



UNIVERSIDAD DEL PAPALOAPAN
Campus Tuxtepec

INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

“Biotecnología aplicada al control de la sigatoka negra
(*Mycosphaerella fijiensis*) en plátano (*Musa spp*): una revisión
sistemática para elucidar nuevas estrategias”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

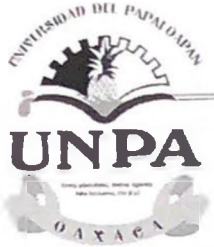
Ingeniero en Biotecnología

PRESENTA:

JORGE FRANCISCO GARCÍA CARRASCO

Directora: Dra. Blanca Estela Barrera Figueroa

SAN JUAN BAUTISTA TUXTEPEC, OAXACA, 2023



UNIVERSIDAD DEL PAPALOAPAN

CAMPUS TUXTEPEC

INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la ciudad de San Juan Bautista Tuxtepec, Oaxaca, el día 27 de febrero de 2023 a las 16:15 h, los miembros de la comisión revisora de tesis designada por la Jefatura de Carrera de la Ingeniería en Biotecnología se reunieron en la sala de juntas del Instituto de Biotecnología de la Universidad del Papaloapan, con la finalidad de examinar la tesis titulada "**Biotecnología aplicada al control de la sigatoka negra (*Mycosphaerella fijiensis*) en plátano (*Musa spp*): una revisión sistemática para elucidar nuevas estrategias**" presentada por el alumno **Jorge Francisco García Carrasco**, con número de matrícula 13090471, aspirante al título de **Licenciatura**.

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la comisión manifestaron que la tesis **satisface** los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes, otorgando su **aprobación** para que el aspirante pueda proceder con el proceso de titulación.

Tuxtepec, Oaxaca, a 27 de febrero de 2023.

ATENTAMENTE
LA COMISIÓN REVISORA

Dr. Blanca Estela Barrera Figueroa
Profesor Investigador Titular "A"
Universidad del Papaloapan
Director de Tesis

Dr. Oscar Núñez Gaona
Profesor Investigador Titular "A"
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis

Dr. Edgar Baldemar Sepúlveda García
Profesor Investigador Asociado "C"
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis

Dra. Ariana Arlene Huerta Heredia
Investigadores por México-UNPA
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis

Dr. Julián Mario Peña Castro
Profesor Investigador Titular "B"
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis

Dr. Enrique Villalobos Amador
Profesor Investigador Titular "A"
Universidad del Papaloapan
Revisor de Tesis



UNIVERSIDAD DEL PAPALOAPAN

CAMPUS TUXTEPEC

INGENIERÍA EN BIOTECNOLOGÍA

Tuxtepec, Oaxaca, a 02 de marzo de 2023
Oficio No. JCIB/001/03/2023

M.E. Yesenia Barrientos Arenal
Jefa de Servicios Escolares
Universidad del Papaloapan

Con base en el dictamen de la comisión revisora, se autoriza la impresión del trabajo de tesis del alumno **Jorge Francisco García Carrasco** con título definitivo "**Biología aplicada al control de la sigatoka negra (*Mycosphaerella fijiensis*) en plátano (*Musa spp*): una revisión sistemática para elucidar nuevas estrategias**" para ser presentado como trabajo de tesis para obtener el título de Licenciado en Ingeniería en Biotecnología, toda vez que cumple satisfactoriamente con la reglamentación establecida para tal fin.

El Jurado de Examen Profesional estará compuesto por los siguientes profesores:

Dr. Óscar Núñez Gaona (Presidente, Universidad del Papaloapan)
Dr. Edgar Baldemar Sepúlveda García (Secretario, Universidad del Papaloapan)
Dra. Ariana Arlene Huerta Heredia (Vocal, Universidad del Papaloapan)
Dr. Enrique Villalobos Amador (Primer Suplente, Universidad del Papaloapan)
Dr. Julián Mario Peña Castro (Segundo Suplente, Universidad del Papaloapan)

Sin más por el momento le envío un cordial saludo.

Atentamente

*Terra uberrima, mens aperta
Bœu Lo-tama, chí jí jú*



Macqueline Capataz Tafur
Dra. Macqueline Capataz Tafur
Jefa de Carrera de Ingeniería en Biotecnología
Universidad del Papaloapan

EFATURA DE INGENIERÍA
EN BIOTECNOLOGÍA
CAMPUS TUXTEPEC

c.c.p. Dra. Blanca Estela Barrera Figueroa, Director de tesis, Para su conocimiento
c.c.p. Jorge Francisco García Carrasco, Alumno, Para su conocimiento
c.c.p. Archivo



H. López
Vo.Bo. M.C. Héctor López Arjona
Vice Rector Académico
Universidad del Papaloapan

VICE RECTOR ACADÉMICO

Campus Loma Bonita
Av. Ferrocarril S/N, Col. Ciudad Universitaria, Loma
Bonita, Oaxaca C.P. 68400
Tel/Fax: 01 281 872 92 30

www.unpa.edu.mx

Campus Tuxtepec
Circuito Central N° 200, Col. Parque Industrial,
Tuxtepec, Oaxaca, C.P. 68301
Tel/Fax: 01 287 875 9240

Hoja de originalidad

El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la **Universidad del Papaloapan** para la reproducción del documento con el fin del intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente.

El presente trabajo se realizó en laboratorio de Biotecnología Vegetal del Centro de Investigaciones Científicas de la Universidad del Papaloapan Campus Tuxtepec, bajo la dirección de la Dra. Blanca Estela Barrera Figueroa, con apoyo del proyecto de Ciencia de Frontera número 552286.

Agradecimientos

Agradezco infinitamente a Dios por permitirme llegar aquí.

A mis padres, hermanas y a mi esposa, que me apoyaron y confiaron en mí en todo momento.

En mención especial a la **Dra. Blanca Barrera** que aceptó el reto ser mi asesora, por apoyarme, guiarme de excelente manera e inspirarme en todo momento.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de Biotecnología Vegetal y Biología Molecular, MBt. Saribel Zilli, MBt. Lucisabel Medina, IBt. Jose I. Basilio, IBt. Fernando Solano y al IBt. Maximiliano López, que me cobijaron con su amistad para ser parte del laboratorio y me ayudaron a aclarar mis dudas.

Al Dr. Julián Peña quien en su gestión como jefe de carrera y profesor me apoyó en los momentos que más lo necesité.

Al Dr. Paul Sánchez y al Dr. Víctor Meza, por brindarme su amistad y darme consejos durante mi formación académica.

A todos mis profesores, por siempre tenerme paciencia y compartir sus conocimientos.

¡A la universidad del Papaloapan campus Tuxtepec, gracias!

Dedicatoria

Para mis padres, **Francisco García** y **Silvia Carrasco** dos seres extraordinarios, que siempre dieron su máximo esfuerzo, confianza, apoyo, consejos y todo lo que estuvo a su alcance para brindarme la oportunidad de estudiar y ser un profesionalista. ¡Gracias! ya que sin ellos no sería nada.

En especial para mi esposa y amiga **Yenmi Areli** que, desde que nos conocemos, y yo solo era un joven que soñaba con terminar su carrera, día a día me da y demuestra su apoyo incondicional y confianza en mis proyectos.

Para mis hermanas **Silvia Guadalupe** y **Lisete Del Carmen** que desde que tengo uso de razón, siempre me apoyan y me ayudan incondicionalmente en todos los aspectos, con ese amor de hermanos que tanto nos une y nos caracteriza.

Para mi hija **Sofía García**, que me impulsa todos los días a prepararme más y ser mejor ser humano ejemplo para ella y su hermano que hoy viene en camino.

A mis abuelos, **Paco García** y **Tomás carrasco** que, aunque ya no están físicamente con nosotros, me brindaron su apoyo y cariño incondicionalmente durante el tiempo que pudieron estar terrenalmente, y me dejaron todas esas enseñanzas de superación y carácter para sobreponerse ante la adversidad, y esto es una prueba de ello.

Para mis tíos, tías y primos que estuvo ahí cuando necesité ayuda para mis estudios y fueron testigos de lo que perseveraré para lograr esto.

¡Para todos ustedes con todo mi corazón y esfuerzo!

Índice

Resumen	xi
Abstract	xii
1. Introducción	1
1.1 El cultivo de plátano.....	1
1.2 Problemáticas del cultivo	2
1.3 Enfermedades fúngicas principales.....	4
1.3.1 <i>Mycosphaerella fijiensis</i> M. Morelet.....	4
1.4. Ciclo infeccioso de la sigatoka negra	7
1.5 Control agronómico de la sigatoka negra	9
1.6 Investigación para el control de la sigatoka negra	11
1.7 Revisiones sistemáticas sobre el control de la Sigatoka negra	13
2. Justificación.....	15
3. Preguntas específicas.....	16
4. Materiales y Métodos.....	17
4.1 Planeación	18
4.2 Ejecución	20
4.3 Análisis de información	23
4.4 Nube de palabras.....	23
5. Resultados.....	24
5.1 Resultados de la búsqueda en bases de datos.....	24
5.2 Estrategias biotecnológicas modernas para la investigación y el desarrollo de soluciones para el control de la Sigatoka	27
5.2.1 Estudio de la expresión para la identificación de genes clave en el proceso patogénico, mediante transcriptómica o proteómica	28

5.2.2 Biocontrol.....	29
5.2.3 Transformación genética	30
5.2.4 Silenciamiento génico	30
5.2.5 Otras herramientas biotecnológicas	31
5.3 Objetivo principal de los estudios	33
5.3.1 Investigación de las bases moleculares de la virulencia del patógeno	33
5.3.2 Diseño y evaluación de estrategias de combate de la virulencia.....	36
5.3.3 Caracterización de la interacción planta-patógeno	37
5.3.4 Investigación de las bases de la defensa y resistencia de la planta	38
5.3.5 Aplicación para el diagnóstico del patógeno	39
5.4 Tipos de bioensayos	39
5.5 Variedades de plátano analizadas	41
5.6 Participación de las regiones y países en el mundo	43
5.7 Universidades e instituciones	44
6. Discusión	46
7. Conclusiones	55
8. Referencias.....	57
9. Anexos.	65
A. Bibliografía de artículos incluidos.....	65
B. Bibliografía de artículos excluidos	68
C. Análisis y extracción de información de los artículos	73
D. Análisis PRISMA.....	84

Índice de figuras

Figura 1. Colonia del hongo <i>Mycosphaerella fijiensis</i>	5
Figura 2. (a) Ascosporas de <i>Mycosphaerella fijiensis</i> , y (b) conidios de <i>Pseudocercosporas fijiensis</i>	5
Figura 3. Evolución de síntomas de sigatoka negra.	6
Figura 4. Daños severos causados por sigatoka negra en banano Cavendish.	7
Figura 5. Ciclo de vida del desarrollo de la sigatoka negra causada por el hongo <i>Mycosphaerella fijiensis</i> (tomada de Churchill, 2011).	8
Figura 6. Estrategia general de la revisión sistemática.	17
Figura 7. Estrategia para la búsqueda y selección de la información.	22
Figura 8. Diagrama empleado para la búsqueda y selección de los artículos.	25
Figura 9. Nube de palabras generada con la frecuencia de palabras clave.	26
Figura 10. Herramientas biotecnológicas usadas.	32
Figura 11. Objetivos principales de los estudios revisados.	35
Figura 12. Tipo de bioensayos realizados en los artículos que se analizaron.	40
Figura 13. Variedades de plátano analizadas.	42
Figura 14. Mapa de distribución de la participación por regiones en la investigación.	43
Figura 15. Número de participación por países.	44
Figura 16. Top 10 de participación de universidades e instituciones.	45
Figura 17 Genes y productos involucrados en los procesos moleculares.	49

Índice de tablas

Tabla 1. Algunas enfermedades causadas por factores bióticos en <i>Musa spp.</i>	3
Tabla 2. Fungicidas utilizados para el control de sigatoka negra.	9
Tabla 3. Definición del protocolo de revisión sistemática.	18
Tabla 4. Definición de términos PICOS empleada.	20
Tabla 5. Resultados de strings para cada base de datos y los parámetros aplicados.	21

Resumen

Mycosphaerella fijiensis M. Morelet, un hongo heterotálico (se reproduce de forma sexual y asexual), y que también se conoce como *Pseudocercospora fijiensis* por su estado de reproducción asexual (M. Morelet) Deighton, es el agente causal de la enfermedad en cultivos de plátano, conocida como sigatoka negra, la cual genera los mayores daños y pérdidas económicas en todo el mundo por las limitaciones que provoca en este cultivo. La presente revisión sistemática tiene por objetivo conocer el estado actual de la investigación de nuevas estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka que no dependen del uso de fungicidas químicos, y que aprovechen los avances en el conocimiento de las bases moleculares de la interacción planta-patógeno.

Para esto, se realizaron búsquedas metódicas de información en 3 bases de datos, PubMed, GoogleAcademics y SciELO empleando la siguiente cadena de búsqueda, "Musa" OR "banana" AND "black sigatoka" OR "Mycosphaerella fijiensis" OR "Pseudocercospora fijiensis" NOT "review" OR "thesis", encontrando un total de 114 documentos, a los cuales se agregaron manualmente 3 documentos. Después de aplicar criterios de inclusión y exclusión, se obtuvieron 40 documentos que se analizaron completamente para extraer la información requerida. Como resultado, se observó que la aproximación biotecnológica más usada en los últimos 10 años es el estudio de la expresión genética. La mayoría de los estudios tienen por finalidad el conocer las bases de la virulencia del patógeno empleando ensayos *in vitro*. La variedad de plátano más estudiada es la Cavendish Grand Nain, y la investigación se centra mayormente en los Estados Unidos de América como principal colaborador, específicamente por parte de la Universidad de California. De esta manera se concluye que la biotecnología moderna para el control de la sigatoka se ha centrado en la investigación básica, y que este conocimiento acumulado es una fuente valiosa y suficiente para impulsar estrategias biotecnológicas modernas en este campo, como la transformación genética, la edición vía CRISPR-Cas9 y el silenciamiento génico.

Abstract

Mycosphaerella fijiensis M. Morelet, a heterotalic fungus (with sexual and asexual reproductive stages), also known as *Pseudocercospora fijiensis* for its asexual stage (M. Morelet) Deighton, is the causal agent of the banana leaf black sigatoka disease, which produces dramatic damages and economic losses around the world limiting this crop.

This systematic review is aimed to broad the knowledge of the current trends in the research of new biotechnological strategies for the control of black sigatoka that do not rely on the use of chemical fungicides, and that take advantage on the knowledge of the molecular basis in the plant-pathogen interaction.

For this, a methodic search of information was carried in 3 databases: PubMed, GoogleAcademics and SciELO, using the following string: "Musa" OR "banana" AND "black sigatoka" OR "Mycosphaerella fijiensis" OR "Pseudocercospora fijiensis" NOT "review" OR "thesis", finding a total of 114 documents, and 3 more documents were added manually. After applying inclusion and exclusion criteria, 40 documents were obtained that were analyzed to extract the required information. As a result, the most used biotechnological approach in the last decade was the study of gene expression. The majority of the studies were aimed to study the basis for virulence in the pathogen using *in vitro* assays. Cavendish Grand Nain was the banana variety most studied, and the research was located mainly in the United States of America, specifically in the University of California. In this way, it is concluded that the modern biotechnology approaches for the control of black sigatoka have been centered in basic research, and this accumulated knowledge is a rich and vast resource to promote the use of modern biotech strategies in this field, such as plant genetic transformation, gene edition via CRISPR-Cas9, and gene silencing.

1. Introducción

1.1 El cultivo de plátano

El cultivo del plátano y banano (*Musa* spp, en lo sucesivo llamado plátano) se desarrolla en los climas tropicales y subtropicales de todo el mundo. Todas las variedades conocidas surgieron de una hibridación del genoma de dos especies silvestres: *Musa acuminata* (AA) y *Musa balbisiana* (BB). Los frutos de estas plantas eran pequeños, sin pulpa, con muchas semillas grandes y duras. El resultado de la mezcla son los cultivares modernos, con genotipos diversos (AAA, AAAA, AAAB, AAB, AABB, AB, ABB Y ABB), y con características en los frutos notablemente diferentes a las silvestres (Valmayor *et al.*, 2016). Los cultivares que se derivaron de *M. acuminata* pueden consumirse en fresco, y los derivados de *M. balbisiana* e híbridos de los dos se consumen tras un proceso de cocción, pudiendo así disfrutar todas las variedades resultantes en fresco, en postres, en guisos o en otras formas. Se cree que estos frutos se domesticaron hace 10.000 años y que los primeros cultivos tuvieron lugar en el valle de Kuk de Nueva Guinea, extendiéndose en todo el mundo por medio de viajeros (Singh *et al.*, 2016).

En la actualidad, los plátanos (*Musa* spp) representan un cultivo líder en producción y comercio a nivel mundial, mostrando un rápido aumento en la demanda gracias al crecimiento de la población mundial y de los lugares donde se producen. Es difícil obtener una cifra exacta sobre la producción mundial de plátano debido a que la mayoría de los cultivos son realizados por pequeños productores que comercializan de manera informal el producto, y a que grandes productores como China, India y Brasil consumen de manera local su producción (FAO, 2019), pero se estima que en el año 2019 se exportaron en el mundo 21 millones de toneladas de banano (FAO, 2020). En ese mismo año, los plátanos y bananos se posicionaron en el número 201 de productos más comercializados del mundo, siendo Ecuador el mayor exportador de este fruto, con el 24.1% de la exportación mundial total, con un valor de exportación de \$3.43 mil millones,

seguido de Filipinas, Costa Rica, Guatemala y Colombia, como los 5 mayores exportadores (OEC, 2019).

En México, el plátano es una de las frutas de mayor consumo, con 14.4 Kg por persona al año, siendo la fruta tropical más cultivada actualmente, con 16 estados como productores. La lista la encabezan Chiapas, Tabasco y Veracruz, contribuyendo con el 60% de la producción nacional total, en donde las variedades cultivadas son: el Dominico, Valery, Pera, Tabasco, Morado, Manzano, Cavendish gigante o Grand Naine y Macho (SADER, 2020). En 2020 se alcanzó una producción de 2 millones 469 mil toneladas, representando un aumento del 2.9% con respecto al año anterior, colocando a México como el número 12 en producción mundial. Se exportó solo el 30% del producto a 43 mercados, principalmente a Estados Unidos, Japón, Reino Unido, Corea del Sur, Rusia e Italia, por mencionar algunos, dejando un valor de exportación de 274 millones de dólares (SADER, 2021).

1.2 Problemáticas del cultivo

El cultivo del plátano presenta pérdidas significativas cada año ocasionadas por factores bióticos y abióticos. Entre éstos, los bióticos causan enfermedades que dejan pérdidas considerables en el cultivo y afectan a poblaciones enteras que basan su sustento en esta actividad productiva. Se han descrito diversos hongos, bacterias y virus que causan enfermedades con impacto negativo en la producción y la exportación al afectar la calidad del fruto, lo que da lugar a las mayores pérdidas económicas que enfrenta el cultivo (Ploetz *et al.*, 2015). Las principales enfermedades causadas por agentes bióticos en la planta de plátano se enlistan en la Tabla 1, donde se destacan bacterias, hongos y virus fitopatógenos que afectan a varios niveles de la cadena productiva.

Tabla 1. Algunas enfermedades causadas por factores bióticos en *Musa* spp. (Modificada de Ploetz *et al.*, 2015).

Nombre común	Causa	Distribución	Impacto	Control
BACTERIAS				
Enfermedad de la sangre	<i>Ralstonia haywardii</i> , subespecie <i>celebenis</i>	Indonesia	Todos los cultivos son susceptibles	Eliminación de yemas masculinas saneamiento, sin brotes mutantes
Enfermedad del moko	Filotipos IIA-6, IIB-3 y IIB-4 de <i>Ralstonia solanacearum</i>	América tropical	Todos los cultivos son susceptibles	Eliminación de yemas masculinas saneamiento, sin brotes mutantes
Marchitez del banano por Xanthomonas (BXW)	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>Musacearum</i>	África subsahariana	Todos los cultivos son susceptibles.	Eliminación de yemas masculinas saneamiento, sin brotes mutantes
HONGOS				
Antracnosis	<i>Colletotrichum musae</i>	Trópicos húmedos y subhúmedos	En poscosecha y exportación	Cobertura del racimo y aplicación de fungicidas
Enfermedad del rayado negro de la hoja (BLSD) o sigatoka negra	<i>Mycosphaerella fijiensis</i>	Trópicos húmedos y subhúmedos	Reducción en rendimiento y calidad del fruto	Aplicación de fungicidas y aceites
Pudrición de la corona	<i>C. Musae</i> y <i>fusarium semitectum</i>	Trópicos húmedos y subhúmedos	Problemas de poscosecha y exportación de fruta Cavendish	Aplicación poscosecha de fungicidas
Mancha foliar de Eumusae	<i>Mycosphaerella eumusae</i>	Sur de Asia y Nigeria	Síntomas similares a la sigatoka negra	Aplicación de fungicidas y aceites
Matchitez por Fusarium o mal de Panamá	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>Cubense</i>	Global	Patógeno diverso, afecta varios cultivares.	Resistencia del hospedador, exclusión del patógeno
Mancha foliar de sigatoka	<i>Mycosphaerella musicola</i>	Trópicos húmedos y subhúmedos	Desplazado por <i>M. fijiensis</i> en la mayoría de las regiones	Aplicación de fungicidas y aceites
VIRUS				
Enfermedad de la parte superior del racimo del plátano	Virus de la parte superior del racimo	Hemisferio oriental	La más dañina de las enfermedades por virus	Prácticas adecuadas de cultivo con material libre de patógeno
Enfermedad del rayado del plátano	Virus del rayado del plátano	Global	Problema grave en algunas áreas	Prácticas adecuadas de cultivo con material libre de patógeno
Mosaico de brácteas	Virus del mosaico de la bráctea del plátano	Sur de Asia	Impacto variable o poco claro cuando se le encuentra	Siembra de material libre de patógeno
Clorosis infecciosa	Virus del mosaico del pepino (CMV)	Global	Afecta principalmente a plantaciones jóvenes	Siembra de material libre del patógeno, eliminación de malezas hospedantes

1.3 Enfermedades fúngicas principales

Las enfermedades causadas por hongos son las más severas en el cultivo de plátano (Tabla 1), teniendo al mal de Panamá o marchitamiento por *Fusarium* (*Fusarium oxysporum f. sp. Cubense*) y a la sigatoka negra (*Mycosphaerella fijiensis*) como los más grandes problemas en todos los niveles de producción mundial (Bebber, 2019). *Fusarium oxysporum* se mantiene como una amenaza latente a futuro por su destructividad, pero en la actualidad ocupa un lugar secundario entre las enfermedades del plátano al ser desplazado por *Mycosphaerella fijiensis*, el agente causal de la enfermedad conocida como sigatoka negra, misma que es el tema central de la presente investigación y se describe a continuación.

1.3.1 *Mycosphaerella fijiensis* M. Morelet

Mycosphaerella fijiensis M. Morelet es un hongo heterotálico (se reproduce de forma sexual y asexual), que también se conoce como *Pseudocercospora fijiensis* por su estado de reproducción asexual (M. Morelet) Deighton (Figura 1). Causa la enfermedad conocida como sigatoka negra, y genera los mayores daños y pérdidas económicas en todo el mundo por las limitaciones estructurales que le produce a las plantas al necrosar el tejido foliar, repercutiendo directamente en el rendimiento del fruto y provocando grandes pérdidas económicas (Churchill, 2011). En América Latina se describió por primera vez en 1976 en el valle de Ulúa en Honduras, donde se le dio el nombre de sigatoka negra para distinguirla de la enfermedad del rayado negro de la hoja (BLSD), descrita por primera vez en el valle de sigatoka en Fiji en 1963. Posteriormente, con ayuda de estudios moleculares se determinó que se trataba del mismo patógeno en ambas enfermedades (Marin *et al.*, 2003).



Figura 1. Colonia del hongo *Mycosphaerella fijiensis*, causante de la sigatoka negra. La colonia de 10 días de edad se desarrolló en agar papa dextrosa (modificada de Orozco-Santos *et al.*, 2013).

El hongo infecta la planta por medio de esporas (ascosporas y conidios; Figura 2) que se diseminan principalmente en el agua de lluvia, rocío y viento, y germinan en las hojas. Con los tubos germinativos penetra por el estoma, proliferando en el tejido intracelular de la hoja (Manzo-Sánchez *et al.*, 2005).

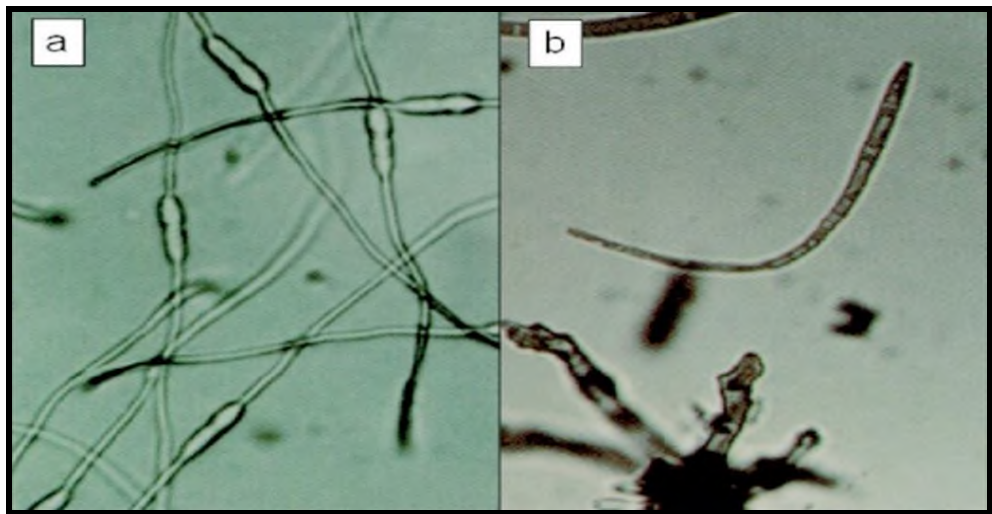


Figura 2. (a) Ascosporas de *Mycosphaerella fijiensis*, y (b) conidios de *Pseudocercosporas fijiensis* (estado sexual y estado asexual, respectivamente; tomada de Orozco-Santos *et al.*, 2013).

El primer síntoma aparece de 15 a 20 días después de la infección. Inicialmente se observan puntuaciones o decoloraciones en el envés de la hoja con pequeños puntos de color café rojizo dentro del área decolorada. Posteriormente, estas decoloraciones se convierten en pizcas café rojizas. De pizcas, pasan a ser estrías que mantienen su color y aumentan su grosor y longitud. El síntoma en estado de mancha se presenta cuando la lesión cambia de café oscuro a negro, que después es rodeada por un halo amarillento. Finalmente, la mancha se deprime y se torna color gris-blanco, pudiendo observar en ella una gran cantidad de pequeños puntos que corresponden a los cuerpos fructíferos llamados pseudotecios (Figura 3; Orozco-Santos *et al.*, 2013).

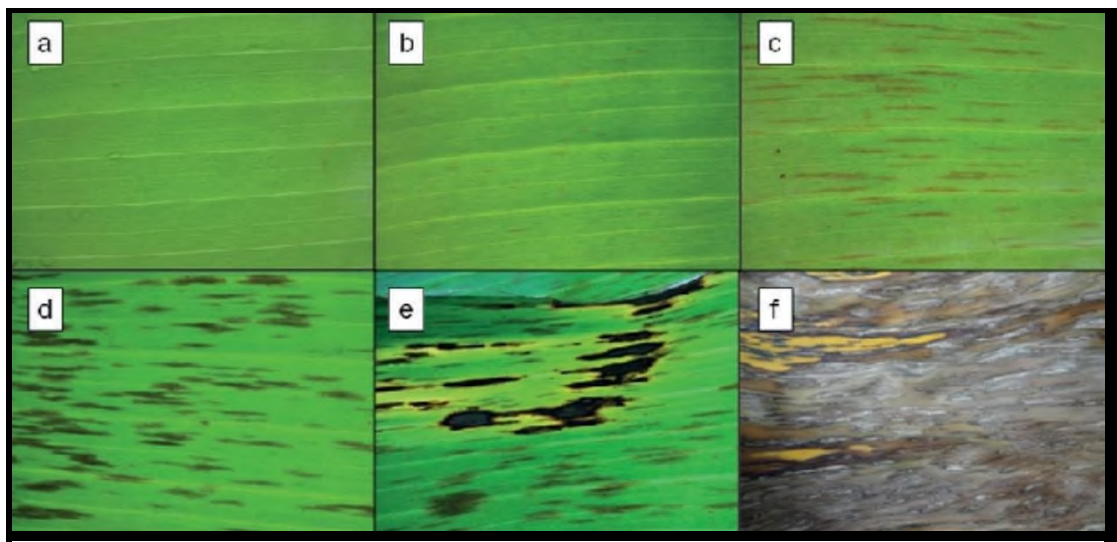


Figura 3. Evolución de síntomas de sigatoka negra: (a) decoloración, (b) pizca, (c) estría, (d) mancha negra, (e) mancha negra con halo amarillento y (f) mancha con centro de color gris o blanco (tomada de Orozco-Santos *et al.*, 2013).

Cuando el ataque es severo (Figura 4), las manchas se unen y forman grandes áreas de tejido foliar afectado, llegando a necrosar completamente la hoja, y dándole un aspecto negruzco o café en la zona afectada (Orozco-Santos *et al.*, 2013), destruyendo así rápidamente el follaje, viéndose afectada la capacidad fotosintética, retrasando la floración y limitando el desarrollo y llenado del racimo, con una maduración precoz (Hidalgo *et al.*, 2006). El aumento de las lluvias debido al cambio climático ha incrementado de manera grave la propagación de la enfermedad, ya que el hongo germina de mejor manera en presencia de humedad (Bebber, 2019).



Figura 4. Daños severos causados por sigatoka negra en banano Cavendish, provocando necrosis del follaje y maduración prematura del fruto (tomada de Orozco-Santos *et al.*, 2013).

1.4. Ciclo infeccioso de la sigatoka negra

A la fecha se han identificado todas las etapas en el ciclo infeccioso de la sigatoka negra. El estado sexual está caracterizado por la formación de peritecios, espermatogonios y ascosporas. Los espermatogonios (parte masculina) produce espermocitos que se encargan de fertilizar a los peritecios (parte femenina), para desarrollarse en el interior de ella y producir ascosporas. Las ascosporas del hongo son expulsadas por los peritecios y son transportadas por corrientes de aire y depositadas sobre la superficie de la hoja. Por otra parte, el estado asexual está caracterizado por las pseudocercospora tipo conidio, que se producen en esporodocios en lesiones jóvenes (pizcas y estrías) y que son transportados por agua de lluvia o rocío y corrientes de aire. Ambos tipos de infección, sexual y asexual, penetran la hoja exclusivamente por el estoma, infectando hojas jóvenes, causando lesiones y luego necrosis, volviendo así a repetirse el ciclo de la enfermedad (Figura 5).

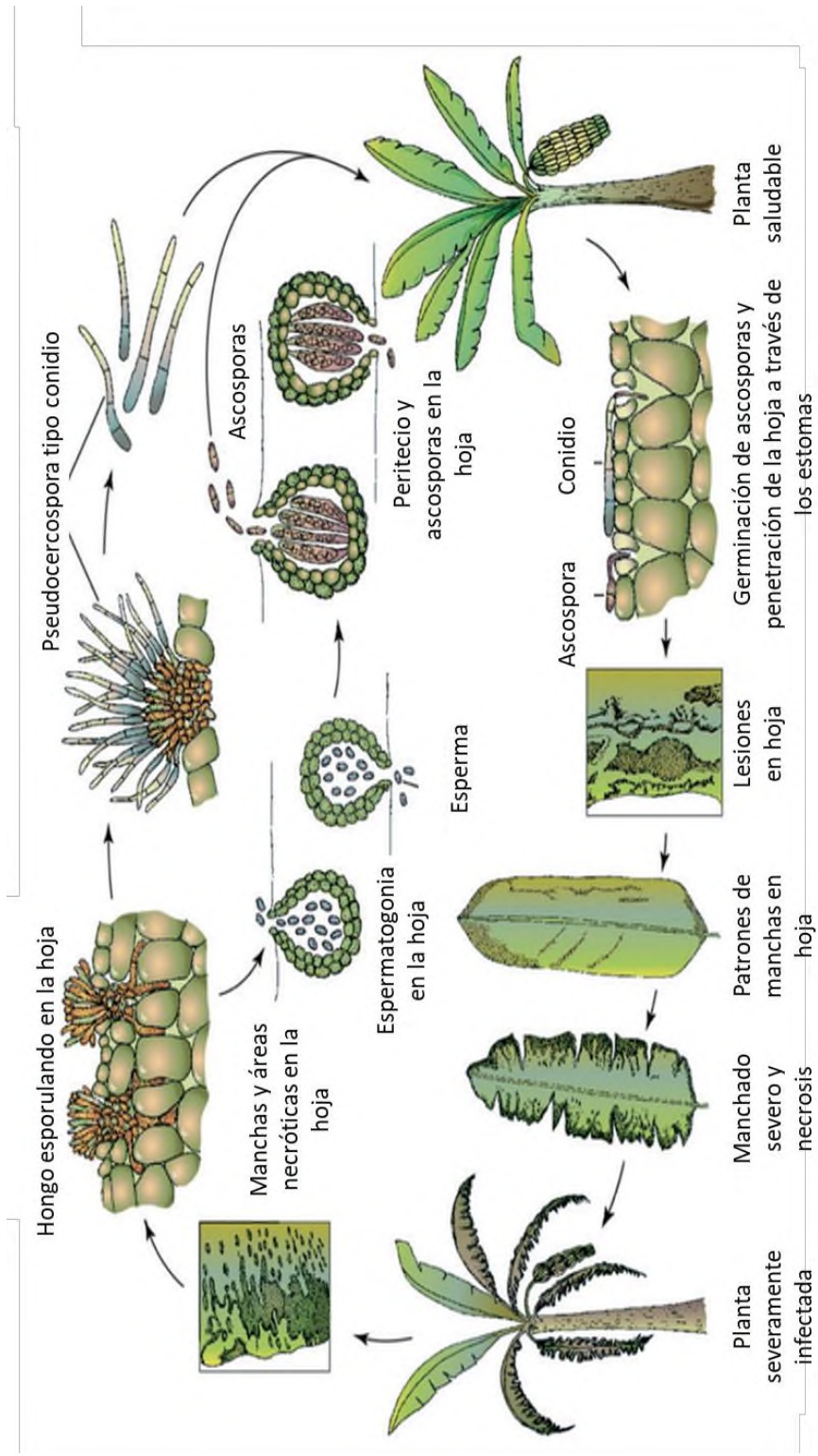


Figura 5. Ciclo de vida del desarrollo de la sigatoka negra causada por el hongo *Mycosphaerella fijiensis* (tomada de Churchill, 2011).

1.5 Control agronómico de la sigatoka negra

Para el control de la sigatoka negra se practican distintos métodos. Por una parte, el control cultural consiste en eliminar cada una o dos semanas, hojas completas, puntas de hojas o partes de ellas con lesiones avanzadas, antes que liberen la mayor cantidad de esporas. El material foliar eliminado se descompone más rápido en el suelo, teniendo el hongo menos oportunidad de esporular y propagarse desde ahí (Guzmán, 2012). Para el control químico se aplican fungicidas de tipo preventivo y sistémico (Tabla 2), por medio de avionetas en grandes extensiones de cultivo y con mochilas de aspersión motorizadas en pequeñas extensiones. Los fungicidas preventivos como clorotalonil y mancozeb, impiden la germinación de las esporas del hongo, pero no eliminan el hongo si ya penetró el tejido vegetal, por eso es importante aplicarlos antes de la infección. Los fungicidas sistémicos como Benomil, Propiconazol, Tebocunazol o Fusilazol se desplazan por el interior de la planta a través de la savia, y pueden controlar la infección en fase más tardía (Mena-Espino y Couoh-Uicab, 2015).

Tabla 2. Fungicidas utilizados para el control de sigatoka negra (tomado de Mena-Espino y Couoh-Uicab, 2015).

Grupo químico	Nombre común	Modo de acción
Fungicidas inhibidores de la desmetilación de los esteroides (DMI's)	Propiconazol	Sistémico
	Tebuconazol	
	Difenoconazol	
	Flutriafol	
	Epoconazol	
Benzimidazoles	Benomyl	Sistémico
	Carbendazim	
	Metiltiofanato	
Aminas	Tridemorf	Sistémico
	Spiroxamina	
Anilopirimidinas	Pyrimethanil	Sistémico
Estrobilurinas	Azoxistrobin	Sistémico
	Trifloxistribin	
	Piraclostrobin	
Ditiocarbamatos	Mancozeb	Protectivo
Derivados de isoftalonitrilo	Clorotalonil	Protectivo
Inorgánicos	Cobre	Protectivo

Desafortunadamente, la mala aplicación de los fungicidas sintéticos ha provocado una pérdida de la eficacia por la adquisición de resistencia del hongo y problemas de toxicidad en humanos. La resistencia se presenta con el uso excesivo o la no rotación del fungicida, provocando que el hongo desarrolle diferentes mecanismos de resistencia como: alteraciones en el sitio blanco, modificaciones en la vía metabólica, desactivación metabólica del fungicida, excreción del fungicida y modificación genética del sitio de acción del fungicida, por mencionar algunos (Hahn y Leroy, 2015; Young, 2015).

Uno de los blancos más importantes de la acción de los fungicidas comunes contra la Sigatoka es la enzima esterol desmetilasa. Los inhibidores de la desmetilación de esteroides (DMIs) son los fungicidas sistémicos más utilizados para este caso. Estos fungicidas actúan sobre el sitio catalítico de la enzima esterol desmetilasa (CYP51), que cataliza la desmetilación del lanosterol y es clave en la biosíntesis del ergosterol. El ergosterol es un elemento importante que regula la permeabilidad y la fluidez de la membrana fúngica (Rodríguez, 2018).

El uso continuo de DMIs ha propiciado que estos fungicidas actúen como factor selectivo de poblaciones resistentes de *Mycosphaerella*, lo que en consecuencia ha disminuido la efectividad de estos fungicidas. Estos mecanismos consisten principalmente en mutaciones puntuales simples en la región codificante de CYP51 que resultan en versiones resistentes de la enzima, y adicionalmente, en cambios en el promotor del gen, lo que resulta en niveles de expresión aumentados. Ambos casos se han observado en cepas resistentes a los DMIs (Chong *et al.*, 2021).

Existe un enlace directo entre la adquisición de resistencia y el uso masivo de fungicidas químicos para el caso de la Sigatoka. Desde la aparición de la sigatoka negra, y del uso de fungicidas químicos, se ha reportado la resistencia recurrente en el hongo, por ejemplo, se reportó resistencia a distintos fungicidas en Honduras (1977), Costa Rica, Belice, Guatemala y México (principios de los 90's), Colombia, Costa Rica y Panamá (finales de los 90's), y Colombia, Costa Rica y Panamá más recientemente (2010). Para dar a conocer el estado de resistencia y recomendar la forma de uso y aplicación de cada clase de fungicida, se creó el comité de acción

de resistencia a los fungicidas (FRAC por sus siglas en inglés) que es un grupo técnico especializado de CropLife International que ha ayudado a disminuir el desarrollo de resistencia en la sigatoka negra (Churchill, 2011).

Las numerosas aplicaciones de fungicidas pueden ocasionar riesgos de acumulación en suelos, agua y bioacumulados por plantas, que pueden ser consumidas por ganado o directamente por el humano (Mena-Espino y Couoh-Uicab, 2015). Algunos fungicidas como el mancozeb generan etilenotiourea cuando se descompone en el suelo, un compuesto que afecta el sistema digestivo, la glándula tiroides y es cancerígeno cuando hay exposición prolongada, por mencionar un ejemplo.

Por otra parte, se ha empleado el mejoramiento genético para la generación de líneas resistentes a la sigatoka negra, constituyendo una línea de investigación prioritaria a nivel mundial (Soares *et al.*, 2021). Varios países desarrollan programas de mejoramiento genético basado en métodos convencionales como las cruzas, la selección y la evaluación de clones. En estos programas se ha reconocido que los genotipos diploides (AA) presentan la mayor resistencia a la sigatoka, aunque la mayoría de los genotipos que se cultivan actualmente (AAA, AAAA, AAAB, AAB, AABB, AB, ABB Y ABB) no poseen resistencia (Tomekpe *et al.*, 2004; Weber *et al.*, 2017).

1.6 Investigación para el control de la sigatoka negra

El desarrollo de resistencia a los fungicidas y la carencia de genotipos de plátanos de importancia comercial con resistencia a la sigatoka negra ha conducido a la búsqueda de alternativas y a los esfuerzos para ampliar el conocimiento de las bases de la patogenicidad de *M. fijiensis*. Como alternativa al uso de fungicidas químicos, se propone el control biológico como aplicación viable para el control de la sigatoka. Los estudios demuestran que el hongo *Trichoderma* ssp. inhibe el desarrollo del hongo de la sigatoka negra, al igual que bacterias del género *Serratia* y *Bacillus*. Aunque los resultados en el efecto contra el hongo son inferiores a los de los fungicidas sintéticos,

son alternativas potenciales de aplicación para el control de poblaciones de *M. fijiensis* resistentes a fungicidas sintéticos (Manzo-Sánchez *et al.*, 2005) que merecen ser revisadas en la búsqueda de estrategias amigables con el ambiente.

En la tendencia hacia el desarrollo de aplicaciones modernas para solucionar el problema de la sigatoka, se han realizado estudios para investigar las bases biológicas de la interacción planta-patógeno e identificar genes clave. Mediante estudios transcriptómicos se han identificado genes que alteran su expresión en la respuesta de defensa en *Musa* ante *Mycosphaerella musicola*, una especie relacionada con *M. fijiensis* (Passos *et al.*, 2013). Otro estudio (Timm *et al.*, 2016) empleó un método de hibridación para identificar transcritos que se inducen en la planta durante la interacción con *Mycosphaerella fijiensis* en una variedad de banana resistente. A partir de éstos y otros estudios se ha identificado una serie de genes que inducen su expresión en *Musa* durante la infección, los cuales están relacionados con la biosíntesis del etileno, el metabolismo de carbohidratos, la ruta de síntesis de fenilpropanoides, y la respuesta antioxidante, entre otros (Portal *et al.*, 2011; D'Hunt *et al.*, 2012; Rodríguez *et al.*, 2016).

Por otra parte, existen reportes de los cambios de expresión en *M. fijiensis* durante la interacción con hojas de plátano. Noar y Daub (2016) aplicaron análisis transcriptómico por medio de RNA-Seq e identificaron un grupo de 16 genes con mayor expresión cuando *M. fijiensis* invade a la hoja. Estos genes están involucrados en las rutas de síntesis de metabolitos secundarios. Más recientemente, Chí-Manzanero *et al.* (2021) realizaron el estudio del transcriptoma de *Pseudocercospora fijiensis* mediante RNA-Seq durante su interacción con *Musa acuminata*, y detectaron la expresión diferencial de genes involucrados en la respuesta de evasión de la defensa del huésped, entre los cuales se encontraron probables genes efectores con funciones novedosas y desconocidas que pueden ser candidatos para estrategias de silenciamiento o de diseño de nuevos agentes fungicidas.

Esta información es de gran importancia para desarrollar estrategias biotecnológicas racionales para la selección y manipulación de genes específicos que brinden a las plantas una protección mejorada ante el ataque del patógeno.

1.7 Revisiones sistemáticas sobre el control de la Sigatoka negra

Las revisiones sistemáticas son un método de investigación que consiste en realizar búsquedas de literatura dirigidas al abordaje de una pregunta o tema de importancia en el campo científico. La literatura identificada es extraída, analizada y sintetizada en una forma metodológica, crítica y transparente. Las conclusiones e implicaciones derivadas de este proceso se fundamentan fuertemente en dicha literatura y requieren la habilidad del autor para sintetizar y comunicar la importancia de lo aprendido en una forma apropiada y articulada (Alexander, 2020).

En lo que respecta a la sigatoka negra, existe únicamente una revisión sistemática publicada en la que se aborda el tema del mejoramiento genético de la planta de plátano, con un enfoque hacia la identificación de genes candidatos para el mejoramiento de la resistencia a futuro en la planta (Soares *et al.*, 2021). Tras un proceso formal de revisión sistemática, dicha investigación culminó con la selección de 24 artículos para realizar la síntesis cualitativa, la cual reveló que existen diferencias claras en la respuesta a la sigatoka entre variedades sensibles y resistentes, teniendo a los cultivares silvestres diploides de *M. acuminata* (p. ej. Calcuta 4) como recursos resistentes para la selección de genes. Además, reveló que existe conocimiento previo de la bioquímica y de la expresión génica que permite identificar genes de valor para la selección asistida por marcadores o para realizar ingeniería genética o edición para el mejoramiento de la planta; dichos genes están involucrados en la señalización del ácido jasmónico y del etileno, factores de transcripción, rutas de los fenilpropanoides, antioxidantes y proteínas relacionadas a la patogénesis.

Los resultados de la revisión permitieron una mayor comprensión de la respuesta inmune de la planta, información que es relevante en los programas de mejoramiento genético de la resistencia a las enfermedades. No obstante, la biotecnología ofrece una gama amplia de herramientas con potencial de aplicación en el control de la sigatoka negra, que incluyen estrategias que no se centran necesariamente en el mejoramiento de las plantas, sino en el estudio de la biología de los patógenos y sus mecanismos bioquímicos y moleculares de virulencia, con la finalidad de proponer estrategias modernas para abatirlos (Sang y Kim, 2019; Kalyandurg *et al.*, 2021).

Se han identificado genes fúngicos que participan en la interacción planta-patógeno y que permiten el establecimiento de la infección, por lo que pueden evaluarse en el diseño de estrategias de silenciamiento génico para disminuir la virulencia del patógeno, por ejemplo, los mencionados previamente en los estudios de Noar y Daub (2016) y Chí-Manzanero *et al.* (2021). Otro ejemplo de biotecnología que se ha aplicado para el caso de la sigatoka negra, y que no está centrada en la planta sino en el patógeno, es el control biológico, ejemplificado previamente. De esta forma, se pone de manifiesto que las herramientas biotecnológicas modernas que contemplan el abatimiento de la virulencia del patógeno, en conjunto con el mejoramiento de las capacidades de defensa e inmunidad de la planta, podrían ofrecer soluciones más efectivas para el control de la sigatoka negra. Por lo tanto, la investigación y aplicación de dichas herramientas modernas requiere ser revisada en forma sistemática.

2. Justificación

Si bien el uso de fungicidas químicos y el mejoramiento genético han sido vías efectivas para el control de la sigatoka, los hongos tienden a desarrollar resistencia a los fungicidas químicos, y la mayoría de los cultivares de plátano que se siembran actualmente son susceptibles a la sigatoka. Debido a la carencia de resistencia en las variedades de plátano de importancia en el mercado, el manejo de la enfermedad requiere la aplicación constante de fungicidas, que además provocan su acumulación en el ambiente y riesgos a la salud. Bajo estas circunstancias se establece un ciclo que agrava el problema de la sigatoka en las regiones donde se cultiva. Por tal razón, la exploración de nuevas estrategias biotecnológicas amigables con el ambiente, sustentables, que no dependan del uso de fungicidas químicos, y que aprovechen los avances en el conocimiento de las bases biológicas de la interacción planta-patógeno, es crucial para el control efectivo de la sigatoka en los cultivos. Por lo anterior, es importante conocer el estado actual de la investigación de técnicas de biotecnología moderna aplicadas al control de la enfermedad, de manera que se puedan reconocer las estrategias más promisorias y se obtenga una perspectiva del potencial de la biotecnología para ofrecer soluciones para la protección del cultivo de plátano.

Para profundizar en el tema se requiere realizar una revisión sistemática centrada en la búsqueda y análisis de información científica, sobre la investigación y aplicación de estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka, tales como la elicitación de la respuesta de defensa, el control biológico, y la transformación, edición y silenciamiento génico, con el objetivo de responder la siguiente pregunta general:

¿Cuáles son las estrategias biotecnológicas modernas que se han investigado y/o aplicado para la protección del cultivo de plátano contra la sigatoka negra?

3. Preguntas específicas

1. ¿Cuáles son las herramientas biotecnológicas modernas que se han investigado/implementado para el control de la sigatoka negra?
2. ¿Cuáles son los objetivos principales de los estudios de las herramientas biotecnológicas?
3. ¿Qué tipos de bioensayos se realizan para estimar la efectividad de las estrategias biotecnológicas en el control de la sigatoka negra?
4. ¿Cuáles son las variedades de plátano/banano más estudiadas en la investigación de estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka negra?
5. ¿En qué regiones del mundo y países se concentra la investigación y el desarrollo de estrategias biotecnológicas de frontera, para el control de la sigatoka negra?
6. ¿Cuáles son los grupos/instituciones que lideran la investigación en biotecnología moderna para el control de la sigatoka negra?

4. Materiales y Métodos

La presente revisión sistemática se desarrolló siguiendo las recomendaciones de la declaración PRISMA 2020. Esta guía es una actualización de la declaración PRISMA 2009 desarrollada por metodólogos expertos en revisiones sistemáticas. Desde su creación, las recomendaciones han sido adoptadas y aprobadas por un gran número de autores que desarrollan revisiones sistemáticas. La declaración PRISMA 2020 facilita documentar de forma transparente y ordenada la información recopilada, reduciendo el sesgo, garantizando la reproducibilidad y brindando plantillas de la lista de verificación y del diagrama de flujo (Page *et al.*, 2021). Para el caso de la presente revisión se empleó una estrategia de investigación PICOS (Methley *et al.*, 2014). De acuerdo al número manejable de artículos encontrados en todas las bases de datos, se emplearon búsquedas y selección de forma manual. El desarrollo de la revisión sistemática se llevó a cabo en tres etapas: planeación, ejecución y análisis (Figura 6), las cuales serán descritas a continuación.

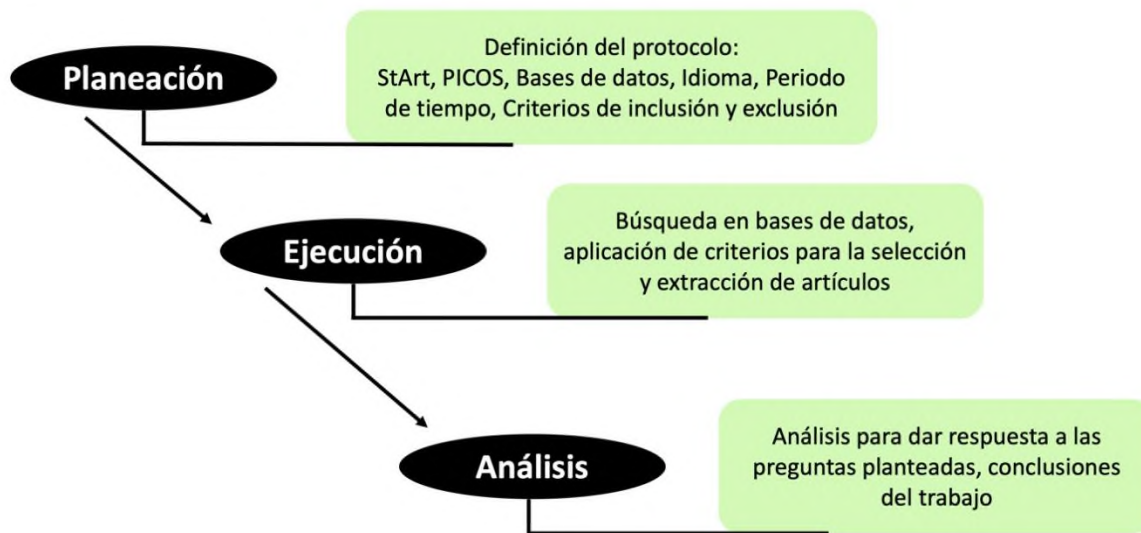


Figura 6. Estrategia general de la revisión sistemática.

4.1 Planeación

La planeación consistió en la definición del protocolo determinando el título, autores, objetivos, palabras clave, preguntas de investigación, fuentes de investigación (bases de datos a consultar), tipo de documentos, temporalidad de la información, y criterios de inclusión y exclusión. En la Tabla 3 se presenta la definición para este estudio de acuerdo con el protocolo StArt referido por Santos *et al.* (2018).

Tabla 3. Definición del protocolo de revisión sistemática.

<i>PROTOCOLO</i> <i>StArt - State of the Art through Systematic Review</i>	
Título	Biotecnología aplicada al control de la sigatoka negra (<i>Mycosphaerella fijiensis</i>) en plátano (<i>Musa spp</i>): una revisión sistemática para elucidar nuevas estrategias
Investigadores:	García-Carrasco Jorge Francisco, Barrera-Figueroa Blanca Estela
Descripción:	Para llevar a cabo esta revisión sistemática, se revisaron artículos científicos de los últimos 10 años (2011-2021) en la investigación/aplicación de estrategias biotecnológicas modernas para la protección del plátano contra la sigatoka negra, con énfasis en el tipo de metodología empleada.
Objetivos:	Búsqueda y análisis de información científica publicada en los últimos 10 años (2011-2021), sobre la investigación y aplicación de estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka, tales como la elicitación de la respuesta de defensa, el control biológico, y la transformación, edición y silenciamiento génico
Preguntas principales:	<ol style="list-style-type: none"> 1. ¿ Cuáles son las herramientas biotecnológicas modernas que se han investigado/implementado para el control de la sigatoka negra? 2. ¿Cuáles son los objetivos principales de los estudios de las herramientas biotecnológicas? 3. ¿Qué tipos de ensayos se realizan para estimar la efectividad de las estrategias biotecnológicas en el control de la sigatoka? 4. ¿Cuáles son las variedades de plátano/banano más estudiadas en la investigación de estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka? 5. ¿En qué regiones del mundo se concentra la investigación y el desarrollo de las estrategias? 6. ¿Cuáles son los grupos/instituciones que lideran la investigación en biotecnología para el control de la sigatoka?
Palabras clave: <i>Musa spp.</i> , <i>Mycosphaerella fijiensis</i> , <i>Pseudocercospora fijiensis</i> , black sigatoka, biotechnology, biological control, gene silencing, elicitation, genetic transformation, gene edition, CRISPR-Cas, resistance, plant protection, state-of-the-art	

Criterios para la selección de fuentes: Solo artículos científicos primarios (de investigación experimental)	
Lenguaje: español, inglés y portugués.	
Métodos para la búsqueda de fuentes: Artículos de investigación disponibles en bases de datos científicas.	
Fuentes consultadas: Google Academic, PubMed y SciELO	
Criterios de inclusión (I) y exclusión (E):	(I) " <i>Musa spp.</i> " OR "bananas" AND "black Sigatoka" OR " <i>Mycosphaerella fijiensis</i> " OR " <i>Pseudocercospora fijiensis</i> " AND "biotechnology" OR "biological control" OR "biocontrol" OR "elicitor" OR "gene silencing" OR "genetic transformation" OR "gene edition" AND "resistance" OR "plant protection" OR "fungicide" (E) Trabajos de mejoramiento genético tradicional, (E) Empleo de productos naturales (E) Tesis, manuales, libros; (E) Artículos de revisión; (E) Resúmenes de congresos, (E) Trabajos sin una metodología clara, (E) Trabajos previos a 2010.
Tipo de estudio:	Especificado por los criterios de inclusión y exclusión.
Selección de estudios iniciales:	Artículos de investigación primarios que contengan en el título o abstract los siguientes términos, en inglés o en español: " <i>Musa spp.</i> " OR "banana" AND "black Sigatoka" OR " <i>Mycosphaerella fijiensis</i> " OR " <i>Pseudocercospora fijiensis</i> " AND "biological control" OR "biocontrol" OR "elicitor" OR "gene silencing" OR "genetic transformation" OR "gene edition" AND "resistance" OR "plant protection" OR "fungicide"
Evaluación de calidad:	Sólo se eligieron los artículos que cumplen con los criterios de inclusión definidos previamente.
Campos de extracción de información:	Estrategia biotecnológica aplicada en el estudio; mejoramiento de la resistencia vegetal o abatimiento de la virulencia del hongo; tipo de ensayo empleado para la evaluación; variedades de plátano analizadas; país e institución de los estudios.
Análisis y resumen de resultados: En nube de palabras, tablas y gráficas.	

4.2 Ejecución

Con la finalidad de dar respuesta a la pregunta principal del presente estudio, se aplicó la estrategia de investigación PICOS (Methley *et al.*, 2014), la cual comprende 5 categorías de términos que se especifican en la Tabla 4.

Tabla 4. Definición de términos PICOS empleada.

Categoría	Términos
P	Plantas de plátano con sigatoka negra.
I	Estrategias biotecnológicas modernas para controlar la enfermedad.
C	Aplicaciones para tratar la enfermedad, que impliquen el mejoramiento genético tradicional, el uso de fungicidas químicos, o el uso de productos naturales.
O	Resistencia a la enfermedad o disminución de la virulencia.
S	Artículos de trabajos experimentales.

P- Población. Problema de investigación, o población bajo estudio, o especies o individuos.

I- Intervención. Tipo de tratamiento, exposición, estímulo.

C- Comparación. Tratamiento alternativo o paralelo.

O- Resultado o expectativa.

S- Tipo de estudio.

El diagrama de pasos a seguir durante la ejecución de las búsquedas se esquematiza en la Figura 7. Las búsquedas se llevaron a cabo en tres bases de datos públicas. La primera es PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>), de la que se obtuvo información de carácter internacional, en el idioma inglés. La segunda base de datos es Google Academics (<https://scholar.google.es/schhp?hl=es>), de la que se obtuvo información, tanto en inglés como en español. La tercera base de datos fue SciELO (<https://www.scielo.org/>), de la que se obtuvieron artículos en español y en portugués, por la importancia de América Latina en el cultivo de plátano.

Para todas las bases de datos se empleó la misma secuencia de palabras, empleando conectores OR, AND y NOT usados para agrupar palabras clave sinónimas y los temas principales. las búsquedas se realizaron de manera iterativa, cambiando la secuencia de términos de acuerdo a

la observación de los artículos resultantes, como lo propone Long (2014) para realizar revisiones sistemáticas empleando una rutina de piloteo. Después de depurar y definir los términos adecuados, se obtuvo la siguiente secuencia definitiva (*string*) para la búsqueda:

"Musa" OR "banana" AND "*black sigatoka*" OR "*Mycosphaerella fijiensis*" OR "*Pseudocercospora fijiensis*" NOT "review" OR "thesis"

La búsqueda en las bases de datos se realizó de manera manual sobre el título y el resumen del trabajo, con ayuda de la herramienta de "búsqueda avanzada" disponible, ayudando así a aplicar criterios de inclusión y exclusión desde la primera búsqueda. Cabe señalar que cada base de datos tiene distintas opciones para realizar la búsqueda de los términos, ya que algunas como PubMed permiten realizar la búsqueda específica tanto a título, resumen o ambas, mientras que no todas las bases tienen esta opción. Para validar los criterios de las búsquedas se presenta en la Tabla 5 el string agrupado que se generó en cada base de datos, empleando los términos de búsqueda bajo los parámetros específicos de cada base de datos.

Tabla 5. Resultados de strings para cada base de datos y los parámetros aplicados.

Base de datos	String generado	Parámetros
PubMed Central	((((musa[Title/Abstract] OR banana[Title/Abstract])) AND ((black sigatoka[Title/Abstract] OR <i>mycosphaerella fijiensis</i> [Title/Abstract] OR <i>pseudocercospora fijiensis</i> [Title/Abstract]))) NOT (review[Title/Abstract] OR thesis[Title/Abstract])	1: Agrupación de términos de búsqueda con conectores. 2: Búsqueda de términos solo en título y resumen. 3: Exclusión palabras
Google Academic	allintitle: black sigatoka OR <i>mycosphaerella fijiensis</i> OR <i>pseudocercospora fijiensis</i> AND musa OR banana -review -OR -thesis	1: Agrupación de términos de búsqueda con conectores. 2: Búsqueda de términos solo en título. 3: Ajuste del intervalo de años de la publicación.
SciELO	(ab:(*musa OR banana)) AND (ab:(black sigatoka OR <i>mycosphaerella fijiensis</i> OR <i>pseudocercospora fijiensis</i>)) AND NOT (ab:(review OR thesis))	1: Agrupación de términos de búsqueda con conectores. 2: Búsqueda de términos en el resumen.

Los artículos se seleccionaron con apego los criterios de inclusión, examinándolos manualmente a nivel de título y resumen, y los que incumplieron los criterios de inclusión fueron removidos manualmente. Adicionalmente, se realizó la remoción de artículos que resultaron duplicados pues fueron arrojados por más de una base de datos. Por otra parte, se permitió la inclusión manual de artículos que no se encontraron en las búsquedas avanzadas de las bases de datos, pero se encontraron citadas en alguno de los artículos seleccionados, siempre que se ajustaran a los criterios de inclusión y su aportación fuera de relevancia para responder las preguntas generales y específicas.

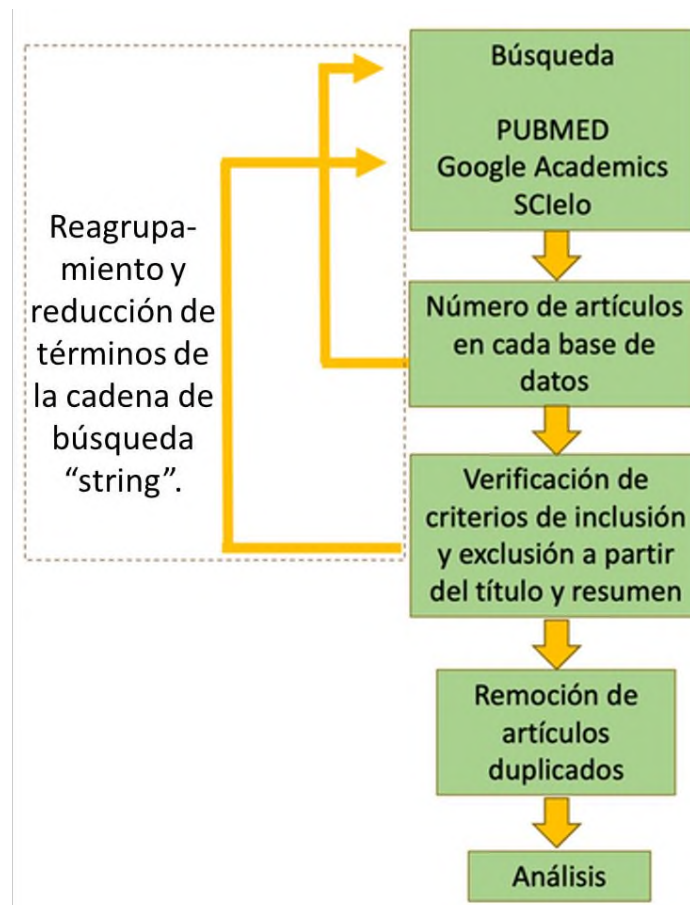


Figura 7. Estrategia para la búsqueda y selección de la información.

4.3 Análisis de información

Con la finalidad de reducir el sesgo, se consideraron artículos que ofrecieron respuesta a la pregunta general y a las específicas, y se realizaron con apego a los requerimientos del estándar PRISMA (Page *et al.*, 2021) para garantizar la calidad, transparencia y reproducibilidad de la revisión sistemática. Los resultados de las búsquedas se reportaron en el diagrama de flujo de PRISMA: https://www.prisma-statement.org//documents/PRISMA_2020_flow_diagram_new_SRs_v1.docx, y la lista descriptiva de PRISMA: http://prisma-statement.org/documents/PRISMA_2020_checklist.pdf (Anexo D).

Los artículos seleccionados en la etapa de ejecución se sujetaron a nuevas rondas de aceptación o rechazo dependiendo si cumplían o no con los objetivos del trabajo, y una vez que cumplieron los criterios, se descargaron los artículos seleccionados y se archivaron en una carpeta, para posteriormente leerlos en su extensión completa y analizarlos. A partir de la información extraída de la selección final de artículos se elaboraron gráficas y tablas para resumir la información, dando respuesta a las preguntas planteadas con anterioridad.

4.4 Nube de palabras

A partir de la lectura completa de los artículos incluidos (n=40) se extrajeron todas las palabras claves disponibles en forma de lista en un archivo .docx, con ayuda de un editor en línea (<https://www.nubedepalabras.es/>) se generó una nube de palabras. Se cargó el archivo .docx al editor en línea, se seleccionó la forma de la nube y el estilo de letra. En donde el tamaño de letra es proporcional a la frecuencia con la que se repiten las palabras.

5. Resultados

5.1 Resultados de la búsqueda en bases de datos

La búsqueda en las bases de datos dio por resultado un total de 116 artículos en un intervalo de publicación del año 2011 al 2021. Entre las bases, la mayor contribución de artículos provino de PubMed Central, con 79 artículos (69.3%), seguida de SciELO con 21 artículos (18.42%), y por último Google Academic con 14 artículos (12.28%). Adicionalmente, a los 114 artículos se agregaron manualmente 3 artículos que se encontraron citados dentro los artículos analizados, y contenían información relevante al tema pero que no se obtuvieron en la búsqueda, dando por resultado 117 registros totales. Tras realizar la lectura del título y del resumen, se excluyeron 70 artículos por no tener relación con el tema o por no cumplir con los criterios de inclusión, mismos que se encuentran enlistados en el Anexo B. Sólo uno de los documentos se encontró repetido.

Los 47 artículos restantes se llevaron a la siguiente ronda de selección que consistió en la lectura del documento completo. Esto permitió obtener evidencia suficiente para la exclusión de 7 artículos más (incluidos en el Anexo B) por no aportar información relevante para dar respuesta a las preguntas de la revisión. Los 40 artículos finales (enlistados en el Anexo A) se identificaron como el grupo de incluidos para el análisis en la revisión sistemática. En la Figura 9 se presenta la nube de palabras obtenida con las palabras claves de los 40 artículos incluidos.

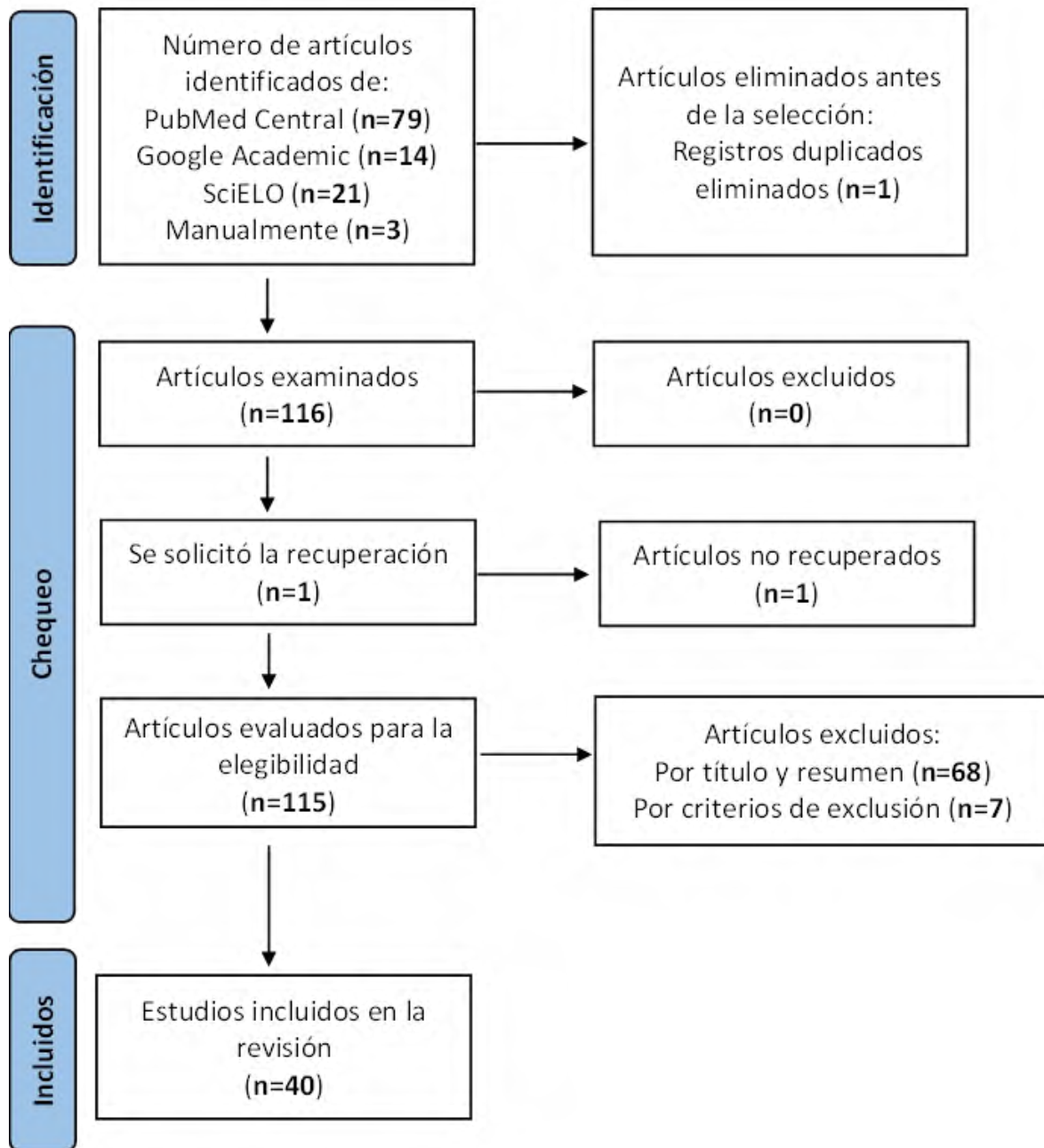


Figura 8. Diagrama empleado para la búsqueda y selección de los artículos en esta revisión (modificado de Page *et. al* 2021; https://www.prisma-statement.org//documents/PRISMA_2020_flow_diagram_new_SRs_v1.docx). Anexo A y Anexo B.

5.2 Estrategias biotecnológicas modernas para la investigación y el desarrollo de soluciones para el control de la Sigatoka

El objetivo principal que se planteó para la presente revisión sistemática fue el de conocer el estado actual de la aplicación de nuevas estrategias biotecnológicas para la investigación y/o el desarrollo de soluciones para el control de la sigatoka.

Dentro de los artículos seleccionados se identificaron 6 tipos de estrategias o aproximaciones biotecnológicas (Anexo C), que en algunos casos se dirigían hacia la investigación y en otros a la aplicación directa. Éstas son:

5.2.1. Estudio de la expresión para la identificación de genes clave en el proceso patogénico mediante transcriptómica o proteómica.

5.2.2. Biocontrol

5.2.3. Transformación genética

5.2.4. Silenciamiento génico

5.2.5. Otras estrategias biotecnológicas

5.2.5.1. Diagnóstico molecular

5.2.5.2. Uso de marcadores moleculares

5.2.5.3. Elicitación o bioestimulación

5.2.1 Estudio de la expresión para la identificación de genes clave en el proceso patogénico, mediante transcriptómica o proteómica

Dentro de las estrategias para la investigación de la sigatoka negra, se encontró que el estudio de la expresión genética dirigida a la investigación de genes clave en el proceso patogénico es la más utilizada, ya que estuvo presente en 21 artículos (44%; Anexo C). Esta aproximación permitió identificar genes determinantes en la virulencia del patógeno, como el gen que codifica la enzima esterol 14 α -desmetilasa, encargada de preparar al precursor lanosterol para entrar en la síntesis de ergosterol, que es una molécula que regula la fluidez y permeabilidad de la membrana celular en *P. fijiensis*. Adicionalmente se encontraron inserciones de PfCYP51 en el genoma de *P. fijiensis* cuando se desarrolla resistencia a los fungicidas del grupo DMI (Díaz-Trujillo *et al.*, 2018; Chong *et al.*, 2019).

Otros factores importantes que se identificaron en los documentos analizados son las proteínas efectoras que regulan o modulan la respuesta de resistencia de la célula vegetal y son determinantes para el éxito de la infección fúngica, como PfAVR4, que protege a la quitina de la pared celular de *P. fijiensis* de las quitinasas producidas por la planta (Arango Isaza *et al.*, 2016; Burgos-Canul *et al.*, 2019), así como la Dol-P-manosiltransferasa, que está presente en grandes cantidades en la pared celular de *P. fijiensis* y se encarga de transferir residuos de manosilo al hidroxilo de residuos de serina o treonina, además de participar en la síntesis de N-glucanos. Los residuos de manosilo juegan un papel fundamental en la etapa biotrófica del hongo (Manzanero *et al.*, 2021).

Adicionalmente, se identificaron otros elementos como el protein-glicosil fosfatidil inositol (MFGPI), que funciona en la reparación y síntesis de la pared celular del hongo y en la adhesión al tejido del huésped, así como las proteínas β -1,3-glucanosiltransferasas (MfGAS2 y MfGAS1), que están involucradas en la síntesis de N-glucano, el principal polisacárido conformacional de la pared celular (Kantún-Moreno *et al.*, 2012). Por su parte, la proteína policétido sintasas (PKS) afectan la síntesis de lovastatina, una proteína con un papel fundamental en la reproducción

sexual del hongo (Noar y Daub., 2016a; Noar *et al.*, 2019a, b; Thomas *et al.*, 2021). Además se identificaron genes involucrados en la tolerancia o resistencia en la planta, como peroxidasas, pathogenesis-related PR-4 y PR-10, y fenilalanina amonio-liasa PAL, entre otras (Rodrigues *et al.* 2016), y los genes PUK, RGA1, UGP y UCP, involucrados en las rutas de glucólisis/gluconeogénesis y del citocromo P450 (Sánchez-Timm *et al.*, 2016).

Otros autores, como Escobar-Tovar *et al.* (2015a), exploraron mediante espectrometría de masas el secretoma de *M. fijiensis*, e identificaron proteínas de patogenicidad como, lipasas, quitinasas, exoglucanasas, pectatoliasas y proteínas de función desconocida. Chuc-Uc *et al.* (2011) probaron que el secretoma de *M. fijiensis* provoca la muerte celular en las hojas de plátano, e identificaron a las proteasas como las principales causantes de la necrosis en la hoja de plátano.

Dentro de los 21 artículos (44%) que emplearon el estudio de la expresión génica como estrategia de investigación, se destaca que varios generaron largas listas de genes de expresión aumentada durante las diferentes fases de la infección, o en la comparación entre variedades de plátano con resistencia contrastante a la sigatoka, y que en algunos casos, como el trabajo de Manzanero *et al.* (2021), los genes de expresión más aumentada son genes que codifican proteínas de función aún no caracterizada, por lo que estos trabajos proveen un catálogo amplio para la selección de genes que requieren caracterización funcional, o que son candidatos como blanco del desarrollo de estrategias biotecnológicas.

5.2.2 Biocontrol

La segunda estrategia más utilizada es el biocontrol, presente en 12 artículos (24%; Anexo C), en donde los autores probaron la capacidad de inhibición de bacterias como *Bacillus subtilis*, demostrando que es posible sustituir en un 25% el uso de fungicidas químicos (mancozeb y clorotalinil), ya que las esporas de esta bacteria mantienen una protección similar contra sigatoka negra (Becker *et al.*, 2021). En otro de los documentos revisados, *Enterobacter cloacae* y *Klebsiella pneumoniae* se probaron *in vitro* como antagonistas de dos cepas de *M. fijiensis*, observando que

inhibieron al 100% y al 90% el desarrollo del micelio de *P. fijiensis*, respectivamente (Macedo-Raygoza *et al.*, 2019).

5.2.3 Transformación genética

La transformación genética es la tercera estrategia más usada, presente en 9 artículos (18%; Anexo C), en donde se emplea comúnmente como herramienta complementaria para estudios de la expresión genética, ya sea aplicada al hongo o a la planta. Por ejemplo, Escobar-Tovar *et al.*, (2015b) implementaron la transformación de conidios de *P. fijiensis* por el método de choques de ondas bajo el agua, obteniendo una frecuencia de transformación de 0.2-1.2 transformantes/ μg de ADN, estableciendo así un protocolo reproducible de transformación para estudios básicos del patógeno. En otro artículo se transformaron callos de banano por bombardeo con micropartículas de oro, con los genes codificantes de una endoquitinasa de *Trichoderma harzianum* (ThEn-42), una estilbeno sintasa de uva (StSy), y superóxido dismutasa de tomate (Cu,Zn-SOD) para investigar su influencia en la tolerancia a la sigatoka negra en la planta, observando que las plantas transgénicas desarrollaron tolerancia mejorada a la enfermedad (Vishnevetsky *et al.*, 2011). Un trabajo posterior analizó el efecto de la transformación mediante *Agrobacterium tumefaciens*, de plantas de plátano con los genes *rcg3* y *rcc2*, codificantes de quitinasa en arroz, comprobando una resistencia aumentada a *P. fijiensis* en las plantas transformadas (Kovács *et al.*, 2013).

5.2.4 Silenciamiento génico

En el puesto número cuatro, se encuentra la herramienta de silenciamiento génico, con cuatro documentos (8%; Anexo C). Uno de éstos (Mumbanza *et al.*, 2013) describe el empleo de dsRNAs *in vitro* de 12 genes para disminuir la germinación de esporas de *P. fijiensis*, resultando en que los genes de la condensina nuclear, subunidad δ y α de la DNA polimerasa y adenilato ciclasa,

mostraron los mayores efectos de inhibición en la germinación del patógeno, con valores desde 65.2 hasta 72.3% de inhibición. Por su parte, Thomas *et al.* (2021) silenciaron los genes PKS8-2 y PKS10-2, codificantes de policétido sintasa, y encontraron que al silenciar esos genes se inhibieron los síntomas de la infección. Mientras que Onyilo *et al.* (2017) silenciaron el gen PfHog1, que es un regulador del estrés osmótico, provocando que se comprometiera el crecimiento del hongo y su virulencia en plantas de plátano. Posteriormente Onyilo *et al.* (2018) silenciaron el gen Fus3 que regula la formación de estructuras de infección y la esporulación, y el gen Slt2 que se encarga de mantener íntegra la pared celular, el crecimiento invasivo y la colonización del tejido vegetal, observando una disminución en la virulencia y en el crecimiento invasivo del patógeno, así como baja producción de biomasa fúngica en las hojas infectadas.

5.2.5 Otras herramientas biotecnológicas

En el último puesto se sitúan tres herramientas biotecnológicas presentes con un solo artículo cada una (2%; Anexo C). Representando el diagnóstico molecular, se encontró el trabajo de Luna-Moreno *et al.*, (2019) donde por medio de un inmunosensor SPR de alta sensibilidad, detectan a través de anticuerpos la presencia de una proteína, la HF1 glucosil fosfatidil inositol (GPI) de *P. fijiensis*, constituyendo así una herramienta de diagnóstico de la enfermedad. En cuanto al uso de marcadores moleculares, Chong *et al.* (2021) emplea marcadores DarTseq para generar un mapa génico del producto de la cruce de dos cepas resistentes a los fungicidas inhibidores de la desmetilasa (DMIs), observando que el gen Pfcyp5, codificante de la 14 α -desmetilasa, fue el único gen que presentó reinserciones en su promotor, confirmando que estas inserciones son responsables por la resistencia a los fungicidas DMI's.

Finalmente, en lo que respecta a la elicitación o uso de bioestimulantes, se encontró un trabajo en el cual se aplicó de manera foliar un bioestimulante líquido para tratar a las plantas de plátano con sigatoka negra y construir bibliotecas por el método de hibridación sustractiva de las plantas tratadas y de las plantas control (Chávez-Navarrete *et al.*, 2019). En dicho trabajo se lograron identificar genes de la planta que participan en actividades catalíticas, estructurales,

transportadoras, antioxidantes y reguladoras de la transcripción y la traducción. Sin embargo, no se lograron recuperar secuencias pertenecientes al patógeno en las bibliotecas. A continuación, se muestran las 6 herramientas biotecnológicas descritas anteriormente (Figura 10).

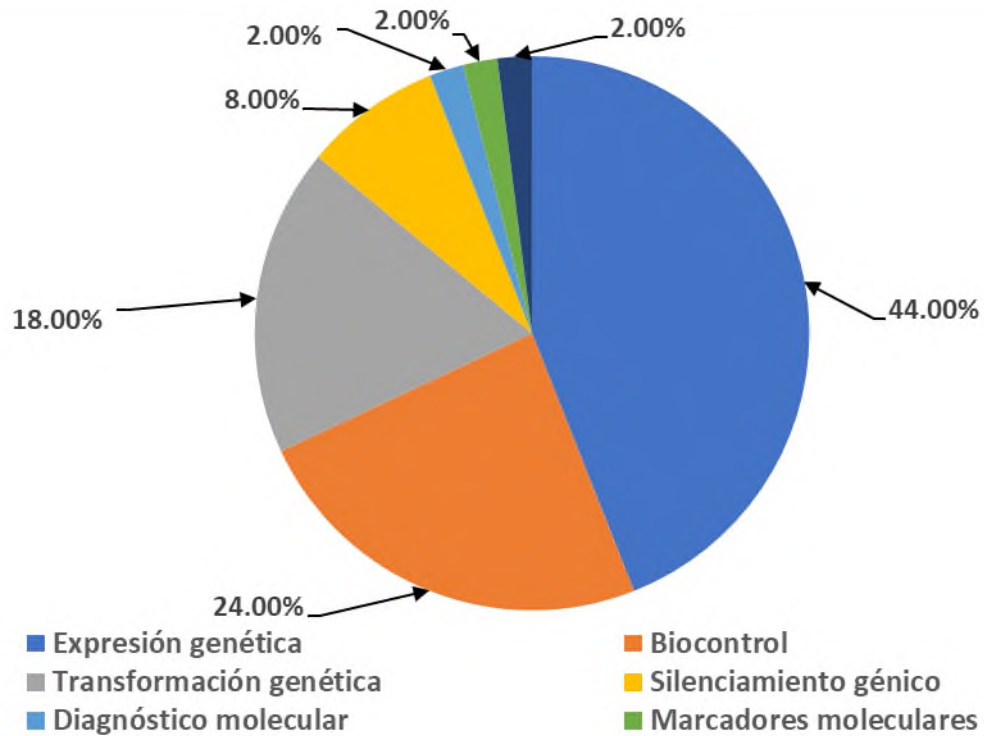


Figura 10. Herramientas biotecnológicas usadas en los últimos diez años para el control de la sigatoka negra

Se encontraron otros artículos en los que se emplea más de una herramienta biotecnológica de las enlistadas anteriormente. Por ejemplo, algunos documentos aplican el estudio de la expresión genética, la transformación genética y el silenciamiento (Thomas *et al.*, 2021), o transformación genética y silenciamiento (Onyilo *et al.*, 2017), o expresión genética con biocontrol (Cruz-Martín *et al.*, 2018). Es por esta razón que el número de repeticiones de las herramientas biotecnológicas usadas (50) no es igual al número de artículos (40) ya que se reportaron todas las herramientas usadas en cada artículo.

5.3 Objetivo principal de los estudios

En los artículos analizados se encontró que las herramientas biotecnológicas se enfocan en cinco objetivos principales (Anexo C; Figura 11), que se ordenan de mayor a menor incidencia de artículos en la siguiente lista:

- 5.3.1. Investigación de las bases moleculares de la virulencia del patógeno
- 5.3.2. Diseño y evaluación de estrategias de combate de la virulencia
- 5.3.3. Caracterización molecular de la interacción planta-patógeno
- 5.3.4. Investigación de las bases moleculares de la defensa y la resistencia de la planta
- 5.3.5. Diseño y evaluación de técnicas de diagnóstico del patógeno

5.3.1 Investigación de las bases moleculares de la virulencia del patógeno

Con 18 artículos de un total de 40, la investigación de las bases moleculares de la virulencia del patógeno se ubica como el objetivo más común de los trabajos analizados (Anexo C). Los autores se centran en el estudio del hongo directamente para identificar genes de patogenicidad con ayuda de metodologías de secuenciación del transcriptoma, proteómica, microarreglos, hibridación sustractiva, transformación genética, silenciamiento génico y/o herramientas bioinformáticas.

En este grupo de artículos destacan dos temas principales. Por una parte, se tiene la caracterización de un grupo particular de policétido sintasas (PKS), y por otra, el estudio del gen *Pfcyp51* implicado en la resistencia a fungicidas. El primer tema incluye 4 trabajos del mismo grupo de investigación (Noar y Daub, 2016a; Noar *et al.* 2019 a,b; Thomas *et al.*, 2021), que iniciaron con la predicción bioinformática de 8 grupos (clusters) de enzimas policétido sintasas que participan en la ruta de biosíntesis de melanina (Noar y Daub, 2016a), continuando con el análisis del cluster de PKS8-1 y su importancia en la toxicidad y como factor de patogenicidad en

el ciclo reproductivo sexual de *P. fijiensis* (Noar *et al.*, 2019a,b). Finalmente, en el estudio más reciente de este grupo de genes se determinó que los genes fúngicos PKS7-2, PKS8-2 y PKS10-2 son esenciales en el proceso de colonización y desarrollo de la enfermedad (Thomas *et al.*, 2021).

En el segundo tema se incluyen 4 trabajos orientados a investigar las bases moleculares de la resistencia de *M. fijiensis* a los fungicidas inhibidores de DMI (Stergiopoulos *et al.* 2014; Díaz-Trujillo 2018; Chong *et al.* 2019, 2021). En estos trabajos se identificó al gen Pfcyp51, que codifica la enzima esterol 14 α -desmetilasa encargada de preparar al precursor lanosterol para entrar en la síntesis y producir ergosterol, que es una proteína que regula la fluidez y permeabilidad de la membrana celular, como el principal blanco involucrado en las variaciones genéticas que contribuyen a disminuir la sensibilidad a los fungicidas en el patógeno.

Otros trabajos que tuvieron por objetivo investigar las bases de la virulencia de *M. fijiensis* analizaron la presencia y/o la expresión de varios genes empleando herramientas de análisis masivo. Por ejemplo, Noar y Daub (2016b), mediante la secuenciación del transcriptoma identificaron genes adicionales a las policétido sintasas con posibles roles en la patogenicidad, incluyendo a genes codificantes de proteínas efectoras potenciales. Posteriormente, Amarillas *et al.* (2020), a partir de un draft del genoma de *P. fijiensis*, mostraron genes putativos involucrados en la virulencia y resistencia del patógeno en muestras obtenidas en Chiapas, México. Por su parte, Chi Manzanero *et al.* (2021) tras realizar secuenciación del transcriptoma, identificaron 15 genes con la mayor inducción durante la fase biotrófica de *P. fijiensis*, presuntivas de participar en la protección de la pared celular fúngica, la homeostasis redox, competencia, metabolismo secundario y regulación génica, así como proteínas de función desconocida.

En otros trabajos se emplearon herramientas de la proteómica para abordar el objetivo de investigar las bases de la virulencia del patógeno. Un ejemplo de estos trabajos es el de Chuc-uc *et al.* (2011), en el que caracterizaron *in vitro* el secretoma de *M. fijiensis*, y posteriormente se probó la capacidad de las proteínas secretadas para lesionar las hojas. Por su parte, Burgos *et al.*

(2019) realizaron análisis proteómicos de la pared celular del hongo provenientes de cepas con virulencia contrastante.

Los trabajos restantes incluyen la caracterización del gen homólogo Avr4 (Arango *et al.*, 2016), la proteína glicosil fosfatidil inositol (GPI) (Kantún-Moreno *et al.*, 2013), dos β -1,3-glucanosiltransferasas (Gas) (Kantún-Moreno *et al.*, 2013), genes efectores MfAvr4, MfEcp2, MfEcp2-2 y MfEcp2-3 (Stergiopoulos *et al.*, 2014), y PfHog1, codificante de una cinasa MAPK (Onyilo *et al.*, 2017).

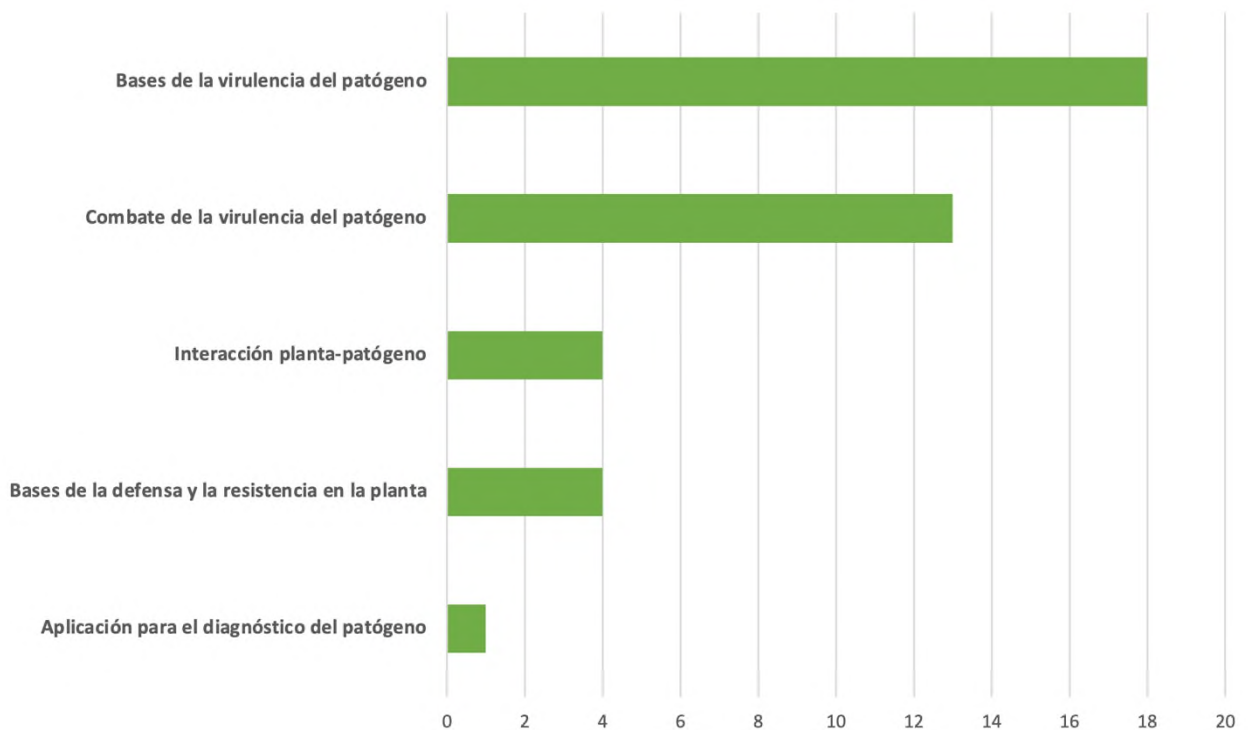


Figura 11. Objetivos principales de los estudios revisados.

5.3.2 Diseño y evaluación de estrategias de combate de la virulencia

El segundo objetivo principal de los artículos es el combate de la virulencia del patógeno, y está presente en 13 artículos de un total de 40 (Anexo C). En estos artículos generalmente se aplican microorganismos o productos de éstos para medir la inhibición del crecimiento de *M. fijiensis*. Por ejemplo, Ceballos *et al.* (2012) aislaron varias especies de *Bacillus* con actividad antagónica contra *M. fijiensis*, mientras que González-Jaramillo *et al.*, (2017) aplicó lipopéptidos extraídos de la cepa de *B. subtilis* EA-CB0015, sugiriendo que uno de éstos, la fengicina podría ser la responsable de la actividad antagónica. Por su parte, Cruz-Martín *et al.* (2018) probaron filtrados de la bacteria *Bacillus Pumilus*, logrando reducir el desarrollo de la biomasa fúngica un 90% en comparación con las plantas control.

Otros trabajos abordaron el objetivo del combate a la virulencia del patógeno con el empleo del hongo *Trichoderma spp.* Cavero *et al.* (2015) aislaron 29 cepas de *Trichoderma spp.* de suelos brasileños, infectaron plantas en campo para medir su capacidad antagonista e identificaron solo 4 cepas con la capacidad de reducir la severidad de la enfermedad con valores inferiores al 20% a los 90 días posteriores a la inoculación (dpi). En el mismo año, Castro *et al.* (2015) reportaron el empleo de *Trichoderma harzianum Rifai*, y determinaron que se redujo un 68.8% la capacidad de infección de *M. fijiensis*, a los 64 dpi. Más recientemente, Becker *et al.* (2021) analizaron el efecto del uso de *T. harzianum*, *Bacillus subtilis* y un extracto de *Saccharomyces cerevisiae*, en rotación con fungicidas químicos, demostrando que con su empleo es posible disminuir el uso de agroquímicos y la severidad de la sigatoka en el cultivo.

Además de *Bacillus* y *Trichoderma*, se han estudiado otros microorganismos efectivos para el combate de la sigatoka, por ejemplo, Gutiérrez-Román *et al.* (2015) analizaron los mecanismos de acción antagonista de una cepa de la bacteria *Serratia marcescens* sobre *M. fijiensis*, determinando que las proteínas quitinolíticas y la prodigiosina de *S. marcescens* inhiben el desarrollo del tubo germinal del patógeno. Por su parte, Castillo *et al.* (2016) caracterizaron quitinasas y sobrenadantes de cultivo de una cepa de *Streptomyces galilaeus* con actividad

fungicida sobre *M. fijiensis*. Marcano *et al.* (2016) realizaron aislamientos bacterianos asociados a la hoja de banano, resultando en la identificación de 20 géneros diferentes, entre los cuales *Pseudomonas plecoglossicida* presentó la mayor actividad en el biocontrol de la sigatoka negra.

Otros trabajos dirigidos al combate de la virulencia de la sigatoka emplearon las bacterias *E. cloacae* y *K. pneumoniae* (Macedo-Raygoza *et al.*, 2019), extractos proteicos del hongo *Ganoderma lucidum* (Arias-Londoño *et al.* 2019), y a *Enterobacter cloacae* (Macedo-Raygoza *et al.* 2019) como antagonistas de *P. fijiensis*. También se reportó el efecto positivo de la inoculación de hongos micorrízicos como *Rhizophagus irregularis* y el uso de silicio en el sustrato en la reducción de los síntomas de sigatoka en hojas de plátano (Gbongue *et al.*, 2019).

Solo uno de los artículos dirigidos al objetivo del combate a la virulencia presentó una estrategia diferente al biocontrol. Este es el trabajo de Mumbanza *et al.* (2013) en el que se analizó el uso de moléculas sintéticas de RNA de doble cadena para el silenciamiento de genes de la condensina nuclear, subunidad δ y α de la DNA polimerasa y adenilato ciclasa. El silenciamiento de estos genes en el hongo condujo a la reducción de la capacidad germinativa de esporas de *M. fijiensis*.

5.3.3 Caracterización de la interacción planta-patógeno

Entre los artículos incluidos en la revisión, cuatro presentaron como objetivo el estudio de la interacción planta-patógeno en diferentes etapas de la infección. El primero de estos trabajos empleó la técnica de hibridación sustractiva para identificar genes que se expresan de forma diferencial durante la interacción compatible entre *M. fijiensis* y plantas de plátano (Portal *et al.*, 2011). En otro de los trabajos se caracterizó el secretoma del hongo en cultivo *in vitro*, así como en la infección sobre la planta, con la finalidad de identificar aquellas respuestas que corresponden directamente al estímulo de la infección (Escobar-Tovar *et al.*, 2015a). Chávez-Navarrete *et al.* (2019) infectaron plantas en invernadero, y las trataron con biostimulante, para posteriormente obtener información genética de la interacción planta-patógeno al comparar la respuesta con y sin bioestimulante. Finalmente, Portal *et al.* (2020) construyeron bibliotecas

sustractivas de cDNA de plantas de plátano infectadas con *P. fijiensis* que presentaban susceptibilidad contrastante a la enfermedad, logrando identificar genes de defensa y actividad antioxidante, entre otros, implicados en la interacción.

Todos estos trabajos revelaron la importancia de tener en cuenta la escala temporal en el proceso de infección para observar los cambios que ocurren tanto en el patógeno como en la planta y sus patrones dinámicos de expresión. Además, remarcaron la utilidad de realizar comparaciones entre cepas virulentas y cepas avirulentas del patógeno, entre interacciones compatibles y no compatibles, así como en condiciones de bioestimulación.

5.3.4 Investigación de las bases de la defensa y resistencia de la planta

El cuarto objetivo de los artículos seleccionados fue la investigación de las bases de la tolerancia en la planta. El primer trabajo aplicó la transformación genética de plantas de plátano con el gen endoquitinase ThEn-42 de *Trichoderma harzianum* junto al gen de estilbeno sintasa StSy de uva y el gen superóxido dismutasa de Cu,Zn-SOD de tomate, con la finalidad de mejorar la detoxificación de radicales libres de oxígeno (Vishnevetsky *et al.* 2011), resultando en plantas con mayor capacidad para resistir el ataque de la sigatoka negra. Posteriormente Kovács *et al.*, 2013 empleó nuevamente la transformación genética para transferir el gen de la quitinasa de arroz a plantas de plátano, con resultados positivos similares al trabajo previo.

Por otra parte, mediante análisis de la expresión en microarreglos, se lograron identificar 12 genes como indicadores potenciales del inicio de la respuesta de defensa de la planta de plátano. Dichos genes se analizaron por PCR cuantitativa en dos variedades de plátano contrastantes en susceptibilidad a la infección, permitiendo correlacionar la inducción temprana de 5 de estos genes de defensa con la capacidad aumentada de resistir la infección de *M. fijiensis* (Rodríguez *et al.*, 2016). Un trabajo similar, pero empleando hibridación sustractiva, identificó a los genes de la proteína de la familia de la fosforibuloquinasa/uridina quinasa (PUK), RGA1 y UTP-glucosa-1-

fosfato uridililtransferasa (UGP), como los genes con inducción mayor en la variedad resistente a la Sigatoka (Calcutta-4), comparada con una variedad sensible (Williams) ante la presencia del patógeno a diferentes tiempos después de la inoculación (Sánchez Timm *et al.*, 2016).

5.3.5 Aplicación para el diagnóstico del patógeno

El diagnóstico molecular de patógenos es una herramienta que confirma la sospecha de infección a partir de los síntomas y además permite caracterizar al patógeno y reconocer variantes genéticas. En la presente revisión solo se encontró un artículo con este objetivo (Luna-Moreno *et al.*, 2019) (Anexo C), mismo que se describió anteriormente en la sección 5.2.5.

5.4 Tipos de bioensayos

En la mayoría de los casos, en los artículos revisados se realizaron bioensayos con el objetivo de inducir la infección y estudiar las distintas etapas del desarrollo de la enfermedad, o bien para evaluar la efectividad de las distintas estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka (Anexo C). Únicamente tres artículos no reportaron bioensayos, ya sea porque se describía el aislamiento del patógeno y su secuenciación (Amarillas *et al.*, 2019), o porque los bioensayos se realizaron en otros sistemas vegetales distintos a la planta de plátano (Stergiopoulos *et al.*, 2014), o porque no se requirieron para los fines de la investigación (Luna-Moreno *et al.*, 2019).

En los 37 artículos restantes se reportaron bioensayos dentro de las siguientes categorías:

5.4.1. *In vitro*, solo hongo

5.4.2. *In vitro*, planta-hongo

5.4.3. Cámara de crecimiento, planta-hongo

5.4.4. Invernadero, planta-hongo

5.4.5. Campo, planta-hongo

Los bioensayos en invernadero que involucran al sistema planta-hongo se presentaron en 10 artículos, seguidos por los bioensayos en cámara de crecimiento, con 9 artículos (Fig. 12). Los bioensayos realizados en este tipo de instalaciones facilitan la inoculación del patógeno, el control de las condiciones ambientales y de las posibles interacciones con otros factores bióticos, así como la contención del patógeno, gracias a que son sitios cerrados que a la vez facilitan el establecimiento de los factores para el desarrollo de la planta de plátano.

Por otra parte, se reportaron 7 artículos con bioensayos *in vitro* que involucran solo al hongo, y 7 con el sistema planta-hongo (Figura 12). En el primer caso, se trata de trabajos que tienen por objetivo caracterizar principalmente la resistencia del hongo a los fungicidas más empleados, y a partir de ahí identificar la base genética de dicho fenómeno (Díaz-Trujillo *et al.*, 2018; Chong *et al.*, 2021), o que requieren el cultivo *in vitro* del hongo para evaluar el efecto antagónico de diversos agentes de biocontrol (Gutiérrez-Román *et al.*, 2015; Castillo *et al.*, 2016; Arias-Londoño *et al.*, 2019; Macedo-Raygoza *et al.*, 2019), o para evaluar directamente el efecto del silenciamiento inducido por RNAs de doble cadena (Mumbanza *et al.*, 2013).

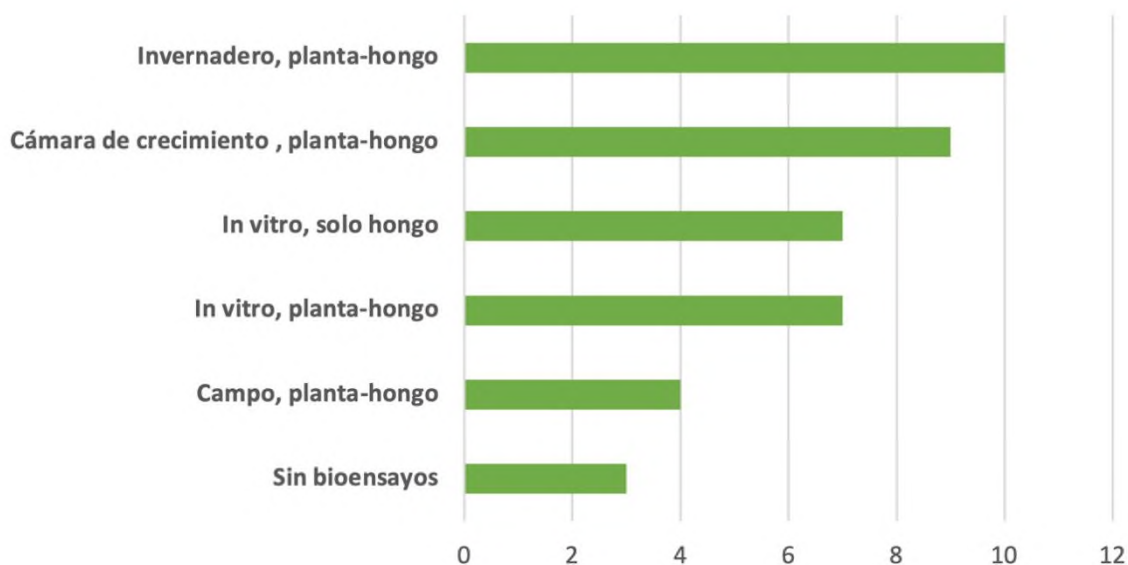


Figura 12. Tipo de bioensayos realizados en los artículos que se analizaron.

En el segundo caso, el sistema *in vitro* facilita el estudio de la interacción planta-patógeno en un sistema aislado de otros factores bióticos, y generalmente emplea plántulas de plátano en condiciones axénicas obtenidas *in vitro*, o discos o fragmentos de hojas de plantas de invernadero o campo, desinfectadas y colocadas en medio de cultivo, con la finalidad de analizar la expresión de genes y proteínas (Kantún-Moreno *et al.*, 2013; Burgos-Canul *et al.*, 2019; Chong *et al.*, 2019), caracterizar transformantes del hongo (Escobar-Tovar *et al.*, 2015b), evaluar la resistencia al patógeno en líneas de plátano transformadas genéticamente (Kovács *et al.*, 2013), o para la realización de pruebas de efectividad de agentes de biocontrol sobre el patógeno (Ceballos *et al.*, 2012; González-Jaramillo *et al.*, 2017).

Finalmente, 4 artículos reportaron bioensayos con plantas en campo. Tres de estos trabajos tuvieron por objetivo el control de la virulencia del patógeno mediante la estrategia de biocontrol y/o probióticos (Cavero *et al.*, 2015; Marcano *et al.*, 2016; Becker *et al.*, 2021) y un trabajo evaluó en campo plantas de banano transformadas genéticamente con resistencia mejorada a la sigatoka (Vishnevetsky *et al.*, 2011).

5.5 Variedades de plátano analizadas

Las distintas variedades de plátano de las que se dispone actualmente constituyen una base diversa y valiosa para el estudio y aplicación de estrategias de control de la Sigatoka. A partir del análisis de los artículos seleccionados (Anexo C), el subgrupo Cavendish (AAA) se posicionó como el más estudiado, encontrando a sus clones o cultivares Cavendish Grand Nain en 19 artículos, Williams en 4 y Dwarf Cavendish, Gros Michel y Valeri en un artículo cada uno. Por su parte, la variedad Calcutta-4 (*Musa acuminata ssp. Burmannica*), *Musa acuminata* (AA) y *Musa balbisiana* (BB), las cuales poseen resistencia natural a *M. fijiensis* (Sánchez *et al.*, 2016, Escobar-Tovar *et al.*, 2015a y Chuc-uc *et al.* 2011) fueron objeto de estudio en 5, 1 y 1 artículo, respectivamente.

En cuanto a la variedad Hartón (macho), conocida en la región de la cuenca del Papaloapan, se encontró en uno de los artículos (Ceballos *et al.* 2012), mientras que una variedad de Brasil llamada Prata Anã (Cavero *et al.*, 2015) también apareció en un artículo. La siguiente gráfica (Figura 13) se realizó tomando en cuenta los artículos que emplearon plantas de plátano en los experimentos y especificaron la variedad de la planta. Aquellos que no brindaron la información necesaria fueron dejados fuera de este análisis.

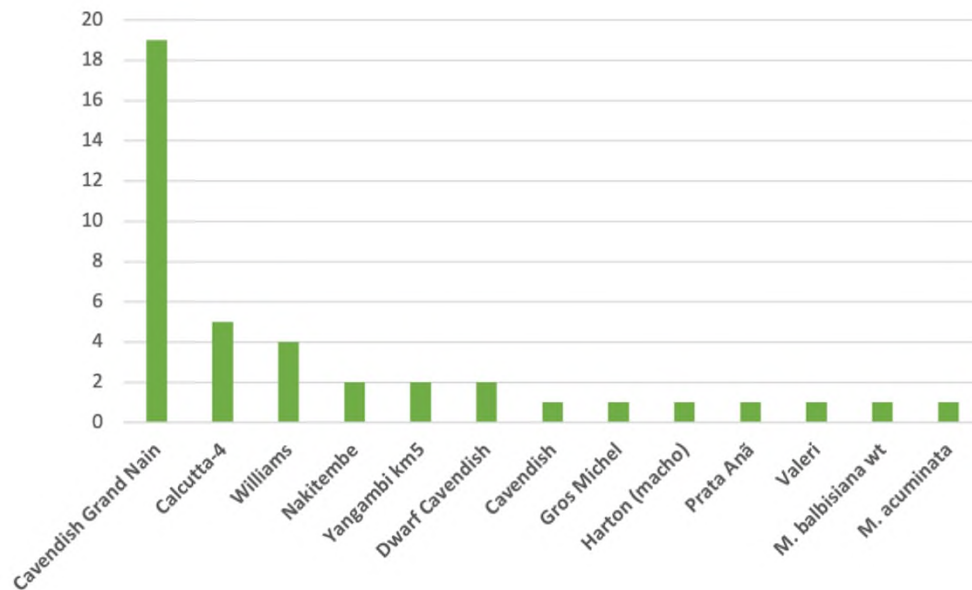


Figura 13. Variedades de plátano analizadas.

5.6 Participación de las regiones y países en el mundo

Para tener un panorama de la distribución de participación de las regiones y países en el desarrollo de investigación para el control de la sigatoka negra, se extrajeron los datos partir del análisis de los artículos seleccionados (Anexo C). Se tomó en cuenta la nacionalidad de las instituciones educativas u empresas nacionales e internacionales que participaron, contando solo una participación por país o institución en cada artículo. Como resultado se identificó a los continentes americano y europeo como los más participativos, seguidos del africano y por último el asiático (Figura 14). Precizando la analogía por país, en el continente americano, Estados Unidos se encuentra como líder con más participaciones en artículos con 15, seguido por México con 11 y por Colombia con 7. En Europa los líderes son Países Bajos con 6, Bélgica con 4 y Suiza con 3. En África, Uganda es el líder con 4, Kenia con 2 y Camerún con 1. Asia está representado solo por Israel, presente en 1 artículo (Figura 15).

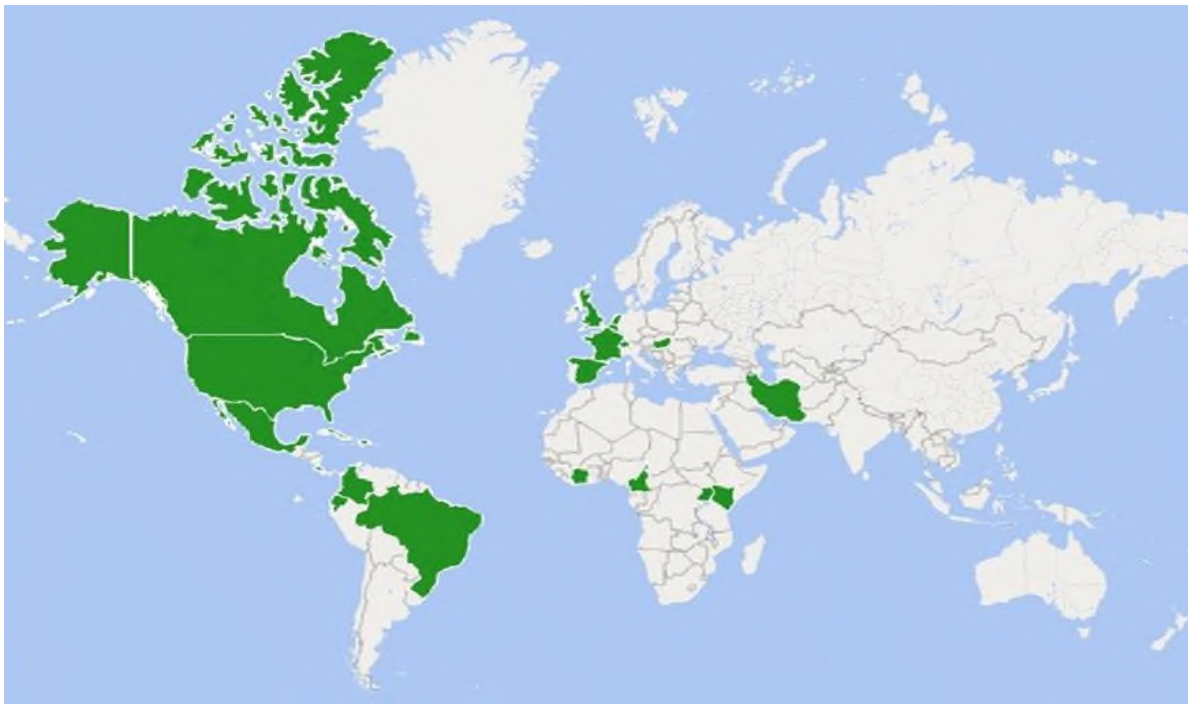


Figura 14. Mapa de distribución de la participación por regiones en la investigación y desarrollo de estrategias biotecnológicas aplicadas al control de la sigatoka negra.

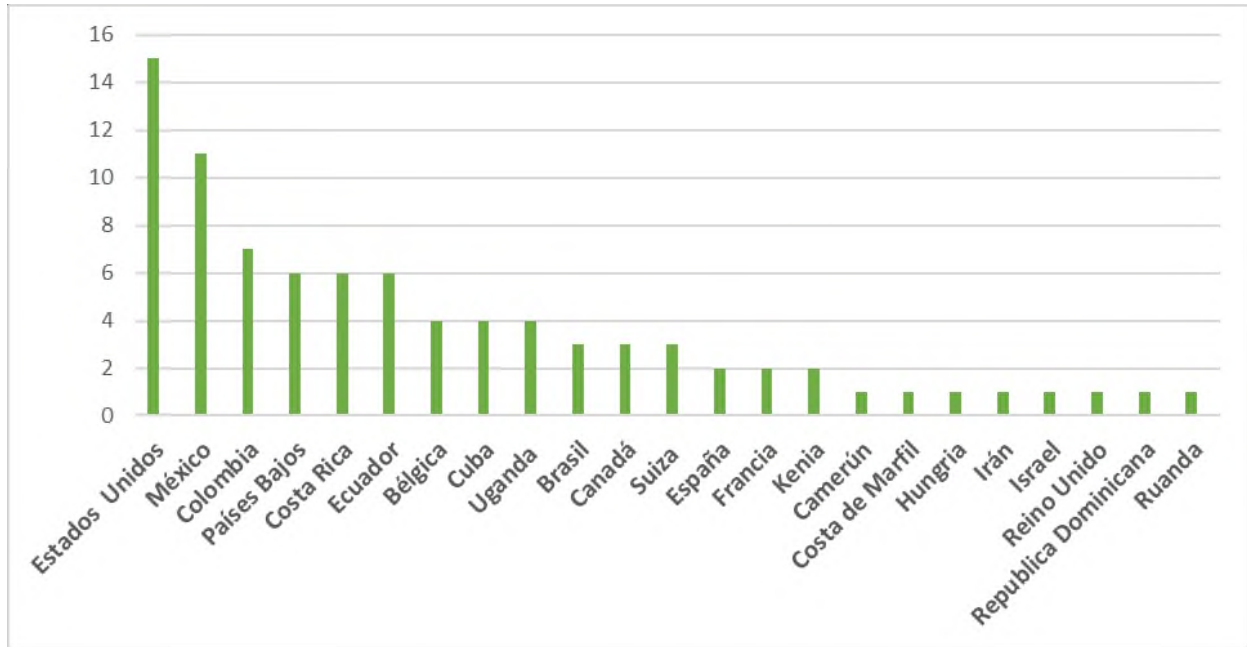


Figura 15. Número de participación por países, en la investigación y desarrollo de estrategias biotecnológicas aplicadas al control de la sigatoka negra.

5.7 Universidades e instituciones

El análisis de la participación de universidades e instituciones en el desarrollo de estrategias biotecnológicas aplicadas al control de la sigatoka negra muestra a la Universidad de California en Estados Unidos en el puesto número 1, con 7 artículos en el tema. En la posición número 2 están la Universidad de Wageningen de Países Bajos, la Universidad Nacional de Colombia y el Centro de Investigación Científica de Yucatán, México, participando en 6 artículos cada una. Un puesto más abajo se tienen tres instituciones con 5 artículos cada una. Éstas son la Corporación Bananera Nacional de Costa Rica, la Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL en Ecuador, y la Universidad Estatal de Carolina del Norte en Estados Unidos. En el cuarto lugar está la Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas en Cuba con 4 artículos. La quinta posición es ocupada por los Laboratorios Nacionales de Investigación Agrícola de Uganda y la UNAM en México con 3 artículos cada una. En la Figura 16 se presentan estos datos considerando las 10 primeras instituciones con más participaciones en los artículos.

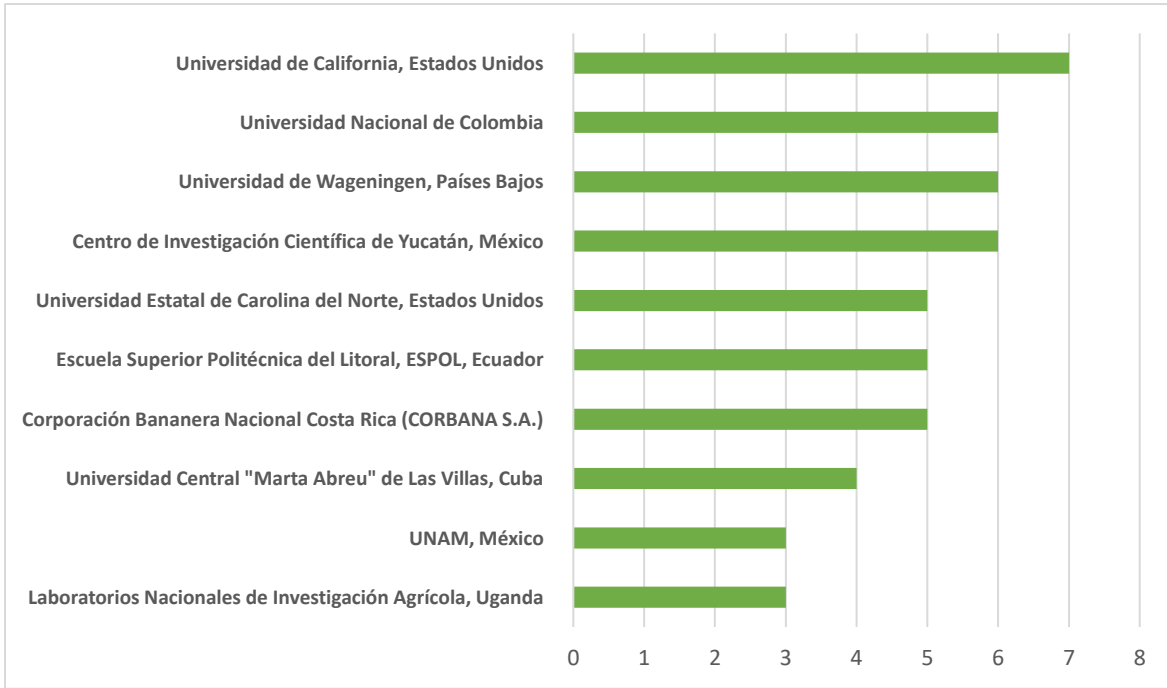


Figura 16. Top 10 de participación de universidades e instituciones en la investigación y el desarrollo de estrategias biotecnológicas aplicadas al control de la sigatoka negra.

6. Discusión

El plátano es uno de los productos más comercializados del mundo cuya producción presenta problemas al ser afectado por hongos que ocasionan enfermedades. El hongo que produce la enfermedad más severa en plátano a nivel mundial es *Mycosphaerella fijiensis* que es el agente causal de la sigatoka negra (Bebber, 2019). El control de esta enfermedad se lleva a cabo con la aplicación de fungicidas químicos que son efectivos en sus distintas etapas, pero que con el uso excesivo han perdido eficacia pues *M. fijiensis* ha desarrollado resistencia. Agravando esta situación, existe una carencia de genotipos de plátano de importancia comercial que posean resistencia a la sigatoka. Estos factores han conducido a la necesidad de buscar en la biotecnología moderna alternativas de rápido desarrollo, amigables al ambiente, sustentables, y que no dependan del uso de fungicidas químicos o de productos vegetales que impliquen la sobreexplotación de sus fuentes naturales.

Tomando en cuenta estos antecedentes, se determinó realizar una revisión sistemática de la literatura científica publicada entre enero del 2011 a diciembre del 2021, para conocer el estado actual de la investigación y/o aplicación de herramientas biotecnológicas modernas para el control de la sigatoka negra, así como para analizar sus objetivos y alcances principales, el tipo de bioensayos que se han realizado en dichos estudios, las variedades de plátano que han sido caracterizadas, las regiones del mundo que son el epicentro de estas investigaciones y los grupos o instituciones que lideran el campo, permitiendo así conocer el estado del arte de este tema y dilucidar nuevas perspectivas.

La revisión sistemática se realizó bajo el esquema de investigación retrospectiva/cualitativa aplicando el método PICO para determinar las preguntas y términos de búsqueda. Se eligieron las bases de datos PubMed, Google Academics y SciELO, y se le aplicó a cada una la siguiente cadena de búsqueda o string "Musa OR banana AND black sigatoka OR *Mycosphaerella fijiensis* OR *Pseudocercospora fijiensis* NOT review OR tesis". Esta búsqueda permitió encontrar un total de

116 artículos. Después de aplicar los criterios de inclusión y exclusión descritos anteriormente, y de anexar manualmente tres artículos, se obtuvo un total de 40 artículos.

Cabe señalar que en esta revisión sistemática se determinó excluir de la búsqueda los artículos referentes al mejoramiento genético tradicional de la planta de plátano, ya que recientemente este tema fue revisado por Soares *et al.* (2021). Además, se excluyeron los artículos que reportaban el uso de productos vegetales para el control de la sigatoka, al considerar que esta aplicación podría llevar a la sobreexplotación de las fuentes naturales para satisfacer la demanda de extracción y obtención de los principios activos.

El string final fue seleccionado tras haber realizado un proceso de búsqueda iterativo. Inicialmente se consideró un número mayor de términos que permitiría restringir los artículos a las categorías siguientes: “transformación genética”, “silenciamiento génico”, “edición génica”, “biocontrol”, “CRISPR-Cas”, “elicitación”, y “marcadores moleculares”. No obstante, esta cadena de búsqueda resultó ser muy astringente y dejaba de lado artículos que se ajustaban a los criterios de inclusión. Por tal razón se empleó el string que permitiera mayor amplitud de selección, y en su lugar, la selección fina se realizó utilizando los términos acompañantes como un filtro adicional aplicable después de la lectura del título y el abstract.

El análisis del texto completo de los 40 artículos incluidos reveló que la mayor parte de los trabajos (21 artículos) han estado enfocados en la investigación de las bases moleculares de la enfermedad mediante el análisis de la expresión genética, principalmente a nivel de RNA, generando conocimiento que permite la comprensión de los elementos cruciales para el establecimiento y desarrollo de la infección. Como resultado de dichos reportes se cuenta con un amplio catálogo de genes con potencial para convertirse en blancos de biotecnologías para el mejoramiento de la resistencia en la planta, así como para la disminución de la virulencia del patógeno. No obstante, el abordaje del estudio de la virulencia de *M. fijiensis* a nivel de proteína es limitado, ya que solo 3 artículos en esta categoría reportan el uso de una aproximación proteómica (Chuc-Uc *et al.*, 2011; Escobar-Tovar *et al.*, 2015; Burgos-Canul *et al.*, 2019).

Los estudios de expresión génica facilitaron la identificación de una serie de genes importantes en el patógeno. Por ejemplo, Noar y Daub (2016a) identificaron 8 grupos de genes de poliketido sintasa PKS que codifican la síntesis de la melanina. Además, en otros trabajos se identificaron otros genes, como la glucanosiltransferasa MfGAS2 (Kantún-Moreno *et al.*, 2012), proteínas efectoras del patógeno, como PfAVR4 (Arango Isaza *et al.*, 2016; Burgos-Canul *et al.*, 2019), MAP cinasa HOG1, Fus3 y Slt2 (Onyilo *et al.*, 2017, 2018), y el gen responsable de la resistencia a los fungicidas comunes, PfcYP51 (Díaz-Trujillo *et al.*, 2018; Chong *et al.* 2019), entre otros. El estudio de genes de poliketido sintasa PKS continuó con el análisis del transcriptoma para la identificación de los genes homólogos Hybrid8-3 y PKS8-4 (Noar *et al.*, 2019b). Posteriormente se obtuvo información de la expresión, específicamente del grupo PKS8-1 (Noar *et al.*, 2019a). El estudio más reciente de este grupo de genes determinó el papel que juegan en la virulencia del patógeno los genes PKS8-2 y PKS10-2 (Thomas *et al.*, 2021).

Los genes identificados en los trabajos analizados funcionan en los diferentes eventos moleculares que se representan en la Figura 17 y que tienen lugar para el establecimiento de la enfermedad, como la capacidad de virulencia del patógeno, los mecanismos de defensa de la planta, la evasión de dichos mecanismos por parte del hongo, y en general, la respuesta molecular durante la interacción planta-patógeno. Estos genes, sus funciones y sus mecanismos tienen un gran potencial como elementos objetivo para el control directo de la virulencia en *M. fijiensis*, ya sea a través de la inducción de silenciamiento génico, la edición génica e incluso, para el diseño de nuevos fungicidas químicos o moleculares que tengan por blanco a dichos genes o a sus productos.

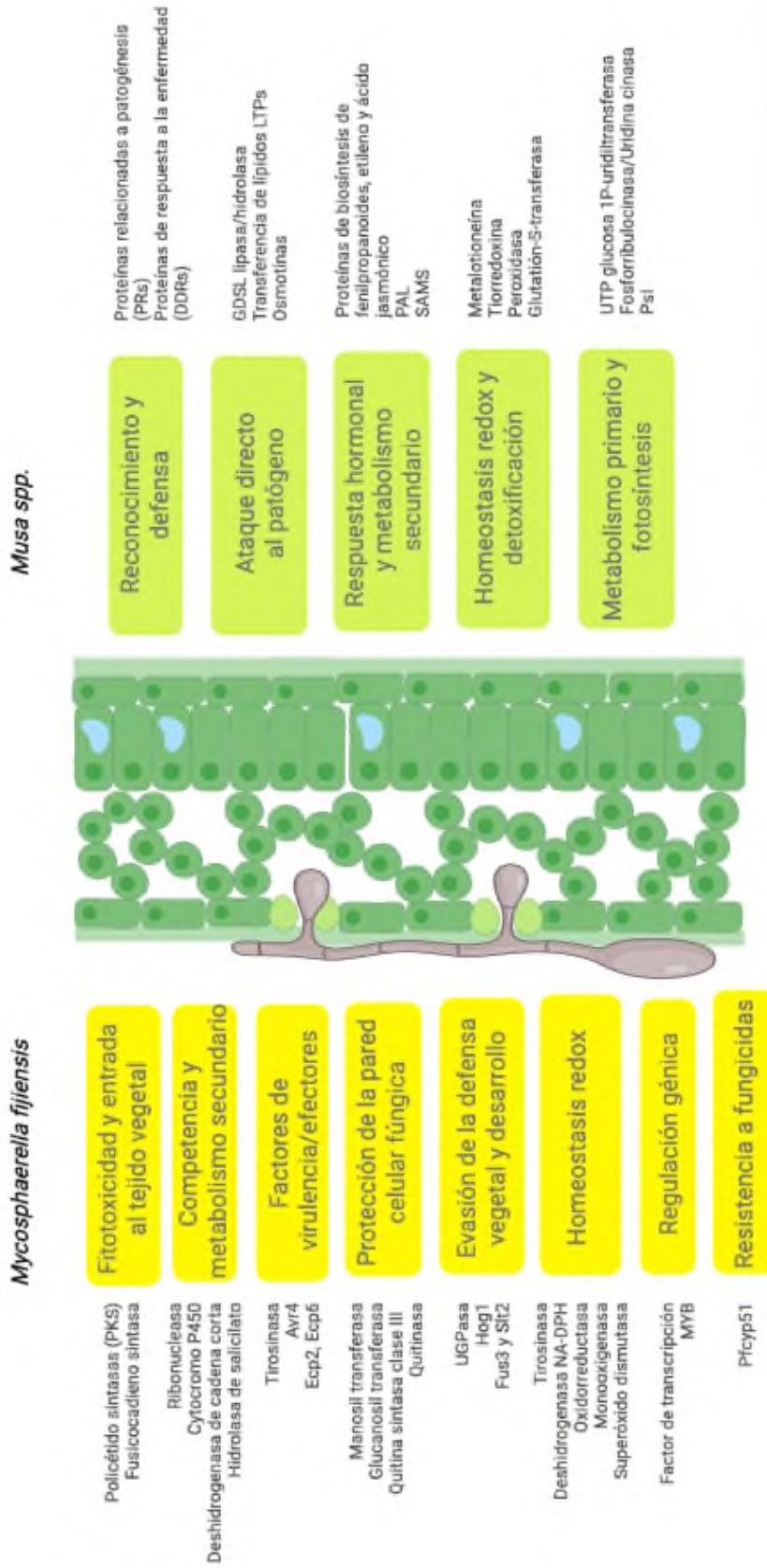


Figura 17 Genes y productos involucrados en los procesos moleculares inducidos por la interacción entre *Musa spp.* y *Mycosphaerella fijiensis*.

A la par de la identificación de los genes implicados en la capacidad infectiva del patógeno se exploraron estrategias de biocontrol. Entre los primeros trabajos en este campo se encuentra el uso de extractos de las bacterias *Bacillus amyloliquefaciens* y *Bacillus subtilis* para el control de la sigatoka (Ceballos *et al.*, 2012). Otras bacterias empleadas son *Enterobacter cloacae* y *Klebsiella pneumoniae* (Macedo-Raygoza *et al.*, 2019), *Serratia marcescens* cepa CFFSUR-B2 (Gutiérrez-Román *et al.*, 2015) y *Streptomyces galilaeus* (Castillo *et al.*, 2016). Más recientemente, otros exploraron el uso de *Bacillus subtilis* (Becker *et al.*, 2021) y filtrados de *Bacillus Pumilus* (Cruz-Martin *et al.*, 2018 & González-Jaramillo *et al.*, 2017). Por su parte, también se describe el uso de hongos en el biocontrol. Por ejemplo, el hongo *Trichoderma atroviride* (Cavero *et al.*, 2015) y *T. harzianum* (Castro *et al.*, 2015). Arias-Londoño *et al.* (2019) determinaron la capacidad antifúngica del hongo *Ganoderma lucidum*, y Gbongue *et al.* (2019) probaron al hongo micorrízico *Rhizophagus irregularis*.

Aunque a partir del análisis de los documentos revisados queda claramente establecido que el biocontrol puede ser una alternativa viable para el control de la sigatoka negra por ser amigable al ambiente, no se han logrado aún obtener niveles de efectividad que sean comparables con los de los fungicidas químicos, además de que en este tipo de estrategia se debe considerar que el ambiente interactúa con el sistema planta hongo en una forma determinante, pues puede, o no, favorecer el desarrollo del agente de control, y con esto tener niveles de efectividad variables. Por otra parte, el análisis evidencia que se requiere realizar investigación para determinar con exactitud el mecanismo que se establece entre el agente de biocontrol y el hongo, para poder así determinar los posibles efectos no deseados que pudieran incidir sobre la planta o hacia otros organismos no blanco por efecto del agente de biocontrol.

Los avances en la identificación de genes involucrados en el desarrollo de la enfermedad estuvieron acompañado por estudios dirigidos a comprender las bases de la resistencia a la

sigatoka en la planta y a desarrollar plantas resistentes. La herramienta de transformación genética resultó útil para este fin, específicamente con la transferencia de genes codificantes de quitinasas hacia la planta, dada la efectividad de estas enzimas para lisar estructuras del micelio fúngico. Vishnevetsky *et al.* (2011), transformaron callos *in vitro* por el método de bombardeo con gen de endoquitinasa ThEn-42 de *Trichoderma*, junto con el gen de estibileno sintasa de uva (StSy) y obtuvieron plantas transgénicas resistentes a sigatoka. Posteriormente, Kovács *et al.* (2013) transformaron callos embriogénicos *in vitro* con dos genes de quitinasa de arroz rcc2 y rcc3 para obtener plantas resistentes. No obstante, la importancia de la transformación genética como herramienta para el desarrollo acelerado de plantas mejoradas, éstos constituyen los dos únicos reportes de transformación genética de la planta; a partir del año 2013 no se encontraron reportes similares. Probablemente esto obedece al hecho de que la biotecnología dirigida al desarrollo de transgénicos ha estado sometida a una fuerte regulación en la última década, por lo que no existen incentivos para su investigación y aplicación en el mediano plazo, aunque la transformación genética se ha seguido empleado como una herramienta básica para profundizar en el estudio funcional de genes importantes para la resistencia de la planta o para la virulencia del patógeno.

En los documentos revisados se identificaron, además del biocontrol, otras estrategias que no implican la transformación genética del hongo o de la planta. Por ejemplo, se ubicó un trabajo pionero del uso del silenciamiento génico para el control de *Mycosphaerella fijiensis*. En dicho trabajo, Mumbanza *et al.*, (2013) aplicaron RNAs de doble cadena a las esporas de *M. fijiensis*, reduciendo su capacidad germinativa. Con esto demostró en primera instancia la capacidad de *M. fijiensis* para recibir RNAs de doble cadena ambientales e inducir el silenciamiento de genes endógenos. Dado que la fuente de los RNAs es exógena, se elimina la necesidad de realizar transformación genética, además de que se eliminaría la necesidad de aplicar fungicidas químicos. Estas características permitirían en el futuro la investigación e implementación de una estrategia biotecnológica de nueva generación y amigable al ambiente llamada Silenciamiento Génico Inducido por Spray (SIGS, por sus iniciales en inglés), la cual no se ha explorado aún para el control de la sigatoka negra.

El cúmulo de conocimiento generado por los trabajos de investigación en la última década ha estado motivado mayoritariamente por el objetivo de dilucidar las bases de la virulencia del patógeno. Con 18 artículos de un total de 40, este objetivo ha empleado herramientas como la hibridación sustractiva, los microarreglos, secuenciación del transcriptoma, proteómica, microarreglos, hibridación sustractiva, transformación genética, silenciamiento génico y herramientas bioinformáticas. En segundo lugar, con 15 artículos de 40, se ha tenido por objetivo el combate de la virulencia del patógeno, principalmente a través de estrategias de biocontrol.

Resulta interesante que, en contraste con el número de artículos que tienen por objetivo conocer las bases de la virulencia en el patógeno y el combate de la virulencia, solo un porcentaje pequeño (10%, 4 artículos de 40) haya estado dedicado a investigar las bases de la resistencia/respuesta al hongo en la planta. En orden cronológico, los dos primeros artículos emplearon la transformación genética de la planta para incrementar su resistencia a la infección (Vishnevetsky *et al.*, 2011; Kovács *et al.*, 2013). En los dos artículos restantes, dos grupos de investigación independientes emplearon microarreglos (Rodríguez *et al.*, 2016) o hibridación sustractiva (Sánchez Timm *et al.*, 2016) para analizar la expresión diferencial de genes en plantas de la variedad resistente Calcutta y en la variedad sensible Williams, con la finalidad de identificar elementos que pudieran estar implicados en la resistencia de la planta ante el ataque del hongo. Estos trabajos proporcionaron información valiosa, pero desde su publicación en 2016 no se han publicado reportes que le hayan dado seguimiento en el sentido de emplear los genes identificados para proveer resistencia a la sigatoka negra en la planta. Adicionalmente, se observa que a diferencia de los trabajos que han tenido por objetivo el estudio de las bases de la virulencia del patógeno, en los que se han empleado herramientas de secuenciación masiva (Noar y Daub, 2016b; Amarillas *et al.*, 2020; Chí-Manzanero *et al.*, 2021), en el periodo de tiempo analizado no se encontraron artículos en los que se haya explorado el uso de la secuenciación de RNA de alto alcance en la investigación de las bases de la resistencia en la planta.

La mayor parte de los trabajos revisados reportan ensayos realizados en ambientes cerrados, principalmente en invernaderos, cámaras de crecimiento e incubadoras (*in vitro*), y solo 4 trabajos

se han realizado en condiciones de campo; uno de éstos permitió observar el aumento de la resistencia a la sigatoka en plantas de plátano transgénicas (Vishnevetsky *et al.*, 2011) y tres incrementaron la protección de la planta mediante el uso de agentes de biocontrol y/o probióticos (Cavero *et al.*, 2015; Marcano *et al.*, 2016; Becker *et al.*, 2021). Las pruebas en campo son importantes porque representan un acercamiento a las condiciones que experimentan los cultivos en el ambiente real e incluyen las relaciones existentes entre la planta, el patógeno, la influencia de factores ambientales como la calidad del suelo, la temperatura, la hidratación, otros factores bióticos, y la forma en que esto interactúa con la intervención biotecnológica. Por tales razones, se requiere transitar de manera más rápida desde las pruebas en ambientes controlados hacia las pruebas en campo, principalmente en las investigaciones que se perfilan hacia la aplicación en el futuro cercano.

Independientemente del tipo de ensayos que se han empleado, se determinó a partir de esta revisión que la variedad Cavendish Grand Nain, fue la más utilizada para los estudios, coincidiendo con los datos de la OEC (OEC, 2019), ya que es la variedad más cultivada, exportada y de valor comercial. La revisión también reveló que hay variedades como Calcutta-4, *M. balbisiana wt*, y Yangambi km5, que tienen una resistencia natural al patógeno, marcando un camino muy prometedor para su exploración a nivel genético.

El hecho de que en América Latina se encuentren los mayores exportadores de plátano (OEC, 2019) se vió reflejado en la ubicación del desarrollo de ciencia direccionada a las herramientas biotecnológicas aplicadas para el control de la sigatoka negra, que también se centran en este mismo continente. De acuerdo al análisis, Estados Unidos, México, Colombia y Costa Rica, encabezan la lista como generadores de conocimiento en el tema, ocupando los 5 primeros lugares. En específico, la investigación se centra principalmente en la Universidad de California en Estados Unidos, participando en 7 trabajos, seguida cercanamente por la Universidad Nacional de Colombia, la Universidad de Wageningen en Holanda, y el Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán en México, todas con 6 trabajos.

La información obtenida a partir de esta revisión muestra el estado actual de la investigación y revela las tendencias y los huecos de conocimiento que aún falta explorar; por ejemplo, la cantidad de conocimiento que se ha generado al respecto de la interacción molecular que se establece entre la planta y el patógeno no se ha concretado en aplicaciones para el incremento de la tolerancia en la planta o para el diseño racional de nuevos agentes fungicidas de origen químico, biológico o molecular. También es notorio que la mayor parte de la investigación moderna se ha enfocado en profundizar en la biología del patógeno, lo que contrasta con la escasez de trabajos dirigidos a conocer las bases de la resistencia en la planta. Todos estos aspectos representan áreas de oportunidad para el abordaje del tema de la sigatoka negra, y permiten elucidar las estrategias que podrían ser decisivas para alcanzar el control total de la enfermedad en el futuro, por ejemplo, el uso de nuevas herramientas biotecnológicas de reciente generación que son amigables al ambiente, como la edición génica dirigida al mejoramiento de la planta, o el silenciamiento génico inducido por spray (SIGS) para el control directo y específico de la sigatoka negra.

7. Conclusiones

- La herramienta biotecnológica moderna que más se ha empleado para el estudio de la sigatoka negra, es la expresión genética, misma que ha sido útil para la identificación de genes responsables de la virulencia y resistencia a fungicidas en el hongo causante de la sigatoka negra o de la resistencia de la planta en contra del patógeno.
- Se cuenta con un amplio catálogo de genes con potencial para convertirse en blancos de biotecnologías, como el silenciamiento génico inducido por spray (SIGS) para la disminución de la virulencia del patógeno o para la edición génica dirigida al mejoramiento de la resistencia en la planta.
- La base de la resistencia a los fungicidas comunes ha sido caracterizada a nivel genético a detalle, logrando identificar los genes implicados y las variaciones responsables de la resistencia, lo cual es importante para mejorar la selección y desarrollo de agentes fungicidas a futuro, considerando las estrategias de resistencia observadas en el patógeno.
- El biocontrol como estrategia y objetivo de investigación ocupa un lugar importante en los trabajos revisados, y se visualiza como una de las aplicaciones que podría explorarse con mayor intensidad a futuro en aplicaciones directas en campo. Sin embargo, requiere que se realicen estudios más detallados para mejorar su eficiencia en el control de la sigatoka negra.
- A comparación de los trabajos que se centran en el estudio del patógeno, existe una escasez de reportes centrados en la resistencia natural de la planta, la identificación de genes involucrados en la resistencia mediante el empleo de herramientas de análisis masivo modernas, como el análisis del transcriptoma, y la exploración del mejoramiento mediante la transformación genética de la planta, o en las variantes naturalmente resistentes a la sigatoka negra.

- La variedad de plátano más estudiada es la Cavendish Grand Nain, que es la que tiene mayor importancia a nivel comercial.
- La mayor parte de los reportes se ha realizado en ambientes controlados o sistemas cerrados, como incubadoras, cámaras de crecimiento e invernaderos. Pocos trabajos muestran pruebas en campo, por lo que se requiere proporcionar mayor evidencia de la efectividad de las estrategias de control en condiciones reales.
- La mayor parte de la investigación de la sigatoka negra se centra en el continente Americano, con la contribución principal de Estados Unidos (Universidad de California), Colombia (Universidad Nacional de Colombia) y México (Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán). Al mismo nivel de Colombia y México, y colaborando con Ecuador, Estados Unidos y Colombia, se encuentra Holanda (Universidad de Wageningen).
- El hongo patógeno de la sigatoka negra es una amenaza constante contra los cultivos comerciales del plátano, por lo que se requiere explorar el potencial de herramientas biotecnológicas modernas, partiendo de nuevas líneas de investigación o continuando con la valiosa información reportada, ya que en algunos años el problema que genera este patógeno podría ir en incremento debido a los factores como el cambio climático y la resistencia a fungicidas, principalmente.

8. Referencias

1. Amarillas, L., Estrada-Acosta, M., León-Chan, R. G., López-Orona, C., & Lightbourn, L. (2020). First Draft Genome Sequence Resource of a Strain of *Pseudocercospora fijiensis* Isolated in North America. *Phytopathology*, 110(10), 1620–1622. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-20-0121-A>
2. Arango Isaza, R. E., Diaz-Trujillo, C., Dhillon, B., Aerts, A., Carlier, J., Crane, C. F., V de Jong, T., de Vries, I., Dietrich, R., Farmer, A. D., Fortes Fereira, C., Garcia, S., Guzman, M., Hamelin, R. C., Lindquist, E. A., Mehrabi, R., Quiros, O., Schmutz, J., Shapiro, H., Reynolds, E., ... Kema, G. H. (2016). Combating a Global Threat to a Clonal Crop: Banana Black Sigatoka Pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Synonym *Mycosphaerella fijiensis*) Genomes Reveal Clues for Disease Control. *PLoS genetics*, 12(8), e1005876. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005876>
3. Arias-Londoño, M. A., Zapata-Ocampo, P. A., Mosquera-Arevalo, A. R., Sanchez-Torres, J. D., & Atehortua-Garcés, L. (2019). Antifungal protein determination for submerged cultures of the medicinal mushroom *Ganoderma lucidum* (Ganodermataceae) with activity over the phytopathogen fungus *Mycosphaerella fijiensis* (Mycosphaerellaceae). *Actualidades Biológicas*, 41(111), 53-64.
4. Bebbber, D. P. (2019). Climate change effects on Black Sigatoka disease of banana. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1775), 20180269. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0269>
5. Becker, P., Esker, P., & Umaña, G. (2021). Incorporation of microorganisms to reduce chemical fungicide usage in black Sigatoka control programs in Costa Rica by use of biological fungicides. *Crop Protection*, 146, 105657.
6. Burgos-Canul, Y. Y., Canto-Canché, B., Berezovski, M. V., Mironov, G., Loyola-Vargas, V. M., Barba de Rosa, A. P., Tzec-Simá, M., Brito-Argáez, L., Carrillo-Pech, M., Grijalva-Arango, R., Muñoz-Pérez, G., & Islas-Flores, I. (2019). The cell wall proteome from two strains of *Pseudocercospora fijiensis* with differences in virulence. *World journal of microbiology & biotechnology*, 35(7), 105. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2681-2>
7. Castillo, B. M., Dunn, M. F., Navarro, K. G., Meléndez, F. H., Ortiz, M. H., Guevara, S. E., & Palacios, G. H. (2016). Antifungal performance of extracellular chitinases and culture supernatants of *Streptomyces galilaeus* CFFSUR-B12 against *Mycosphaerella fijiensis* Morelet. *World journal of microbiology & biotechnology*, 32(3), 44. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1993-0>
8. Castro, R., Pesántez, M., Flores, V., Díaz, C., Castro, L., & Alvarado-Capó, Y. (2015). Efecto de cepa ecuatoriana de *Trichoderma harzianum* Rifai como antagonista de *Mycosphaerella fijiensis* Morelet en condiciones de casa de cultivo. *Revista de Protección Vegetal*, 30(2), 133-138.
9. Cavero, P. A. S., Hanada, R. E., Gasparotto, L., Coelho Neto, R. A., & Souza, J. T. D. (2015). Biological control of banana black Sigatoka disease with *Trichoderma*. *Ciência Rural*, 45, 951-957.

10. Ceballos, I., Mosquera, S., Angulo, M., Mira, J. J., Argel, L. E., Uribe-Velez, D., Romero-Tabarez, M., Orduz-Peralta, S., & Villegas, V. (2012). Cultivable bacteria populations associated with leaves of banana and plantain plants and their antagonistic activity against *Mycosphaerella fijiensis*. *Microbial ecology*, 64(3), 641–653. <https://doi.org/10.1007/s00248-012-0052-8>
11. Chávez-Navarrete, T. P., Sánchez-Timm, E., & Santos-Ordóñez, E. (2019). Dataset of suppression subtractive hybridization libraries of banana-biostimulant-*Pseudocercospora fijiensis* molecular interaction. *Data in brief*, 27, 104557. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104557>
12. Chong, P., Essoh, J. N., Arango Isaza, R. E., Keizer, P., Stergiopoulos, I., Seidl, M. F., Guzman, M., Sandoval, J., Verweij, P. E., Scalliet, G., Sierotzki, H., Lapeyre de Bellaire, L., Crous, P. W.; Carlier, J., Cros, S.; Meijer, H. J. G., Peralta, E. L., Kema, G. H. J. (2021) A World-wide Analysis of Reduced Sensitivity to DMI Fungicides in the Banana Pathogen *Pseudocercospora Fijiensis*. *Pest Manag Sci*, 77 (7), 3273–3288. <https://doi.org/10.1002/ps.6372>.
13. Chong, P., Essoh, J. N., Arango Isaza, R. E., Keizer, P., Stergiopoulos, I., Seidl, M. F., Guzman, M., Sandoval, J., Verweij, P. E., Scalliet, G., Sierotzki, H., de Lapeyre de Bellaire, L., Crous, P. W., Carlier, J., Cros, S., Meijer, H., Peralta, E. L., & Kema, G. (2021). A world-wide analysis of reduced sensitivity to DMI fungicides in the banana pathogen *Pseudocercospora fijiensis*. *Pest management science*, 77(7), 3273–3288. <https://doi.org/10.1002/ps.6372>
14. Chong, P., Vichou, A. E., Schouten, H. J., Meijer, H., Arango Isaza, R. E., & Kema, G. (2019). Pfcyp51 exclusively determines reduced sensitivity to 14 α -demethylase inhibitor fungicides in the banana black Sigatoka pathogen *Pseudocercospora fijiensis*. *PloS one*, 14(10), e0223858. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223858>
15. Chuc-Uc, J., Brito-Argáez, L., Canto-Canché, B., Tzec-Simá, M., Rodríguez-García, C., Peraza-Echeverría, L., Peraza-Echeverría, S., James-Kay, A., Cruz-Cruz, C. A., Peña-Rodríguez, L. M., & Islas-Flores, I. (2011). The in vitro secretome of *Mycosphaerella fijiensis* induces cell death in banana leaves. *Plant physiology and biochemistry : PPB*, 49(6), 572–578. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.02.006>
16. Churchill, A. C. L. (2011). *Mycosphaerella fijiensis*, the black leaf streak pathogen of banana: Progress towards understanding pathogen biology and detection, disease development, and the challenges of control: *M. fijiensis*, BLS pathogen of banana. *Molecular Plant Pathology*, 12(4), 307-328. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2010.00672.x>
17. Cruz-Martín, M., Acosta-Suárez, M., Mena, E., Roque, B., Pichardo, T., & Alvarado-Capó, Y. (2018). Effect of *Bacillus pumilus* CCIBP-C5 on *Musa-Pseudocercospora fijiensis* interaction. *3 Biotech*, 8(2), 122. <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1152-z>
18. D’Hont, A., Denoeud, F., Aury, J.-M., Baurens, F.-C., Carreel, F., Garsmeur, O., Noel, B., Bocs, S., Droc, G., Rouard, M., Da Silva, C., Jabbari, K., Cardì, C., Poulain, J., Souquet, M., Labadie, K., Jourda, C., Lengellé, J.,

- Rodier-Goud, M., ... Wincker, P. (2012). The banana (*Musa acuminata*) genome and the evolution of monocotyledonous plants. *Nature*, 488(7410), 213-217. <https://doi.org/10.1038/nature11241>
19. Dhillon, B., Feau, N., Aerts, A. L., Beauseigle, S., Bernier, L., Copeland, A., Foster, A., Gill, N., Henrissat, B., Herath, P., LaButti, K. M., Levasseur, A., Lindquist, E. A., Majoer, E., Ohm, R. A., Pangilinan, J. L., Pribowo, A., Saddler, J. N., Sakalidis, M. L., de Vries, R. P., ... Hamelin, R. C. (2015). Horizontal gene transfer and gene dosage drives adaptation to wood colonization in a tree pathogen. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(11), 3451–3456. <https://doi.org/10.1073/pnas.1424293112>
 20. Diaz-Trujillo, C., Chong, P., Stergiopoulos, I., Cordovez, V., Guzman, M., De Wit, P., Meijer, H., Scalliet, G., Sierotzki, H., Lilia Peralta, E., Arango Isaza, R. E., & Kema, G. (2018). A new mechanism for reduced sensitivity to demethylation-inhibitor fungicides in the fungal banana black Sigatoka pathogen *Pseudocercospora fijiensis*. *Molecular plant pathology*, 19(6), 1491–1503. <https://doi.org/10.1111/mpp.12637>
 21. Escobar-Tovar, L., Guzmán-Quesada, M., Sandoval-Fernández, J. A., & Gómez-Lim, M. A. (2015a). Comparative analysis of the in vitro and in planta secretomes from *Mycosphaerella fijiensis* isolates. *Fungal biology*, 119(6), 447–470. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2015.01.002>
 22. Escobar-Tovar, L., Magaña-Ortíz, D., Fernández, F., Guzmán-Quesada, M., Sandoval-Fernández, J. A., Ortíz-Vázquez, E., Loske, A. M., & Gómez-Lim, M. A. (2015b). Efficient transformation of *Mycosphaerella fijiensis* by underwater shock waves. *Journal of microbiological methods*, 119, 98–105. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2015.10.006>
 23. FAO (2019). <http://www.fao.org/economic/est/est-commodities/banano/es/>
 24. FAO (2020). *Banana Statistical Compendium 2019*. Rome.
 25. Hahn, M., & Leroch, M. (2015). Multidrug Efflux Transporters. En H. Ishii & D. W. Hollomon (Eds.), *Fungicide Resistance in Plant Pathogens* (pp. 233-248). Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55642-8_15
 26. Gbongue, L. R., Lalaymia, I., Zeze, A., Delvaux, B., & Declerck, S. (2019). Increased Silicon Acquisition in Bananas Colonized by *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 Reduces the Incidence of *Pseudocercospora fijiensis*. *Frontiers in plant science*, 9, 1977. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01977>
 27. González-Jaramillo, L. M., Aranda, F. J., Teruel, J. A., Villegas-Escobar, V., & Ortiz, A. (2017). Antimycotic activity of fengycin C biosurfactant and its interaction with phosphatidylcholine model membranes. *Colloids and surfaces. B, Biointerfaces*, 156, 114–122. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2017.05.021>
 28. Gutiérrez-Román, M. I., Holguín-Meléndez, F., Dunn, M. F., Guillén-Navarro, K., & Huerta-Palacios, G. (2015). Antifungal activity of *Serratia marcescens* CFFSUR-B2 purified chitinolytic enzymes and prodigiosin against *Mycosphaerella fijiensis*, causal agent of black Sigatoka in banana (*Musa* spp.). *BioControl*, 60(4), 565-572.
 29. Guzmán, M. (2012). *Control biológico y cultural de la sigatoka-negra*. <https://doi.org/10.13140/2.1.2927.7442>

30. Haddaway, N. R., McGuinness, L. A., & Pritchard, C. C. (2021). *PRISMA2020: R package and ShinyApp for producing PRISMA 2020 compliant flow diagrams* (0.0.2) [Computer software]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.4287834>
31. Hidalgo, M., Tapia, A., Rodríguez, W., & Serrano, E. (2006). Efecto de la Sigatoka negra (*Mycosphaerella fijiensis*) sobre la fotosíntesis y transpiración foliar del banano (*Musa* sp. AAA, cv. Valery). *Agronomía Costarricense*, 30(1), 35-41.
32. Kalyandurg, P. B., Sundararajan, P., Dubey, M., Ghadamgahi, F., Zahid, M. A., Whisson, S. C., & Vetukuri, R. R. (2021). Spray-Induced Gene Silencing as a Potential Tool to Control Potato Late Blight Disease. *Phytopathology*, 111(12), 2168-2175. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-21-0054-SC>
33. Kantún-Moreno, N., Vázquez-Euán, R., Tzec-Simá, M., Peraza-Echeverría, L., Grijalva-Arango, R., Rodríguez-García, C., James, A. C., Ramírez-Prado, J., Islas-Flores, I., & Canto-Canché, B. (2013). Genome-wide in silico identification of GPI proteins in *Mycosphaerella fijiensis* and transcriptional analysis of two GPI-anchored β -1,3-glucanosyltransferases. *Mycologia*, 105(2), 285–296. <https://doi.org/10.3852/12-103>
34. Kovács, G., Sági, L., Jacon, G., Arinaitwe, G., Busogoro, J. P., Thiry, E., Strosse, H., Swennen, R., & Remy, S. (2013). Expression of a rice chitinase gene in transgenic banana ('Gros Michel', AAA genome group) confers resistance to black leaf streak disease. *Transgenic research*, 22(1), 117–130. <https://doi.org/10.1007/s11248-012-9631-1>
35. Liberati, A., Altman, D. G., Tetzlaff, J., Mulrow, C., Gotzsche, P. C., Ioannidis, J. P. A., Clarke, M., Devereaux, P. J., Kleijnen, J., & Moher, D. (2009). The PRISMA statement for reporting systematic reviews and meta-analyses of studies that evaluate healthcare interventions: Explanation and elaboration. *BMJ*, 339(jul21 1), b2700-b2700. <https://doi.org/10.1136/bmj.b2700>
36. Long, L. (2014). Routine piloting in systematic reviews—A modified approach? *Systematic Reviews*, 3(1), 77. <https://doi.org/10.1186/2046-4053-3-77>
37. Luna-Moreno, D., Sánchez-Álvarez, A., Islas-Flores, I., Canto-Canche, B., Carrillo-Pech, M., Villarreal-Chiu, J. F., & Rodríguez-Delgado, M. (2019). Early Detection of the Fungal Banana Black Sigatoka Pathogen *Pseudocercospora fijiensis* by an SPR Immunosensor Method. *Sensors (Basel, Switzerland)*, 19(3), 465. <https://doi.org/10.3390/s19030465>
38. Macedo-Raygoza, G. M., Valdez-Salas, B., Prado, F. M., Prieto, K. R., Yamaguchi, L. F., Kato, M. J., Canto-Canché, B. B., Carrillo-Beltrán, M., Di Mascio, P., White, J. F., & Beltrán-García, M. J. (2019). Enterobacter cloacae, an Endophyte That Establishes a Nutrient-Transfer Symbiosis With Banana Plants and Protects Against the Black Sigatoka Pathogen. *Frontiers in microbiology*, 10, 804. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00804>
39. Manning, V. A., Pandelova, I., Dhillon, B., Wilhelm, L. J., Goodwin, S. B., Berlin, A. M., Figueroa, M., Freitag, M., Hane, J. K., Henrissat, B., Holman, W. H., Kodira, C. D., Martin, J., Oliver, R. P., Robbertse, B., Schackwitz, W., Schwartz, D. C., Spatafora, J. W., Turgeon, B. G., Yandava, C., ... Ciuffetti, L. M. (2013). Comparative

- genomics of a plant-pathogenic fungus, *Pyrenophora tritici-repentis*, reveals transduplication and the impact of repeat elements on pathogenicity and population divergence. *G3* (Bethesda, Md.), 3(1), 41–63. <https://doi.org/10.1534/g3.112.004044>
40. Manzanero, B. C., Anguiano, K. G. C., Todd, J. N. A., Tah, R. G., Arango, R. G., Simá, M. A. T., & Canché, B. C. (2021). Analysis of *Pseudocercospora fijiensis* genes upregulated during early interaction with *Musa acuminata* (var. Dwarf Cavendish). <https://doi.org/10.21931/RB/2021.06.01.15>
 41. Manzo-Sánchez, G., Orozco-Santos, M., Martínez-Bolaños, L., Garrido-Ramírez, E., & Canto-Canche, B. (2014). Enfermedades de importancia cuarentenaria y económica del cultivo de banano (*Musa* sp.) en México. *Revista mexicana de fitopatología*, 32(2), 89-107.
 42. Marcano, I. E., Díaz-Alcántara, C. A., Urbano, B., & González-Andrés, F. (2016). Assessment of bacterial populations associated with banana tree roots and development of successful plant probiotics for banana crop. *Soil Biology and Biochemistry*, 99, 1-20.
 43. Marín, D. H., Romero, R. A., Guzmán, M., & Sutton, T. B. (2003). Black Sigatoka: An Increasing Threat to Banana Cultivation. *Plant Disease*, 87(3), 208-222. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2003.87.3.208>
 44. Mena-Espino, X., & Couoh-Uicab, Y. (2015). Efectos de los plaguicidas utilizados para el control de la Sigatoka negra en plantaciones bananeras en México, así como su efecto en el ambiente y la salud pública. *Tecnociencia Chihuahua*, 9(2), 91-98.
 45. Methley, A. M., Campbell, S., Chew-Graham, C., McNally, R., & Cheraghi-Sohi, S. (2014). PICO, PICOS and SPIDER: A comparison study of specificity and sensitivity in three search tools for qualitative systematic reviews. *BMC Health Services Research*, 14(1), 579. <https://doi.org/10.1186/s12913-014-0579-0>
 46. Mumbanza, F. M., Kiggundu, A., Tusiime, G., Tushemereirwe, W. K., Niblett, C., & Bailey, A. (2013). In vitro antifungal activity of synthetic dsRNA molecules against two pathogens of banana, *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* and *Mycosphaerella fijiensis*. *Pest management science*, 69(10), 1155–1162. <https://doi.org/10.1002/ps.3480>
 47. Noar, R. D., & Daub, M. E. (2016a). Bioinformatics Prediction of Polyketide Synthase Gene Clusters from *Mycosphaerella fijiensis*. *PloS one*, 11(7), e0158471. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158471>
 48. Noar, R. D., & Daub, M. E. (2016b). Transcriptome sequencing of *Mycosphaerella fijiensis* during association with *Musa acuminata* reveals candidate pathogenicity genes. *BMC genomics*, 17(1), 690. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3031-5>
 49. Noar, R. D., Thomas, E., & Daub, M. E. (2019a). A novel polyketide synthase gene cluster in the plant pathogenic fungus *Pseudocercospora fijiensis*. *PloS one*, 14(2), e0212229. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212229>
 50. Noar, R. D., Thomas, E., Xie, D. Y., Carter, M. E., Ma, D., & Daub, M. E. (2019b). A polyketide synthase gene cluster associated with the sexual reproductive cycle of the banana pathogen, *Pseudocercospora fijiensis*. *PloS one*, 14(7), e0220319. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220319>

51. OEC. 2019. <https://oec.world/en/profile/hs92/bananas-including-plantains-fresh-or-dried>
52. Ohm, R. A., Feau, N., Henrissat, B., Schoch, C. L., Horwitz, B. A., Barry, K. W., Condon, B. J., Copeland, A. C., Dhillon, B., Glaser, F., Hesse, C. N., Kosti, I., LaButti, K., Lindquist, E. A., Lucas, S., Salamov, A. A., Bradshaw, R. E., Ciuffetti, L., Hamelin, R. C., Kema, G. H., ... Grigoriev, I. V. (2012). Diverse lifestyles and strategies of plant pathogenesis encoded in the genomes of eighteen Dothideomycetes fungi. *PLoS pathogens*, 8(12), e1003037. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003037>
53. Onyilo, F., Tusiime, G., Chen, L. H., Falk, B., Stergiopoulos, I., Tripathi, J. N., Tushemereirwe, W., Kubiriba, J., Changa, C., & Tripathi, L. (2017). Agrobacterium tumefaciens-Mediated Transformation of Pseudocercospora fijiensis to Determine the Role of PfHog1 in Osmotic Stress Regulation and Virulence Modulation. *Frontiers in microbiology*, 8, 830. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00830>
54. Onyilo, F., Tusiime, G., Tripathi, J. N., Chen, L. H., Falk, B., Stergiopoulos, I., Tushemereirwe, W., Kubiriba, J., & Tripathi, L. (2018). Silencing of the Mitogen-Activated Protein Kinases (MAPK) Fus3 and SlT2 in Pseudocercospora fijiensis Reduces Growth and Virulence on Host Plants. *Frontiers in plant science*, 9, 291. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00291>
55. Orozco-Santos, M., García-Mariscal, K., Manzo-Sánchez, G., Guzmán-González, S., Martínez-Bolaños, L., Beltrán-García, M., Garrido-Ramírez, E., Torres-Amezcuca, J.A. y Canto-Canché, B. (2013). La sigatoka negra y su manejo integrado en banano. Libro Técnico Núm. 1. SAGARPA, INIFAP, CIRPAC, Campo Experimental Tecomán. Tecomán, Colima, México. 152 p.
56. Page, M. J., McKenzie, J. E., Bossuyt, P. M., Boutron, I., Hoffmann, T. C., Mulrow, C. D., Shamseer, L., Tetzlaff, J. M., Akl, E. A., Brennan, S. E., Chou, R., Glanville, J., Grimshaw, J. M., Hróbjartsson, A., Lalu, M. M., Li, T., Loder, E. W., Mayo-Wilson, E., McDonald, S., ... Moher, D. (2021). The PRISMA 2020 statement: An updated guideline for reporting systematic reviews. *BMJ*, n71. <https://doi.org/10.1136/bmj.n71>
57. Passos, M. A. N., de Oliveira Cruz, V., Emediato, F. L., de Camargo Teixeira, C., Souza, M. T., Matsumoto, T., Rennó Azevedo, V. C., Ferreira, C. F., Amorim, E. P., de Alencar Figueiredo, L. F., Martins, N. F., de Jesus Barbosa Cavalcante, M., Baurens, F.-C., da Silva, O. B., Pappas, G. J., Pignolet, L., Abadie, C., Ciampi, A. Y., Piffanelli, P., & Miller, R. N. G. (2012). Development of expressed sequence tag and expressed sequence tag-simple sequence repeat marker resources for Musa acuminata. *AoB PLANTS*, 2012. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls030>
58. Ploetz, R. C., Kema, G. H. J., & Ma, L.-J. (2015). Impact of Diseases on Export and Smallholder Production of Banana. *Annual Review of Phytopathology*, 53(1), 269-288. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120305>
59. Portal, O., Izquierdo, Y., De Vleeschauwer, D., Sánchez-Rodríguez, A., Mendoza-Rodríguez, M., Acosta-Suárez, M., Ocaña, B., Jiménez, E., & Höfte, M. (2011). Analysis of expressed sequence tags derived from a compatible Mycosphaerella fijiensis-banana interaction. *Plant Cell Reports*, 30(5), 913-928. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1008-z>

60. Portal, O., Izquierdo, Y., De Vleeschauwer, D., Sánchez-Rodríguez, A., Mendoza-Rodríguez, M., Acosta-Suárez, M., Ocaña, B., Jiménez, E., & Höfte, M. (2011). Analysis of expressed sequence tags derived from a compatible *Mycosphaerella fijiensis*-banana interaction. *Plant cell reports*, 30(5), 913–928. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1008-z>
61. Portal, O., Mendoza-Rodríguez, M. F., Ocaña, B., Pérez Pelaez, S., Oloriz, M. I., & Höfte, M. (2020). Estudios moleculares en la interacción *Musa* spp.-*Pseudocercospora fijiensis*. *Centro Agrícola*, 47, 71-75.
62. Rodriguez, H. A., Rodriguez-Arango, E., Morales, J. G., Kema, G., & Arango, R. E. (2016). Defense Gene Expression Associated with Biotrophic Phase of *Mycosphaerella fijiensis* M. Morelet Infection in Banana. *Plant Disease*, 100(6), 1170-1175. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-15-0950-RE>
63. Rodriguez, H. A., Rodriguez-Arango, E., Morales, J. G., Kema, G., & Arango, R. E. (2016). Defense Gene Expression Associated with Biotrophic Phase of *Mycosphaerella fijiensis* M. Morelet Infection in Banana. *Plant disease*, 100(6), 1170–1175. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-15-0950-RE>
64. SADER. (2020). Secretaria de agricultura y desarrollo rural. <https://www.gob.mx/agricultura/articulos/hoy-dia-del-platano?idiom=es>
65. SADER. (2021). Secretaria de agricultura y desarrollo rural. <https://www.gob.mx/agricultura/prensa/aumento-2-9-por-ciento-produccion-de-platano-mexicano-en-2020?idiom=es>
66. Sánchez Timm, E., Hidalgo Pardo, L., Pacheco Coello, R., Chávez Navarrete, T., Navarrete Villegas, O., & Santos Ordóñez, E. (2016). Identification of Differentially-Expressed Genes in Response to *Mycosphaerella fijiensis* in the Resistant *Musa* Accession 'Calcutta-4' Using Suppression Subtractive Hybridization. *PLOS ONE*, 11(8), e0160083. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160083>
67. Sánchez Timm, E., Hidalgo Pardo, L., Pacheco Coello, R., Chávez Navarrete, T., Navarrete Villegas, O., & Santos Ordóñez, E. (2016). Identification of Differentially-Expressed Genes in Response to *Mycosphaerella fijiensis* in the Resistant *Musa* Accession 'Calcutta-4' Using Suppression Subtractive Hybridization. *PloS one*, 11(8), e0160083. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160083>
68. Sang, H., & Kim, J.-I. (2020). Advanced strategies to control plant pathogenic fungi by host-induced gene silencing (HIGS) and spray-induced gene silencing (SIGS). *Plant Biotechnology Reports*, 14(1), 1-8. <https://doi.org/10.1007/s11816-019-00588-3>
69. Singh, B., Singh, J. P., Kaur, A., & Singh, N. (2016). Bioactive compounds in banana and their associated health benefits – A review. *Food Chemistry*, 206, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.03.033>
70. Soares, J. M. S., Rocha, A. J., Nascimento, F. S., Santos, A. S., Miller, R. N. G., Ferreira, C. F., Haddad, F., Amorim, V. B. O., & Amorim, E. P. (2021). Genetic Improvement for Resistance to Black Sigatoka in Bananas: A Systematic Review. *Frontiers in Plant Science*, 12, 657916. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.657916>
71. Santos, A. S., Amorim, E. P., Ferreira, C. F., and Pirovani, C. P. (2018). Water stress in *Musa* spp.: a systematic review. *PLoS ONE* 13:e0208052. doi: 10.1371/journal.pone.0208052

72. Stergiopoulos, I., Cordovez, V., Okmen, B., Beenen, H. G., Kema, G. H., & de Wit, P. J. (2014). Positive selection and intragenic recombination contribute to high allelic diversity in effector genes of *Mycosphaerella fijiensis*, causal agent of the black leaf streak disease of banana. *Molecular plant pathology*, 15(5), 447–460. <https://doi.org/10.1111/mpp.12104>
73. Thomas, E., Noar, R. D., & Daub, M. E. (2021). A polyketide synthase gene cluster required for pathogenicity of *Pseudocercospora fijiensis* on banana. *PloS one*, 16(10), e0258981. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258981>
74. Tomekpe, K., Jenny, C. & Escalant, J.V. (2004). A review of conventional improvement strategies for *Musa*. *Infomusa* 13(2), 2-6.
75. Valmayor, R. V., Jamaluddin, S. H., Silayoi, B., Kusumo, S., Danh, L. D., Pascua, O. C., & Espino, R. R. C. (2000). Banana cultivar names and synonyms in Southeast Asia. International Network for the Improvement of Banana and Plantain -Asia and the Pacific Office, Los Baños, Laguna, Philippines, pp. 28.
76. Vishnevetsky, J., White, T. L., Jr, Palmateer, A. J., Flaishman, M., Cohen, Y., Elad, Y., Velcheva, M., Hanania, U., Sahar, N., Dgani, O., & Perl, A. (2011). Improved tolerance toward fungal diseases in transgenic Cavendish banana (*Musa* spp. AAA group) cv. Grand Nain. *Transgenic research*, 20(1), 61–72. <https://doi.org/10.1007/s11248-010-9392-7>
77. Weber, O. B., Garruti, D. dos S., Norões, N. P., & Silva, S. de O. e. (2017). Performance of banana genotypes with resistance to black leaf streak disease in Northeastern Brazil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 52(3), 161-169. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2017000300003>
78. Young, D. H. (2015). Anti-tubulin Agents. En H. Ishii & D. W. Hollomon (Eds.), *Fungicide Resistance in Plant Pathogens* (pp. 93-103). Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55642-8_7

9. Anexos.

A. Bibliografía de artículos incluidos

1. Amarillas, L., Estrada-Acosta, M., León-Chan, R. G., López-Orona, C., & Lightbourn, L. (2020). First Draft Genome Sequence Resource of a Strain of *Pseudocercospora fijiensis* Isolated in North America. *Phytopathology*, 110(10), 1620–1622. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-20-0121-A>
2. Arango Isaza, R. E., Diaz-Trujillo, C., Dhillon, B., Aerts, A., Carlier, J., Crane, C. F., V de Jong, T., de Vries, I., Dietrich, R., Farmer, A. D., Fortes Fereira, C., Garcia, S., Guzman, M., Hamelin, R. C., Lindquist, E. A., Mehrabi, R., Quiros, O., Schmutz, J., Shapiro, H., Reynolds, E., ... Kema, G. H. (2016). Combating a Global Threat to a Clonal Crop: Banana Black Sigatoka Pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Synonym *Mycosphaerella fijiensis*) Genomes Reveal Clues for Disease Control. *PLoS genetics*, 12(8), e1005876. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005876>
3. Arias-Londoño, M. A., Zapata-Ocampo, P. A., Mosquera-Arevalo, A. R., Sanchez-Torres, J. D., & Atehortua-Garcés, L. (2019). Antifungal protein determination for submerged cultures of the medicinal mushroom *Ganoderma lucidum* (Ganodermataceae) with activity over the phytopathogen fungus *Mycosphaerella fijiensis* (Mycosphaerellaceae). *Actualidades Biológicas*, 41(111), 53-64.
4. Becker, P., Esker, P., & Umaña, G. (2021). Incorporation of microorganisms to reduce chemical fungicide usage in black Sigatoka control programs in Costa Rica by use of biological fungicides. *Crop Protection*, 146, 105657.
5. Burgos-Canul, Y. Y., Canto-Canché, B., Berezovski, M. V., Mironov, G., Loyola-Vargas, V. M., Barba de Rosa, A. P., Tzec-Simá, M., Brito-Argáez, L., Carrillo-Pech, M., Grijalva-Arango, R., Muñoz-Pérez, G., & Islas-Flores, I. (2019). The cell wall proteome from two strains of *Pseudocercospora fijiensis* with differences in virulence. *World journal of microbiology & biotechnology*, 35(7), 105. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2681-2>
6. Castillo, B. M., Dunn, M. F., Navarro, K. G., Meléndez, F. H., Ortiz, M. H., Guevara, S. E., & Palacios, G. H. (2016). Antifungal performance of extracellular chitinases and culture supernatants of *Streptomyces galilaeus* CFFSUR-B12 against *Mycosphaerella fijiensis* Morelet. *World journal of microbiology & biotechnology*, 32(3), 44. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1993-0>
7. Castro, R., Pesántez, M., Flores, V., Díaz, C., Castro, L., & Alvarado-Capó, Y. (2015). Efecto de cepa ecuatoriana de *Trichoderma harzianum* Rifai como antagonista de *Mycosphaerella fijiensis* Morelet en condiciones de casa de cultivo. *Revista de Protección Vegetal*, 30(2), 133-138.
8. Caveró, P. A. S., Hanada, R. E., Gasparotto, L., Coelho Neto, R. A., & Souza, J. T. D. (2015). Biological control of banana black Sigatoka disease with *Trichoderma*. *Ciência Rural*, 45, 951-957.
9. Ceballos, I., Mosquera, S., Angulo, M., Mira, J. J., Argel, L. E., Uribe-Velez, D., Romero-Tabarez, M., Orduz-Peralta, S., & Villegas, V. (2012). Cultivable bacteria populations associated with leaves of banana and plantain plants and their antagonistic activity against *Mycosphaerella fijiensis*. *Microbial ecology*, 64(3), 641–653. <https://doi.org/10.1007/s00248-012-0052-8>
10. Chávez-Navarrete, T. P., Sánchez-Timm, E., & Santos-Ordóñez, E. (2019). Dataset of suppression subtractive hybridization libraries of banana-biostimulant-*Pseudocercospora fijiensis* molecular interaction. *Data in brief*, 27, 104557. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.104557>
11. Chong, P., Essoh, J. N., Arango Isaza, R. E., Keizer, P., Stergiopoulos, I., Seidl, M. F., Guzman, M., Sandoval, J., Verweij, P. E., Scalliet, G., Sierotzki, H., de Lapeyre de Bellaire, L., Crous, P. W., Carlier, J., Cros, S., Meijer, H., Peralta, E. L., & Kema, G. (2021). A world-wide analysis of reduced sensitivity to DMI fungicides in the banana pathogen *Pseudocercospora fijiensis*. *Pest management science*, 77(7), 3273–3288. <https://doi.org/10.1002/ps.6372>
12. Chong, P., Vichou, A. E., Schouten, H. J., Meijer, H., Arango Isaza, R. E., & Kema, G. (2019). Pfcyp51 exclusively determines reduced sensitivity to 14 α -demethylase inhibitor fungicides in the banana black Sigatoka pathogen *Pseudocercospora fijiensis*. *PLoS one*, 14(10), e0223858. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223858>

13. Chuc-Uc, J., Brito-Argáez, L., Canto-Canché, B., Tzec-Simá, M., Rodríguez-García, C., Peraza-Echeverría, L., Peraza-Echeverría, S., James-Kay, A., Cruz-Cruz, C. A., Peña-Rodríguez, L. M., & Islas-Flores, I. (2011). The in vitro secretome of *Mycosphaerella fijiensis* induces cell death in banana leaves. *Plant physiology and biochemistry : PPB*, 49(6), 572–578. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.02.006>
14. Cruz-Martín, M., Acosta-Suárez, M., Mena, E., Roque, B., Pichardo, T., & Alvarado-Capó, Y. (2018). Effect of *Bacillus pumilus* CCIBP-C5 on *Musa-Pseudocercospora fijiensis* interaction. *3 Biotech*, 8(2), 122. <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1152-z>
15. Diaz-Trujillo, C., Chong, P., Stergiopoulos, I., Cordovez, V., Guzman, M., De Wit, P., Meijer, H., Scalliet, G., Sierotzki, H., Lilia Peralta, E., Arango Isaza, R. E., & Kema, G. (2018). A new mechanism for reduced sensitivity to demethylation-inhibitor fungicides in the fungal banana black Sigatoka pathogen *Pseudocercospora fijiensis*. *Molecular plant pathology*, 19(6), 1491–1503. <https://doi.org/10.1111/mpp.12637>
16. Escobar-Tovar, L., Guzmán-Quesada, M., Sandoval-Fernández, J. A., & Gómez-Lim, M. A. (2015a). Comparative analysis of the in vitro and in planta secretomes from *Mycosphaerella fijiensis* isolates. *Fungal biology*, 119(6), 447–470. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2015.01.002>
17. Escobar-Tovar, L., Magaña-Ortíz, D., Fernández, F., Guzmán-Quesada, M., Sandoval-Fernández, J. A., Ortíz-Vázquez, E., Loske, A. M., & Gómez-Lim, M. A. (2015b). Efficient transformation of *Mycosphaerella fijiensis* by underwater shock waves. *Journal of microbiological methods*, 119, 98–105. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2015.10.006>
18. Gbongue, L. R., Lalaymia, I., Zeze, A., Delvaux, B., & Declerck, S. (2019). Increased Silicon Acquisition in Bananas Colonized by *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 Reduces the Incidence of *Pseudocercospora fijiensis*. *Frontiers in plant science*, 9, 1977. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01977>
19. González-Jaramillo, L. M., Aranda, F. J., Teruel, J. A., Villegas-Escobar, V., & Ortiz, A. (2017). Antimycotic activity of fengycin C biosurfactant and its interaction with phosphatidylcholine model membranes. *Colloids and surfaces. B, Biointerfaces*, 156, 114–122. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2017.05.021>
20. Gutiérrez-Román, M. I., Holguín-Meléndez, F., Dunn, M. F., Guillén-Navarro, K., & Huerta-Palacios, G. (2015). Antifungal activity of *Serratia marcescens* CFFSUR-B2 purified chitinolytic enzymes and prodigiosin against *Mycosphaerella fijiensis*, causal agent of black Sigatoka in banana (*Musa* spp.). *BioControl*, 60(4), 565–572.
21. Kantún-Moreno, N., Vázquez-Euán, R., Tzec-Simá, M., Peraza-Echeverría, L., Grijalva-Arango, R., Rodríguez-García, C., James, A. C., Ramírez-Prado, J., Islas-Flores, I., & Canto-Canché, B. (2013). Genome-wide in silico identification of GPI proteins in *Mycosphaerella fijiensis* and transcriptional analysis of two GPI-anchored β -1,3-glucanotransferases. *Mycologia*, 105(2), 285–296. <https://doi.org/10.3852/12-103>
22. Kovács, G., Sági, L., Jacon, G., Arinaitwe, G., Busogoro, J. P., Thiry, E., Strosse, H., Swennen, R., & Remy, S. (2013). Expression of a rice chitinase gene in transgenic banana ('Gros Michel', AAA genome group) confers resistance to black leaf streak disease. *Transgenic research*, 22(1), 117–130. <https://doi.org/10.1007/s11248-012-9631-1>
23. Luna-Moreno, D., Sánchez-Álvarez, A., Islas-Flores, I., Canto-Canche, B., Carrillo-Pech, M., Villarreal-Chiu, J. F., & Rodríguez-Delgado, M. (2019). Early Detection of the Fungal Banana Black Sigatoka Pathogen *Pseudocercospora fijiensis* by an SPR Immunosensor Method. *Sensors (Basel, Switzerland)*, 19(3), 465. <https://doi.org/10.3390/s19030465>
24. Macedo-Raygoza, G. M., Valdez-Salas, B., Prado, F. M., Prieto, K. R., Yamaguchi, L. F., Kato, M. J., Canto-Canché, B. B., Carrillo-Beltrán, M., Di Mascio, P., White, J. F., & Beltrán-García, M. J. (2019). Enterobacter cloacae, an Endophyte That Establishes a Nutrient-Transfer Symbiosis With Banana Plants and Protects Against the Black Sigatoka Pathogen. *Frontiers in microbiology*, 10, 804. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00804>
25. Manzanero, B. C., Anguiano, K. G. C., Todd, J. N. A., Tah, R. G., Arango, R. G., Simá, M. A. T., & Canché, B. C. (2021). Analysis of *Pseudocercospora fijiensis* genes upregulated during early interaction with *Musa acuminata* (var. Dwarf Cavendish). <https://doi.org/10.21931/RB/2021.06.01.15>
26. Marcano, I. E., Díaz-Alcántara, C. A., Urbano, B., & González-Andrés, F. (2016). Assessment of bacterial populations associated with banana tree roots and development of successful plant probiotics for banana crop. *Soil Biology and Biochemistry*, 99, 1–20.
27. Mumbanza, F. M., Kiggundu, A., Tusiime, G., Tushemereirwe, W. K., Niblett, C., & Bailey, A. (2013). In vitro antifungal activity of synthetic dsRNA molecules against two pathogens of banana, *Fusarium oxysporum* f.

- sp. cubense and *Mycosphaerella fijiensis*. *Pest management science*, 69(10), 1155–1162. <https://doi.org/10.1002/ps.3480>
28. Noar, R. D., & Daub, M. E. (2016a). Bioinformatics Prediction of Polyketide Synthase Gene Clusters from *Mycosphaerella fijiensis*. *PLoS one*, 11(7), e0158471. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158471>
 29. Noar, R. D., & Daub, M. E. (2016b). Transcriptome sequencing of *Mycosphaerella fijiensis* during association with *Musa acuminata* reveals candidate pathogenicity genes. *BMC genomics*, 17(1), 690. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3031-5>
 30. Noar, R. D., Thomas, E., & Daub, M. E. (2019a). A novel polyketide synthase gene cluster in the plant pathogenic fungus *Pseudocercospora fijiensis*. *PLoS one*, 14(2), e0212229. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212229>
 31. Noar, R. D., Thomas, E., Xie, D. Y., Carter, M. E., Ma, D., & Daub, M. E. (2019b). A polyketide synthase gene cluster associated with the sexual reproductive cycle of the banana pathogen, *Pseudocercospora fijiensis*. *PLoS one*, 14(7), e0220319. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220319>
 32. Onyilo, F., Tusiime, G., Chen, L. H., Falk, B., Stergiopoulos, I., Tripathi, J. N., Tushemereirwe, W., Kubiriba, J., Changa, C., & Tripathi, L. (2017). *Agrobacterium tumefaciens*-Mediated Transformation of *Pseudocercospora fijiensis* to Determine the Role of PfHog1 in Osmotic Stress Regulation and Virulence Modulation. *Frontiers in microbiology*, 8, 830. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00830>
 33. Onyilo, F., Tusiime, G., Tripathi, J. N., Chen, L. H., Falk, B., Stergiopoulos, I., Tushemereirwe, W., Kubiriba, J., & Tripathi, L. (2018). Silencing of the Mitogen-Activated Protein Kinases (MAPK) Fus3 and Slk2 in *Pseudocercospora fijiensis* Reduces Growth and Virulence on Host Plants. *Frontiers in plant science*, 9, 291. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00291>
 34. Portal, O., Izquierdo, Y., De Vleeschauwer, D., Sánchez-Rodríguez, A., Mendoza-Rodríguez, M., Acosta-Suárez, M., Ocaña, B., Jiménez, E., & Höfte, M. (2011). Analysis of expressed sequence tags derived from a compatible *Mycosphaerella fijiensis*-banana interaction. *Plant cell reports*, 30(5), 913–928. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1008-z>
 35. Portal, O., Mendoza-Rodríguez, M. F., Ocaña, B., Pérez Pelaez, S., Oloriz, M. I., & Höfte, M. (2020). Estudios moleculares en la interacción *Musa* spp.-*Pseudocercospora fijiensis*. *Centro Agrícola*, 47, 71-75.
 36. Rodríguez, H. A., Rodríguez-Arango, E., Morales, J. G., Kema, G., & Arango, R. E. (2016). Defense Gene Expression Associated with Biotrophic Phase of *Mycosphaerella fijiensis* M. Morelet Infection in Banana. *Plant disease*, 100(6), 1170–1175. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-15-0950-RE>
 37. Sánchez Timm, E., Hidalgo Pardo, L., Pacheco Coello, R., Chávez Navarrete, T., Navarrete Villegas, O., & Santos Ordóñez, E. (2016). Identification of Differentially-Expressed Genes in Response to *Mycosphaerella fijiensis* in the Resistant *Musa* Accession 'Calcutta-4' Using Suppression Subtractive Hybridization. *PLoS one*, 11(8), e0160083. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160083>
 38. Stergiopoulos, I., Cordovez, V., Okmen, B., Beenen, H. G., Kema, G. H., & de Wit, P. J. (2014). Positive selection and intragenic recombination contribute to high allelic diversity in effector genes of *Mycosphaerella fijiensis*, causal agent of the black leaf streak disease of banana. *Molecular plant pathology*, 15(5), 447–460. <https://doi.org/10.1111/mpp.12104>
 39. Thomas, E., Noar, R. D., & Daub, M. E. (2021). A polyketide synthase gene cluster required for pathogenicity of *Pseudocercospora fijiensis* on banana. *PLoS one*, 16(10), e0258981. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258981>
 40. Vishnevetsky, J., White, T. L., Jr, Palmateer, A. J., Flaishman, M., Cohen, Y., Elad, Y., Velcheva, M., Hanania, U., Sahar, N., Dgani, O., & Perl, A. (2011). Improved tolerance toward fungal diseases in transgenic Cavendish banana (*Musa* spp. AAA group) cv. Grand Nain. *Transgenic research*, 20(1), 61–72. <https://doi.org/10.1007/s11248-010-9392-7>

B. Bibliografía de artículos excluidos

1. Aguilar-Barragan, A., García-Torres, A. E., Odriozola-Casas, O., Macedo-Raygoza, G., Ogura, T., Manzo-Sánchez, G., James, A. C., Islas-Flores, I., & Beltrán-García, M. J. (2014). Chemical management in fungicide sensitivity of *Mycosphaerella fijiensis* collected from banana fields in México. *Brazilian journal of microbiology* : [publication of the Brazilian Society for Microbiology], 45(1), 359–364. <https://doi.org/10.1590/s1517-83822014000100051>
2. Aguilar-Barragan, A., García-Torres, A. E., Odriozola-Casas, O., Macedo-Raygoza, G., Ogura, T., Manzo-Sánchez, G., ... & Beltrán-García, M. J. (2014). Chemical management in fungicide sensitivity of *Mycosphaerella fijiensis* collected from banana fields in México. *Brazilian Journal of Microbiology*, 45(1), 359-364.
3. Aguirre, P. A. C. (2016). The origin, versatility and distribution of azole fungicide resistance in the banana black Sigatoka pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Doctoral dissertation, Wageningen University and Research).
4. Aguirre, S. E., Piraneque, N. V., & Rodríguez, J. (2015). Relationship between the nutritional status of banana plants and black sigatoka severity in the Magdalena region of Colombia. *Agronomía Colombiana*, 33(3), 348-355.
5. Amari, L. D. G. E., Chérif, M., KOUAKOU TH, C. B., & Koné, D. (2014). Salicylic acid and acibenzolar-s-methyl induced Resistance against toxic effect of juglone, a toxin of *Mycosphaerella fijiensis* causal agent of banana black leaf streak disease. *Journal of Advances in Agriculture*, 3(3), 204-217.
6. Arcila-Galvis, J. E., Arango, R. E., Torres-Bonilla, J. M., & Arias, T. (2021). The Mitochondrial Genome of a Plant Fungal Pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Mycosphaerellaceae), Comparative Analysis and Diversification Times of the Sigatoka Disease Complex Using Fossil Calibrated Phylogenies. *Life (Basel, Switzerland)*, 11(3), 215. <https://doi.org/10.3390/life11030215>
7. Ardales, E. Y. (2013). Molecular-based detection and analysis of population structure of *Mycosphaerella fijiensis*, the causal pathogen of black sigatoka of banana.
8. Bakache, A., Douzals, J. P., Bonicelli, B., Cotteux, E., de Lapeyre de Bellaire, L., & Sinfort, C. (2019). Development of a rapid methodology for biological efficacy assessment in banana plantations: application to reduced dosages of contact fungicide for Black Leaf Streak Disease (BLS) control. *Pest management science*, 75(4), 1081–1090. <https://doi.org/10.1002/ps.5219>
9. Bebb D. P. (2019). Climate change effects on Black Sigatoka disease of banana. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 374(1775), 20180269. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0269>
10. Beltrán-García, M. J., Prado, F. M., Oliveira, M. S., Ortiz-Mendoza, D., Scalfio, A. C., Pessoa, A., Jr, Medeiros, M. H., White, J. F., & Di Mascio, P. (2014). Singlet molecular oxygen generation by light-activated DHN-melanin of the fungal pathogen *Mycosphaerella fijiensis* in black Sigatoka disease of bananas. *PloS one*, 9(3), e91616. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091616>
11. Bendini, H. D. N., Moraes, W. D. S., da Silva, S. H., Tezuka, E. S., & Cruvinel, P. E. (2013). Análise de risco da ocorrência de Sigatoka-negra baseada em modelos polinomiais: um estudo de caso. *Tropical Plant Pathology*, 38, 35-43.
12. Blanco, G., Linares, B., Hernández, J., Maselli, A., Rincón, A., Ortega, R., ... & Morillo, J. (2013). Composición microbiológica e inocuidad de lixiviados de pseudotallos y láminas foliares de plátano'Hartón' en el estado Yaracuy. *Agronomía Tropical*, 63(3-4), 111-120.
13. Carlier, J., Bonnot, F., Roussel, V., Ravel, S., Martinez, R. T., Perez-Vicente, L., Abadie, C., & Wright, S. (2021). Convergent Adaptation to Quantitative Host Resistance in a Major Plant Pathogen. *mBio*, 12(1), e03129-20. <https://doi.org/10.1128/mBio.03129-20>
14. Carlier, J., Robert, S., Roussel, V., Chilin-Charles, Y., Lubin-Adjanoh, N., Gilbert, A., & Abadie, C. (2021). Central American and Caribbean population history of the *Pseudocercospora fijiensis* fungus responsible for the latest worldwide pandemics on banana. *Fungal genetics and biology : FG & B*, 148, 103528. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2021.103528>

15. Chang, T. C., Salvucci, A., Crous, P. W., & Stergiopoulos, I. (2016). Comparative Genomics of the Sigatoka Disease Complex on Banana Suggests a Link between Parallel Evolutionary Changes in *Pseudocercospora fijiensis* and *Pseudocercospora eumusae* and Increased Virulence on the Banana Host. *PLoS genetics*, 12(8), e1005904. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005904>
16. Chong, A. (2016). The origin, versatility and distribution of azole fungicide resistance in the banana black Sigatoka pathogen *Pseudocercospora fijiensis*. The origin, versatility and distribution of azole fungicide resistance in the banana black Sigatoka pathogen *Pseudocercospora fijiensis*.
17. Churchill A. C. (2011). *Mycosphaerella fijiensis*, the black leaf streak pathogen of banana: progress towards understanding pathogen biology and detection, disease development, and the challenges of control. *Molecular plant pathology*, 12(4), 307–328. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2010.00672.x>
18. Churchill, A. C. (2011). *Mycosphaerella fijiensis*, the black leaf streak pathogen of banana: progress towards understanding pathogen biology and detection, disease development, and the challenges of control. *Molecular plant pathology*, 12(4), 307-328.
19. Crous, P. W., Carlier, J., Roussel, V., & Groenewald, J. Z. (2021). *Pseudocercospora* and allied genera associated with leaf spots of banana (*Musa* spp.). *Fungal systematics and evolution*, 7, 1–19. <https://doi.org/10.3114/fuse.2021.07.01>
20. Cuéllar Quintero, A., Álvarez Cabrera, E., & Castaño Zapata, J. (2011). EVALUATION OF RESISTANCE OF PLANTAIN AND BANANA GENOTYPES TO BLACK SIGATOKA (*MYCOSPHAERELLA FIJIENSIS* MORELET.). *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 64(1), 5853-5865.
21. de Queiroz, C. B., Santana, M. F., da Silva, G. F., Mizubuti, E. S., de Araújo, E. F., & de Queiroz, M. V. (2014). Use of the IRAP marker to study genetic variability in *Pseudocercospora fijiensis* populations. *Current microbiology*, 68(3), 358–364. <https://doi.org/10.1007/s00284-013-0454-y>
22. Dhillon, B., Kema, G., Hamelin, R. C., Bluhm, B. H., & Goodwin, S. B. (2019). Variable genome evolution in fungi after transposon-mediated amplification of a housekeeping gene. *Mobile DNA*, 10, 37. <https://doi.org/10.1186/s13100-019-0177-0>
23. Díaz-Trujillo, C. (2018). Functional genetics and genomics of the banana black Sigatoka pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Doctoral dissertation, Wageningen University and Research).
24. Dumartinet, T., Abadie, C., Bonnot, F., Carreel, F., Roussel, V., Habas, R., Martinez, R. T., Perez-Vicente, L., & Carlier, J. (2019). Pattern of local adaptation to quantitative host resistance in a major pathogen of a perennial crop. *Evolutionary applications*, 13(4), 824–836. <https://doi.org/10.1111/eva.12904>
25. Dumartinet, T., Ravel, S., Roussel, V., Perez-Vicente, L., Aguayo, J., Abadie, C., & Carlier, J. (2022). Complex adaptive architecture underlies adaptation to quantitative host resistance in a fungal plant pathogen. *Molecular ecology*, 31(4), 1160–1179. <https://doi.org/10.1111/mec.16297>
26. Echeverri, F. (2013). La protección del banano contra la Sigatoka Negra por métodos no biocidas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 37(145), 519-525.
27. Engwali, F. D., Nfor, T. D., & Alain, K. (2013). On-farm evaluation of deleafing frequency on the severity of black sigatoka disease *Mycosphaerella fijiensis* Morelet) and Yield of Banana (*Musa* spp.). *Am. J. Exp. Agric*, 3(3), 595-605.
28. Escudero, C. A., Calvo, A. F., Martinez, A. B., López, A. M., & Molina, A. (2021). Development of a digital image classification system to support technical assistance for Black Sigatoka detection. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 43.
29. Espinosa-Moreno, J., Centurión-Hidalgo, D., Mayo-Mosqueda, A., García-Correa, C., Martínez-Morales, A., García-Alamilla, P., & Lagunes-Gálvez, L. M. (2018). Calidad de harina de tres cultivares de banano (*Musa* spp.) resistentes a la enfermedad Sigatoka negra en Tabasco. *Agrociencia*, 52(2), 217-229.
30. García, M., Yaque, J. L., & Pocasangre, L. (2014). Evaluation of the effect of leachates of banana inflorescent on the severity of black leaf streak disease (*Mycosphaerella fijiensis*) in a plantain (*Musa* AAB) crop under organic agroforestry and conventional production systems. *Tierra Tropical: Sostenibilidad, Ambiente y Sociedad*, 10(2), 137-145.
31. Gomes, L. I. S., Bibiano, L. B., Silva, G. F. D., Hanada, R. E., & Mizubuti, E. S. (2014). Baseline sensitivity of Brazilian *Mycosphaerella fijiensis* isolates to protectant and systemic fungicides. *Tropical Plant Pathology*, 39, 172-177.

32. Gomes, L., Douhan, G. W., Bibiano, L., Maffia, L. A., & Mizubuti, E. (2013). *Mycosphaerella musicola* Identified as the Only Pathogen of the Sigatoka Disease Complex Present in Minas Gerais State, Brazil. *Plant disease*, 97(12), 1537–1543. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-12-1212-RE>
33. Gutiérrez-Jiménez, E., Pedroza-Sandoval, A., Martínez-Bolaños, L., Samaniego-Gaxiola, J. A., & García-González, F. (2018). Efecto de aceites naturales contra *Mycosphaerella fijiensis* en condiciones in vitro y detección de fitoquímicos activos. *Revista mexicana de fitopatología*, 36(1), 141-150.
34. Hamelin, F. M., Castella, F., Doli, V., Marçais, B., Ravigné, V., & Lewis, M. A. (2016). Mate Finding, Sexual Spore Production, and the Spread of Fungal Plant Parasites. *Bulletin of mathematical biology*, 78(4), 695–712. <https://doi.org/10.1007/s11538-016-0157-1>
35. Hernández-Mansilla, A. A., Sorí-Gómez, R., Valentín-Pérez, Y., López-Mayea, A., Córdova-García, O., & Benedico-Rodríguez, O. (2016). Sigatoka negra (*Mycosphaerella fijiensis* Morelet) y seguridad alimentaria. Escenarios bioclimáticos en bananos bajo efecto del cambio climático en Ciego de Ávila, Cuba. *Journal of the Selva Andina Biosphere*, 4(2), 59-70.
36. Hidalgo, W., Chandran, J. N., Menezes, R. C., Otálvaro, F., & Schneider, B. (2016). Phenylphenalenones protect banana plants from infection by *Mycosphaerella fijiensis* and are deactivated by metabolic conversion. *Plant, cell & environment*, 39(3), 492–513. <https://doi.org/10.1111/pce.12630>
37. Iloos, R., Hubert, J., Abadie, C., Duféal, D., Opdebeeck, G., & Iotti, J. (2011). First Report of Black Sigatoka Disease in Banana Caused by *Mycosphaerella fijiensis* on Martinique Island. *Plant disease*, 95(3), 359. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-10-0850>
38. Jiménez, J. L. S., & Brioso, P. S. T. (2018). Surgery or surgical defoliation in 'Grand Naine' banana in the control of black Sigatoka in the state of Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 40.
39. Kablan, L., Lagauche, A., Delvaux, B., & Legr Ve, A. (2012). Silicon Reduces Black Sigatoka Development in Banana. *Plant disease*, 96(2), 273–278. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-11-0274>
40. Kema, G. H. (2013). The genome sequence of the banana black sigatoka pathogen *Mycosphaerella fijiensis* reveals an extraordinary species specific expansion and is applied to analyze avirulence and fungicide resistance. In *Plant and animal genome XXI conference. Plant and Animal Genome*.
41. Kimunye, J. N., Muzhinji, N., Mostert, D., Viljoen, A., Bester-van der Merwe, A. E., & Mahuku, G. (2021). Genetic Diversity and Mating Type Distribution of *Pseudocercospora fijiensis* on Banana in Uganda and Tanzania. *Phytopathology*, 111(4), 741–750. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-20-0138-R>
42. Kimunye, J. N., Were, E., Mussa, F., Tazuba, A., Jomanga, K., Viljoen, A., Swennen, R., Muthoni, F. K., & Mahuku, G. (2020). Distribution of *Pseudocercospora* species causing Sigatoka leaf diseases of banana in Uganda and Tanzania. *Plant pathology*, 69(1), 50–59. <https://doi.org/10.1111/ppa.13105>
43. Kimunye, J., Were, E., Swennen, R., Viljoen, A., & Mahuku, G. (2021). Sources of resistance to *Pseudocercospora fijiensis*, the cause of black Sigatoka in banana. *Plant pathology*, 70(7), 1651–1664. <https://doi.org/10.1111/ppa.13408>
44. Manrique-Silupu, J., Campos, J. C., Paiva, E., & Ipanaqué, W. (2021). Thrips incidence prediction in organic banana crop with Machine learning. *Heliyon*, 7(12), e08575. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e08575>
45. Manzo Sánchez, G., Carrillo Madrigal, H., Guzmán González, S., & Orozco Santos, M. (2012). Sensitivity Analysis in vitro of *Mycosphaerella fijiensis*, Causal Agent of Black Sigatoka of Banana to the Fungicides Benomyl, Propiconazole and Azoxystrobin. *Revista mexicana de fitopatología*, 30(1), 81-85.
46. Manzo-Sánchez, G., Pérez-Ocón, R., Chan-Cupul, W., Silva-Jiménez, E., Sánchez-Rangel, J. C., Ayala-Zermeño, M. Á., & Galindo-Velasco, E. (2018). Actividad antifúngica de extractos etanólicos de propóleo contra *Mycosphaerella fijiensis*: un estudio in vitro. *Scientia fungorum*, 47, 13-24.
47. Martínez, B. (2013). Epidemiology and integrated management of black Sigatoka (*Mycosphaerella fijiensis*) in banana and plantain cultivation. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 31(Suplemento 1).
48. Martínez-Bolaños, L., Téliz-Ortiz, D., Rodríguez-Maciel, J. C., Mora-Aguilera, J. A., Nieto-Ángel, D., Cortés-Flores, J. I., ... & Silva-Aguayo, G. (2012). Resistencia a fungicidas en poblaciones de *Mycosphaerella fijiensis* del sureste mexicano. *Agrociencia*, 46(7), 707-717.
49. Meireles, D. A., Domingos, R. M., Gaiarsa, J. W., Ragnoni, E. G., Bannitz-Fernandes, R., da Silva Neto, J. F., de Souza, R. F., & Netto, L. (2017). Functional and evolutionary characterization of Ohr proteins in eukaryotes reveals many active homologs among pathogenic fungi. *Redox biology*, 12, 600–609. <https://doi.org/10.1016/j.redox.2017.03.026>

50. Mora, M. L., Capó, Y. A., Suárez, M. A., Martín, M. C., Roque, B., & Méndez, E. M. (2015). Components of resistance to assess Black Sigatoka response in artificially inoculated *Musa* genotypes. *Revista de Protección Vegetal*, 30(1), 60.
51. Nakacwa, R., Kiggundu, A., Talwana, H., Namaganda, J., Lilley, C., Tushemereirwe, W., & Atkinson, H. (2013). Nematode 18S rRNA gene is a reliable tool for environmental biosafety assessment of transgenic banana in confined field trials. *Transgenic research*, 22(5), 1003–1010. <https://doi.org/10.1007/s11248-013-9712-9>
52. Nascimento, F. D. S., Sousa, Y. M., Rocha, A. D. J., Ferreira, C. F., Haddad, F., & Amorim, E. P. (2020). Sources of black Sigatoka resistance in wild banana diploids. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 42.
53. Ngando, J. E., Rieux, A., Nguidjo, O., Pignolet, L., Dubois, C., Mehl, A., Zapater, M. F., Carlier, J., & de Lapeyre de Bellaire, L. (2015). A novel bioassay to monitor fungicide sensitivity in *Mycosphaerella fijiensis*. *Pest management science*, 71(3), 441–451. <https://doi.org/10.1002/ps.3825>
54. Nyine, M., Uwimana, B., Swennen, R., Batte, M., Brown, A., Christelová, P., Hřibová, E., Lorenzen, J., & Doležel, J. (2017). Trait variation and genetic diversity in a banana genomic selection training population. *PloS one*, 12(6), e0178734. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178734>
55. Ortiz, Á. M. M., & Zapata, J. C. Evaluación in vitro de Inductores de Resistencia sobre *Mycosphaerella fijiensis* Morelet In vitro Evaluation of Inductors of Resistance on *Mycosphaerella fijiensis* Morelet.
56. Passo Tsamo, C. V., Herent, M. F., Tomekpe, K., Happi Emaga, T., Quetin-Leclercq, J., Rogez, H., Larondelle, Y., & Andre, C. (2015). Phenolic profiling in the pulp and peel of nine plantain cultivars (*Musa* sp.). *Food chemistry*, 167, 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.06.095>
57. Passos, M. A., de Oliveira Cruz, V., Emediato, F. L., de Camargo Teixeira, C., Souza, M. T., Jr, Matsumoto, T., Rennó Azevedo, V. C., Ferreira, C. F., Amorim, E. P., de Alencar Figueiredo, L. F., Martins, N. F., de Jesus Barbosa Cavalcante, M., Baurens, F. C., da Silva, O. B., Jr, Pappas, G. J., Jr, Pignolet, L., Abadie, C., Ciampi, A. Y., Piffanelli, P., & Miller, R. N. (2012). Development of expressed sequence tag and expressed sequence tag-simple sequence repeat marker resources for *Musa acuminata*. *AoB PLANTS*, 2012, pls030. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls030>
58. Ploetz, R. C., Kema, G. H., & Ma, L. J. (2015). Impact of diseases on export and smallholder production of banana. *Annual review of phytopathology*, 53, 269–288. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120305>
59. PLOS Genetics Staff (2016). Correction: Combating a Global Threat to a Clonal Crop: Banana Black Sigatoka Pathogen *Pseudocercospora fijiensis* (Synonym *Mycosphaerella fijiensis*) Genomes Reveal Clues for Disease Control. *PLoS genetics*, 12(10), e1006365. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006365>
60. Poeydebat, C., Carval, D., Tixier, P., Daribo, M. O., & De Bellaire, L. L. (2018). Ecological Regulation of Black Leaf Streak Disease Driven by Plant Richness in Banana Agroecosystems. *Phytopathology*, 108(10), 1184–1195. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-17-0402-R>
61. Queiroz, C. B., Miranda, E. C., Hanada, R. E., Sousa, N. R., Gasparotto, L., Soares, M. A., & Silva, G. F. (2013). Distribution of mating-type alleles and M13 PCR markers in the black leaf spot fungus *Mycosphaerella fijiensis* of bananas in Brazil. *Genetics and molecular research : GMR*, 12(1), 443–452. <https://doi.org/10.4238/2013.February.8.9>
62. Ramos, J. B., Bragança, C., Rocha, L. S., Oliveira, A., Cordeiro, Z., & Haddad, F. (2018). First Report of Black Sigatoka of Banana Caused by *Mycosphaerella fijiensis* in Bahia, Brazil. *Plant disease*, PDIS12171998PDN. Advance online publication. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-17-1998-PDN>
63. Ravigné, V., Lemesle, V., Walter, A., Mailleret, L., & Hamelin, F. M. (2017). Mate Limitation in Fungal Plant Parasites Can Lead to Cyclic Epidemics in Perennial Host Populations. *Bulletin of mathematical biology*, 79(3), 430–447. <https://doi.org/10.1007/s11538-016-0240-7>
64. Rieux, A., Halkett, F., de Lapeyre de Bellaire, L., Zapater, M. F., Rousset, F., Ravigne, V., & Carlier, J. (2011). Inferences on pathogenic fungus population structures from microsatellite data: new insights from spatial genetics approaches. *Molecular ecology*, 20(8), 1661–1674. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05053.x>
65. Rieux, A., Lenormand, T., Carlier, J., de Lapeyre de Bellaire, L., & Ravigné, V. (2013). Using neutral cline decay to estimate contemporary dispersal: a generic tool and its application to a major crop pathogen. *Ecology letters*, 16(6), 721–730. <https://doi.org/10.1111/ele.12090>

66. Rieux, A., Soubeyrand, S., Bonnot, F., Klein, E. K., Ngando, J. E., Mehl, A., Ravigne, V., Carlier, J., & de Lapeyre de Bellaire, L. (2014). Long-distance wind-dispersal of spores in a fungal plant pathogen: estimation of anisotropic dispersal kernels from an extensive field experiment. *PloS one*, 9(8), e103225. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103225>
67. Robert, S., Ravigne, V., Zapater, M. F., Abadie, C., & Carlier, J. (2012). Contrasting introduction scenarios among continents in the worldwide invasion of the banana fungal pathogen *Mycosphaerella fijiensis*. *Molecular ecology*, 21(5), 1098–1114. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05432.x>
68. Saraiva, L., Castelan, F. P., Shitakubo, R., Hassimotto, N. M., Purgatto, E., Chillet, M., & Cordenunsi, B. R. (2013). Black leaf streak disease affects starch metabolism in banana fruit. *Journal of agricultural and food chemistry*, 61(23), 5582–5589. <https://doi.org/10.1021/jf400481c>
69. Saville, A., Charles, M., Chavan, S., Muñoz, M., Gómez-Alpizar, L., & Ristaino, J. B. (2017). Population Structure of *Pseudocercospora fijiensis* in Costa Rica Reveals Shared Haplotype Diversity with Southeast Asian Populations. *Phytopathology*, 107(12), 1541–1548. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-17-0045-R>
70. Silva, G. F., Paixão, R. D., Queiroz, C. B., Santana, M. F., Souza, A., Sousa, N. R., Hanada, R. E., & Gasparotto, L. (2014). Genetic diversity of *Mycosphaerella fijiensis* in Brazil analyzed using an ERIC-PCR marker. *Genetics and molecular research : GMR*, 13(3), 7698–7707. <https://doi.org/10.4238/2014.September.26.7>
71. Silva, G. F., Santos, V. S., Sousa, N. R., Hanada, R. E., & Gasparotto, L. (2016). Virulence and genetic diversity among isolates of *Mycosphaerella fijiensis* in two regions of Brazil. *Genetics and molecular research : GMR*, 15(2), 10.4238/gmr.15027797. <https://doi.org/10.4238/gmr.15027797>
72. Siqueira, C. L., Almeida, H. J. D., Serpa, M. F. P., Batista, P. S. C., & Mizobutsi, G. P. (2017). Modified atmosphere together with refrigeration in the conservation of bananas resistant to black Sigatoka1. *Revista Ciência Agronômica*, 48, 614-624.
73. Ugarte Fajardo, J., Bayona Andrade, O., Criollo Bonilla, R., Cevallos-Cevallos, J., Mariduena-Zavala, M., Ochoa Donoso, D., & Vicente Villardón, J. L. (2020). Early detection of black Sigatoka in banana leaves using hyperspectral images. *Applications in plant sciences*, 8(8), e11383. <https://doi.org/10.1002/aps3.11383>
74. Villegas-Escobar, V., Ceballos, I., Mira, J. J., Argel, L. E., Orduz Peralta, S., & Romero-Tabarez, M. (2013). Fengycin C produced by *Bacillus subtilis* EA-CB0015. *Journal of natural products*, 76(4), 503–509. <https://doi.org/10.1021/np300574v>
75. Yonow, T., Ramirez-Villegas, J., Abadie, C., Darnell, R. E., Ota, N., & Kriticós, D. J. (2019). Black Sigatoka in bananas: Ecoclimatic suitability and disease pressure assessments. *PloS one*, 14(8), e0220601. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220601>
76. Zapata, C. G., Paladines, A. K., Leon, A., & Ramirez, D. X. (2021, September). Characterization of the Endophytic Microbiome in Banana Leaf and Its Variation in the Presence of Black Sigatoka (*Pseudocercospora fijiensis*) Under Organic and Conventional Management. In *HORTSCIENCE* (Vol. 56, No. 9, pp. S135-S135). 113 S WEST ST, STE 200, ALEXANDRIA, VA 22314-2851 USA: AMER SOC HORTICULTURAL SCIENCE.
77. Zawedde, B. M., Kwehangana, M., & Oloka, H. K. (2018). Readiness for Environmental Release of Genetically Engineered (GE) Plants in Uganda. *Frontiers in bioengineering and biotechnology*, 6, 152. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2018.00152>

C. Análisis y extracción de información de los artículos

Tabla de artículos incluidos. Las primeras columnas muestran el nombre de los autores, el año de publicación y el título del artículo. BD: Base de datos consultada (P: PubMed, M: S: G:). P.1: Pregunta 1 (EG: Expresión génica, B: biocontrol, TG: transformación genética; SG: silenciamiento génico; ES: bioestimulación; MM: marcadores moleculares; DM: Diagnóstico molecular). P.2: Pregunta 2 (BVPa: Bases de la virulencia del patógeno; CVPa: Control de la virulencia del patógeno; IP-P: interacción planta-patógeno; BRPL: Bases de la resistencia de la planta; ADPa: aplicación al diagnóstico del patógeno). P.3-6: Pregunta 3-6.

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Amarillas et al. 2020	First Draft Genome Sequence Resource of a Strain of <i>Pseudocercospora fijiensis</i> Isolated in North America.	P	EG	BVPa	No se realizaron bioensayos Analizaron por medio de herramientas bioinformáticas el genoma y predijeron enzimas codificantes, y el papel que juegan en la resistencia del patógeno.	Hongo	MEX	1 Instituto de Investigación Lightbourn, A. C., México 2 Universidad Autónoma de Sinaloa.
Arango Isaza et al. 2016	Combating a Global Threat to a Clonal Crop: Banana Black Sigatoka Pathogen <i>Pseudocercospora fijiensis</i> (Synonym <i>Mycosphaerella fijiensis</i>) Genomes Reveal Clues for Disease Control.	P	EG	BVPa	Invernadero, planta-hongo Mediante secuenciación, exploraron la diversidad genética de <i>P. fijiensis</i> e identificaron un efector de virulencia capaz de desencadenar la respuesta hipersensible en hojas de plátano. Realizaron experimentos de infiltración de la proteína efectora purificada PfAVR4	Calcutta-4. Grand Naine.	COL NLD USA FRA BRA CRI CAN IRN GRB CHE	Universidad Nacional de Colombia. Universidad e Investigación de Wageningen Universidad de Purdue. Instituto Conjunto del Genoma del Departamento de Energía, Estados Unidos CIRAD, UMR BGPI, Montpellier, Francia. USDA-Servicio de Investigación Agrícola, Estados Unidos 8 Syngenta Biotechnology Inc, Estados Unidos 9 Centro Nacional de Recursos Genómicos, Estados Unidos 10 Embrapa Yuca y Fruticultura, Brasil 11 Universidad de Lavras, Brasil 12 Corporación Nacional Bananera de Costa Rica (CORBANA). 13 La universidad de British Columbia, Canadá 14 Centro Forestal Laurentian, Canadá 15 Instituto de Mejoramiento de Semillas y Plantas, Karaj, Irán. 16 Embrapa-LABEX Europa, Holanda. 17 Universidad de California. 18 CBS-KNAW Centro de diversidad fúngica, Holanda

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Arias-Londoño <i>et al.</i> 2019	Antifungal protein determination for submerged cultures of the medicinal mushroom <i>Ganoderma lucidum</i> (Ganodermataceae) with activity over the phytopathogen fungus <i>Mycosphaerella fijiensis</i> (Mycosphaerellaceae)	S	B	CVPa	In vitro, solo hongo Extractos proteicos obtenidos de <i>Ganoderma lucidum</i> se probaron contra <i>Mycosphaerella fijiensis</i>	Hongo	COL	1 Universidad de Antioquia, Colombia 2 Centro de Investigaciones del Banano (CENIBANANO)-AUGURA.
Becker <i>et al.</i> 2021	Incorporation of microorganisms to reduce chemical fungicide usage in black sigatoka control programs in Costa Rica by use of biological fungicides.	M	B	CVPa	Campo, planta-hongo Sobre las plantas se aplicaron tratamientos con esporas de <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Trichoderma harzianum</i> y un extracto de <i>Saccharomyces cerevisiae</i> , combinados con fungicidas químicos. Encontraron efectos positivos que permiten reducir el uso de compuestos químicos.	Grand Naine	CRI USA	1 Universidad de Costa Rica. 2 Centro de Nutrigenómica Animal y Nutrición Animal Aplicada, Estados Unidos 3 Universidad del Estado de Pensilvania, Estados Unidos
Burgos-Canul <i>et al.</i> 2019	The cell wall proteome from two strains of <i>Pseudocercospora fijiensis</i> with differences in virulence.	P	EG	BVPa	In vitro, planta-hongo Cultivaron <i>in vitro</i> las cepas Oz2b y C1233 de <i>P. fijiensis</i> , para identificar, cuantificar y comparar la producción de proteínas de ambas cepas.	Hongo	MEX CAN	1 Centro de Investigación Científica de Yucatán 2 Universidad de Ottawa 3 Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica
Castillo <i>et al.</i> 2016	Antifungal performance of extracellular chitinases and culture supernatants of <i>Streptomyces galilaeus</i> CFFSUR-B12 against <i>Mycosphaerella fijiensis</i> Morelet.	P	B	CVPa	In vitro, solo hongo Cultivaron <i>P. fijiensis in vitro</i> y aplicaron <i>Streptomyces galilaeus</i> CFFSUR-B12 para medir su capacidad antifúngica. Midieron la inhibición de las ascosporas y la elongación del tubo germinativo	Grand Nain	MEX	1 El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), México 2 UNAM

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Castro <i>et al.</i> 2015	Efecto de una cepa ecuatoriana de <i>Trichoderma harzianum</i> Rifai como antagonista de <i>Mycosphaerella fijiensis</i> Morelet en condiciones de cultivo doméstico	S	B	CVPa	Invernadero, planta-hongo Inocularon plantas con <i>Trichoderma harzianum</i> Rifai, y determinaron la capacidad antagonista por monitoreo y desarrollo de los síntomas.	Williams	ECU CUB	1 Escuela Superior Politécnica de Chimborazo (ESPOCH), Ecuador 2 Universidad Central Marta Abreu de Las Villas, Cuba
Cavero <i>et al.</i> 2015	Biological control of banana black Sigatoka disease with <i>Trichoderma</i>	S	B	CVPa	Campo, planta-hongo Aislaron 29 cepas de <i>trichoderma spp.</i> de selos Brasileños, e infectaron plantas en campo para medir su capacidad antagonista e identificar la cepa con mayor resultado de antagonismo.	Prata Anã	BRA	1 Instituto Nacional de Investigaciones de la Amazonia (INPA), Brasil 2 Embrapa Amazonia Occidental, Brasil 3 Universidad Federal de Lavras (UFLA), Brasil
Ceballos <i>et al.</i> 2012	Cultivable bacteria populations associated with leaves of banana and plantain plants and their antagonistic activity against <i>Mycosphaerella fijiensis</i> .	P	B	CVPa	In vitro, planta-hongo Aislaron de 3 cultivares diferentes bacterias aerobias formadoras de endosporas, y midieron su capacidad antagonica contra <i>p. fijiensis</i> en laboratorio. Combate de la virulencia. Capacidad antifúngica de bacterias aisladas, de cultivo de plátanos y bananos contra <i>p. fijiensis</i>	Grand Nain Valeri Harton(macho)	COL	1 Universidad EAFIT, Colombia 2 Centro de Investigaciones del Banano-AUGURA, Colombia 3 Universidad Nacional de Colombia.
Chávez-Navarrete <i>et al.</i> 2019	Dataset of suppression subtractive hybridization libraries of banana-bioestimulant- <i>Pseudocercospora fijiensis</i> molecular interaction.	P	EG BS	IP-P	Invernadero, planta-hongo Se infectaron plantas en invernadero , y se trataron con bioestimulante, para posteriormente obtener información genética de la interacción planta-patogeno, con y sin el bioestimulante.	Williams.	ECU	Universidad Politécnica ESPOL, Ecuador

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Chí Manzanero <i>et al.</i> 2021	Analysis of <i>Pseudocercospora fijiensis</i> genes upregulated during early interaction with <i>Musa acuminata</i> (var. Dwarf Cavendish)	M	EG	BVPa	Invernadero, planta-hongo Infectaron hojas de plantulas, para posteriormente caracterizar e identificar genes involucrados en la etapa biotrófica de la infección de <i>M. fijiensis</i> .	Dwarf Cavendish	MEX	1 Centro de Investigación Científica de Yucatán
Chong <i>et al.</i> 2019	Pfcyp51 exclusively determines reduced sensitivity to 14 α -demethylase inhibitor fungicides in the banana black Sigatoka pathogen <i>Pseudocercospora fijiensis</i> .	P	MM	BVPa	In vitro, planta-hongo Se llevó a cabo el mapeo e identificación del marcador molecular Pfcyp51 a través de cruces de hongos sensibles y no sensibles a fungicidas, logrando identificar en las sensibles a dicho gen como elemento único y común.	Cavendish Grand Naine.	ECU NLD COL	1 Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Ecuador 2 Universidad e Investigación de Wageningen, Holanda 3 Universidad Nacional de Colombia
Chong <i>et al.</i> 2021	A world-wide analysis of reduced sensitivity to DMI fungicides in the banana pathogen <i>Pseudocercospora fijiensis</i> .	P	EG	BVPa	In vitro, solo hongo Se aisló y confirmó <i>P. fijiensis</i> por secuenciación. Las mutaciones de Pfcyp51 de las cepas resistentes, se identificaron por PCR. Y se compararon inserciones y elementos repetidos en la región de Pfcyp51, con cepas silvestres	Cavendish	ECU NLD CMR FRA COL USA CRI CHE	1 Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Ecuador 2 Universidad e Investigación de Wageningen 3 Unidad de Investigación de Sistemas de Producción Sostenible, Cameroon 4. UPR GECCO, Francia 5 Universidad Nacional de Colombia. 7 Universidad de Investigación de Wageningen, Holanda 8 Universidad de California, Estados Unidos 9 Universidad de Utrecht, Holanda 10 Corporación Bananera Nacional Costa Rica (CORBANA S.A.). 11 Centro médico de la Universidad de Radboud Nijmegen, Holanda 12 Universidad de Montpellier, Francia 13 Centro de Biodiversidad Fúngica CBS-KNAW, Holanda 14 CIRAD, Montpellier Francia

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Chuc-Uc <i>et al.</i> 2011	The in vitro secretome of <i>Mycosphaerella fijiensis</i> induces cell death in banana leaves.	P	EG	BVPa	Invernadero, planta-hongo Cultivaron <i>in vitro</i> el hongo <i>P. fijiensis</i> ., obtuvieron y caracterizaron su secretoma y midieron actividad enzimática. Probaron la actividad necrótica del secretoma en hojas de plantas y midieron área necrosada.	Grand Nain M. balbisiana	MEX	1 Centro de Investigación Científica de Yucatán AC.
Cruz-Martín <i>et al.</i> 2018	Effect of <i>Bacillus pumilus</i> CCIBP-C5 on Musa- <i>Pseudocercospora fijiensis</i> interaction.	P	EG B	CVPa	Invernadero, planta-hongo Se infectaron plantas, se observó el desarrollo de la enfermedad y se cuantificó la biomasa fúngica, para determinar la capacidad antifúngica de filtrados de cultivos de <i>B. pumilus</i>	Grand Nain.	CUB	1 Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas, Cuba
Díaz-Trujillo <i>et al.</i> 2018	A new mechanism for reduced sensitivity to demethylation-inhibitor fungicides in the fungal banana black Sigatoka pathogen <i>Pseudocercospora fijiensis</i> .	P	EG TG	BVPa	In vitro, solo hongo Se evaluó una nueva causa de resistencia de <i>P. fijiensis</i> a los fungicidas químicos, identificaron repeticiones en el promotor y mutaciones en la región del gen desmetilasa y demostraron su importancia mediante transformación del hongo.	Hongo	NLD ECU USA CRI CHE COL	1 Universidad e Investigación de Wageningen, Holanda 2 Escuela Superior Politécnica del Litoral, Ecuador 3 Universidad de California, Estados Unidos 4 Instituto de Ecología de los Países Bajos 5 Corporación Nacional Bananera de Costa Rica 6 Syngenta Protección de cultivos Münchwilen AG, Suiza 7 Universidad Nacional de Colombia
Escobar-Tovar 2015a	Comparative analysis of the in vitro and in planta secretomes from <i>Mycosphaerella fijiensis</i> isolates.	P	EG	IP-P	Cámara de crecimiento, planta-hongo Cultivaron <i>in vitro</i> el hongo <i>P. fijiensis</i> , obtuvieron y caracterizaron su secretoma y midieron actividad enzimática.	Grand Naine M. acuminata 'Yangambi Km 5'	MEX CRI	1 IPN. 2 Corporación Bananera Nacional de Costa Rica.

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Escobar-Tovar <i>et al.</i> , 2015b	Efficient transformation of <i>Mycosphaerella fijiensis</i> by underwater shock waves.	P	TG	BVPa	In vitro, planta-hongo modificaron conidios de <i>P. fijiensis</i> por medio de ondas de choques submarinas y confirmaron la transformación por medio de PCR.	Hongo	MEX CRI	1 IPN. 2 UNAM. 3 Corporación Bananera Nacional Costa Rica. 4 Instituto Tecnológico de Mérida, México
Gbongue <i>et al.</i> 2019	Increased Silicon Acquisition in Bananas Colonized by <i>Rhizophagus irregularis</i> MUCL 41833 Reduces the Incidence of <i>Pseudocercospora fijiensis</i> .	P	B	CVPa	Cámara de crecimiento, planta-hongo Se realizó un experimento en macetas para comparar los síntomas de sigatoka negra, en hojas de plantas de banano crecidas en sustrato agregado con AMF <i>Rhizophagus irregularis</i> MUCL 41833.	Grand Nain	CIV BEL	1 Instituto Politécnico Nacional Felix Houphouët-Boigny, Costa de Marfil 2 universidad catolica de Louvain, Bélgica
González-Jaramillo <i>et al.</i> 2017	Antimycotic activity of fengycin C biosurfactant and its interaction with phosphatidylcholine model membranes.	P	B	CVPa	In vitro, planta-hongo Extractos bacterianos obtenidos de Bacillus se emplearon para medir su efecto sobre el crecimiento del hongo <i>Mycosphaerella fijiensis</i> .	Hongo	COL ESP	1 Universidad EAFIT, Colombia 2 Universidad de Murcia, España
Gutiérrez-Román <i>et al.</i> 2015	Antifungal activity of <i>Serratia marcescens</i> CFFSUR-B2 purified chitinolytic enzymes and prodigiosin against <i>Mycosphaerella fijiensis</i> , causal agent of black Sigatoka in banana (<i>Musa spp.</i>)	G	B	CVPa	In vitro, solo hongo Se realizaron ensayos en los que se observaron los defectos en la germinación de esporas y desarrollo del tubo germinal al microscopio. Se evaluó el efecto de enzimas de origen bacteriano (<i>Serratia marcescens</i>) sobre <i>Mycosphaerella</i> .	Hongo	MEX	1 El Colegio de la Frontera Sur, México 2 UNAM, México
Kantún-Moreno <i>et al.</i> 2013	Genome-wide in silico identification of GPI proteins in <i>Mycosphaerella fijiensis</i> and transcriptional analysis of two GPI-anchored β -1,3-glucanosyltransferases.	P	EG	BVPa	In vitro, planta-hongo Se evaluaron los roles de patogenidad en diferentes tiempos de inoculación, y se cuantificó la biomasa fúngica por RT-PCR.	Grand Nain.	MEX	1 Centro de Investigación Científica de Yucatán.

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Kovács <i>et al.</i> 2013	Expression of a rice chitinase gene in transgenic banana ('Gros Michel', AAA genome group) confers resistance to black leaf streak disease.	P	TG	BRPL	In vitro, planta-hongo Transformaron cultivos en suspensión celular altamente embriogénicos y regenerables, que portan el gen quitinasa de arroz de clase I rcc2 o rcc3, lo caracterizaron y la analizaron la resistencia de las líneas transgénicas mediante un ensayo de disco de hoja optimizado (LDA).	Gros michel Yangambi Km5 Calcuta 4	BEL HUN UGA RWA	<ol style="list-style-type: none"> 1 Laboratorio de Mejoramiento de Cultivos Tropicales, Bélgica 2 Departamento de Biología de Células Vegetales, Centro de Agricultura, Hungría 3 Laboratorios Nacionales de Investigación Agrícola, Uganda. 4 Cooperación Técnica Belga (BTC-CTB), Ruanda 5 Interleuven, Asociación Intermunicipal, Belgica
Luna-Moreno <i>et al.</i> 2019	Early Detection of the Fungal Banana Black Sigatoka Pathogen <i>Pseudocercospora fijiensis</i> by an SPR Immunosensor Method.	P	DM	ADPa	No se realizaron bioensayos Se desarrolló un inmunosensor SPR de alta sensibilidad para detectar a través de anticuerpos, la presencia de una proteína, HF1 glycosylphosphatidylinositol (GPI) de <i>P. fijiensis</i> , en muestras reales de extractos de hojas en etapas tempranas de la enfermedad.	Grand Nain.	MEX	<ol style="list-style-type: none"> 1 Centro de Investigaciones en Óptica AC, México 2 Universidad Tecnológica de León. 3 Centro de Investigación Científica de Yucatán. 4 Universidad Autónoma de Nuevo León.
Macedo-Raygoza <i>et al.</i> 2019	<i>Enterobacter cloacae</i> , an Endophyte That Establishes a Nutrient-Transfer Symbiosis With Banana Plants and Protects Against the Black Sigatoka Pathogen.	P	B	CVPa	In vitro, solo hongo Se evaluó la capacidad antagonista de <i>E. cloacae</i> y <i>K. pneumoniae</i> sobre cepas de <i>P. fijiensis</i> resistentes y no resistentes a fungicidas. Se midieron diámetros de colonia y se calculó porcentaje de inhibición.	Cavendish Grand Naine.	MEX BRA USA	<ol style="list-style-type: none"> 1 Universidad Autónoma de Baja California. 2 Universidad Autónoma de Guadalajara. 3 Universidad de Sao Paulo, Brasil. 4 Universidad de Franca, Brasil. 5 Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. 6 Universidad Estatal de Nueva Jersey.
Marcano <i>et al.</i> 2016	Assessment of bacterial populations associated with banana tree roots and development of successful plant probiotics for banana crop.	M	B	CVPa	Campo, planta-hongo Aislaron bacterias asociadas a las raíces de banano y las identificaron, y posteriormente evaluaron su capacidad como probióticos vegetales	Dwarf Cavendish	DOM ESP	<ol style="list-style-type: none"> 1 Universidad Autónoma de Santo Domingo, República Dominicana 2 Universidad de Valladolid, España 3 Universidad de León, España

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Mumbanza <i>et al.</i> 2013	<i>In vitro</i> antifungal activity of synthetic dsRNA molecules against two pathogens of banana, <i>Fusarium oxysporum f. sp. cubense</i> and <i>Mycosphaerella fijiensis</i> .	P	SG	CVPa	In vitro, solo hongo Probaron la capacidad antifúngica de los dsRNA mediante la reducción de número de colonias.	Hongo	UGA USA	1 Organización Nacional de Investigación Agrícola, Uganda 2 Venganza, Inc, Estados Unidos
Noar <i>et al.</i> 2019a	A novel polyketide synthase gene cluster in the plant pathogenic fungus <i>Pseudocercospora fijiensis</i> .	P	EG TG	BVPa	Cámara de crecimiento, planta-hongo Obtuvieron información de transcripción genética del grupo PKS8-1. infectaron plantas con cepas sobrexpresadas con el gen PKS8-, y midieron daños en las hojas para medir patogenicidad y expresión del grupo de genes PKS8-1.	Grand Nain.	USA	1 Universidad Estatal de Carolina del Norte.
Noar <i>et al.</i> 2019b	A polyketide synthase gene cluster associated with the sexual reproductive cycle of the banana pathogen, <i>Pseudocercospora fijiensis</i> .	P	EG TG	BVPa	Cámara de crecimiento, planta-hongo Analizaron el transcriptoma, identificando a los genes Hybrid8:3 y PKS4. Transformaron a <i>P. fijiensis</i> con una construcción del promotor de PKS4 fusionada a un gen reportero. Además generaron una mutante de disrupción de PKS84.	Hongo.	USA	1 Universidad Estatal de Carolina del Norte.

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Noar y Daub, 2016a	Bioinformatics Prediction of Polyketide Synthase Gene Clusters from <i>Mycosphaerella fijiensis</i> .	P	EG	BVPa	Cámara de crecimiento, planta-hongo Predicciones bioinformáticas para identificar posibles grupos de compuestos e identificar posible papel en la patogenicidad, mediante ensayo de expresión en tejidos de hojas infectadas en comparación con la expresión durante el crecimiento saprofito en medio.	Grand Nain	USA	1 Universidad Estatal de Carolina del Norte
Noar y Daub, 2016b	Transcriptome sequencing of <i>Mycosphaerella fijiensis</i> during association with <i>Musa acuminata</i> reveals candidate pathogenicity genes.	P	EG	BVPa	Cámara de crecimiento, planta-hongo Se realizó el análisis del transcriptoma y se predijeron las funciones de los genes expresados diferencialmente mediante la identificación de dominios conservados.	Grand Nain.	USA	1 Universidad Estatal de Carolina del Norte.
Onyilo <i>et al.</i> 2017	<i>Agrobacterium tumefaciens</i> -Mediated Transformation of <i>Pseudocercospora fijiensis</i> to Determine the Role of Pfhog1 in Osmotic Stress Regulation and Virulence Modulation.	P	TG SG	BVPa	Invernadero, planta-hongo Exploraron la regulación del estrés osmótico y las funciones de patogenicidad de Pfhog1 en <i>P. fijiensis</i> mediante el silenciamiento del gen objetivo mediante la técnica de ARNi.	Nakitembe.	UGA KEN USA	1 Laboratorios Nacionales de Investigación Agrícola, Kampala, Uganda.. 2 Universidad de Makerere, Kampala, Uganda. 3 Instituto Internacional de Agricultura Tropical, Kenia 4 Universidad de California

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Onyilo <i>et al.</i> 2018	Silencing of the Mitogen-Activated Protein Kinases (MAPK) Fus3 and Slt2 in <i>Pseudocercospora fijiensis</i> Reduces Growth and Virulence on Host Plants.	P	SG TG	BVPa	Cámara de crecimiento, planta-hongo Se usaron cepas de <i>P. fijiensis</i> silvestre y transformadas con una construcción para silenciar a los genes de virulencias Slt3 y Fus3. Se infectaron hojas de plantas, y se observó la progresión de los síntomas	Nakitembe.	KEN UGA USA	1 Instituto internacional de agricultura tropical , Kenia. 2 Universidad de Makerere, Kampala, Uganda. 3 Laboratorios Nacionales de Investigación Agrícola, Uganda. 4 Universidad de California
Portal <i>et al.</i> 2011	Analysis of expressed sequence tags derived from a compatible <i>Mycosphaerella fijiensis</i> -banana interaction.	P	EG	IP-P	Invernadero, planta-hongo identificaron genes y proteínas predichas, candidatos en la interacción planta-patogeno.	Grand Nain.	CUB BEL	Universidad Central Marta Abreu de Las Villas, Cuba 2 Universidad de Ghent, Bélgica
Portal <i>et al.</i> 2020	Molecular studies on the Musa spp.- <i>Pseudocercospora fijiensis</i> interaction	S	EG	IP-P	Invernadero, planta-hongo Inocularon con <i>P. fijiensis</i> plantas de ambos cultivares, se obtuvieron bibliotecas de cDNA y se aislaron genes relacionados con la defensa, actividad antioxidante, y rutas del ácido jasmónico/etileno y fenilpropanoides.	Calcutta-4. Grand Nain.	CUB BEL	1 Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas, Cuba 2 Universidad de Gante, Bélgica
Rodríguez <i>et al.</i> 2016	Defense Gene Expression Associated with Biotrophic Phase of <i>Mycosphaerella fijiensis</i> M. Morelet Infection in Banana.	P	EG	BRPL	Cámara de crecimiento, planta-hongo Inocularon plantas y midieron la diferencia de la expresión de 12 genes de defensa entre una variedad y otra.	Calcutta-4. Williams.	COL NLD	1 Universidad Nacional De Colombia 3 centro de investigacion internacional de plantas BV, Holanda.

Autores y año	Título del artículo	BD	P. 1	P. 2	P. 3	P. 4	P. 5	P. 6
Sánchez Timm <i>et al.</i> 2016	Identification of Differentially-Expressed Genes in Response to <i>Mycosphaerella fijiensis</i> in the Resistant Musa Accession 'Calcutta-4' Using Suppression Subtractive Hybridization.	P	EG	BRPL	Invernadero, planta-hongo Identificaron genes candidatos en la interacción planta-patógeno, en diferentes tiempos de inoculación y analizaron su expresión	Calcutta-4. Williams.	ECU	1 Escuela Superior Politécnica del Litoral, ESPOL, Ecuador
Stergiopoulos <i>et al.</i> 2014	Positive selection and intragenic recombination contribute to high allelic diversity in effector genes of <i>Mycosphaerella fijiensis</i> , causal agent of the black leaf streak disease of banana.	P	EG	BVPa	No se realizaron bioensayos con plantas de plátano Realizaron ensayos de coexpresión transitoria con 4 genes efectores y genes de resistencia para medir la capacidad de evadir la resistencia.	Hongo	USA NLD	1 Universidad de California Davis. 2 Universidad y Centro de Investigación de Wageningen. 3 Centro de Genómica de Biosistemas, Holanda 4 centro de investigación internacional de plantas BV, Holanda
Thomas <i>et al.</i> 2021	A polyketide synthase gene cluster required for pathogenicity of <i>Pseudocercospora fijiensis</i> on banana.	P	EG TG SG	BVPa	Cámara de crecimiento, planta-hongo La línea silvestre, vector vacío y mutantes de silenciamiento de los genes PKS8-2 y PKS10-2, se usaron para inocular plantas de banano Grand Nain. Se midió la severidad de las lesiones y el área necrótica.	Grand Nain.	USA	1 Universidad Estatal de Carolina del Norte
Vishnevetsky <i>et al.</i> 2011	Improved tolerance toward fungal diseases in transgenic Cavendish banana (Musa spp. AAA group) cv. Grand Nain.	P	TG	BRPL	Campo, planta-hongo Transformaron callos de banano por bombardeo, expresando el gen de <i>Trichoderma harzianum</i> junto con el gen de estilbeno sintasa de uva (StSy). Seleccionaron las plantas y midieron resistencia a sigatoka negra en campo.	Grand Nain.	ISR USA CAN	1 Instituto de Ciencias de las Plantas, Israel 2 Instituto de Protección Vegetal, Israel 3 Universidad de Florida, Estados Unidos 4 Consejo de Investigación de Alberta, Canadá

D. Análisis PRISMA

Sección/Tema	Item #	Ítem de la lista de verificación	Localización del ítem en la publicación
TÍTULO			
Título	1	Biotecnología aplicada al control de la sigatoka negra (<i>Mycosphaerella fijiensis</i>) en plátano (<i>musa spp</i>): una revisión sistemática para elucidar nuevas estrategias	Pág. i
RESUMEN			
RESUMEN	2	<p><i>Mycosphaerella fijiensis</i> M. Morelet, un hongo heterotálico (se reproduce de forma sexual y asexual), y que también se conoce como <i>Pseudocercospora fijiensis</i> por su estado de reproducción asexual (M. Morelet) Deighton, es el agente causal de la enfermedad en cultivos de plátano, conocida como sigatoka negra, la cual genera los mayores daños y pérdidas económicas en todo el mundo por las limitaciones que provoca en este cultivo. La presente revisión sistemática tiene por objetivo conocer el estado actual de la investigación de nuevas estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka que no dependen del uso de fungicidas químicos, y que aprovechen los avances en el conocimiento de las bases moleculares de la interacción planta-patógeno.</p> <p>Para esto, se realizaron búsquedas metódicas de información en 3 bases de datos, PubMed, GoogleAcademics y SciELO empleando la siguiente cadena de búsqueda, "Musa" OR "banana" AND "black sigatoka" OR "Mycosphaerella fijiensis" OR "Pseudocercospora fijiensis" NOT "review" OR "tesis", encontrando un total de 114 documentos, a los cuales se agregaron manualmente 3 documentos. Después de aplicar criterios de inclusión y exclusión, se obtuvieron 40 documentos que se analizaron completamente para extraer la información requerida. Como resultado se observó que la aproximación biotecnológica más usada en los últimos 10 años es el estudio de la expresión genética. La mayoría de los estudios tienen por finalidad el conocer las bases de la virulencia del patógeno empleando ensayos <i>in vitro</i>. La variedad de plátano más estudiada es la Cavendish Grand Nain, y la investigación se centra mayormente en los Estados Unidos de América como principal colaborador, específicamente por parte de la Universidad de California. De esta manera se concluye que la biotecnología moderna para el control de la sigatoka se ha centrado en la investigación básica, y que este conocimiento acumulado es una fuente valiosa y suficiente para impulsar estrategias biotecnológicas modernas en este campo, como la transformación genética, la edición vía CRISPR-Cas9 y el silenciamiento génico.</p>	Pág. xi
INTRODUCCIÓN			
Justificación	3	La presente revisión elucida y ayuda a comprender el estado actual sobre la investigación y aplicación de estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka negra, tales como la elicitación de la respuesta de defensa, el control biológico, y la transformación, edición y silenciamiento génico.	Pág. 15
Objetivos	4	Realizar una búsqueda con el fin de obtener información actual sobre la pregunta central, ¿Cuáles son las estrategias biotecnológicas modernas que se han investigado y/o aplicado para la protección del cultivo de plátano contra la sigatoka negra?	Pág. 16
MÉTODOS			
Criterios de elegibilidad	5	Las búsquedas se realizaron sobre el título y el resumen del trabajo, con inclusión de artículos de antigüedad igual o menor a 10 años, excluyendo revisiones, resúmenes de congreso, citas y tesis.	Pág. 19
Fuentes de información	6	Las búsquedas se llevaron a cabo en tres bases de datos públicas. La primera es PubMed (https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/), con la que se obtuvo información de carácter internacional, en el idioma inglés. La segunda base de datos es Google Academics (https://scholar.google.es/schhp?hl=es), con la que se obtuvo información amplia, tanto en inglés como en español. La tercera base de datos fue SciELO (https://www.scielo.org/), con la que se buscaron artículos en español y en portugués por la importancia de América Latina en el cultivo de plátano.	Pág. 20

Sección/Tema	Item #	Ítem de la lista de verificación	Localización del ítem en la publicación
Estrategias de búsqueda	7	Para cada base de datos se utilizó el mismo string de búsqueda, solo con la diferencia de los paréntesis de agrupación, debido a la capacidad de la herramienta de "búsqueda avanzada". También se pudo delimitar el intervalo de año de publicación, facilitando la selección de artículos fuera del tiempo.	Pág. 21
Proceso de selección	8	Todos los artículos obtenidos en las búsquedas fueron seleccionados primero por título y resumen. Posteriormente los incluidos se analizaron más a fondo y se excluyeron algunos por no contar con la calidad de los criterios de inclusión, se confirmó la información por la asesora de la investigación.	Pág. 22
Proceso de extracción de los datos	9	Durante el análisis de los artículos, se recopiló la información necesaria, dando respuestas a las siguientes preguntas de investigación: 1. ¿Cuáles son las herramientas biotecnológicas modernas que se han investigado/implementado en los últimos 10 años para el control de la sigatoka? 2. ¿Cuántas estrategias se enfocan en el mejoramiento de la tolerancia en la planta, y cuántas en el combate de la patogenicidad del agente causal? 3. ¿Qué tipos de ensayos se realizan para estimar la efectividad de las estrategias biotecnológicas en el control de la sigatoka? 4. ¿Cuáles son las variedades de plátano/banano más estudiadas en la investigación de estrategias biotecnológicas para el control de la sigatoka? 5. ¿En qué regiones del mundo se concentra la investigación y el desarrollo de estrategias biotecnológicas de frontera para el control de la sigatoka? 6. ¿Cuáles son los grupos/instituciones que lideran la investigación en biotecnología moderna para el control de la sigatoka?	Pág. 24-45
Lista de datos	10a	Plantas de plátano infectadas con sigatoka Negra, <i>pseudocercospora fijiensis</i> , <i>mycosphaerella fijiensis</i> , biocontrol, silenciamiento génico, biofungicidas, expresión genética y transformación genética.	Pág. 21
	10b	Artículos de investigación primarios que contengan en el título o abstract los siguientes términos, en inglés o en español: "Musa spp." OR "banana" AND "black Sigatoka" OR "Mycosphaerella fijiensis" OR "Pseudocercospora fijiensis " AND "biological control" OR "biocontrol" OR "elicitor" OR "gene silencing" OR "genetic transformation" OR "gene edition" AND "resistance" OR "plant protection" OR "fungicide"	Pág. 25
Evaluación del riesgo de sesgo de los estudios individuales	11	Los criterios de inclusión y exclusión fueron aplicados durante la selección de los artículos.	N/A
Medidas del efecto	12	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
Métodos de síntesis	13a	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
	13b	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
	13c	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
	13d	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
	13e	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
	13f	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
Evaluación del sesgo en la publicación	14	No realizamos ningún análisis para medir el riesgo de sesgo. Solo se siguió el método antes establecido.	N/A
Evaluación de la certeza de la evidencia	15	Se siguieron los criterios de inclusión y exclusión antes establecidos.	Pág.19

Sección/Tema	Item #	Ítem de la lista de verificación	Localización del ítem en la publicación
RESULTADOS			
Selección de los estudios	16a	La búsqueda en las bases de datos dio por resultado un total de 116 artículos en un intervalo de publicación del año 2011 al 2021. Entre las bases, la mayor contribución de artículos provino de PubMed Central, con 79 artículos (69.3%), seguida de SciELO con 21 artículos (18.42%), y por último Google Academic con 14 artículos (12.28%). Adicionalmente, a los 114 artículos se agregaron manualmente 3 artículos que se encontraron citados dentro los artículos analizados, y contenían información relevante al tema pero que no se obtuvieron en la búsqueda, dando por resultado 117 registros totales	Pág. 24
	16b	La mayoría de los artículos fueron excluidos por no tener relación con el tema o no cumplían con los criterios de inclusión	Pág. 24
Características de los estudios	17	Todos los artículos incluidos en el estudio y sus características, los puede observar en los anexos	Pág. 24
Riesgo de sesgo de los estudios individuales	18	No realizamos evaluación de riesgos de sesgo.	N/A
Resultados de los estudios individuales	19	La información extraída de cada artículo seleccionado se concentró en gráficas y se describió cada una y se pueden observar desde la figura 10 a la 16	Pág. 32-45
Resultados de la síntesis	20a	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
	20b	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
	20c	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
	20d	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
Sesgos en la publicación	21	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
Certeza de la evidencia	22	No se empleó metaanálisis en el estudio.	N/A
DISCUSIÓN			
Discusión	23a	Esta revisión sistemática se determinó excluir de la búsqueda los artículos referentes al mejoramiento genético tradicional de la planta de plátano, ya que recientemente este tema fue revisado por Soares et al. (2021). Además, se excluyeron los artículos que reportaban el uso de productos vegetales para el control de la sigatoka, al considerar que esta aplicación podría llevar a la sobreexplotación de las fuentes naturales para satisfacer la demanda de extracción y obtención de los principios activos.	Pág.
	23b	La mayor parte de la investigación moderna se ha enfocado en profundizar en la biología del patógeno, lo que contrasta con la escasez de trabajos dirigidos a conocer las bases de la resistencia en la planta	Pág.52
	23c	La mayor parte de los trabajos revisados reportan ensayos realizados en ambientes cerrados, principalmente en invernaderos, cámaras de crecimiento e incubadoras (<i>in vitro</i>), y solo 4 trabajos se han realizado en condiciones de campo	Pág. 53
	23d	El uso de nuevas herramientas biotecnológicas de reciente generación que son amigables al ambiente, como la edición génica dirigida al mejoramiento de la planta, o el silenciamiento génico inducido por spray (SIGS) para el control directo y específico de la sigatoka negra	Pág. 54
OTRA INFORMACIÓN			
Registro y protocolo	24a	La revisión no se registró	
	24b	La definición del protocolo determinando el título, autores, objetivos, palabras clave, preguntas de investigación, fuentes de investigación (bases de datos a consultar), tipo de documentos, temporalidad de la información, y criterios de inclusión y exclusión. En	Pág. 18

Sección/Tema	Item #	Ítem de la lista de verificación	Localización del ítem en la publicación
		la Tabla 3 se presenta la definición para este estudio de acuerdo con el protocolo StArt	
	24c	No se modificó la información del protocolo	
Financiación	25	Esta revisión sistemática se llevó a cabo con apoyo del proyecto de Ciencia de Frontera número 552286.	
Conflicto de intereses	26	Los autores declaran que no presentan conflictos de intereses	
Disponibilidad de datos, códigos y otros materiales	27	Diagrama de flujo: https://www.prisma_statement.org/documents/PRISMA_2020_flow_diagram_new_SRs_v1.docx . Nube de palabras: https://www.nubedepalabras.es/ lista descriptiva PRISMA: http://prisma-statement.org/documents/PRISMA_2020_checklist.pdf	