

Análisis comparativo del genoma de aislados de *Dickeya* obtenidos a partir de banano con síntomas de pudrición de pseudotallo en la provincia de Los Ríos, Ecuador.

Declaración Derechos de Autor

© [2025] [JUAN FRANCISCO VILLACIS BOLAÑOS]. Todos los derechos reservados.

Ninguna parte de este trabajo puede ser reproducida, almacenada en un sistema de recuperación, o transmitida en cualquier forma o por cualquier medio, ya sea electrónico, mecánico, fotocopia, grabación, o de otro tipo, sin el permiso previo por escrito del autor.

Índice General

1. Introducción	5
2. Revisión de la literatura	7
3. Metodología	8
Tabla 1 Listado de genomas de los diferentes genomas de <i>Dickeya</i> sp.	9
4. Resultados	11
Tabla 2 Ensamblaje de Novo	11
Figura 1. Árbol filogenético	12
Tabla 3. Estadísticas basadas en la alineación	13
Tabla 4. Anotación con PGAP	14
5. Análisis de resultados	15
6. Conclusiones y Recomendaciones	29
7. Referencias	30
8. Anexos	37

Índice Tablas

Tabla 1 Listado de genomas de los diferentes genomas de <i>Dickeya</i> sp.	9
Tabla 2 Ensamblaje de Novo	11
Tabla 3. Estadísticas basadas en la alineación	13
Tabla 4. Anotación con PGAP	14

Índice Figuras

Figura 1. Árbol filogenético	12
---	----

Resumen

La podredumbre del pseudotallo de banano causado por *Dickeya fangzhondai* es una enfermedad emergente en Ecuador representa una amenaza seria a la producción de banano del país. Este estudio presenta un análisis genómico de las primeras cepas de *D. fangzhondai* obtenidas en Los Ríos, Ecuador mediante Illumina NovaSeq y un diferentes enfoques de ensamblaje, utilizando herramientas bioinformáticas los genomas presentaron una alta similitud genética, la presencia de varios sistemas de secreción y genes de virulencia, incluyendo mecanismos de motilidad, adhesión, secreción de enzimas líticas y resistencia al estrés. Estos resultados proporcionan información clave sobre los mecanismos moleculares que emplea *Dickeya fangzhondai* en banano, destacando la importancia de considerar estos factores para un programa de vigilancia y control fitosanitario en Ecuador.

Abstract

Pseudostem rot of banana caused by *Dickeya fangzhongdai* is an emerging disease in Ecuador, posing a serious threat to the country's banana production. This study provides a genomic analysis of the first *D. fangzhongdai* isolates obtained from Los Ríos, Ecuador, using Illumina NovaSeq sequencing and various genome assembly approaches. Bioinformatic analyses revealed high genetic similarity among isolates, identifying multiple secretion systems and virulence-associated genes, including mechanisms related to motility, adhesion, secretion of lytic enzymes, and stress resistance. These findings offer crucial insights into the molecular mechanisms employed by *Dickeya fangzhongdai* during banana infection, highlighting the importance of considering these factors in phytosanitary surveillance and control programs in Ecuador.

Análisis comparativo del genoma de aislados de *Dickeya* obtenidos a partir de banano con síntomas de pudrición de pseudotallo en la provincia de Los Ríos, Ecuador.

Juan F. Villacis & Francisco Flores

1. Introducción

El banano, una hierba perenne de gran tamaño perteneciente al género *Musa*, es una de las frutas más consumidas a nivel mundial, con una producción global que alcanza los 125 millones de toneladas anuales (Tuárez-García et al., 2023). Esta fruta tropical se valora por su rica composición nutricional, ya que contiene fibra dietética, almidón resistente, minerales esenciales como potasio, calcio, manganeso, magnesio y hierro, vitaminas como folato, niacina, riboflavina y B6, lo que la convierte en un alimento fundamental en muchas dietas alrededor del mundo (Tuárez-García et al., 2023).

A nivel global, el banano es el cultivo más asequible y ampliamente disponible, con más de 1000 variedades que difieren en su color, sabor y composición química, lo que lo posiciona como una pieza clave para la seguridad alimentaria mundial (Mostafa, 2021). Destaca por su alto nivel de tecnificación, que incluye riego, aplicación precisa de fertilizantes y pesticidas, y métodos de control biológico (Quiloango-Chimarro et al., 2024)

Más allá de la producción del fruto, las plantas de banano tienen múltiples aplicaciones adicionales. Sus hojas, se utilizan comúnmente para envasar alimentos, la planta sirve como materia prima en una amplia gama de productos nacionales y regionales, fortaleciendo así su relevancia en economías locales y globales (Magdama et al., 2020; Mostafa, 2021).

En el contexto de Ecuador, el banano y sus productos derivados representan el segundo producto de exportación más importante después del petróleo, es el producto agrícola económicamente más importante del país, representa el 35% del PIB agrícola del Ecuador y lo posiciona como el quinto mayor productor mundial de banano y el décimo en superficie de cosecha (Magdama et al., 2020; Quiloango-Chimarro et al., 2024; Toaza et al., 2025; Tuárez-García et al., 2023).

El cultivo de banano enfrenta múltiples amenazas debido a su uniformidad genética, siendo los cultivos dentro de la variedad Cavendish especialmente susceptibles a un amplio rango de enfermedades, como Sigatoka amarilla, raya negra de la hoja, mancha foliar de Eumusae, pecas, marchitez por *Fusarium* raza tropical 4 la cual es la amenaza más severa para la industria bananera a nivel mundial, punta abultada del banano, marchitez por *Xanthomonas*, la enfermedad de la sangre del banano, las marchiteces bacterianas Moko y podredumbre húmeda bacteriana del rizoma y pseudotallo por *Dickeya* sp. (Blomme et al., 2017; Drenth & Kema, 2021; Kema, 2024; Magdama et al., 2020). Estas enfermedades representan serias limitaciones para la producción, afectando tanto la exportación como los mercados internos de los países productores (Magdama et al., 2020). Los riesgos en el cultivo de esta planta se han intensificado debido al monocultivo, la uniformidad genética de los bananos y los cambios en las condiciones ambientales que propician la aparición de nuevos patógenos capaces de producir enfermedades en este tipo de plantas (Magdama et al., 2020; Zhang et al., 2022).

El género *Dickeya* pertenecientes a la familia Pectobacteriaceae, son bacilos Gram negativos, anaerobios facultativos, con flagelos peritricos y un tamaño de 0,5 - 1,0 μm de ancho y 1,0 - 3,0 μm de largo (Toth, Barny, Czajkowski, et al., 2021; J. Zhou et al., 2024). Estas bacterias necrotróficas son el agente causal de la podredumbre blanda bacteriana en una creciente gama de plantas de interés agrícola comercial en los que destacan el tomate, papa, arroz, maíz y banano (Alič et al., 2019; Reverchon & Nasser, 2013; Zhang et al., 2018). En 2009 este género se reportó por primera como agente causal de la podredumbre blanda bacteriana del banano en China continental, la cual se propagó rápidamente a la mayoría de las regiones productoras de banano como lo menciona (Zhang et al., 2022).

En Ecuador se reportó por primera vez plantas de banano Cavendish con una lesión de color púrpura oscuro en el pseudotallo que se extendió a todo el tejido interno, posteriormente el tejido interno se ablandó, lo que provocó la pudrición del pseudotallo con mal olor. El hallazgo se realizó en plantaciones comerciales de tres cantones Buena Fe, Valencia y Quevedo de la provincia de Los Ríos, con una incidencia que osciló entre el 2% y el 8%. Siendo el agente causal de la enfermedad la bacteria *Dickeya fangzhongdai*

como se describe en (Toaza et al., 2025) reportado por primera vez esta especie en plantas de banano. El pseudotallo representa una fracción significativa de la biomasa de la planta, alcanzando alturas de entre 6 - 7,6 metros y sosteniendo frutos, flores y hojas. Tras la cosecha, suelen dejarse en el suelo de la plantación o se somete a quema (Mostafa, 2021).

En este estudio se busca explorar el genoma de aislados de *Dickeya* obtenidos de tejido sintomático de plantas de banano con pudrición del pseudotallo en la provincia de Los Ríos, Ecuador reportado por (Toaza et al., 2025), mediante el ensamblaje y la anotación de las secuencias. Además, se determinará la identidad filogenómica de estas cepas mediante comparación con un genoma de referencia, identificando genes vinculados con la patogenicidad mediante genética comparativa con otras especies bacterianas asociadas a la enfermedad en plantas, con la finalidad de conocer más sobre una amenaza emergente que pone en riesgo a las plantas de banano en Ecuador.

2. Revisión de la literatura

Las bacterias del género *Dickeya* constituyen fitopatógenos necrotróficos importantes debido a su capacidad para infectar una amplia gama de hospedantes vegetales y su extensa distribución geográfica mundial (Hugouvieux-Cotte-Pattat et al., 2020). Son organismos Gram negativos con forma de bastón, facultativamente anaeróbicos, móviles por medio de flagelos peritricos, y con un tamaño de 0.5–1.0 µm de ancho y 1.0–3.0 µm de largo (DeLude et al., 2022). Anteriormente clasificadas dentro del género *Erwinia*, actualmente forman parte de la familia Pectobacteriaceae, destacándose como patógenos que inducen pudrición blanda en tejidos vegetales mediante la producción masiva de enzimas bacterianas, especialmente pectato liasas, capaces de licuar los tejidos vegetales (DeLude et al., 2022; Hugouvieux-Cotte-Pattat et al., 2020).

Inicialmente se describieron seis especies dentro del género *Dickeya* (DeLude et al., 2022), pero estudios recientes han reconocido hasta 12 especies diferentes (Boluk et al., 2021), aunque algunas fuentes refieren la existencia de 10 especies patógenas aisladas tanto de plantas enfermas como de fuentes acuáticas (DeLude et al., 2022). Estas bacterias presentan una gran variedad de hospedantes vegetales, afectando diversos cultivos agrícolas, plantas ornamentales y vegetales en regiones tropicales, subtropicales y templadas (DeLude et al., 2022). Entre los síntomas más frecuentes causados por *Dickeya* se destacan marchitez, pierna negra (blackleg) y pudrición blanda, esta última

caracterizada por la licuefacción de los tejidos vegetales (Alič et al., 2018; DeLude et al., 2022). Particularmente, la especie *Dickeya fangzhongdai* también es responsable de causar canchales con exudados o sangrado en árboles frutales como el peral (DeLude et al., 2022).

Dickeya está considerado entre los diez patógenos bacterianos más importantes en patología molecular de plantas, debido principalmente a las consecuencias económicas que conlleva su infección (Boluk et al., 2021). En banano (*Musa* spp.), las especies más frecuentemente reportadas como causantes naturales de pudrición blanda son *Dickeya zae* y *Dickeya dadantii* (Boluk et al., 2021), aunque también se ha reportado la infección por *Dickeya paradisiaca* (Blomme et al., 2017). Más recientemente, la especie *Dickeya fangzhongdai* ha emergido como un patógeno importante asociado con esta enfermedad en Ecuador y otras regiones (Toaza et al., 2025; Xie et al., 2023).

En China, la prevalencia de *Dickeya zae* causando pudrición blanda en banano ha mostrado un incremento significativo entre 2010 y 2012 (Tan et al., 2022). El primer reporte en este país identificó inicialmente al agente causal como *Pectobacterium chrysanthemi* en 2010 (Zhang et al., 2022), posteriormente confirmado como *D. zae* en 2014 (Hugouvieux-Cotte-Pattat et al., 2020). Al mismo tiempo, *Dickeya dadantii* ha emergido recientemente como el agente causal de la pudrición de la vaina del banano, generando crecientes daños económicos en múltiples provincias chinas desde 2011 (Tan et al., 2022).

El análisis genómico detallado y comparativo de especies de *Dickeya* que infectan plantas de banano en Ecuador es aún limitado. Estudios recientes han ya lo identifican como agente causal de podredumbre blanda del pseudotallo de banano (Toaza et al., 2025). Sin embargo, un análisis más profundo es necesario para definir con precisión los mecanismos moleculares y la identidad filogenómica de estos patógenos locales, lo cual puede ser fundamental para futuras estrategias de manejo agrícola.

3. Metodología

Los genomas de las cepas B692, B693 y B694 se secuenciaron utilizando la plataforma de Illumina NovaSeq 150 pb paired con una profundidad de 600X en BMK-

Hong-Kong.

Control de calidad y Trimmado

Primero se evaluó la calidad de las lecturas sin procesar mediante FastQC (Andrews, 2010) Posteriormente, Los adaptadoras y las bases de baja calidad se eliminaron con Trimmomatic (Bolger et al., 2014).

Ensamblaje del genoma de Novo e identificación

El ensamblaje de Novo y la identificación de la especie se realizó utilizando el software en The Bacterial and Viral Bioinformatics Resource Center (BV-BRC), <https://www.bv-brc.org/> con los datos crudos (Olson et al., 2023).

Genoma de referencia

En este estudio se estableció el genoma de referencia en base a la proximidad filogenética realizado utilizando el software en The Bacterial and Viral Bioinformatics Resource Center (BV-BRC), con las secuencias del genoma completo pertenecientes a *Dickeya fangzhondai* disponibles en la base de datos del National Center for Biotechnology Information (NCBI) ver (Tabla 1) (Tatusova et al., 2013).

Tabla 1 Listado de genomas de los diferentes genomas de *Dickeya* sp.

Especie <i>Dickeya</i>	Cepa	Origen de la cepa	Huésped	Fecha de recogida	Tecnología de secuenciación	Accession	Tamaño del genoma (pb)	Contigs	Scaffolds	GC (%)	Cobertura
<i>D. fangzhongdai</i>	DSM 101947	China	<i>Pyrus pyrifolia</i>	2009	Illumina	NZ_CP025004	5027163	2	2	57	100.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	QZH3	China	Peral	2014	Illumina; PacBio	NZ_CP031507	5027154	2	2	57	400.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	LN1	China	Peral	2014	Illumina; PacBio	NZ_CP031505	5027159	2	2	57	400.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	NHT-1	Corea del Sur	Peral	2020	Illumina; PacBio	NZ_CP107066	5066616	1	1	56.5	400.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	LCCT2-1	Corea del Sur	Peral	2020	Illumina; PacBio	NZ_CP107065	5022945	1	1	57	400.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	643b	Estados Unidos	<i>Aglaonema sp.</i>	2020	Nanopore; Illumina	NZ_CP092459	5141049	2	2	56,5	3500.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	Onc5	China	-	2021	PacBio	NZ_CP080400	4967236	1	1	57	422.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	AP6	Estados Unidos	Cebolla	2014	Illumina; Nanopore	NZ_CP092460	5180547	1	1	56.5	850.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	ZXC1	China	Taro	2019	Nanopore	NZ_CP119773	5129951	1	1	56.5	449.4x

<i>D. fangzhongdai</i>	J21-2	China	Taro	2022	PacBio; Illumina	NZ_CP109768	5191363	1	1	56.5	1024.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	PA1	China	Orquídeas	2011	PacBio	NZ_CP020872	4979223	1	1	57	134.7x
<i>D. fangzhongdai</i>	908C	Canadá	Mercado	2020	Illumina	-	4938027	80	14	57	180.0x
<i>D. fangzhongdai</i>	PL145	Hawái	Taro	2019	Nanopore; Illumina	NZ_CP094338	5260352	1	1	56.5	60.5x
<i>D. chrysanthemi</i>	Ech1591	Estados Unidos	Vida libre	2009	-	NC_012912	4813854	1	1	54.5	-
<i>D. solian</i>	IPO 2222	Países Bajos	<i>Papa</i>	2007	Illumina; PacBio	NZ_CP015137	4919833	1	1	56	450.0x

Tabla 1. Información de los genomas completos utilizados para la elaboración del árbol filogenómico. Secuencias pertenecientes a *Dickeya fangzhongdai* en el repositorio del NCBI, se usó a *D. Solani* y *D. chrysanthemi* como grupo externo.

Ensamblaje con referencia

Se mapearon las secuencias al genoma de referencia seleccionado en el programa Geneious Prime (*Geneious Prime*, 2025), de manera simultánea se realizó lo mismo con Burrows-Wheeler Alignment - Maximal Exact Matches (BWA-MEM) (H. Li, 2013)

Andamiaje con múltiples referencias

Se utilizó Reference-Assisted Genome Ordering UTility (Ragout) para el andamiaje a nivel cromosómico de los ensamblajes de Novo con múltiples referencias (Kolmogorov et al., 2014).

Evaluación de la calidad de los ensamblajes

La calidad de las lecturas alineadas se evaluó utilizando Quality ASsessment Tool (QUAST) (Mikheenko et al., 2018).

Anotación

Los genomas se anotaron usando Geneious Prime (*Geneious Prime*, 2025), Prokka (Cuccuru et al., 2014), Dfasta (Tanizawa et al., 2018), Rapid Annotations using Subsystems Technology (Rast) (Overbeek et al., 2014) y Prokaryotic Genome Annotation Pipeline (PGAP) (W. Li et al., 2021).

Detección de Sistemas Macromoleculares

La anotación del genoma se analizó utilizando MacSyFinder v2.1.4 con el modelo

TXSScan v1.1.3 para la detección de los genes de virulencia como el sistema de secreción bacteriana, genes que codifiquen enzimas degradadoras de la pared celular vegetal o Plant cell wall-degrading enzymes (PCWDEs), estructuras relacionadas como el flagelo bacteriano y pili (Néron et al., 2023). Al igual que los otros genes relacionados con la virulencia. La predicción se realizó con el archivo resultado de la anotación en formato. faa con el modelo de replicón ordenado (--db-type ordered_replicon).

4. Resultados

Ensamblaje de Novo

El ensamblaje de Novo realizado en BV-BRC clasifico a las 3 cepas analizadas como *Dickeya fangzhondai* los resultados se muestran en (Tabla 2).

Tabla 2 Ensamblaje de Novo

Cepa	Contigs	Tamaño	GC%	N50	tRNA	rRNA	CDS
B692	68	5134885	56.57	230847	65	2	4879
B693	66	5135295	56.57	230847	64	2	4879
B694	69	5137630	56.57	207839	64	2	4881

Tabla 2. Información del ensamblaje de Novo de los genomas utilizados BV-BRC. Las 3 secuencias se identificaron como *Dickeya fangzhondai* con un porcentaje de GC y tamaño del genoma cercano a lo esperado en esta especie.

Genoma de referencia

Las tres cepas analizadas (B692, B693 y B694) se agruparon con la especie *Dickeya fangzhondai*, al compararlas con las diferentes cepas de referencia de *Dickeya* presentes en el NCBI (Figura1). Estos resultados sugieren que la cepa de *D. fangzhondai* 643b es más cercana a las muestras analizadas.

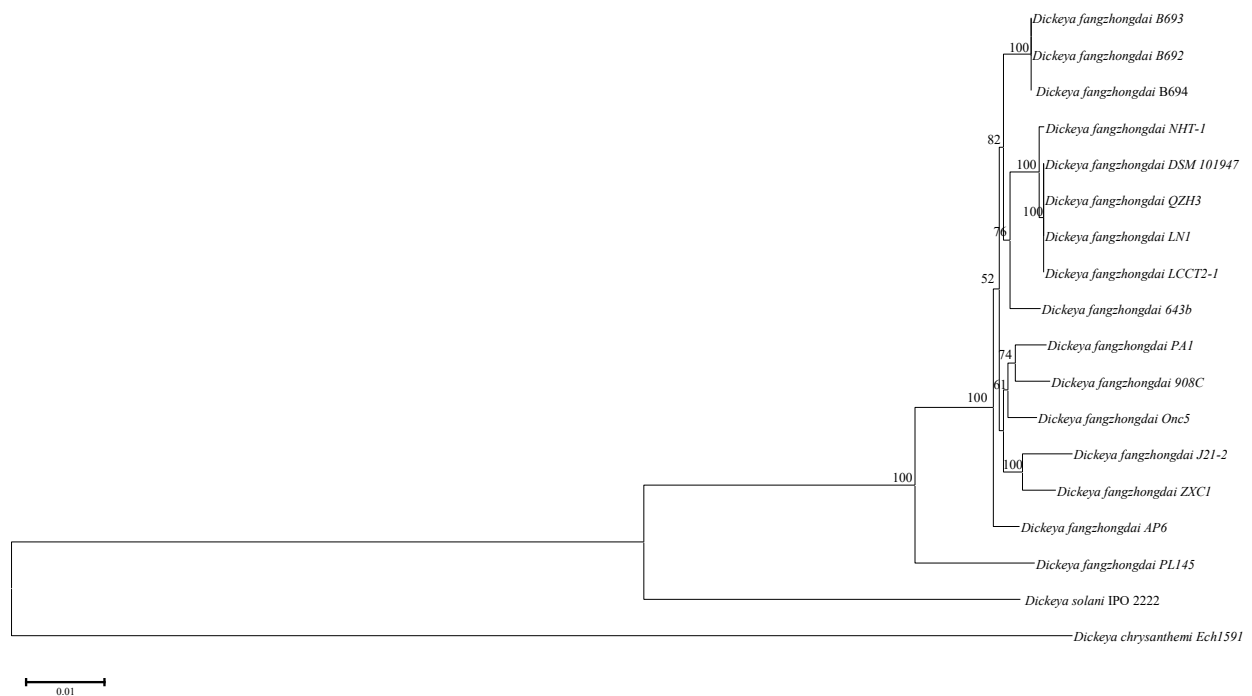


Figura 1. Árbol filogenético construido con RAxML usando el método de Máxima Verosimilitud (modelo GTRCAT) basado en 100 genes housekeeping. Muestra la relación evolutiva entre las cepas estudiadas (B692, B693, B694) y las diferentes cepas de *Dickeya* disponibles en el NCBI, las cepas estudiadas se agrupan dentro de *D. fangzhongdai*, siendo la cepa 643b la más próxima a las muestras analizadas.

Calidad del ensamblaje con referencia

Los resultados del ensamblaje con la referencia *Dickeya fangzhongdai* 643b usando cuatro métodos diferentes (BWA-MEM, Geneious Prime, Novo y Ragout) para las cepas *D. fangzhongdai* B692, B693 y B694, se resumen en la (Tabla 3). El tamaño de genoma obtenidos con Geneious Prime para las cepas fueron de 5140713 pb para B692, 5140771 pb para B693 y 5140685 pb para B694. BWA-MEM generó ensamblajes más grandes (5149,145 pb, 5149,093 pb y 5149,090 pb respectivamente). En contraste, los ensamblajes de Novo presentaron mayor fragmentación, con 63 a 65 contigs, valores de N50 más bajos (203847 pb a 308347 pb) y una menor cobertura del genoma que el resto de los modelos. De manera similar, los genomas ensamblados con Ragout presentaron tamaños de 5,241,216 pb, 5,250,229 pb y 5,248,007 pb, menor fragmentación que los genomas de Novo y coberturas del genoma de referencia fuera de rango.

Tabla 3. Estadísticas basadas en la alineación

	BWA-MEM			Gencious Prime			Novo			Ragout		
	B692	B693	B694	B692	B693	B694	B692	B693	B694	B692	B693	B694
Longitud total	5149145	5149093	5149090	5140713	5140771	5140685	5136199	5133085	5134166	5241216	5250229	5248007
Cobertura (%)	99,99	99,98	99,98	99,82	99,82	99,82	99,76	99,71	99,72	101,77	101,95	101,91
Fracción del genoma (%)	8.244	8.272	8.237	91.557	91.53	91.543	90.867	90.856	90.863	89.663	89.671	89.677
Tasa de duplicación	1.079	1.081	1.079	1.004	1.004	1.004	1.002	1.002	1.002	1.001	1.001	1.001
# contigs	2	2	2	1	1	1	65	63	63	1	1	1
Contig más grande	5140317	5140265	5140262	5140713	5140771	5140685	794337	794334	794334	5241216	5250229	5248007
N50	5140317	5140265	5140262	5140713	5140771	5140685	207839	230847	230847	5241216	5250229	5248007
L50	1	1	1	1	1	1	7	7	7	1	1	1
GC (%)	48.21	50.73	49.57	57.19	57.19	57.19	56.57	56.57	56.57	56.55	56.55	56.55
Topología	lineal	lineal	lineal	circular	circular	circular	lineal	lineal	lineal	lineal	lineal	lineal
#N	0	0	0	356473	356015	354463	0	0	0	138526	147218	142492

Tabla 3. Estadísticas de calidad de los genomas de *Dickeya fangzhondai* B692, B693 y B694 ensamblados con la referencia *D. fangzhondai* 643b con diferentes métodos. Fracción del genoma (%) = es el número total de bases alineadas en la referencia, dividido

entre el tamaño del genoma. Tasa de duplicación = Número total de bases alineadas en el ensamblaje, dividido por el número total de bases alineadas en la referencia.

Compendio Genomas

La evidencia previa confirmó que las tres cepas son 100% idénticas. La metodología de ensamblaje del genoma basada en referencia y de Novo fueron válidas con un tamaño del genoma y %GC esperados en esta especie, el ensamblaje de Novo resultó superior al no presentar nucleótidos indeterminados a diferencia que el ensamblaje con referencia y múltiples referencias. Debido a estas observaciones se optó por combinar los datos de secuenciación de las 3 cepas y realizar un ensamblaje de Novo en un solo genoma con Spades (Prjibelski et al., 2020).

Anotación del genoma

Las anotaciones del genoma utilizando Geneious Prime, Prokka, Dfasta o Rast, no cumplieron con los estándares requeridos descritos por el NCBI (National Center for Biotechnology Information, n.d.) (Resultados no mostrados). En contraste, PGAP logró una anotación detallada y alineada con los estándares del NCBI presentados en la (Tabla 4).

Tabla 4. Anotación con PGAP

<i>Dickeya fangzhondai</i>	
Tamaño del genoma (bp)	5141133
Numero de contigs	35
Genes (total)	4608
CDS (total)	4538
Genes (codificantes)	4483
CDS (con proteína)	4483
Genes (ARN)	70
ARNr	2, 1, 3 (5S, 16S, 23S)
ARNr completos	2, 1 (5S, 16S)
ARNr parciales	3 (23S)
ARNt	59
ARNnc	5

Pseudogenes (total)	55
CDS (sin proteína)	55
Pseudogenes (residuos ambiguos)	4 de 55
Pseudogenes (marco desplazado)	19 de 55
Pseudogenes (incompletos)	37 de 55
Pseudogenes (parada interna)	13 de 55
Pseudogenes (múltiples problemas)	15 de 55
Matrices CRISPR	5

Tabla 4. Métricas detalladas de la anotación genómica para la cepa de *Dickeya fangzhongdai* con PGAP.

Factores de virulencia *Dickeya fangzhongdai*

El análisis de sistemas de secreción reveló la presencia de varios sistemas de secreción completos en el genoma de *D. fangzhongdai*. En total, se identificaron seis sistemas de secreción T1SS, T2SS, T3SS, T5aSS, T5bSS, T6SSi, el sistema flagelar bacteriano y pili T4aP todos con un grado de completitud del 100%. La búsqueda manual de nombres de genes específicos puede revisarse en el **Anexo1**.

5. Análisis de resultados

Considerando la alta profundidad de secuenciación, se determinó que la ambigüedad generada en los ensamblajes con referencia con Geneious Prime no son reales. Posteriormente, al comparar los distintos ensambladores se determinó que el método el ensamblaje de Novo presentó el mejor desempeño y cumple con los parámetros esperados en esta especie.

Debido a identidad del 100% existente entre los genomas de las tres cepas de *Dickeya fangzhongdai*, se decidió generar un genoma consenso único con Spades. El cual fue utilizado para realizar las anotaciones genómicas y la identificación genes de virulencia.

Dickeya fangzhongdai se reportó por primera vez en ramas de *Pyrus pyrifolia* (pera asiática) en China por (Tian et al., 2016). En la actualidad el número de

reportes de esta especie va en aumento, como el reporte de (A. Zhou et al., 2021) en banano, lo que refuerza la idea de que esta especie tiene una presencia y diversidad en diferentes hospederos como lo plantean (Alič et al., (2018).

En las muestras analizadas de *Dickeya fangzhongdai* se identificó la presencia del sistema flagelar completo, que abarca los genes *fliE*, *sctJNQSTVU*, *flgBCE*, todos ellos clasificados como componentes obligatorios del sistema flagelar por MacSyFinder. De igual manera se identificó un conjunto de genes adicionales asociados al sistema flagelar *flgABCDEFGHIJKLMN*, genes reguladores *flhABCD* y genes funcionales *fliDEFGHIJKLMNOPQRSTZ*, al igual que genes relacionados con quimiotaxis *cheARWYZ* y el motor flagelar *motAB*. Estos resultados concuerdan con lo reportado por (Zhang et al., 2018; J. Zhou et al., 2015) quienes describen un repertorio completo de genes flagelares en *Dickeya* spp. y señalan que este género codifica un único tipo de flagelo, a diferencia de otras Enterobacteriaceae.

Al comparar nuestra cepa de *Dickeya fangzhondai* con otras especies de *Dickeya*, se observó que *D. zae* MS1 también aislada de banano y *D. fangzhongdai* 643b de *Aglaonema* sp. comparten la mayoría de los genes del sistema flagelar con pequeñas variaciones su distribución, por otra parte *D. dianthicola* ME23 aislada de patatas y *D. aquatica* 174/2 de agua de rio posee una mayor cantidad de genes *flg*, *flh*, *fli* y *che*. Estas variaciones podrían significar una adaptación evolutiva debido al nicho ecológico como en el caso de un ambiente acuoso donde una mayor motilidad representaría una ventaja para la búsqueda de nutrientes y alcanzar nuevos nichos.

La conservación de los genes flagelares, de quimiotaxis y del motor flagelar en las especies de *Dickeya*, especialmente en las fitopatógenas refuerza la hipótesis de que la motilidad, tanto por natación o por enjambre, son un factor importante en la virulencia y propagación como señala (Boluk et al., 2021), esta capacidad de movimiento dirigida hacia compuestos del huésped facilita la colonización de los tejidos vegetales lo que podría aumentar la severidad de la infección.

En la muestra analizada, MacSyFinder identificó el sistema de secreción tipo I (T1SS) este permite la exportación directa de proteínas al medio extracelular otorgando una ventaja adaptativa en la liberación eficiente de enzimas líticas como proteasas,

pectinasas y celulasas (Costa et al., 2015), los genes *abc*, *mfp* y *omf* basados en homología, que codifican el transportador ABC, la proteína de fusión de membrana y el factor de la membrana externa, respectivamente conforman este sistema (Delepelaire, 2004), los cuales forman un canal de secreción de proteínas que atraviesa toda la envoltura bacteriana (Abby et al., 2016). Este sistema ha sido ampliamente descrito en *Dickeya* spp. y se considera altamente conservado entre las especies del género (Boluk et al., 2021; Zhang et al., 2018).

En cuanto al sistema de secreción tipo II (T2SS) se identificaron los genes *gspO* y *gspM*, ambos componentes funcionales del aparato de secreción codificado típicamente por el operón *outS-outB-outO*, reportado como altamente conservado en esta especie (Zhang et al., 2018). Este sistema es responsable de la translocación de proteínas extracelulares a través de la membrana externa, incluyendo enzimas clave como pectinasas y celulasas, esenciales para la degradación de la pared celular vegetal durante la infección (A. O. Charkowski et al., 2014; J. Zhou et al., 2015). En el genoma de *D. fangzhongdai* PA1, la mayoría de las enzimas degradadoras de pared celular están asociadas a este sistema, reforzando su papel central en la patogenicidad de esta bacteria. Además, (Hommais et al., (2008); y Kazemi-Pour et al., (2004) mencionan que este sistema de secreción permite la liberación extracelular de enzimas líticas y otros efectores como la proteína inductora de necrosis NipE y las parálogas AvrL-AvrM, implicadas en la interacción con el sistema inmunológico vegetal.

La conservación del sistema de secreción II (T2SS) en *Dickeya* sugiere que este sistema representa un factor de virulencia común y efectiva para la diseminación de enzimas, facilitando la invasión y colonización de tejidos vegetales (Boluk et al., 2021; Xie et al., 2023), su funcionamiento sumado a la diversidad de sustratos que puede translocar convierte al T2SS en uno de los pilares de la patogenicidad en especies del género.

Mediante MacSyFinder se confirmó la presencia del sistema de secreción tipo III (T3SS) en la muestra de *Dickeya fangzhongdai*, presentado los genes esenciales como *sctU*, *sctT*, *sctS*, *sctR* y *sctQ* clasificados como componentes obligatorios del sistema. Este sistema es ampliamente utilizado por bacterias Gram negativas, incluyendo especies de los géneros *Dickeya* y *Pectobacterium*. Aunque históricamente se ha descrito a estos

géneros como patógenos cuya virulencia está basada en la secreción masiva de enzimas degradantes de pared celular (PCWDEs, "modo fuerza bruta"). El sistema de secreción T3SS es un sistema semejante estructuralmente a una jeringa molecular permite una interacción precisa y "sigilosa" de proteínas efectoras bacterianas directamente en las células del hospedero, complementando el ataque más generalizado realizado mediante enzimas degradadoras de la pared celular vegetal (PCWDEs) (Babujee et al., 2012; J. Zhou et al., 2024).

Esto sugiere que este sistema en *D. fangzhongdai* desempeña roles similares tanto en la interacción inicial con el hospedero como en etapas posteriores de colonización. Es importante destacar que a pesar de la alta tasa de conservación generalizada del sistema T3SS en el género *Dickeya*, existen excepciones notables. Como lo describe (J. Zhou et al., 2024) quien menciona que *D. poaceiphila* carecen completamente del sistema T3SS. En *Dickeya dadantii* se ha demostrado que el sistema T3SS contribuye a la patogénesis temprana y está implicado en la formación de biofilms en la interfase aire-líquido, mutaciones en estos genes reducen significativamente la formación de lesiones en la planta y la capacidad de formar agregados bacterianos clave para su supervivencia ambiental y patogenicidad (Zhou et al., 2015). La variabilidad en este sistema, así como en su composición podría ser el resultado de adaptaciones específicas a diferentes ambientes o hospederos, sugiriendo una dinámica evolutiva activa en estas regiones del genoma.

Es importante mencionar que el aparato flagelar presente de forma completa en nuestra muestra, representa un subtipo evolutivamente relacionado del T3SS conocido como F-T3SS. Su conservación simultánea con el T3SS no flagelar (NF-T3SS) en *D. fangzhongdai* refuerza la relevancia funcional y evolutiva de estos sistemas, que combinan movilidad y secreción de efectores como estrategias complementarias en la infección vegetal (Zhang et al., 2018).

En los análisis realizados con MacSyFinder no se detectó ningún gen *vir* o homólogo del sistema de secreción tipo IV (T4SS) en la muestra de *Dickeya fangzhongdai* (Grohmann et al., 2018). Esta ausencia concuerda con lo reportado en la literatura, donde se ha descrito que el T4SS no está presente en varias especies del género, incluyendo *D. zea*, *D. undicola*, *D. lacustris* y *D. aquatica* (J. Zhou et al., 2024). Estudios genómicos

recientes han demostrado que la presencia, el número y tipo de loci del sistema T4SS varía entre cepas de *D. fangzhongdai* demostrando una alta plasticidad genómica dentro de la especie (Zhang et al., 2024). Algunas cepas aisladas de taro o perales presentan múltiples T4SS adquiridos por transferencia horizontal por el contrario la muestra analizada en este estudio puede carecer completamente de este sistema.

La importancia de T4SS está vinculada a funciones como la secreción de efectores, adaptación al huésped y colonización de tejidos, al igual que en competencia bacteriana y transferencia horizontal de genes (Tan et al., 2022; Van Gijsegem et al., 2021). La evidencia nos dice que las cepas de *D. fangzhongdai* asociadas a hospederos leñosos como el peral presentan configuraciones diferentes del sistema secretor IV (J. Zhou et al., 2024). Por lo que su ausencia podría significar que la cepa analizada podría estar adaptada a un entorno o huésped en el cual el T4SS no representa una ventaja o poseer la capacidad de compensar su ausencia con otros mecanismos de virulencia.

En la cepa de *Dickeya fangzhongdai* analizada MacSyFinder identificó los genes *pilABQNMWT* y *fimT* relacionados con la biosíntesis y funcionalidad de pili tipo IVa (T4aP), la presencia de estos genes confirma la existencia funcional del sistema T4aP, implicado principalmente en la motilidad bacteriana por tirones (*twitching motility*) el cual es un tipo de movimiento fundamental para la colonización efectiva de superficies vegetales y la diseminación bacteriana dentro del tejido vegetal (CHEN et al., 2020).

Estudios previos con *D. fangzhongdai* JS5 mencionan que la eliminación del clúster de genes T4aP produjo una pérdida completa de la motilidad por tirones, reduciendo significativamente la formación de biofilms y una disminución marcada en la virulencia de tejidos vegetales, sin afectar la capacidad de crecimiento bacteriano en condiciones de laboratorio (CHEN et al., 2020). Por lo que podemos inferir que la presencia de T4aP en nuestra cepa de *D. fangzhongdai* confiere una ventaja para la adhesión, colonización y formación de biofilms en Banano lo que le permite resistir largos periodos de tiempo en ambientes vegetales.

Un aspecto destacable en el análisis mediante MacSyFinder fue la identificación de *gspO* vinculado con T2SS dentro del sistema T4aP. Esta observación podría deberse a

similitudes funcionales y estructurales entre T4aP y el sistema T2SS, especialmente relacionadas con la maquinaria de procesamiento de pilinas y pseudopilinas, respectivamente. GspO del sistema de secreción T2SS y T4aP comparten características estructurales comunes al ser procesadas por prepilina peptidasas antes de ensamblarse en estructuras filamentosas superficiales (Burrows, 2012; Craig et al., 2004). No obstante, es importante señalar que *gspO* no forma parte del sistema T4aP, y su función está estrictamente limitada al ensamblaje y función del pseudopilus del T2SS. Por tanto, su identificación conjunta en T4aP refleja únicamente similitudes en el procesamiento molecular y no una relación funcional directa entre ambos sistemas.

Nuestra cepa de *Dickeya fangzhongdai* mediante MacSyFinder identificó la presencia del sistema de secreción tipo V (T5SS), específicamente los subtipos T5aSS (auto transportador clásico) y T5bSS (En sistemas bipartitos) (Abby et al., 2016; Babujee et al., 2012). El T5aSS es uno de los sistemas de secreción más simples y abundantes en bacterias Gram negativas. Aunque su papel específico en *D. fangzhongdai* no ha sido completamente caracterizado, se ha asociado con funciones como adhesión y secreción de proteínas relacionadas con virulencia en otras especies bacterianas (Abby et al., 2016). Su detección en nuestra cepa sugiere que podría participar en la interacción inicial con la superficie del hospedero o en la liberación de factores moduladores extracelulares.

Por otro lado, T5bSS concuerda con estudios previos que describen su relevancia en cepas de *D. fangzhongdai* PA1 y ND14b (Zhang et al., 2018). Este sistema consta de dos componentes principales HecB (translocador) y HecA (toxina), los cuales permiten a la bacteria inhibir el crecimiento de competidores microbianos. En nuestro genoma, la detección del translocador sugiere la funcionalidad del sistema, aunque no se identificó directamente el componente efector HecA, lo que podría deberse a limitaciones en la anotación o a variabilidad de esta proteína. La presencia de T5aSS y T5bSS en nuestra cepa refuerza la idea de que *D. fangzhongdai* emplea mecanismos de competencia bacteriana para colonizar con éxito nichos vegetales, incluso en ausencia de otros sistemas más complejos como el T4SS (Zhang et al., 2018). Además, la coexistencia de T5aSS y T5bSS sugiere una posible combinación de funciones adhesivas, defensivas y competitivas que podrían contribuir de forma sinérgica a la virulencia y persistencia de estas cepas fitopatógenas.

En la cepa de *Dickeya fangzhongdai* analizada, MacSyFinder identificó la presencia del sistema de secreción tipo VI subtipo i (T6SSi), incluyendo genes estructurales clave como *evpJ* y *tssA–M*. que codifican los componentes estructurales esenciales de este sistema. Estos resultados confirman que esta cepa de *D. fangzhongdai* posee una maquinaria funcional del T6SS, cuya estructura es análoga a la cola de un bacteriófago invertida, utilizada para la inyectar efectores tóxicos en competidores microbianos o en células del hospedero (Abby et al., 2016; Boluk et al., 2021). La presencia de T6SS en nuestra muestra coincide con lo reportado para *D. fangzhongdai* PA1 identificada en orquídeas, se ha descrito un operón completo *imp/vas*, junto a genes efectores como *hcp*, *vgrG* y múltiples proteínas Rhs (Rearrangement hot spot) con actividad tóxica (Alič et al., 2019; Van Gijsegem et al., 2021).

La identificación de los genes *tssA–M* concuerda con reportes previos sobre el T6SS en el género *Dickeya*. Según (Hugouvieux-Cotte-pattat et al., 2020), la mayoría de las especies de *Dickeya* codifican un cluster de genes T6SS que incluye el operón *imp/vas*, el cual corresponde a los genes *tss* detectados en nuestro estudio. Estos genes conforman la base estructural del sistema, incluyendo la membrana, el tubo interno y la vaina contráctil. Asimismo, (Abby et al., 2016) describen el T6SSi como el subtipo más estudiado, compuesto por más de una docena de componentes conservados, entre ellos *tssA* a *tssM*. La presencia del gen *evpJ*, que codifica una proteína con repeticiones PAAR, sugiere un rol en la formación del complejo de la espiga, crucial para la perforación de membranas (Abby et al., 2016).

La literatura señala variaciones en los componentes accesorios del T6SS entre cepas lo cual puede estar relacionado con su virulencia en diferentes hospederos. (Zhang et al., 2018) reporta que la cepa PA1 de *D. fangzhongdai* tiene tres pares *hcp-vgrG*, mientras que otras cepas como DSM101947 aislada de *Pyrus pyrifolia* y ND14b aislada de una cascada presentan solo dos, junto con diferencias en la organización de genes *rhs*. En nuestro estudio se identificó específicamente *hcp*, *vgrG* (se describe más en detalle a continuación), la presencia de esta maquinaria estructural sugiere que *D. fangzhongdai* podría secretar diversos efectores. El T6SS es un factor de virulencia clave en bacterias patógenas y su presencia en esta cepa de *D. fangzhongdai* pone en evidencia su capacidad fitopatogénica y la competencia microbiana (Boluk et al., 2021; Van Gijsegem et al., 2021).

En base a los genes de los factores de virulencia de *Dickeya* sp. descrita por (J. Zhou et al., 2024) se realizó la búsqueda en la anotación de nuestra cepa al igual que en anotaciones de referencia depositadas en el NCBI de diferentes especies de *Dickeya* y *Pectobacterium*. Se evidencio que nuestra cepa presenta unos genes vinculados a polisacáridos extracelulares *galEKMRSU*, *gndA*, *wcaJ*, *wzc* y *wzxE*, capsula *cpsG* y microfibrillas de celulosa *bcsABDOQ* al igual que *D. oryzae* A003 (Agua dulce) y *D. zea* MS1 también aislada de banano quien presento los mismos genes con excepción de los genes *bcsDQ*. La presencia de estos genes confirma que *Dickeya* pose la capacidad de adherirse y formación de biopelículas facilitando la interacción entre la bacteria y el huésped vegetal a la vez que le brinda protección contra condiciones adversas. (Augimeri et al., 2015; Tan et al., 2022). Lo cual podría representar un mecanismo adaptativo clave para su virulencia en plantas de banano y la capacidad de propagación por agua de riego. Por otra parte, *D. fangzhongdai* 643b y DSM 101947 poseen un repertorio notable de genes similar a la cepa de este estudio, pero destaca la ausencia de genes relacionados con capsula *cps* y un número menor de genes relacionados a polisacáridos extracelulares y microfibrillas de celulosa. Por el contrario *D. dianthicola* ME23 aislada de patatas posee una mayor cantidad de genes *gal* y *wcaJ* lo cual puede deberse al hospedador específico de esta especie.

La identificación de genes asociados a la síntesis de lipopolisacáridos (LPS) *lpxABCDHKMOP* y *waaA* en nuestra cepa de *D. fangzhongdai*, *D. zea* MS1, *D. fangzhongdai* 643b y *D. oryzae* A003 resulta interesante ya que estas moléculas son componentes clave de la membrana externa bacteriana y participan activamente en la adhesión, colonización del huésped y resistencia al estrés ambiental. Es importante señalar que, el LPS actúa como interfaz directa con el sistema inmunológico del hospedero, el cual puede detectarlos como señales. Su estructura y dinamismo permiten a la bacteria adaptar rápidamente su envoltura externa a entornos hostiles, favoreciendo su supervivencia y patogenicidad (Kutschera & Ranf, 2019).

El transporte de nutrientes esenciales como el hierro desempeña un papel clave en la patogenicidad de bacterias como *Dickeya* en el banano la cepa de este estudio se identificaron genes relacionados con la adquisición de hierro mediante diversos sistemas. Nuestra cepa de *D. fangzhongdai* presento genes *exbBD* y *tonB* para el transporte de crisobactina férrica al igual que en la especie *D. zea* MS1, *D. fangzhongdai* 643b, *D.*

oryzae A003 y *D. poaceiphila* NCPPB 569. Mientras que la especie *D. aquatica* presento una mayor cantidad de estos grupos de genes y *D. dianthicola* ME23 presento variación en genes *exb*. Estos sistemas de genes esenciales para quelar hierro con alta afinidad y facilitar su captación, permitiendo a las bacterias prosperar en el entorno vegetal y contribuir a la progresión sistémica de los síntomas de maceración (Van Gijsegem et al., 2021).

De manera similar, nuestra muestra de banano mostro genes asociados al transporte de citrato (*citCDEFGX*), presentes también en *D. zea* MS2, *D. fangzhongdai* 643b, *D. fangzhongdai* DSM1019447, *D. poaceiphila* NCPPB 569 y *P. carotovorum* M3, mientras que *D. zea* MS1 y *D. oryzae* A003 incluyen además *tctD*. El transportador férrico representado por los genes *acrR*, *exbBD* y *tonB* en la cepa de este estudio al igual que en *D. zea* MS1 y *D. fangzhongdai* 643b, *D. oryzae* A003 y *D. poaceiphila* NCPPB 569 mientras que *D. aquatica* 174/2 y *D. dianthicola* ME23 presentaron un número mayor de estos genes. En cuanto al transporte ferroso, se identificaron *efeBOU* y *feoB*, coincidiendo únicamente con *D. oryzae* A003, mientras otras especies como *D. zea* MS1 y *D. fangzhongdai* 643b solo presentan *efeB* y *feoB*.

La presencia de múltiples sistemas de captación de hierro en las muestras de banano evidencia estrategias convergentes para superar la limitada disponibilidad de este nutriente esencial en los tejidos vegetales. Además de ser clave para la homeostasis bacteriana, estos mecanismos de adquisición están estrechamente vinculados con la expresión de genes de virulencia y con la capacidad de colonizar eficazmente tejidos vegetales (A. Charkowski et al., 2012; Van Gijsegem et al., 2021), lo que refuerza su papel clave en la infección por *Dickeya* spp.

En nuestra cepa bacteriana se identificó genes clave para la utilización de fosfonatos *phnCDEFGHJKLMNP*, que sirven como fuente alternativa de fósforo cuando este es escaso en los tejidos vegetales. El mismo repertorio de genes se encuentra presente en *D. zea* MS1, *D. fangzhongdai* 643b, *D. oryzae* A003 y *D. poaceiphila* NCPPB 569. En contraste, la cepa *D. zea* MS2 y *D. fangzhongdai* DSM 101947 presentan un número reducido de estos genes. (J. Zhou et al., 2024) menciona que los genes *phn* se encuentran presentes en casi todas las especies de *Dickeya* en concordancia con nuestros resultados. Estos genes no se han vinculado directamente con la virulencia, pero sin duda

representan una ventaja al permitir conseguir fósforo cuando es escaso en los tejidos vegetales durante la infección.

De igual manera se identificaron los genes *bfr*, *dps* y *fnA* en nuestra muestra, estos genes se asocian al estrés oxidativo y al almacenamiento de hierro lo cual es cruciales para la bacteria debido a la escasez de este metal en el apoplasto de la planta (Babujee et al., 2012). Estos genes también se encuentran presentes en *D. zea* MS1, *D. fangzhongdai* 643b y *Pectobacterium carotovorum* M3, entre otras especies vinculadas a otros nichos. Estudios en *Dickeya dadantii* han demostrado previamente que el daño por radicales libres, también se relaciona con la expresión de genes de virulencia y la síntesis de sideróforos (Hugouvieux-Cotte-pattat et al., 2020; Reverchon & Nasser, 2013).

Las bombas de eflujo son mecanismos esenciales para la adaptación y virulencia bacteriana al conferir resistencia frente a compuestos tóxicos derivados del hospedero o el ambiente y facilitar la secreción de factores de virulencia. En la cepa de *D. fangzhongdai* aislada de banano en este estudio, se identificaron bombas de eflujo pertenecientes a las familias RND (Resistance Nodulation Division), MFS (Major Facilitator Superfamily) y transportadores tipo ABC. En particular, las bombas RND, representadas por los genes *acrR*, *mdtCDGH*, *sapABCDF* y *tolBCQR*, *D. fangzhongdai* 643b presenta los mismos genes, mientras que en otras especies del género *Dickeya* asociadas a diversos hospederos vegetales se presentaron ligeras variaciones. Lo que sugiere una conservación generalizada de estos genes y destaca su importancia en la patogénesis vegetal. La mayor abundancia de estos genes en *Dickeya dianthicola* ME23 y *D. aquatica* 174/2, podría reflejar adaptaciones específicas al hospedero o un potencial aumentado para resistir ambientes adversos (J. Zhou et al., 2024). Por otro lado, las bombas de eflujo MFS, representados en mi cepa por los genes *emrAB*, *exuR* y nuevamente *mdtCDGH*, al igual que en *D. fangzhongdai* 643b y *D. aquatica* 174/2. Mientras que en otras especies de *Dickeya* muestran patrones similares con ligeras diferencias a excepción de *D. aquatica* 174/2 y *D. dianthicola* ME23 las cuales presentan una mayor cantidad de genes en los mismos grupos antes mencionados. Estudios previos indican que transportadores MFS cumplen funciones críticas en la adaptación metabólica durante la infección, facilitando el transporte eficiente de nutrientes esenciales para la bacteria en condiciones limitantes dentro del tejido vegetal (Condemine & Le Derout, 2022).

De manera similar los transportadores ABC en mi muestra al igual que en varias de las especies de *Dickeya* poseen el gen *ybiB*, mientras que *D. aquatica* 174/2 y *D. dianthicola* ME23 presentan un mayor número de genes *ybi*. Los transportadores ABC destacan por su rol crucial en la adquisición de hierro mediante sistemas de sideróforos y en la resistencia a péptidos antimicrobianos producidos por el huésped, como se ha demostrado para el sistema SapABCDF en *Dickeya dadantii* (Babujee et al., 2012; J. Zhou et al., 2024). La conservación de estos sistemas sugiere que su función en la adquisición eficiente de nutrientes esenciales y en la defensa contra mecanismos antimicrobianos del hospedero es un aspecto clave de la virulencia en las especies de *Dickeya*, particularmente en hospederos vegetales como el banano.

Las enzimas degradadoras de la pared celular vegetal (PCWDEs), especialmente celulasas y pectinasas, son clave en la virulencia de *Dickeya*, ya que facilitan la degradación de tejido vegetal promoviendo la lisis celular y liberación de nutrientes para el desarrollo bacteriano (Tan et al., 2022; J. Zhou et al., 2024). En este estudio, la cepa de *D. fangzhongdai* aislada del banano presentó los genes *bglFX* y *nagABEKZ* vinculados con la producción de celulasas, *Dickeya zae* MS1 también aislada de banano mostró un perfil ligeramente distinto, añadiendo *bglG* y careciendo de *nagE*. Las otras especies de *Dickeya* presentaron perfiles genéticos similares como era de esperar, destacando *Dickeya dianthicola* ME23 aislada de papa quien presento un repertorio de genes mayor que el resto de las especies lo que indicando un potencial celulítico mayor y especialización que podría reflejar adaptaciones específicas al tipo de hospedero (Tan et al., 2022). De igual manera, se identificó en la cepa estudiada un amplio repertorio génico de pectinasas incluyendo *paeXY*, *pelABCE₂ILNW₂XZ* y *pemAB*. Este perfil de genes resulta muy parecido al de *D. aquatica* 174/2, *D. dianthicola* ME23, *D. oryzae* A003 y notablemente diferenciado de otras especies de *Dickeya* lo cual coincide con lo mencionado por (Tan et al., 2022) quien destaca que la presencia de los genes específicos como *pemA*, *pell* y *pell* en *Dickeya dadantii* 3937 están involucrados en la capacidad de maceración de tejidos vegetales y un incremento en su virulencia. Estas diferencias genéticas sugieren cambios en la virulencia o en la especificidad por ciertos hospederos o nichos (Condemine & Le Derout, 2022).

Las oligogalacturónidos se mencionan como patrones moleculares asociados al daño vegetal (DAMPs), capaces de inducir respuestas defensivas en las plantas

(Reverchon et al., 2016; Van Gijsegem et al., 2021). En este estudio se identificó en la muestra estudiada el gen *ogl* responsable de la producción de oligogalacturonato liasa (Ogl). Este gen también está presente en otras especies de *Dickeya* asociadas a distintos hospederos vegetales, como *D. dianthicola* ME23 y *D. oryzae* A003, incluso en *P. atrosepticum* SCRI1043 y *P. carotovorum* M3 pero se encuentra ausente en las cepas de *Dickeya zae* que infectan banano. La presencia de este gen sugiere un rol específico en la adaptación de ciertas cepas al hospedero, posiblemente facilitando la colonización al catabolizar eficientemente los oligogalacturonatos derivados de la degradación de pectina (Van Gijsegem et al., 2021).

La variabilidad génica observada en los sistemas PCWDE sugiere una regulación diferencial según el hospedero y posiblemente una especialización funcional que permite a cada cepa explotar nichos específicos dentro del entorno vegetal (Feng et al., 2019; J. Zhou et al., 2024). La evidencia indica que la capacidad de expresar y secretar eficazmente estas enzimas está directamente relacionada con el potencial patogénico de las diferentes cepas. Esta regulación se vincula estrechamente con sistemas como el quorum sensing VFM y el sistema de secreción tipo II (T2SS-Out), cruciales para la secreción efectiva de celulasas y pectinasas hacia el apoplasto del hospedero (Condemine & Le Derout, 2022).

La cepa de *Dickeya fangzhondai* en este estudio presentaron un repertorio conservado de genes asociados a la síntesis de toxinas, incluyendo *carAB* (carbapenem), *cfa* (ácido coronárico), *cytR* (toxina insecticida tipo Cyt) y *hda* (ácido 3-hidroxicáprico). Este mismo patrón fue observado en cepas filogenéticamente cercanas *D. zae* MS1, *D. fangzhongdai* 643b y en *Pectobacterium carotovorum* M3. Al igual que en las especies de *D. aquatica* 174 y *D. oryzae* A003 asociadas a habientes acuáticos. La producción de carbapenem en *Dickeya* se relaciona con la competencia bacteriana en ambientes complejos al ser un antibiótico de amplio espectro que podría inhibir a otros microorganismos presentes en el tejido vegetal durante la infección (J. Zhou et al., 2024) lo que puede incluir otros fitopatógenos, así como la microbiota de la planta. Las cepas de *D. fangzhongdai* analizadas muestran los genes *carAB*, a diferencia del arreglo más complejo *carAB₁B₂C* presente en *D. dianthicola*, lo que podría relacionarse con el entorno donde se desarrolla el hospedero. Por otro lado, el gen *cfa*, implicado en la síntesis de ácido coronárico una molécula estructuralmente relacionada con la fitotoxina coronatina

de *Pseudomonas syringae* está presente en la muestra de este estudio, así como en otras especies de *Dickeya*, aunque su papel en esta bacteria no se comprende por completo, la evidencia sugiere que podría actuar como modulador de las respuestas hormonales de la planta contribuyendo a la virulencia bacteriana. Esta toxina podría también estar implicada en la supresión de defensas basales o en la apertura estomática, favoreciendo la entrada bacteriana (Babujee et al., 2012).

Hemos encontrado que el gen *cytR* vinculado con la producción de toxinas insecticidas y *hda* relacionado con la producción de ácido 3-hidroxicáprico está presente en nuestra cepa de *D. fangzhondai* al igual que en *D. zea* MS1 y *D. fangzhongdai* 643b. mientras que *D. dianthicola* ME23 albergan un conjunto más amplio y diversificado de genes *cyt*, lo que podría reflejar una estrategia ecológica más amplia que incluye la interacción con insectos en esta especie. (Toth, Barny, Brurberg, et al., 2021). La presencia del gen *hda* sugiere que este metabolito secundario podría tener un rol en la comunicación intercelular o en la interacción con el hospedero Evidenciando que además de los factores clásicos como las PCWDE, *Dickeya fangzhongdai* despliega un repertorio de toxinas que podrían estar vinculadas a su virulencia en distintos contextos ecológicos evidenciando una especialización adaptativa relacionada con su nicho ecológico (Toth, Barny, Czajkowski, et al., 2021; J. Zhou et al., 2024).

El análisis genómico realizado en las cepa de *Dickeya fangzhongdai* aisladas de banano reveló diferencias notables en los efectores secretados mediante sistemas de secreción tipo II (T2E), III (T3E) y VI (T6E). En particular, no se detectaron efectores T2E en ninguna de las cepas estudiadas, observándose únicamente en la cepa *D. aquatica* 174/2 identificada en ambientes acuáticos, aunque (Zaczek-Moczydłowska et al., 2019) reporta esta especie en platas de zanahoria enfermas. Esto sugiere que los efectores T2E no estén vinculados directamente a la patogenicidad vegetal. Por otra parte, los efectores T3E presente en la cepa de este estudio presentaron los genes *hrpABNTVW*, mientras que *Dickeya zea* MS1 y *D. fangzhongdai* 643b únicamente presentaron los genes *hrpAB*. Por el contrario, especies como *D. aquatica* 174/2 y *Pectobacterium atrosepticum* SCRI1043 mostraron una diversidad génica mucho mayor de genes *hrp* incluyendo los genes *dspEF*, reconocidos efectores implicados en la supresión activa de la inmunidad vegetal (J. Zhou et al., 2024). Estas variaciones de genes vinculados con efectores T3E sugieren una relación directa con el rango de hospederos. Por último, en nuestra muestra de *Dickeya*

fangzhondai se identificaron los genes *hcp* y *vgrG* vinculados con efectores asociados al sistema de secreción tipo VI (T6E) al igual que en *D. zea* MS1 y *D. fangzhongdai* 643b. mientras que en otras especies se presentaron diferentes variaciones de estos grupos de genes lo que puede estar vinculado con la competencia bacteriana dependiente del hospedador (J. Zhou et al., 2024) Ambos efectores asociados a los sistemas T3SS y T6SS son clave para *D. fangzhondai* ya que determinan su capacidad patogénica hacia su hospedero así como su adaptación y competencia microbiana.

Los sideróforos son esenciales para las bacterias, especialmente para las fitopatógenas ya que permiten quelar hierro, un nutriente esencial y limitado en tejidos vegetales (Reverchon & Nasser, 2013). En este estudio se identificaron el gen *acs* involucrado en la biosíntesis del sideróforo achromobactina en la muestra del estudio, así como en las cepas de *D. Fangzhongdai* 643b y DSM101947, al igual que en *Dickeya zea* MS1 y MS2, *Dickeya poaceiphila* NCPPB 569 y *Dickeya oryzae* A003 en concordancia con (J. Zhou et al., 2024) quien reporta la amplia distribución del clúster de genes *acsABCDEF* en diversas especies del género *Dickeya*. En contraste, no se identificó ningún gen *cbs* relacionado con el sideróforo Catecolato crisobactina en la muestra del estudio al igual que en *D. zea* MS1 y MS2, *D. fangzhongdai* 643b y DSM101947. La presencia del grupo de genes *cbs* en *D. aquatica* Cepa 174/2 sugiere que este puede estar vinculado a un nicho ecológico diferente al fitopatógeno. En general, esta variabilidad entre especies de *Dickeya* podría conferir ventajas competitivas específicas para la colonización de tejidos vegetales o ambientes diferentes (Van Gijsegem et al., 2021).

Estudios previos en *D. dadantii* demuestran que la fermentación de butanodiol es clave en la modulación del microambiente vegetal durante la infección, al aumentar el pH del apoplasto vegetal y así facilitar la actividad de las enzimas degradadoras de la pared celular (Babujee et al., 2012; Van Gijsegem et al., 2021). Se confirmó la presencia del gen *budA*, implicado en la fermentación del butanodiol, en la cepa analizada de *Dickeya fangzhongdai*, además de estar presente en otras especies de *Dickeya* como *D. zea* MS2 y MS1, *D. fangzhongdai* 643b y DSM 101947. La conservación de este gen observada en diferentes especies de *Dickeya* y *Pectobacterium* podría estar relacionada con la capacidad fitopatógena de estas bacterias.

La capacidad de *Dickeya fangzhongdai* para infectar diversas hospedadoras demanda la necesidad de mecanismos para contrarrestar las respuestas defensivas de las plantas, especialmente aquellas relacionadas con el estrés oxidativo (Reverchon & Nasser, 2013; Van Gijsegem et al., 2021). En mis muestras, así como en *Dickeya fangzhongdai* 643b y *Pectobacterium carotovorum* M3, se identificaron diversos genes implicados en la protección contra el estrés oxidativo, tales como *asr*, *hmpA*, *iscARSUX*, *rhlBE*, *sodAC* y *sufABCDEs*. En contraste, *Dickeya zea* MS1 mostró una reducción en sus genes, carece del gen *sodC* y del sistema *suf*. Estas diferencias podrían reflejar una variación en la severidad de la infección en banano o una adaptación específica basada entre especies (Reverchon et al., 2016).

Entre los mecanismos antioxidantes destacan la alquil hidroperóxido reductasa (*AhpCF*) y la catalasa peroxidasa (*KatBG*), presentes en la muestra analizada y ampliamente distribuidas en otras *Dickeya* como *D. aquatica*, *D. dianthicola* y *D. oryzae*. Estas enzimas desempeñan un papel clave en la neutralización del peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y otros hidroperóxidos orgánicos generados durante la respuesta defensiva vegetal (Reverchon et al., 2016; Van Gijsegem et al., 2021). La presencia extendida de estos genes sugiere su importancia evolutiva para contrarrestar eficazmente los daños provocados por las especies reactivas de oxígeno (ROS) facilitando así la proliferación bacteriana dentro del hospedador vegetal (Reverchon & Nasser, 2013).

Los genes *msrABPQ* que codifican para la metionina sulfóxido reductasa, también presente en este estudio, al igual que en *D. zea* MS1, *D. fangzhongdai* 643b, *D. oryzae* A003 y *D. poaceiphila* NCPPB 569 son cruciales en la reparación del daño oxidativo en proteínas bacterianas (Reverchon & Nasser, 2013). La presencia adicional del gen *msrC* en *D. dianthicola* ME23 podría indicar una capacidad aumentada para enfrentar ambientes oxidativos particularmente hostiles al infectar la planta de papa. La diversidad de genes relacionados con procesos oxidativos observada en las diferentes cepas y especies de *Dickeya* y *Pectobacterium* sugiere que estos mecanismos han evolucionado específicamente en respuesta al ambiente oxidativo producidos por sus respectivos hospedadores.

6. Conclusiones y Recomendaciones

En conclusión, el perfil génico en la cepa de *Dickeya fangzhongdai* aislada de plantas de banano en Ecuador sugiere estrategias de infección diferenciadas y una mayor capacidad degradadora en comparación con *D. zea* en este hospedero. Nuestros hallazgos confirman la presencia de múltiples factores de virulencia en estas cepas, así como ciertas variaciones que reflejan una evolución genómica activa, posiblemente en respuesta a presiones selectivas del ambiente o del hospedador. Al mismo tiempo, se observaron similitudes importantes con otras cepas y especies del género *Dickeya*, lo que refuerza la idea de un repertorio de virulencia parcialmente conservado, pero con potencial adaptativo.

La presencia de genes asociados a virulencia que también se encuentran en especies capaces de infectar una amplia gama de cultivos sugiere que *D. fangzhongdai* posee la capacidad de extender su rango de hospedadores más allá del banano. Asimismo, la identificación de genes vinculados con la tolerancia a condiciones ambientales adversas plantea la hipótesis de que esta especie podría sobrevivir temporalmente fuera de su huésped vegetal, lo que facilitaría su persistencia en el ambiente y su propagación.

Estas características posicionan a *D. fangzhongdai* como un patógeno emergente con un alto potencial de impacto en la agricultura. Por tanto, es recomendable su inclusión en estrategias de vigilancia y control en cultivos de interés agrícola.

7. Referencias

- Abby, S. S., Cury, J., Guglielmini, J., Néron, B., Touchon, M., & Rocha, E. P. C. (2016). Identification of protein secretion systems in bacterial genomes. *Scientific Reports*, 6. <https://doi.org/10.1038/srep23080>
- Alič, Š., Pédrón, J., Dreó, T., & Van Gijsegem, F. (2019). Genomic characterisation of the new *Dickeya fangzhongdai* species regrouping plant pathogens and environmental isolates. *BMC Genomics*, 20. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5332-3>
- Alič, Van Gijsegem, F., Pédrón, J., Ravnikar, M., & Dreó, T. (2018). Diversity within the novel *Dickeya fangzhongdai* sp., isolated from infected orchids, water and pears. *Plant Pathology*, 67, 1612–1620. <https://doi.org/10.1111/ppa.12866>
- Andrews, S. (2010). FastQC: A quality control tool for high throughput sequence data. In

<https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>.

<https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>

- Augimeri, R. V., Varley, A. J., & Strap, J. L. (2015). Establishing a role for bacterial cellulose in environmental interactions: Lessons learned from diverse biofilm-producing Proteobacteria. In *Frontiers in Microbiology* (Vol. 6). Frontiers Research Foundation. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01282>
- Babujee, L., Apodaca, J., Balakrishnan, V., Liss, P., Kiley, P. J., Charkowski, A. O., Glasner, J. D., & Perna, N. T. (2012). Evolution of the metabolic and regulatory networks associated with oxygen availability in two phytopathogenic enterobacteria. *BMC Genomics*, *13*. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-110>
- Blomme, G., Dita, M., Jacobsen, K. S., Vicente, L. P., Molina, A., Ocimati, W., Poussier, S., & Prior, P. (2017). Bacterial diseases of bananas and enset: Current state of knowledge and integrated approaches toward sustainable management. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 8). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01290>
- Bolger, A. M., Lohse, M., & Usadel, B. (2014). Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, *30*, 2114–2120. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170>
- Boluk, G., Arizala, D., Dobhal, S., Zhang, J., Hu, J., Alvarez, A. M., & Arif, M. (2021). Genomic and Phenotypic Biology of Novel Strains of *Dickeya zeae* Isolated From Pineapple and Taro in Hawaii: Insights Into Genome Plasticity, Pathogenicity, and Virulence Determinants. *Frontiers in Plant Science*, *12*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.663851>
- Burrows, L. L. (2012). *Pseudomonas aeruginosa* twitching motility: Type IV pili in action. In *Annual Review of Microbiology* (Vol. 66, pp. 493–520). <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-092611-150055>
- Charkowski, A., Blanco, C., Condemine, G., Expert, D., Franza, T., Hayes, C., Hugouvieux-Cotte-Pattat, N., Solanilla, E. L., Low, D., Moleleki, L., Pirhonen, M., Pitman, A., Perna, N., Reverchon, S., Palenzuela, P. R., Francisco, M. S., Toth, I., Tsuyumu, S., Van Der Waals, J., ... Yedidia, I. (2012). The role of secretion systems and small molecules in soft-rot enterobacteriaceae pathogenicity. In *Annual Review of Phytopathology* (Vol. 50, pp. 425–449). <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-081211-173013>
- Charkowski, A. O., Lind, J., & Rubio-Salazar, I. (2014). Genomics of plant-associated

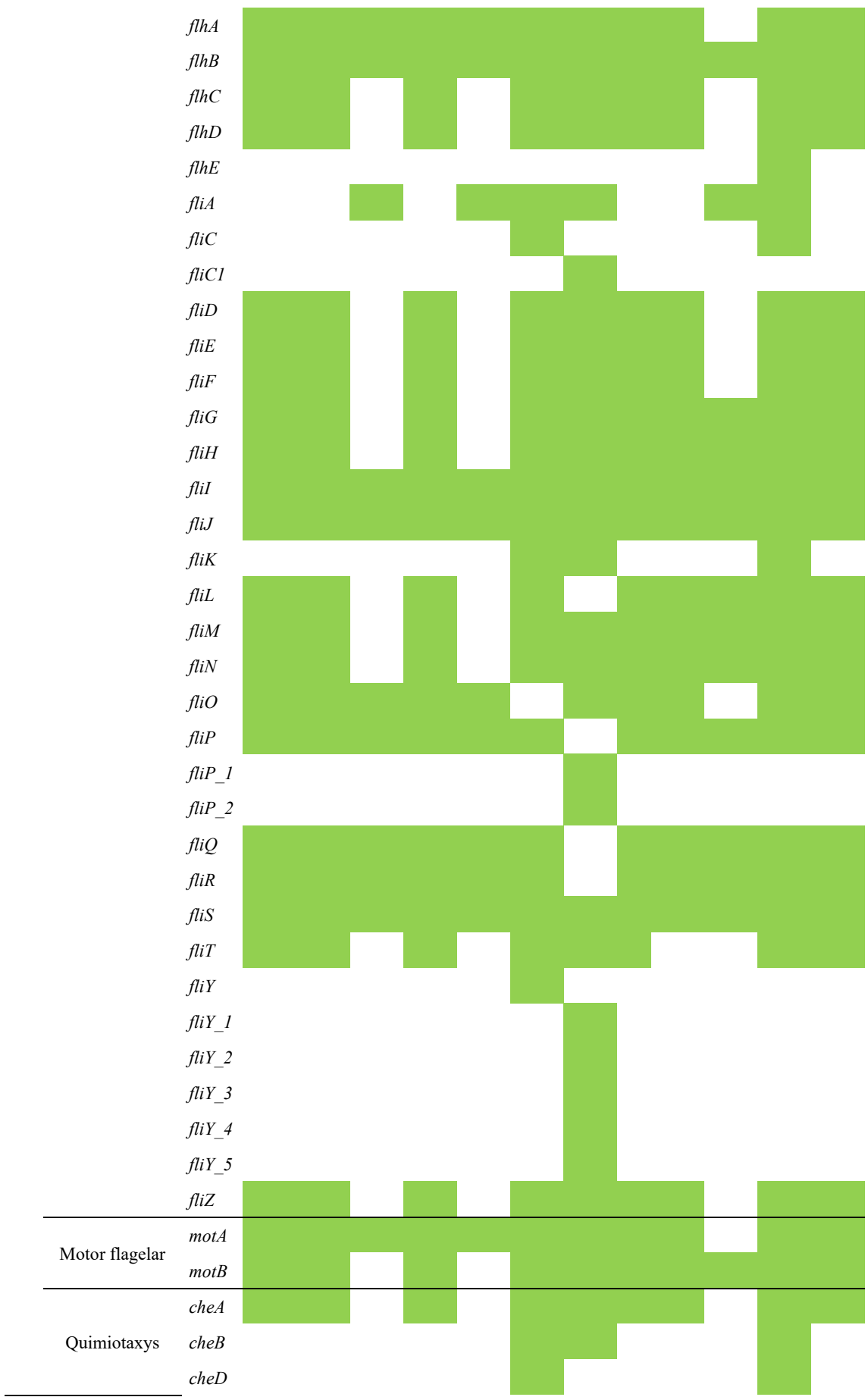
- bacteria: The soft rot enterobacteriaceae. In *Genomics of Plant-Associated Bacteria* (pp. 37–58). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-55378-3_2
- CHEN, B., TIAN, Y. li, ZHAO, Y. qiang, WANG, Y. jie, CHUAN, J. cheng, LI, X., & HU, B. shi. (2020). Genomic characteristics of *Dickeya fangzhongdai* isolates from pear and the function of type IV pili in the chromosome. *Journal of Integrative Agriculture*, *19*, 906–920. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(19\)62883-2](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62883-2)
- Condemine, G., & Le Derout, B. (2022). Identification of new *Dickeya dadantii* virulence factors secreted by the type 2 secretion system. *PLOS ONE*, *17*(4), e0265075. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0265075>
- Costa, T. R. D., Felisberto-Rodrigues, C., Meir, A., Prevost, M. S., Redzej, A., Trokter, M., & Waksman, G. (2015). Secretion systems in Gram-negative bacteria: Structural and mechanistic insights. In *Nature Reviews Microbiology* (Vol. 13, pp. 343–359). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3456>
- Craig, L., Pique, M. E., & Tainer, J. A. (2004). Type IV pilus structure and bacterial pathogenicity. In *Nature Reviews Microbiology* (Vol. 2, pp. 363–378). <https://doi.org/10.1038/nrmicro885>
- Cuccuru, G., Orsini, M., Pinna, A., Sbardellati, A., Soranzo, N., Travaglione, A., Uva, P., Zanetti, G., & Fotia, G. (2014). Orione, a web-based framework for NGS analysis in microbiology. *Bioinformatics*, *30*, 1928–1929. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu135>
- Delepelaire, P. (2004). Type I secretion in gram-negative bacteria. In *Biochimica et Biophysica Acta - Molecular Cell Research* (Vol. 1694, pp. 149–161). <https://doi.org/10.1016/j.bbamcr.2004.05.001>
- DeLude, A., Wells, R., Boomla, S., Chuang, S. C., Urena, F., Shipman, A., Rubas, N., Kuehu, D. L., Bickerton, B., Peterson, T., Dobhal, S., Arizala, D., Klair, D., Ochoa-Corona, F., Ali, M. E., Odani, J., Bingham, J. P., Jenkins, D. M., Fletcher, J., ... Arif, M. (2022). Loop-mediated isothermal amplification (LAMP) assay for specific and rapid detection of *Dickeya fangzhongdai* targeting a unique genomic region. *Scientific Reports*, *12*. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-22023-4>
- Drenth, A., & Kema, G. (2021). The Vulnerability of Bananas to Globally Emerging Disease Threats. In *Phytopathology* (Vol. 111, pp. 2146–2161). American Phytopathological Society. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-20-0311-RVW>
- Feng, L., Schaefer, A. L., Hu, M., Chen, R., Greenberg, E. P., & Zhou, J. (2019).

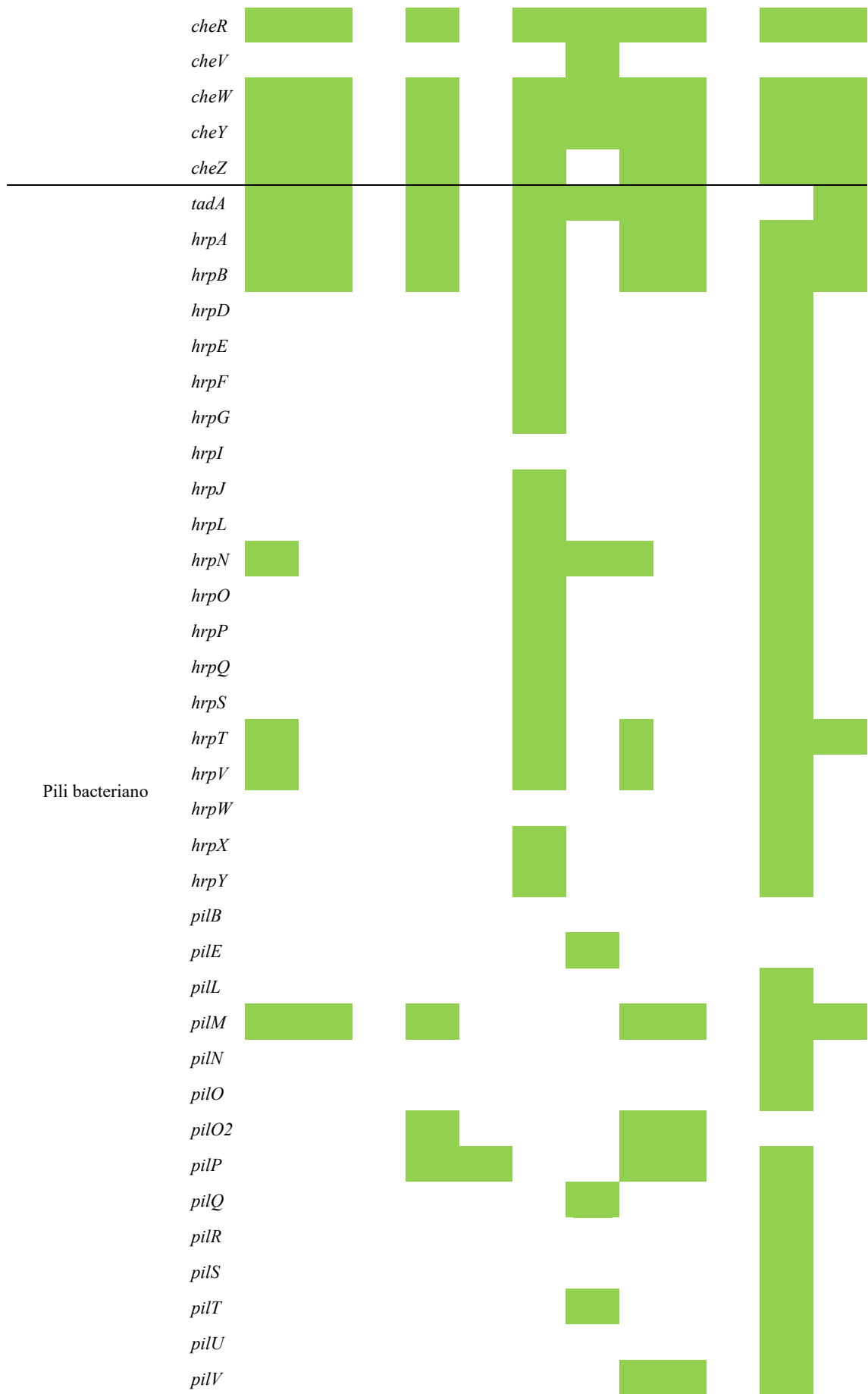
- Virulence factor identification in the banana pathogen *Dickeya zeae* MS2. *Applied and Environmental Microbiology*, 85. <https://doi.org/10.1128/AEM.01611-19>
- Geneious Prime* (2025.0.3.). (2025). <https://www.geneious.com/>
- Grohmann, E., Christie, P. J., Waksman, G., & Backert, S. (2018). Type IV secretion in Gram-negative and Gram-positive bacteria. In *Molecular Microbiology* (Vol. 107, pp. 455–471). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/mmi.13896>
- Hommais, F., Oger-Desfeux, C., Van Gijsegem, F., Castang, S., Ligori, S., Expert, D., Nasser, W., & Reverchon, S. (2008). PecS is a global regulator of the symptomatic phase in the phytopathogenic bacterium *Erwinia chrysanthemi* 3937. *Journal of Bacteriology*, 190, 7508–7522. <https://doi.org/10.1128/JB.00553-08>
- Hugouvieux-Cotte-pattat, N., Brochier-Armanet, C., Flandrois, J. P., & Reverchon, S. (2020). *Dickeya poaceiphila* sp. Nov., a plant-pathogenic bacterium isolated from sugar cane (*saccharum officinarum*). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 70, 4508–4514. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004306>
- Hugouvieux-Cotte-Pattat, N., Condemine, G., Gueguen, E., & Shevchik, V. E. (2020). *Dickeya* Plant Pathogens . In *Encyclopedia of Life Sciences* (pp. 1–10). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0028932>
- Kazemi-Pour, N., Condemine, G., & Hugouvieux-Cotte-Pattat, N. (2004). The secretome of the plant pathogenic bacterium *Erwinia chrysanthemi*. *Proteomics*, 4, 3177–3186. <https://doi.org/10.1002/pmic.200300814>
- Kema, G. H. J. (2024). Banana. In *Agrios' Plant Pathology, Sixth Edition* (pp. 673–678). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822429-8.00021-2>
- Kolmogorov, M., Raney, B., Paten, B., & Pham, S. (2014). Ragout - A reference-assisted assembly tool for bacterial genomes. *Bioinformatics*, 30. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu280>
- Kutschera, A., & Ranf, S. (2019). The multifaceted functions of lipopolysaccharide in plant-bacteria interactions. In *Biochimie* (Vol. 159, pp. 93–98). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2018.07.028>
- Li, H. (2013). *Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM*. <https://doi.org/arXiv preprint arXiv:1303.3997>
- Li, W., O'Neill, K. R., Haft, D. H., Dicuccio, M., Chetvernin, V., Badretdin, A., Coulouris, G., Chitsaz, F., Derbyshire, M. K., Durkin, A. S., Gonzales, N. R., Gwadz, M., Lanczycki, C. J., Song, J. S., Thanki, N., Wang, J., Yamashita, R. A., Yang, M., Zheng, C., ... Thibaud-Nissen, F. (2021). RefSeq: Expanding the

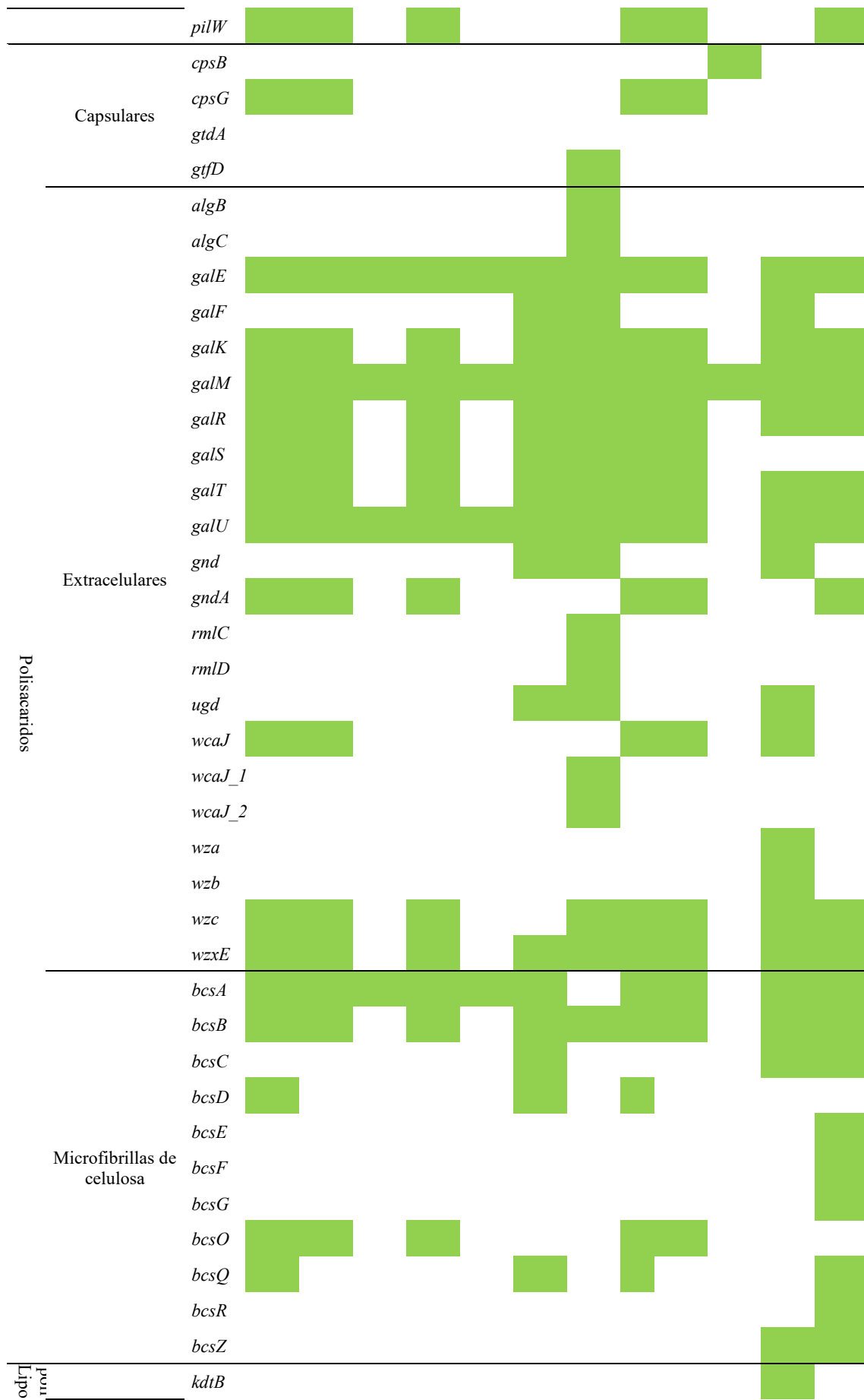
- Prokaryotic Genome Annotation Pipeline reach with protein family model curation. *Nucleic Acids Research*, 49, D1020–D1028. <https://doi.org/10.1093/nar/gkaa1105>
- Magdama, F., Monserrate-Maggi, L., Serrano, L., Onofre, J. G., & Jiménez-Gasco, M. D. M. (2020). Genetic diversity of fusarium oxysporum f. Sp. cubense, the fusarium wilt pathogen of banana, in ecuador. *Plants*, 9, 1–18. <https://doi.org/10.3390/plants9091133>
- Mikheenko, A., Prjibelski, A., Saveliev, V., Antipov, D., & Gurevich, A. (2018). Versatile genome assembly evaluation with QUAST-LG. *Bioinformatics*, 34(13), i142–i150. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty266>
- Mostafa, H. S. (2021). Banana plant as a source of valuable antimicrobial compounds and its current applications in the food sector. In *Journal of Food Science* (Vol. 86, pp. 3778–3797). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.15854>
- National Center for Biotechnology Information. (n.d.). *NCBI Prokaryotic Genome Annotation Standards*. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/refseq/annotation_prok/standards/.
https://www.ncbi.nlm.nih.gov/refseq/annotation_prok/standards/
- Néron, B., Denise, R., Coluzzi, C., Touchon, M., Rocha, E. P. C., & Abby, S. S. (2023). MacSyFinder v2: Improved modelling and search engine to identify molecular systems in genomes. *Peer Community Journal*, 3. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.250>
- Olson, R. D., Assaf, R., Brettin, T., Conrad, N., Cucinell, C., Davis, J. J., Dempsey, D. M., Dickerman, A., Dietrich, E. M., Kenyon, R. W., Kuscuoglu, M., Lefkowitz, E. J., Lu, J., Machi, D., Macken, C., Mao, C., Niewiadomska, A., Nguyen, M., Olsen, G. J., ... Stevens, R. L. (2023). Introducing the Bacterial and Viral Bioinformatics Resource Center (BV-BRC): a resource combining PATRIC, IRD and ViPR. *Nucleic Acids Research*, 51, D678–D689. <https://doi.org/10.1093/nar/gkac1003>
- Overbeek, R., Olson, R., Pusch, G. D., Olsen, G. J., Davis, J. J., Disz, T., Edwards, R. A., Gerdes, S., Parrello, B., Shukla, M., Vonstein, V., Wattam, A. R., Xia, F., & Stevens, R. (2014). The SEED and the Rapid Annotation of microbial genomes using Subsystems Technology (RAST). *Nucleic Acids Research*, 42. <https://doi.org/10.1093/nar/gkt1226>
- Prjibelski, A., Antipov, D., Meleshko, D., Lapidus, A., & Korobeynikov, A. (2020). Using SPAdes De Novo Assembler. *Current Protocols in Bioinformatics*, 70. <https://doi.org/10.1002/cpbi.102>

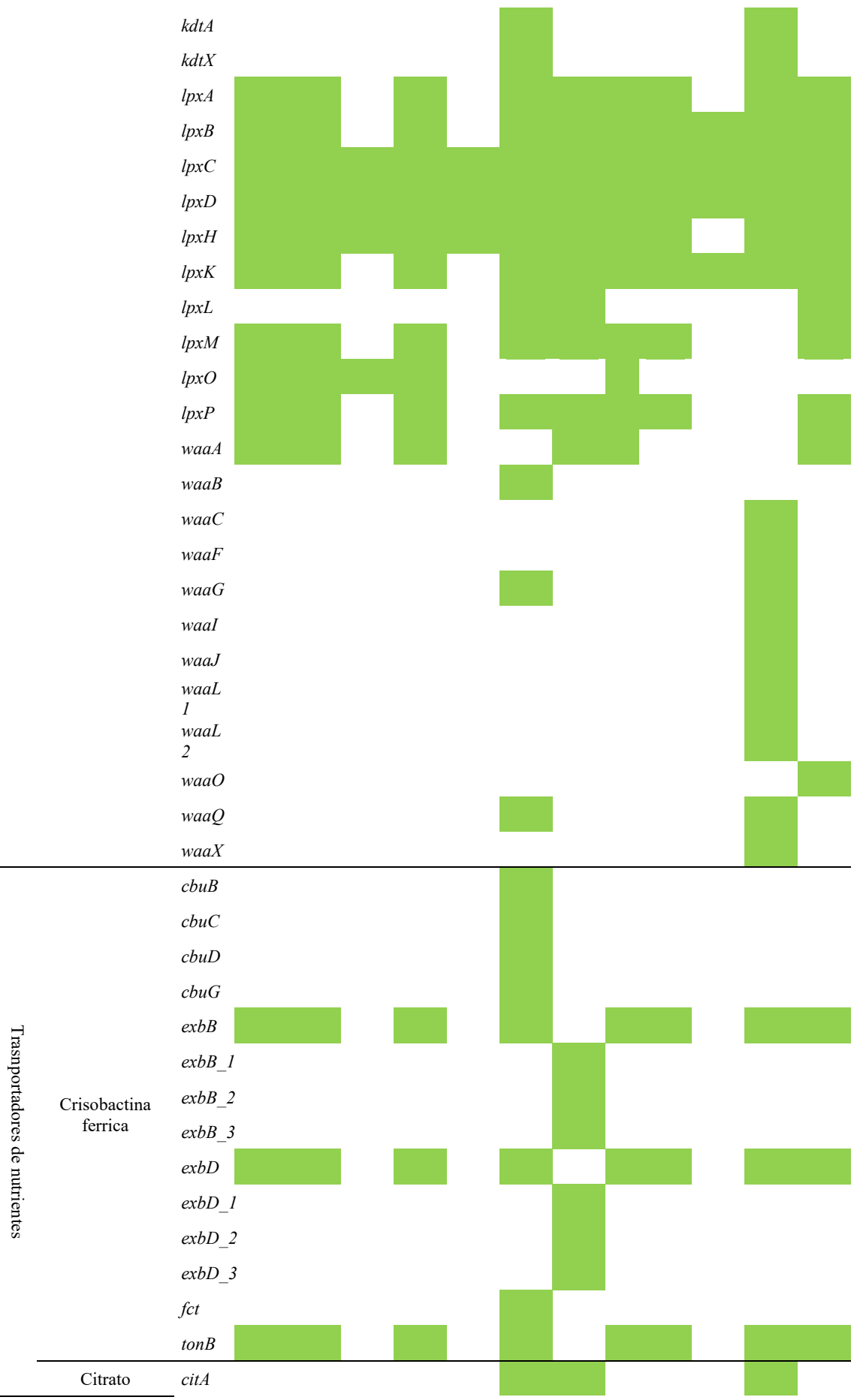
- Quiloango-Chimarro, C. A., Gioia, H. R., & de Oliveira Costa, J. (2024). Typology of Production Units for Improving Banana Agronomic Management in Ecuador. *AgriEngineering*, 6, 2811–2823. <https://doi.org/10.3390/agriengineering6030163>
- Reverchon, S., Muskhelishvili, G., & Nasser, W. (2016). Virulence Program of a Bacterial Plant Pathogen: The Dickeya Model. In *Progress in Molecular Biology and Translational Science* (Vol. 142, pp. 51–92). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/bs.pmbts.2016.05.005>
- Reverchon, S., & Nasser, W. (2013). Dickeya ecology, environment sensing and regulation of virulence programme. *Environmental Microbiology Reports*, 5, 622–636. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12073>
- Tan, C., Li, C., Hu, M., Hu, A., Xue, Y., Zhou, X., & Zhou, J. (2022). Comparative Pathogenomic Analysis of Two Banana Pathogenic Dickeya Strains Isolated from China and the Philippines. *International Journal of Molecular Sciences*, 23. <https://doi.org/10.3390/ijms232112758>
- Tanizawa, Y., Fujisawa, T., & Nakamura, Y. (2018). DFAST: A flexible prokaryotic genome annotation pipeline for faster genome publication. *Bioinformatics*, 34, 1037–1039. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx713>
- Tatusova, T., Ciufu, S., Fedorov, B., O'Neill, K., & Tolstoy, I. (2013). RefSeq microbial genomes database: New representation and annotation strategy. *Nucleic Acids Research*, 42. <https://doi.org/10.1093/nar/gkt1274>
- Tian, Y., Zhao, Y., Yuan, X., Yi, J., Fan, J., Xu, Z., Hu, B., De Boer, S. H., & Li, X. (2016). Dickeya fangzhongdai sp. nov., a plantpathogenic bacterium isolated from pear trees (Pyrus pyrifolia). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 66, 2831–2835. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001060>
- Toaza, A., Flores, F. J., Caiza, R. B., Garrido, P. A., Salazar, A. D., & Garrido, S. (2025). Primer reporte de Dickeya fangzhongdai causante de podredumbre blanda en bananos en Ecuador. *Plant Disease*, 109, 711. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-24-2101-PDN>
- Toth, I. K., Barny, M. A., Brurberg, M. B., Condemine, G., Czajkowski, R., Elphinstone, J. G., Helias, V., Johnson, S. B., Moleleki, L. N., Pirhonen, M., Rossmann, S., Tsrör, L., Waals, J. E., Wolf, J. M., Gijsegem, F., & Yedidia, I. (2021). Pectobacterium and Dickeya: Environment to disease development. In *Plant Diseases Caused by Dickeya and Pectobacterium Species* (pp. 39–84). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61459-1_3

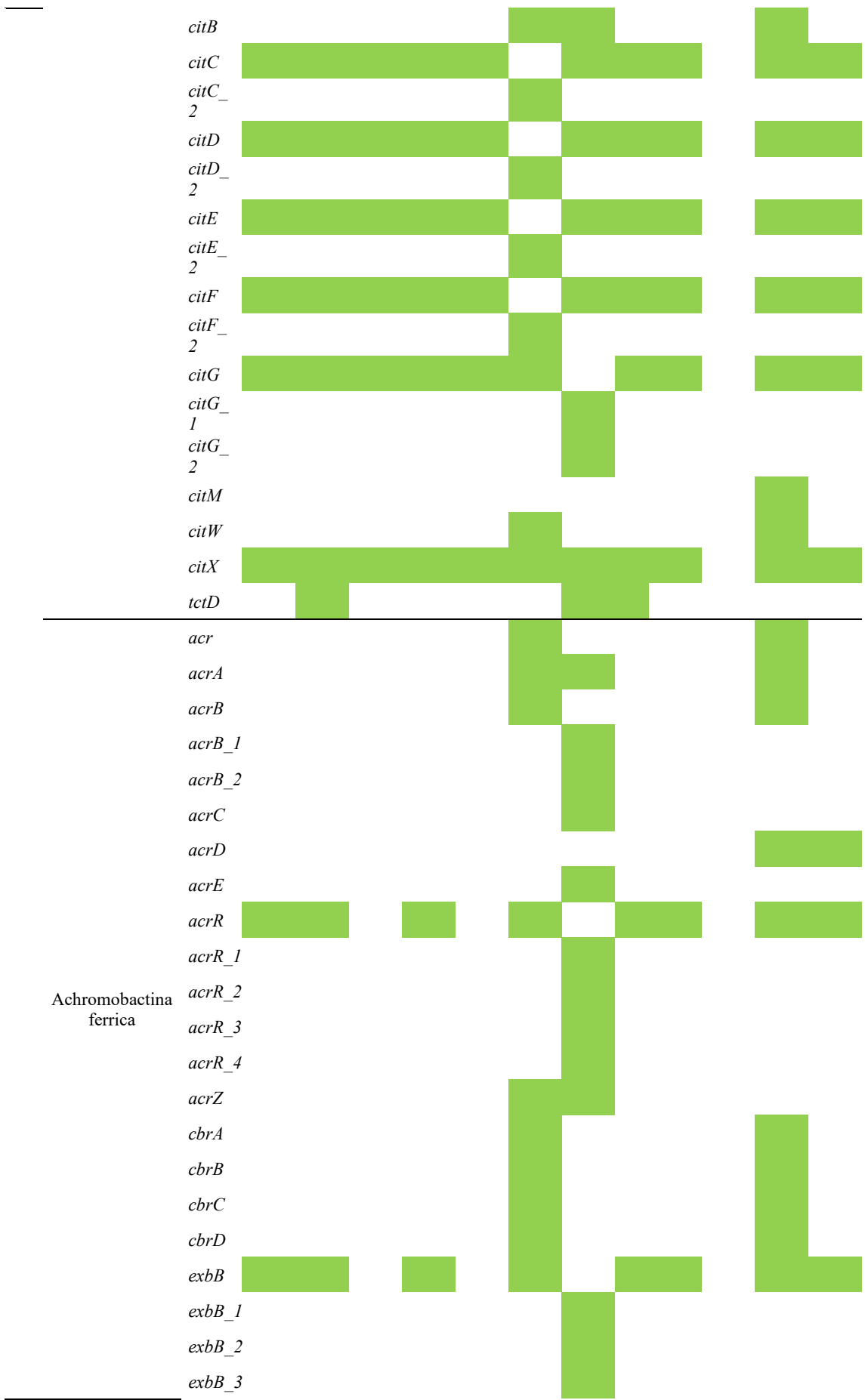
- Toth, I. K., Barny, M. A., Czajkowski, R., Elphinstone, J. G., Li, X., Pédrón, J., Pirhonen, M., & Gijsegem, F. (2021). Pectobacterium and dickeya: Taxonomy and evolution. In *Plant Diseases Caused by Dickeya and Pectobacterium Species* (pp. 13–37). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61459-1_2
- Tuárez-García, D. A., Galván-Gámez, H., Erazo Solórzano, C. Y., Edison Zambrano, C., Rodríguez-Solana, R., Pereira-Caro, G., Sánchez-Parra, M., Moreno-Rojas, J. M., & Ordóñez-Díaz, J. L. (2023). Effects of Different Heating Treatments on the Antioxidant Activity and Phenolic Compounds of Ecuadorian Red Dacca Banana. *Plants*, *12*. <https://doi.org/10.3390/plants12152780>
- Van Gijsegem, F., Hugouvieux-Cotte-Pattat, N., Kraepiel, Y., Lojkowska, E., Moleleki, L. N., Gorshkov, V., & Yedidia, I. (2021). Molecular interactions of pectobacterium and Dickeya with plants. In *Plant Diseases Caused by Dickeya and Pectobacterium Species* (pp. 85–147). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-61459-1_4
- Xie, C., Gu, W., Chen, Z., Liang, Z., Huang, S., Zhang, L.-H., & Chen, S. (2023). Polyamine signaling communications play a key role in regulating the pathogenicity of *Dickeya fangzhongdai*. *Microbiology Spectrum*, *11*. <https://doi.org/10.1128/spectrum.01965-23>
- Zaczek-Moczydłowska, M. A., Fleming, C. C., Young, G. K., Campbell, K., & O'Hanlon, R. (2019). Pectobacterium and Dickeya species detected in vegetables in Northern Ireland. *European Journal of Plant Pathology*, *154*, 635–647. <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01687-1>
- Zhang, J., Arif, M., Shen, H., Sun, D., Pu, X., Hu, J., Lin, B., & Yang, Q. (2022). Genomic Comparisons and Phenotypic Diversity of *Dickeya zeae* Strains Causing Bacterial Soft Rot of Banana in China. *Frontiers in Plant Science*, *13*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.822829>
- Zhang, J., Hu, J., Shen, H., Zhang, Y., Sun, D., Pu, X., Yang, Q., Fan, Q., & Lin, B. (2018). Genomic analysis of the Phalaenopsis pathogen *Dickeya* sp. PA1, representing the emerging species *Dickeya fangzhongdai*. *BMC Genomics*, *19*. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5154-3>
- Zhang, J., Sun, D., Shen, H., Pu, X., Liu, P., Lin, B., & Yang, Q. (2024). *Dickeya fangzhongdai* was prevalent and caused taro soft rot when coexisting with the Pectobacterium complex, with a preference for Araceae plants. *Frontiers in Microbiology*, *15*, 1431047.

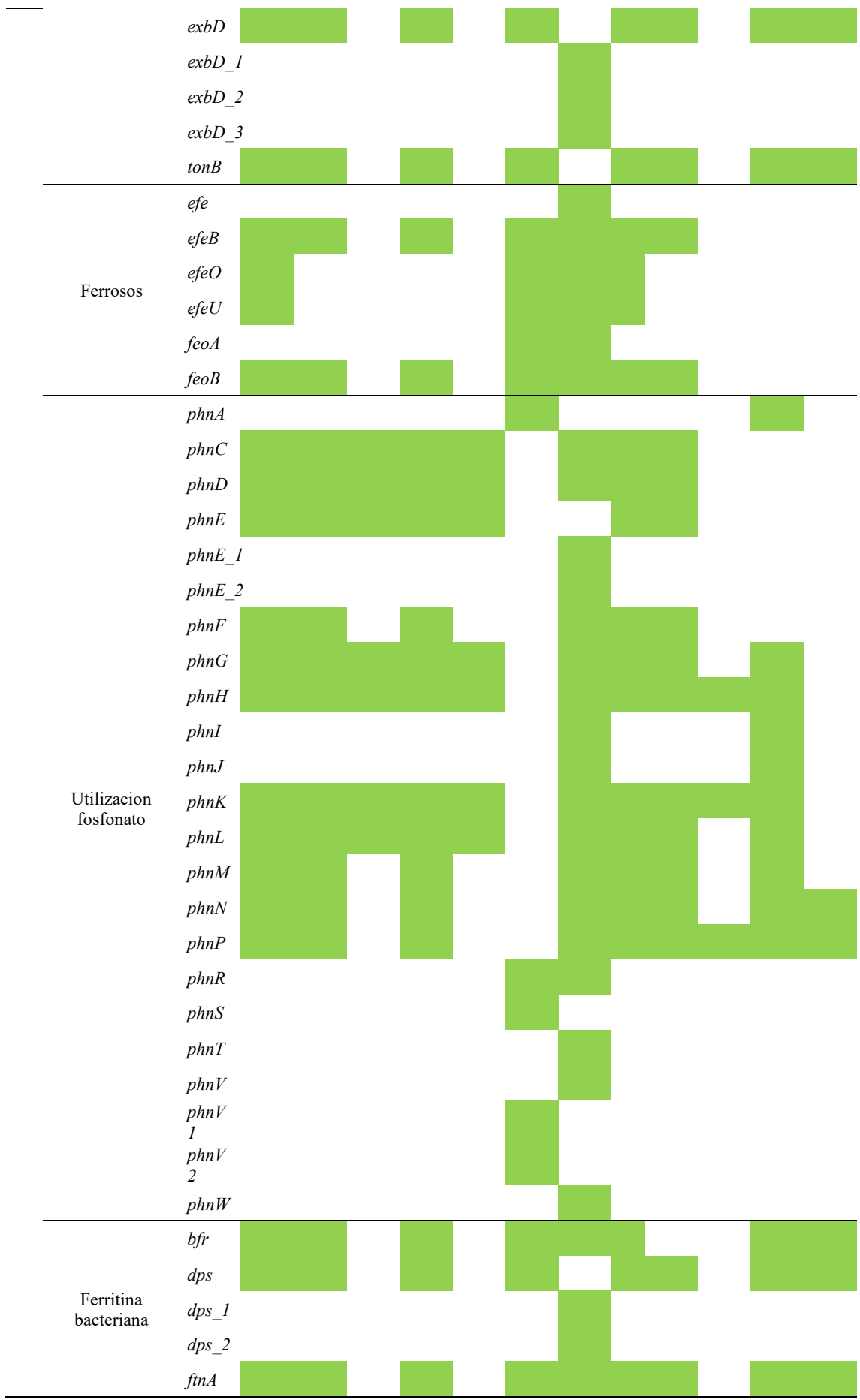












Bombas de eflujo

mfs (Major Facilitator Superfamily)

rnd (Resistance nodulation division)

