cultivo de batata ocupam cerca de 20 milhões de hectares (ha) distribuídos no globo, o que resulta numa produção mundial de mais de 320 milhões de toneladas (t). A produtividade média está entre 10 e 50 t/hectare (ha), estando relacionada a fatores climáticos (pluviosidade e temperatura), geográficos (luminosidade), fitossanitários (pragas e doenças), genéticos (cultivares), tecnológicos (insumos, máquinas, pesquisas) e políticos (legislações e fiscalizações) (AGRIANUAL 2018).

Em 2018, a produção brasileira de batata foi de 3,69 milhões de toneladas, em uma área de 116,8 mil hectares (ha) gerando um rendimento de 31,6 t/ha (FAO, 2018). Analisando os dados médios da produção dessa cultura entre 2010 e 2018, hou-

ve uma estagnação na produção devido à redução de áreas de plantio, porém observou-se um aumento no rendimento sem que houvesse aumento de área plantada (FAO 2018). Esse aumento se deveu principalmente aos avanços tecnológicos, profissionalização dos produtores, melhorias nas condições de cultivo (nutrição e irrigação) e qualidade da batata-semente (JADOSKI et al. 2009). No Brasil, observou-se uma tendência de aumento da curva de rendimento produtivo da cultura, mesmo sendo considerado baixo quando comparado com países asiáticos e europeus.

A produção baixa pode estar associada a diversos fatores, dentre eles, problemas fitossanitários que levam ao aumento dos custos de produção e perdas significativas da cultura (ZAMBOLIM et al. 2009). A cultura da batata pode ser acometida por mais de 40 pragas e doenças causadas por fungos, vírus, viroides, bactérias e nematoides, que causam danos e perdas, elevando os custos de produção e dificultando o processo de comercialização (FIERS et al. 2012). De acordo com a Associação Brasileira de Batata (ABBA), as perdas por descarte relacionadas a problemas fitossanitários podem ultrapassar 10% da produção (SHIMOYAMA 2014).

A SARNA DA BATATA

A sarna da batata é considerada uma das doenças mais devastadoras da cultura, causando prejuízos econômicos aos países produtores no mundo (AL-MUGHRABI et al. 2015; BENCHEIKH & SETTI 2007). É causada por diferentes espécies do gênero *Streptomyces*, capazes de induzir lesões na superfície do tubérculo, as quais reduzem seu valor

comercial, podendo impedir sua comercialização, tanto para consumo de mesa, como uso em processamento industrial ou produção de batata-semente (DEES & WANNER 2012; JANSKY et al. 2017). É uma doença bacteriana complexa com diversidade de sintomas e agentes causais de um grupo polifilético do gênero *Streptomyces*. A severidade da doença e a ocorrência dos sintomas variam de acordo com o ambiente, suscetibilidade da cultivar e espécie do patógeno envolvido e seu grau de virulência (LORANG et al. 1995; TOTH et al. 2001; CLARK et al. 2020; LI et al. 2019a; CORRÊA 2011; LINDHOLM et al. 1997). Entretanto, isolados individuais dentro de uma mesma espécie patogênica variam em sua agressividade e sintomatologia (WANNER 2004; WANNER & HAYNES 2009). A variação dos sintomas permite que seja realizada uma classificação dos diferentes tipos de sarna, como sarna superficial, reticulada, erupvente ou profunda (CULLEN & LESS 2007; CORRÊA 2011) (Figura 1). Uma outra sintomatologia raramente encontrada é a sarna avermelhada, com relatos na América do Norte (HARRISON 1962) e no Japão (ONIKI et al. 1986), apresentando as mesmas características dos sintomas reticulados, porém com coloração das lesões em tons avermelhados (FAUCHER et al. 1993).

O patógeno, devido à sua natureza saprofitica, é capaz de sobreviver a invernos rigorosos e períodos sem cultivo da planta hospedeira, tornando-se uma fonte permanente de inóculo para as próximas temporadas de plantio (WANNER & KIRK 2015).

A doença foi relatada em diversas regiões do globo como Alemanha, Espanha, França, Holanda, Reino Unido (FLORES-GONZÁLEZ et al. 2008; LEIMINGER et al. 2013), China (ZHANG et al. 2013), África do Sul (SLABBERT et al. 1994), Canadá (ST-ONGE et

al. 2008), Coréia do Sul (SONG et al. 2004), Paquistão (AHMAD et al. 2020), Irã (KALANTAR ZADEH et al. 2006), Rússia (LYSENKO & PLUZHNIKOVA 2005), Estados Unidos (WANNER 2006; WANNER 2007), assim como no Brasil (CORRÊA 2011; CORRÊA et al. 2015, CORRÊA et al. 2021).

CICLO DE VIDA DE *Streptomyces* E AS ESPÉCIES FITOPATOGÊNICAS

Atualmente, o gênero *Streptomyces* aloca 977 espécies (<http://lpsn.dsmz.de/genus/streptomyces>), com a maior parte delas composta por organismos saprofiticos do solo, que promovem degradações enzimáticas de polímeros derivados de planta e/ou animais como a celulose, lignina e quitina, sendo responsáveis por um dos papéis fundamentais do ciclo do carbono na natureza (LORIA et al. 2006). Esses microrganismos são conhecidos pela produção de inúmeros metabólitos com aplicações biotecnológicas na medicina veterinária e na agricultura (CHATER 2016). No ambiente natural, as espécies de *Streptomyces* produzem esses metabólitos como uma estratégia para aquisição de nutrientes, na sinalização e comunicação intercelular ou até mesmo na inibição do crescimento de outros microrganismos (WIETZ et al. 2013).

As espécies do gênero *Streptomyces* são conhecidas por estabelecer relações simbióticas com diferentes organismos eucariontes, como plantas, insetos e animais marinhos. Inclusive, foi proposto que os diversos metabólitos produzidos por linhagens de *Streptomyces* podem ter evoluído como resultado direto de tais interações (SEIPKE et al. 2013). A capacidade de algumas espécies de *Streptomyces* estabelecer interações com plantas levou ao desenvolvimento de doenças agrícolas economicamente importantes. Este é um atributo raro, pois apenas



Figura 1. Diferentes tipos de lesões de sarna da batata causadas por *Streptomyces* spp.: (a) superficial; (b) reticulada; (c) erupvente; (d) profunda. Fotos: Lucas Vitor (Laboratório de Bacteriologia Vegetal – LBV/CAPSA/ Instituto Biológico, Campinas, SP).

algumas das espécies desse gênero, dentre as centenas descritas, são conhecidas por apresentarem ação fitopatogênica (BIGNELL et al. 2014).

O genoma das espécies de *Streptomyces* possui um único cromossomo linear com longas sequências terminais repetidas invertidas (*long terminal inverted repeats*), protegendo o DNA da degradação das nucleases do solo (LIN et al. 1993; WANNER & KIRK 2015). Possui tamanho entre 8 a 12 Mb (mega pares de bases) com uma região de aproximadamente de 4,5 a 6 Mb correspondente a genes conhecidos como *housekeeping*. Esses genes são necessários para o crescimento e metabolismo, enquanto os cassetes de genes ou operons, que codificam uma ampla variedade de metabólitos secundários, localizam-se, em sua maioria, nos 2 a 3 Mb finais de cada extremidade do cromossomo (CHATER et al. 2010; WANNER & KIRK 2015).

As espécies do gênero *Streptomyces* são caracterizadas também pelas suas estruturas filamentosas que formam cadeias de esporos. A rede de filamentos secreta enzimas catabólicas que degradam o substrato orgânico em micromoléculas assimiláveis que irão promover o crescimento vegetativo do microrganismo. A privação de nutrientes ou fatores ambientais ativam o desenvolvimento das hifas aéreas, que se compartimentam e formam as cadeias de esporos. Os esporos, que são resistentes à dessecação e podem ser carregados pelo vento, água ou transportados por animais, germinam independentemente de nutrientes e formam micélios ramificados multinucleados, completando o ciclo de vida do microrganismo (LORIA et al. 2006). A senescência do micélio vegetativo é a fase na qual há uma grande produção e secreção de metabólitos secundários, incluindo compostos antimicrobianos (HORI-

NOUCHI 2002; LI et al. 2019a) (Figura 2).

As espécies do gênero *Streptomyces* apresentam diferenças na morfologia, fisiologia e características moleculares, causam uma diversidade de sintomas na planta hospedeira e são de ampla distribuição mundial (CORRÊA 2011).

Atualmente, há na literatura a descrição de 16 espécies de *Streptomyces* associadas à sarna da batata, que serão descritas a seguir:

a) *Streptomyces scabiei*

Streptomyces scabiei (sin. *S. scabies*) foi a primeira espécie descrita como causadora da sarna (LAMBERT & LORIA 1989a). Essa espécie é considerada predominante em diversas regiões produtoras do mundo, principalmente em solos secos, de pH neutro a alcalino (DEES & WANNER 2012). Côrrea et al. (2015) demonstraram, por meio de PCR-RFLP, a presença desta espécie em todos os campos de produção de batata no Brasil. Evidências sugerem que *S. scabiei* é uma espécie heterogênea, interligando-se a grupos genéticos distintos, com variação no grau de patogenicidade (GOYER & BEAULIEU 1997; LIANG et al. 2019). Apresenta filamentos miceliais muito finos que se ramificam a partir de um eixo central, formando uma cadeia espiral de esporos. Linhagens dessa espécie são caracterizadas pela coloração cinza, com produção de pigmentos melanoides em meio de cultivo contendo tirosina, e utiliza todos os carboidratos estabelecidos nos testes bioquímicos pelo ISP (*International Streptomyces Project*) (LAMBERT & LORIA 1989a; SHIRLING & GOTTLIEB 1966; BOUCHEK-MECHICHE et al. 2000).

b) *Streptomyces acidiscabies*

Descrita por Lambert e Loria (1989b), *Streptomyces acidiscabies* tem como característica principal causar sintomas de sarna em tubérculos cul-



Figura 2. Etapas do ciclo de vida de *Streptomyces* spp. registradas ao microscópio eletrônico de varredura (MEV). Fotos: Lucas Vitor (LBV).

tivados em solos ácidos, com pH abaixo de 5,2. Foi detectada antes mesmo de sua caracterização em 1953, ocorrendo em solos com valores de pH 4,5 na região do Maine, EUA (BONDE & McINTYRE 1968; MANZER et al. 1977). Estudos demonstraram a predominância de *S. acidiscabies* sobre *S. scabiei*, em isolamentos realizados em tubérculos de campos de produção na Coréia do Sul (MUN et al. 2007). *S. acidiscabies* possui micélios aéreos ramificados de cadeias flexuosas com esporos de coloração variada como branca, rósea, laranja-palha, amarelo-palha ou laranja-cinza-palha. Produz pigmento solúvel vermelho em pH acima de 8,3 e amarelo-dourado em pH abaixo desse valor, porém não produz pigmentos melanoides nos meios específicos para essa caracterização. Dos carboidratos do ISP, essa espécie utiliza todos, exceto a rafinose (LAMBERT & LORIA 1989b).

c) *Streptomyces caviscabies*

Streptomyces caviscabies foi observada causando sintomas de sarna profunda em tubérculos cultivados nas regiões produtoras de Quebec, Canadá (FAUCHER et al. 1992; FAUCHER et al. 1995). Essa espécie foi caracterizada e descrita posteriormente por Goyer et al. (1996). Recentemente, o relato de sua ocorrência nas regiões produtoras da China acendeu um alerta fitossanitário sobre esta espécie (GONG et al. 2017). No Brasil, essa espécie foi detectada nos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais, Rio Grande do Sul e São Paulo (CORRÊA et al. 2015). *S. caviscabies* apresenta micélios aéreos com cadeias de esporos do tipo flexuosa e de coloração branca a amarelada, não é produtora de melanina no meio de tirosina ágar, não se desenvolve em pH inferior a 5 e utiliza apenas rafinose como fonte de carbono, segundo o ISP. Com base em sequências do gene ribossomal 16S, foi proposto que *S. caviscabies*, *S. setonii* e *S. griseus* pertencem a uma mesma espécie genômica com características morfológicas e quimiotaxonômicas comuns. Assim, *S. caviscabies* e *S. setonii* foram propostas como sinônimas de *S. griseus* (LIU et al. 2005).

d) *Streptomyces turgidiscabies*

Streptomyces turgidiscabies foi inicialmente observada na Ilha de Hokkaido, no Japão (TANAKA et al. 1995), e posteriormente foi descrita por Miyajima et al. (1998). Induz lesões do tipo erumpente, diferindo da sarna superficial e profunda. Sua ocorrência já foi relatada na China (ZHAO et al. 2008), Espanha (SARWAR et al. 2017), Finlândia e Coréia do Sul (SONG et al. 2004). Apresenta micélios aéreos

com ramificações formando cadeias de esporos flexuosas de coloração cinza. Não produz pigmentos melanoides ou outros pigmentos difusíveis, e utiliza todos os carboidratos (ISP) como fonte de carbono, sendo tolerante às condições de pH ácido (MIYAJIMA et al. 1998). Além disso, dados de hibridização DNA-DNA dessa espécie, comparados com outras espécies associadas à sarna da batata, apontaram baixa similaridade (MIYAJIMA et al. 1998; KIM et al. 1998).

e) *Streptomyces reticuliscabiei*

Isolada na França, *Streptomyces reticuliscabiei* é descrita como causadora da sarna reticulada (BOUCHEK-MECHICHE et al. 2000). Essa espécie é geneticamente similar à *S. turgidiscabies*, porém são consideradas espécies distintas devido a diferenças na virulência e patogenicidade (BOUCHEK-MECHICHE et al. 2006). *S. reticuliscabiei* possui cadeias de esporos flexuosas com coloração cinza, não produz melanina em meio de tirosina e utiliza todos os açúcares ISP como fonte de carbono (BOUCHEK-MECHICHE et al. 2000).

f) *Streptomyces europaeiscabiei* e *S. stelliscabiei*

Essas duas espécies foram consideradas por Boucek-Mechiche et al. (2000) como genomoespécies de *S. scabiei*, por apresentarem características morfológicas semelhantes. Entretanto, apresentam características fisiológicas distintas, podendo ser separadas por testes bioquímicos. *S. europaeiscabiei*, inicialmente descrita na França (BOUCHEK-MECHICHE et al. 2000), já foi relatada em diferentes países da Europa. A ocorrência em áreas de produção da Alemanha, Espanha, França, Holanda e Reino Unido apontou *S. europaeiscabiei* como a principal espécie de *Streptomyces* associada à sarna da batata, constituindo-se, portanto, em patógeno emergente naquela região (FLORES-GONZALES et al. 2008). Também há relatos de sua ocorrência no Canadá (WANNER 2009), Uruguai (LAPAZ et al. 2017), Coréia do Sul (SONG et al. 2004) e Estados Unidos (WANNER 2006). Essa espécie bacteriana produz esporos em cadeias espiraladas de coloração cinza, produz melanina em meio com tirosina e utiliza todos os carboidratos ISP. *S. europaeiscabiei* também já foi detectada em beterraba, cenoura e rabanete (BOUCHEK-MECHICHE et al. 2000).

A espécie *S. stelliscabiei*, também descrita na França, apresenta características muito semelhantes à *S. europaeiscabiei*, porém foi isolada a partir

de lesões de sarna em forma de estrela, característica essa que deu origem ao nome da espécie (BOUCHEK-MECHICHE et al. 2000).

g) *Streptomyces luridiscabiei*, *S. puniscabiei* e *S. niveiscabiei*

Essas três espécies de *Streptomyces* associadas à sarna da batata foram isoladas a partir de lesões do tipo erumpente em batatas cultivadas em solos ácidos na Coréia do Sul e foram descritas como novas espécies, a partir de estudos de sequenciamento da região espaçadora 16S-23S DNAr e hibridização DNA-DNA (PARK et al. 2003). A designação dada a essas espécies deu-se principalmente pela coloração dos esporos. *S. luridiscabiei* apresenta esporos de coloração amarelo clara (*luridi* = amarelo) em cadeias flexuosas simples e retas; *S. puniscabiei* produz esporos alaranjados (*punicus* = romã) em cadeias retas, e *S. niveiscabiei* produz esporos brancos (*nivei* = neve) em cadeias simples, flexuosas e retas. Essas espécies utilizam todos os carboidratos do ISP e somente *S. niveiscabiei* não produz melanina em meio com tirosina (PARK et al. 2003).

h) *Streptomyces ipomoeae*

Essa espécie foi descrita no início da década de 1940 por Person e Martin (1940) e Waksman e Henrici (1941), a partir de sintomas de sarna em tubérculos de batata-doce. Os esporos têm coloração azul, em meio de cultivo SGM, e apresentam-se em cadeias curtas, espiraladas abertas, envolvidas por uma bainha. *S. ipomoeae* apresenta morfologia e fisiologia distinta de outras espécies causadoras da sarna e é específica de batata-doce e outros membros da família Convolvulaceae (SCHAAD et al. 2001).

i) *Streptomyces brasiliiscabiei*

Essa espécie bacteriana foi recentemente descrita a partir de lesões típicas de sarna em tubérculos de batata provenientes do estado de Santa Catarina, Brasil. Possui cadeias de esporos do tipo espiral com coloração creme/cinza amarronzada, coloração das colônias marrom escura com bordas avermelhadas, produz melanina em meio de tirosina e utiliza todos os açúcares ISP como fonte de carbono (CORRÊA et al. 2021).

OUTRAS ESPÉCIES DE *Streptomyces* ASSOCIADAS À SARNA DA BATATA

Streptomyces alkaliscabies foi isolada de batatas cultivadas no deserto ocidental do Egito. A descrição dessa espécie foi baseada na comparação

da região espaçadora 16S-23S DNAr com a das demais linhagens patogênicas. Sua principal característica é o crescimento e potencial patogênico em valores altos de pH (ABDEL-RAHMAN et al. 2012). *Streptomyces sampsonii* e *S. setonii* foram relatadas no trabalho de Millard e Burr (1926). Ambas as espécies estão presentes em algumas regiões de produção de batata no Brasil (CORRÊA et al. 2015). Recentemente, foi publicado um estudo de manejo da sarna da batata causada por *S. setonii*, porém os autores relataram que uma das dificuldades encontrada foi a pouca exploração na descrição dessa linhagem (KAUR et al. 2018). *Streptomyces aureofaciens* é considerada um microrganismo de solo, mas que eventualmente pode incitar doenças em batata, causando lesões superficiais (SCHAAD et al. 2001). *Streptomyces* sp. IdahoX foi descrita como um isolado saprofítico e endêmico em plantações dos estados de Idaho, Washintgon e Wisconsin, EUA, que adquiriu a capacidade fitopatogênica através de transferência horizontal de genes de patogenicidade por meio de outras espécies de *Streptomyces* que infectavam essas regiões de plantio (WANNER 2007).

CICLO DA SARNA DA BATATA

Os esporos de *Streptomyces* contêm um envoltório externo com parede espessa, que lhes confere maior resistência às adversidades naturais (KUMAR & JADEJA 2016). Permanecem no solo de forma aglomerada, as hifas crescem radialmente e, assim, se propagam em sua forma vegetativa, podendo viver saprofiticamente (MAYFIELD et al. 1972). A disseminação dos esporos no ambiente pode ocorrer através do vento, água, pelos insumos ou até mesmo tubérculos infectados, sendo estes últimos um dos principais fatores responsáveis pela introdução de espécies patogênicas de *Streptomyces* em campos de produção (WILSON et al. 1984; WHARTON et al. 2007).

Há evidências de que os esporos de linhagens de *Streptomyces* fitopatogênicas podem permanecer viáveis no solo por uma década (KRITZMAN et al. 1996) ou até vinte anos sem qualquer cultivo de batata (DIPPENAAR 1933). No ciclo da doença, os esporos germinam e penetram nos tecidos do tubérculo através de feridas, inserção radial das raízes, estômatos ou lenticelas (LOCCI 1994; AGRIOS 2005). As lenticelas mais jovens, provavelmente, são a porta de entrada principal para *Streptomyces*, pois

ainda não há formação de uma camada de suberina protetora (LOCCI 1994). Loria et al. (2003) demonstraram que a penetração pode ocorrer também através das paredes celulares durante as etapas de crescimento. Tubérculos jovens são mais suscetíveis durante a terceira e quarta semana após o início do processo de tuberização (KHATRI et al. 2011; AGRIOS 2005). As células hospedeiras mortas fornecem nutrientes para o desenvolvimento bacteriano dando continuidade ao ciclo. Posteriormente, as células hospedeiras vivas ao redor da área da infecção dividem-se e produzem camadas de células corticosas formando uma lesão do tipo crosta no tubérculo (WHARTON et al. 2007).

Os diferentes tipos de lesões discutidos nesta revisão podem ser observados em um mesmo tubérculo, podendo coalescer formando grandes áreas afetadas. Os sintomas podem ser influenciados por fatores ambientais, suscetibilidade da cultivar, complexidade da microbiota do solo, e virulência da linhagem de *Streptomyces* envolvida, sendo que infecções precoces acarretam maior extensão das lesões (LOCCI 1994; LORIA et al. 1997; BOUCHEK-MECHICHE et al. 2000; RODRIGUES NETO et al. 2008). No Brasil, o aumento da incidência da sarna da batata nos campos de produção deve-se a diversos fatores, tais como: (i) adaptação ou predominância de espécies de *Streptomyces* fitopatogênicas; (ii) aumento de áreas de plantio com cultivares de batata suscetíveis; (iii) plantio contínuo em áreas de conhecida infestação; (iv) dispersão de espécies patogênicas através de batata semente contaminada; e (v) práticas culturais que possam promover condições favoráveis à sarna, como a compactação de solo ou alteração da microbiota do solo, devido ao uso indiscriminado de defensivos agrícolas (RODRIGUES NETO et al. 2008).

PATOGENICIDADE DE *Streptomyces* spp.

Os genes responsáveis pela patogenicidade e virulência de bactérias fitopatogênicas do gênero *Streptomyces* são compartilhados por algumas espécies causadoras da sarna da batata, em uma região móvel do genoma denominada ilha de patogenicidade (PAI) (*Pathogenicity Island*), adquirida por transferência horizontal (WANNER 2006). A PAI pode ser transmitida para outras linhagens de *Streptomyces* por conjugação e ser inserida em locais específicos do cromossomo de espécies receptoras, podendo dar origem a novas linhagens ou espécies

fitopatogênicas. Esse processo de recombinação pode explicar a característica polifilética das espécies associadas à sarna da batata, transformando espécies saprófitas não patogênicas em fitopatogênicas (KERS et al. 2005; LORIA et al. 2006).

A primeira ilha de patogenicidade identificada em bactérias gram-positivas foi descrita em *S. turgidiscabies*, sendo composta por quatro fatores de virulência: genes *txtA*, *nec1*, *tomA* e operon *fas* (HUGUET-TAPIA et al. 2014; HUGUET-TAPIA et al. 2011). No entanto, em linhagens de *S. scabiei* e *S. acidiscabies*, as ilhas de patogenicidade diferem por não conterem o operon *fas*, embora apresentem os demais fatores de virulência. Essas ilhas estão divididas em duas regiões distintas denominadas região de colonização CR (*colonization region*) e região toxicogênica TR (*toxicogenic region*) (CHAPLEAU et al. 2016). A região CR contém genes relacionados à virulência, mas que não são determinantes na indução dos sintomas da sarna, como *nec1*, que codifica a proteína indutora de necrose Nec1, e *tomA*, responsável pela produção da proteína tomatinase, ambos atuando no sistema de evasão da planta. Outros genes dessa região são similares a transposases e esterases, estas últimas enzimas com função de degradar a suberina que geralmente atua contra a invasão microbiana. A região TR inclui os genes *txtAB*, *txtC*, *txtE*, *txtR* e *nos* relacionados à síntese da taxtomina A, fitotoxina que atua na ligação, penetração e colonização do patógeno (LI et al. 2019a; AIT-TAMAA et al. 2010; LERAT et al. 2009). Essa ilha de patogenicidade foi transferida horizontalmente, em eventos independentes, de linhagens de *S. scabiei* para espécies saprófitas, dando origem às espécies *S. acidiscabies* e *S. turgidiscabies* (WANNER 2006).

A partir dessas informações, a caracterização molecular da patogenicidade de espécies do gênero *Streptomyces* tem sido efetuada por meio de *primers* ou iniciadores para a amplificação dos genes *txtAB* (um operon com os genes *txtA* e *txtB* que codificam sintetases da taxtomina A, descrita em *S. turgidiscabies*), *tomA* (gene que codifica a tomatinase) e *nec1* (gene que codifica proteína necrogênica Nec1), genes presentes na PAI (WANNER 2006; BUKHALID et al. 1998; HUGUET-TAPIA et al. 2014) (Tabela 1). Cabe ressaltar que algumas espécies fitopatogênicas do gênero podem não apresentar um ou ambos os genes *nec1* e *tomA* (LERAT et al. 2009; FLORES-GONZÁLES et al. 2008).

Tabela 1. Pares de *primers* utilizados na amplificação por PCR para detecção de genes da ilha de patogenidade (PAI) de *streptomyces* spp.

Especificidade	Primers	Sequência (5'- 3')	Fragmentos amplificados	Referência
Gene <i>nec1</i>	Nf	ATGAGCGCGAACGGAAGCCCGGA	720 pb	Bukhalid et al. (1998)
	Nr	GCAGGTCGTCACGAAGGATCG		
Operon <i>txtAB</i>	TxtAB1	CCACCAGGACCTGCTCTTC	385 pb	Wanner (2006)
	TxtAB2	TCGAGTGGACCTCACAGATG		
Gene <i>tomA</i>	Tom3	GAGGCGTTGGTGGAGTTCTA	392 pb	
	Tom4	TTGGGGTTGTACTIONCTCGTC		

pb: pares de bases.

FITOTOXINAS PRODUZIDAS PELAS ESPÉCIES DE *Streptomyces* FITOPATOGÊNICAS

a) Taxtomina

Os primeiros metabólitos secundários fitotóxicos produzidos por espécies fitopatogênicas do gênero *Streptomyces* foram descritos por King et al. (1989), denominando-os de taxtominas, em homenagem ao fitopatologista americano Roland Thaxter, que foi o primeiro a identificar linhagens de *Streptomyces* como agente causal da sarna da batata (THAXTER 1891). Onze tipos de taxtominas já foram isoladas a partir de linhagens de *Streptomyces* fitopatogênicas, e essas diferem apenas pela presença ou ausência de grupos hidroxila e N-metila em seus respectivos locais de substituição (KING et al. 1989). As taxtominas são dipeptídeos cíclicos (2,5-dioxopiperazina) resultantes da condensação dos aminoácidos L-fenilalanina e os L-4-nitrotriptofano (WINN et al. 2018; DUKE & DAYAN 2011; PLANCKAERT et al. 2018). São consideradas como um composto estável que as bactérias excretam nos meios de cultivo em grandes quantidades (HILTUNEN et al. 2011), sendo a taxtomina A considerada a principal fitotoxina entre as linhagens fitopatogênicas do gênero (CAO et al. 2012; KING & CALHOUN 2009).

A patogenidade de *Streptomyces* em plantas de batata está baseada na produção da fitotoxina taxtomina A, fator determinante para o desenvolvimento dos sintomas (DEES & WANNER 2012). Essa fitotoxina tem como alvo a parede celular da planta, reduzindo o teor de celulose por inibição de sua biossíntese durante a expansão dos tecidos vegetais (BISCHOFF et al. 2009). Em estudos com *Arabidopsis thaliana*, demonstrou-se que uma resposta inicial da planta à taxtomina A é o influxo de Ca²⁺, uma vez que esse cátion tem papel importante na ativação de reações de defesa da planta (LERAT 2009).

A biossíntese da taxtomina é comandada por um grupo de sete genes que codificam duas monooxigenases P450 (*txtC* e *txtE*); duas peptídeos-sintetases não-ribossômicas (*txtA* e *txtB*) que combinam 4-nitro-L-triptofano e fenilalanina para formar o esqueleto dipeptídico cíclico (NATSUME et al. 2018), uma proteína semelhante a MbtH, componente integrante de peptídeo-sintetases não ribossomais (*txtH*); um regulador positivo (*txtR*) e um óxido nítrico (NO) de L-arginina (*txtD*) (JIANG et al. 2018). Barry et al. (2012) demonstraram que a supressão de desse último gene em *Streptomyces* reduziu drasticamente a produção de taxtomina A.

Na biossíntese da taxtomina A, o gene *txtD* codifica uma sintase de óxido nítrico (NO) a partir de L-arginina, que é então utilizado pelo gene *txtE* que codifica uma nova monooxigenase citocromo (P450s) que nitrata o C4 de L-triptofano, resultando em 4-nitro-L-triptofano (PLANCKAERT et al. 2018; LI et al. 2019b). Posteriormente, os genes *txtA* e *txtB* codificam sintetases peptídicas não ribossômicas que combinam a L-fenilalanina com o 4-nitro-L-triptofano para formar o esqueleto dipeptídico cíclico da taxtomina D. A seguir, o gene *txtC* codifica uma monooxigenase do citocromo P450 que introduz dois grupos hidroxila na estrutura da taxtomina D para gerar a taxtomina A (LI et al. 2019b; JIANG et al. 2018; NATSUME et al. 2018; HEALY et al. 2002).

A expressão do *cluster* genético da taxtomina é regulado pelo gene *txtR*, que pode ser ativado por celobiose (JIANG et al. 2018), que não se limita apenas à produção de taxtomina A, mas também afeta a abundância de várias enzimas envolvidas na biossíntese de diferentes metabólitos secundários que podem estar envolvidos na virulência de *S. scabiei* (PLANCKAERT et al. 2018). Embora a taxtomina A seja considerada a principal fitotoxina produzida por linhagens fitopatogênicas de *Streptomyces*, há

outros tipos de taxtominas produzidas em pequenas quantidades por essas bactérias, como por exemplo a taxtomina C, que é um homólogo não-hidroxilado da taxtomina A (KING & CALHOUN 2009; BIGNELL et al. 2013; LIANG et al. 2019).

b) Concanamicinas

A concanamicina A foi isolada pela primeira vez de *S. diastatocromogenes* S-45, a partir de um caldo de fermentação. Posteriormente, foram relatadas as concanamicinas B e C, isoladas de uma linhagem de *Streptomyces* sp.; e concanamicina F (KINASHI et al. 1984; PATERSON et al. 2011). São modificadas por ligações no grupo hidroxila de C23 da fração do anel hemicetal e, dependendo do substituinte, será A, B, C ou F (HAYDOCK et al. 2005). Estruturalmente são caracterizadas por um anel macrolídeo tetraênico de 18 membros, que incorpora um éter metil enol, e por uma cadeia lateral p-hidroxihemicetal. As concanamicinas A, B, C e F possuem essas características e estão intimamente relacionadas a macrolídeos de 16 membros chamados bafilomicinas (KINASHI et al. 1984; HAYDOCK et al. 2005).

Quanto à produção de concanamicina por *S. scabiei*, foi verificado que essa espécie contém um cluster genético biossintético que é muito similar ao que ocorre em *S. neyagawaensis*, sugerindo que *S. scabiei* também produza concanamicinas (NATSUME et al. 2005). A produção das concanamicinas A e B em linhagens de *S. scabiei* foi confirmada a partir da extração dessas fitoxinas e testes de aplicação sobre fatias de batata, para confirmação de seu potencial em causar a sarna. Em experimentos realizados em vasos e em campo, comprovou-se a capacidade destas fitotoxinas em causar lesões profundas em tubérculos de batata (NATSUME et al. 2017; LI et al. 2019a). Em bioensaios realizados em mudas de arroz com essas duas concanamicinas, demonstrou-se que essas fitotoxinas foram capazes de inibir o crescimento radicular das plantas (NATSUME et al. 2005). Há estudos em que se demonstrou que as concanamicinas possuem atividade antifúngica e antineoplásica, e funcionam como inibidores da ATPase do tipo vacuolar, mas não possuem atividade antibacteriana (LI et al. 2019a; KINASHI et al. 1984).

Entretanto, há a necessidade de mais estudos para entender o(s) mecanismo(s) de ação das concanamicinas na patogênese da sarna da batata, uma vez que espécies como *S. turgidiscabies* parecem não produzir esses compostos (NATSUME et al. 2005).

c) FD-891

A fitotoxina FD-891 foi identificada a partir dos extratos de linhagens de *S. cheloniumii*, isoladas de batatas infectadas provenientes de diversas áreas geográficas no Japão (NATSUME et al. 2005; LI et al. 2019a). Sua fitotoxicidade foi avaliada e verificou-se que, embora sua estrutura fosse semelhante à das concanamicinas, o seu mecanismo de ação era diferente (NATSUME et al. 2005).

Essa fitoxina foi isolada pela primeira vez de *S. graminofaciens* A-8890 em 1994, e caracterizada como um antibiótico macrolídeo de 16 membros com atividade citotóxica *in vitro* contra várias linhagens de células tumorais e células de leucemia, em experimentos com camundongos, porém não foi identificada atividade antibacteriana (EGUCHI et al. 2004).

Bioensaios com tubérculos de batata apontaram que o composto fitotóxico FD-891 induziu necrose nos tubérculos e inibiu o crescimento radicular de mudas de arroz e brotos de alfafa. Essas ações se assemelham às da taxtomina A, logo FD-891 foi considerada como fitotoxina inespecífica (LI et al. 2019a). Porém, ainda não está claro se outros patógenos causadores de sarna também produzem FD-891 (BIGNELL et al. 2013).

d) Borrelidina

A borrelidina é um antibiótico macrolídeo de 18 membros, isolada pela primeira vez de *S. rochei*. Posteriormente, foi identificada em outras espécies de *Streptomyces* incluindo *S. griseus* BS1325, *S. parvulus* Tu 4055 e *S. californicus* MTCC 4401 (BHIKSHA-PATHI et al. 2010; BERGER et al. 1949). Uma linhagem fitopatogênica de *Streptomyces* denominada GK18, com capacidade de induzir lesões profundas nos tubérculos tipicamente causadas por *S. scabiei* e outras espécies produtoras de taxtomina A, foi isolada no Irã e verificou-se que essa linhagem não possuía o gene *txtA* para a produção dessa fitotoxina, porém foi isolado e identificado o macrolídeo borrelidina. Essa fitotoxina purificada foi capaz de causar nanismo severo em plantas de batata cultivadas em vasos e atrofia em mudas de rabanete (*Raphanus sativus*) (CAO et al. 2012).

A borrelidina mostrou forte atividade contra a *Phytophthora sojae*, reduzindo 94,72% das lesões em mudas de soja, sem afetar o crescimento radicular, indicando ser uma candidata promissora para novos compostos antifúngicos contra *P. sojae* (LIU et al. 2012; LIU et al. 2013). Outras atividades bioló-

gicas da borrelidina já foram relatadas, como ação antibacteriana, inibindo a treonil-tRNA sintase, anti-mitótica, antiviral, herbicida, inseticida, antitumoral e antimalária (BHIKSHAPATHI et al. 2010; NAGAMITSU et al. 2005; MATSUO et al. 2015), bem como ação fitotóxica (CAO et al. 2012; LIU et al. 2013).

e) Fridamicina E

A fridamicina E foi purificada recentemente a partir do cultivo de uma linhagem de *S. turgidiscabies* isolada de lesões necróticas em tubérculos de batata no norte da Suécia (NATSUME et al. 2018). A referida linhagem não produziu taxtomina A, mas produziu essa nova fitotoxina, porém não há relatos sobre sua via biossintética ou genes envolvidos (NATSUME et al. 2018; MATSUMOTO et al. 1991). A aplicação da fridamicina E em tubérculos de batata inibiu ou reduziu o crescimento de brotos independentemente da concentração da fitoxina. Também foram observados nos tubérculos pequenas lesões semelhantes à sarna, representando o primeiro relato de fitotoxicidade associado à fridamicina E em plantas de batata (NATSUME et al. 2018). Essa fitotoxina já havia sido isolada de um mutante de *S. parvulus* e sua atividade antibiótica relatada contra bactérias Gram-positivas (CHEN et al. 2011).

f) Coronafacoil

Recentemente, a linhagem de *S. scabiei* 87-22 apresentou potencial de produzir N-coronafacoil-l-iso-leucina (LI et al. 2019a). A capacidade de *S. scabiei* em produzir essa fitotoxina foi inicialmente descrita quando um agrupamento de genes biossintéticos previsto para produzir tais metabólitos foi identificado na sequência do genoma dessa espécie. As análises das sequências revelaram uma série de genes adicionais e grupos de genes que poderiam estar envolvidos nas interações patógeno-hospedeiro (BIGNELL et al. 2010).

A coronafacoil é uma fitotoxina não hospedeiro-específica, podendo ser produzida por diferentes bactérias fitopatogênicas incluindo vários patovares (pv) de *Pseudomonas syringae* e outras *Pseudomonas* spp. Os membros desta família de fitotoxinas são compostos por ácido coronafácico polietílico (CFA) bicíclico hidrindano à base de anel e um aminoácido ou derivado de aminoácido ligado por meio de uma amida (LI et al. 2019a; BIGNELL et al. 2010).

A maioria dos estudos sobre a bioatividade das coronafacoil descreve uma ampla gama de atividades biológicas exercidas por essas fitotoxinas em

tecidos vegetais, incluindo a indução de hipertrofia dos tecidos e clorose foliar difusa, estimulação da produção de etileno, acúmulo de antocianina, inibição da raiz, mudanças na estrutura do cloroplasto e acúmulo de inibidores de proteinases (LI et al. 2019a).

ESTRATÉGIAS DE MANEJO

Diferentes estratégias de manejo tem sido sugeridas a fim de se reduzir a incidência e severidade da sarna: (i) o plantio de cultivares resistentes à doença; (ii) a certificação de batata-semente; (iii) o tratamento dos tubérculos; (iv) a manutenção da umidade do solo para aumento da ação de microrganismos antagonistas; (v) a acidificação do solo; (vi) rotação de cultura com espécies vegetais não hospedeiras; e (vii) uso de produtos químicos e biológicos (BRAUN et al. 2017; RODRIGUES NETO et al. 2008). Entretanto, essas medidas apresentam efetividade questionável e não conclusiva, devido a fatores que podem afetar a cultura e a doença como o não conhecimento dos determinantes da patogenicidade de *Streptomyces*, a capacidade do patógeno de não incitar a resposta de defesa da planta e a suscetibilidade da cultivar plantada. Detalhes dessas alternativas de manejo e controle serão discutidas a seguir.

a) Uso de cultivares resistentes

O plantio de cultivares resistentes é apontado como o método mais eficaz no controle da sarna da batata, evitando o impacto ambiental devido ao uso prolongado de defensivos agrícolas, além de reduzir os custos de produção (DEES & WANNER 2012; WANNER & KIRK 2015; CAMARGO & BERGAMIN FILHO 1995). Os mecanismos de resistência à sarna da batata são complexos, sendo que um dos principais fatores que determinam essa resistência é a morfologia apresentada pelas lenticelas do tubérculo. Nas variedades de batata resistentes, as lenticelas são menores e com maior acúmulo de parênquima. Este fator de resistência tem relação com a quantidade de ácido clorogênico e tirosinase presentes na periderme do tubérculo, uma vez que, por ocasião de injúrias no tecido vegetal, haverá oxidação de compostos, como as quinonas, com potencial toxicológico aos microrganismos (LUTMAN 1914).

Os mecanismos e a base genética envolvidos na resistência à sarna ainda são muito discutidos. Alguns estudos genéticos indicam que múltiplos genes estão envolvidos na resistência ou

na suscetibilidade das cultivares. A resistência das plantas à sarna não parece seguir o típico modelo de resistência, não havendo evidências suficientes de expressão de genes relacionados à defesa em tubérculos com sintomas de sarna (DEES & WANNER 2012; FLINN et al. 2005).

Em testes de patogenicidade, realizados em casa de vegetação envolvendo tanto fatores ambientais quanto quantidade de inóculo de *Streptomyces*, foram verificadas variações de sintomas de sarna (de ausência à severidade máxima) em tubérculos de uma mesma planta, em um mesmo vaso. Essas variações dificultam as análises dos dados que visam à seleção de linhagens resistentes por fenotipagem e o entendimento dos mecanismos genéticos envolvidos na resistência (DEES & WANNER 2012). Clarke et al. (2019) demonstraram que as cultivares podem apresentar resistência a uma determinada espécie de *Streptomyces*, porém não são resistentes a todas as linhagens patogênicas.

O conteúdo de açúcares redutores na casca do tubérculo tem sido proposto como um mecanismo de resistência entre as cultivares, que está positivamente correlacionado com a severidade da sarna e a capacidade de glicosilação da taxtomina, inativando-a parcialmente (GOTO 1981; ACUÑA et al. 2001). A resistência das cultivares torna-se muito difícil de ser alcançada visto que a fitotoxina taxtomina A, responsável pelos sintomas da doença, não é hospedeiro específica (LORIA et al. 2006). Além disso, cultivares de batata com níveis considerados razoáveis de resistência à sarna não estão disponíveis para todas as áreas e mercados (RODRIGUES NETO et al. 2008).

No Brasil, as cultivares Àgata e Asterix, que representam 60% e 15% da produção brasileira, respectivamente, são consideradas suscetíveis à sarna da batata, assim como as cultivares Monalisa e Cupido (IMARK 2007; GARCIA 2008; FISHCER et al. 2009; HAYNES et al. 2010; NAVARRO et al. 2015). As cultivares Mondial e Voyager são consideradas resistentes à sarna da batata no Brasil, porém ocupam menos de 2% das áreas de produção na bataticultura nacional (ANDREATTE 2007; GARCIA 2008; FISHCER et al. 2009). As cultivares Mondial e Atlantic são indicadas como as mais apropriadas para plantio em regiões com histórico de sarna da batata, apresentando menor incidência da doença (GARCIA 2008).

Alguns estudos têm se mostrado promissores utilizando a taxtomina A como agente seletivo

para eliminação de progênies suscetíveis à sarna em populações de plantas geradas pelo melhoramento genético de batata (HILTUNEN et al. 2011). Há também estudos de seleção de células somáticas para isolar variantes de batata da cultivar Russet Burbank com resistência à sarna (WILSON et al. 2010). São muitos os fatores limitantes para o desenvolvimento de cultivares resistentes à sarna: (i) ausência de estudos de fisiologia, visando à resposta da planta às diferentes linhagens de *Streptomyces* e suas fitotoxinas, ou seja, estudos para comprovar se há produção de moléculas na planta que induzem a produção de compostos pela bactéria; (ii) necessidade de mapeamento de genes de resistência ou suscetibilidade para o uso em programas de melhoramento; e (iii) identificação de fontes de resistência efetivas a partir de espécies selvagens (WANNER & KIRK 2015).

O desenvolvimento de novas estratégias de controle se torna difícil devido à falta de entendimento sobre as bases genéticas e fisiológicas das diferenças na severidade da doença, observadas nas cultivares de batata. No que se refere ao patógeno, faltam estudos direcionados à compreensão das diferenças da agressividade de isolados de *Streptomyces* (DEES & WANNER 2012).

b) Batata semente certificada

Tubérculos-semente contaminados representam uma importante fonte de disseminação de espécies ou novas espécies patogênicas de *Streptomyces* para regiões até então indenes (WILSON et al. 1999). A sarna da batata foi apontada na Espanha como a doença bacteriana mais frequente em tubérculos-semente importados de países do Norte da Europa, estando em 30% dos lotes, sendo que, em 2003, 83% dos lotes importados apresentavam sintomas da doença, com lesões que cobriam mais de 50% da superfície do tubérculo (FLORES-GONZÁLEZ et al. 2008).

No Brasil, o Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) classifica linhagens de *Streptomyces* associadas à sarna da batata na categoria “Praga Não Quarentenária Regulamentada”. A Instrução Normativa (IN) nº 25 de 27 de junho de 2017, elaborada pelo MAPA, estabelece limites de tolerância das porcentagens de lesões na superfície dos tubérculos-semente a serem produzidos, importados e comercializados no país (MAPA 2018). Embora estabelecidos tais limites, essa IN não exige a identificação do agente causal e com isso não há garantias de que tubérculos-semente importados

possam estar contaminados por outras espécies de *Streptomyces* ainda não descritas no país. As medidas legais são de suma importância para a proteção fitossanitária de um país, porém a legislação vigente para o controle da sarna da batata não exige a devida identificação dos agentes causais. Côrrea et al. (2015) confirmaram a presença de *S. scabiei* em todas as regiões brasileiras produtoras de batata, como também de espécies até então não identificadas no país como *S. europaeiscabiei*, *S. caviscabiei* e *S. setonii*.

c) Tratamento de tubérculos-semente

O tratamento dos tubérculos pode ser utilizado como medida preventiva da disseminação de *Streptomyces* para outras áreas de cultivo ou de uma propagação generalizada de potenciais linhagens patogênicas presentes na superfície do tubérculo (RODRIGUES NETO et al. 2008). Fungicidas como Fluzinam, Flusulfamida, Fenpiclonil e Mancozeb proporcionaram controle em porcentagens significativas da sarna em experimentos desenvolvidos na Austrália (WILSON et al. 1999). Por outro lado, somente o fungicida Flusulfamida mostrou-se promissor em experimentos realizados na África do Sul (GOUWS 2006). Testes preliminares, em campos de produção canadenses, revelaram que tratamento de tubérculos-semente com o fungicida Fludioxonil e um biopesticida contendo *Bacillus subtilis* representaram alternativas potenciais para o manejo da sarna da batata (AL-MUGHRABI et al. 2015).

d) Umidade do solo

Uma das medidas clássicas recomendadas para a redução da sarna da batata é o aumento da irrigação principalmente no período de tuberização, pois solos úmidos propiciam elevada taxa do crescimento de microrganismos antagonistas, maior disponibilização de manganês e concentrações reduzidas de oxigênio. Essas condições desfavorecem o crescimento de espécies de *Streptomyces* fitopatogênicas, além de favorecer os agentes antagonistas, pois estes se desenvolvem mais rápido, colonizando e protegendo as lenticelas da infecção. Em condições de baixa umidade, há redução das bactérias antagonistas, normalmente presentes nas lenticelas, facilitando a colonização das espécies de *Streptomyces*. Além disso, durante o desenvolvimento dos tubérculos, solos secos tendem a sensibilizar a parede celular, causando estresse hídrico sistemático da planta, tornando-a mais predisposta às infecções (LEWIS 1971). A sarna causada por *S. europaeisca-*

biei e *S. turgidiscabies* pode ser reduzida por irrigação durante o início da formação dos tubérculos (JOHANSEN et al. 2015), porém, há relatos de maior severidade da doença com o aumento da umidade do solo (LARKIN et al. 2011; SCHOLTE & LABRUYÈRE 1985; WILSON et al. 2001). Ainda, há relatos de surtos da doença em solos úmidos e irrigados no Canadá, Europa e Israel (DOERING-SAAD et al. 1992; GOYER et al. 1996; LINDHOLM et al. 1997).

e) Acidificação do solo

A redução dos valores de pH do solo abaixo de 5,2 é uma das medidas utilizadas para o manejo da sarna causada pela espécie *S. scabiei*. Entretanto, Marques (2019) demonstrou, em experimentos em casa de vegetação, que essa espécie bacteriana foi capaz de causar sintomas em plantas cultivadas em substratos com pH 4,5. Espécies patogênicas que estão distribuídas no mundo, como *S. acidiscabies* e *S. turgidiscabies*, toleram valores baixos de pH e para esses casos essa medida de manejo não se torna eficiente (LINDHOLM et al. 1997).

O fertilizante sulfato de amônio pode ser utilizado para diminuição dos valores de pH do solo e concomitantemente pode levar ao aumento da concentração de alumínio solúvel, o que estimula o crescimento de comunidades de organismos antagonistas às espécies de *Streptomyces* patogênicas à batata. Entretanto, a eficácia desse composto depende do tipo de solo, bem como da temperatura e umidade (MIZUNO et al. 2000; STURZ et al. 2004).

Cabe ressaltar que solos mais ácidos limitam as espécies vegetais que podem ser empregadas na rotação de culturas (LAMBERT & LORIA 1989b).

f) Rotação de culturas

A rotação de culturas é uma medida importante a ser considerada no planejamento de lavouras de produção de batata, podendo ser utilizada como estratégia para reduzir a quantidade de inóculo de *Streptomyces* no solo. A rotação com cereais e gramíneas possibilitou a redução da população de *Streptomyces* e aumento da difusão de oxigênio, muito consumido pelo sistema radicular da batata (JADOSKI et al. 2009). Em estudo utilizando rotação com canola/colza combinadas e com centeio de cobertura, demonstrou-se que houve redução na severidade da sarna de 20 a 33%, quando comparada ao cultivo contínuo de batata sem cultura de cobertura (LARKIN et al. 2010). Recentemente, observou-se que a prática de rotação de culturas com a inclusão de um período de quatro meses de pousio

(pousio-arroz-batata) levou à redução dos sintomas de sarna quando comparados com outros sistemas de rotação envolvendo feijão-mungo-arroz-batata e crotalária-arroz-batata (HUNJAN & SABHIKI 2020).

É importante ressaltar que essa medida de controle nem sempre é utilizada com sucesso no manejo da sarna, pois os patógenos podem se manter por muito tempo em uma gama ampla de culturas e até mesmo no solo, sobrevivendo de forma saprofítica. Algumas culturas como beterraba, cenoura, nabo, rabanete e batata-doce são consideradas plantas hospedeiras de *Streptomyces* e não devem ser utilizadas, pois podem atuar como fontes de inóculo (RODRIGUES NETO et al. 2008).

g) Controle químico

A ocorrência da sarna da batata nas áreas de produção tem levado o produtor a procurar estratégias de controle da doença, mas a variabilidade patogênica de *Streptomyces* tem dificultado a obtenção de sucesso nos métodos empregados. Consequentemente, na maioria das vezes, o produtor acaba utilizando alternativas de aplicação de produtos químicos (D'AGOSTINO & MORANDI 2009). O controle baseado em tratamentos químicos é visto como um dos métodos mais efetivos para a sarna da batata, no entanto, nenhum produto químico com total eficácia está disponível no mercado (HOSNY et al. 2014). O emprego de controle químico de *Streptomyces* é citado em diversos trabalhos, porém, além da relação custo/benefício, os compostos químicos utilizados apresentaram variação no seu grau de eficácia (RODRIGUES NETO et al. 2008).

Um dos métodos químicos mais utilizados mundialmente no controle da sarna da batata é o tratamento do solo com quitosano antes do plantio. Desvantagens no uso dessa estratégia é que a substância é carcinogênica e pode afetar a produção, o meio ambiente e principalmente o agricultor (GOUWS 2006). É citado também que o composto lignosulfato de amônio foi capaz de reduzir a severidade da doença e a incidência da sarna em plantios comerciais na região de Ontário, Canadá (SOLTANI et al. 2002). Já foi relatado que o emprego de clorotrobenzeno diminui a incidência da doença, porém há ressalvas de que quando utilizado em altas concentrações pode acarretar a redução do tamanho dos tubérculos, afetando o rendimento (HUTCHINSON et al. 2005; WHARTON et al. 2011).

O tratamento químico de tubérculos-semente com utilização dos fungicidas Fluazinam, Flusul-

famida (em doses elevadas), Fenpiclonil, Pentaclo-ronitrobenzeno e Mancozebe apresentaram bons resultados no controle da sarna da batata (WILSON et al. 1999). O produto Frowncide®, que possui como princípio ativo o Fluazinam, causou redução dos sintomas da doença de 67% a 94% em experimentos realizados em casa de vegetação no Brasil (APPY, 2018). Em outro estudo, esse mesmo fungicida se mostrou eficaz na redução dos sintomas causados por *S. acidiscabies* em 91% em casa de vegetação e em 90% em ensaios em campos de produção com a cultivar Atlantic, no México (SANTOS-CERVANTES et al. 2017). Entretanto, a mesma prática foi empregada em experimentos de campo em outra região do México e a diminuição da severidade da doença foi de apenas 24,16% (LEYVA-MIR et al. 2014).

O Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) possui registro de 16 produtos comerciais com o princípio ativo Fluazinam, para o controle da sarna da batata (AGROFIT 2021).

h) Controle biológico

O controle biológico ou biocontrole tornou-se uma alternativa às estratégias clássicas de manejo de doenças, uma vez que é uma estratégia viável e economicamente rentável, por se tratar de um mecanismo natural. Além disso, é mais seguro quanto à saúde humana e animal, e pode contribuir na promoção de crescimento das plantas e aumento no rendimento. O uso de microrganismos antagonistas como agentes de biocontrole da sarna tem sido explorado, a fim de minimizar os prejuízos causados por *Streptomyces* spp., uma vez que podem ocorrer naturalmente no solo, na superfície de tubérculos e em lesões (COMPARONI 2015; LORANG et al. 1995; WANNER 2007).

Bactérias do gênero *Streptomyces* não fitopatogênicas são consideradas potenciais agentes de controle para os patógenos da sarna da batata devido à capacidade de produção de antibióticos e enzimas extracelulares (DOUBOUM et al. 2001; NEENO-ECKWALL et al. 2001; SCHOTTEL et al. 2001). As espécies não patogênicas *S. olivaceus* e *S. plicatus* apresentaram potencial inibitório sobre o crescimento de *S. scabiei* e *S. acidiscabies* (ZADEH et al. 2006). Observou-se, em experimentos em casa de vegetação utilizando duas linhagens de *Streptomyces* não patogênicas contra uma linhagem de *S. turgidiscabies*, uma total inibição do aparecimento de lesões nos tubérculos (HILTUNEM & KOLLONIEMI 2017). Aplicações repetidas em campo da linhagem

de *Streptomyces* 272 não patogênica resultaram na supressão de sintomas da sarna no decorrer dos anos (KOPECKY et al. 2018). Testes empregando diferentes combinações de antagonistas do gênero de *Streptomyces* em conjunto com ureia resultaram na inibição do patógeno quando comparados com ensaios realizados somente com o antagonista (OTTO-HANSON et al. 2013). Cabe salientar que, no sistema complexo de patogenicidade de *Streptomyces*, a diversidade populacional, a agressividade do patógeno, bem como a cultivar de batata podem interferir no grau de eficácia de linhagens de *Streptomyces* sp. não patogênicas como agentes de biocontrole da sarna da batata em campo (RYAN et al. 2004).

Outro gênero bacteriano empregado como agente biocontrolador é *Pseudomonas*. Em estudo realizado na Índia, observou-se aumento no rendimento das plantas de batata e diminuição na incidência da sarna devido à utilização de linhagens de *Pseudomonas* sp. como agentes de biocontrole (SINGHAI et al. 2011). Testes realizados em casa de vegetação com a utilização de linhagens de *Pseudomonas* contra *S. scabiei* resultaram na diminuição da expressão de genes relacionados à biossíntese de taxtomina (ST-ONGE et al. 2011).

Linhagens de *Bacillus* também foram utilizadas no controle de *Streptomyces* fitopatogênicas. A utilização de *Bacillus* sp. *sunhua* resultou em 75% de redução da taxa de infecção (HAN et al. 2005). Redução de 57% na severidade da doença e aumento no tamanho dos tubérculos de batata foram observados em testes utilizando a linhagem de *B. amylo-liquefaciens* BAC03 (MENG et al. 2013). Entretanto, em um outro estudo, observou-se que linhagens de *B. subtilis* apresentaram comportamentos diferentes em relação à redução dos sintomas da sarna da batata, em casa de vegetação, dependendo da linhagem de *Streptomyces* envolvida (APPY 2018).

O produto comercial Serenade®, formulado a base de *B. subtilis*, é o único produto biológico registrado para controle da sarna comum da batata (AGROFIT 2021). Esse produto apresentou efeito direto na redução dos sintomas da doença em 76%-87% e no aumento do rendimento das plantas em experimentos de casa de vegetação (APPY 2018). Além da capacidade de redução dos sintomas, esses trabalhos ressaltaram também a capacidade de *B. subtilis* interagir de forma mutualística (benéfica) com o rizoma das plantas (JAMIL et al. 2007; ARAÚJO et al. 2005).

Nos últimos anos, fungos do gênero *Trichoderma* vem sendo utilizados como agentes de biocontrole (LOBO JÚNIOR et al. 2009; JOSHI et al. 2010). As espécies mais utilizadas são *T. harzianum*, *T. virens* e *T. viride* (HERMOSA et al. 2000; SILVA & MELLO 2007). Em testes de antagonismo em casa de vegetação com a utilização de uma linhagem de *Trichoderma* sp., observou-se uma redução de 55% das lesões nos tubérculos e 85% na severidade dos sintomas causados por *Streptomyces* sp. (PORTO 2019). O uso combinado de *T. harzianum* e *B. subtilis* resultou na diminuição de 55% na incidência e de 56% na severidade da sarna da batata (YOSSEN et al. 2011).

No Brasil, de acordo com informações do MAPA, estão registrados e disponíveis para compra e venda no mercado do país sete produtos biológicos em que os ingredientes ativos são isolados de *Trichoderma* spp., porém nenhum deles está indicado para controle da sarna da batata (AGROFIT 2021).

IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES FITOPATOGÊNICAS DE *Streptomyces*

Para o desenvolvimento de uma estratégia de controle da sarna da batata é de suma importância o conhecimento das espécies patogênicas presentes na área produtora, bem como dos seus mecanismos de patogenicidade (DEES et al. 2013; DEES & WANNER 2012; FIERS et al. 2012; LORIA et al. 2006).

O conhecimento de vários aspectos referentes à sarna da batata vem aumentando, recentemente, incluindo a identificação de novas espécies fitopatogênicas e sua distribuição, métodos de detecção, mecanismos de patogenicidade e interações entre as plantas e o agente causal (LI et al. 2019a; CORRÊA et al. 2021).

As metodologias de caracterização taxonômica para a identificação de espécies de *Streptomyces* tem como base a avaliação de características morfológicas, seguidas de acordo com o ISP (*International Streptomyces Project*), com análises de coloração dos esporos e das colônias em diferentes meios de cultivo (Figura 3) e micromorfologia de hifas observada ao microscópio de luz (ML) (Figuras 4a, b, c) e ao microscópio eletrônico de varredura (MEV) (Figuras 4d, e, f) (WILLIAMS et al. 1983). Também são exigidas análises das características fisiológicas e bioquímicas envolvendo produção de pigmento escuro, crescimento em diferentes condições de temperatura e pH, tolerância a NaCl, fontes de carbono;

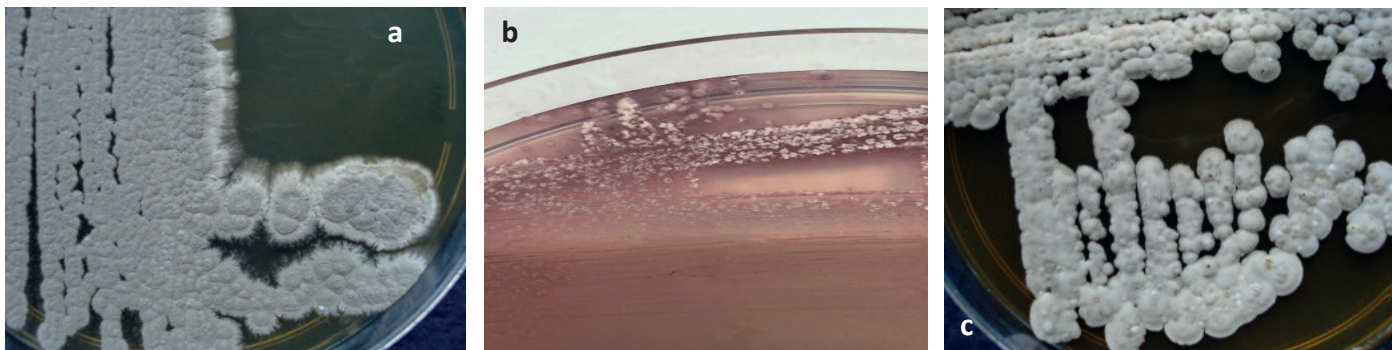


Figura 3. Caracterização morfológica de coloração de esporos. (a) cinza, (b) rosa, (c) branca. Fotos: Lucas Vitor (LBV).

ácidos graxos e conteúdo de G+C (FAUCHER et al. 1995; SHIRLING & GOTTLIEB 1966). Essas técnicas são elaboradas e demandam longo tempo de análise, sendo que nem sempre a identificação em nível de espécie é alcançada (MUN et al. 2007).

Os métodos moleculares, baseados em análises de sequências de DNA, representam um recurso com respostas em menor tempo e que oferece maior precisão e sensibilidade na identificação de microrganismos, quando comparados aos métodos convencionais de análise dos caracteres morfológicos, fisiológicos e bioquímicos. A análise da sequência do gene ribossomal 16S é um dos requisitos obrigatórios para a identificação bacteriana (KREUZE et al. 1999; ZHANG et al. 2016), mas a alta similaridade

das sequências desse gene nas espécies de *Streptomyces* limita a aplicação desta ferramenta (LABEDA et al. 2012).

A região espaçadora 16S-23S DNAr também foi avaliada como ferramenta molecular para a análise filogenética de linhagens de *Streptomyces* isoladas na Coréia do Sul, mas os resultados indicaram que esta região não pode ser utilizada devido à grande variação intraespecífica observada, com a presença de diferentes cópias com sequências distintas em uma mesma linhagem (HAIN et al. 1997; SONG et al. 2004; UEDA et al. 1999).

Uma das técnicas moleculares para identificação bacteriana denominada hibridização DNA-DNA é baseada no pareamento de dois genomas de

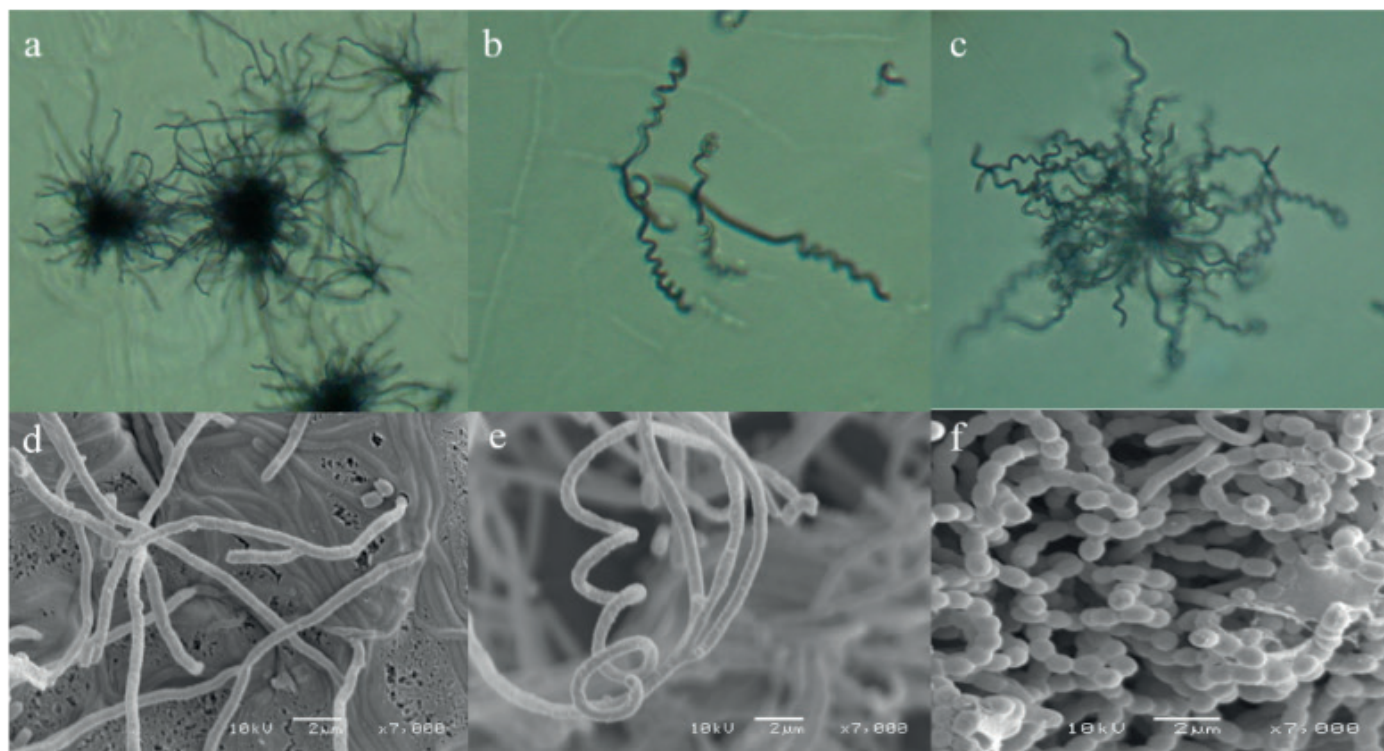


Figura 4. Caracterização morfológica de micromorfologia dos tipos de hifas observadas ao microscópio de luz (ML) (a, b, c) e ao microscópio eletrônico de varredura (MEV) (d, e, f): flexuosas (a, d), espiraladas (b, e); espiraladas em tufo (c, f). Fotos: Daniele B.A. Corrêa e Lucas Vitor (LBV).

acordo com sua homologia. No entanto, essa técnica apresenta limitações na reprodutibilidade, além de ser laboriosa e demorada. Para facilitar as comparações, uma alternativa passou a ser o sequenciamento e obtenção de dados em bases públicas de genomas (KIM et al. 2015).

Como estratégia para resolver a filogenia de linhagens relacionadas, tem se utilizado a técnica de MLSA (*Multilocus Sequence Analysis*), que é uma variação da técnica de MLST (*Multilocus Sequence Typing*) (GEVERS et al. 2005; GUO et al. 2008). A técnica de MLST envolve a análise combinada de diferentes genes *housekeeping*, geralmente 5 a 7 genes de cópia única no genoma, e sua aplicação tem sido ampla, devido ao alto poder de resolução intraespecífico (GEVERS et al. 2005; GUO et al. 2008). Atualmente, a técnica de MLSA é uma das mais empregadas para a identificação de linhagens do gênero *Streptomyces*. Os genes *housekeeping* mais comumente utilizados nessa técnica são: *atpD* (cadeia β da ATP sintase), *rpoB* (subunidade β da RNA polimerase), *recA* (recombinase A), *trpB* (subunidade β triptofano sintase) e *gyrA* (gene estrutural da subunidade β da DNA girase) (GUO et al. 2008; LABEDA 2011, CORRÊA et al. 2021).

Embora essas técnicas sejam de extrema utilidade na identificação de linhagens fitopatogênicas de *Streptomyces*, o sequenciamento do genoma passou a ser considerado requisito obrigatório em relatos de descrição de novas espécies do gênero.

PERSPECTIVAS E DESAFIOS

A sarna da batata é uma doença bacteriana considerada estética, pois os danos causados não reduzem o rendimento, mas afetam diretamente o valor comercial dos tubérculos. No Brasil, essa doença tem sido observada nas principais regiões produtoras, o que tem causado preocupação por parte dos envolvidos na cadeia produtiva da batata. O primeiro desafio encontrado nesse cenário está relacionado com as espécies de *Streptomyces* associadas à sarna. Para que uma estratégia de manejo seja bem sucedida, há necessidade do conhecimento do patógeno e, nesse sentido, há o fato de que diferentes espécies de *Streptomyces* são responsáveis pela doença. O fato de genes de patogenicidade poderem ser transmitidos, via conjugação para espécies receptoras não patogênicas, tem levado ao surgimento de espécies patogênicas e de novas espécies nos campos de produção.

Outro ponto a ser levantado está relacionado com aspectos das interações planta-patógeno. Inúmeros trabalhos mostraram que uma mesma espécie pode causar sintomas diferentes em cultivares distintas e que diferentes linhagens de uma mesma espécie do patógeno podem apresentar variações no seu grau de virulência numa mesma cultivar.

Baseado nos pontos levantados, fica claro que o maior desafio se concentra no manejo da doença. Diferentes estratégias têm sido empregadas, porém não há relatos de práticas bem sucedidas e um dos motivos se concentra no fato de que tanto produtos químicos quanto biológicos têm mostrado variação em seu grau de eficácia dependendo do campo afetado.

O fato de o sistema envolver fatores ainda não conhecidos ou pouco estabelecidos como determinantes da patogenicidade do agente causal, a habilidade do patógeno em afetar o mecanismo de resposta de defesa da planta e a suscetibilidade das cultivares plantadas tornam a sarna da batata um constante desafio para os pesquisadores. Somente novas pesquisas poderão trazer respostas mais adequadas e definitivas para um patossistema tão complexo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDEL-RAHMAN TM, KHALIL MS, MOUSSA TAA, AL-QAYSI SAAS (2012). Identification and characterization of *Streptomyces alkaliscabies* sp. nov. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 10: 476-483. (<https://doi.org/10.1234/4.2012.3422>).
- ACUÑA IA, STROBEL GA, JACOBSEN BJ, CORSINI DL (2001). Glucosylation as a mechanism of resistance to thaxtomin A in potatoes. *Plant Science* 161: 77– 88. ([https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00397-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00397-1))
- AGRIANUAL (2018). São Paulo: FNP Consultoria e Comércio.
- AGRIOS, GN (2005). *Plant pathology*. 5th Ed, Academic Press.
- AGROFIT, Sistema de Agrotóxicos Fitossanitários. (2021). Disponível em: http://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons.
- AHMAD I, SOOMRO M, KHALID S, IFTIKHAR S, MUNIR A, BURNEY K (2020). Recent distributional trends of potato diseases in Pakistan. *Pakistan Agricultural Research Council* 9: 24-26.
- AITTAMAA M, SOMERVUO P, LAAKSO I, AUVINEN P, VALKONEN JPT (2010). Microarray-based com-

- parison of genetic differences between strains of *Streptomyces turgidiscabies* with focus on the pathogenicity island. *Molecular Plant Pathology* 11: (6) 733-746. (<https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2010.00641.x>).
- AL-MUGHRABI KI, VIKRAM A, POIRIER R, JAYASURIYA K, MOREAU G (2015). Management of common scab of potato in the field using biopesticides, fungicides, soil additives, or soil fumigants. *Biocontrol Science and Technology* 26: 125-135. (<https://doi.org/10.1080/09583157.2015.1079809>).
- ANDREATTA A (2007). Variedade Caesar: Boa para o consumidor, muito boa para o produtor, ótima para a bataticultura brasileira! *Batata Show 2*: (4) 15-16.
- APPY MP (2018). Avaliação de produtos químicos e biológicos no controle da sarna da batata causada por *Streptomyces* spp. Msc Dissertation, Instituto Biológico, Campinas, Brasil.
- ARAÚJO FF, HENNING A, HUNGRIA M (2005). Phytohormones and antibiotics produced by *Bacillus subtilis* and their effects on seed pathogenic fungi and on soybean root development. *World Journal of Microbiology Biotechnology* 21: 1639-1645 (<https://doi.org/10.1007/s11274-005-3621-x>).
- BARRY S, KERS J, JOHNSON E (2012). Cytochrome P450-catalyzed L-tryptophan nitration in thaxtomin phytotoxin biosynthesis. *Nature Chemical Biology* 8: (10) 814-816 (<https://doi.org/10.1038/nchembio.1048>).
- BENCHEIKH M, SETTI B (2007). Characterization of *Streptomyces scabies* isolated from common scab lesions on potato tubers by morphological, biochemical and pathogenicity tests in Chlef region in western Algeria. *Science Technology Biotechnology* 26: 61-67.
- BERGER J, JAMPOLSKY LM, GOLDBERG MW (1949). Borrelidin, a new antibiotic with antiborrelia activity and penicillin enhancement properties. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 22: (3) 476-478.
- BHIKSHAPATHI DVRN, KUMAR YS, RAO YM, KISHAN V (2010) Borrelidin: A prospective drug. *Indian Journal of Biotechnology* 9: (1) 18-23.
- BIGNELL DRD, FRANCIS IM, FYANS JK, LORIA R (2014). Thaxtomin A production and virulence are controlled by several bld gene global regulations in *Streptomyces scabiei*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 27: 875-885. (<https://doi.org/10.1094/mpmi-02-14-0037-r>).
- BIGNELL DRD, FYANS JK, CHENG Z. (2013). Phytotoxins produced by plant pathogenic *Streptomyces* species. *Journal Applied Microbiology* 116: 223-235 (<https://doi.org/10.1111/jam.12369>).
- BIGNELL DRD, SEIPKE RF, HUGUET-TAPIA JC, CHAMBERS AH, PARRY RJ (2010). *Streptomyces scabies* 87-22 contains a coronafacic acid-like biosynthetic cluster that contributes to plant-microbe interactions. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 23: 161-175 (<https://doi.org/10.1094/MPMI-23-2-0161>).
- BISCHOFF V, COOKSON SJ, WU S, SCHEIBLE WR (2009). Thaxtomin A affects CESA-complex density, expression of cell wall genes, cell wall composition, and causes ectopic lignification in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Journal of Experimental Botany* 60: 955-965 (<https://doi.org/10.1093/jxb/ern344>).
- BONDE MR, MCINTYRE GA (1968). Isolation and biology of a *Streptomyces* sp. causing potato scab in soils below pH 5.0. *American Potato Journal* 45: 273-278 (<https://doi.org/10.1007/BF02850282>).
- BOUCHEK-MECHICHE K, GARDAN L, ANDRIVON D, NORMAND P (2006). *Streptomyces turgidiscabies* and *Streptomyces reticuliscabiei*: one genomic species, two pathogenic groups. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 56: 2771-2776 (<https://doi.org/10.1099/ijs.0.63161-0>).
- BOUCHEK-MECHICHE K, GARDAN L, NORMAND P, JOUAN B (2000). DNA relatedness among strains of *Streptomyces* pathogenic to potato in France: description of three new species, *S. europaeiscabiei* sp. nov. and *S. stelliscabiei* sp. nov. associated with common scab, and *S. reticuliscabiei* sp. nov. associated with netted scab. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 50: 91-99 (<https://doi.org/10.1099/00207713-50-1-91>).
- BUKHALID RA, CHUNG SY, LORIA R (1998). *nec1*, a gene conferring a necrogenic phenotype, is conserved in plant-pathogenic *Streptomyces* spp. and linked to a transposase pseudogene. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 11: 960-967 (<https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.10.960>).
- BRAUN S, GEVENS A, CHARKOWSKI A, ALLEN C, JANSKY S (2017). Potato common scab: A review of the causal pathogens, management practices, varietal resistance screening methods, and host resistance. *American Journal of Potato Research* 94: 283-296 (<https://doi.org/10.1007/s12230-017-9575-3>).

- CAMARGO LEA, BERGAMIN FILHO A (1995). Controle genético. In: Kimatl H, Amorim L, Bergamin Filho A, Camargo LEA, Rezende JAM. (Eds.) Manual de Fitopatologia: princípios e conceitos, Agrônômica Ceres pp. 729- 760.
- CAO Z, KHODAKARAMIAN G, ARAKAWA K, KINASHI H (2012). Isolation of Borrelidin as a Phytotoxic Compound from a Potato Pathogenic *Streptomyces* Strain. Bioscience Biotechnology Biochemistry 76: 353–357 (<https://doi.org/10.1271/bbb.110799>).
- CHAPLEAU M, GUERTIN JF, FARROKHI A, LERAT S, BURRUS V, BEAULIEU C (2016). Identification of genetic and environmental factors stimulating excision from *Streptomyces scabiei* chromosome of the toxicogenic region responsible for pathogenicity. Molecular Plant Pathology 17: 501- 509 (<https://doi.org/10.1111/mpp.12296>).
- CHATER KF (2016). Recent advances in understanding *Streptomyces* 5: 1-16 2016 (<https://doi.org/10.12688/f1000research.14299.1>).
- CHATER KF, BIRÓ S, LEE KJ, PALMER T, SCHREMPF H (2010). The complex extracellular biology of *Streptomyces*. Federation of European Microbiological Societies. Microbiology Reviews 34: 171–198 (<https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2009.00206.x>).
- CHEN Q, MULZER M, SHI P, BEUNING PJ, COATES GW, O'DOHERTY GA (2011). The new asymmetric synthesis of fridamycin E. Organic Letters 13: 6592–6595 (<https://doi.org/10.1021/ol203041b>).
- CLARKE CR, KRAMER CG, KOTHA RR, WANNER LA, LUTHRIA DL, KRAMER M (2019). Cultivar resistance to common scab disease of potato is dependent on the pathogen species. Phytopathology 109: 1544-1554 (<https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-18-0368-R>).
- CLARKE CR, TEGG RS, THOMPSON HK, FREDERICK C, HAYNES KG, KRAMER M, WILSON CR (2020). Low-dose foliar treatments of the auxin analog 2, 4-D reduce potato common scab and powdery scab for multiple potato cultivars and enhance root development. Crop Protection (<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105208>).
- COMPARONI R (2015). Caracterização da diversidade genética de linhagens de *Streptomyces scabiei* e avaliação do potencial antagônico de microorganismos no controle da sarna da batata. Msc Dissertation. Instituto Biológico, São Paulo, Brasil.
- CORRÊA DBA (2011). Caracterização morfológica, patogênica e molecular de linhagens de *Streptomyces* associadas à sarna da batata de diferentes regiões produtoras do Brasil. Msc Dissertation. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil.
- CORRÊA DBA, SALOMÃO D, RODRIGUES-NETO J, HARAKAVA R, DESTÉFANO SAL (2015). Application of PCR-RFLP technique to species identification and phylogenetic analysis of *Streptomyces* associated with potato scab in Brazil based on partial *atpD* gene sequences. European Journal of Plant Pathology 142: 1-12 (<https://doi.org/10.1007/s10658-014-0584-5>).
- CORRÊA DBA, AMARAL DT, SILVA MJ, DESTEFANO SAL (2021). *Streptomyces brasilscaibiei*, a new species causing potato scab in south Brazil. Antonie van Leeuwenhoek preprint (anto-d-18-00355R1) 114:913-931 (<https://doi.org/10.1007/s10482-021-01566-y>).
- CULLEN DW, LEES AK (2007). Detection of the *nec1* virulence gene and its correlation with pathogenicity in *Streptomyces* species on potato tubers and in soil using conventional and real-time PCR. Journal of Applied Microbiology 102: 1082-1097 (<https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2006.03146.x>).
- D'AGOSTINO F, MORANDI MAB (2009). Análise da viabilidade comercial de produtos à base de *Bacillus subtilis* e *Bacillus pumilus* para o controle de fitopatógenos no Brasil. Biocontrole de doenças de plantas: uso e perspectivas 299-316.
- DEES MW, SLETTEN A, HERMANSEN A (2013). Isolation and characterization of *Streptomyces* species from potato common scab lesions in Norway. Plant Pathology 62: 217-225 (<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2012.02619.x>).
- DEES MW, WANNER LA (2012). In search of better management of potato common scab. Potato Research 55: 249–268 (<https://doi.org/10.1007/s11540-012-9206-9>).
- DIPPENAAR BJ (1933). Environmental and control studies of the common scab disease of potatoes caused by *Actinomyces scabies* (Thaxt.) Guss Union of South Africa, Department of Agriculture Science Bulletin 136: 1- 78.
- DOERING-SAAD C, KÄMPFER P, MANULIS S, KRITZMAN G, SCHNEIDER J, ZAKRZEWSKA-CZERWINSKA J, SCHREMPF H, BARASH I (1992). Diversity among *Streptomyces* strains causing potato scab. Applied and Environmental Microbiology 58: 3932-3940 (<https://doi.org/10.1128/AEM.58.12.3932-3940.1992>).

- DOUMBOU CL, SALOVE MKH, CRAWFORD DL, BEAULIEU C (2001). Actinomycetes, promising tools to control plant diseases and to promote plant growth. *Phytoprotection* 82: 85–102 (<https://doi.org/10.7202/706219ar>).
- DUKE SO, DAYAN FE (2011). Modes of action of microbially-produced phytotoxins. *Toxins* 3: 1038–1064 (<https://10.3390/toxins3081038>).
- EGUCHI T, YAMAMOTO K, MIZOUE K, KAKINUMA K (2004). Structure Revision of FD-891, a 16-Membered Macrolide Antibiotic. *The Journal of Antibiotics* 57: 156-157 (<https://10.7164/antibiotics.57.156>).
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAOSTAT database, 2018 (<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>).
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. Why potato? (2008) (<http://www.fao.org/potato-2008/en/aboutiyp/index.html>).
- FAUCHER E, OTRYSCO B, PARADIS E, HODGE NC, STALL RE, BEAULIEU C (1993). Characterization of *Streptomyces* causing russet scab in Quebec. *Plant Disease* 77: 1217-1220 (<https://10.1094/PD-77-1217>).
- FAUCHER E, PARADIS E, GOYER C, HODGE NC, HOGUE R, STALL RE, BEAULIEU C (1995). Characterization of *Streptomyces* causing deep-pitted scab of potato in Québec, Canada. *International Journal of Systematic Bacteriology* 45: 222-225 (<https://doi.org/10.1099/00207713-45-2-222>).
- FAUCHER E, SAVARD T, BEAULIEU C (1992). Characterization of actinomycetes isolated from common scab lesions on potato tubers. *Canadian Journal of Plant Pathology* 14: 197–202 (<https://10.1080/07060669209500874>).
- FIERS M, EDEL-HERMANN V, CHATOT C, HINGRAT YL, LABOUVETTE C, STEINBERG C (2012). Potato soil-borne diseases. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 93-132 (<https://doi.org/10.1007/s13593-011-0035-z>).
- FISCHER IH, TEIXEIRA APM, TOFFANO L, GARCIA EO (2009). Reação de cultivares de batata a *Streptomyces scabies*, agente causal da sarna comum profunda. *Summa Phytopathologica* 35: 219-222 (<https://doi.org/10.1590/S0100-54052009000300010>).
- FLINN B, ROTHWELL C, GRIFFITHS R, LAGUE M, DEKOEYER D, SARDANA R, AUDY P, GOYER C, LI XQ, WANG-PRUSKI G, REGAN S (2005). Potato expressed sequence tag generation and analysis using standard and unique cDNA libraries. *Plant Molecular Biology* 59: 407–433 (<https://10.1007/s11103-005-0185-y>).
- FLORES-GONZÁLEZ R, VELASCO I, MONTES F (2008). Detection and characterization of *Streptomyces* causing potato common scab in Western Europe. *Plant Pathology* 57: 162-169 (<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01734.x>).
- GARCIA EO (2008). Resistência de cultivares de batata (*Solanum tuberosum*) à sarna comum (*Streptomyces* spp.) e mecanismo de ação da fitotoxina taxtomina A em sorgo (*Sorghum bicolor*): aspectos bioquímicos e ultraestruturais. Msc Dissertation. Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz, Piracicaba, Brasil.
- GEVERS D, COHAN FM, LAWRENCE JG, SPRATT BG, COENYE T, FEIL EJ, STACKEBRANDT E, VAN de PEER YV, VANDAMME P, THOMPSON FL, SWINGS J (2005). Opinion: Re-evaluating prokaryotic species. *Nature Reviews Microbiology* 3: 733-739.
- GONG C, YANG MP, YU DC, DU WF, SONG SW, WANG RX, JIANG SY (2017). First report of *Streptomyces caviscabies* causing common scab on potato in China. *Plant Disease* 101: 1316-1316 (<https://doi.org/10.1094/PDIS-11-16-1608-PDN>).
- GOTO K (1981). The relationship between common scab severity and reducing sugar contents in the peel of potato tubers. *Potato Research* 24: 171–176 (<https://doi.org/10.1007/BF02356237>).
- GOUWS R (2006). Etiology and integrated control of common scab on seed potatoes in South Africa. MSc Dissertation, University of Pretoria, África do Sul.
- GOYER C, BEAULIEU C (1997). Host range of streptomycete strains causing common scab. *Plant Disease* 81: 901-904 (<https://doi.org/10.1094/PDIS.1997.81.8.901>).
- GOYER C, FAUCHER E, BEAULIEU C (1996). *Streptomyces caviscabies* sp. nov., from deep-pitted lesions in potatoes in Québec, Canada. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 46: 635-639 (<https://doi.org/10.1099/00207713-46-3-635>).
- GUO Y, ZHENG W, RONG X, HUANG YA (2008). Multilocus phylogeny of the *Streptomyces griseus* 16S rRNA gene clade: use of multilocus sequence analysis for streptomycete systematic. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 58:149-159 (<https://10.1099/ij.s.0.65224-0>).

- HAIN T, WARD-RAINEY N, KROPPESTEDT RM, STACKEBRANDT E, RAINEY FA (1997). Discrimination of *Streptomyces albidoflavus* strains based on the size and number of 16S-23S ribosomal DNA intergenic spacers. *International Journal of Systematic Bacteriology* 47: 202-206 (<https://0.1099/00207713-47-1-202>).
- HAN JS, CHENG JH, YOON TM, SONG J, RAJKARNIKAR A, KIM WG, YOO ID, YANG YY (2005). Biological control agent of common scab disease by antagonistic strain *Bacillus* sp. sunhua. *Journal of Applied Microbiology* 99: 213-221 (<https://10.1111/j.1365-2672.2005.02614.x>).
- HARRISON MD (1962). Potato russet scab, its cause and factors affecting its development. *American Potato Journal* 39: 368-387 (<https://doi.org/10.1007/BF02861618>).
- HAYDOCK SF, APPELYARD NA, MIRONENKO T, LESTER J, SCOTT N, LEADLAY PF (2005). Organization of the biosynthetic gene cluster for the macrolide concanamycin A in *Streptomyces neyagawaensis* ATCC 27449. *Microbiology* 151: (10) 3161-3169 (<https://10.1099/mic.0.28194-0>).
- HAYNES KG, WANNER LA, THILL CA (2010). Common Scab Trials of Potato Varieties and Advanced Selections at Three U.S. Locations. *American Journal of Potato Research* 87: 261-276 (<https://10.1007/s12230-010-9132-9>).
- HEALY FG, KRASNOFF SB, WACH M, GIBSON DM, LORIA R. (2002) Involvement of a Cytochrome P450 Monooxygenase in Thaxtomin A biosynthesis by *Streptomyces acidiscabies*. *Journal of Bacteriology* 184: (7) 2019-2029 (<https://doi.org/10.1128/JB.184.7.2019-2029.2002>)
- HERMOSA MR, GRONDONA I, ITURRIGA EA, DIAZ-MINGUEZ JM, CASTRO C, MONTE E, GARCIA-ACHA I (2000). Molecular characterization and identification of biocontrol isolates of *Trichoderma* spp. *Applied and Environmental Microbiology* (<https://10.1128/aem.66.5.1890-1898.2000>).
- HILTUNEN LH, ALANEN M, LAAKSO I, KANGAS A, VIRTANEN E, VALKONEN JPT (2011) Elimination of common scab sensitive progeny from a potato breeding population using thaxtomin A as a selective agent. *Plant Pathology* 60: 426-435 (<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02386.x>)
- HILTUNEN, LH, VALKONEN JPT (2017). Alternative methods for control of potato common scab. MTT Agrifood Research Finland. PTDW Hamar Norway 16-18 (<https://dokument.pub/alternative-methods-for-control-of-potato-common-scab-flip-book-pdf.html>)
- HORINOUCHI SA (2002). Microbial hormone, a-factor, as a master switch for morphological differentiation and secondary metabolism in *Streptomyces griseus*. *Frontiers in Bioscience* 7: 2045-2057 (PMID: 12165483).
- HOSNY M, ABO-ELYOUS KAM, ASRAN MR, SAEAD FA (2014). Chemical control of potato common scab disease under field conditions. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 47: 2193- 2199. (<https://doi.org/10.1080/03235408.2013.870375>).
- HUGUET-TAPIA JC, BADGER JH, LORIA R, PETTIS GS (2011). *Streptomyces turgidiscabies* Car8 contains a modular pathogenicity island that shares virulence genes with other actinobacterial plant pathogens. *Plasmid* 65: 118-124 (<https://10.1016/j.plasmid.2010.11.002>).
- HUGUET-TAPIA JC, BIGNELL DR, LORIA R (2014). Characterization of the integration and modular excision of the integrative conjugative element PAISt in *Streptomyces turgidiscabies* Car8. *PLoS ONE* 9:1-12 (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099345>).
- HUNJAN MS, SABHIKHI HS (2020). Designing a crop rotation strategy to manage *Streptomyces scabies* causing potato scab in north India. *Journal of Phytopathology* 168: 469-477 (<https://doi.org/10.1111/jph.12911>).
- HUTCHINSON PJS, HANCOCK DM, BEUTLER BR (2005). Efficacy of reduced sulfentrazone rates applied preemergence with metribuzin in potato (*Solanum tuberosum*). *Weed Technology* 19: 954-958 (<https://doi.org/10.1614/WT-04-301R.1>).
- IMARK M (2007). Produção de Batata na Região de São Mateus do Sul. *Batata Show* 7: 10
- JADOSKI SM, MAGGI ASL, BRUNETTA L, WAZNE R (2009). Sucessão de culturas na fitossanidade e produtividade da cultura da batata (*Solanum tuberosum* L.). *Pesquisa Aplicada & Agrotecnologia* 2: 161-166 (<https://revistas.unicentro.br/index.php/repaa/article/viewFile/444/603>)
- JAMIL B, HASAN F, HAMEED A (2007). Isolation of *Bacillus subtilis* MH-4 from soil and its potential of polypeptidic antibiotic production. *Pakistan Journal of Pharmacy Science* 20: 26-31 (PMID: 17337424).
- JANSKY S, DOUCHES D, HAYNES K (2017). Germ-

- plasm release: three tetraploid potato clones with resistance to common scab. *American Journal of Potato Research* 95: 178–182 (<https://doi.org/10.1007/s12230-017-9624-y>).
- JIANG G, ZHANG Y, MAGAN M P, ZHANG P, ZUO R, ZHANG Y, KALLIFIDAS D, TIEU AM, LUESCH H, LORIA R, DING Y (2018). High- yield production of herbicidal thaxtomins and analogs in a non-pathogenic *Streptomyces* strain. *Applied. Environment Microbiology* 84: 164- 172, 2018 (<https://10.1128/AEM.00164-18>).
- JOHANSEN TJ, DEES MW, HERMANSEN A (2015). High soil moisture reduces common scab caused by *Streptomyces turgidiscabies* and *Streptomyces europaeiscabiei* in potato. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B— Soil & Plant Science* 65: 193-198 (<https://doi.org/10.1080/09064710.2014.988641>).
- JOSHI BB, BHATT RP, BAHUKHANDI D (2010). Antagonistic and plant growth activity of *Thichoderma* isolates of Western Himalayas. *Journal of Environmental Biology*. (PMID: 21506476).
- KALANTAR ZADEH M, SHAHIDI BONJAR G, RASHID FARROKHI P, GHASEMI A, AGHIGHI S, MAHDAVI M (2006). Antagonistic potential of two native *Streptomyces* strains in biocontrol of the major causals of common scab of potato in Iran. *Asian Journal of Plant Science* 5: 5–8 (Record Number: 20063045790).
- KAUR AS, SINGH N, RAINA S, SINGH D (2018). Biological approach for management of *Streptomyces setonii* causing common scab of potato. *Agricultural Research Journal* 55: 104-112 (<http://dx.doi.org/10.5958/2395-146X.2018.00017.0>).
- KERS JA, CAMERON KD, JOSHI MV, BUKHALID RA, MORELLO JE, WACH AJ, GIBSON DM, LORIA R (2005). A large, mobile pathogenicity island confers plant pathogenicity on *Streptomyces* species. *Molecular Microbiology* 55: 1025- 1033 (<https://10.1111/j.1365-2958.2004.04461.x>).
- KHATRI BB, TEGG RS, BROWN PH, WILSON CR (2011). Temporal association of potato tuber development with susceptibility to common scab and *Streptomyces scabiei* induced responses in the potato periderm. *Plant Pathology* 60: 1-11 (<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2011.02435.x>).
- KIM JS, PARK DH, LIM CK, CHOI YC, HANHM HI, CHO WD (1998). Potato common scab by *Streptomyces turgidiscabies*. *Korean Journal of Plant Pathology* 14: 551-554.
- KIM M, OH H-S, PARK S-C, CHUN J (2015). Towards a taxonomic coherence between average nucleotide identity and 16S rRNA gene sequence similarity for species demarcation of prokaryotes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 64: 346-351 (<https://10.1099/ijs.0.059774-0>).
- KINASHI H, SOMENO K, SAKAGUCHI K (1984). Isolation and characterization of concanamycin A, B and C. *The Journal of Antibiotics* 37: (11) 1333-1343 (<https://10.7164/antibiotics.37.1333>).
- KING RR, CALHOUN LA (2009). The thaxtomin phyto-toxins: sources, synthesis, biosynthesis, biotransformation and biological activity. *Phytochemistry* 70: 833 – 841 (<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.04.013>).
- KING RR, LAWRENCE CH, CLARK MC, CALHOUN LA (1989). Isolation and characterization of phyto-toxins associated with *Streptomyces scabies*. *Chemical Community* 13: 849-850 (<https://doi.org/10.1039/C39890000849>).
- KOPECKY J, SAMKOVA Z, SARIKHANI E, KYSELKOVÁ M, OMEKKA M, KRISTUFEK V, SAGOVA-MARECKOVA M (2018). The effect of susceptible and resistant potato cultivars on bacterial communities in the tuberosphere of potato in soil suppressive or conducive to common scab disease. *bioRxiv* (<https://doi.org/10.1101/340257>).
- KREUZE JF, SUOMALAINEN S, PAULIN L, VALKONEN JPT (1999). Phylogenetic analysis of 16S rRNA genes and PCR analysis of the nec1 gene from *Streptomyces* spp. causing common scab, pitted scab, and netted scab in Finland. *Phytopathology* 89: 462-469 (<https://10.1094/PHYTO.1999.89.6.462>).
- KRITZMAN G, SHANI-KAHANI A, KIRSHNER B, RIVEN Y, BAR Z, KATAN J, GRINSTEIN A (1996). Pod wart disease of peanut. *Phytoparasitica* 24: 293-304 (<https://doi.org/10.1007/BF02981412>).
- KUMAR RR, JADEJA VJ (2016) Isolation of Actinomycetes: A Complete Approach. *International Journal of Current. Microbiology Applied Science* 5: 606–618 (<https://10.20546/ijcmas.2016.505.062>).
- LABEDA DP (2011). Multilocus sequence analysis of phytopathogenic species of the genus *Streptomyces*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 61: 2525–2531 (<https://doi.org/10.1099/ijs.0.028514-0>).
- LABEDA DP, GOODFELLOW M, BROWN R, WARD AC, LANOOT B, VANNCANNEYT M, SWINGS J, KIM SB,

- LIU Z, CHUN J, TAMURA T, OGUCHI A, KIKUCHI A, KIKUCHI A, NISHII T, TSUJI K, YAMAGUCHI Y, TASE A, TAKAHASHI M, SAKANE T, SUZUKI KI, HATANO K (2012) Phylogenetic study of the species within the family Streptomycetaceae. *Antonie Van Leeuwenhoek* 101: 73-104 (<https://doi.org/10.1007/s10482-011-9656-0>).
- LAMBERT DH, LORIA R (1989a). *Streptomyces scabies* sp. nov., nom. rev. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 39: 387-392 (<https://doi.org/10.1099/00207713-39-4-387>).
- LAMBERT DH, LORIA R (1989b). *Streptomyces acidiscabies* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 39: 393-396 (<https://doi.org/10.1099/00207713-39-4-393>).
- LAPAZ MI, HUGUET-TAPIA JC, SIRI MI, VERDIER E, LORIA R, PIANZZOLA MJ (2017). Genotypic and phenotypic characterization of *Streptomyces* species causing potato common scab in Uruguay. *Plant Disease* 101: 1362-1372 (<https://doi.org/10.1094/PDIS-09-16-1348-RE>).
- LARKIN RP, GRIFFIN TS, HONEYCUTT CW (2010). Rotation and cover crop effects on soilborne potato diseases, tuber yield, and soil microbial communities. *Plant Disease* 94: 1491-1502 (<https://doi.org/10.1094/PDIS-03-10-0172>).
- LARKIN RP, HONEYCUTT CW, GRIFFIN TS, OLANYA OM, HALLORAN JM, HE Z (2011). Effects of different potato cropping system approaches and water management on soilborne diseases and soil microbial communities. *Phytopathology* 101: 58-67 (<https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-10-0100>).
- LEIMINGER J, FRANK M, WENK C, POSCHENRIEDER G, KELLERMANN A, SCHWARZFISCHER A (2013). Distribution and characterization of *Streptomyces* species causing potato common scab in Germany. *Plant Pathology* 62: 611-623 (<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2012.02659.x>).
- LERAT S, BEAUNOIR AMS, BEAULIEU C (2009). Genetic and physiological determinants of *Streptomyces scabies* pathogenicity. *Molecular Plant Pathology* 10: 579-585 (<https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2009.00561.x>).
- LEWIS BG (1971). Effects of water potential on the infection of potato tubers by *Streptomyces scabies* in soils. *Annals of Applied Biology* 66: 83-88 (<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1970.tb04605.x>).
- LEYVA-MIR SJ, GARAY-LIZARRAGA F, ALVARADO-GOMEZ OG, CASTILLO-MARQUEZ LE, TOVAR-PEDRAZA JM (2014). Detección y control de *Streptomyces scabies* en tubérculos de papa (*Solanum tuberosum* L.) en el valle del Mayo, Sonora, México. *Chilean Journal of Agriculture & Animal Science* 30: 5-13.
- LI Y, LIU J, DÍAZ-CRUZ G, CHENG Z, BIGNELL DR (2019a). Virulence mechanisms of plant-pathogenic *Streptomyces* species: an updated review. *Microbiology* 165: 1025-1040 (<https://doi.org/10.1099/mic.0.000818>).
- LI Y, LIU J, ADEKUNLE D, BOWN L, TAHLAN K, BIGNELL DR (2019b). TxtH is a key component of the thaxtomin biosynthetic machinery in the potato common scab pathogen *Streptomyces scabies*. *Molecular Plant Pathology* 20: 10 (<https://doi.org/10.1111/mpp.12843>).
- LIANG F, LIN R, YAO Y, XIAO Y, ZHANG M, SHI C, HE X, ZHOU B, WANG B (2019). Systematic Identification of Pathogenic *Streptomyces* sp. AMCC400023 That Causes Common Scab and Genomic Analysis of Its Pathogenicity Island. *Phytopathology* 109: 1115-1128 (<https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-18-0266-R>).
- LIN YS, KIESER HM, HOPWOOD DA, CHEN CW (1993). The chromosomal DNA of *Streptomyces lividans* 66 is linear. *Molecular Microbiology* 10: 923-933 (<https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.1993.tb00964.x>).
- LINDHOLM P, KORTEMA H, KOKKOLA M, HAAHTELA K, SALKINOJASALONEN M, VALKONEN JPT (1997). *Streptomyces* spp. isolated from potato scab lesions under Nordic conditions in Finland. *Plant Disease* 81: 1317-1322.
- LIU CX, WANG XJ, YAN YJ, WANG XJ, ZHANG B, ZHANG J, XIANG WS (2013). *Streptomyces heilongjiangensis* sp. nov., a novel actinomycete that produces borrelidin isolated from the root surface of soilbean [*Glycine max* (L.) Merr]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 63: 1030-1036 (<https://doi.org/10.1099/ijs.0.041483-0>).
- LIU CX, ZHANG J, WANG XJ, QIAN PT, WANG JD, GAO YM, YAN YJ, ZHANG SZ, XU PF, LI WB, XIANG WS (2012). Antifungal Activity of Borrelidin Produced by a *Streptomyces* Strain Isolated from Soybean. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 60: (5) 1251-1257 (<https://doi.org/10.1021/jf2044982>).
- LIU Z, SHI Y, ZHANG Y, ZHOU ZO, LU Z, LI W, HUANG Y, RODRIGUEZ C, GOODFELLOW M (2005) Classi-

- fication of *Streptomyces griseus* (Krinsky 1914) Waksman and Henrici 1948 and related species and the transfer of 'Microstreptospora cinerea' to the genus *Streptomyces* as *Streptomyces yanii* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 55: 1605-1610 (<https://doi.org/10.1099/ijms.0.63654-0>).
- LOBO JÚNIOR M, GERALDINE AM, CARVALHO DD (2009). Controle biológico de patógenos habitantes do solo com *Trichoderma* spp., na cultura do feijoeiro comum: Embrapa Arroz e Feijão. Santo Antônio de Goiás, GO. Embrapa Arroz e Feijão.
- LOCCI R (1994). Actinomycetes as plant pathogens. *European Journal of Plant Pathology* 100: 179–200 (<https://doi.org/10.1007/BF01876235>).
- LORANG JM, LIU D, ANDERSON NA, SCHOTTEL JL (1995). Identification of potato scab inducing and suppressive species of *Streptomyces*. *Phytopathology* 85: 261- 268 (<https://10.1094/Phyto-85-261>).
- LORIA R, BIGNELL DRD, MOLL S, HUGUET-TAPIA JC, JOSHI MV, JOHNSON EG, SEIPKE RF, GIBSON DM (2003). Thaxtomin biosynthesis: the path to plant pathogenicity in the genus *Streptomyces*. *Antonie van Leeuwenhoek* 94: 3- 10 (<https://doi.org/10.1007/s10482-008-9240-4>).
- LORIA R, BUKHALID RA, FRY BA, KING RR (1997). Plant pathogenicity in the Genus *Streptomyces*. *Plant Disease* 81: (8) 836-846 (<https://doi.org/10.1094/PDIS.1997.81.8.836>).
- LORIA R, KERS J, JOSHI M (2006). Evolution of plant pathogenicity in *Streptomyces*. *Annual Review of Phytopathology* 44: 469-487 (<https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.032905.091147>).
- LUTMAN BF (1914). Potato scab. Vermont Agricultural Experiment Station 1073.
- LYSENKO YN, PLUZHNIKOVA IA (2005) System of potato protection from diseases with the use of biological control agents. *Kartof. Ovoshchi* 3:28–29.
- MANZER FE, MCINTYRE GA, MERRIAM DC (1977). A new potato scab problem in Maine. *Life Sciences and Agriculture Experiment Station Technical Bulletin* 85: 1-27.
- MAPA, Brasil. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (2018). Instrução Normativa Conjunta nº 25 de 27 de junho de 2017. Estabelecer as Normas para a Produção e a Comercialização de Material de Propagação de Batata (*Solanum tuberosum* L.) e os seus padrões, com validade em todo o território nacional, visando à garantia de sua identidade e qualidade. Brasília, DF, Processo nº 21000.006442/2018-77.
- MARQUES HMC (2019) Avaliação do efeito do ph do solo e irrigação na incidência e severidade da sarna da batata causada por *Streptomyces* spp. Msc Dissertation, Instituto Biológico, Campinas, Brasil.
- MATSUMOTO T, JONA H, KATSUKI M, SUZUKI K (1991). Efficient method for introducing vineomycin-fridamycin-type side chain. *Total synthesis of fridamycin E*. *Tetrahedron Letters* 32: 5103–5106 ([https://doi.org/10.1016/S0040-4039\(00\)93439-7](https://doi.org/10.1016/S0040-4039(00)93439-7)).
- MATSUO H, KONDO Y, KAWASAKI T, TOKUYAMA S, IMAMURAA N (2015). Borrelidin Isolated from *Streptomyces* sp. Inhibited Adipocyte Differentiation in 3T3-L1 Cells via Several Factors Including GATA-Binding Protein 3. *Biology. Pharmacy Bulletin* 38: 1504–1511 (<https://doi.org/10.1248/bpb.15-00257>).
- MAYFIELD CI, WILLIAMS ST, RUDDICK SM, HATFIELD HL (1972). Studies on the ecology of actinomycetes in soil. iv. Observations on the form and growth of *Streptomyces* in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 4: 79- 91 ([https://doi.org/10.1016/0038-0717\(72\)90045-4](https://doi.org/10.1016/0038-0717(72)90045-4)).
- MENG Q, HANSON LE, DOUCHES D, HAO JJ (2013). Managing scab disease of potato and radish caused by *Streptomyces* spp. using *Bacillus amyloliquefaciens* BAC03 and other biomaterials. *Biological Control* 67: 373-379 (<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.09.009>).
- MILLARD WA, BURR SA (1926) Study of twenty-four strains of Actinomyces and their relation to types of common scab of potato. *Annals of Applied Biology* 13: 580- 644 (<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1926.tb04299.x>).
- MIYAJIMA K, TANAKA F, TAKEUCHI T, KUNINAGA S (1998). *Streptomyces turgidiscabies* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology* 48: 495-502 (<https://doi.org/10.1099/00207713-48-2-495>).
- MIZUNO N, YOSHIDA H, TADANO T (2000). Efficacy of Single Application Ammonium Sulfate in Suppressing Potato Common Scab. *Soil Science and Plant Nutrition* 46: 611-616 (<https://doi.org/10.1080/00380768.2000.10409126>).
- MUN H-S, OH E-J, KIM H-J, LEE K-H, KOH Y-H, KIM C-J, HYUN JW, KIM BJ (2007). Differentiation of *Streptomyces* spp. which cause potato scab disease on the basis of partial *rpoB* gene sequences. *Systematic and Applied Microbiology* 30: 401-407

- (<https://doi.org/10.1016/j.syapm.2007.01.003>).
- NAGAMITSU T, HARIGAYA Y, OMURA S (2005). Total synthesis of Borrelidin. Proceeding of the Japan Academy 81: 244 - 256 (<https://doi.org/10.1021/ol049356w>).
- NATSUME M, TASHIRO N, DOI A, NISHI Y, KAWAIDE H (2017). Effects of concanamycins produced by *Streptomyces scabies* on lesion type of common scab of potato. Journal of Genetics Plant Pathology 83: 78–82 (<https://doi.org/10.1007/s10327-017-0696-9>).
- NATSUME M, KOMIYA M, KOYANAGI F, TASHIRO N, KAWAIDE H, ABE H (2005). Phytotoxin produced by *Streptomyces* sp. causing potato russet scab in Japan. Journal of Genetics Plant Pathology 71: 364–369 (<https://doi.org/10.1007/s10327-005-0211-6>).
- NATSUME M, NAGAGATA A, AITAMAA M, OKANIWA N, SOMERVUO P (2018). Phytotoxin produced by the netted scab pathogen, *Streptomyces turgidiscabies* strain 65, isolated in Sweden. Journal of Genetics Plant Pathology 84: 108–117 (<https://doi.org/10.1007/s10327-018-0765-8>).
- NAVARRO FM, KYLE TR, BANKS E (2015). Strategies for selecting stable common scab resistant clones in a potato breeding program. American Journal of Potato Research: an Official Publication of the Potato Association of America 92: 326-338 (<https://doi.org/10.1007/s12230-015-9435-y>).
- NEENO-ECKWALL EC, KINKEL LL, SCHOTTEL JL (2001). Competition and antibiosis in the biological control of potato scab. Canadian Journal of Microbiology 47: 332-340 (<https://doi.org/10.1139/w01-010>).
- ONIKI M, SUZUI T, ARAKI T, SONODA R, CHIBA T, TAKEDA T (1986). Causal agent of russett scab of potato. Bulletin of Natural Inst Agro Environmental Science 2: 45– 59 (<https://doi.org/10.1007/BF02861618>).
- OTTO-HANSON LK, GRABAU Z, ROSEN C, SALOMON CE, KINKEL LL (2013). Pathogen variation and urea influence selection and success of *Streptomyces* mixtures in biological control. Phytopathology 103: 34-42 (<https://doi.org/10.1094/PHYTO-06-12-0129-R>).
- PARK DH, KIM JS, KWON SW, WILSON C, YU YM, HUR JH, LIM CK (2003). *Streptomyces luridiscabiei* sp. nov., *Streptomyces puniscabiei* sp. nov. and *Streptomyces niveiscabiei* sp. nov., which cause potato common scab disease in Korea. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 53: 2049- 2054 (<https://doi.org/10.1099/ijs.0.02629-0>).
- PATERSON I, STEADMAN NEÉ DOUGHTY VA, MCLEOD MD, TRIEELMANN T (2011). Stereocontrolled total synthesis of (+)-concanamycin F: the strategic use of boron-mediated aldol reactions of chiral ketones. Tetrahedron 67: 10119-10128.
- PERSON LH, MARTIN WJ (1940). Soil rot of sweet potatoes in Louisiana. Phytopathology 30: 913-926.
- PLANCKAERT S, JOURDAN S, FRANCIS IM, DEFLANDRE B, RIGALI S, DEVREESE B (2018). Proteomic Response to Thaxtomin Phytotoxin Elicitor Cellobiose and to Deletion of Cellulose Utilization Regulator CebR in *Streptomyces scabies*. Journal of Proteome Research 17: 3837–3852 (<https://doi.org/10.1021/acs.jproteome.8b00528>).
- PORTO JS (2019). Controle da sarna comum da batata por microrganismos antagonísticos. PhD Thesis, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil.
- RODRIGUES NETO J, DESTÉFANO SAL, SHIMOYAMA NY (2008). A sarna da batata causada por *Streptomyces* spp. Publicação Técnica ABBA.
- RYAN AD, KINKEL LL, SCHOTTEL L (2004). Effect of pathogen isolate, potato cultivar, and antagonist strain on potato scab severity and biological control. Biocontrol Science and Technology 14: 301-311 (<https://doi.org/10.1080/09583150410001665187>).
- SANTOS-CERVANTES ME, FELIX-GASTELUM R, HERRERARODRÍGUEZ G, ESPINOZA-MANCILLAS MG, MORA-ROMERO AG, LEYVA-LÓPEZ NE (2017). Characterization, pathogenicity and chemical control of *Streptomyces acidiscabiei* associated to potato common scab. American Journal of Potato Research 94: 14-25 (<https://doi.org/10.1007/s12230-016-9541-5>).
- SARWAR A, LATIF Z, CABALEIRO C (2017). First report of *Streptomyces turgidiscabiei* causing potato common scab in Spain. Plant Disease 101: 1671-1671 (<https://doi.org/10.1094/PDIS-03-17-0385-PDN>).
- SCHAAD NW, JONES JB, CHUN W (2001). Laboratory guide for identification of plant pathogenic bacteria. American Phytopathological Society (<https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2001.00635.x>)
- SCHOLTE K, LABRUYÈRE RE (1985). Netted scab: a new name for an old disease in Europe. Potato Research 28: 443-448 (<https://doi.org/10.1007/>

- BF02357520).
- SCHOTTEL JL, SHIMIZU K, KINKEL LL (2001). Relationships of in vitro pathogen inhibition and soil colonization to potato scab biocontrol by antagonistic *Streptomyces* spp. *Biological Control* 20: 102-112 (<https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0893>).
- SEIPKE RF, BARKE J, HEAVENS D, YU DW, HUTCHINGS MI (2013). Analysis of the bacterial communities associated with two ant-plant symbioses. *Microbiology Open*, 2: 276-283. (<https://doi.org/10.1002/mbo3.73>).
- SHIMOYAMA NY (2014). A cadeia brasileira da batata – situação atual, 2014. (<http://consumoymercadodopapa.wordpress.com/2014/11/28/a-cadeiabrasileira-dabatata-situacao-atual>).
- SHIRLING EB, GOTTLIEB D (1966). Methods for characterization of *Streptomyces* species. *International Journal of Systematic Bacteriology* 16: 313-340 (<https://doi.org/10.1099/00207713-16-3-313>).
- SILVA JBT, MELLO SCM (2007). Utilização de *Trichoderma* no controle de fungos fitopatogênicos: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia 17. (disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/189682/4/doc241.pdf>).
- SINGHAI PK, SARMA B, SRIVASTAVA JS (2011). Biological management of common scab of potato through *Pseudomonas* species and vermicompost. *Biological Control* 57: 150-157 (<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.02.008>).
- SLABBERT R, KLERK AD, PRETORIUS E (1994). Isolation of the phytotoxin thaxtomin A associated with *Streptomyces scabies* (common scab) in potatoes. *Journal of South Africa Horticulture Society* 4: 33-34 (<https://doi.org/10.1021/jf00044a042>).
- SOLTANI N, CONN KL, ABBASI PA, LAZAROVITS, G (2002). Reduction of potato scab and verticillium wilt with ammonium lignosulfonate soil amendment in four Ontario potato fields. *Canadian Journal of Plant Pathology* 24: 332-339 (<https://doi.org/10.1080/07060660209507018>).
- SONG J, LEE S-C, KANG J-W, BAEK H-J, SUH J-W (2004). Phylogenetic analysis of *Streptomyces* spp. isolated from potato scab lesions in Korea on the basis of 16S rRNA gene and 16S-23S rDNA internally transcribed spacer sequences. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 54: 203-209 (<https://doi.org/10.1099/ij.s.0.02624-0>).
- STARK C, THORNTON M, NOLTE P (2020). Potato production systems. Springer Nature.
- ST-ONGE R, GADKAR VJ, ARSENEAULT T, GOYER C, FILION M (2011). The ability of *Pseudomonas* sp. LBUM 223 to produce phenazine-1-carboxylic acid affects the growth of *Streptomyces scabies*, the expression of thaxtomin biosynthesis genes and the biological control potential against common scab of potato. *Microbiology Ecology* 75: 173-183 (<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00992.x>).
- ST-ONGE R, GOYER C, COFFIN R, FILION M (2008). Genetic diversity of *Streptomyces* spp. causing common scab of potato in eastern Canada. *Systematic and Applied Microbiology* 31: 474-484 (<https://doi.org/10.1016/j.syapm.2008.09.002>).
- STURZ AV, RYAN DAJ, COFFIN AD, MATHERSON BG, ARSENAULT WJ, KIMPINSKI J, CHRISTIE BR (2004). Stimulating disease suppression in soils: sulphate fertilizers can increase biodiversity and antibiosis ability of root zone bacteria against *Streptomyces scabies*. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 343-352 (<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.10.009>).
- TANAKA F, TAKEUCHI T, TANII A, MIYAJIMA K, ABE H, KUNINAGA S (1995). A causal pathogen of scab on potato, *Streptomyces turgidiscabies* n. sp. *Annals of the Phytopathological Society of Japan* 61:253-254.
- THAXTER R (1891). The potato scab. Report of Connecticut Agricultural Experiment Station 81-95.
- TOTH L, MAEDA M, TANAKA F, KOBAYASHI K (2001). Isolation and identification of pathogenic strains of *Streptomyces acidiscabies* from netted scab lesions of potato tubers in Hokkaido (Japan). *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 48: 575- 585 (<https://doi.org/10.1556/ami-cr.48.2001.3-4.21>).
- UEDA K, SEKI T, KUDO T, YOSHIDA T, KATAOKA M (1999). Two distinct mechanisms cause heterogeneity of 16S rRNA. *Journal of Bacteriology* 181: 78-82 (<https://doi.org/10.1128/JB.181.1.78-82.1999>).
- WAKSMAN SA, HENRICI AT (1941). Family II. Actinomycetaceae Buchanan and family Streptomycetaceae Wakesman and Henrici. In: Breed RS, Murray EGD, Hitchens AP (Eds.) *Bergey's Manual of Determinative Microbiology*, 6th ed. The Williams & Wilks Co., Baltimore.
- WANNER LA (2007). A new strain of *Streptomyces*

- causing common scab in potato. *Plant Disease* 91: 352-359 (<https://doi.org/10.1094/pdis-91-4-0352>).
- WANNER LA (2006). A survey of genetic variation in *Streptomyces* isolates causing potato common scab in the United States. *Phytopathology* 96: 1363-1371 (<https://doi.org/10.1094/phyto-96-1363>).
- WANNER LA (2009) A patchwork of *Streptomyces* species isolated from potato common scab lesions in North America. *American Journal of Potato Research* 85: 247-264 (<https://doi.org/10.1007/s12230-009-9078-y>).
- WANNER LA, KIRK WW (2015). *Streptomyces*—from basic microbiology to role as a plant pathogen. *American Journal of Potato Research* 92: 236-242 (<https://doi.org/10.1007/s12230-015-9449-5>).
- WANNER LA, HAYNES KG (2009). Aggressiveness of *Streptomyces* on Four Potato Cultivars and Implications for Common Scab Resistance Breeding. *American Journal of Potato Research* 86: 335-346 (<https://doi.org/10.1007/s12230-009-9088-9>).
- WANNER LA (2004). Field isolates of *Streptomyces* differ in pathogenicity and virulence on radish. *Plant Disease* 88: 785-796 (<https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.8.785>).
- WHARTON P, DRISCOLL J, DOUCHES D, KIRK W (2007). Common scab of potato (<http://www.potatodiseases.org/scab.html>).
- WIETZ M, DUNCAN K, PATIN NV, JENSEN PR (2013). Antagonistic interactions mediated by marine bacteria: the role of small molecules. *Journal of Chemical Ecology* 39: 879-891 (<https://doi.org/10.1007/s10886-013-0316-x>).
- WIJESINHA-BETTONI R, MOUILLÉ B (2019). The Contribution of Potatoes to Global Food Security, Nutrition and Healthy Diets. *American Journal of Potato Research* 96: 139-149 (<https://doi.org/10.1007/s12230-018-09697-1>).
- WILLIAMS ST, GOODFELLOW M, ANDERSON G, WELLINGTON EMH, SNEATH PH, SAKIN MJ (1983) Numerical classification of *Streptomyces* and related genera. *Journal of General Microbiology* 129: 1743-1813 (<https://doi.org/10.1099/00221287-129-6-1743>).
- WILSON CR, PEMBERTON BM, RANSOM LM (2001). The effect of irrigation strategies during tuber initiation on marketable yield and development of common scab disease of potato in Russet Burbank in Tasmania. *Potato Research* 44: 243-251 (<https://doi.org/10.1007/BF02357902>).
- WILSON CR, RANSOM LM, PEMBERTON BM (1999). The relative importance of seedborne inoculums to common scab disease of potato and the efficacy of seed tuber and soil treatment for disease control. *Journal of Phytopathology* 147: 13-18 (<https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.1999.147001013.x>).
- WILSON CR, STORCH RH, SEWELL GH (1984) Evidence for a relationship between certain soil arthropods and acid scab development. *American Potato Journal* 741-746 (<https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.1999.147001013.x>).
- WILSON CR, TEGG RS, WILSON AJ, LUCKMAN GA, EYLES A, YUAN ZQ, HINGSTON LH, CONNER AJ (2010). Stable and extreme resistance to common scab of potato obtained through somatic cell selection. *Phytopathology* 100: 460-467 (<https://doi.org/10.1094/PHYTO-100-5-0460>).
- WINN M, FRANCIS D, MICKLEFIELD J (2018). The New Biosynthesis of “Non-Natural” Thaxtomin Phytochemicals. *Agency Chemical International* 57: 6830-6833 (<https://doi.org/10.1002/anie.201801525>).
- YOSSEN V, ROJO R, BARRERA V, CHIESSA G, ZUMELZU G, COZZI J, GASONI L (2011). Effect of green manure and biocontrol agents on potato crop in Córdoba, Argentina. *Journal of Plant Pathology* 713-717 (<https://dx.doi.org/10.4454/jpp.v93i3.3655>).
- ZADEH MK, BONJAR GHS, FARROKHI PR, GHASEMI A, AGHIGHI S, MAHDAVI M.J (2006). Antagonistic potential of two native *Streptomyces* strains in biocontrol of the major causal of common scab of potato in Iran. *Asian Journal of Plant Sciences* 5: 5-8 (<https://dx.doi.org/10.3923/ajps.2006.5.8>).
- ZAHEER K, AKHTAR MH (2016). Potato production, usage, and nutrition—a review. *Critical reviews in food science and nutrition* 56:711-721 (<https://doi.org/10.1080/10408398.2012.724479>).
- ZAMBOLIM L, CÁSSIA RM, PICAÑO MC, MANTOVANI EC, QUEIROZ ME, SOUZA DO, BITTENCORT L, DUARTE HSS, PALOCCI NETO O, RIBEIRO JDR, PADUA JG (2009). Produção Integrada de Batata. In: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Desenvolvimento Agropecuário e Cooperativismo. Produção integrada no Brasil: agropecuária sustentável alimentos seguros. Brasília: Mapa/ACS 11: 261-328.
- ZHANG B, WU X, ZHANG G, LI S, ZHANG W, CHEN

- X, SUN L, ZHANG B, LIU G, CHEN T (2016). The diversity and biogeography of the communities of Actinobacteria in the forelands of glaciers at a continental scale. *Environment Research Letters* 11:1-15 (<http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/11/5/054012>).
- ZHANG J, YIN Y, YAN R, HA S, LIN T, CHENG Y, HU B (2013). Occurrence and control approach of potato common scab (caused by *Streptomyces scabiei*) in Nei Menggu, China. *Potato Journal* 27: 56–59.
- ZHAO WQ, LIU DQ, YU X M (2008). First report of potato scab caused by *Streptomyces turgidiscabies* in China. *Plant Disease* 92: 1587-1587 (<https://doi.org/10.1094/PDIS-92-11-1587C>).