



Isolation and identification of actinomycetes associated with the rhizospheric soil of *Machaerantha gypsophila* (Gypsum plant) with potential antagonistic activity against phytopathogenic microorganisms.

Aislamiento e identificación de actinomicetos asociados al suelo rizosférico de *Machaerantha gypsophila* (Planta del yeso) con potencial actividad antagonista a microorganismos fitopatógenos.

Arely Rodríguez-Melquiades^{ID}, Alejandro Téllez-Jurado^{ID}, Yuridia Mercado-Flores^{ID}, Rocío Ramírez-Vargas^{ID}, Miguel Angel Anducho-Reyes*^{ID}

Departamento de Biotecnología, Universidad Politécnica de Pachuca, Zempoala, Hidalgo, México.

*Corresponding author

E-mail address: anducho@upp.edu.mx (M. A. Anducho-Reyes)

Article history:

Received: 18 December 2024 / Received in revised form: 26 February 2025 / Accepted: 9 March 2025 / Published online: 1 April 2025.

<https://doi.org/10.29267/mxjb.2025.10.2.1-24>

ABSTRACT

The gypsum plant (*Machaerantha gypsophila*) is a shrub adapted to grow in gypsophilous soils within the dunes of the Cuatrociénegas Valley. In recent years, the rhizosphere of plants in various ecosystems have been the subject of bioprospecting activities in the targeted search for new sources of actinomycetes with biotechnological importance. In this work, 43 actinomycete strains were isolated from samples of rhizosphere soil of *Machaerantha gypsophila*. Through a discriminatory analysis using colonial morphology and color production in the culture medium and mycelium, it was possible to reduce them to 24 strains or morphotypes. Of the total number of identified morphotypes, 12 showed multiple abilities in cellulolytic, xylanolytic, pectinolytic and phosphate solubilizing enzymatic activities. Likewise, of these 12 morphotypes, 10 presented antagonism to the fungus *Sporisorium reilianum* and to the phytopathogenic bacteria *Pseudomonas viridiflava*, *Pseudomonas savastanoi* pv. *nerii* and *Xantomonas translucens* pv. *undulosa*. According to the percentages of inhibition of the phytopathogens and potency indices of the enzymatic

activity, 12 actinomycetes were selected for molecular identification of the partial sequencing of the 16S rDNA gene. The partial sequences of each actinomycete were analyzed for similarity in the GenBank and by phylogenetic construction, showing as a result that they belong to the genera *Streptomyces* and to the species *thinghiriensis*, *tendae*, *rochei* and sp., which are used as plant growth promoters and biocontrol agents.

Keywords: *Streptomyces*, gypsum dunes, phosphate solubilization, antagonism, actinomycetes

RESUMEN

La planta del yeso (*Machaeranthera gypsophila*) es un arbusto que se caracteriza por su capacidad de adaptación y crecimiento en suelos gipsófilos en las Dunas del Valle de Cuatrociénegas. Actualmente, la rizósfera de plantas en diversos ecosistemas han sido objeto de actividades de bioprospección en la búsqueda dirigida de nuevas fuentes de actinomicetos de importancia biotecnológica. En este trabajo se aislaron 43 cepas de actinomicetos a partir de muestras de suelo rizósferico de *Machaerentera gypsophila*. las cuales a través de un análisis discriminatorio utilizando morfología colonial y producción de coloración en el medio de cultivo y micelio permitió reducir a 24 cepas o morfotipos. Del total de los morfotipos identificados, 12 mostraron múltiples habilidades en actividades enzimáticas celulolíticas, xilanolíticas, pectinolíticas y solubilización de fosfatos, asimismo, de estos 12 morfotipos, 10 presentaron antagonismo al hongo *Sporisorium reilianum* y a las bacterias fitopatógenas *Pseudomonas viridiflava*, *Pseudomonas savastanoi* pv *nerii* y *Xantomonas translucens* pv. *undulosa*. De acuerdo con los porcentajes de inhibición e índices de potencia de la actividad enzimática, se seleccionaron los 12 actinomicetos para su identificación molecular mediante la secuencia parcial del gen ADNr 16S. Las secuencias parciales de cada actinomiceto fueron analizadas por similitud en el GenBank y construcción filogenética, mostrando como resultado que pertenecen al género *Streptomyces* y a las especies *thinghiriensis*, *tendae*, *rochei* y sp., las cuales son utilizadas como promotores del crecimiento vegetal y agentes de biocontrol.

Palabras clave: *Streptomyces*, dunas de yeso, solubilización de fosfatos, antagonismo, actinomicetos

1. INTRODUCCIÓN

Machaeranthera gypsophila B. L. Turner, es una planta endémica que crece en el Valle de Cuatrociénegas. Este valle, se ubica en la parte oriental del gran desierto Chihuahuense en el Estado de Coahuila con un área de 2,000 km y una altitud mayor a los 3,000 m.s.n.m. (Czaja *et al.*, 2014). En su geomorfología y ecología, presenta diversos hábitats, destacándose las dunas de yeso, caracterizadas por suelos compuestos de aproximadamente el 98% de sulfato de calcio y en donde está presente esta planta.

Aunque *Machaeranthera gypsophila* o planta del yeso no representa una planta de interés económico o medicinal, es un arbusto atractivo debido a su capacidad evolutiva de adaptación y crecimiento en suelos gipsófilos. Adicionalmente, es importante resaltar que

actualmente la rizósfera de plantas en diversos ecosistemas han sido objeto de actividades de bioprospección en la búsqueda dirigida de nuevas fuentes de microorganismos de importancia biotecnológica (Meenakshi *et al.*, 2024). En este sentido, se ha documentado que la rizosfera es una zona de intensa y abundante actividad microbiana que se genera a expensas de la secreción de exudados, constituidos básicamente por aminoácidos, azúcares y ácidos orgánicos que son utilizados como nutrientes por las comunidades microbianas y en donde los filos dominantes son las proteobacterias, ácidobacterias y actinobacterias. En este contexto, los actinomicetos son un grupo importante de organismos procariotes que constituyen entre el 20 y 60% de la microbiota asociada a la rizosfera de las plantas y que le proveen numerosos beneficios (Rante *et al.*, 2020). Son bacterias grampositivas, aeróbicas, formadoras de esporas, con alto contenido de guanina-citosina en su genoma (57-75%) y con la capacidad de producir una amplia variedad de antibióticos, enzimas extracelulares y otros metabolitos secundarios (Pérez-Corral *et al.*, 2015). La mayoría de las especies son mesófilas con crecimiento filamentosos y metabolismo heterótrofo. Son ubicuos, debido a que se distribuyen en diversos ecosistemas, lográndose aislar en sedimentos marinos (Bull y Stach, 2007), zonas marítimas (Kokare *et al.*, 2004), región de la meseta (Ding *et al.*, 2013), aguas termales (Liu *et al.*, 2016), así como suelos de bosques, montañas, uso agrícola y ambientes extremos (Radhakrishnan *et al.*, 2007; Castañeda-Cisneros *et al.*, 2020). De esta forma y considerando que los actinomicetos son un grupo de organismos que poseen la capacidad de producir abundantes y novedosas moléculas bioactivas, es fundamental que los esfuerzos de la investigación se enfoquen en la búsqueda de nuevos compuestos naturales como potenciales recursos para la biotecnología, agroecología y farmacología, centrándose en el descubrimiento de nuevos actinomicetos que pudieran ser aislados, particularmente, aunque no exclusivamente, en ambientes inusuales y poco explorados (Okoro *et al.*, 2009; Kumar *et al.*, 2021; Carreón-Gaxiola *et al.*, 2025).

La importancia del presente trabajo se enfocó en el aislamiento e identificación de actinomicetos nativos del suelo rizosférico de la planta *Machaeranthera gypsophila*, y el análisis en la actividad de enzimas líticas, así como su capacidad antagónica hacia microorganismos fitopatógenos.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1 Sitios de muestreo, colectas y material biológico

El sitio de muestreo corresponde a la zona geográfica conocida como las Dunas del Desierto, la Becerra, en el municipio de Cuatrociénegas en el estado de Coahuila (26°51'46" N, 102°10'29" O, ~770 msnm). Aunque la vegetación en esta zona es escasa, se lograron seleccionar tres plantas al azar localizadas en un área aproximada de 400 m² y de poca accesibilidad, de las cuales se obtuvo material vegetal para su identificación y confirmación taxonómica en el laboratorio de Aprovechamiento Integral de Recursos Bióticos (AIRB) de la Universidad Politécnica de Pachuca. La colecta de 10 a 20 g de suelo rizosférico, se realizó marcando un cuadrado de 10 cm por lado alrededor del tallo de la planta seleccionada para ingresar con una espátula estéril a una profundidad de ~10-15

cm y obtener su raíz para posteriormente sacudirla (NOM-021 REC/NAT-2000)(SEMARNAT, 2003). Las muestras de suelo rizosférico obtenidas fueron colocadas en bolsas estériles de polietileno y conservadas a -20°C hasta su procesamiento. El material botánico fue herborizado e identificado utilizando la información fotográfica depositada en la Red de Herbarios Mexicanos (<https://herbanwmex.net/portal/taxa/index.php?taxon=18411&clid=3627>)

2.2 Aislamiento de actinomicetos, identificación morfológica y conservación

Se pesaron 10 g de suelo rizosférico de cada una de las muestras y se diluyeron en 90 mL de agua destilada estéril para someterse a un tratamiento térmico a 65°C durante 30 minutos con la finalidad de seleccionar microorganismos esporulados, entre ellos los actinomicetos. Una vez realizado el tratamiento térmico se prepararon diluciones desde 1×10^{-1} a 10^{-5} . De cada dilución, se tomaron 0.5 mL para ser inoculados en placas de Petri conteniendo medio sólido de agar ISP2 (Extracto de levadura, 4 g; Extracto de malta, 10 g; Dextrosa, 4 g; Agar Bacteriológico, 20 g; H_2O destilada, 1000 mL) e incubadas a 28°C durante 28 días. Las placas inoculadas fueron monitoreadas diariamente durante los 28 días de incubación y se identificaron las colonias cuya morfología macroscópica y microscópica correspondieran a lo descrito para Actinomicetos en el Manual de Bergey (2012), registrando características de las colonias como la forma, tamaño, color o pigmentación, así como una tinción de Gram de cada uno de los cultivos. Para el color o la pigmentación se hicieron comparaciones con descriptores en la tabla de tonalidades de colores Pantone®. Una vez seleccionadas las colonias, se aislaron por picadura y sembradas en medio sólido ISP2 adicionado con benomilo ($6 \mu\text{g}/\text{mL}$) y ácido nalidíxico ($25 \mu\text{g}/\text{mL}$), para nuevamente ser monitoreadas e incubadas durante 28 días a 28°C con la finalidad de observar sus características morfológicas. La observación de la morfología colonial y la evaluación microscópica permitió registrar la producción de pigmentos en el medio, el tipo de micelio y su tinción Gram. Adicionalmente, para no duplicar o multiplicar los aislamientos de cepas, se realizó la discriminación o diferenciación morfológica de los datos registrados de las observaciones de morfología colonial, producción de pigmentos en el medio de cultivo y micelio, así como el tipo de micelio.

Para realizar la conservación de las cepas de actinomicetos aisladas, se sembraron en medio de agar Avena (Avena molida, 20 g/L; Agar bacteriológico, 20 g/L) e incubadas a 28°C durante 28 días. Una vez observada la esporulación, se agregaron 5 mL de agua destilada estéril y se dispersaron por toda la placa con la ayuda de varillas de plástico estériles. Posteriormente se decantó el volumen total de cada una de las cajas Petri y se colocaron en tubos Falcon® de 15 mL, los cuales fueron centrifugados a 3,500 rpm durante 15 minutos. El sobrenadante fue desechado y las pastillas de esporas se lavaron dos veces agregando 3 mL de H_2O destilada estéril. Después del último lavado, a la pastilla de esporas se adicionaron 3 mL de H_2O destilada estéril, se agitó por 3 min con un vórtex y se tomó un volumen de 500 μL , el cual se agregó a un tubo Eppendorf conteniendo 1 mL de glicerol al 25% (Franco, 2009).

2.3 Identificación molecular

Las extracciones de DNA de las cepas identificadas como actinomicetos se realizaron empleando el protocolo propuesto por Corredor *et al.*, (2000). La amplificación por PCR de un fragmento de 700 pb del gen 16S rDNA se llevó a cabo utilizando los iniciadores universales 536F: 5'-CAG CAG CCG CGG TAA TAC-3' y 1492R: 5'-GTT ACC TTG TTA CGA CTT-3', con las siguientes condiciones: una desnaturalización inicial de 5 min a 93°C, 25 ciclos de 1 min a 94°C, 40 s a 44°C y 1 min a 72°C, con una extensión final de 10 min a 72°C. La purificación de los productos de PCR fue realizada con el kit comercial PureLink PCR Purification Kit (Invitrogen®) considerando las instrucciones sugeridas por el fabricante. La secuenciación de ambas cadenas de los productos de PCR purificados, se realizó con un servicio externo del Departamento de Producción de Semillas del Colegio de Posgraduados, Campus Montecillo (Texcoco, Edo. De México). Una vez realizada la secuenciación, los electroferogramas proporcionados fueron visualizados con el programa Chromas v.2.6.6 (<http://technelysium.com.au/wp>) y las secuencias obtenidas fueron editadas manualmente con el programa BioEdit v.7.2.6 (<https://bioedit.software.informer.com/7.2/>). La homología de las secuencias editadas se realizó empleando la base de datos del NCBI y el algoritmo de alineamiento de la herramienta BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Las secuencias fueron depositadas en el GenBank con los números de acceso PP340923 a PP340934.

Las relaciones de homología y la inferencia de una identidad taxonómica molecular se realizaron mediante la construcción de un árbol filogenético con el programa BEAST v. 1.8.4 (<https://beast.community/>), estimando un modelo de sustitución nucleotídica con el software JmodelTest v.2.1.4 (<https://github.com/ddarriba/jmodeltest2>) para finalmente consensar y visualizar los árboles con el programa FigTree v.1.4.2 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

2.4 Microorganismos fitopatógenos

Las cepas de *Pseudomonas phaseolicola*, *Pseudomonas viridiflava*, *Pseudomonas agaricii*, *Pseudomonas savastanoi* pv. *nerii*, *Xanthomonas translucens* pv. *undulosa*, *Xanthomonas albilineans*, *Xanthomonas vesicatoria* y *Xanthomonas herederiae* fueron donadas por la M. C. Ma. De Lourdes Rodríguez Mejía del Departamento de Parasitología Agrícola de la Universidad Autónoma de Chapingo (Rodríguez-Mejía, 2013). La cepa de *S. reilianum* fue donada por el Dr. Santos Gerardo Leyva-Mir del Departamento de Parasitología Agrícola de la Universidad Autónoma de Chapingo, la cual fue aislada a partir de mazorcas que presentaban Soros o lesiones. Los materiales vegetales para el aislamiento de *S. reilianum* fueron obtenidos de cultivos de maíz de la localidad de Cinta Larga en el municipio de Mixquahuala, Hgo.

2.5 Pruebas de enfrentamiento dual para *S. reilianum*

La selección de las bacterias antagónicas se realizó mediante pruebas de enfrentamiento dual empleando el protocolo descrito por Hernández *et al.*, (2010). Las inhibiciones del crecimiento del hongo fitopatógeno *S. reilianum* se observó entre cinco a siete días de

incubación. Los actinomicetos aislados que generaron un halo de inhibición, fueron seleccionados y sometidos a pruebas confirmativas por triplicado siguiendo la metodología antes descrita y midiendo los halos de inhibición en mm. El porcentaje de inhibición se estimó empleando la siguiente ecuación, Porcentaje de Inhibición (%) = $(C-E)/C \times 100$, en donde, C es el crecimiento radial del fitopatógeno en el control (mm), y E representa el crecimiento radial del fitopatógeno en el tratamiento (mm).

2.6 Pruebas de enfrentamiento dual para bacterias fitopatógenas

Los ensayos de enfrentamiento dual se realizaron utilizando las bacterias fitopatógenas *Pseudomonas phaselicola*, *Pseudomonas viridiflava*, *Pseudomonas agaricii*, *Pseudomonas savastanoi* pv. *nerii*, *Xanthomonas translucens* pv. *undulosa*, *Xanthomonas albilineans*, *Xanthomonas vesicatoria* y *Xanthomonas herederiae* con el método modificado de raya perpendicular (Uhlig *et al.*, 2021) en placas con medio ISP2. Para realizar esta técnica, se sembraron por línea en el centro de una placa de Petri con ISP2, las cepas de actinomicetos aislados, el cual se dejó incubar a 28°C por 48 horas, con el fin de permitir que el microorganismo liberará metabolitos que inhibieran el crecimiento del patógeno. Pasado este tiempo, se sembró de forma perpendicular el microorganismo patógeno en un espacio de 2.5 cm y se incubó nuevamente a 28°C por 48 horas. El porcentaje de inhibición fue estimado empleando la ecuación, PI (%) = $(C-E)/C \times 100$ y cuyos parámetros son descrito en la subsección anterior.

2.7 Solubilización de fosfatos

Para evaluar la solubilización de fosfatos, cada una de las cepas aisladas de actinomicetos se sembraron por picadura en agar Pikovskaya (Poomthongdee *et al.*, 2015) y se incubaron por 14 días a 28°C, una vez pasado este tiempo, se midieron los halos de crecimiento y solubilización de fosfatos en el medio, los cuales indican la solubilización del medio y por tanto los resultados positivos de la prueba (Poomthongdee *et al.*, 2015).

2.8 Bioensayos de las actividades enzimáticas de las cepas de actinomicetos *in vitro*

La actividad *in vitro* de enzimas xilanasas, celulasas, quitinasas y pectinasas se observó y midió al estimar el índice de potencia (IP) de cada cepa utilizando los medios sólidos de agar xilano (Putri y Setiawan, 2019), agar carboximetilcelulosa (Daquioag y Penuliar, 2021), agar quitina (Khaled, 2021), Agar Pectina (Minotto *et al.*, 2014). Previo a observar y medir cada una de las actividades enzimáticas, los inóculos de actinomicetos se sembraron en medio líquido ISP2 y se incubaron por un periodo de 3 días a 28°C. Cada una de los bioensayos se realizó por triplicado en los diferentes medios de cultivo, adaptando y siguiendo los protocolos o metodologías propuestas por cada uno de los autores. El Índice de Potencia (IP) se obtuvo mediante la relación diámetro del halo de hidrólisis/diámetro de la colonia.

2.9 Análisis estadístico

Las estimaciones estadísticas y la generación de gráficos de componentes principales (PCA), así como los mapas de calor, se realizaron con las paqueterías PAST v.4.11 (<https://folk.uio.no/ohammer/past>) y R-CRAN (<https://cran.r-project.org>). Un análisis Prinqual o de componentes principales empleando los datos cualitativos de producción de pigmentos en el medio, coloración de la colonia y producción de metabolitos secundarios permitió simplificar y analizar la diversidad metabólica de actinomicetos aislados del suelo rizosférico de *M. gypsophila*. Este procedimiento consistió de dos etapas: en la primera etapa, se asignó una variable numérica afín a la variable cualitativa, en la cual cada categoría recibe un valor numérico asignado mediante un proceso de optimización matemática para construcción de variables ordinales conocida como Monótona y; en la segunda etapa, se aplicó el método clásico de un análisis de componentes principales.

3. RESULTADOS

De las muestras de suelo rizosférico de *M. gypsophila* se aislaron un total de 43 cepas de actinomicetos. De este total de aislamientos y después de un análisis morfológico discriminatorio, se consensaron y seleccionaron 24 cepas con diferentes morfotipos. El análisis discriminatorio morfológico evaluó características como la forma de la colonia, producción de pigmentos en el medio, coloración de la colonia, producción de metabolitos secundarios visibles y de esporas, estos resultados se muestran en la Tabla 1 y Fig. 1.

Para este trabajo, el análisis Prinqual permitió demostrar que la característica que representó la mayor variabilidad entre los datos correspondió a la pigmentación del agar (47.91%), la cual se correlaciona con el componente principal 1, mientras que la característica coloración del anverso de la colonia se correlacionó con el componente 2 (36.87%)(Fig. 2).

Los resultados de los bioensayos *in vitro* de las actividades enzimáticas de las 24 cepas de actinomicetos aisladas indicaron que el 50% de las cepas presentaron IPs relacionados a la producción de celulasas en un intervalo de 1.36 ± 0.12 a 3.40 ± 0.30 , siendo la cepa ARC_11 la que mostró el mayor índice de potencia. Con respecto a la actividad xilanolítica, esta fue manifestada en dos cepas (8.3%), con claves ARC_19 y ARC_21 y valores estimados de índices de potencia de 2.52 ± 0.32 y 1.37 ± 0.05 . Asimismo, la expresión de la actividad pectinolítica fue observada en las cepas ARC_04, ARC_09 y ARC_22, esta última con el mayor índice de potencia (2.22 ± 0.38). Un resultado notable fue los valores nulos de IP relacionados a la actividad quitinolítica que presentaron el total de cepas aisladas.

Respecto a la evaluación de la capacidad de solubilización de fosfatos, seis de las cepas generaron halos con estimaciones de índices de potencia en un rango de 1.13 a 1.26, sobresaliendo las cepas ARC_12 y ARC_22.1 con los mayores índices de potencia de 1.26 ± 0.02 y 1.26 ± 0.07 , respectivamente (Fig. 3).

Tabla 1. Morfología colonial de actinomicetos aislados del suelo rizosférico de *M. gypsophila*.

Table 1. Colonial morphology of actinomycetes isolated from the rhizospheric soil of *M. gypsophila*.

Cepa	Morfología colonial				Coloración (Código Pantone®)				Producción de metabolitos
	Forma	Borde	Elevaci	Textura	Anverso Colonia	Reverso Colonia	Agar	Esporas	
ARC_01	i	E	C	l	7541 C	4009 C	6016 C	7541 C	-
ARC_04	i	E	C	l	7541 C	4008 C	4009 C	7541 C	-
ARC_05	i	R	C	rr	453 C	4645 C	4645 C	7450 C	-
ARC_08	i	E	C	l	7450 C	4008 C	4008 C	7450 C	-
ARC_08.1	c	R	C	rr	2309 C	2432 C	461 C	7450 C	-
ARC_09	c	E	P	l	7541 C	6019 C	6005 C	7604 C	-
ARC_09.1	i	E	P	l	7443 C	7499 C	7499 C	7443 C	-
ARC_10	i	E	P	l	7541 C	4507 C	6001 C	7541 C	+
ARC_11	i	E	P	l	4507 C	6016 C	6015 C	7450 C	-
ARC_12	c	E	C	rr	7541 C	7549 C	7401 C	7541 C	+
ARC_12.1	i	E	C	l	7541 C	4008 C	4008 C	7541 C	-
ARC_13	i	E	C	rr	7541 C	4010 C	4008 C	7450 C	+
ARC_15	c	E	C	rr	7541 C	4009 C	4008 C	7450 C	+
ARC_17	i	E	C	l	7541 C	4013 C	4011 C	7450 C	-
ARC_18	i	E	C	l	4009 C	6021 C	6008 C	7450 C	-
ARC_19	i	E	P	rr	7541 C	2432 C	2428 C	7541 C	+
ARC_20	c	O	C	rr	6024 C	6021 C	6008 C	7541 C	-
ARC_20.2	i	R	C	rr	487 C	484 C	484 C	7450 C	-
ARC_21	i	E	P	l	7527 C	7620 C	484 C	7450 C	++
ARC_22	c	O	P	rr	7543 C	7562 C	7550 C	7450 C	++
ARC_22.1	c	O	C	rr	7541 C	7548 C	7549 C	7450 C	-
ARC_23	i	E	P	l	6199 C	6027 C	6049 C	7450 C	-
ARC_24	i	E	C	l	7541 C	6021 C	6010 C	7541 C	-
ARC_25	i	E	C	l	7541 C	6019 C	6015 C	7450 C	-

Forma: Circular (c), Irregular (i); **Borde:** Entero (E), Lobulado (L), Ondulado (O), Rizoides (R); **Elevación:** Convexa (C); Plana (P); Umbilicada (U); **Textura:** Lisa (l); Rugosa (rr).

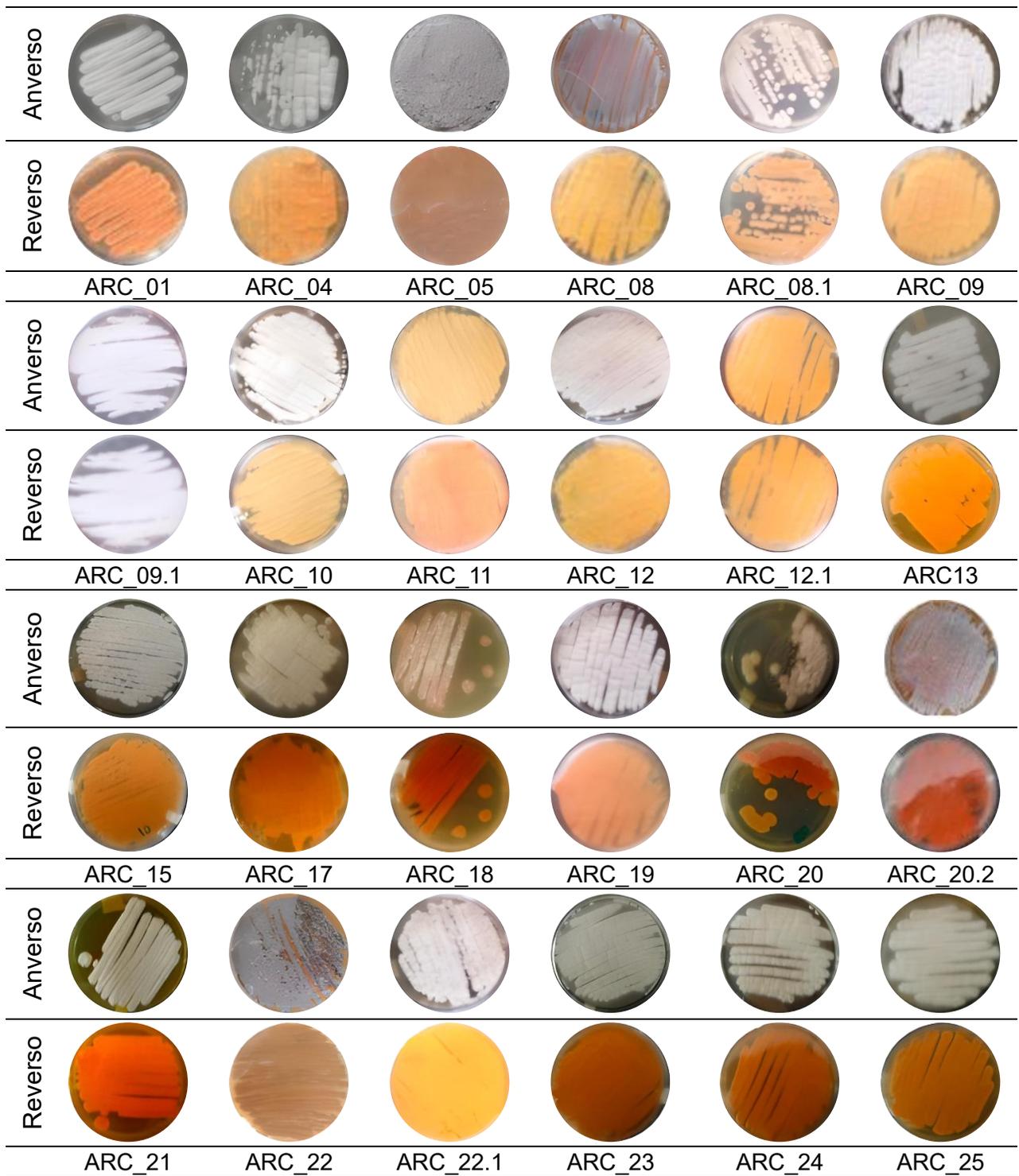


Fig. 1. Producción de colorantes y pigmentos de actinomicetos aislados del suelo rizosférico de *M. gypsophila*.

Fig. 1. Production of dyes and pigments by actinomycetes isolated from the rhizospheric soil of *M. gypsophila*.

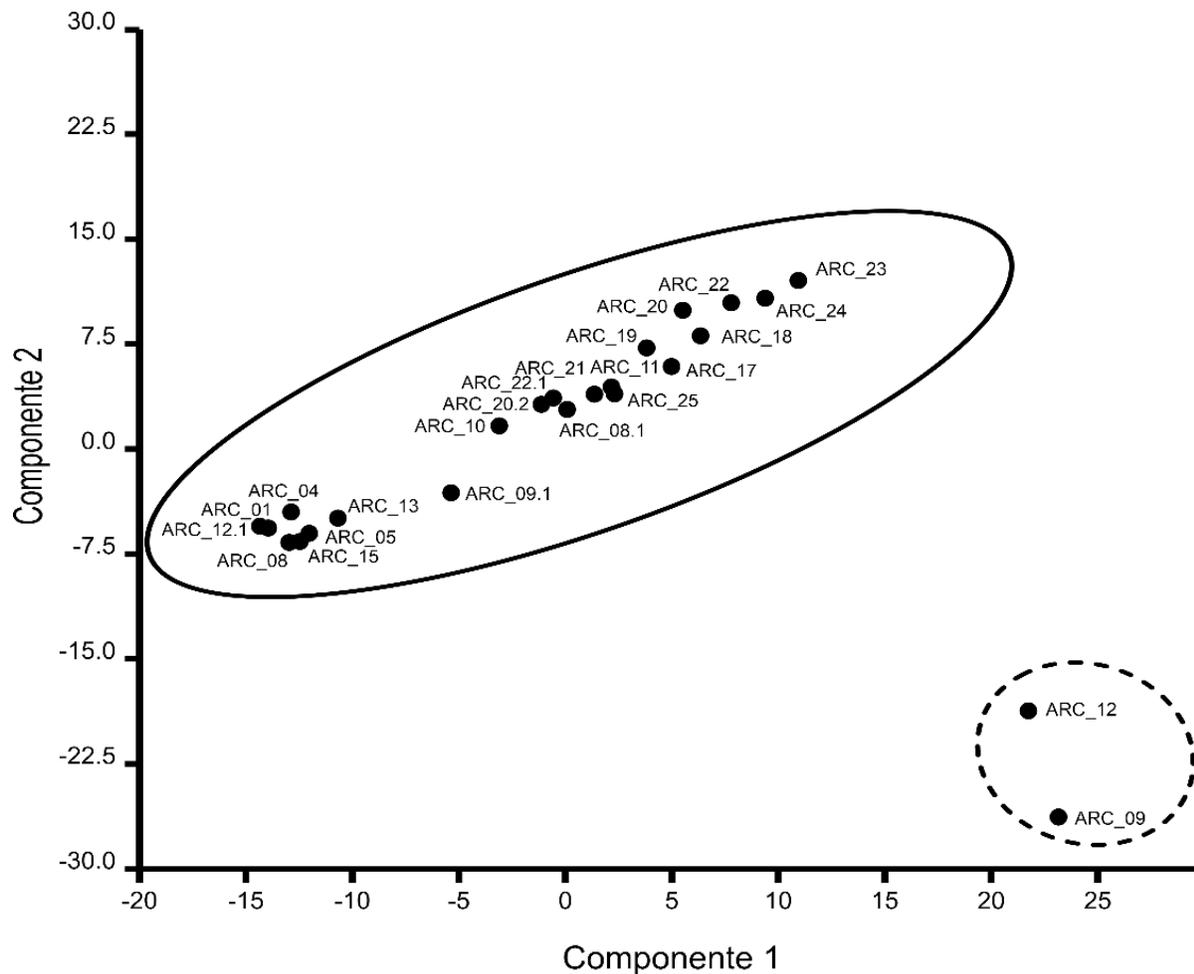


Fig. 2. Análisis de componentes principales (PCA) que muestra la diversidad morfológica, debida básicamente a la producción de pigmentos en el medio (anverso y reverso), coloración de la colonia y la formación de estructuras filamentosas de las cepas de actinomicetos aislados del suelo rizosférico de *M. gypsophila*.

Fig. 2. Principal component analysis (PCA) showing the morphological diversity, basically due to the production of pigments in the medium (front and back), colony coloration and the formation of filamentous structures of the actinomycete strains isolated from the rhizospheric soil of *M. gypsophila*.

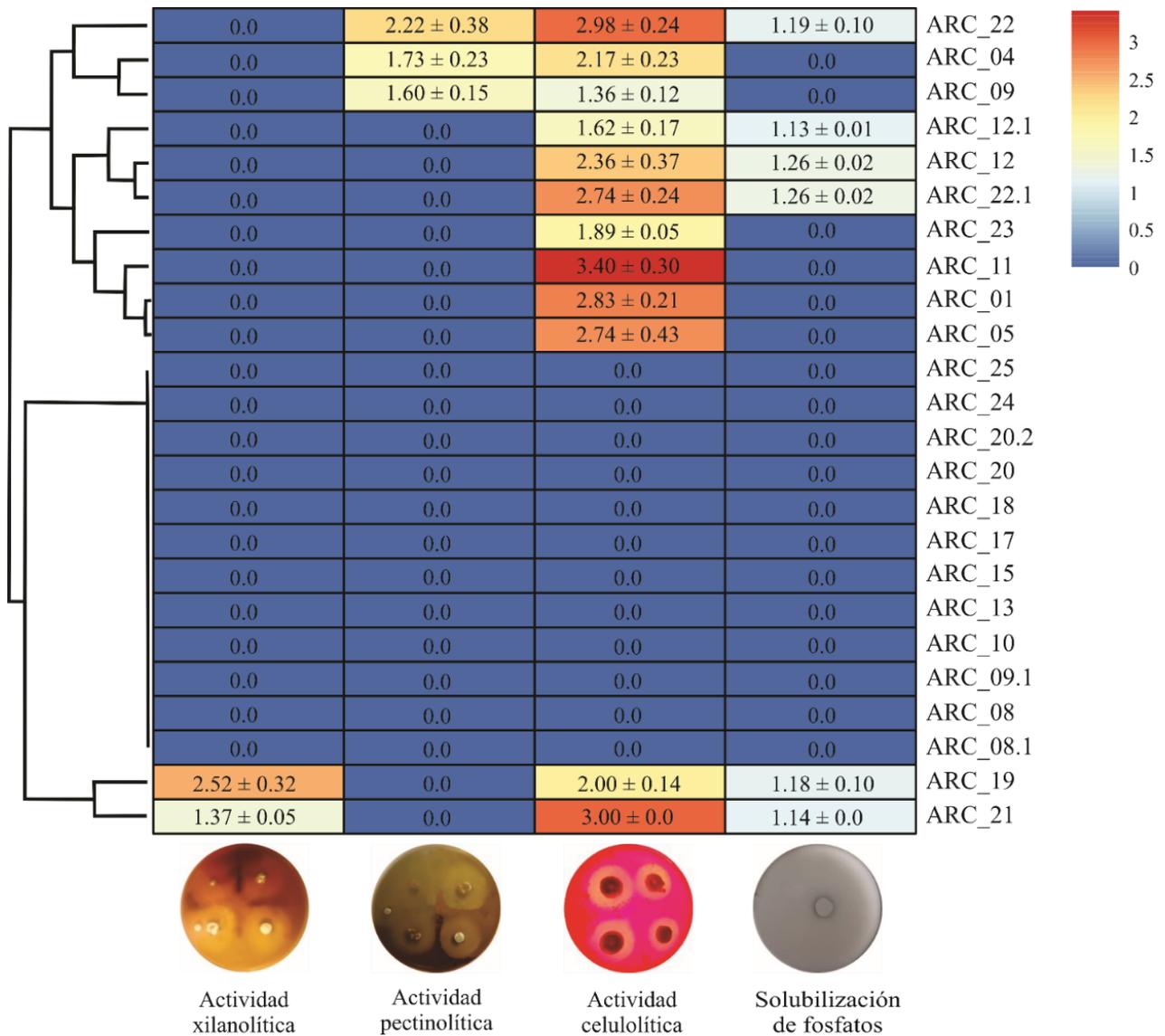


Fig. 3. Mapa de calor que muestra las actividades enzimáticas y solubilización de fosfatos de las cepas de *Streptomyces* spp. aisladas a partir del suelo rizosférico de *M. gypsophila*.

Fig. 3. Heat map showing the enzymatic activities and phosphate solubilization of *Streptomyces* spp. strains isolated from the rhizospheric soil of *M. gypsophila*.

Es importante mencionar que el género *Streptomyces* ha sido un tema notable de exploración biotecnológica y agroecológica debido a la producción de moléculas bioactivas con función antagónica hacia microorganismos fitopatógenos. Diversos trabajos de investigación demuestran que las principales capacidades de biocontrol de las especies de *Streptomyces* se deben a la producción de antibióticos y enzimas hidrolíticas como las celulasas, amilasas, proteasas y xilanasas (Al-Askar *et al.*, 2015).

Los resultados de los ensayos de enfrentamiento dual de las 24 cepas de actinomicetos contra nueve cepas de microorganismos fitopatógenos, indicaron que las cepas

identificadas como ARC_01, ARC_04, ARC_05, ARC_09, ARC_11, ARC_19, ARC_21, ARC_22, ARC_22.1 y ARC_23, presentaron inhibición para al menos una de ellas (Fig. 4). De forma particular, se observó que las cepas ARC_04, ARC_05 y ARC_09 revelaron valores de antagonismo de 10.1 a 18.7 contra el hongo fitopatógeno *S. reilianum*, mientras que ARC_01, ARC_11, ARC_17 y ARC_22 presentaron intervalos de porcentaje de inhibición de 33.0 a 78.6 hacia *Pseudomonas viridiflava*. Asimismo, los porcentajes de inhibición de las cepas ARC_05; ARC_11, ARC_22.1 y ARC_23 fueron de 8.0 y 70.0 hacia *Pseudomonas savastanoi* pv. *nerii*. Finalmente, una de las cepas identificada como ARC_21 mostró un porcentaje de inhibición del 49.3 para *Xanthomonas translucens* pv. *undulosa*.

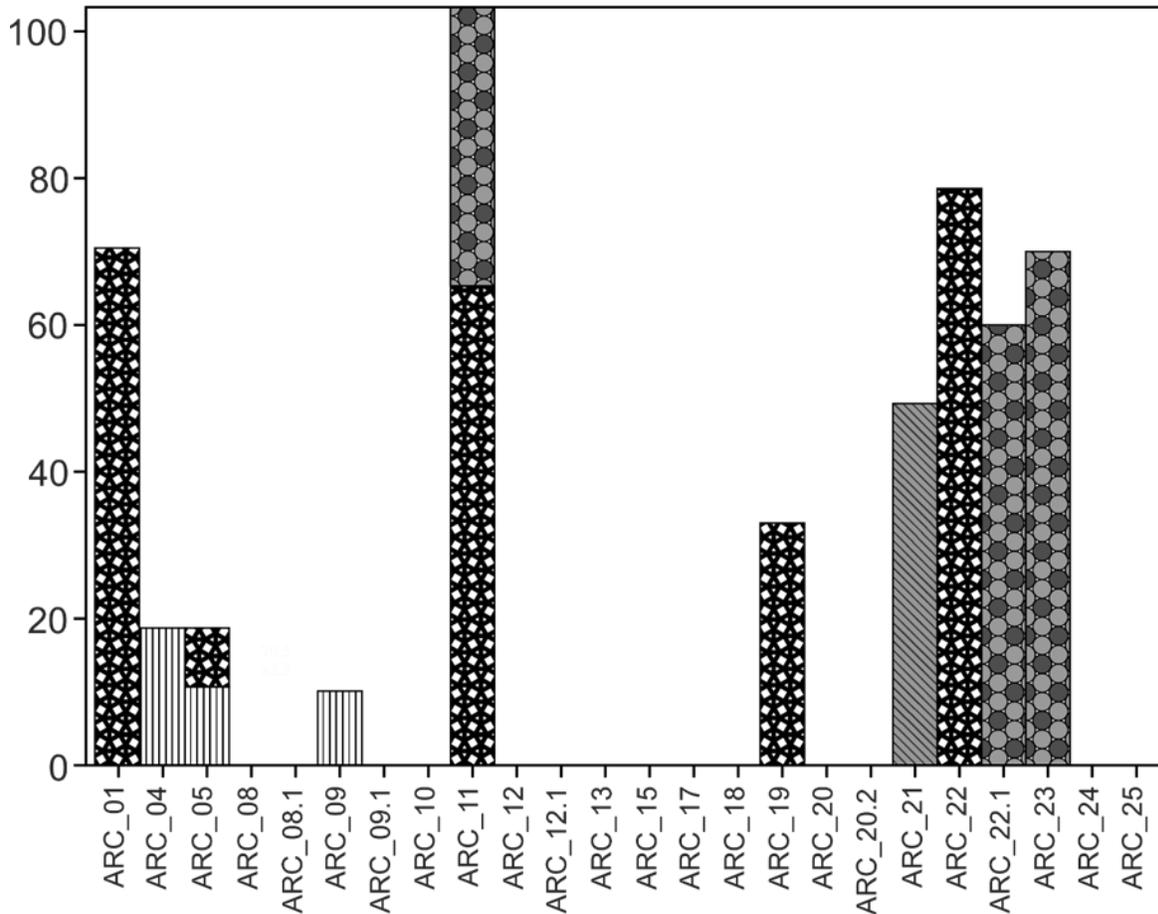


Fig. 4. Evaluación de los ensayos de enfrentamiento dual. *Sporisorium reilianum*, *Pseudomonas viridiflava*, *Pseudomonas savastanoi* pv. *nerii*, *Pseudomonas agaricii*, *Pseudomonas phaselicola*, *Xanthomonas translucens* pv. *undulosa*, *Xanthomonas albilineans*, *Xanthomonas vesicatoria*, *Xanthomonas herederae*.

Fig. 4. Evaluation of dual confrontation tests. *Sporisorium reilianum*, *Pseudomonas viridiflava*, *Pseudomonas s. pv. nerii*, *Pseudomonas agaricii*, *Pseudomonas phaselicola*, *Xanthomonas translucens* pv. *undulosa*, *Xanthomonas albilineans*, *Xanthomonas vesicatoria*, *Xanthomonas herederae*.

La integración de los resultados de la evaluación de producción de enzimas, solubilización de fosfatos y enfrentamiento dual, permitió demostrar que varias de las cepas de actinomicetos aisladas expresaron múltiples habilidades en la producción de metabolitos secundarios. Las cepas ARC_19 y ARC_21, expresaron actividad xilanolítica, celulolítica, solubilización de fosfatos, así como la inhibición de la bacteria fitopatógena *Pseudomonas viridiflava*. La cepa ARC_22 presentó actividad pectinolítica, celulolítica, solubilización de fosfatos e inhibición hacia *Pseudomonas viridiflava*. Las cepas ARC_12, ARC_12.1 y ARC_22.1 manifestaron actividad enzimática extracelular celulolítica y solubilización de fosfatos y solo la última de estas tres cepas, inhibió a *Pseudomonas savastanoi* pv. *nerii*. Finalmente, de las 24 cepas de actinomicetos aisladas y analizadas se seleccionaron 12 cepas que correspondieron a ARC_01, ARC_04, ARC_05, ARC_09, ARC_11, ARC_12, ARC_12.1, ARC_19, ARC_21, ARC_22, ARC_22.1 y ARC_23; y que cumplieron con el criterio de producción de múltiples metabolitos secundarios. Estas cepas fueron utilizadas para su identificación molecular mediante la amplificación y secuenciación de un fragmento de ~761 pb de la región del gen ribosomal 16S (16S rDNA). Una vez editadas y examinadas cada una de las secuencias del 16S rDNA, estas fueron sometidas a un análisis BLAST, mostrando resultados de entre 100 al 99.34% de similitud con secuencias del género *Streptomyces*. Estas secuencias se utilizaron para la construcción de un árbol filogenético por máxima verosimilitud, el resultado de su topología permitió diferenciar cuatro grupos, posicionando a las cepas ARC_01, ARC_04, ARC_05, ARC_09, ARC_19 y ARC_23 con *Streptomyces* sp, las cepas ARC_21, ARC_22, ARC_22.1 con *S. thinghirensis*, ARC_11 con *S. tendae* y ARC_12 con *S. rochei* (Fig. 5). Las secuencias del fragmento del gen 16S rDNA de cada una de las cepas se depositaron en el genbank, con los números de acceso PP340923-PP340934.

4. DISCUSIÓN

La perspectiva metabólica de los actinomicetos, representa, además de las actividades antimicrobianas, una prodigiosa diversidad de efectos biológicos, lo cual, no solo se constituye como un área de investigación, sino que también ofrece la posibilidad de comercializar los metabolitos descubiertos en el proceso (Selim *et al.*, 2021). Específicamente, se ha reportado que el uso farmacéutico de compuestos bioactivos y agentes antimicrobianos producidos por el orden Actinomycetales, registra y representa un historial de más de 10,000 metabolitos (Sharma *et al.*, 2014; Selim *et al.*, 2021). Asimismo, es importante destacar, que dentro del orden de los Actinomycetales los géneros con el mayor número de estudios de producción de enzimas son *Streptomyces* y *Nocardiosis*, los cuales son responsables de la producción de una diversidad de enzimas, entre las que se incluyen a las monooxigenasas líticas de polisacáridos, quitinasas, proteasas, celulasas, pectinasas, L-glutaminasas, CMCasas, xilanasas y amilasas (Nazari *et al.*, 2022; Bennur *et al.*, 2014). En este contexto, una de las perspectivas metabólica más interesante de los actinomicetos de ecosistemas considerados extremos, es lograr su aislamiento e identificación con el objetivo de descubrir sus capacidades en la producción de peculiares y nuevas enzimas activas que catalicen diferentes reacciones bioquímicas, lo que biotecnológicamente proporcionaría soluciones a problemas específicos y desafiantes en diversos procesos industriales (Janaki, 2017). Por ejemplo, Świecimska *et al.*, 2023, realizaron el aislamiento e identificación de 115 cepas de

actinomicetos filamentosos a partir de suelo hiper-árido del Desierto de Atacama, suelo salino de la India y suelo de bosque de pino en Polonia. Todas las cepas aisladas de los sitios de muestreo presentaron actividad celulasa, quitinasa, lipasa y proteinasa, restringiéndose la actividad pectinasa a tres aislamientos de suelo del desierto de Atacama e identificándose como *Streptomyces aquilus*, *S. galbus* y *S. tandae*.

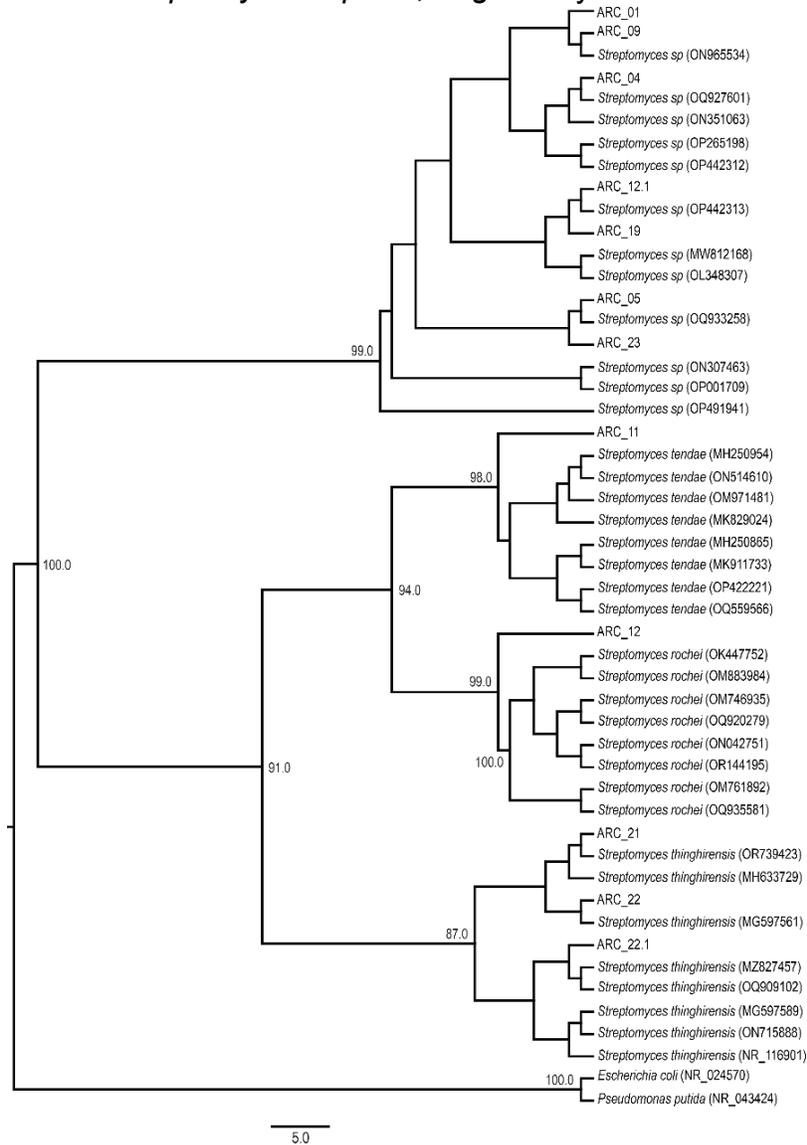


Fig. 5. Árbol filogenético construido mediante máxima verosimilitud de las secuencias del gen16S rDNA de cada una de las cepas de *Streptomyces* spp. aisladas a partir de suelo rizosferico de *M. gypsophila*.

Fig. 5. Phylogenetic tree constructed by maximum likelihood of the 16S rDNA gene sequences of each of the *Streptomyces* spp. strains isolated from *M. gypsophila* rhizospheric soil.

Respecto a la actividad celulasa, varios aislamientos expresaron altos índices de potencia (≥ 15.0), específicamente los aislamientos relacionados filogenéticamente con *M.*

acroterricola, *N. metallicus*, *S. cocklensis*, *S. flaveolus*, *S. galbus*, *S. marokkonensis* y un aislado asignado a una especie supuestamente nueva de *Streptomyces*. Asimismo, algunos de los aislamientos del desierto de Atacama mostraron índices de actividad lipasa >10, los cuales se relacionaron con *K. flavida*, *M. acroterricola*, *Pseudonocardia khuvsgulensis*, *Pseudonocardia rhizophila* y *S. mutabilis*; mientras que dos cepas adicionales demostraron ser especies supuestamente nuevas de los géneros *Kribbella* y *Pseudonocardia*. La secreción de proteasas correspondió al 62% de los aislamientos procedentes del suelo salino de la India, mientras que los aislados con índices de actividad altos (>10) se recuperaron de todos los sitios de muestreo.

Además de la producción de enzimas, otra de las características destacada de los actinomicetos es la solubilización de fosfatos. Existe suficiente literatura que reporta géneros y especies de actinomicetos aislados de suelos rizosféricos, los cuales desempeñan eficientemente funciones básicas en el ciclo del fósforo (P), transformando las formas insolubles a solubles a través de la producción de sustancias poliméricas, reacciones de intercambio, quelación y acidificación (Nandimath *et al.*, 2017). A este respecto, Hamdali *et al.*, (2008) obtuvieron 300 aislamientos de actinobacterias a partir de muestras de rocas de fosfatos conteniendo materia de orgánica de Minas Marroquíes, demostrando que el 18.3% de las cepas, además de pertenecer al género *Streptomyces*, presentaron la característica de solubilizar P de manera eficiente cuando se cultivaban en medio mínimo sintético (SMM). Asimismo, Nafis *et al.*, (2019) reportaron que de un total de 23 cepas de actinobacterias aisladas de hábitat extremos marroquíes, que incluyeron suelos rizosférico contaminados con metales pesados, alta montaña, dunas, así como sedimento marino, las cepas identificadas como *Streptomyces* sp. TNC-1 y *Streptomyces* sp. MNC 1 presentaron la mayor actividad de solubilización de P con valores de 12.39 y 8.56 mg/ml, respectivamente.

Adicionalmente y considerando la importancia biológica y geológica del fósforo, se han realizado estudios enfocados en analizar la distribución de este elemento en muestras de suelos con y sin materia orgánica, observándose y concluyéndose que puede estar administrado en forma de depósitos orgánicos, inorgánicos, ocluidos y en minerales primarios y/o secundarios, con funciones específicas. Por ejemplo, en ecosistemas semiáridos y áridos, se ha planteado que el P se distribuye en mayor cantidad entre el almacén ocluido y mineral, el cual no está disponible para la actividad biológica; seguido por el almacén orgánico, que debe mineralizarse para ser utilizado en la actividad biológica; y en menor cantidad el inorgánico, también apto para la actividad biológica. Esto indica que el P está disponible en ecosistemas semiáridos y áridos, no obstante, es el nutriente que limita la actividad biológica (Selmants y Hart, 2010).

Con relación a metabolitos secundarios de interés agroecológico producidos por el género *Streptomyces*, algunos reportes han estimado que aproximadamente el 60% presentan actividades insecticida y herbicida, mientras que el resto corresponde a compuestos con efectos biológicos que incluyen actividad promotora del crecimiento vegetal, producción de enzimas líticas, control biológico de microorganismos fitopatógenos, sideróforos, compuestos orgánicos volátiles, antibiosis, así como inducción de la resistencia del hospedero (Tanaka y Omura, 1993; Sharma *et al.*, 2014; Torres-Rodríguez *et al.*, 2022). Estos últimos efectos biológicos, han permitido controlar diversos hongos fitopatógenos, entre los que se incluyen a los géneros *Alternaria*, *Fusarium*, *Macrophomina*, *Phytophthora*, *Pythium*, *Rhizoctonia* y *Verticillium*, y en el caso de bacterias se ha reportado el biocontrol

efectivo principalmente en géneros como *Erwina*, *Xanthomonas*, *Pseudomonas* y MLOs (Ebrahimi-Zarandi *et al.*, 2022; Silva *et al.*, 2022).

En este trabajo, los resultados de las pruebas de enfrentamiento dual *in vitro* demostraron que 10 cepas presentaron la capacidad de controlar bacterias y hongos fitopatógenos. Por ejemplo, la cepa identificada como ARC_11, con los mayores porcentajes de inhibición en el desarrollo de las bacterias fitopatógenas *Pseudomonas viridiflava* y *Pseudomonas* s. pv. *nerii*, durante la construcción filogenética utilizando la información de su secuencia parcial del gen 16S rDNA se agrupó con cepas de *S. tendae*. Trabajos de investigación indican que esta especie es considerada como una de las más prolíficas del género *Streptomyces*, ya que se ha documentado que logra crecer en intervalos de pH de 5.0 a 12.0 y concentraciones de NaCl de 0-10%. Asimismo, esta especie se ha clasificado en el grupo de riesgo I de microorganismos, debido a que no se han registrado procesos de patogénesis hacia animales, plantas y humanos, además de ser productor de antibióticos tipo poliquetidos, características que hacen a este actinomiceto biomédicamente muy atractivo (Eftekhariyash y Hamedi, 2020). Recientemente, Liu *et al.*, (2023) obtuvieron de la cepa *S. tendae* MCCC 1A01534 dos compuestos derivados de la homoprejudomicina, los cuales, mediante ensayos de fluorescencia de tioflavina T (ThT) y péptidos tauR3, lograron inhibir la agregación de la proteína Tau, involucrada en la enfermedad neurodegenerativa del Alzheimer (EA). Respecto al control biológico de microorganismos fitopatógenos se ha documentado su efectividad contra hongos como *Fusarium oxysporum*, *Macrophomina phaseolina* y *Sclerotium rolfsii* (Al-Askar *et al.*, 2013). En el caso de la cepa ARC_12, quien mostró índices de potencia relacionados con actividad celulolítica y solubilización de fosfatos, pero careciendo de actividad antagónica *in vitro* hacia hongos y bacterias fitopatógenas, fue identificada molecularmente como *Streptomyces rochei*. No obstante, los reportes del aislamiento y actividad biológica de esta especie de *Streptomyces* la han descrito como agente de control biológico al inhibir el desarrollo de microorganismos que causan enfermedades o aumentando la inmunidad en plantas a través de mecanismos de acción que incluyen la antibiosis, síntesis de enzimas, inhibidores de enzimas entre otros mecanismos (Sudha *et al.*, 2022). En una investigación realizada por Kanini *et al.* (2013), mediante un cribado de cepas de *Streptomyces*, lograron identificar y seleccionar aquellas que fueron capaces de controlar al hongo fitopatógeno *Fusarium oxysporum*. En este proceso de cribado, lograron identificar a la cepa de *Streptomyces rochei* ACTA1551 aislada de una muestra de suelo de la rizosfera de *Pinus brutia*, la cual, demostró ser capaz de proteger a plantas de tomate del marchitamiento por *Fusarium* en condiciones de invernadero, simultáneamente, lograron obtener pruebas de su capacidad para promover el crecimiento de las plantas y ser un productor prometedor de metabolitos con una amplia gama de actividad antimicrobiana (Kanini *et al.*, 2013). En otro estudio realizado por Sudha *et al.* (2022), demostraron el efecto antagónico, bajo condiciones de laboratorio, de *S. rochei* sobre los hongos fitopatógenos *F. moniliforme* y *C. lunata*, los agentes etiológicos del moho del grano del sorgo. El análisis cromatográfico de metabolitos permitió identificar la producción de 45 compuestos volátiles, siendo los más frecuentes 1-butanol, furano 2 y furano 3-metilo, 1,2,4-ciclopentanotriol, benceno, isovalerato de metilo, ciclopentanona, éster metílico del ácido butanoico y metilundecanol. Rante *et al.* (2020) realizaron el aislamiento de actinomicetos a partir de la rizósfera de la planta *Andrographis paniculata* (*Acanthaceae*). Esta planta de uso medicinal, es una hierba anual que crece abundantemente en el sudeste asiático y es eficaz en el tratamiento de afecciones del

tracto gastrointestinal e infecciones de las vías respiratorias superiores, además de ser reconocida por su utilidad en afecciones cardíacas y en el tratamiento de gonorrea, enfermedades hepáticas e ictericia, así como una variedad de otras enfermedades crónicas e infecciosas. Los resultados de la identificación molecular de 10 cepas de actinomicetos permitieron determinar que cuatro de los actinomicetos aislados, presentaron una similitud del 97% con *Streptomyces griseorubiginosus* y *Streptomyces phaeopurpureus*, mientras que los seis aislamientos restantes presentaron valores de similitud del 97% con *Streptomyces purfeofuscus* y *Kitasatospora azatica*. Adicionalmente, se observó que el extracto de acetato de etilo de los cuatro actinomicetos relacionados a *Streptomyces griseorubiginosus* y *Streptomyces phaeopurpureus* mostraron actividad antibacteriana, una prueba de cromatografía de capa fina reveló ser un compuesto de estructura tipo terpenoide.

De igual forma, varias de las cepas aisladas fueron posicionadas y relacionadas molecularmente como *S. thinghirensis*. Para esta especie, se ha descrito su capacidad de exhibir patrones de actividad antifúngica hacia los mohos *Aspergillus niger*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis*, *Pythium ultimum*, *Sclerotium rolfsii* y *Verticillium dahliae*, y a las levaduras *Candida albicans*, *Candida tropicalis* y *Saccharomyces cerevisiae*, así mismo se ha reportado su actividad antibacteriana hacia *Bacillus subtilis*, *Bacillus cereus*, *Escherichia coli*, *Streptomyces scabiei*, *S. pneumoniae* ATCC 49619, *S. aureus* ATCC 29213 y MRSA-A., además de promover el crecimiento de las plantas a través de la producción de sideróforos, ácido indol acético (IAA) y la solubilización de fosfato (Rehan *et al.*, 2023). Omar *et al.*, (2022), analizaron cuatro cepas, *Streptomyces* sp. cepa HM2, *Streptomyces thinghirensis* cepa HM3, *Streptomyces* sp. cepa HM8 y *Streptomyces tricolor* cepa HM10 y su papel en la mejora del crecimiento y el rendimiento del pepino en condiciones de invernadero. La evaluación *in vitro*, después de 4 días de incubación a 30°C, les permitió estimar que las cepas produjeron AIA (18, 22, 62 y 146 µg/mL, respectivamente) y sideróforos (42.59, 40.01, 16.84, 64.14% SU, respectivamente). Al mismo tiempo observaron que los porcentajes medidos de la eficacia de solubilización de fósforo fueron del 64.3, 84.4, 57.2 y 81.6 con la misma frecuencia. En los tratamientos con plantas, se demostró que aquellos incluyendo roca fosfato más una de las cepas de actinomicetos, mejoraron los resultados para altura de planta, número de hojas por planta, longitud de raíz, número de frutos por planta, longitud del fruto, diámetro del fruto y peso fresco del fruto por planta. Bajo este escenario, el aislamiento de actinomicetos con capacidad solubilizadora eficiente de P y asociada a una o varias de las múltiples actividades promotoras del crecimiento vegetal, directas o indirectas, podrían ser utilizados como biofertilizantes con grandes beneficios para las plantas, especialmente en suelos pobres y estresados (Passari *et al.*, 2015).

Finalmente, y considerando que el género *Streptomyces* produce diversos metabolitos secundarios agrobioactivos, cabe la posibilidad de promoverlos y utilizarlos como una alternativa a los insumos agrícolas químicos con la finalidad de proteger y reducir la tasa de enfermedades por microorganismos fitopatógenos, así como mejorar el crecimiento y rendimiento de las plantas. Es necesario mencionar que actualmente una parte de los esfuerzos de la investigación se enfocan en la búsqueda de metabolitos secundarios particulares y peculiarmente importantes en biomas extremos, destacando los suelos desérticos no polares con escasa o sin vegetación, los cuales representan un tercio de la masa terrestre del planeta (Laity, 2009). Asimismo, se ha conseguido aislar actinobacterias

filamentosas, incluyendo miembros de géneros raros, de paisajes desérticos de regiones geográficamente diversas, entre las que se incluyen Mojave (Garrity *et al.*, 1996), Mongolia (Kurapova *et al.*, 2012) y Sahara (Meklat *et al.*, 2011), aunque los estudios más extensos se han enfocado en el desierto de Atacama en el norte de Chile, el desierto no polar más antiguo y seco del mundo (Bull *et al.*, 2018). En este sentido, es importante suponer que aún están esperando ser descubiertos nuevos géneros y nuevas especies de actinomicetos de diversos hábitats, incluyendo los extremos (Ngamcharungchit *et al.*, 2023).

5. CONCLUSIÓN

En conclusión, el aislamiento de actinomicetos de suelos rizósfericos de plantas habituadas o adaptadas a arenas de yeso (CaCO₃), y las cuales fueron identificadas morfológicamente como *Machaerantha gypsophila*, permitió observar su capacidad en la producción de una diversidad de metabolitos, expresados y evaluados como pigmentación del medio de cultivo, coloración de la colonia y de esporas, así como actividades enzimáticas y antagonismo contra organismos fitopatógenos. Aunque, esta planta no presenta una importancia económica o medicinal, existe evidencia científica que sugiere que la secreción de exudados radiculares favorece la generación de relaciones mutualistas y simbióticas con sus comunidades microbianas, entre ellas los actinomicetos, esto con el objetivo de promover la producción de compuestos biológicamente activos que ayuden en la descomposición de la materia orgánica, la promoción del crecimiento vegetal y el control de microorganismos patógenos. La selección de 12 cepas de actinomicetos con actividades enzimáticas xilanolíticas, pectinolíticas, celulolíticas y solubilización de fosfatos *in vitro* o actividad antagónica *in vitro* contra los fitopatógenos *S. reilianum*, *Pseudomonas viridiflava*, *Pseudomonas* s. pv. *nerii* y *Xanthomonas translucens* pv. *undulosa*, permitió ser identificados como actinomicetos del género *Streptomyces* y especies *tendae*, *thinghiriensis*, *rochei* y sp, a quienes se les podría atribuir un potencial uso biotecnológico en la promoción del crecimiento vegetal y en el control biológico de enfermedades o plagas en plantas de importancia agroeconómica. Finalmente y considerando la enorme cantidad de información de investigación disponible sobre el aislamiento e identificación de actinomicetos en diversos ecosistemas, así como sus metabolitos secundarios, cabe resaltar que aún existe un potencial para descubrir nuevos agentes bioactivos, además de integrar innovadores enfoques que incluyan técnicas de cultivo, inducción de elicitores químicos, minería del genoma y activación de grupos de genes para encontrar compuestos con bioactividad novedosa.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

La I.B. Rodríguez-Melquiades desarrolló y realizó el trabajo experimental, redactó el manuscrito y el borrador: preparación del borrador original; el Dr. Téllez-Jurado y la Dra. Mercado-Flores apoyaron en la identificación microscópica de las cepas de actinomicetos, así como en la revisión del artículo; el Dra. Ramírez-Vargas aportó su experiencia y retroalimentación en la construcción filogenética; el Dr. Anducho-Reyes contribuyó en la identificación microbiológica y molecular de las cepas de actinomicetos, redactó el artículo y gestionó el proyecto.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

REFERENCIAS

Al-Askar, A. A., Baka, Z. A., Rashad, Y. M., Ghoneem, K. M., Abdulkhair, W. M., Hafez, E. E., Shabana, Y. M., 2015. Evaluation of *Streptomyces griseorubens* E44G for the biocontrol of *Fusarium oxysporum* f. sp. lycopersici: ultrastructural and cytochemical investigations. *Ann. Microbiol.* 64(5):1815–1824. <https://doi.org/10.1007/s13213-014-1019-4>

Al-Askar, A. A., Rashad, Y. M., Abdulkhair, W. M., 2013. Antagonistic activity of an endemic isolate of *Streptomyces tendae* RDS16 against phytopathogenic fungi. *Afr. J. Microbiol. Res.* 7(6); 509-516.

Bennur, T., Kumar, A. R., Zinjarde, S., Javdekar, V., 2014. *Nocardioopsis* species as potential sources of diverse and novel extracellular enzymes. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 98(22), 9173–9185. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-6111-y>

Bergey, D. H., Holt, J. G., 2012. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Eds. Lippincott Williams & Wilkins, pp. 2083. ISBN: 9780387950433

Bull, A. T., Stach, J. E. M., 2007. Marine actinobacteria: new opportunities for natural product search and discovery. *Trends Microbiol.* 11:491–499. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2007.10.004>

Bull, A. T., Idris, H., Sanderson, R., Asenjo, J., Andrews, B., Goodfellow, M., 2018. High altitude, hyper-arid soils of the Central-Andes harbor mega-diverse communities of actinobacteria. *Extremophiles.* 22, 47–57. <https://doi.org/10.1007/s00792-017-0976-5>

Castañeda-Cisneros, Y. E., Mercado-Flores, Y., Anducho-Reyes, M. A., Álvarez-Cervantes, J., Ponce-Lira, B., Evangelista-Martínez, Z., Téllez-Jurado, A., 2020. Isolation and selection of *Streptomyces* species from semi-arid agricultural soils and their potential as producers of xylanases and cellulases. *Curr. Microbiol.* 77(11), 3460–3472. <https://doi.org/10.1007/s00284-020-02160-7>.

Carreón-Gaxiola C. O., Torres-Beltrán, M., Ugalde, J. A., Millán-Aguíñaga, N., 2025. Phylogenomic and secondary metabolism exploration of actinobacteria isolated from sediments of Laguna Ojo de Liebre, Mexico/Exploración filogenómica y de metabolismo secundario de actinobacterias aisladas de sedimentos de la Laguna Ojo de Liebre, México. *Mex. J. Biotechnol.* 10(1):1-35. <https://doi.org/10.29267/mxjb.2025.10.1.1>

Corredor, P., Andrade, E., Tohme, J., Duque, M., Flórez, C., 2000. Abundancia y diversidad de las comunidades de *Streptomyces* en seis coberturas vegetales de la franja cafetera

del Quindío, Colombia. *Acta Biol. Colomb.* 5(1), 59–69.

Czaja, A., Estrada-Rodríguez, J. L., Flores-Olvera, H., 2014. The gypsum dunes of Cuatrociénegas Valley, Mexico – A secondary Sabkha ecosystem with gypsophytes. In: Khan, M.A., Böer, B., Öztürk, M., Al Abdessalaam, T.Z., Clüsener-Godt, M., & Gul, B. (eds.). *Tasks for vegetations science (Vol. 47). Sabkha ecosystems (Vol. IV). Cash crop halophyte and biodiversity conservation* (pp. 81-92). Netherlands: Springer.

Daquioag, J. E. L., Penuliar, G. M., 2021. Isolation of Actinomycetes with cellulolytic and antimicrobial activities from soils collected from an Urban Green Space in the Philippines. *Int. J. Microbiol.* 6699430. <https://doi.org/10.1155/2021/6699430>

Ding, W. J., Zhang, S. Q., Wang, J. H., Lin, Y. X., Liang, Q. X., Zhao, W. J., Li, C. Y., 2013. A new di-O-prenylated flavone from an actinomycete *Streptomyces* sp. MA-12. *J. Asian Nat. Prod. Res.* 15(2), 209-214. <https://doi.org/10.1080/10286020.2012.751979>

Ebrahimi-Zarandi, M., Saberi Riseh, R., Tarkka, M. T., 2022. Actinobacteria as effective biocontrol agents against plant pathogens, an overview on their role in eliciting plant defense. *Microorganisms.* 10(9), 1739. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10091739>

Eftekharivash, L., Hamedi, J., 2020. Genome sequence and annotation of *Streptomyces tendae* UTMC 3329, acid and alkaline tolerant actinobacterium. *Iran. J. Microbiol.* 12(4), 343–352. <https://doi.org/10.18502/ijm.v12i4.3939>

Franco, C. M., 2009. Utilización de los actinomicetos en proceso de biofertilización. *Rev. Perú. Biol.* 16(2):239-242. <https://doi.org/10.15381/rpb.v16i2.213>

Garrity, G. M., Heinbuch, B. K., Galiardi, M., 1996. Isolation of noosporogenous actinomycetes from desert soils. *J. Ind. Microbiol.* 17:260–267

Hamdali H., Hafidi M., Virolle M. J., Ouhdouch Y., 2008. Growth promotion and protection against damping-off of wheat by two rock phosphate solubilizing actinomycetes in a P-deficient soil under greenhouse conditions. *Appl. Soil Ecol.* 40, 510–517. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.08.001>

Hernández-Rodríguez, A., León-Plasencia, D., Rives-Rodríguez, N., Diaz-de la Osa, A., Almaguer-Chávez, M., Acebo-Guerrero, Y., 2010. Identificación de aislamientos autóctonos de *Pseudomonas fluorescentes* con actividad antagónica de *Curvularia* spp. *Rev. Protección Veg.* 25(3),181-189.

Janaki, T., 2017. Enzymes From Actinomycetes – Review. *Int. J. Chemtech Res.* Vol.10 No.2, pp 176-182, 2017. ISSN: 0974-4290, ISSN(Online):2455-9555.

Kanini, G. S., Katsifas, E. A., Savvides, A. L., Karagouni, A. D., 2013. *Streptomyces rochei*

ACTA1551, an indigenous Greek isolate studied as a potential biocontrol agent against *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*. Biomed Res. Int. 387230. <https://doi.org/10.1155/2013/387230>

Khaled, Z., 2021. Characterization, identification, and optimization of chitinolytic rare actinomycetes isolated from Sinai soil, Egypt. Az. J. Pharm. Sci. 64:183–202. <https://doi.org/10.21608/ajps.2021.187825>

Kokare, C. R., Mahadik, K. R., Kadam, S. S., Chopade, B. A., 2004. Isolation, characterization and antimicrobial activity of marine halophilic *Actinopolyspora* species AH1 from the west coast of India. Curr. Sci. 593-597.

Kumar, S., Solanki, D. S., Parihar, K., Tak, A., Gehlot, P., Pathak, R., Singh, S. K., 2021. Actinomycetes isolates of arid zone of Indian Thar Desert and efficacy of their bioactive compounds against human pathogenic bacteria. Biol. Futura. 72(4), 431–440. <https://doi.org/10.1007/s42977-021-00073-5>

Kurapova I., Zenova G. M., Sudnitsyn I. I., Kizilova A. K., Manucharova N. A., Norovsuren Z. H., Zvyagintsev D. G., 2012. Thermotolerant and thermophilic Actinomycetes from soils of Mongolia Desert Steppe Zone. Microbiology. 81, 98–108. <https://doi.org/10.1134/S0026261712010092>

Laity, J., 2009. Deserts and Desert Environments, 1st ed. Wiley. Retrieved from <https://www.perlego.com/book/2757361/deserts-and-desert-environments-pdf> (Original work published 2009)

Liu, L., Salam, N., Jiao, J. Y., Jiang, H. C., Zhou, E. M., Yin, Y. R., Ming, H., Li, W. J., 2016. Diversity of culturable thermophilic actinobacteria in hot springs in Tengchong, China and studies of their biosynthetic gene profiles. Microb. Ecol. 72, 150-162. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0756-2>

Liu, X., She, W., Sung, H. H., Williams, I. D., Qian, P., 2023. Tau-aggregation inhibitors derived from *Streptomyces tendae* MCCC 1A01534 protect HT22 cells against okadaic acid-induced damage. Int. J. Biol. Macromol. 231, 123170. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2023.123170>

Meklat, A., Sabaou, N., Zitouni, A., Mathieu, F., Lebrihi, A., 2011. Isolation, taxonomy, and antagonistic properties of halophilic actinomycetes in Saharan soils of Algeria. Appl Environ. Microbiol. 77, 6710–6714. <https://doi.org/10.1128/AEM.00326-11>

Meenakshi, S., Hiremath, J., Meenakshi, M.H., Shivaveerakumar, S., 2024. Actinomycetes: Isolation, cultivation and its active biomolecules. J Pure Appl. Microbiol.18(1):118-143. <https://doi.org/10.22207/JPAM.18.1.48>

Minotto, E., Milagre, L., Oliveira, M., Sand, S., 2014. Enzyme characterization of

endophytic actinobacteria isolated from tomato plants. J. Adv. Sci. Res. 5(02), 16-23.

Nafis, A., Raklami, A., Bechtaoui, N., El Khalloufi, F., El Alaoui, A., Glick, B. R., Hafidi, M., Kouisni, L., Ouhdouch, Y., Hassani, L., 2019. Actinobacteria from extreme niches in Morocco and their plant growth-promoting potentials. Diversity. 11, 139. <https://doi.org/10.3390/d11080139>

Nandimath, A. P., Karad, D. D., Gupta, S. G., Kharat, A. S., 2017. Consortium inoculum of five thermo-tolerant phosphate solubilizing Actinomycetes for multipurpose biofertilizer preparation. Iran. J. Microbiol. 9(5), 295–304.

Nazari, M. T., Machado, B. S., Marchezi, G., Crestani, L., Ferrari, V., Colla, L. M., Piccin, J. S., 2022. Use of soil actinomycetes for pharmaceutical, food, agricultural, and environmental purposes. 3 Biotech. 12(9), 232. <https://doi.org/10.1007/s13205-022-03307-y>

Ngamcharungchit, C., Chaimusik, N., Panbangred, W., Euanorasetr, J., Intra, B., 2023. Bioactive metabolites from terrestrial and marine Actinomycetes. Molecules. 28(15), 5915. <https://doi.org/10.3390/molecules28155915>

Okoro, C. K., Brown, R., Jones, A. L., Andrews, B. A., Asenjo, J. A., Goodfellow, M., Bull, A. T., 2009. Diversity of culturable actinomycetes in hyper-arid soils of the Atacama Desert, Chile. Antonie van Leeuwenhoek. 95(2), 121–133. <https://doi.org/10.1007/s10482-008-9295-2>

Omar, A. F., Abdelmageed, A. H. A., Al-Turki, A., Abdelhameid, N. M., Sayyed, R. Z., Rehan, M., 2022. Exploring the plant growth-promotion of four *Streptomyces* strains from rhizosphere soil to enhance Cucumber growth and yield. Plants. 11(23), 3316. <https://doi.org/10.3390/plants11233316>

Passari, A. K., Mishra, V. K., Gupta, V. K., Yadav, M. K., Saikia, R., Singh, B.P., 2015. *In Vitro* and *In Vivo* plant growth promoting activities and DNA fingerprinting of antagonistic endophytic Actinomycetes associates with medicinal plants. PloS one. 10(9), e0139468. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139468>

Pérez-Corral, D. A., García-González, N. Y., Gallegos-Morales, G., Ruiz-Cisneros, M. F., Berlanga-Reyes, D. I., Ríos-Velasco, C., 2015. Aislamiento de actinomicetos asociados a rizosfera de árboles de manzano antagonicos a *Fusarium equiseti*. Rev. Mexicana Cienc. Agric. 6(7), 1629-1638.

Poomthongdee, N., Duangmal, K., Pathom-aree, W., 2015. Acidophilic actinomycetes from rhizosphere soil: diversity and properties beneficial to plants. J. Antibiot. 68, 106–114. <https://doi.org/10.1038/ja.2014.117>

Putri, A. L., Setiawan, R., 2019. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science.

308 012035.

Radhakrishnan, M., Balaji, S., Balagurunathan, R., 2007. Thermotolerant actinomycetes from the Himalayan Mountain – Antagonistic potential, characterization and identification of selected strains. *Malays. Appl. Biol.* 36(1): 59-65.

Rante, H., Alam, G., Pakki, E., Umar, U., Ali, A., 2020. Identification and antibacterial activity of Actinomycetes isolated from medicinal plant *Andrographis paniculata* rhizosphere soil. *CJMB*, 7(4), 1-7.

Rehan, M., Gueddou, A., Alharbi, A., Ben Abdelmalek, I., 2023. *In silico* prediction of secondary metabolites and biosynthetic gene clusters analysis of *Streptomyces thinghirensis* HM3 isolated from Arid soil. *Fermentation*. 9, 65. <https://doi.org/10.3390/fermentation9010065>

Rodríguez-Mejía, M. L., 2013. Biogeografía y manejo integrado de *Clavibacter michiguenses* subsp. *michiganenses* en México. *Rev. Mex. Fitopatol.* Vol. 31, (Suplemento).

Selmants P. C., Hart S. C., 2010. Phosphorus and soil development: Does the Walker and Syers model apply to semiarid ecosystems? *Ecology*. 9:474-484. <https://doi.org/10.1890/09-0243.1>

Selim, M. S. M., Abdelhamid, S. A., Mohamed, S. S., 2021. Secondary metabolites and biodiversity of actinomycetes. *J Genet. Eng. Biotechnol.* 19(1), 72. <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00156-9>

SEMARNAT (2003) Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000, que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación, 23/04/2003. México, DF, México. 85 pp.

Sharma, M., Dangi, P., Choudhary, M., 2014. Actinomycetes: source, identification, and their applications. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 3:801–832.

Silva, G. C., Kitano, I. T., Ribeiro, I. A. F., Lacava, P. T., 2022. The Potential Use of Actinomycetes as microbial inoculants and biopesticides in Agriculture. *Front. Soil Sci.* 2:833181. <https://doi.org/10.3389/fsoil.2022.833181>

Sudha, A., Durgadevi, D., Archana, S., Muthukumar, A., Suthin Raj, T., Nakkeeran, S., Poczaí, P., Nasif, O., Ansari, M.J., Sayyed, R.Z., 2022. Unraveling the tripartite interaction of volatile compounds of *Streptomyces rochei* with grain mold pathogens infecting sorghum. *Front. Microbiol.* 13, 923360. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.923360>

Świecimska, M., Golińska, P., Goodfellow, M., 2023. Generation of a high quality library of

bioactive filamentous actinomycetes from extreme biomes using a culture-based bioprospecting strategy. *Front. Microbiol.* 13:1054384. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1054384>

Tanaka, Y., Omura, S., 1993. Agroactive compounds of microbial origin. *Annu. Rev. Microbiol.* 47, 57–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.47.100193.000421>

Torres-Rodriguez, J. A., Reyes-Pérez, J. J., Quiñones-Aguilar, E. E., Hernandez-Montiel, L. G., 2022. Actinomycete potential as biocontrol agent of phytopathogenic fungi: mechanisms, source, and applications. *Plants.* 11(23), 3201. <https://doi.org/10.3390/plants11233201>

Uhlig, E., Kjellström, A., Nurminen, N., Olsson, C., Oscarsson, E., Canaviri-Paz, P., Mogren, L., Alsanius, B., Molin, G., Håkansson, Å., 2021. Use of bacterial strains antagonistic to *Escherichia coli* for biocontrol of spinach: A field trial. *IFSET.* 74. <https://doi.org/10.1016/j.ifset.2021.102862>