

Comunidades microbianas en el suelo: causa y soluciones de las enfermedades en plantas*

Soil Microbial Communities: The Cause and Solutions of Plant Diseases

CITACIÓN: Hao, J. (2016). Comunidades microbianas en el suelo: causa y soluciones de las enfermedades en plantas. *Palmas* 37(Especial Tomo I), pp. 123-130.

PALABRAS CLAVE: Comunidades microbianas, enfermedades, suelo.

KEYWORDS: soil microbial communities, diseases, soil.

*Artículo original recibido en inglés y traducido por Sofía Lemaitre Cepeda.



JIAJUN HAO

Profesor Asistente de Fitopatología,
Universidad de Maine
Assistant Professor of Plant Pathology,
University of Maine
jianjun.hao1@maine.edu

Resumen

El suelo es el medio que propicia el crecimiento de las plantas. Es un biosistema activo que contiene diversos microorganismos que cumplen múltiples funciones. Los patógenos hospederos del suelo son la principal limitación para la salud y el rendimiento de las plantas. En el tratamiento de enfermedades se han estudiado y practicado estrategias con base biológica como una opción en la producción agrícola. Una mejor aplicación del biocontrol depende del entendimiento de la comunidad microbiana.

En este artículo se describe un caso de estudio que utiliza la roña común de la papa (*Streptomyces* spp.) y un suelo que suprime la enfermedad. Un campo que tiene una historia de cultivo de papa de décadas demostró un declive en la roña común, por lo cual se consideró que tenía un suelo supresor de enfermedades. Un campo contiguo al suelo supresor presentó una gran presión de enfermedades y

se consideró como conducente a las enfermedades. Se recolectaron muestras de los suelos de ambos campos y se extrajo la totalidad del ADN genómico. Al analizar la estructura, la diversidad y el enriquecimiento de las comunidades microbianas en los suelos usando la dilución en placas en medios de cultivo semiselectivos y la metagenómica, se identificaron microorganismos benéficos, incluyendo bacilos, pseudomonas, *Streptomyces* no patógenas, *Lysobacter*, entre otros. La población enriquecida y la alta diversidad de estos microorganismos beneficiosos son las razones por las cuales existe una supresión de las enfermedades. Se aisló la cepa bacteriana *Bacillus amyloliquefaciens* BAC03 del suelo supresor de enfermedades y se caracterizó en actividades de control biológico. Esta mostró un amplio espectro de actividades antimicrobianas y una gran eficacia para el control de la roña común de la papa y otras enfermedades. Lo anterior se discutirá en cuanto al uso de esta información para entender las prácticas culturales y las estrategias de diseño efectivo del tratamiento de enfermedades.

Abstract

Soil is the medium for supporting plant growth. It is an active living biosystem that contains various microorganisms with various functions. Soil borne plant pathogens are the main constraints to plant health and yield. In disease management, biologically based strategies have been studied and practiced as an option in agricultural production. Better biocontrol application depends on understanding the microbial community.

A case study is described using potato common scab (*Streptomyces* spp.) and soil that is suppressive to the disease. A field with decades of history of potato cultivation showed a decline of potato common scab, which was considered to contain disease-suppressive soil. A field adjacent to the suppressive soil showed a high disease pressure was considered as disease-conducive soil. Soil samples were collected from both fields, and total genomic DNA was extracted. By analyzing the structure, diversity and enrichment of soil microbial communities using dilution plating on semi-selective culture media, and metagenomics, beneficial microorganisms have been identified, including bacilli, pseudomonads, non-pathogenic *Streptomyces*, *Lysobacter*, and others. Enriched population and high diversity of these beneficial microorganisms are the reason of disease suppression. A bacterial strain *Bacillus amyloliquefaciens* BAC03 was isolated from the disease-suppressive soil and characterized in biological control activities. It showed a broad spectrum of antimicrobial activities and strong efficacy in controlling potato common scab and other diseases. It will be discussed in using this information on how to understand cultural practices and design effective strategies of disease management.

□

Introducción

El suelo es el medio para sustentar el crecimiento de las plantas. Es un biosistema activo vivo que contiene diversos microorganismos con distintas funciones (Bakker *et al.*, 2014, Panke-Buisse *et al.*, 2015). Estos microorganismos incluyen diversos tipos de taxones que favorecen la sanidad vegetal, así como fitopatógenos. Los fitopatógenos hospederos del suelo son los principales limitantes para la sanidad vegetal y la productividad (Dees y Wanner, 2012, Hao *et al.*, 2009, Lorang *et al.*, 1989, Postma *et al.*, 2008). Por ejem-

plo, la sarna común de la papa (SCP) causada por *Streptomyces* spp. (Labruyere, 1971), que amenaza la industria de la papa en Estados Unidos, que mueve USD 3,5 mil millones (NASS, 2010) debido a la falta de métodos eficaces de control (Wanner *et al.*, 2014, Thomson *et al.*, 2006). El agente causal *Streptomyces* spp. corresponde a un grupo de estreptomicetos que tienen diversos antecedentes genéticos y conforman un complejo de comunidades patógenas (Goyer *et al.*, 1996, Hao *et al.*, 2009, Jiang *et al.*, 2012). Son

habitantes persistentes del suelo que sobreviven sa-
profíticamente durante largos períodos en ausencia
de hospederos.

La meta en la producción agrícola es reducir o eli-
minar los fitopatógenos y mejorar la productividad
y calidad potencial de los cultivos. Dado que existen
estrategias de control, como los productos químicos,
y las variedades resistentes cumplen en el manejo de
la SCP, el control biológico ha sido un interés en las
últimas décadas (Loria y Kempter, 1985, Thomson *et*
al., 2006, Wanner *et al.*, 2014). La aplicación de un
mejor control biológico depende de entender la comu-
nidad microbiana. En este artículo trataremos un
estudio de caso que utiliza la sarna común de la papa
en suelo supresivo a la enfermedad, con la esperanza
de dilucidar la biología y el ecosistema que brindan
información básica para el manejo de la enfermedad.

Suelo supresivo a la enfermedad

Un campo (N 42°43.014'; W 84°27.972') en East Lan-
singing, Michigan, mostró una disminución de la SCP
después de recibir más de 25 años de cultivo de papa
(Hao *et al.*, 2009). Nuestra hipótesis fue que la dismi-
nución de la enfermedad se debió al suelo supresivo a
la enfermedad, por tal razón este campo en particu-
lar fue designado como supresivo a la sarna (ss). Por
el contrario, un campo (N 42°42.937'; W 84°27.975')
cercano al campo ss, con pocos años de cultivo de

papa, tuvo una presión mucho mayor de la enferme-
dad, y este fue referido como suelo conductivo (sc)
de la enfermedad (Tabla 1). Ambos suelos son franco
arenosos con propiedades físico-químicas similares.
Con base en esta observación de campo e hipótesis, se
hicieron experimentos de invernadero y de laborato-
rio con el fin de confirmar la supresión de la enferme-
dad y los factores biológicos, en caso de que hubiera
algunos que contribuyeran a esta supresión.

Los factores biológicos son el principal actor en la supresión de la enfermedad

En un ensayo de invernadero, el suelo recolectado del
campo ss se utilizó para diferentes tratamientos. El
suelo ss fue esterilizado en autoclave dos veces (120
minutos cada vez) en 24 h, y se mezcló con suelo SS
no esterilizado a diferentes ratios. El inóculo *Streptomyces scabies* en vermiculita se mezcló con el suelo
con el nivel del inóculo final ajustado a 10⁶ unida-
des formadoras de colonias (UFC) cm⁻³ de suelo. Se
sembró papa o rábano en ensayos separados en las
mismas configuraciones de macetas. Los resultados
mostraron que la severidad de la SCP se correlacionó
negativamente con el porcentaje del SS (no esteriliza-
do en autoclave) en el suelo (Figura 1), lo que encajó
en un modelo de regresión lineal simple con R² > 0,90
(P < 0,05). Esto demostró que la supresión de la en-
fermedad es transferible.

Tabla 1. Porcentaje del índice de enfermedad de la sarna común de la papa en dos campos evaluados en múltiples años en East Lansing, Michigan.

Año	Suelo conductivo	Suelo supresivo
2007	94,4	10
2008	93,8	28
2010	60	34
2012	No disponible	4

Nota: Las lesiones de la enfermedad en tubérculos de papa se calificaron con base en una escala de 0 a 5: 0 = sin síntomas, 1 = 1 a 10 % de la superficie con lesiones superficiales o levantadas, 2 = 11 a 25 % de la superficie con lesiones superficiales o levantadas, 3 = 26 a 50 % de la superficie con lesiones superficiales o levantadas, 4 = 50 % de la superficie con lesiones superficiales o levantadas o < 25 % superficie con lesiones hundidas y 5 = > 50 % de la superficie con lesiones superficiales o levantadas, o > 25 % superficie hundida. El índice de severidad de la enfermedad se calculó como \sum (calificación × número de tubérculos con esa calificación) / número total de tubérculos de papa evaluados.

En un segundo ensayo de invernadero, el suelo ss fue tratado a diversas temperaturas durante 30 minutos, y se utilizó para llenar macetas de plástico para la inoculación con *S. scabies* y la siembra con papa o rábano, como se describió anteriormente. Los resultados indicaron que el tratamiento de temperatura afectó la supresión de la enfermedad. El incremento de la temperatura, empezando en 60 °C para el tratamiento del suelo, redujo significativamente el efecto de la supresión de la SCP por el suelo ss. Esto sugirió que las temperaturas más altas eliminaron las poblaciones de microorganismos benéficos y diversos grupos de microorganismos que tienen diferentes umbrales de tolerancia a la temperatura. Estos microorganismos fueron responsables de la supresión de la enfermedad (Meng *et al.*, 2002a).

Comunidades microbianas únicas en suelo supresivo a la enfermedad

Con el fin de entender las comunidades microbianas del suelo ss, se recolectaron muestras de suelo circundante de los campos ss y sc para hacer la comparación. Además, se recolectó suelo rizosférico durante el período de crecimiento de la papa. Mediante el método de dilución en placa, se sembraron suspensiones de suelo en medios de agar semiselectivos. En la mayoría de los ensayos el ss presentó cifras más altas de población de hongos totales, bacterias totales, estreptomicetos, pseudomonas fluorescentes y bacilos en la mayoría de las muestras de suelo analizadas. Sin

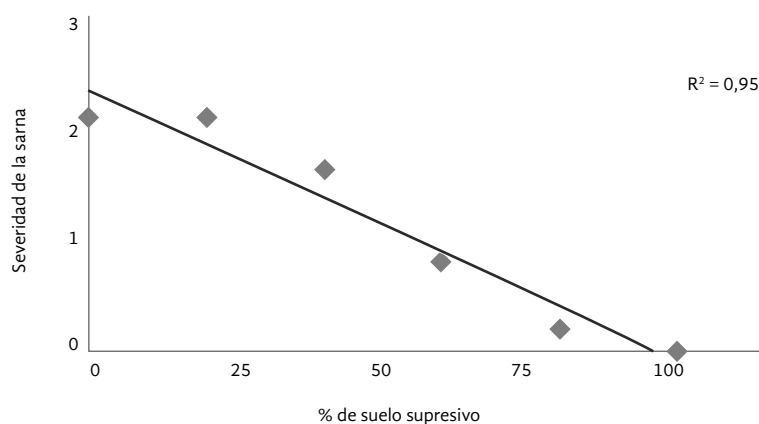
embargo, la mayoría de estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ($P < 0,05$) (Meng *et al.*, 2012a). Esto se debe a que el método basado en medios semiselectivos solamente puede separar grupos principales de microbios y, por tanto, es un ensayo de baja resolución.

Para analizar más a fondo las comunidades del suelo se realizó el polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción terminal (T-RFLP, por sus siglas en inglés). Se extrajo ADN de las muestras de suelo y se aplicó la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) con los cebadores FAM-63F (5'-CAG GCC TAA CAC ATG CAA GTC-3') marcado con 6-carboxifluoresceína, y 1387R (5'-GGG CGG WGT GTA CAA GGC-3') (Marchesi *et al.*, 1998), seguido por la digestión de los productos con las enzimas *Rsa* I y *Msp* I. En cuanto al análisis de los fragmentos T-RFLP digeridos con *Rsa* I y *Msp*, ambos tuvieron como resultado dos clústeres idénticos para ss y sc. Esto indicó que existen dos comunidades microbianas diferentes que habitan en estos dos tipos de suelos (Meng *et al.*, 2012a).

Las bacterias antagonicas contribuyen a que el suelo suprima *S. scabies*

Se probaron aislamientos de *Bacillus*, *Pseudomonas* fluorescentes, *Streptomyces* y bacterias totales, aislados por la dilución en placa (como se describió anteriormente), para determinar el antagonismo contra

Figura 1. Efecto de la mezcla de suelo sobre la sarna común de la papa. (Meng *et al.*, 2012a)



Streptomyces scabies *in vitro* mediante un ensayo de coplaca (Yoshida *et al.*, 2001). Una suspensión de esporas (100 µl) de la cepa 1019 de *S. scabies* con una concentración de 10^5 UFC ml⁻¹ se extendió en una placa de agar con extracto de malta y levadura (YME, por sus siglas en inglés) con aislamientos bacterianos de prueba inoculados en la misma placa, que fueron incubados a 28 °C durante más de tres días, y se registró el número de antagonistas.

Un total de 5.285 colonias bacterianas individuales se obtuvieron en placas con medios semiselectivos e incluyeron aislamientos que representaron bacterias totales, pseudomonas fluorescentes, estreptomicetos y bacilos. En total, 961 (18 %) aislamientos, incluidos 573 y 388 aislamientos de ss y sc, respectivamente, mostraron antagonismo contra *S. scabies*. En los cuatro grupos muestreados de 2007 a 2010, la frecuencia de las bacterias antagónicas en SS (0,27, 0,19, 0,49 y 0,24 para bacilos, bacterias totales, pseudomonas y estreptomicetos, respectivamente), fue mayor que en sc (0,23; 0,13; 0,30; y 0,18 para bacilos, bacterias totales, pseudomonas y estreptomicetos, respectivamente), pero solamente las diferencias en las frecuencias de pseudomonas y estreptomicetos fueron significativas ($P < 0,05$). Resulta interesante que aunque la población total de estreptomicetos fue más alta en ss, la de estreptomicetos patógenos fue significativamente menor, y la de los antagónicos mayor que en sc. Por tanto, las poblaciones más altas de bacterias antagónicas, como pseudomonas, bacilos y estreptomicetos antagónicos, contribuyeron a la supresión de la enfermedad.

Los *Streptomyces* spp. patógenos son menores en suelo SS

Con poblaciones más altas de bacterias antagónicas existentes en el suelo ss, pensaríamos que la población de *Streptomyces* spp. patógenos es menor. De hecho, nuestros resultados confirmaron esto. Para este ensayo se seleccionaron al azar *Streptomyces* spp. de ss y sc. Estos aislamientos fueron inoculados en tubérculos de papa en rodajas con tampones miceliales (Loria *et al.*, 1995). Se observaron lesiones necróticas en los discos de papa y se midieron después de cinco días de incubación en la oscuridad. La frecuencia de los estreptomicetos patógenos fue más alta en la rizósfera que en el suelo circundante. El sc rizosférico tuvo una frecuen-

cia significativamente más alta de estreptomicetos patógenos que el ss. Además, no se encontró ninguna diferencia en la frecuencia de estreptomicetos patógenos del suelo circundante entre los suelos ss y sc.

La metagenómica revela la estructura de las comunidades microbianas

La tecnología de secuenciación de próxima generación ofrece una poderosa herramienta para analizar la mayoría de las comunidades microbianas del suelo, especialmente para aquellas especies no cultivables (Rosenzweig *et al.*, 2012). En nuestro estudio se recolectaron muestras de suelo durante el aumento del volumen del tubérculo, en la interface suelo-raíz de las plantas de papa (cv. 'Snowden') del sc y se extrajo ADN del ss de cada muestra. Se realizaron reacciones PCR por triplicado mediante el sistema PCR de Alta Fidelidad de Roche (Roche Diagnostics GmbH, Mannheim, Alemania) con el ADN extraído como plantilla. A fin de definir las regiones V4 y V5 del gen 16S rRNA, el cebador incluyó un cebador directo conformado por el Adaptador 454A de 25 bp, un código de barras de 10 bp, seguido por el cebador universal bacteriano 16S-577F (5'-CG-TATCGCCTCCCTCGCGCCATCAGBARCODEAYTGGGYD-TAAAGNG-3') de 15 bp; y el cebador inverso compuesto por el Adaptador 454B de 25 bp y el cebador universal bacteriano 16S-926R (5'-CTATGCGCCTTGCCAGCCCGCTCAGCCGTC AATTCMTTTRAGT-3') de 18 bp. Se efectuaron análisis bioinformáticos y computacionales (Rosenzweig *et al.*, 2012).

En las comunidades microbianas del suelo, sc presentó una abundancia significativamente mayor de los filos *Deinococcus-Thermus* (cs: 5,6 %; ss: 2,6 %) y *Firmicutes* (cs: 7,3 %; SS: 4,5 %). Especialmente, sc tuvo una abundancia mayor de *Acetobacteraceae* (cs: 1,2 %; ss: 0,5 %), *Bacillaceae* (sc: 1,8 %; ss: 0,2 %), mientras que las muestras ss presentaron mayor abundancia de acidobacterias Grupo 6 sin clasificar (sc: 1,2 %; ss: 8,6 %), *Nocardioideae* (sc: 1,0 %; ss: 2,6 %), *Pseudomonadaceae* (sc: 0,04 %; ss: 0,5 %), acidobacterias Grupo 11 sin clasificar (sc: 0,0 %; SS: 0,2 %) y *Bacilli* sin clasificar (sc: 0,04 %; ss: 0,4 %). Hubo una diferencia significativa (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $P = 0,01$) en la distribución entre los géneros bacterianos entre los tipos de suelo. Cuarenta y

un género de bacterias difirieron significativamente en la abundancia relativa entre los suelos ss y sc ($\alpha = 0,05$; Wilcoxon). El suelo sc presentó una mayor abundancia media de *Bacillus* (sc: 1,4 %; ss: 0,1 %), *Truopera* (sc: 5,5 %; ss: 0,07 %) , *Bacillales* sin clasificar (sc: 1,3 %; ss: 0,3 %) y *Bradyrhizobiaceae* sin clasificar (sc: 2,6 %; ss: 0,5 %), mientras que las muestras SS tuvieron una mayor abundancia media de *Lysobacter* (sc: 0,04 %; ss: 0,2 %) y *Rhizobium* (sc: 0,08 %; ss: 0,2 %). Mediante la metagenómica se han hallado más grupos funcionales y taxonómicos. Por ejemplo, hemos encontrado que *Lysobacter* y *Rhizobium* se enriquecieron en los suelos supresivos.

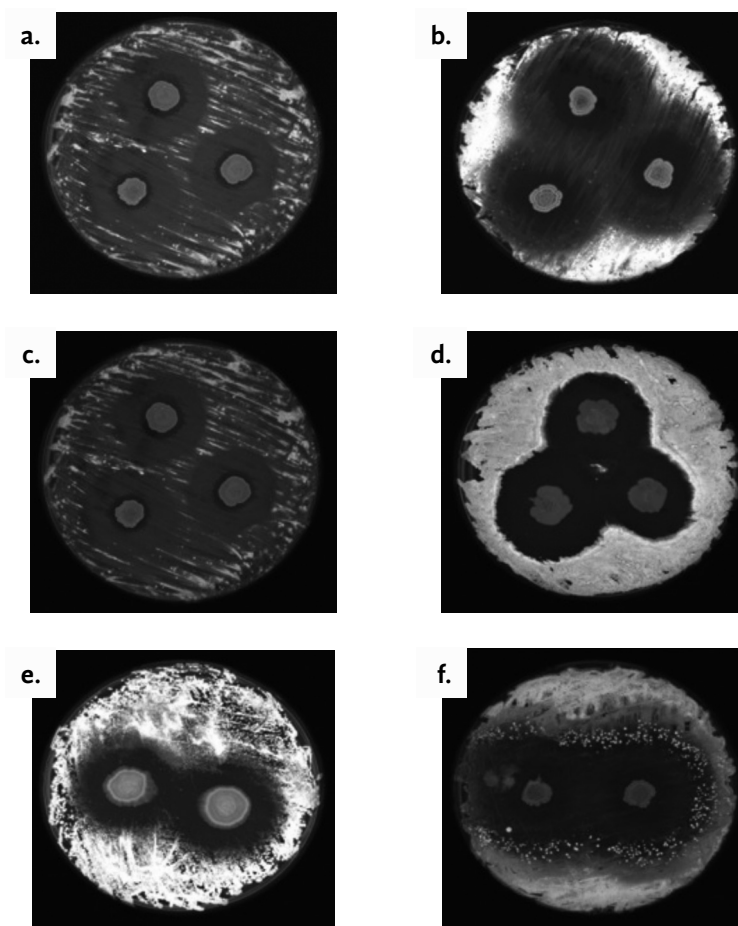
Microorganismos beneficiosos para el control de la enfermedad

Al analizar la estructura, la diversidad y el enriquecimiento de las comunidades microbianas en el suelo

mediante la dilución en placas en medios de cultivo semiselectivos y la metagenómica, se han identificado microorganismos benéficos, incluidos bacilos, pseudomonas, *Streptomyces* no patógenos, *Lysobacter* y otros. La población enriquecida y la alta diversidad de estos microorganismos benéficos son la razón de la supresión de la enfermedad (Figura 2).

Un ejemplo es esa cepa BAC03 de *Bacillus amyloliquefaciens* que fue originalmente aislada del suelo ss (Meng *et al.*, 2012b, 2015a,b). La bacteria produce LCI, una sustancia antimicrobiana polipéptida con amplio espectro. También produce volátiles orgánicos y hormonas vegetales. Sus bioactividades incluyen la actividad antagonista, la promoción del crecimiento de plantas y la inducción de resistencia a enfermedades en plantas (Tabla 2). Tiene actividades antimicrobianas más fuertes en comparación con el agente de control biológico comercial *Bacillus subtilis* QST713 (ingrediente activo de Serenade®).

Figura 2. Efecto inhibitorio de la cepa BAC03 de *Bacillus amyloliquefaciens* (tres o dos colonias en la placa) en seis especies o aislamientos de *Streptomyces* patógeno (fondo de la placa) mediante un ensayo de cocultivo. Las zonas claras son las áreas en donde no se observó crecimiento de *Streptomyces* spp.
a. *S. aureofaciens*, b. *S. scabies*, c. *S. acidiscabies*, d. *Streptomyces* sp. AC-1, e. 0095, f. DS 3024



Aplicación de agentes de control biológico: de las promesas a la práctica

El objetivo final de estudiar las comunidades microbianas en el suelo es hallar una manera para controlar mejor las enfermedades en plantas. Hemos aprendido que el suelo supresivo a la sarna contiene una cantidad de bacterias beneficiosas (Meng *et al.*, 2012 a,b). Estos microbios pueden emplearse de múltiples maneras. Una estrategia es reincorporar al suelo determinados microorganismos en donde los agentes de control biológico fueron aislados para controlar la población patógena. Hemos seguido estudiando la cepa BAC03 en ensayos de campo. Al emparar el suelo con la suspensión bacteriana

10 días después de la siembra, la sarna común de la papa se redujo de manera significativa (Meng *et al.*, 2013). En el mismo ensayo, BAC03 fue mejor que cualquier otro tratamiento de suelo o para plantas, tales como Regalia, aceite esencial y el químico pentacloronitrobenzeno. Este resultado fue consistente durante varios años y en múltiples localizaciones (Meng *et al.*, 2013). Otra manera de utilizar los microorganismos beneficiosos es la regulación de las comunidades microbianas, tanto en estructura como en población, mediante prácticas culturales y otros métodos. Esto puede tener un mayor potencial en el manejo de enfermedades, lo cual depende exclusivamente de entender las comunidades microbianas en el suelo y los factores que pueden afectarlas. El suelo supresivo a enfermedades es un ejemplo de ello.

Tabla 2. Actividades antimicrobianas de la cepa BAC03 de *Bacillus amyloliquefaciens* en comparación con la cepa QST713 de *Bacillus subtilis* en placas de agar.

Patógeno de prueba	Diámetro de la zona de inhibición (cm)	
	BAC03	QST713
<i>Streptomyces scabies</i> 49173	2,53 *	1,70
<i>S. acidiscabies</i> 49003	0,86 *	0,23
<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	2,18 *	1,80
<i>Clavibacter michiganensis subsp. michiganensis</i>	2,40 *	1,90
<i>Trichoderma harzianum</i>	2,00 *	1,40
<i>Cryphonectria parasitica</i>	1,50 *	1,20
<i>Phytophthora capsici</i>	1,05 *	0,70
<i>Phytophthora cambivora</i>	1,15 *	0,70
<i>Botrytis cinerea</i>	2,00 *	0,85
<i>Rhizoctonia solani</i>	1,60 *	0,85
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	1,80 *	0,50

Nota: * indica que la actividad de BAC03 fue significativamente más fuerte que QST713.

Referencias bibliográficas

- Bakker, M.G., Schlatter, D.C., Otto-Hanson, L., and Kinkel, L.L. (2014). Diffuse symbioses: roles of plant-plant, plant-microbe and microbe-microbe interactions in structuring the soil microbiome. *Mol Ecol* 23:1571-1583.
- Dees, M.W. and Wanner, L.A. (2012). In Search of better management of potato common scab. *Potato Res* 55:249-268.

- Goyer, C., Otrysko, B., and Beaulieu, C. (1996). Taxonomic studies on streptomycetes causing potato common scab: a review. *Can J Plant Pathol* 18:107-113.
- Hao, J.J., Meng, Q.X., Yin, J.F., and Kirk, W.W. (2009). Characterization of a new *Streptomyces* strain, DS3024, that causes potato common scab. *Plant Dis* 93:1329-1334.
- Jiang, H.H., Meng, Q.X., Hanson, L.E., and Hao, J.J. (2012). First report of *Streptomyces stelliscabiei* causing potato common scab in Michigan. *Plant Dis* 10.1094/PDIS-02-12-0132-PDN.
- Labruyere, R.E. (1971). *Common scab and its control in seed potato crops*.
- Lorang, J.M., Andersen, N.A., Lauer, F.I., and Wildung, D.K. (1989). Disease decline in a Minnesota potato scab plot. *Am. Potato J.* 66:531.
- Loria, R. and Kempter, B.A. (1985). Relative susceptibility to *Streptomyces scabies* of potato-tubers produced from stem cuttings and seed pieces. *Phytopathology* 75:1362-1362.
- Marchesi, J.R., Sato, T., Weightman, A.J., Martin, T.A., Fry, J.C., Hiom, S.J., Dymock, D., and Wade, W.G. (1998). Design and evaluation of useful bacterium-specific PCR primers that amplify genes coding for bacterial 16S rRNA. *Appl Environ Microb* 64:2333-2333.
- Meng, Q. X. and Hao, J. J. (2015a). Characterization of *Bacillus amyloliquefaciens* strain BAC03 for plant growth promotion. *Biol Control* (Accepted).
- Meng, Q. X. and Hao, J. J. (2015b). Optimization of *Bacillus amyloliquefaciens* BAC03 application in controlling *Streptomyces scabies*. *Biol Control* (Accepted).
- Meng, Q.X., Hanson, L.E., Douches, D., and Hao, J.J. (2013). Managing scab diseases of potato and radish caused by *Streptomyces* spp. using *Bacillus amyloliquefaciens* BAC03 and other biomaterials. *Biol Control* 67:373-379.
- Meng, Q.X., Jiang, H.H., Hanson, L.E., and Hao, J.J. (2012b). Characterizing a novel strain of *Bacillus amyloliquefaciens* BAC03 for potential biological control application. *J Appl Microbiol* 113:1165-1175.
- Meng, Q.X., Yin, J.F., Rosenzweig, N., Douches, D., and Hao, J.J. (2012a). Culture-based assessment of microbial communities in soil suppressive to potato common scab. *Plant Dis* 96:712-717.
- Panke-Buisse, K., Poole, A.C., Goodrich, J.K., Ley, R.E., and Kao-Kniffin, J. (2015). Selection on soil microbiomes reveals reproducible impacts on plant function. *Isme J* 9:980-989.
- Postma, J., Schilder, M.T., Bloem, J., and van Leeuwen-Haagsma, W.K. (2008). Soil suppressiveness and functional diversity of the soil microflora in organic farming systems. *Soil Biol Biochem* 40:2394-2406.
- Rosenzweig, N., Tiedje, J.M., Quensen, J.F., Meng, Q.X., and Hao, J.J. (2012). Microbial communities associated with potato common scab-suppressive soil determined by pyrosequencing analyses. *Plant Dis* 96:718-725.
- Rosenzweig, N., Tiedje, J.M., Quensen, J.F., Meng, Q.X., and Hao, J.J. (2012). Microbial communities associated with potato common scab-suppressive soil determined by pyrosequencing analyses. *Plant Dis* 96:718-725.
- Thomson, J.R., Howard, R.J., and Waterer, D.R. (2006). Evaluation of chemical treatments for the control of common scab and powdery scab of potato. *Can J Plant Pathol* 28:365-365.
- Wang, Q., Garrity, G.M., Tiedje, J.M., and Cole, J.R. (2007). Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Appl Environ Microb* 73:5261-5267.
- Wanner, L.A., Kirk, W.W., and Qu, X.S. (2014). Field efficacy of nonpathogenic *Streptomyces* species against potato common scab. *J Appl Microbiol* 116:123-133.
- Yoshida, S., Hiradate, S., Tsukamoto, T., Hatakeda, K., and Shirata, A. (2001). Antimicrobial activity of culture filtrate of *Bacillus amyloliquefaciens* RC-2 isolated from mulberry leaves. *Phytopathology* 91:181-187.