

© 2026 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 29: 1-17, 2026.

<https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2026.811>

Una perspectiva ecológica en fitopatología: estudio y control de infecciones multiespecie

Isabel Hernández¹, Luis G. Hernández-Montiel² y Jorge Rocha^{2*}

¹Departamento de Bioquímica-Alimentos, Facultad de Ciencias Químicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, 72570, Puebla, México. ²Programa de Agricultura en Zonas Áridas, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste SC, La Paz, 23096, Baja California Sur, México. E-mail: *jrocha@cibnor.mx

RESUMEN

El estudio de las infecciones multiespecie en las plantas es determinante para comprender su impacto en la salud y en el rendimiento de los cultivos, y para establecer estrategias hacia un manejo sustentable. En esta revisión, se discuten las principales coinfecciones causadas por fitopatógenos, con especial atención a las aproximaciones experimentales para identificar las interacciones sinérgicas y antagonicas mediante ensayos de coinoculación. También se menciona el potencial de la ecología sintética en la generación de comunidades microbianas y su contribución al estudio y control de las coinfecciones. Aunque la ecología de las coinfecciones ha sido explorada, su estudio en sistemas experimentales convencionales presenta múltiples limitantes, por desconocerse: la diversidad y dinámica de las comunidades microbianas, la contribución individual en la coinfección, la evolución de los mecanismos de virulencia, los mecanismos de defensa del hospedero y el efecto de las condiciones ambientales en la incidencia y severidad de la coinfección. Una alternativa es la utilización de la ecología sintética por su posible aportación al desarrollo de nuevos modelos experimentales que expliquen las interacciones en una infección multiespecie, y en el diseño de estrategias sostenibles de protección a los cultivos agrícolas para garantizar la seguridad alimentaria. Esta revisión propone el estudio de las infecciones multiespecie desde una perspectiva ecológica, con herramientas de ecología sintética, para un biocontrol sustentable y un manejo integral.

Palabras clave: comunidades fitopatógenas, coinfecciones, ecología sintética, control biológico.

An ecological perspective on phytopathology: the study and control of multispecies infections

ABSTRACT

The study of multispecies infections in plants is crucial for understanding their impact on crop health and yield, as well as for their sustainable management. In this review, we discuss significant co-infections caused by phytopathogens, focusing on experimental strategies that have identified synergistic and antagonistic interactions through co-inoculation assays. Additionally, we highlight the potential of synthetic ecology in generating microbial communities that enable the study and control of co-infections. Although ecology in plant co-infections has been addressed in numerous studies, the use of conventional experimental systems presents multiple limitations, such as the diversity and dynamics of microbial communities, the individual contribution to co-infection, the evolution of virulence mechanisms, the mechanisms for host immune response systems, and the effect of environmental conditions on co-infection severity and incidence remain largely unknown. Synthetic ecology can contribute to the development of new experimental models to study and explain ecological interactions in multispecies infections, thereby providing the design of sustainable strategies to protect crops and ensure food security. This review argues that studying multispecies infections from an ecological perspective and employing synthetic ecology are promising approaches to developing sustainable control strategies for their management.

Keywords: phytopathogenic communities, co-infections, synthetic ecology, biological control.

INTRODUCCIÓN

La seguridad alimentaria mundial depende de la obtención de productos agrícolas suficientes, nutritivos e inocuos para que la población lleve una vida activa y sana (FAO, 2024). Los cultivos agrícolas al ser afectados por factores bióticos y abióticos, comprometen la productividad y calidad de las cosechas (Teshome, Zharare & Naidoo, 2020). Entre los factores abióticos están: la temperatura, humedad, radiación solar, disponibilidad de nutrientes, heladas y el viento, entre otros. En los factores bióticos se encuentran los insectos plaga, nematodos y microorganismos como los hongos, oomicetos, bacterias y virus, entre otros (He, Zhan & Xie, 2016; Chaudhary, Agri, Chaudhary, Kumar & Kumar, 2022).

Las plagas y los microorganismos fitopatógenos disminuyen el rendimiento de los cultivos; por ejemplo, a nivel mundial se han reportado pérdidas de 17.2 % en papa (*Solanum tuberosum* L.), 21.4 % en soya (*Glycine max*), 21.5 % en trigo (*Triticum aestivum* L.), 22.6 % en maíz (*Zea mays* L.) y hasta el 30 % en arroz (*Oriza sativa* L.), (Savary, Willocquet, Pethybridge, Esker, McRoberts & Nelson, 2019; Ristaino *et al.*, 2021). En este sentido, es necesario identificar a los fitopatógenos involucrados, conocer sus mecanismos de infección y establecer opciones sustentables para su control a fin de garantizar el suministro de alimentos.

En general, las enfermedades se estudian en modelos simplificados de acuerdo con los postulados de Koch, en los que se considera que cada enfermedad es ocasionada por un fitopatógeno (O'Connell, Herbert, Sreenivasaprasad, Khatib, Esquerré-Tugayé & Dumas, 2004). Sin embargo, la complejidad de los sistemas naturales es en ocasiones un impedimento para reproducirlos en sistemas experimentales. En muchos casos los postulados no se cumplen, pues existen factores ambientales que no se consideran (Bonello, 2024; Oliver, 2024). Además, los fitopatógenos desarrollan nuevas estrategias de infección para superar a los sistemas de defensa del hospedero y a su vez, las plantas evolucionan para reducir la susceptibilidad a las enfermedades (Nazarov, Baleev, Ivanova, Sokolova & Karakozova, 2020; Bellah, Seiler & Croll, 2023). Por esto, las enfermedades de las plantas deben estudiarse desde una perspectiva ecológica por ser el resultado de las interacciones entre los factores bióticos y los abióticos. En este sentido, las plantas pueden llegar hospedar a comunidades de microorganismos causantes de enfermedades ecológicamente complejas, como es el caso de las infecciones multiespecie o coinfecciones. Las coinfecciones se refieren a enfermedades ocasionadas por dos o más microorganismos, por lo que su estudio en sistemas experimentales simplificados representa un reto adicional, y es necesario desarrollar nuevas herramientas y estrategias de experimentación que permitan entender cómo se comportan para llevar a cabo su control (Alizon, De Roode

& Michalakakis, 2013; Zhou *et al.*, 2022; Dutt, Andrivon & Le May, 2022).

El objetivo de esta revisión es describir y discutir algunas investigaciones sobre infecciones multiespecie en plantas, en concreto, en las estrategias experimentales utilizadas. Asimismo, analizamos los estudios que abordan el manejo sustentable de este tipo de enfermedades, con énfasis en las limitaciones de los métodos experimentales que se aplican. Por último, destacamos el potencial de la ecología sintética en la generación de comunidades microbianas sintéticas (SynComs) para el estudio y manejo de las enfermedades multiespecie.

Modelos clásicos en fitopatología y los postulados de Koch

Entre 1870 y 1900, Roberto Koch describió varias bacterias causantes de enfermedades, entre ellas: *Bacillus anthracis* (ántrax), *Vibrio cholerae* (cólera), *Corynebacterium diphtheria* (difteria) y *Mycobacterium tuberculosis* (tuberculosis), asociando un patógeno específico con una enfermedad (Grimes, 2006; Blevins & Bronze, 2010). Sus investigaciones lo condujeron a publicar cuatro criterios (Postulados de Koch), para que a un microorganismo se le considere la causa de una enfermedad y son: **1)** el estar presente en cada organismo enfermo examinado y ausente en los organismos sanos; **2)** debe aislarse del organismo enfermo y obtenerse en un cultivo puro; **3)** debe provocar la enfermedad al ser inoculado en un organismo sano y susceptible y **4)** debe ser recuperado del organismo inoculado experimentalmente con las mismas características que el cultivo puro. Estos criterios aún tienen un gran impacto en fitopatología (Grimes, 2006; Lamichhane & Venturi, 2015; Bonello, 2024).

En los sistemas experimentales, la evaluación de los síntomas de una enfermedad se realiza utilizando plantas sanas que son inoculadas con un microorganismo fitopatógeno en cultivo puro. Algunos de estos patógenos considerados modelo son las bacterias *Pseudomonas syringae*, *Agrobacterium tumefaciens*, *Xanthomonas oryzae*, y los hongos *Fusarium oxysporum* y *Colletotrichum* spp., entre otros (Dean *et al.*, 2012; Mansfield *et al.*, 2012). Con respecto a las plantas, *Arabidopsis thaliana* es empleada desde hace décadas; actualmente, se utilizan otras especies de importancia económica como: tomate, maíz, trigo, arroz y soya (Arie, Takahashi, Kodama & Teraoka, 2007; Strable & Scanlon, 2009; Xu *et al.*, 2015; Borrill, 2020).

El estudio de estos sistemas modelo ha permitido generar conocimiento sobre las bases moleculares de la infección, incluidas: **i)** la transducción de señales relacionada con la respuesta inmune y la susceptibilidad de la planta hospedera; **ii)** la comunicación celular; **iii)** la especificidad; **iv)** los factores de virulencia y **v)** algunos mecanismos de infección (Jackson & Taylor, 1996; Pontes, Fernandes, dos Santos, Tasic & Fill,

2020; Wang, Pruitt, Nürnberger & Wang, 2022). También han contribuido al estudio genético y molecular del reconocimiento planta-patógeno para la comprensión de la patogénesis y su posible control (O’Connell *et al.*, 2004; Katagiri, Thilmony & He, 2002; Brown, Chang & Fuqua, 2023).

Coinfecciones: un desafío a los postulados de Koch

Una coinfección, o infección multiespecie, se refiere a la infección y colonización simultáneas de un hospedero por una comunidad diversa de patógenos (bacterias, virus y hongos) que actúan colectivamente durante el desarrollo de la enfermedad (Alizon *et al.*, 2013; Short, Murdoch & Ryan, 2014). En estos casos, la severidad de la infección dependerá no solo de la genética de los patógenos, sino de sus interacciones, que son además influenciadas por la genética de la planta y por las condiciones ambientales; por lo tanto, es difícil reproducir los síntomas que se observan en los estudios de campo utilizando sistemas de experimentación convencionales (**Figura 1**), (Lamichhane & Venturi, 2015; Abdullah, Moffat, Lopez-Ruiz, Gibberd, Hamblin & Zerihun, 2017; Nazarov *et al.*, 2020). En consecuencia, las coinfecciones desafían los

postulados de Koch, pues en los casos en que se aíslan múltiples microorganismos a partir de una misma lesión o síntoma (**Figura 1**, No. 2-3), se simplifica el sistema experimental, al seleccionar sólo a uno de los microorganismos como modelo, por ejemplo, el que con más frecuencia se aísla o el que presenta mayor virulencia cuando se inocula individualmente (**Figura 1**, No. 4-5), (Rashid, Sijam, Awla, Saud & Kadir, 2016; Al-Jaradi, Al-Mahmooli, Janke, Maharachchikumbura, Al-Saady & Al-Sadi, 2018; Roach, Mann, Gambley, Shivas & Rodoni, 2018). Sin embargo, esta estrategia no permitirá reproducir los síntomas observados en campo (**Figura 1** No. 6).

El estudio de las coinfecciones se ha enfocado más en modelos humanos (Walch & Broz, 2025); un ejemplo, es la fibrosis quística (FQ) en ella las interacciones microbianas se han descrito con amplitud. La FQ es una enfermedad genética hereditaria en la que el cuerpo produce un moco espeso, pegajoso, obstructor de pulmones, páncreas y otros órganos. Esto, provoca frecuentes infecciones causadas por comunidades microbianas (Jennings *et al.*, 2021; O’Toole *et al.*, 2021). Las coinfecciones son ocasionadas por: *Staphylococcus*

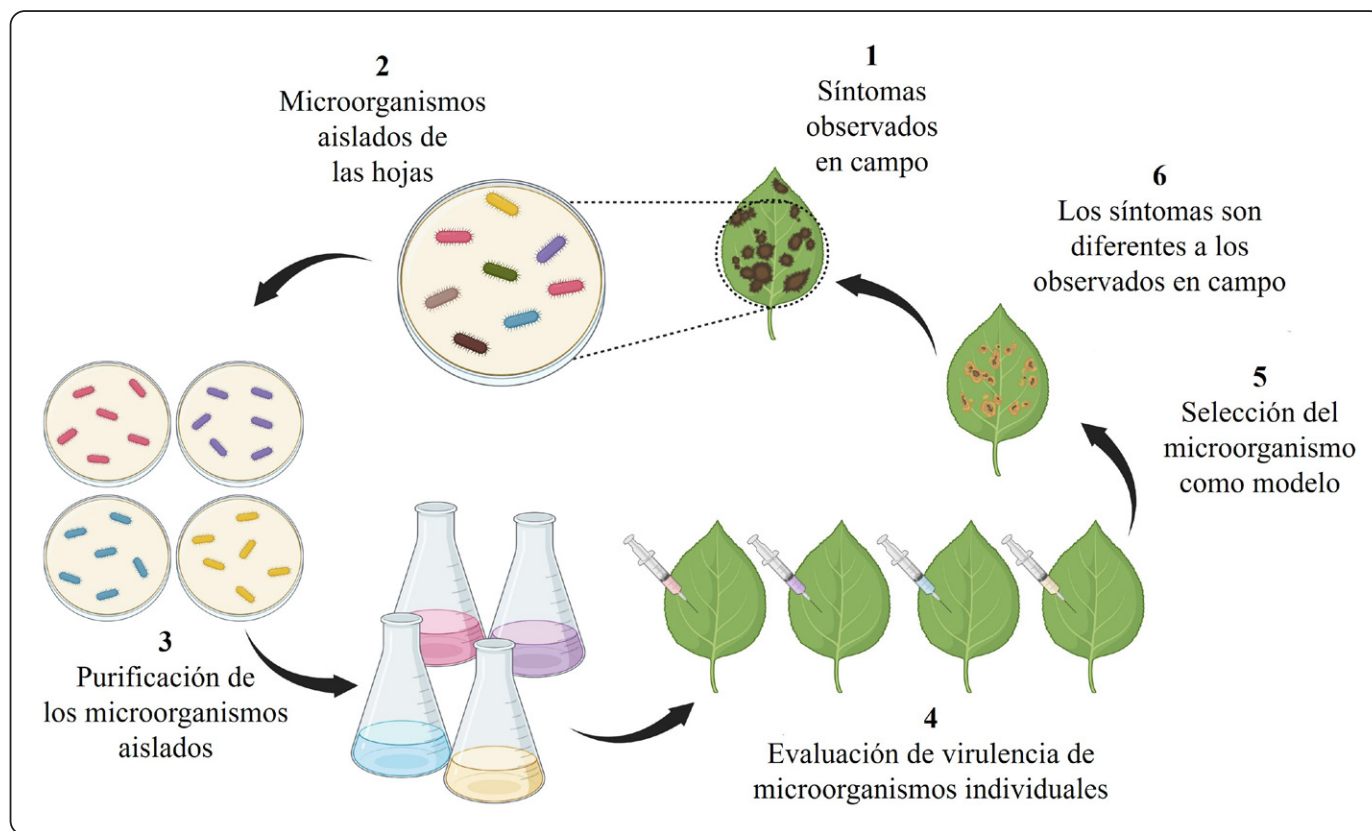


Figura 1. Postulados de Koch en sistemas experimentales simplificados. 1: Aislamiento de microorganismos a partir de los síntomas foliares causados por una coinfección en condiciones de campo. 2 y 3: Aislamiento y purificación de los microorganismos. 4: Inoculación de microorganismos individuales. 5: Selección del microorganismo modelo. 6: Los síntomas causados por el microorganismo modelo difieren de los observados en campo. En las coinfecciones, la inoculación con un solo microorganismo no reproduce los síntomas observados en la muestra original. Figura original, creada por los autores utilizando Biorender.

aureus, *Pseudomonas aeruginosa*, el complejo *Burkholderia cepacia*, *Stenotrophomonas*, *Achromobacter* y *Ralstonia*, micobacterias no tuberculosas, y algunos hongos como *Candida* y *Aspergillus* (Short *et al.*, 2014; Camus, Briaud, Vandenesch & Moreau, 2021; Jennings *et al.*, 2021). Incluso, las interacciones ecológicas entre *Pseudomonas aeruginosa* y *Candida albicans* son consideradas un modelo de estudio (Phuengmaung *et al.*, 2020).

En las plantas, las coinfecciones también son de relevancia ecológica, ambiental y agrícola (Frey-Klett, Burlinson, Deveau, Barret, Tarkka & Sarniguet, 2011; Tollenaere *et al.*, 2017). Durante el desarrollo de una coinfección, pueden establecerse asociaciones físicas que implican la formación de *biofilms* polimicrobianos, la adhesión celular y la colonización interna. También se involucran interacciones químicas por diferentes vías, como la antibiosis, la producción de metabolitos secundarios, enzimas y la comunicación celular por *quorum sensing* (síntesis y detección de autoinductores para diversas funciones dentro de las poblaciones), (Deveau *et al.*, 2018; Steffan, Venkatesh & Keller, 2020; Zhou *et al.*, 2022). Las **interacciones ecológicas** en las coinfecciones son muy complejas, y de tres tipos: **i)** competencia por espacio y/o nutrientes, aquí los patógenos desarrollan barreras físicas o utilizan toxinas para excluir a los competidores de los nichos; **ii)** cooperación, los patógenos interactúan de manera aditiva o sinérgica, al proporcionar señales bioquímicas mutuas, esenciales en la patogénesis; **iii)** coexistencia, los patógenos son estables y se desarrollan, sin problema en los nichos. Las **interacciones de cooperación** entre patógenos son de especial interés, por intensificar los efectos de la infección (Abdullah *et al.*, 2017; Syller, 2020; Dutt *et al.*, 2022).

Principales coinfecciones en las plantas

En una amplia variedad de coinfecciones en las plantas se ha detectado la presencia de diversas poblaciones microbianas, que incluyen virus, bacterias, hongos, levaduras y otros eucariontes microscópicos (Nazarov *et al.*, 2020; Bellah *et al.*, 2023). En las **coinfecciones bacterianas** están incluidas: **(A)** la **necrosis medular**, que afecta a la familia de las solanáceas (pimiento, papa, berenjena y tomate), (Trantas, Sarris, Pentari, Mpalantinaki, Ververidis & Goumas, 2015; Ibrahim, El Komy, Balabel, Hamad & Al-Saleh, 2020). Los síntomas son: clorosis y marchitamiento de las hojas, la presencia de divisiones longitudinales en los tallos, coloración marrón de los tejidos vasculares y, finalmente, la necrosis; las bacterias reportadas como agentes causales son: *Pseudomonas perforans*, *P. corrugata*, *P. fluorescens* y *Xanthomonas perforans*, entre otras (Trantas *et al.*, 2015; Aiello, Vitale, La Ruota, Polizzi & Cirvilleri, 2017; Ibrahim *et al.*, 2020); **(B)** la **podrición blanda** se presenta en papa, cebolla y plantas ornamentales. Los síntomas son: la degradación de los tubérculos, los rizomas y los bulbos, así como el ablandamiento y la podrición de los tejidos. La causa son múltiples bacterias de los géneros *Pectobacterium*,

Dickeya, *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Pantoea* y *Enterobacter*; entre las más estudiadas están *P. parmentieri* y *D. dianthicola* (Charkowski, 2018; Ge, Ekbataniamiri, Johnson, Larkin & Hao, 2021); **(C)** la **mancha foliar** que afecta a la papa, el pimiento, el chile y el tomate; los síntomas son: lesiones de coloración negra y amarilla, y halos en las hojas y frutos; las bacterias que la causan son del género *Xanthomonas* (Potnis *et al.*, 2015; Roach *et al.*, 2018; Utami, Meale & Young, 2022). Las **coinfecciones por hongos** también afectan a las plantas y es común encontrar más de una especie en las muestras de campo. Por ejemplo, la **podrición de raíces, tallos, frutos y mazorcas** la provocan comunidades del género *Fusarium* en cultivos de maíz, trigo, cebada y en los frutos tropicales como plátano, piña, mango y papaya, entre otros (Sanna, Martino, Guarnaccia & Mezzalama, 2023; Zakaria, 2023); en particular las cepas de *Fusarium* producen micotoxinas que limitan el rendimiento de los cultivos en campo y sus efectos son tóxicos en plantas, animales y humanos (Shabeer, Tahira & Jamal, 2021; Sherif, Kirsch, Splivallo, Pfohl & Karlovsky, 2023).

En lo que se refiere a las **coinfecciones virales** en plantas, estas representan un reto, ya que la recombinación frecuente conduce a la generación de nuevas especies, lo que dificulta la supresión de los síntomas (Moreno & López-Moya, 2020). El **mosaico estriado o rayado** es una enfermedad causada por el virus del mosaico estriado del trigo (Wheat Streak Mosaic Virus, WSMV). Sin embargo, se ha reportado coinfección por el virus del mosaico del trigo (Triticum Mosaic Virus, TriMV) y el virus del mosaico del trigo de las altas llanuras (High Plains Wheat Mosaic Virus, HPWMoV). Esta gramínea es la más afectada, pero también lo son: la cebada, la avena y el maíz, entre otros cultivos (Redila, Phipps & Nouri, 2021; Singhal, Nabi, Yadav & Dubey, 2021).

Finalmente, las **coinfecciones multidominio** son causadas por una combinación de fitopatógenos, incluidos, las bacterias, los hongos, los oomicetos y los virus (Lamichhane & Venturi, 2015; Willsey, Chatterton, Heynen & Erickson, 2018; Aloï, Zamora-Ballesteros, Martín-García, Diez & Cacciola, 2021). Por ejemplo, **(A)** la **necrosis apical marrón** en el nogal; los síntomas inician con la aparición de una zona acuosa en el extremo apical de los frutos que se extiende gradualmente hasta adquirir una coloración de marrón a negro que los marchita. Los agentes causales son los hongos de los géneros: *Fusarium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Colletotrichum* y *Phomopsis*, y la bacteria *Xanthomonas arboricola* pv. *Juglandis* (Belisario, Maccaroni, Corazza, Balmas & Valier, 2002; Scotton, Bortolin, Fiorin & Belisario, 2015; Moya-Elizondo, Lagos, San Martín & Ruiz, 2021).

Otro ejemplo es el **(B) marchitamiento de las plántulas**, también llamado **damping-off**, los síntomas incluyen poca o nula emergencia de las plántulas debido al uso de semillas infectadas (preemergencia). Cuando las plántulas emergen,

se marchitan y presentan una lesión de apariencia húmeda y necrótica en el tallo, lo que provoca su colapso (postemergencia) (Agrios, 2005; Lamichhane *et al.*, 2017). Todos los cultivos agrícolas y forestales, en viveros y en campo, son susceptibles a los agentes causales, que incluyen: **hongos** de los géneros *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Sclerotium*, *Thielaviopsis* y *Alternaria*; **los oomicetos** *Pythium* y *Phytophthora* y, en menor frecuencia; **bacterias** del género *Pseudomonas* (Lamichhane *et al.*, 2017; Adhikari *et al.*, 2024).

Estrategias experimentales para el estudio de coinfecciones con interacciones sinérgicas y antagónicas

Investigar las coinfecciones en las plantas requiere de la aplicación de estrategias experimentales que permitan entender

las interacciones ecológicas. En la **Tabla I** se enlistan estudios de coinfecciones, mostrando los patógenos evaluados, la enfermedad y el cultivo hospedero. Como se discute más adelante, los estudios relacionan la interacción entre los fitopatógenos, la severidad de la enfermedad y la respuesta inmune del hospedero mediante ensayos de coinoculación, con especial interés en los casos en los que se identifica una interacción sinérgica o antagónica para describir la patogénesis. Aunque tienen algunas limitaciones, estas estrategias se combinan para profundizar en la comprensión de la ecología de las coinfecciones, desde el nivel molecular hasta el ecosistémico (Tang *et al.*, 2019; Murtza, Pei You & Barbetti, 2022; Brouwer, Wolters, Andreasson, Liljeroth, Vleeshouwers & Grenville-Briggs, 2023).

Tabla I. Estudios de interacción entre fitopatógenos mediante ensayos de coinoculación.

Interacción	Fitopatógenos evaluados	Enfermedad	Cultivo hospedero	Referencia
Bacteria– Bacteria	<i>Pseudomonas</i> spp. y <i>Xanthomonas perforans</i>	Necrosis medular	Tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>)	(Aiello <i>et al.</i> , 2017)
	<i>Pseudomonas corrugata</i> y <i>P. fluorescens</i>	Necrosis medular	Tomate	(Ibrahim <i>et al.</i> , 2020)
	<i>Xanthomonas perforans</i> , <i>X. arboricola</i> y <i>Pseudomonas capsici</i>	Mancha bacteriana	Tomate	(Sadhukhan, Jacques & Potnis, 2024)
	<i>Dickeya dianthicola</i> y <i>Pectobacterium parmentieri</i>	Pudrición blanda	Papa (<i>Solanum tuberosum</i>)	(Ge <i>et al.</i> , 2021)
Hongo– Hongo	<i>Zymoseptoria tritici</i>	Mancha foliar por septoria o mancha foliar moteada	Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	(Bellah <i>et al.</i> , 2023)
	<i>Fusarium graminearum</i> y <i>F. verticillioides</i>	Pudrición de tallo, raíz y mazorca	Maíz (<i>Zea mays</i>)	(Sherif <i>et al.</i> , 2023)
	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>medicaginis</i> y <i>Rhizoctonia solani</i>	Marchitez y pudrición de la raíz	Alfalfa (<i>Medicago sativa</i>)	(Fang <i>et al.</i> , 2021)
	<i>Fusarium aglaonematis</i> y <i>F. elaeidis</i>	Pudrición del tallo	Siempreviva china (<i>Aglaonema modestum</i>)	(Zhang <i>et al.</i> , 2022)
	<i>Fusarium graminearum</i> y <i>F. moniliforme</i>	Pudrición de mazorca	Maíz	(Reid <i>et al.</i> , 1999)
	<i>Fusarium solani</i> , <i>Macrophomina phaseolina</i> y <i>Rhizoctonia solani</i>	Pudrición de raíz	Melón (<i>Cucumis melo</i>)	(Porto, Ambrósio, Nascimento, Cruz & Torres, 2019)
Virus–Virus	Virus huasteco vena amarilla del pimiento (PHYVV) y Virus del mosaico dorado del pimiento (PepGMV)	Rizado amarillo	Pimiento (<i>Capsicum annum</i>)	(Rentería-Canett, Xoconostle-Cázares, Ruiz-Medrano & Rivera-Bustamante, 2011)

Tabla I. Estudios de interacción entre fitopatógenos mediante ensayos de coinoculación (continuación).

Interacción	Fitopatógenos evaluados	Enfermedad	Cultivo hospedero	Referencia
Virus–Virus	Virus de la mancha anular de la papaya (PRSV) y Virus del mosaico de la papaya (PapMV)	Mosaico	Papayo (<i>Carica papaya</i>)	(Chávez-Calvillo <i>et al.</i> , 2016)
	Virus del mosaico rayado del trigo (WSMV), Virus del mosaico Triticum (TriMV), Virus del mosaico del bromo (BMV) y Virus del mosaico rayado de la cebada (BSMV)	Mosaico rayado y mosaico de Triticum	Trigo	(Tatineni, Alexander & Qu, 2022)
Hongo–Oomiceto	<i>Neopseudocercospora capsellae</i> , <i>Aternaria brassicae</i> , <i>Leptosphaeria maculans</i> y <i>Hyaloperonospora brassicae</i>	Mancha foliar blanca, mancha foliar, cancro del tallo y Mildiú vellosa	Canola (<i>Brassica napus</i>)	(Murtza <i>et al.</i> , 2022)
	<i>Alternaria solani</i> y <i>Phytophthora infestans</i>	Tizón tardío y temprano	Papa	(Brouwer <i>et al.</i> , 2023)
	<i>Fusarium circinatum</i> , <i>Phytophthora cambivora</i> y <i>P. parvispora</i>	Pudrición de corona y raíz	Pino Monterey (<i>Pinus radiata</i>)	(Aloi <i>et al.</i> , 2021)
	<i>Fusarium oxysporum</i> , <i>F. graminearum</i> , <i>Pythium irregulare</i> y <i>P. sylvaticum</i>	Pudrición de la raíz	Soja (<i>Glycine max</i>)	(Lerch-Olson & Robertson, 2020)
	<i>Fusarium</i> spp. y <i>Aphanomyces euteiches</i>	Pudrición de raíz	Guisante (<i>Pisum sativum</i>)	(Willsey <i>et al.</i> , 2018)
	<i>Fusarium solani</i> y <i>Rhizoctonia solani</i>	<i>Damping-off</i>	Cedro bereber (<i>Tetraclinis articulata</i>)	(El Haddadi, Errifi, Msairi, Touhami & Douira, 2021)
	<i>Pythium ultimum</i> y <i>Rhizoctonia solani</i>	<i>Damping-off</i>	Frijol caupí (<i>Vigna unguiculata</i>)	(Adandonon, Aveling, Labuschagne & Ahohuendo, 2001)
Bacteria–Hongo	<i>Xanthomonas translucens</i> , <i>X. compestris</i> , <i>Fusarium oxysporum</i> y <i>F. graminearum</i>	Múltiples síntomas	Trigo	(Dandve <i>et al.</i> , 2019)
	<i>Pectobacterium carotovorum</i> , <i>P. wasabiae</i> y <i>Verticillium dahliae</i>	Muerte prematura	Papa	(Dung, Johnson & Schroeder, 2014)
Virus–Bacteria	Virus del moteado amarillo del arroz (RYMV) y <i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzicola</i>	Raya bacteriana de la hoja	Arroz (<i>Oryza</i> spp.)	(Tollenaere <i>et al.</i> , 2017)
Virus–Hongo	Virus del mosaico del pepino (CMV) y <i>Alternaria alternata</i>	Mosaico y mancha marrón	Tabaco (<i>Nicotiana tabacum</i>)	(Tang <i>et al.</i> , 2019)
Oomiceto–Virus	<i>Pythium spinosum</i> y Virus del mosaico moteado verde del pepino (CGMMV)	Marchitamiento	Pepino (<i>Cucumis sativus</i>)	(Philosoph, Dombrovsky, Luria, Sela, Elad & Frenkel, 2023)
Virus–Hongo–Bacteria	Virus del mosaico de la necrosis del arroz (RNMV), Virus del mosaico del pepino (CMV), <i>Magnaporthe oryzae</i> y <i>Xanthomonas oryzae</i> pv. <i>oryzae</i>	Múltiples síntomas: necrosis del arroz, tizón del arroz y tizón bacteriano	Arroz (línea OsRDR1/6)	(Wagh <i>et al.</i> , 2024)

Varios estudios demuestran que las coinfecciones bacterianas conllevan un aumento (sinergia) en la virulencia en comparación con las infecciones con un microorganismo inoculado individualmente. Por ejemplo, Sadhukhan *et al.* (2024), estudiaron la severidad de la **mancha bacteriana** en plántulas de tomate mediante experimentos de coinoculación e inoculación secuencial con *Xanthomonas perforans* (Xp), *X. arboricola* (Xa) y *Pseudomonas capsici* (Pc), también exploraron algunos mecanismos ecológicos involucrados. Ellos demostraron que la coinfección triple produjo una severidad de 5-6 en una escala de 1-7, y sin correlación con un incremento poblacional de Xp, sino por el crecimiento favorecido de Pc y Xa bajo condiciones de alta humedad. De igual manera, los autores mostraron que existe competencia por nutrientes entre Xp y Xa, con beneficio para Xa y una reducción en la población de Xp, lo que refuerza el carácter oportunista de *X. arboricola* en sistemas coinfectados. Resultados similares obtuvieron Aiello *et al.* (2017), al analizar la **nerosis medular** en plántulas de tomate, al coinocular *X. perforans* con *Pseudomonas* spp. Por otro lado, Ibrahim *et al.* (2020) evaluaron la interacción entre *P. corrugata* y *P. fluorescens* durante el desarrollo de **nerosis medular** en plántulas de tomate. Adicionalmente, Ge *et al.* (2021) analizaron los síntomas de **podrición blanda** en tres variedades de papa causada por la interacción entre *Dickeya dianthicola* y *Pectobacterium parmentieri*. En estos casos, los resultados demostraron que la severidad de la enfermedad fue mayor en las coinfecciones comparada con las infecciones individuales y que las condiciones ambientales modifican la interacción, añadiendo un grado de complejidad al estudio de las coinfecciones.

Las coinfecciones por hongos también alteran los síntomas de la enfermedad en diferentes hospederos. Fang *et al.* (2021) evaluaron a *Fusarium oxysporum* f. sp. *medicaginis* y *Rhizoctonia solani* como causantes de la **podrición de raíces** en 80 variedades de alfalfa. Determinaron un índice de severidad del 82 %, y una interacción sinérgica que provocó reducciones tanto en el crecimiento en un 76 % como en las raíces en un 68 %, con respecto a las inoculaciones individuales. Los autores discutieron que este fenómeno es porque los hongos actúan de manera cooperativa al colonizar distintos tejidos de la raíz. Por consiguiente, *F. oxysporum* infecta los vasos xilemáticos y *R. solani* invade los tejidos corticales amplificando el daño. También señalan que las variedades resistentes a las infecciones individuales no coinciden con las más tolerantes a la coinfección. Sin embargo, el estudio no profundiza en los mecanismos asociados a esta respuesta, y aún es necesario investigar a los genes y a los mecanismos implicados.

Otros estudios identifican una interacción sinérgica en la severidad de las infecciones, es el caso de, Porto, Ambrósio, Nascimento, Cruz & Torres (2019) que mencionan la interacción entre *F. solani*, *R. solani* y *Macrophomina phaseolina* en la incidencia y la severidad de la **podrición de raíz** y el

desarrollo del melón. De igual manera, El Haddadi *et al.* (2021) investigaron la interacción entre *F. solani* y *R. solani* en el **damping-off** y la **podrición de raíces** en plántulas de cedro bereber, conocido localmente como ‘Tuya’. Por su parte, Zhang *et al.* (2022) coinfectaron plantas ornamentales (*Aglaonema modestum*) con *Fusarium aglaonematis* y *F. elaeidis* para evaluar su efecto en la **podrición del tallo**. En estos estudios, los resultados determinaron que la severidad de la enfermedad fue mayor en las plantas coinfectadas que en las infecciones individuales, lo que sugiere una interacción con una respuesta sinérgica en la virulencia. De igual manera, la incidencia de las enfermedades fue mayor en las plantas lesionadas que en las no lesionadas, por lo tanto, recomiendan la implementación de medidas de manejo agrícola adecuadas para evitar daños físicos a las plantas.

De igual manera, las interacciones entre virus afectan tanto la severidad de los síntomas como la expresión génica y la replicación (Syller, 2020). Tatineni *et al.* (2022), evaluaron la coinoculación de los virus WSMV, TriMV, virus del mosaico del bromo (BMV) y el virus del mosaico rayado de la cebada (BSMV) en plántulas de trigo y demostraron que existe una interacción sinérgica diferenciada según los virus involucrados. De esta manera, la coinfección cuádruple resultó en una enfermedad más severa, que provocó la muerte de la mayoría de las plántulas; asimismo la coinfección triple por WSMV + TriMV + BMV o BSMV fue asociada con la acumulación de títulos virales de TriMV y BMV. Resultados similares obtuvieron Rentería-Canett *et al.* (2011), al coinocular los virus huasteco vena amarilla del pimiento (PHYVV) y el del mosaico dorado del pimiento (PepGMV) en plántulas de pimiento para analizar los síntomas del **rizado amarillo**, con esto demostraron una interacción sinérgica en el desarrollo de la enfermedad y la supresión de la fase de recuperación observada en infecciones virales individuales. Mediante PCR con transcriptasa reversa, se evidenció un incremento en la concentración del ADN de ambos virus durante la coinfección, así como un mayor número de células infectadas. Adicionalmente, identificaron a la proteína TrAP del PepGMV como factor clave en el sinergismo. Por su parte, Chávez-Calvillo *et al.* (2016) analizaron el efecto de la inoculación simultánea y consecutiva durante la interacción entre los virus de la mancha anular de la papaya (PRSV) y del mosaico de la papaya (PapMV), al causar **mosaico rayado** en cultivos de papaya. Reportaron un efecto sinérgico al inocular de forma consecutiva a PRSV y PapMV, así como en la inoculación simultánea con PRSV + PapMV.

Con respecto a las infecciones multidominio, se han utilizado algunas estrategias experimentales para describir las interacciones entre los fitopatógenos y su efecto combinado sobre la planta hospedera (Dung *et al.*, 2014; Dandve *et al.*, 2019; Wagh *et al.*, 2024). Por ejemplo, Lerch-Olson & Robertson (2020) analizaron el efecto de la coinfección en plántulas de soya, por *Fusarium graminearum*, *F. oxysporum*,

Pythium sylvaticum y *P. irregulare*, causantes de la **pudrición de raíces**. Determinaron que la coinfección dual por el hongo *F. graminearum* y el oomiceto *P. sylvaticum* mostró una interacción sinérgica al provocar la incidencia de la enfermedad en un 70 %, comparada con las infecciones individuales que causaron entre el 11 y 31 % de daño en las raíces. De manera similar, Philosoph *et al.* (2023), demostraron que la coinfección de plántulas de pepino con *Pythium spinosum* y el virus del mosaico moteado verde del pepino (CGMMV, por sus siglas en inglés) no solo resulta en síntomas más severos sino en la alteración del sistema de defensa, causando la mortalidad del 30 % de las plántulas. Mediante un análisis transcriptómico, determinaron que CGMMV desactivó las vías de defensa mucho antes de causar síntomas visibles. Por su parte, Wagh *et al.* (2024) estudiaron la interacción entre el virus del mosaico de la necrosis del arroz (RNMV, por sus siglas en inglés) y patógenos de tres dominios: el virus del mosaico del pepino (CMV, por sus siglas en inglés), *Magnaporthe oryzae* y *Xanthomonas oryzae* pv. *oryza* asociados a múltiples enfermedades, como la necrosis del arroz, el tizón del arroz y el tizón bacteriano, en líneas mutantes de arroz. Argumentaron que los genes OsRDR1 y OsRDR6 actúan como mediadores de la sinergia; estos genes codifican para ARN polimerasas que contribuyen al mecanismo de silenciamiento por ARN de interferencia (ARNi) de la planta. Al utilizar líneas de arroz mutantes deficientes en estos genes, la sinergia patogénica no se produce. Por lo tanto, los autores proponen que el sistema de silenciamiento por ARNi participa en el intercambio de señales o en la alteración del entorno celular necesarios para que los fitopatógenos de diferentes dominios actúen colectivamente.

Algunos estudios también han descrito interacciones antagónicas con efecto en la patogenicidad durante las coinfecciones (Dutt *et al.*, 2022). En este sentido, Reid *et al.* (1999) evaluaron la **pudrición de mazorcas** causada por *F. graminearum* y *F. moniliforme*, individualmente y en una mezcla. Concluyeron que *F. graminearum* provocó el grado más severo de la infección y los niveles más altos de biomasa, seguido de la inoculación dual y la inoculación con *F. moniliforme*, lo que indica una posible interacción antagónica entre las especies fúngicas. También refieren la necesidad de estudiar los mecanismos de producción y actividad de las micotoxinas. De igual manera, Adandonon *et al.* (2001) investigaron la incidencia de **damping-off**, una coinfección multidominio causada por el hongo *R. solani* y el oomiceto *P. ultimum* en plántulas de frijol caupí. Los resultados indicaron que *P. ultimum* ocasionó una incidencia de marchitamiento post-emergencia del 68 % de las plántulas, *R. solani* en 31 % y la coinfección con *P. ultimum* + *R. solani* del 50 %, lo que indica una interacción antagónica al actuar *R. solani* como un parásito de *P. ultimum*, y así limitar su capacidad para infectar a la planta.

Por su parte, Sherif *et al.* (2023) estudiaron la interacción entre *F. graminearum* y *F. verticillioides* al coinfectar mazorcas de maíz, en el que se modificó la biosíntesis de las micotoxinas nivalenol (NIV±) y deoxinivalenol (DON±) en *F. graminearum* y de las fumonisinas (FUM±) en *F. verticillioides*. Las cepas de *F. graminearum* DON± causaron los síntomas más severos, seguidas de *F. graminearum* (NIV±) y *F. verticillioides* (FUM±). En las coinfecciones, el crecimiento de *F. verticillioides* fue estimulado por *F. graminearum* (NIV±) y (DON±); y *F. verticillioides* (FUM±) suprimió a *F. graminearum*, estableciendo una interacción antagónica. Se concluyó que las fumonisinas actúan como agentes de competencia y que el nivalenol y deoxinivalenol no influyen en la interacción entre estas especies.

Como se observa (**Tabla I**), el estudio de las coinfecciones se centra en comparar la virulencia de las cepas individuales con la virulencia de la inoculación combinada. Sin embargo, existen aspectos de la ecología microbiana en las coinfecciones que se desconocen, como son: la diversidad y dinámica de las comunidades microbianas fitopatógenas, los mecanismos involucrados en la evolución de la virulencia, o la contribución de las cepas individuales.

Además, la estandarización metodológica es una de las principales restricciones por lo que se deben evaluar múltiples variables, es decir: los fitopatógenos inoculados, dosis, tipo y método de inoculación, sección inoculada (hoja, tallo, raíz, etc.), etapa fenológica y variedades o genotipos de las plantas. De igual manera, la escala de experimentación puede ser *in vitro*, en invernadero, una parcela, o en campo abierto. Los estudios deben incluir dinámicas temporales, explicar las implicaciones de un manejo integrado y considerar la alta variabilidad ambiental y biológica. Por lo tanto, la reproducción de los ambientes naturales en un sistema experimental es un desafío mayor que requiere la incorporación de modelos que describan los mecanismos ecológicos y moleculares involucrados, para determinar su impacto real en la producción agrícola y diseñar estrategias de control más efectivas.

Control sustentable de infecciones multiespecie

El control biológico surgió como una alternativa para disminuir el ataque de los fitopatógenos y minimizar la aplicación de agroquímicos. Sin embargo, su uso aún está limitado por la variabilidad de los resultados cuando se aplica en campo (Tariq *et al.*, 2020). Para el control de enfermedades multiespecie, se han utilizado inoculantes microbianos individuales y en consorcios. Dhar Purkayastha, Mangar, Saha & Saha (2018) evaluaron la eficiencia de *Serratia marcescens*, una bacteria nativa de la rizosfera de plantas de té (*Camellia sinensis* L.), contra *R. solani*, causante de la **pudrición de raíces** y determinaron que *S. marcescens* inhibió en 66 % el crecimiento de *R. solani* con respecto al control en condiciones

in vitro. Además, se comprobó que la bacteria produce las enzimas quitinasa, lipasa y proteasa, posiblemente asociadas al mecanismo de control biológico y ácido indolacético que promueve el crecimiento vegetal.

De igual manera, Al-Rahbi *et al.* (2023) investigaron la actividad antagonista de bacterias endófitas y rizosféricas aisladas de *Moringa olifera* y *M. perigrina* para suprimir el **damping-off** en cultivos orgánicos de col y observaron que, individualmente, las bacterias *Bacillus pumilus* MPE1, *Paenibacillus glucanolyticus* MPE3, *Pseudomonas indica* MOR3 y MOR8 inhibieron *in vitro* el crecimiento de *Pythium aphanidermatum*; también el marchitamiento de las plántulas se redujo en un 59 % al aplicar *B. pumilus* MPE1. En otro estudio, Zaki *et al.* (2022) aplicaron nanopartículas de plata sintetizadas con metabolitos de *Trichoderma harzianum* para el control de *Fusarium fujikuroi*, *Rhizoctonia solani* y *Macrophomina phaseolina* involucrados en el **damping-off** en plántulas de algodón. En ensayos *in vitro*, demostraron que las nanopartículas inhibieron el crecimiento de los hongos en 55 %, 75 % y 53 % para *F. fujikuroi*, *R. solani* y *M. phaseolina*, respectivamente. Los resultados fueron reproducidos en invernadero con plántulas infectadas individualmente.

Para mejorar la actividad antagonista y la estabilidad de los agentes de control biológico, se han evaluado inoculantes microbianos multiespecie o consorcios que permiten la supresión de los patógenos y confieren beneficios a las plantas como: la fijación de nitrógeno, la solubilización de fósforo, la promoción del crecimiento e incluso la inducción de resistencia sistémica (Niu *et al.*, 2020; Kredics *et al.*, 2024). A continuación, citamos los trabajos de investigación realizados por diferentes autores, para evitar la **podrición de las raíces**. Hussein, Abbasi, Sharifi & Jamali (2018) utilizaron un consorcio con *Bacillus pumilus* INR7, *Trichoderma harzianum* y *Rhizoglyphus intraradices* para suprimir al patógeno *Rhizoctonia solani*, causante de la **podrición de raíces** en plántulas de frijol. La inoculación con *B. pumilus* INR7 + *T. harzianum* la redujo en un 54 % y mejoró la salud de la planta. En otro estudio, Elshahawy & El-Mohamedy (2019) evaluaron la supresión de *Pythium aphanidermatum*, causante de **damping-off** y **podrición de raíces** en tomate, mediante la aplicación de cinco aislados de *Trichoderma* spp. individualmente y en combinación [*Trichoderma harzianum* (Th), *T. asperellum* (Ta), *T. virens* (Tvs1), *T. virens* (Tvs2) y *T. virens* (Tvs3)]. El tratamiento con los cinco aislados redujo la podrición y aumentó la supervivencia de las plántulas en invernadero y en campo.

Es importante mencionar que en la literatura sobre el biocontrol de infecciones multiespecie, se encontró que en general utilizan a una especie fitopatógena en el sistema experimental, y el biocontrol se prueba en dicha especie. Así, por la falta de comunidades microbianas para usar como modelo de infecciones multiespecie se limita el estudio y el control

biológico de coinfecciones, por lo que surgen interrogantes respecto a los mecanismos moleculares y ecológicos relevantes: ¿Cómo son las interacciones por pares y de alto orden (entre tres o más cepas) en una comunidad de fitopatógenos compleja?, ¿Cómo es la dinámica individual de los microorganismos en la coinfección?, ¿Cuál es la contribución relativa de los miembros de la comunidad para la coinfección?, ¿Cuál es el efecto de las variables ambientales y el hospedero sobre estos fenómenos?, ¿Cómo evolucionan las comunidades a lo largo del tiempo y en presencia de agentes antimicrobianos?, entre otras. Por lo expuesto, es necesario incorporar nuevas estrategias experimentales para entender la ecología tanto de los fitopatógenos en la coinfección, como la de los microorganismos en los consorcios utilizados para el control biológico. En este contexto, la ecología sintética y el ensamble de comunidades sintéticas (SynComs) surge como una estrategia útil para abordar estas limitantes.

Ecología sintética aplicada en fitopatología

Las enfermedades de las plantas por coinfecciones plantean retos particulares para su estudio y control, por lo que la fitopatología necesita de nuevos paradigmas que consideren a la ecología microbiana como un medio para entender su comportamiento. La ecología sintética es una extensión de la ecología microbiana que, entre otras metas, busca el diseño y ensamble de ‘comunidades sintéticas’ simplificadas (SynComs), a fin de mantener la estructura y funciones representativas de las comunidades naturales (Niu, Paulson, Zheng & Kolter, 2017). La relevancia de las SynComs radica en su uso como herramientas de investigación, al permitir el estudio de la relación entre las interacciones de los miembros y las funciones de la comunidad (Vorholt, Vogel, Carlström & Müller, 2017). Sin embargo, su diseño es una gran limitante, ya que deben ser fáciles de manipular, permitiendo la modificación de las condiciones experimentales, el seguimiento de la dinámica de las cepas individuales, la medición de funciones determinadas e incluso la modificación genética de las cepas (Dolinšek, Goldschmidt & Johnson, 2016). Por lo que la generación de una SynCom modelo es una tarea compleja que va más allá de utilizar un consorcio o mezcla de microorganismos, extendiéndose al desarrollo de un sistema modelo de investigación (Gastélum, Gómez-Gil, Olmedo-Álvarez & Rocha, 2025).

El potencial de la ecología sintética en el desarrollo de SynComs para una agricultura sustentable ha sido reconocido en diversas investigaciones (De Souza, Armanhi & Arruda, 2020; Shayanthan, Ordoñez & Oresnik, 2022; Suman, Rakshit, Ogireddy, Singh, Gupta & Chandrakala, 2022) y se han ensamblado algunas SynComs modelo para el estudio de interacciones benéficas planta-bacteria (Niu *et al.*, 2017). En el caso de las interacciones planta-fitopatógeno, la ecología sintética se ha utilizado para generar consorcios con el fin de lograr un control biológico eficiente (Berendsen *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2021; Emmenegger, Massoni, Pestalozzi,

Bortfeld-Miller, Maier & Vorholt, 2023). Con respecto a las coinfecciones, Santhanam, Luu, Weinhold, Goldberg, Oh & Baldwin (2015) y Santhanam, Menezes, Grabe, Li, Baldwin & Groten (2019) utilizaron una SynCom compuesta por bacterias aisladas de la rizosfera de plantas sanas de tabaco (*Nicotiana attenuata*) para el control de la **marchitez súbita**, provocada por una coinfección de *Fusarium* sp. y *Alternaria* sp. Los autores demostraron que un consorcio de cinco especies (*Arthrobacter nitroguajacolicus* E46, *Bacillus megaterium* B55, *Bacillus mojavensis* K1, *Pseudomonas azotoformans* A70 y *Pseudomonas frederiksbergensis* A176) protegió a las plantas de la coinfección. Después, se generaron comunidades de las que se removió sistemáticamente cada una de las cepas, y se observó que tres de ellas (E46 + K1 + A176) eran suficientes para el control biológico en campo.

La ecología sintética también aportaría al desarrollo de comunidades de patógenos como nuevos modelos experimentales para entender las interacciones ecológicas en una coinfección, y sus efectos sobre la virulencia. Aunque no existen estudios al respecto, algunos trabajos anteriores sobre SynComs sirven de guía. En general, se emplean dos tipos de estrategias para el ensamble de SynComs: *bottom-up* y *top-down*, adaptables para este fin (**Figura 2**), (Gallardo-Navarro, Aguilar-Salinas, Rocha & Olmedo-Álvarez, 2024).

Las estrategias *bottom-up* (de abajo hacia arriba), se refieren al uso de cepas individuales como piezas con las que se construyen comunidades de manera combinacional y sistemática (Vorholt *et al.*, 2017; Emmenegger *et al.*, 2023). Posteriormente, se evalúa el fenotipo de interés (por ejemplo, la virulencia) de cada una de las combinaciones. La ventaja, es que permite comparar la virulencia de cada comunidad probada con la de sus miembros individuales. La desventaja, es generar una gran cantidad de combinaciones, lo que requiere infraestructura muy especializada para su preparación y evaluación, es decir, robots o plataformas personalizadas de microfluídica (Kehe *et al.*, 2019). Para hacer más accesibles estas estrategias, algunos autores han mostrado la preparación manual de combinatorias completas utilizando microplacas y pipetas multicanal, o las combinatorias parciales, donde se reduce el número de interacciones probadas (Díaz-Colunga, Catalan, Roman, Arrabal & Sanchez, 2024). Asimismo, sería conveniente desarrollar un método de evaluación de virulencia altamente eficiente (*high-throughput*) que permita probar cientos o miles de combinaciones, y así favorecer los ensayos *in vitro* o en modelos sencillos y escalables, como *A. thaliana*. Por ejemplo, Gastélum *et al.* (2025) utilizaron una estrategia *bottom-up* con el fin de generar una comunidad integrada por bacterias asociadas a maíces nativos. En esta comunidad, se necesita la presencia de los tres miembros para formar un *biofilm* más complejo. De la misma manera, se ensamblaría una comunidad funcional y cohesiva, donde todos los miembros sean necesarios para ocasionar una mayor severidad de la enfermedad (**Figura 2A** y

2B), como un modelo para estudiar la dinámica y contribución de cada cepa durante la infección.

Por otro lado, las estrategias *top-down* (de arriba hacia abajo; **Figura 2**) parten de una combinación compleja de microorganismos para llegar a una comunidad simplificada con una función predecible. Las ventajas de estas estrategias es que prueban un número menor de combinaciones y generan comunidades con mayor número de miembros (7-10 miembros). Sin embargo, dependen de ensayos más laboriosos que requieren la selección de un hospedero, un proceso en el que se tiene poco control (**Figura 2B**). Este tipo de estrategias ha servido para generar comunidades que cooperan en funciones específicas, como la biorremediación (Puentes-Téllez & Falcao Salles, 2018). En el caso de bacterias asociadas a plantas, Niu *et al.* (2017) inocularon ≈ 40 aislados en la rizosfera de maíz en un sistema gnotobiótico y, mediante etapas de inoculación, reasamiento y reinoculación, lograron generar una comunidad de siete miembros que colonizan la rizosfera de maíz y al interactuar logran el biocontrol de *Fusarium verticillioides*. De la misma manera, se obtendría una comunidad que pueda inocularse y reasirse (**Figura 2A**) del hospedero, lo que daría lugar a una coinfección consistente, reproducible, y a un modelo de estudio que incluiría a la comunidad de patógenos, al hospedero y al ensayo de infección, con el que se probarían estrategias de control biológico más fácilmente transferibles al campo (**Figura 2B**).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS DE APLICACIÓN

Para enfrentar los desafíos en el manejo de las coinfecciones en plantas, se requiere un nuevo paradigma que incorpore una perspectiva ecológica para entender las interacciones en las comunidades fitopatógenas que participan en la infección, y a su vez, para el desarrollo de estrategias sostenibles de protección a los cultivos con el fin de garantizar la seguridad alimentaria. Una de las herramientas que ofrece la ecología sintética son las comunidades sintéticas (SynComs), que deben ser integradas en estudios multidisciplinarios que incluyan a la metagenómica, la proteómica, la metabolómica y la fisiología vegetal (**Figura 3**). De esta manera, la generación de SynComs como modelos de coinfección es una alternativa valiosa para el estudio de las interacciones relevantes durante la patogénesis y la dinámica de los fitopatógenos y de los consorcios para el control biológico.

Las SynComs también pueden contribuir al manejo agrícola en campo al ser herramientas para diseñar estrategias preventivas y correctivas basadas en los principios de la ecología microbiana (**Figura 3**). Esto sería en la búsqueda y selección de microorganismos antagonistas, la evaluación del biocontrol y el manejo integrado. En condiciones controladas, permitirían evaluar la eficacia de agentes de biocontrol frente a las comunidades patógenas representativas de campo, optimizando su composición y estabilidad antes de su comercialización.

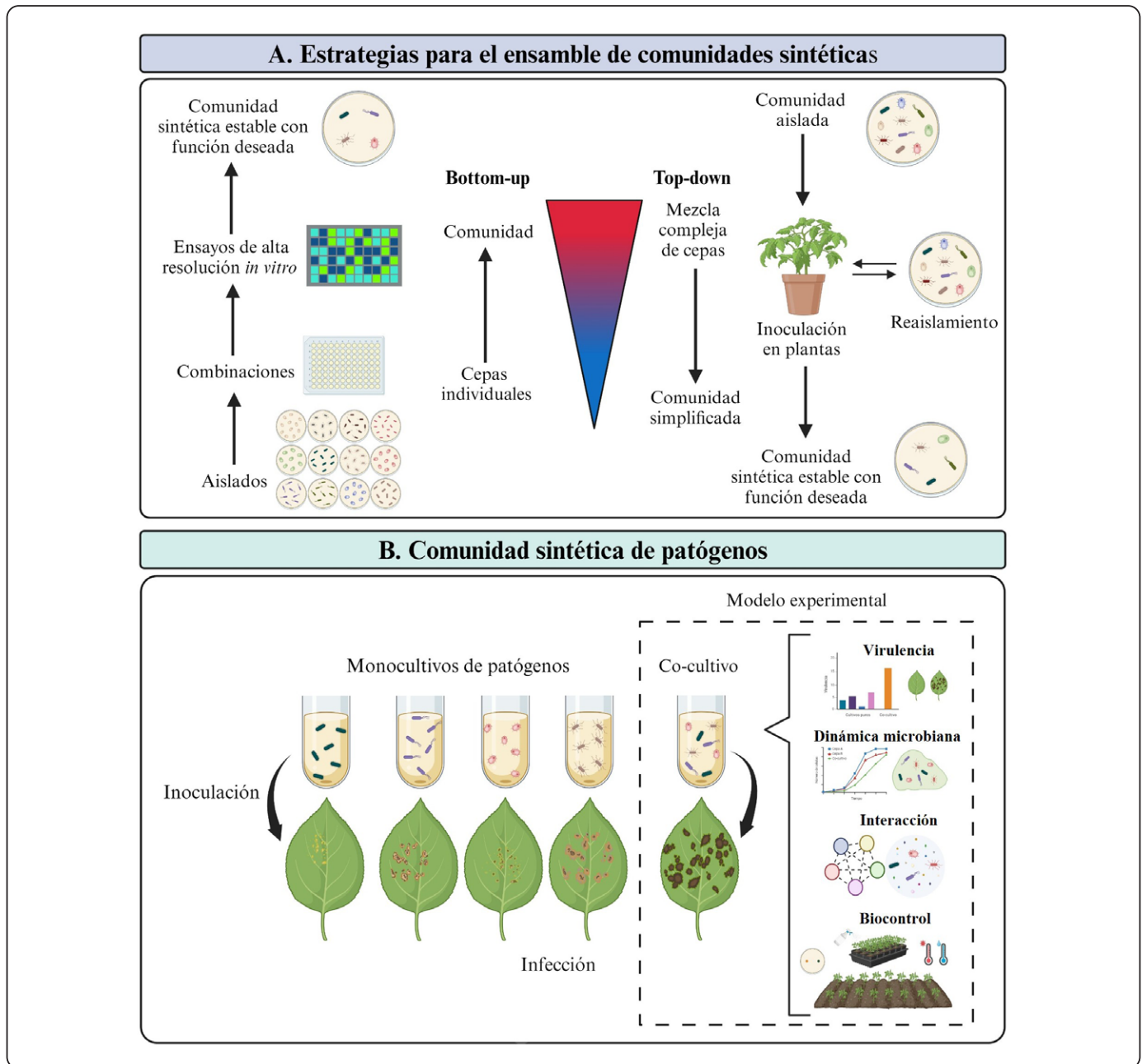


Figura 2. Las estrategias de ensamble de comunidades sintéticas (SynComs) es posible que generen comunidades para el entendimiento y el control de enfermedades por coinfecciones. Figura original creada en Biorender.

Serían útiles en programas de mejoramiento genético para seleccionar cultivos con mayor resiliencia frente a infecciones multiespecie (**Figura 3**). De igual manera, emplearse para describir rutas de señalización activadas o silenciadas por efecto de una coinfección e identificar fitopatógenos moduladores de la severidad y el progreso de la enfermedad, a fin de adaptar las prácticas agronómicas que favorezcan a los microbiomas supresivos, es el caso del manejo del suelo, la rotación de

cultivos o el uso de bioinsumos. Finalmente, la transferencia efectiva de SynComs biofertilizantes o biocontroladores a condiciones de campo requiere de procesos que impliquen validación experimental, adaptación y estabilidad ecológica, así como esquemas de monitoreo microbiológico y fitosanitario. De este modo, las SynComs contribuirían al manejo integrado de infecciones multiespecie predictivo, sostenible y adaptable a distintos sistemas agrícolas.

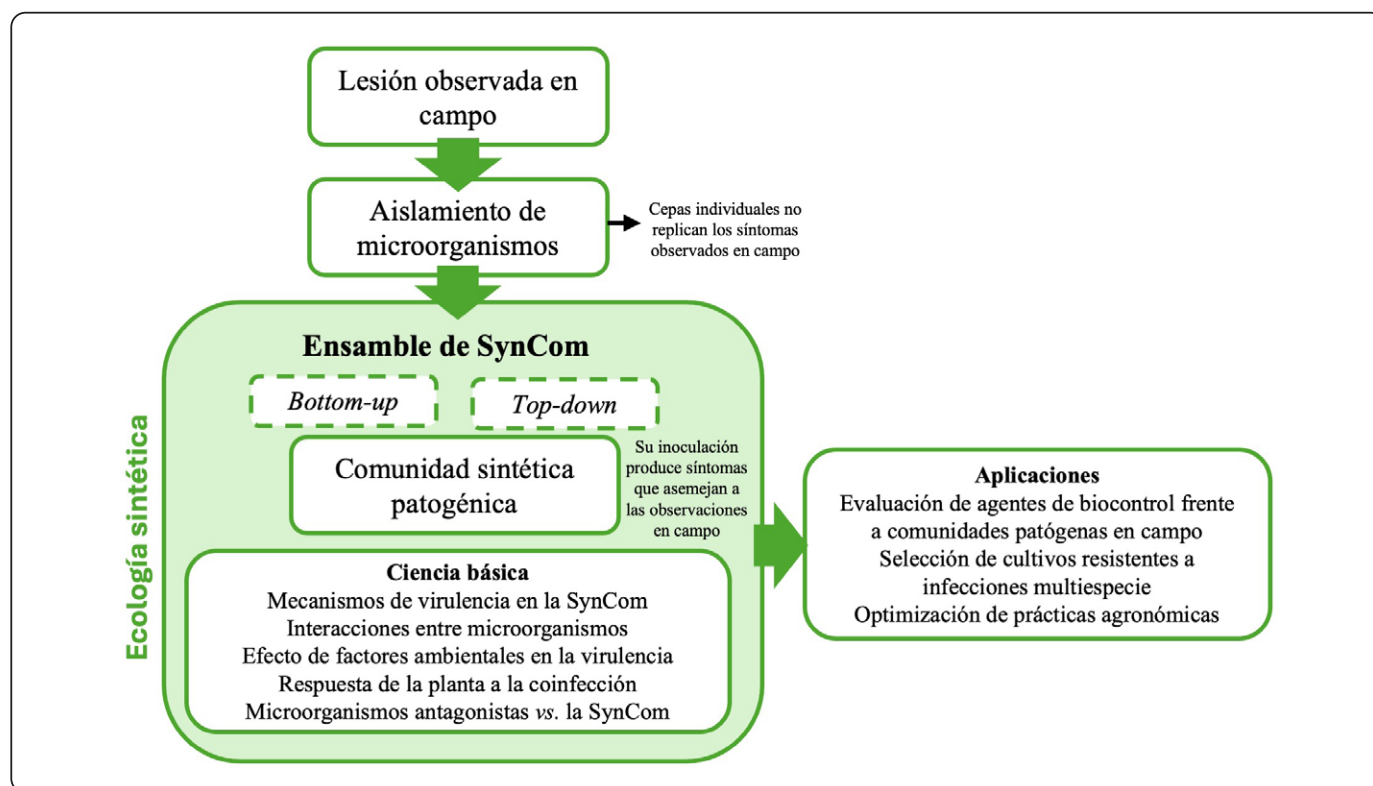


Figura 3. El estudio de las infecciones multiespecie basado en comunidades sintéticas (SynComs) contribuye al desarrollo de estrategias experimentales aplicables al manejo integrado de las enfermedades agrícolas. Figura original creada en Biorender.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Secretaría de Ciencias, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por: el estímulo otorgado en el marco del convenio C-369562/2024 donde participa Isabel Hernández; la beca de estancia posdoctoral I1200/224/2021 otorgada a Isabel Hernández y realizada en CIAD Hidalgo; el financiamiento para el desarrollo del proyecto CBF-G-621, otorgado a Jorge Rocha.

REFERENCIAS

Abdullah, A. S., Moffat, C. S., Lopez-Ruiz, F. J., Gibberd, M. R., Hamblin, J. & Zerihun, A. (2017). Host–Multi–Pathogen Warfare: Pathogen Interactions in Co-infected Plants. *Front. Plant Sci.*, **8(1806)**, 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01806>

Adandonon, A., Aveling, T. A. S., Labuschagne, N. & Ahohuendo, B. C. (2001). *Pythium/Rhizoctonia* complex causing damping-off of cowpea in South Africa. *Afr. Plant Prot.*, **7(2)**, 111–113.

Adhikari, A., Oli, D., Poudel, P., Magar, P. B., Pandit, S., Pokhrel, A., Gurung, S. B. & Shrestha, J. (2024). *Pythium*-induced damping-off disease and its management in tomato (*Solanum lycopersicum* L.): A review. *Agric. Sci. Technol.*, **16(1)**, 3–17. <https://doi.org/10.15547/ast.2024.01.001>

Agrios, G. N. (2005). Control of plant diseases. En *Plant Pathology* (5th Ed. Academic Press, pp. 293–353). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-047378-9.50015-4>

Aiello, D., Vitale, A., La Ruota, A. D., Polizzi, G. & Cirvilleri, G. (2017). Synergistic interactions between *Pseudomonas* spp. and *Xanthomonas perforans* in enhancing tomato pith necrosis symptoms. *Plant Pathol. J.*, **99(3)**, 731–740. <https://doi.org/10.4454/jpp.v99i3.3957>

Alizon, S., De Roode, J. C. & Michalakis, Y. (2013). Multiple infections and the evolution of virulence. *Ecol. Lett.*, **16(4)**, 556–567. <https://doi.org/10.1111/ele.12076>

Al-Jaradi, A., Al-Mahmooli, I., Janke, R., Maharachchikumbura, S., Al-Saady, N. & Al-Sadi, A. M. (2018). Isolation and identification of pathogenic fungi and oomycetes associated with beans and cowpea root diseases in Oman. *PeerJ*, **6**, e6064. <https://doi.org/10.7717/peerj.6064>

Aloi, F., Zamora-Ballesteros, C., Martín-García, J., Diez, J. J. & Cacciola, S. O. (2021). Co-Infections by *Fusarium circinatum* and *Phytophthora* spp. On *Pinus radiata*: Complex Phenotypic and Molecular Interactions. *Plants*, **10(10)**, 1976. <https://doi.org/10.3390/plants10101976>

Al-Rahbi, B. A. A., Al-Sadi, A. M., Al-Harrasi, M. M. A., Al-Sabahi, J. N., Al-Mahmooli, I. H., Blackburn, D. & Velazhahan, R. (2023). Effectiveness of endophytic and

- rhizospheric bacteria from *Moringa* spp. In controlling *Pythium aphanidermatum* damping-off of cabbage. *Plants*, **12**(3), 668–687. <https://doi.org/10.3390/plants12030668>
- Arie, T., Takahashi, H., Kodama, M. & Teraoka, T. (2007). Tomato as a model plant for plant-pathogen interactions. *Plant Biotechnol.*, **24**(1), 135–147. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.24.135>
- Belisario, A., Maccaroni, M., Corazza, L., Balmas, V. & Valier, A. (2002). Occurrence and Etiology of Brown Apical Necrosis on Persian (english) Walnut Fruit. *Plant Dis.*, **86**(6), 599–602. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2002.86.6.599>
- Bellah, H., Seiler, N. F. & Croll, D. (2023). Divergent Outcomes of Direct Conspecific Pathogen Strain Interaction and Plant Co-Infection Suggest Consequences for Disease Dynamics. *Microbiol. Spectr.*, **11**(2), 1–15. <https://doi.org/10.1128/spectrum.04443-22>
- Berendsen, R. L., Vismans, G., Yu, K., Song, Y., De Jonge, R., Burgman, W. P., Burmølle, M., Herschend, J., Bakker, P. A. H. M. & Pieterse, C. M. J. (2018). Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium. *ISME J.*, **12**(6), 1496–1507. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0093-1>
- Blevins, S. M. & Bronze, M. S. (2010). Robert Koch and the ‘golden age’ of bacteriology. *IJID*, **14**(9), e744–e751. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2009.12.003>
- Bonello, P. (2024). Complex Forest Tree Diseases—Diagnostics Beyond Koch’s Postulates. *Curr. For. Rep.*, **10**(4), 273–280. <https://doi.org/10.1007/s40725-024-00220-w>
- Borrill, P. (2020). Blurring the boundaries between cereal crops and model plants. *New Phytol.*, **228**(6), 1721–1727. <https://doi.org/10.1111/nph.16229>
- Brouwer, S. M., Wolters, P. J., Andreasson, E., Liljeroth, E., Vleeshouwers, V. G. A. A. & Grenville-Briggs, L. J. (2023). Double trouble: Co-infection of potato with the causal agents of late and early blight. *Plant Pathol.*, **72**(8), 1365–1379. <https://doi.org/10.1111/ppa.13759>
- Brown, P. J. B., Chang, J. H. & Fuqua, C. (2023). *Agrobacterium tumefaciens*: A Transformative Agent for Fundamental Insights into Host-Microbe Interactions, Genome Biology, Chemical Signaling, and Cell Biology. *J. Bacteriol.*, **205**(4), e00005-23. <https://doi.org/10.1128/jb.00005-23>
- Camus, L., Briaud, P., Vandenesch, F. & Moreau, K. (2021). How Bacterial Adaptation to Cystic Fibrosis Environment Shapes Interactions Between *Pseudomonas aeruginosa* and *Staphylococcus aureus*. *Front. Microbiol.*, **12**(617784), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.617784>
- Charkowski, A. O. (2018). The Changing Face of Bacterial Soft-Rot Diseases. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **56**(1), 269–288. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080417-045906>
- Chaudhary, P., Agri, U., Chaudhary, A., Kumar, A. & Kumar, G. (2022). Endophytes and their potential in biotic stress management and crop production. *Front. Microbiol.*, **13**(933017), 1–22. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.933017>
- Chávez-Calvillo, G., Contreras-Paredes, C. A., Mora-Macias, J., Noa-Carrazana, J. C., Serrano-Rubio, A. A., Dinkova, T. D., Carrillo-Tripp, M. & Silva-Rosales, L. (2016). Antagonism or synergism between papaya ringspot virus and papaya mosaic virus in *Carica papaya* is determined by their order of infection. *Virology*, **489**, 179–191. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2015.11.026>
- Dandve, M. S., Ganpatrao Wagh, S., Bhagat, P. R., Pawar, K., Timake, S. A., Daspute, A. A. & Baliram Pohare, M. (2019). Bacterial and Fungal Pathogen Synergetics after Co-infection in the Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Biotechnol. J. Int.*, **23**(4), 1–9. <https://doi.org/10.9734/bji/2019/v23i430085>
- De Souza, R. S. C., Armanhi, J. S. L. & Arruda, P. (2020). From Microbiome to Traits: Designing Synthetic Microbial Communities for Improved Crop Resiliency. *Front. Plant Sci.*, **11**(1179), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01179>
- Dean, R., Van Kan, J. A. L., Pretorius, Z. A., Hammond-Kosack, K. E., Di Pietro, A., Spanu, P. D., Rudd, J. J., Dickman, M., Kahmann, R., Ellis, J. & Foster, G. D. (2012). The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, **13**(4), 414–430. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00783.x>
- Deveau, A., Bonito, G., Uehling, J., Paoletti, M., Becker, M., Bindschedler, S., Hacquard, S., Hervé, V., Labbé, J. & et al. (2018). Bacterial–fungal interactions: Ecology, mechanisms and challenges. *FEMS Microbiol. Rev.*, **42**(3), 335–352. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuy008>
- Dhar Purkayastha, G., Mangar, P., Saha, A. & Saha, D. (2018). Evaluation of the biocontrol efficacy of a *Serratia marcescens* strain indigenous to tea rhizosphere for the management of root rot disease in tea. *PLOS ONE*, **13**(2), e0191761. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191761>
- Diaz-Colunga, J., Catalan, P., Roman, M. S., Arrabal, A. & Sanchez, A. (2024). Full factorial construction of synthetic microbial communities. *eLife*, **13**, RP101906. <https://doi.org/10.1101/2024.05.03.592148>
- Dolinšek, J., Goldschmidt, F. & Johnson, D. R. (2016). Synthetic microbial ecology and the dynamic interplay between microbial genotypes. *FEMS Microbiol. Rev.*, **40**(6), 961–979. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuw024>
- Dung, J. K. S., Johnson, D. A. & Schroeder, B. K. (2014). Role of co-infection by *Pectobacterium* and *Verticillium dahliae* in the development of early dying and aerial stem rot of Russet Burbank potato. *Plant Pathol.*, **63**(2), 299–307. <https://doi.org/10.1111/ppa.12086>
- Dutt, A., Andrivon, D. & Le May, C. (2022). Multi-infections, competitive interactions, and pathogen coexistence. *Plant Pathol.*, **71**(1), 5–22. <https://doi.org/10.1111/ppa.13469>
- El Haddadi, R., Errifi, A., Msairi, S., Touhami, A. O. & Douira, A. (2021). Effect of interaction between *Fusarium solani* and *Rhizoctonia solani* on damping-off and root rot disease

- of *Tetraclinis articulata* seedlings. *Forestry Studies*, **75**(1), 166–175. <https://doi.org/10.2478/fsmu-2021-0018>
- Elshahawy, I. E. & El-Mohamedy, R. S. (2019). Biological control of *Pythium* damping-off and root-rot diseases of tomato using *Trichoderma* isolates employed alone or in combination. *J. Plant Pathol.*, **101**(3), 597–608. <https://doi.org/10.1007/s42161-019-00248-z>
- Emmenegger, B., Massoni, J., Pestalozzi, C. M., Bortfeld-Miller, M., Maier, B. A. & Vorholt, J. A. (2023). Identifying microbiota community patterns important for plant protection using synthetic communities and machine learning. *Nat. Commun.*, **14**(1), 7983. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-43793-z>
- Fang, X., Zhang, C., Wang, Z., Duan, T., Yu, B., Jia, X., Pang, J., Ma, L., Wang, Y. & Nan, Z. (2021). Co-infection by Soil-Borne Fungal Pathogens Alters Disease Responses Among Diverse Alfalfa Varieties. *Front. Microbiol.*, **12**(664385), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.664385>
- FAO. (2024). *The State of Food Security and Nutrition in the World 2024*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <https://doi.org/10.4060/cd1254en>
- Frey-Klett, P., Burlinson, P., Deveau, A., Barret, M., Tarkka, M. & Sarniguet, A. (2011). Bacterial-Fungal Interactions: Hyphens between Agricultural, Clinical, Environmental, and Food Microbiologists. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, **75**(4), 583–609. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00020-11>
- Gallardo-Navarro, O., Aguilar-Salinas, B., Rocha, J. & Olmedo-Álvarez, G. (2024). Higher-order interactions and emergent properties of microbial communities: The power of synthetic ecology. *Heliyon*, **10**(14), e33896. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e33896>
- Gastélum, G., Gómez-Gil, B., Olmedo-Álvarez, G. & Rocha, J. (2025). Harnessing emergent properties of microbial consortia for Agriculture: Assembly of the Xilonen SynCom. *Biofilm*, **9**, 100284. <https://doi.org/10.1016/j.biofilm.2025.100284>
- Ge, T., Ekbataniamiri, F., Johnson, S. B., Larkin, R. P. & Hao, J. (2021). Interaction between *Dickeya dianthicola* and *Pectobacterium parmentieri* in Potato Infection under Field Conditions. *Microorganisms*, **9**(2), 316. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9020316>
- Grimes, D. J. (2006). Koch's Postulates—Then and Now. *Microbe Magazine*, **1**(5), 223–228. <https://doi.org/10.1128/microbe.1.223.1>
- He, D., Zhan, J. & Xie, L. (2016). Problems, challenges and future of plant disease management: From an ecological point of view. *J. Integr. Agric.*, **15**(4), 705–715. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(15\)61300-4](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61300-4)
- Hussein, A. N., Abbasi, S., Sharifi, R. & Jamali, S. (2018). The effect of biocontrol agents consortia against *Rhizoctonia* root rot of common bean *Phaseolus vulgaris*. *J. Crop Prot.*, **7**(1), 73–85. <http://jcp.modares.ac.ir/article-3-4575-en.html>
- Ibrahim, Y. E., El Komy, M. H., Balabel, N. M., Hamad, Y. K. & Al-Saleh, M. A. (2020). Saline and alkaline soil stress results in enhanced susceptibility to and severity in tomato pith necrosis when inoculated with either *Pseudomonas corrugata* and/or *P. fluorescens*. *J. Plant Pathol.*, **102**(3), 849–856. <https://doi.org/10.1007/s42161-020-00544-z>
- Jackson, A. & Taylor, C. (1996). Plant-Microbe Interactions: Life and Death at the Interface. *The Plant Cell*, **8**, 1651–1668. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.10.1651>
- Jennings, L. K., Dreifus, J. E., Reichhardt, C., Storek, K. M., Secor, P. R., Wozniak, D. J., Hisert, K. B. & Parsek, M. R. (2021). *Pseudomonas aeruginosa* aggregates in cystic fibrosis sputum produce exopolysaccharides that likely impede current therapies. *Cell Reports*, **34**(8), 108782. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2021.108782>
- Katagiri, F., Thilmony, R. & He, S. Y. (2002). The *Arabidopsis thaliana*-*Pseudomonas syringae* Interaction. *The Arabidopsis Book*, **1**, e0039. <https://doi.org/10.1199/tab.0039>
- Kehe, J., Kulesa, A., Ortiz, A., Ackerman, C. M., Thakku, S. G., Sellers, D., Kuehn, S., Gore, J., Friedman, J. & Blainey, P. C. (2019). Massively parallel screening of synthetic microbial communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **116**(26), 12804–12809. <https://doi.org/10.1073/pnas.1900102116>
- Kredics, L., Büchner, R., Balázs, D., Allaga, H., Kedves, O., Racić, G., Varga, A., Nagy, V. D., Vágvölgyi, C. & Sipos, G. (2024). Recent advances in the use of *Trichoderma*-containing multicomponent microbial inoculants for pathogen control and plant growth promotion. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, **40**(5), 162. <https://doi.org/10.1007/s11274-024-03965-5>
- Lamichhane, J. R., Dürr, C., Schwanck, A. A., Robin, M.-H., Sarthou, J.-P., Cellier, V., Messéan, A. & Aubertot, J.-N. (2017). Integrated management of damping-off diseases. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, **37**(2), 10. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0417-y>
- Lamichhane, J. R. & Venturi, V. (2015). Synergisms between microbial pathogens in plant disease complexes: A growing trend. *Front. Plant Sci.*, **06**(385), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00385>
- Lerch-Olson, E. R. & Robertson, Alison. E. (2020). Effect of co-inoculations with *Pythium* and *Fusarium* species on seedling disease development of soybean. *Can. J. Plant Pathol.*, **42**(3), 408–418. <https://doi.org/10.1080/07060661.2019.1668858>
- Li, Z., Bai, X., Jiao, S., Li, Y., Li, P., Yang, Y., Zhang, H. & Wei, G. (2021). A simplified synthetic community rescues *Astragalus mongholicus* from root rot disease by activating plant-induced systemic resistance. *Microbiome*, **9**(1), 217. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01169-9>
- Mansfield, J., Genin, S., Magori, S., Citovsky, V., Sriariyanum, M., Ronald, P., Dow, M., Verdier, V., Beer, S. V., Machado, M. A., Toth, I., Salmund, G. & Foster, G. D. (2012). Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, **13**(6), 614–629. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3029.2012.00811.x>

- org/10.1111/j.1364-3703.2012.00804.x
- Moreno, A. B. & López-Moya, J. J. (2020). When Viruses Play Team Sports: Mixed Infections in Plants. *Phytopathology*, **110**(1), 29–48. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-19-0250-FI>
- Moya-Elizondo, E. A., Lagos, M. J., San Martín, J. & Ruiz, B. (2021). First Report of *Alternaria alternata* and *Fusarium* spp. Causing Brown Apical Necrosis in Walnut Fruit in Southern Chile. *PHP*, **22**(4), 573–574. <https://apsjournals.apsnet.org/doi/10.1094/PHP-05-21-0080-BR>
- Murtza, T., Pei You, M. & Barbetti, M. J. (2022). Synergistic/antagonistic interactions between *Neopseudocercospora*, *Alternaria*, *Leptosphaeria* and *Hyaloperonospora* determine aggregate foliar disease severity in rapeseed. *Plant Pathol.*, **71**(3), 523–534. <https://doi.org/10.1111/ppa.13506>
- Nazarov, P. A., Baleev, D. N., Ivanova, M. I., Sokolova, L. M. & Karakozova, M. V. (2020). Infectious plant diseases: Etiology, current status, problems and prospects in plant protection. *Acta Naturae*, **12**(3), 46–59. <https://doi.org/10.32607/actanaturae.11026>
- Niu, B., Paulson, J. N., Zheng, X. & Kolter, R. (2017). Simplified and representative bacterial community of maize roots. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **114**, 1–16. <https://doi.org/10.1073/pnas.1616148114>
- Niu, B., Wang, W., Yuan, Z., Sederoff, R. R., Sederoff, H., Chiang, V. L. & Borriss, R. (2020). Microbial Interactions Within Multiple-Strain Biological Control Agents Impact Soil-Borne Plant Disease. *Front. Microbiol.*, **11**(585404), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.585404>
- O’Connell, R., Herbert, C., Sreenivasaprasad, S., Khatib, M., Esquerré-Tugayé, M.-T. & Dumas, B. (2004). A Novel *Arabidopsis-Colletotrichum* Pathosystem for the Molecular Dissection of Plant-Fungal Interactions. *MPMI*, **17**(3), 272–282. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2004.17.3.272>
- Oliver, R. P. (2024). The history and development of plant pathology. En *Agrios’ Plant Pathology* (Academic Press., pp. 3–61). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822429-8.00001-7>
- O’Toole, G. A., Crabbé, A., Kümmerli, R., LiPuma, J. J., Bomberger, J. M., Davies, J. C., Limoli, D., Phelan, V. V., Bliska, J. B., DePas, W. H., Dietrich, L. E., Hampton, T. H., Hunter, R., Khursigara, C. M., Price-Whelan, A., Ashare, A., Cramer, R. A., Goldberg, J. B., Harrison, F., Hogan, D. A., Henson, M. A., Madden, D. R., Mayers, J. R., Nadell, C., Newman, D., Prince, A., Rivett, D. W., Schwartzman, J. D., Schultz, D., Sheppard, D. C., Smyth, A. R., Spero, M. A., Stanton, B. A., Turner, P. E., van der Gast, C., Whelan, F. J., Whitaker, R. & Whiteson, K. (2021). Model Systems to Study the Chronic, Polymicrobial Infections in Cystic Fibrosis: Current Approaches and Exploring Future Directions. *mBio*, **12**(5), e01763-21. <https://doi.org/10.1128/mBio.01763-21>
- Philosoph, A. M., Dombrovsky, A., Luria, N., Sela, N., Elad, Y. & Frenkel, O. (2023). Rapid defense mechanism suppression during viral—Oomycete disease complex formation. *Front. Plant Sci.*, **14**, 1124911. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1124911>
- Phuengmaung, P., Somparn, P., Panpetch, W., Singkham-In, U., Wannigama, D. L., Chatsuwat, T. & Leelahavanichkul, A. (2020). Coexistence of *Pseudomonas aeruginosa* With *Candida albicans* Enhances Biofilm Thickness Through Alginate-Related Extracellular Matrix but Is Attenuated by N-acetyl-L-cysteine. *Front. Cell. Infect. Microbiol.*, **10**, 594336. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2020.594336>
- Pontes, J. G. de M., Fernandes, L. S., dos Santos, R. V., Tasic, L. & Fill, T. P. (2020). Virulence Factors in the Phytopathogen–Host Interactions: An Overview. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **68**(29), 7555–7570. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c02389>
- Porto, M. A. F., Ambrósio, M. M. D. Q., Nascimento, S. R. D. C., Cruz, B. L. S. D. & Torres, T. M. (2019). Interaction of *Fusarium solani*, *Macrophomina phaseolina* and *Rhizoctonia solani* as root rot pathogens of *Cucumis melo*. *Summa Phytopathol.*, **45**(4), 355–360. <https://doi.org/10.1590/0100-5405/182687>
- Potnis, N., Timilsina, S., Strayer, A., Shantharaj, D., Barak, J. D., Paret, M. L., Vallad, G. E. & Jones, J. B. (2015). Bacterial spot of tomato and pepper: Diverse *Xanthomonas* species with a wide variety of virulence factors posing a worldwide challenge. *Mol. Plant Pathol.*, **16**(9), 907–920. <https://doi.org/10.1111/mpp.12244>
- Puentes-Téllez, P. E. & Falcao Salles, J. (2018). Construction of Effective Minimal Active Microbial Consortia for Lignocellulose Degradation. *Microb. Ecol.*, **76**(2), 419–429. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1141-5>
- Rashid, T. S., Sijam, K., Awla, H. K., Saud, H. M. & Kadir, J. (2016). Pathogenicity Assay and Molecular Identification of Fungi and Bacteria Associated with Diseases of Tomato in Malaysia. *AJPS*, **7**(6), 949–957. <https://doi.org/10.4236/ajps.2016.76090>
- Redila, C. D., Phipps, S. & Nouri, S. (2021). Full Genome Evolutionary Studies of Wheat Streak Mosaic-Associated Viruses Using High-Throughput Sequencing. *Front. Microbiol.*, **12**, 699078. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.699078>
- Reid, L. M., Nicol, R. W., Ouellet, T., Savard, M., Miller, J. D., Young, J. C., Stewart, D. W. & Schaafsma, A. W. (1999). Interaction of *Fusarium graminearum* and *F. moniliforme* in Maize Ears: Disease Progress, Fungal Biomass, and Mycotoxin Accumulation. *Phytopathology*, **89**(11), 1028–1037. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1999.89.11.1028>
- Rentería-Canett, I., Xoconostle-Cázares, B., Ruiz-Medrano, R. & Rivera-Bustamante, R. F. (2011). Geminivirus mixed infection on pepper plants: Synergistic interaction between PHYVV and PepGMV. *Virol. J.*, **8**(1), 104. <https://doi.org/10.1186/1743-422X-8-104>

- Ristaino, J. B., Anderson, P. K., Beber, D. P., Brauman, K. A., Cunniffe, N. J., Fedoroff, N. V., Finegold, C., Gilligan, C. A., Jones C. M., Martin M. D., MacDonald, G. K., Neenan, P., Records, A., Schmale, D. G., Tateosian L. & Wei, Q. (2021). The persistent threat of emerging plant disease pandemics to global food security. *PNAS*, **118(23)**, e2022239118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2022239118>
- Roach, R., Mann, R., Gambley, C. G., Shivas, R. G. & Rodoni, B. (2018). Identification of *Xanthomonas* species associated with bacterial leaf spot of tomato, capsicum and chilli crops in eastern Australia. *Eur. J. Plant Pathol.*, **150(3)**, 595–608. <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1303-9>
- Sadhukhan, S., Jacques, M. A. & Potnis, N. (2024). Influence of Co-occurring Weakly Pathogenic Bacterial Species on Bacterial Spot Disease Dynamics on Tomato. *Plant Dis.*, **108(1)**, 190–199. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-23-0837-RE>
- Sanna, M., Martino, I., Guarnaccia, V. & Mezzalama, M. (2023). Diversity and Pathogenicity of *Fusarium* Species Associated with Stalk and Crown Rot in Maize in Northern Italy. *Plants*, **12(3857)**, 1–22. <https://doi.org/10.3390/plants12223857>
- Santhanam, R., Luu, V. T., Weinhold, A., Goldberg, J., Oh, Y. & Baldwin, I. T. (2015). Native root-associated bacteria rescue a plant from a sudden-wilt disease that emerged during continuous cropping. *PNAS*, **112(36)**, E5013–E5020. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505765112>
- Santhanam, R., Menezes, R. C., Grabe, V., Li, D., Baldwin, I. T. & Groten, K. (2019). A suite of complementary biocontrol traits allows a native consortium of root-associated bacteria to protect their host plant from a fungal sudden-wilt disease. *Mol. Ecol.*, **28(5)**, 1154–1169. <https://doi.org/10.1111/mec.15012>
- Savary, S., Willocquet, L., Pethybridge, S. J., Esker, P., McRoberts, N. & Nelson, A. (2019). The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nat. Ecol. Evol.*, **3(3)**, 430–439. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0793-y>
- Scotton, M., Bortolin, E., Fiorin, A. & Belisario, A. (2015). Environmental and Pathogenic Factors Inducing Brown Apical Necrosis on Fruit of English (Persian) Walnut. *Phytopathology*, **105(11)**, 1427–1436. <https://doi.org/10.1094/PHTO-01-15-0029-R>
- Shabeer, S., Tahira, R. & Jamal, A. (2021). *Fusarium* spp. Mycotoxin Production, Diseases and their Management: An Overview. *Pak. J. Agric. Res.*, **34(2)**, 278–293. <https://doi.org/10.17582/journal.pjar/2021/34.2.278.293>
- Shayanthan, A., Ordoñez, P. A. C. & Oresnik, I. J. (2022). The Role of Synthetic Microbial Communities (SynCom) in Sustainable Agriculture. *Front. Agron.*, **4**, 896307. <https://doi.org/10.3389/fagro.2022.896307>
- Sherif, M., Kirsch, N., Splivallo, R., Pfohl, K. & Karlovsky, P. (2023). The Role of Mycotoxins in Interactions between *Fusarium graminearum* and *F. verticillioides* Growing in Saprophytic Cultures and Co-Infecting Maize Plants. *Toxins*, **15(9)**, 575. <https://doi.org/10.3390/toxins15090575>
- Short, F. L., Murdoch, S. L. & Ryan, R. P. (2014). Polybacterial human disease: The ills of social networking. *Trends Microbiol.*, **22(9)**, 508–516. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2014.05.007>
- Singhal, P., Nabi, S. U., Yadav, M. K. & Dubey, A. (2021). Mixed infection of plant viruses: Diagnostics, interactions and impact on host. *J. Plant. Dis. Prot.*, **128(2)**, 353–368. <https://doi.org/10.1007/s41348-020-00384-0>
- Steffan, B. N., Venkatesh, N. & Keller, N. P. (2020). Let's Get Physical: Bacterial-Fungal Interactions and Their Consequences in Agriculture and Health. *J. Fungi*, **6(243)**, 1–18. <https://doi.org/10.3390/jof6040243>
- Strable, J. & Scanlon, M. J. (2009). Maize (*Zea mays*): A Model Organism for Basic and Applied Research in Plant Biology. *Cold Spring Harb. Protoc.*, **4(10)**, 1–10. <https://doi.org/10.1101/pdb.emo132>
- Suman, J., Rakshit, A., Ogireddy, S. D., Singh, S., Gupta, C. & Chandrakala, J. (2022). Microbiome as a Key Player in Sustainable Agriculture and Human Health. *Front. Soil Sci.*, **2(821589)**, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fsoil.2022.821589>
- Syller, J. (2020). Interspecific and intraspecific interactions among plant viruses in mixed infections. En *Applied Plant Virology* (pp. 437–453). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818654-1.00030-X>
- Tang, Z.-Q., Shang, J., Zhang, L., Du, J.-B., Yang, H., Zeng, S.-H., Li, P.-L., Bawa, G., Yu, L., Hou, X.-X. & Yang, W.-Y. (2019). Characterization of synergy between *Cucumber mosaic virus* and *Alternaria alternata* in *Nicotiana tabacum*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, **108(101404)**, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2019.03.001>
- Tariq, M., Khan, A., Asif, M., Khan, F., Ansari, T., Shariq, M. & Siddiqui, M. A. (2020). Biological control: A sustainable and practical approach for plant disease management. *Acta Agric. Scand. - B Soil Plant Sci.*, **70(6)**, 507–524. <https://doi.org/10.1080/09064710.2020.1784262>
- Tatineni, S., Alexander, J. & Qu, F. (2022). Differential Synergistic Interactions Among Four Different Wheat-Infecting Viruses. *Front. Microbiol.*, **12(800318)**, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.800318>
- Teshome, D. T., Zharare, G. E. & Naidoo, S. (2020). The Threat of the Combined Effect of Biotic and Abiotic Stress Factors in Forestry Under a Changing Climate. *Front. Plant Sci.*, **11(601009)**, 1–19. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.601009>
- Tollenaere, C., Lacombe, S., Wonni, I., Barro, M., Ndougou, C., Gnacko, F., Sérémé, D., Jacobs, J. M., Hebrard, E., Cunnac, S. & Brugidou, C. (2017). Virus-Bacteria Rice Co-Infection in Africa: Field Estimation, Reciprocal Effects, Molecular Mechanisms, and Evolutionary Implications. *Front. Plant Sci.*, **8**, 645. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00645>
- Trantas, E. A., Sarris, P. F., Pentari, M. G., Mpalantinaki, E. E.,

- Ververidis, F. N. & Goumas, D. E. (2015). Diversity among *Pseudomonas corrugata* and *Pseudomonas mediterranea* isolated from tomato and pepper showing symptoms of pith necrosis in Greece. *Plant Pathol.*, **64**(2), 307–318. <https://doi.org/10.1111/ppa.12261>
- Utami, D., Meale, S. J. & Young, A. J. (2022). A Pan-Global Study of Bacterial Leaf Spot of Chilli Caused by *Xanthomonas* spp. *Plants*, **11**(17), 2291. <https://doi.org/10.3390/plants11172291>
- Vorholt, J. A., Vogel, C., Carlström, C. I. & Müller, D. B. (2017). Establishing Causality: Opportunities of Synthetic Communities for Plant Microbiome Research. *Cell Host Microbe*, **22**(2), 142–155. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2017.07.004>
- Wagh, S. G., Bhor, S. A., Miyao, A., Hirochika, H., Toriba, T., Hirano, H.-Y., Kobayashi, K., Yaeno, T. & Nishiguchi, M. (2024). Synergy between virus and three kingdom pathogens, fungus, bacterium and virus is lost in rice mutant lines of OsRDR1/6. *Plant Sci.*, **349**, 112244. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2024.112244>
- Walch, P. D. K. & Broz, P. (2025). Molecular mechanisms of co-infections. *EMBO Reports*, **26**(15), 3714–3729. <https://doi.org/10.1038/s44319-025-00517-2>
- Wang, Y., Pruitt, R. N., Nürnberger, T. & Wang, Y. (2022). Evasion of plant immunity by microbial pathogens. *Nature Reviews Microbiology*, **20**(8), 449–464. <https://doi.org/10.1038/s41579-022-00710-3>
- Willsey, T. L., Chatterton, S., Heynen, M. & Erickson, A. (2018). Detection of interactions between the pea root rot pathogens *Aphanomyces euteiches* and *Fusarium* spp. Using a multiplex qPCR assay. *Plant Pathol.*, **67**(9), 1912–1923. <https://doi.org/10.1111/ppa.12895>
- Xu, J., Zhou, L., Venturi, V., He, Y.-W., Kojima, M., Sakakibari, H., Höfte, M. & De Vleeschauwer, D. (2015). Phytohormone-mediated interkingdom signaling shapes the outcome of rice-*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae* interactions. *BMC Plant Biol.*, **15**(1), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0411-3>
- Zakaria, L. (2023). *Fusarium* Species Associated with Diseases of Major Tropical Fruit Crops. *Horticulturae*, **9**(3), 322. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9030322>
- Zaki, S. A., Ouf, S. A., Abd-Elsalam, K. A., Asran, A. A., Hassan, M. M., Kalia, A. & Albarakaty, F. M. (2022). Trichogenic Silver-Based Nanoparticles for Suppression of Fungi Involved in Damping-Off of Cotton Seedlings. *Microorganisms*, **10**(2), 344. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10020344>
- Zhang, Y., Chen, C., Mai, Z., Lin, J., Nie, L., Maharachchikumbura, S. S. N., You, C., Xiang, M., Hyde, K. D. & Manawasinghe, I. S. (2022). Co-infection of *Fusarium aglaonematis* sp. Nov. And *Fusarium elaeidis* Causing Stem Rot in *Aglaonema modestum* in China. *Front. Microbiol.*, **13**, 930790. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.930790>
- Zhou, Y., Wang, H., Xu, S., Liu, K., Qi, H., Wang, M., Chen, X., Berg, G., Ma, Z., Cernava, T. & Chen, Y. (2022). Bacterial-fungal interactions under agricultural settings: From physical to chemical interactions. *Stress Biol.*, **2**(1), 22. <https://doi.org/10.1007/s44154-022-00046-1>