



Comunicación en las asociaciones simbióticas: mecanismos entre hongos micorrícicos arbusculares, plantas y organismos edáficos*

Communication in symbiotic associations Mechanisms between arbuscular mycorrhizal fungi, plants and soil organisms

William Watson-Guido¹, William Rivera-Méndez²

* Recepción: 10 de noviembre, 2023. Aceptación: 19 de junio, 2024. **Falta información!**

¹ Instituto Tecnológico de Costa Rica - Universidad Nacional – Universidad Nacional Estatal a Distancia, Doctorado en Ciencias Naturales para el Desarrollo (DOCINADE), Cartago, Costa Rica. wwatson@itcr.ac.cr (autor por correspondencia, <https://orcid.org/0000-0002-2704-5159>).

² Instituto Tecnológico de Costa Rica, Centro de Investigación en Biotecnología, Calle 15, Avenida 14, Cartago, 159-7050, Costa Rica. wirivera@itcr.ac.cr (<https://orcid.org/0000-0002-2065-6264>).

Resumen

Introducción. Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA), forman asociaciones simbióticas estrechas con el 90 % de las especies vegetales. Establan un “diálogo” molecular mediante moléculas infoquímicas y de nutrientes para la regulación de esta asociación mutualista. **Objetivo.** Recopilar información sobre los mecanismos moleculares implicados en la comunicación entre los HMA, su planta hospedera y otros organismos edáficos. **Desarrollo.** La simbiosis entre los hongos micorrícicos y las plantas depende de moléculas señalizadoras específicas que permiten el reconocimiento, la señalización y la comunicación, además del contacto físico entre ambos organismos. Se describen los mecanismos de comunicación molecular y de las interacciones biológicas entre los HMA con las plantas en los diferentes tiempos de la interacción, con énfasis en la descripción de genes reguladores, proteínas y moléculas diana conocidas. Además, se describen interacciones moleculares con otros organismos edáficos. **Conclusiones.** Los mecanismos de comunicación molecular entre hongos micorrícicos y plantas son complejos y aún presentan vacíos de conocimiento que deben de ser superados para comprender a cabalidad la importancia ecológica de los HMA y de las interacciones con otros organismos edáficos y así lograr su aprovechamiento.

Palabras clave: bacterias asociadas, quorum sensing, inducción de respuesta, infoquímicos, diálogo molecular.

Abstract

Introduction. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), form close symbiotic associations with 90 % of plant species. They engage in a molecular dialogue using infochemical and nutrient molecules to regulate this mutualistic association. **Objective.** To gather information on the molecular mechanisms involved in the communication between AMF, their host plant and other soil organisms. **Development.** The symbiosis between mycorrhizal fungi and plants depends on specific signaling molecules that allow recognition, signaling and communication, in addition to physical contact between both organisms. The mechanisms of molecular communication and biological interactions between



AMF with plants at different times of interaction are described, placing emphasis on the description of currently known regulatory genes, proteins, and target molecules. In addition, molecular interactions with other soil organisms are described. **Conclusions.** The mechanisms of molecular communication between mycorrhizal fungi and plants are complex and still present gaps in knowledge that must be filled to fully understand the ecological importance of AMF and the interactions with other edaphic organisms and thus achieve their use.

Keywords: associated bacteria, quorum sensing, response induction, infochemicals, molecular dialogue.

Introducción

Las micorrizas son asociaciones simbióticas de más de 50 000 especies de hongos, con las raíces de, al menos 90 % de las entre 358 000 y 435 000 especies de plantas existentes, con una estrecha relación evolutiva evidenciada con los 400 millones de años de historia fósil registrada (Boyno & Demir, 2022; Kuyper & Jansa, 2023). La relación más común es la de las micorrizas arbusculares, se llega a presentar en un 80 % de las especies vegetales, donde las familias Brassicaceae y Chenopodiaceae son los únicos grupos vegetales donde se han encontrado plantas que no desarrollan esta relación de la misma manera que en las otras familias vegetales (Meng et al., 2023; Shi et al., 2023). Esta relación se basa en el intercambio de señales y moléculas para el beneficio de ambos. La planta provee de azúcares al hongo y este provee a la planta de compuestos inorgánicos como fósforo y nitrógeno de difícil acceso (Figueiredo et al., 2021), gracias a la inducción en la síntesis de transportadores de fósforo en el espacio periarbuscular que ha demostrado ser vital para la absorción de fósforo inorgánico en esta relación simbiótica (Dhalaria et al., 2024).

Los hongos micorrícicos pueden agruparse en endomicorrizas y ectomicorrizas según las estructuras que formen en las raíces. Dentro de las endomicorrizas encontramos micorrizas orquideoides, arbutoides, monotropoides ericoides y arbusculares (Carrillo-Saucedo et al., 2022), donde esta última es la que presenta mayor importancia en la relaciones tratadas en esta revisión. Los hongos micorrícicos arbusculares (HMA) son hongos del filo Glomeromycota, con unas 345 especies identificadas (Ahammed & Hajiboland, 2024), que se caracterizan por ser biótrofos obligados y tener un desarrollo dentro del tejido radical en estructuras conocidas como arbusculos en invaginaciones de la membrana celular (Boyno & Demir, 2022).

La colonización de HMA puede inducir cambios morfológicos y genéticos que pueden mejorar las defensas vegetales ante posibles ataques de patógenos. El HMA *R. irregularis* puede aumentar la expresión del gen de cinamato-4-hidroxilasa, que a su vez puede inducir la acumulación de ácido clorogénico, flavonoides y antocianinas, además de una lignificación de las paredes celulares que reduce la afectación del ataque de patógenos (Rashad et al., 2020). Esto evidencia el papel que juega la simbiosis entre el HMA y la planta hospedera, en la activación de mecanismos de defensa y el posible aprovechamiento de esta relación en los sistemas agrícolas para reducir el uso de agroquímicos.

Estudios realizados en plantas de banano sometidas a estrés salino e infección micótica, mostró que la colonización de micorrizas favoreció el crecimiento, la fotosíntesis y la captación de nutrientes, lo que alivió los efectos negativos ocasionados por estrés salino y por infección de fitopatógenos (Rashad et al., 2021). Además, se determinó un cambio en los niveles de expresión de genes de respuesta a estrés como POD, PR1, CHI y GLU, así como al factor de respuesta JERF3. En otro estudio realizado en *Comphrena globosa* donde al inocularlas con *Rhizophagus intraradices* y *Funneliformis mosseae*, se observó un aumento en la concentración de fenoles, flavonoides y antioxidantes respecto a las plantas no inoculadas, esta acumulación de metabolitos se tradujo en plantas más sanas (Dhalaria et al., 2024).

Una planta puede fungir como huésped para varias especies de HMA a la vez, que interactúan y compiten entre sí y con la microbiota edáfica (Ahammed & Hajiboland, 2024; Knecht et al., 2016). Es por esto que la prevalencia de una especie sobre otra, dependerá de múltiples factores; uno de los principales es la calidad hospedera dada por la compatibilidad de los genotipo del HMA y la planta huésped sumado a las condiciones abióticas y la salud de la planta huésped (Knecht et al., 2016; Wang & Feng, 2021). Esta convivencia es posible por la capacidad de intercambio de información y nutrientes que modula la respuesta de cada individuo para lograr una coexistencia equilibrada. Estudios recientes han demostrado la capacidad de los HMA de influenciar las poblaciones microbianas mediante la modificación de las condiciones fisicoquímicas del suelo, la producción de exudados y el intercambio de señales entre diversos organismos de diferentes reinos biológicos (Venegas-Jaque & Mestre, 2021).

La relación entre los HMA y la planta huésped inicia desde el reconocimiento del HMA de la estrigolactona secretada por la raíz que funge como un faro químico que induce el crecimiento de la hifa hacia la raíz para iniciar el proceso de colonización. El diálogo molecular entre el HMA y la planta huésped es necesario para que se establezca la simbiosis entre estos dos organismos, median moléculas como factores Myc producidas por el hongo y moléculas receptoras de la planta (Zúñiga et al., 2023). Este diálogo molecular no se limita entre la planta huésped y el HMA, sino también, puede involucrar redes de comunicación entre plantas y organismos edáficos formada por una conexión con el micelio del HMA (Figueiredo et al., 2021), que funge como un cableado que permite el intercambio de infoquímicos mediante distintas vías, que serán desarrolladas más adelante.

Comprender los mecanismos moleculares involucrados en la comunicación entre hongos micorrícicos y otros organismos, así como su influencia en procesos ecológicos, permitirá vislumbrar usos novedosos, así como justificar aún más la utilización de tecnologías biológicas para reducir el impacto ambiental de los sistemas agrarios y la necesidad de proteger bosques, ya que son la fuente natural de los HMA. Es por esto que el objetivo de esta revisión bibliográfica fue recopilar información sobre los mecanismos moleculares implicados en la comunicación entre los HMA, su planta hospedera y otros organismos edáficos.

Comunicación simbiótica entre los HMA y su planta hospedera

La simbiosis entre los hongos micorrícicos y las plantas depende de moléculas señalizadoras específicas que permiten el reconocimiento, la señalización y la comunicación, estos procesos se pueden dar por el contacto directo entre ambos organismos o bien mediante las áreas de influencia de los tejidos radicales y de las hifas y estos espacios se pueden clasificarse en rizosfera que es el área de influencia exclusiva de la raíz, hifósfera o área de influencia exclusiva de la hifa y por último, micorrizósfera que engloba tanto la hifósfera como la rizosfera (Wang & Feng, 2021). En la Figura 1 se muestra el diagrama de estas zonas, así como el flujo habitual de fósforo y carbono en la relación simbiótica entre el HMA y la planta huésped.

En la etapa presimbiótica el gen GmTOR 2 en el HMA *Rhizophagus mosseae* (antes conocido como *Glomus mosseae*) controla la germinación en ausencia de un hospedero, este gen es análogo al gen TOR2 de *Saccharomyces cerevisiae*, un gen control del ciclo celular (Dhanker et al., 2020). En esta etapa se produce una vacuolización apical, septación y retracción del citoplasma incluidos los núcleos, lo cual depende de las reservas de glucógeno y triacilglicéridos acumuladas en la espora, ya que su capacidad de captación de hexosas y otras fuentes de carbono es ineficiente en la etapa presimbiótica (Dhanker et al., 2020).

La germinación de la hifa depende de las condiciones rizosféricas como la temperatura, humedad, estructura del suelo y la concentración de compuestos como flavonoides, la microbiota edáfica, que pueden promover el crecimiento de las hifas sin la presencia del hospedero, además, los exudados de la raíz pueden aumentar la longitud y el grado de ramificación de las hifas, aunque estas pueden crecer sin la presencia de un hospedero por un período

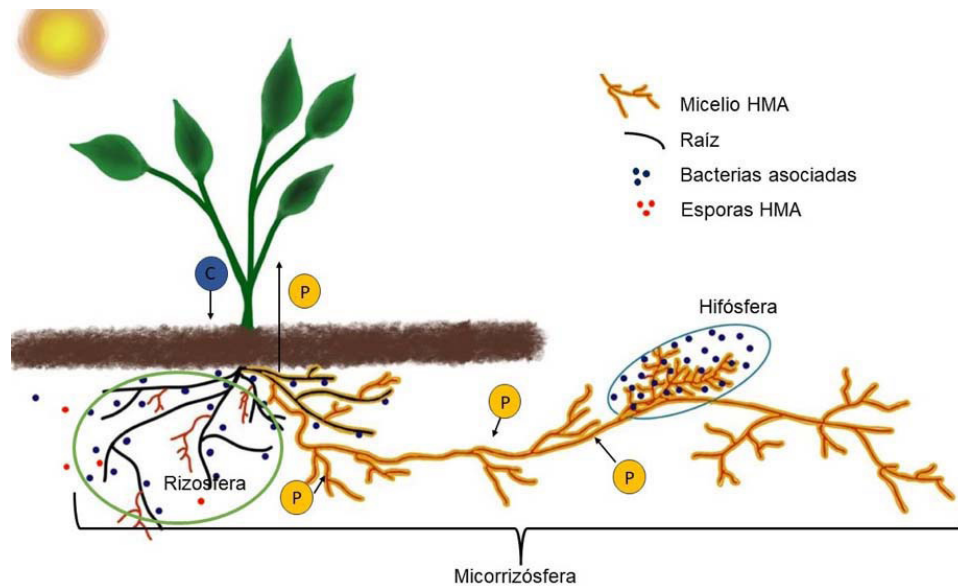


Figura 1. Relación simbiótica entre el HMA el cual solubiliza y absorbe P y se lo transfiere a la planta y esta a cambio le envía carbono (C) en forma de azúcares y ácidos grasos. Además, se muestran bacterias asociadas a la rizosfera e hifósfera que favorecen la solubilización y absorción de nutrientes del suelo.

Figure 1. Symbiotic relationship between AMF, which solubilizes and absorbs P and transfers it to the plant, which in turn sends carbon (C) in the form of sugars and fatty acids. In addition, bacteria associated with the rhizosphere and hyphosphere that favor the solubilization and absorption of nutrients from the soil are shown.

de 20 a 30 días, tras los cuales se generan cambios en el metabolismo que ocasionan una reversión a un estado de latencia en caso de no encontrar un hospedero (Bonfante & Perotto, 1995; Saparrat et al., 2020).

Los eventos de intercambio de señales necesarios para el establecimiento de la simbiosis entre el HMA y la planta huésped inician con el reconocimiento cuando las plantas no micorrizadas envían señales al HMA, si crecen en suelos con bajos niveles de fósforo, mediante moléculas volátiles como el dióxido de carbono (CO_2), que según estudios fisiológicos, es una de principales señales junto a las estrigolactonas (ES) que inducen la germinación de la espora y elongación de la hifa (Bago et al., 2000; Saparrat et al., 2020). La hifa al contacto con la raíz o un pelo radical produce un apresorio del cual se desarrollan ramificaciones infectivas cortas que penetran la célula vegetal gracias a la presión ejercida sobre la pared celular, lo que ocasiona que esta se combe alrededor de la hifa y se vuelva más delgada por una alta actividad hidrolítica de pectinasas, lo que culmina con la formación del MPA y del espacio periarbuscular (Zúñiga et al., 2023), como se puede observar en la Figura 2.

La hifa al entrar a la raíz gracias a factores Myc crece en los espacios intercelulares, una vez alcanzada la segunda capa de células corticales, la colonización se vuelve intercelular, con la degradación de la pared celular, lo que ocasiona la retracción del citoplasma e invaginación de la membrana, para luego generar ramificaciones conocidas como arbusculos o bien generan vesículas como método de reserva de energía en forma de lípidos (Zúñiga et al., 2023).

Uno de los compuestos activos detectados en los exudados de raíz son las ES, cuya actividad es observada aún en bajas concentraciones. Aunque no se conocen en detalle los receptores fúngicos de ES, se sabe que esta molécula inducen diferentes respuestas fúngicas como la germinación de la espora, crecimiento y ramificación de las hifas, así como cambios en la actividad respiratoria, entre otras (Boyno & Demir, 2022). La producción limitada de ES se ha descrito como un mecanismo autorregulatorio para evitar la colonización excesiva, una vez que la planta alcanza los requerimientos nutricionales necesarios (Ho-Plágaro & García, 2022).

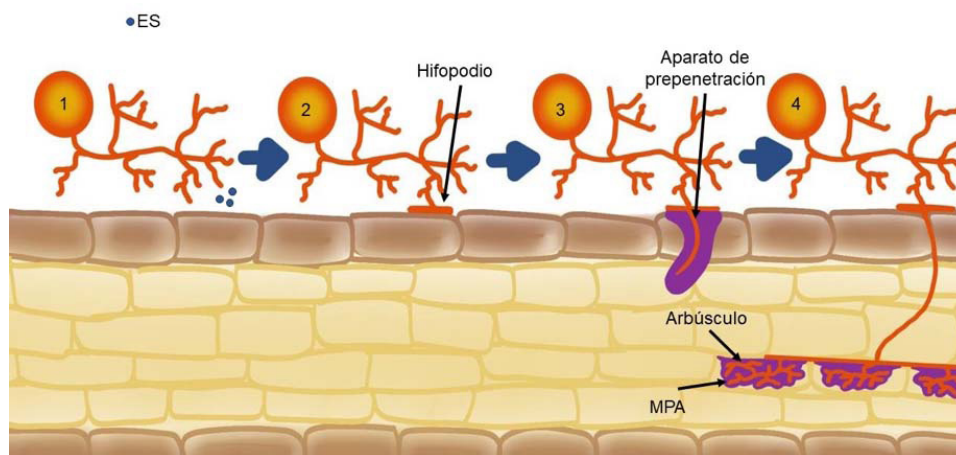


Figura 2. Proceso de colonización de un HMA. 1) Inicia con la germinación de la espora inducida por ES y el reconocimiento del posible hospedero. 2) Una vez que se da el reconocimiento se da la formación del hifopodio que genera presión sobre la pared celular. 3) Se aumenta la síntesis de pectinasas lo que genera el aparato de prepenetración. 4) El proceso de colonización culmina con la formación del arbusculo y la MPA donde se da el intercambio de sustancia e infoquímicos.

Figure 2. AMF colonization process. 1) It starts with the germination of the spore induced by ES and the recognition of the potential host. 2) Once recognition occurs, hyphopodium formation takes place, which generates pressure on the cell wall. 3) Pectinase synthesis increases, generating the prepenetration apparatus. 4) The colonization process culminates with the formation of the arbuscule and the MPA where the exchange of substance and infochemicals takes place.

Los HMA al detectar la ES aumentan la actividad mitocondrial y la ramificación de las hifas hacia la fuente del ES, por lo que fungen como quimiotróficos a distancias de hasta $910 \mu\text{m}$ (Dhanker et al., 2020). Además, las ES son necesarias para la producción de los factores Myc, lipoquitoolisacáridos (My-LCOs) y oligómeros de quitina de cadena corta (Myc-Cos), así como la activación de la expresión de los genes ENDO para el establecimiento de la simbiosis (Choi et al., 2020; Dhanker et al., 2020). Los receptores inmersos en la membrana plasmática LysM-RLKs con dominios extracelulares son parte del complejo de percepción de los LCOs y Cos y se han detectado en diferentes especies, lo que sugiere que es un mecanismo bastante conservado (Ho-Plágaro & García, 2022).

El reconocimiento del HMA por la planta es mediado por mecanismos moleculares similares a los descritos en la simbiosis de leguminosas y rizobios, por ejemplo los factores Nod requeridos en la simbiosis leguminosa-rizobio también son necesarios para la asociación planta-HMA, por esta similitud, esta vía de señalización fue llamada la vía común de señalización simbiótica (CSSP) (Saparrat et al., 2020). El reconocimiento genera la formación del hifopodio regulado por los genes RAM1 y RAM2, donde el gen RAM1 codifica un factor de transcripción GRAS necesario para la expresión de RAM2 que a su vez, codifica una glicerol-3-fosfato aciltransferasa que sintetiza monómeros de cutina que inducen la formación del hifopodio mediante la síntesis de ácidos hidroxil alifáticos (Boyno & Demir, 2022; Dhanker et al., 2020).

Al percibir el hifopodio las células del córtex radical inician la activación de genes que regulan la colonización del hongo en la célula huésped, mediada por un complejo receptor α/β -fold hidrolasa Dwarf14-Like (D14L) que promueve la degradación de SMAX1, un inhibidor de la colonización fúngica que regula de forma negativa la síntesis de ES (Choi et al., 2020; Ho-Plágaro & García, 2022; Hull et al., 2021). El reconocimiento del hifopodio genera cambios morfológicos en la célula vegetal que lleva a la formación del aparato de prepenetración (APP) compuesto por un denso retículo endoplasmático, microtúbulos y actina que migra al lado opuesto del hifopodio con la activación de los genes DIM2 y DIM3 elicitados por ENDO11, lo que forma un tubo vacío que guía la penetración y colonización del HMA (Dhanker et al., 2020).

El HMA sintetiza moléculas efectoras para comunicarse y modular la respuesta inmune de la planta durante el proceso de micorrización, uno de estos efectores es la proteína SP7 que interactúa con el factor de respuesta a etileno (ERP) y favorece la colonización de la raíz al inhibir la señal de etileno para contrarrestar la respuesta inmune (Ho-Plágaro & García, 2022). Además, factores como SIS1 y CRN1 son sugeridos como esenciales para la colonización del HMA y el desarrollo del arbusculo, así como 416 regiones que codifican para péptidos de secreción relacionados al proceso de colonización, según análisis *in silico* (Ho-Plágaro & García, 2022). Otro factor de señalización en la etapa presimbótica es un compuesto hipotético transportado por la N-acetilglucosamina NOPE1 (NO PERCEPTION1), especulación basada en que mutantes de maíz *nope1* eran incapaces de inducir la respuesta fúngica ante el contacto físico (Nadal et al., 2017).

La simbiosis de los HMA tiene dos formas morfológicas primarias, la forma París y la Arum; la primera se caracteriza por un crecimiento intercelular, pero con poco o sin crecimiento intracelular. La forma Arum se caracteriza por una alta formación de arbusculos, que se asocia con la afinidad con el hospedero, además de intercambio de nutrientes e información entre ambos organismos (Boyno & Demir, 2022). Los receptores KAI2/D14L y DLK2, que son similares al receptor de ESD14, juegan un papel importante en la simbiosis micorrícica, aunque sus ligandos (fúngicos o vegetales) no han sido identificados aún, por lo que es un área de investigación bastante atractiva para estudios posteriores (Ho-Plágaro & García, 2022).

El gen SYMRK codifica un receptor tipo quinasa con un dominio rico en repeticiones de leucina con actividad catalítica (Dhanker et al., 2020). Se estima que este gen es el responsable de integrar las señales simbióticas liberadas por HMA y rizobios mediante un dominio quinasa que detecta los cambios en las concentraciones de iones de calcio (Ca^{2+}) junto a la holoenzima PP2A y la fitohormona ácido abscísico (ABA), que en bajas concentraciones promueve la colonización e inhibe el progreso de colonización cuando los niveles de ABA son altos (Dhanker et al., 2020; Ho-Plágaro & García, 2022). Estos cambios de calcio están mediados por las proteínas de membrana nuclear que codifican un canal de potasio, llamadas CASTOR y POLLUX (Dhanker et al., 2020).

El HMA produce moléculas quiticas (Myc-LCOS) que son detectadas por receptores vegetales Lys-RLKs que lideran la inducción de la ruta de CSSP, mediada por un aumento de la concentración de calcio citosólico. Algunos de estos factores de transcripción vegetales del CSSP como CCaMK (quinasas dependiente de calcio y calmodulina) y CYCLOPS (IPD3), forman complejos con factores de transcripción con dominio GRAS, como DELLA, MIG1 y SCL3 que permiten los cambios morfológicos de la célula huésped necesarios para la colonización (Ho-Plágaro & García, 2022; Saparrat et al., 2020). Otros genes que se han detectado cuya expresión aumenta son el gen MtCell, similar a Serien carboxipeptidasa II en trigo, cebada y *Arabidopsis thaliana*, así como endo-1,4- β -D-tipo-glucanasa asociada a membrana del simbiosoma durante la colonización por *Glomus versiforme* (Boyno & Demir, 2022).

Una vez que las hifas llegan a las células corticales y forman el hifopodio se producen señales para la formación de los arbusculos. Esto desencadena la invaginación de la membrana celular de la planta lo que forma la membrana peri-arbuscular (MPA) (Saparrat et al., 2020). Se desconocen todos los genes involucrados en la formación de la MPA, pero se han identificado varios genes vegetales como LjSYM15, LjCASTOR, LsSYM6, LjNup133, LjPOLLUX y LsSYM24, vapryin/PAM1, transportadores ABC, STR/STR2, la proteasa SbtM1 y quitinasa III micorriza-específica que se localizan en el MPA (Boyno & Demir, 2022). Se conocen siete genes fúngicos involucrados en la transducción de señales como la CcaMk y CYCLOPS (IPD3) para el desarrollo del arbusculo. El gen CcaMK detecta las oscilaciones de calcio (Ca^{2+}) e induce la activación de genes de nodulina (Saparrat et al., 2020).

El ciclo de vida de los arbusculos depende de factores nucleares de transcripción como PHR, RAM1, DELLA, MYB1 y WRI5A/B, así como receptores de quinasa-2 (ARK1, ARK2 y SPARK1) que regulan programas transcripcionales relacionadas con la biosíntesis y transporte de nutrientes y compuestos de apocarotenoides con roles regulatorios, además de miARNs como la familia miR171 (Ho-Plágaro & García, 2022). Después de la colonización los péptidos derivados de raíz CLE, MtCLE53 y MtCLE33 en *Medicago* sp, han sido propuestos como

activadores de las señales que regulan la respuesta autorregulatoria (AOM) en los brotes radicales. Además, la participación de receptores tipo CLV1 como SUNN e hidroxiprolina O-arabinosiltransferasa RDN1 son requeridos para la modificación post transcripcional de los péptidos CLE en el proceso de señalización AOM (Ho-Plágaro & García, 2022).

Intercambio de señales y moléculas

El intercambio de fósforo ha sido estudiado, al conocer el papel que desempeña en el establecimiento y mantenimiento de los arbusculos, donde una alta disponibilidad de fósforo inhibe la colonización y la formación del hifopodio en etapas tempranas (Ho-Plágaro & García, 2022). El efecto de los niveles de P en la colonización del HMA *Rhizophagus irregularis* se estudió en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*), lo que mostró que mientras que los bajos niveles de P o la ausencia de este elemento aumentan el porcentaje de colonización, los altos niveles de P redujeron significativamente el porcentaje de colonización radical (Salmeron-Santiago et al. 2023).

Estudios que ejemplifican la importancia del P es el realizado en plantas de arroz y *Medicago* sp. mutantes para los genes de transportadores específicos de fósforo OsPT11 y MtPT4, respectivamente, donde se observa una degradación prematura de los arbusculos y una pérdida de la simbiosis, esto se debe a que en condiciones limitantes de fósforo, las proteínas SPX son degradadas, lo que permite la activación de factores de transcripción de la respuesta de inanición del fosfato (PHR) de la familia MYB (Ho-Plágaro & García-Garrido, 2022). Además, estudios más recientes, demuestran que la colonización está ligada a los mecanismos de traslocación de C, donde los bajos niveles de P estimulan la expresión de los genes SILIN6 y SISUS1, genes involucrados en la traslocación del C al HMA lo que a su vez estimula la colonización del HMA al recibir más C del hospedero (Salmeron-Santiago et al. 2023).

La regulación mediada por la inanición del fosfato involucra el cambio en las concentraciones de hormonas, como la estrigolactona, que funge como molécula señalizadora y promotora del crecimiento micelial. Las giberelinas también median la regulación de la colonización de los HMA, al regular las concentraciones de fósforo inorgánico (Pi); miARN y señales peptídicas reconocen e integran los niveles de Pi en la regulación molecular de cada etapa de la simbiosis micorrícica (Ho-Plágaro & García-Garrido, 2022). La importancia de la GA es tal en el proceso de colonización del HMA que aplicaciones exógenas de esta fitohormona o de moléculas análogas pueden promover este proceso, aunque también es conocido que a ciertas concentraciones pueden llegar a inhibirlo (Z. Liu et al., 2024). Además de estas moléculas, el gradiente electroquímico generado por la H⁺-ATPasa de la membrana fúngica del MPA (Dhanker et al., 2020), junto a la regulación transcripcional de los genes MtWRI5a y LjCBX1, regula el intercambio de nutrientes entre el hospedero y el HMA (Shi et al., 2023).

El proceso de transducción de señales se ejemplifica de manera resumida en la Figura 3, inicia con la síntesis de ES se da en los plastidios desde donde son excretados y percibidos por la espora de HMA, lo que induce su germinación e inicia el proceso de reconocimiento al liberar factores fúngicos que son reconocidos por los receptores celulares MYR1 y CERK1, además del correceptor DMI2. Estas señales son transmitidas al núcleo donde propician la producción de segundos mensajeros que además integran los picos de Ca²⁺ ocasionados por el flujo de este ion dados por los canales DMI1 y MCA8 desde el RE y el citoplasma hacia el núcleo y luego de nuevo al citoplasma. Estos picos de Ca²⁺ son decodificados por CaM/DMI3 que inducen la fosforilación de CYCLOPS (IPD3) y el complejo resultante, induce la síntesis de genes como el RAM1 y genes de respuesta a la colonización (PHRs).

Una vez establecido el arbusculo se inicia un intercambio de carbono (C) en forma de ácidos grasos y azúcares desde la planta hacia el hongo que induce la expresión de genes fúngicos de transportadores de fosfatos, amonio y monosacáridos (Fernández et al., 2019). Este intercambio de nutrientes es controlado por los factores de transcripción PHR, WRI5a/CBX1 y RAM1 que inducen la síntesis y controlan el funcionamiento de transportadores de azúcares,

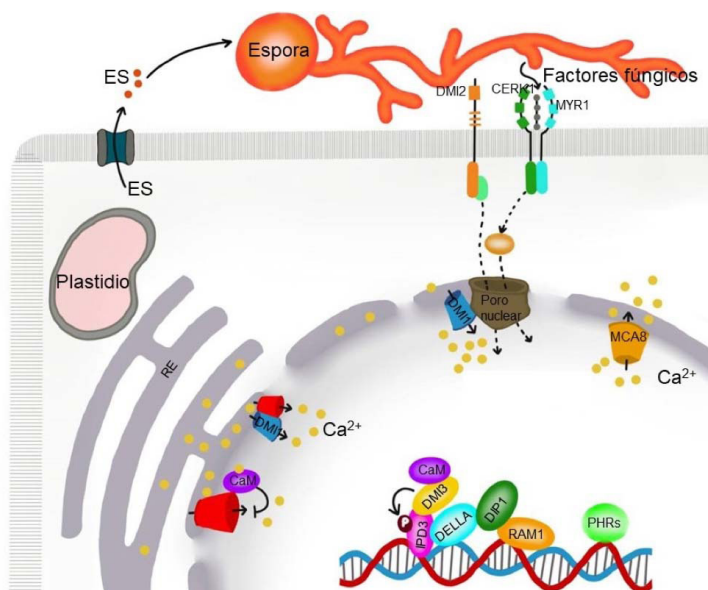


Figura 3. Transducción de señales durante la simbiosis micorrizica.

Figure 3. Signal transduction during mycorrhizal symbiosis.

nitratos, amonio, fósforo inorgánico, así como bombas de H^+ -ATPasa en la MPA, donde flujo de carbono se desde el espacio periarbuscular hacia el citoplasma fúngico, mientras que el flujo de P y N se da del hongo hacia el espacio periarbuscular y luego hacia el citoplasma de las células del córtex (Shi et al., 2023).

Cuando el HMA coloniza la raíz del hospedero, es capaz de extender sus hifas varios centímetros en el suelo y reconocer raíces de otras plantas y colonizarlas, lo que genera una conexión entre estas plantas que puede permitir el intercambio de nutrientes e información, aunque es importante recalcar en este fenómeno no ha sido confirmado en condiciones de campo ni se ha determinado si el C transferido impacta de forma positiva el desarrollo vegetal aunque si el transporte de aleloquímicos ente plantas (Karst et al., 2023; Kuyper & Jansa, 2023). Este fenómeno es capaz de modificar el crecimiento vegetal al mejorar la absorción de nutrientes y la activación de mecanismos de respuesta a diferentes tipos de estrés, lo que influye en la dinámica biológica de todos los ecosistemas (Figueiredo et al., 2021).

Estas redes miceliales son complejas e involucran varias especies de HMA que interactúan con otros microorganismos y plantas, lo que hace pensar que esta capacidad comunicativa inter planta fue esencial durante la evolución y establecimientos de las especies vegetales (Boyno & Demir, 2022). Aunque aún es un fenómeno que necesita de más investigación para corroborar algunas de las características tomadas como dogma en la relación micorrizica (Kuyper & Jansa, 2023), en esta revisión se presentan algunos de los estudios y avances en este tema.

La comunicación entre plantas mediada por micorrizas esta poco estudiada y se considera que involucran una traducción de señales vegetales y fúngicas entre el HMA y la planta hospedera, aunque no se tiene claro quién o qué es lo que posibilita esta traducción. El diálogo molecular en la rizosfera se divide en tres según Boyno & Demir (2022): la comunicación entre la planta y el hongo, la comunicación del hongo con la planta y, por último, la comunicación entre plantas mediante la red de micelio micorrizica, la cual se cree que es la responsable de la transferencia de nutrientes y moléculas de comunicación.

La red de micorriza común es un concepto general que engloba de manera simplificada las interacciones entre plantas hospederas y el micelio de los hongos micorrizicos. Este concepto excluye otros mecanismos de conexión,

ya que la red puede formarse mediante un micelio continuo entre las plantas o de manera discontinua, es decir, mediante micelios de distintos orígenes. Estos micelios interactúan entre sí y permiten el flujo de infoquímicos mediante la micorrizosfera o hifosfera sin mediar el citoplasma de la hifa (Rillig et al., 2023), como se observa en la Figura 4. Aunque muchos de los mecanismos y las condiciones en el que sucede el intercambio de moléculas sigue sin estar del todo claro.

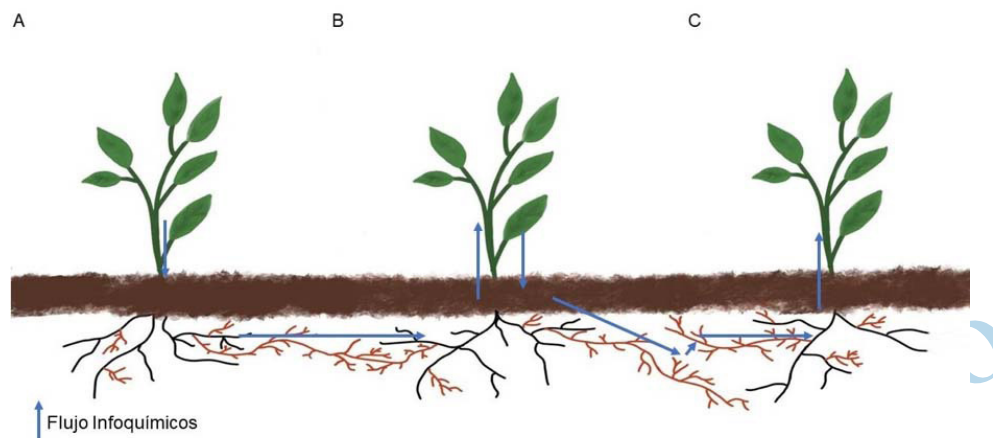


Figura 4. Flujo de intercambio de infoquímicos en una red de micelio continuo (A-B) donde la señal viaja de manera continua entre ambas plantas y discontinuo (B-C) donde la información viaja desde la planta B al micelio externo del HMA y de ahí hasta la hifosfera donde es percibida por otra hifa y esta transmite la información a la planta C.

Figure 4. Flow of infochemical exchange in a continuous mycelial network (A-B) where the signal travels continuously between both plants and discontinuous (B-C) where the information travels from plant B to the external mycelium of the AMF and from there to the hyphosphere where it is perceived by another hyphae and this transmits the information to plant C.

El intercambio de C se ha reportado en varias publicaciones, lo mismo para otros nutrientes como el fósforo y nitrógeno (P y N), así como agua y lípidos desde plantas sanas a plantas estresadas, mediante la red de micelio continuo que las interconecta, que involucra varios mecanismos que han sido estudiados por más de 30 años, aunque aún queda por demostrar la eficacia real en condiciones de campo y el peso del efecto fisiológico en las plantas (Boutafa, 2019; Figueiredo et al., 2021; Kuyper & Jansa, 2023). Además de nutrientes se ha detectado intercambios de moléculas de señalización entre los organismos interconectados, por ejemplo, se han descrito compuestos orgánicos volátiles que permiten que plantas infectadas por áfidos induzcan la respuesta de defensa en plantas libres de áfidos. También se ha encontrado que las ES son uno de los compuestos de señalización mayoritarios en el proceso de comunicación (Boutafa, 2019).

La comunicación no se limita solo al intercambio de nutrientes, sino también de moléculas inductoras de respuesta a estrés. Se ha detectado que plantas infectadas por fitopatógenos pueden inducir la activación de genes de resistencia en plantas sanas al transportarse infoquímicos mediante una red de micelio común desde la planta afectada hacia la sana, detectándose comportamientos similares para estrés por herbivoría y estrés abiótico (Oelmüller, 2019). Para este intercambio de moléculas por la red de micelio común se han descrito al menos cinco vías de intercambio (Boutafa, 2019), pudiéndose agrupar en las vías celulares y vías extracelulares.

La vías celulares utilizan como medio el citoplasma y el apoplasto mediante transportadores de membrana de las paredes fúngicas, estas vías se consideran la base del intercambio de nutrientes y algunos infoquímicos,

además de requerirse que la conexión se dé mediante un micelio continuo entre las plantas. Las vías extracelulares transportan los infoquímicos mediante el flujo de agua en la superficie de la hifa y el área de influencia alrededor de esta (hifósfera) gracias a la modificación de las condiciones abióticas como la conductividad y agregación, además se puede dar la formación de un cordón micelar por donde el agua y el aire pueden viajar aislados del ambiente, lo que facilita el intercambio de información entre plantas sin que medie un micelio continuo (Boutafa, 2019; Rillig et al., 2023).

La decodificación de las señales vegetales por el HMA es un aspecto que aún no está claro. Algunos investigadores sugieren que los mecanismos fúngicos de intercambio de infoquímicos solo funcionan como una autopista donde no es necesario por parte del HMA decodificar estas señales (Oelmüller, 2019). Además, algunas señales pueden transmitirse en forma de impulsos eléctricos a través de la membrana plasmática por una polarización de esta por gradientes de Ca^{2+} , como son las relacionadas al estrés por herbivoría, esta señal inicia en las hojas y viaja hasta la raíz y de ahí a la red de micelio y luego a otra planta. Otros estímulos también pueden ser transmitidos por pulso de especies reactivas de oxígeno (Marmolejo et al., 2021).

La comunicación e intercambio de moléculas interplanta puede darse entre individuos de diferente especie, así lo demostraron Ding et al. (2022), al estudiar la capacidad de intercambio de cadmio entre plantas de maíz y soja, mediado por una red de micelio micorrízico común, al detectar los cambios en los niveles de expresión de genes relacionados al transporte de Cd como la *HATPasas*, *RSTK 2.13* y *5.96-fold*, que generó un aumento en la expresión de los mismos. Además, se conoce que estos genes inducen la síntesis de peroxidasa en hojas y malondialdehído en raíces, ambos compuestos involucrados en la respuesta a estrés oxidativo (Ding et al., 2022).

La capacidad de comunicación mediada por los HMA también está involucrada en el fenómeno conocido como *quorum sensing* (QS) en la rizosfera, mediante la producción de compuestos volátiles de bajo peso molecular (Cortez et al., 2022; Figueiredo et al., 2021). Esto solo es posible porque los pelos radicales y el micelio generan un ambiente idóneo para la colonización (micorrizósfera), el intercambio de señales y por la capacidad de los HMA de reconocer los patrones moleculares asociados a microorganismos (MAMPs) (Chaudhary et al., 2021; Lastovetsky et al., 2020). Las moléculas orgánicas que se han identificado en eucariotas como autoinductores del QS son el α -(1,3)-glucano, farnesol, tirosol, triptofol, fenylethanol y factores peptídicos α , aunque se desconoce cuáles son las funciones o rutas de actuación específicas (Cortez et al., 2022; Shi et al., 2023). Estas condiciones dificultan el establecimiento y desarrollo de poblaciones de microorganismos fitopatógenos y necrófitos, caso contrario con los organismos biótrosos, lo que favorece condiciones para el desarrollo saludable de las plantas huésped y por ende, un mayor flujo de carbono de esta hacia el HMA (Liu et al., 2024).

Otra manera en que los HMA interactúan y modifican la microbiota del suelo, es la producción de glomalinas y proteínas relacionadas a la glomalina (GRSP), moléculas que afectan la agregación del suelo y se unen a metales pesados en el caso de las GRSP, lo que detoxifica el suelo de los mismos. Este cambio en las condiciones evita la pérdida de nutrientes por lixiviación y brinda una superficie estable para el desarrollo de los microorganismos rizosféricos. Además, funciona como una autopista para migrar de manera dirigida y rápida a raíces no colonizadas (Santoyo et al., 2021). Esto gracias a los recursos vegetales trasladados por los HMA, así como por señales químicas como las ES que atraen y alimentan a estos microorganismos (Shi et al., 2023).

Los exudados de los HMA modifican la composición de los microorganismos rizosféricos, que favorece el crecimiento de un grupo específico de bacterias, como Betaproteobacteriales, Myxococcales, Fibrobacteriales, Cytophagales, Chloroflexales, y Cellvibrionales, donde los Myxococcales y Fibrobacteriales son los más abundantes en esta zona de influencia conocida como hifósfera, además de promover el crecimiento vegetal, el ciclo biogeoquímico de varios nutrientes como el fósforo y el nitrógeno, también se induce la síntesis de compuestos antifitopatogénicos como el 2,4-diacetilfloroglucinol (DAPG) en bacterias del género *Pseudomonas*. Esto hace inferir en el importante papel que poseen los HMA en el mantenimiento del equilibrio edáfico y la promoción en el

crecimiento vegetal (Shi et al., 2023). Por ejemplo los HMA pueden inducir la síntesis de ácido rosmarínico (RA) en *A. thaliana* y *O. basilicum* en concentraciones capaces de inhibir el QS en biofilms de *P. aeruginosa* (Cortez et al., 2022).

Muchas bacterias pueden formar asociaciones directas con los HMA, con el favorecimiento del establecimiento de la simbiosis del HMA, así como el desarrollo del hongo y el potenciamiento de la actividad ecológica del HMA (Sangwan & Prasanna, 2022), como con las bacterias fijadoras de N de la familia Sinorhizobia que colonizan la superficie de esporas de HMA lo que favorece la germinación y la ramificación de las hifas (Lastovetsky et al., 2020). Esto se da gracias a la síntesis bacteriana de factores de crecimiento (Nod) o al brindar una mayor la disponibilidad de nutrientes (Ujvári et al., 2021). Algunos géneros identificados en asociación a HMA *Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Burkholderia*, *Bradyrhizobium*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Klebsiella*, *Rhizobium*, *Rhodococcus*, *Streptomyces*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Brevibacillus* y *Paenibacillus* (Sangwan & Prasanna, 2022).

La relación entre el HMA *Rhizopus microsporus* y la endobacteria *Mycetohabitans* sp es utilizada como modelo de estudio de la comunicación entre hongos y bacterias benéficas. Esta endobacteria utiliza la vía de señalización de la proteína quinasa activada por mitógenos (MAPK) del glicerol de alta osmolaridad (HOG) y los cambios específicos en el metabolismo lipídico del huésped para el reconocimiento mutuo, lo que evita la activación de los mecanismos de antagonismo (Lastovetsky et al., 2020). En esta relación, la bacteria obtiene un espacio idóneo para su desarrollo y a cambio, defiende al hongo de posibles patógenos y competidores (Lastovetsky et al., 2020), lo que permite a los HMA enfocar su metabolismo en la simbiosis y en la búsqueda de recursos (Sangwan & Prasanna, 2022; Santoyo et al., 2021).

Las bacterias que tienen relaciones simbióticas con los HMA se conocen como bacterias asociadas, ya que son capaces de promover el establecimiento de la micorriza, así como potenciar el efecto benéfico de las micorrizas, ya que estas bacterias son claves en varios procesos ecosistémicos como los ciclos biogeoquímicos de varios nutrientes, por lo que se podría considerar que la relación simbiótica conocida como micorrizas es un tripartita, ya que es necesario un diálogo entre tres partes, la planta huésped, el HMA y las bacterias asociadas (Nasslahsen et al., 2022). La presencia o no de estas bacterias influye en la efectividad de la colonización de la HMA, así como del intercambio de nutrientes entre planta huésped y HMA, ya que llegan a modificar los niveles de expresión de los genes antes mencionados (Gupta et al., 2020).

En dos experimentos independientes se observó la capacidad de los hongos micorrícicos de reclutar a las bacterias asociadas y como estas le facilitan el N necesario para el desarrollo de las estructuras fúngicas en forma de amonio (Zhang et al., 2024). El N se incorpora al micelio como glutamina y se transloca al micelio intraradical como arginina donde se transforma en urea y se da al planta huésped como amonio (Zhang et al., 2024).

Si bien la mayoría de las relaciones estudiadas con microorganismos edáficos son con bacterias, es importante recalcar que esta interacción no solo se limita a procariontas, ya que se han identificado interacciones con organismos eucariotas como hongos de la especie *Penicillium*, insectos herbívoros y nemátodos, en el caso de estos dos últimos, se activan mecanismos de defensa de la planta, lo que limitan el acceso a las raíces y produce compuesto volátiles repelentes de insectos herbívoros o atrayentes de insectos benéficos, así como modificando la microbiota edáfica, lo que genera suelos supresores de microorganismos fitopatógenos (Hao et al., 2021; Kalamulla et al., 2022; Kaur et al., 2020). Estudios en plantas de tomate, *Solanum lycopersicum*, mostraron un aumento en la producción de decanal y el acetaldehído bencénico en plantas inoculadas con *Rhizophagus irregularis*, compuestos que funcionan como repelentes de insectos, lo que redujo la afectación por el ataque de *Spodoptera exigua* (Lee Díaz et al., 2024).

La comunicación a través de las micorrizas arbusculares implica intercambios bioquímicos complejos entre las plantas, los hongos y otros microorganismos edáficos. Se ha detectado que las plantas pueden enviar señales químicas a los hongos para solicitar nutrientes específicos, como fósforo, y los hongos pueden responder a estas señales al incrementar la captación y transporte de fósforo. Además, se han observado algunas evidencias que las

plantas pueden comunicarse entre sí a través de las micorrizas, al compartir información sobre la disponibilidad de recursos y las condiciones del suelo.

Estos hallazgos sugieren que la comunicación a través de las micorrizas arbusculares pueden desempeñar un papel importante en la coordinación del comportamiento de las plantas y en la adaptación a cambios en el entorno. Esta comunicación puede tener implicaciones importantes para la productividad de los ecosistemas, la biodiversidad y la respuesta de las plantas al estrés ambiental, como la sequía o la contaminación con grandes implicaciones en la seguridad alimentaria y en la implementación de sistemas agrícolas sostenibles.

Aunque a nivel comercial ya existen muchos productos basados en inóculos de micorrizas, los nuevos conocimientos sobre el diálogo molecular hongo-planta, deben ser consolidados en el desarrollo de tecnologías para la producción de insumos agrícolas de última generación, donde se aproveche la capacidad inoculante de algunas especies, y a la vez, su capacidad para lograr cambios en el crecimiento, la productividad y la defensa de los cultivos.

Aún queda mucho por entender sobre los mecanismos exactos y la extensión de la influencia real de la comunicación mediada por una red de micelio de HMA común en la naturaleza. La investigación continua en este campo es crucial para desentrañar los complejos sistemas de interacción entre las plantas y su entorno, y para desarrollar prácticas agrícolas, así como de conservación y recuperación de ecosistemas más sostenibles.

Conclusiones

Se ha logrado recopilar valiosa información sobre los mecanismos moleculares implicados en la comunicación entre los HMA, sus plantas hospederas y otros organismos edáficos. Estos avances son evidentes gracias a la ayuda de las tecnologías bioinformáticas. Sin embargo, persisten importantes vacíos de conocimiento y preguntas sin respuesta, lo que convierte a esta área de investigación en un misterio por descifrar. En particular, la comprensión detallada de los mecanismos moleculares involucrados en la comunicación entre diferentes microorganismos y cómo esta comunicación regula la ecodinámica del suelo es esencial para apreciar la importancia ecológica de las micorrizas. Con esto, se abre la posibilidad de aprovechar su potencial para aumentar la productividad de los cultivos y reducir el impacto ambiental de la agricultura, lo que reduce la dependencia de biocidas y fertilizantes químicos en condiciones ambientales adversas.

El entendimiento de estos mecanismos moleculares puede allanar el camino para el desarrollo de variedades vegetales con un mayor potencial como anfitriones de micorrizas y otros microorganismos beneficiosos. Además, el estudio de la interacción entre los HMA y estos microorganismos beneficiosos destaca que las estrategias biotecnológicas utilizadas a menudo pasan por alto el potencial subyacente de los HMA. En muchas ocasiones, se aplican de manera aislada sin considerar las asociaciones con las bacterias que podrían potenciar sus beneficios en cultivos de interés agrícola. Estos hallazgos subrayan la necesidad de explorar estrategias más integrales que aprovechen el poder de las asociaciones simbióticas en la agricultura sostenible.

Agradecimiento

Los autores expresan su agradecimiento a la Cooperativa de Caficultores y Servicios múltiples de Tarrazú R. L., identificación: 3-004-045083 San José, Costa Rica, por financiar la investigación. Agradecemos también a la Vicerrectoría de Investigación y Extensión (VIE) del Instituto Tecnológico de Costa Rica y a la dirección de Posgrados del Instituto Tecnológico de Costa Rica por el soporte al proyecto titulado “Interacción entre plantas de piña (*Ananas comosus*), mediada por hongos micorrícicos, sometidas a diferentes condiciones de estrés”.

Conflicto de interés

Los autores declaran que no hay conflicto de intereses. Las entidades que financiaron no tuvieron ningún rol en el diseño de la revisión; en la recolección, análisis o interpretación de información, en la escritura del documento ni en la decisión de publicar esta revisión.

Referencias

- Ahamed, G. J., & Hajiboland, R. (2024). Introduction to arbuscular mycorrhizal fungi and higher plant symbiosis: Characteristic features, functions, and applications. In G. J. Ahmed, & R. Hajiboland (Eds.), *Arbuscular mycorrhizal fungi and higher plants: fundamentals and applications* (pp. 1-17). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-981-99-8220-2_1
- Bago, B., Pfeffer, P., & Shachar-Hill, Y. (2000). Carbon Metabolism and Transport in Arbuscular Mycorrhizas. *Plant physiology*, 124, 949-958. <https://doi.org/10.1104/pp.124.3.949>
- Bonfante, P., & Perotto, S. (1995). Tansley Review No. 82. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytologist*, 130(1), 3-21. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb01810.x>
- Boutafa, N. (2019). *Interplant communication: The role of mycorrhizal networks concerning underground interactions* [Degree Thesis, Ecole Polytechnique de l'Université de Tours]. Repository of the Université de Tours. http://memoires.scd.univ-tours.fr/EPU_DA/LOCAL/2019PFE_Nina_Boutafa.pdf
- Boyno, G., & Demir, S. (2022). Plant-mycorrhiza communication and mycorrhizae in inter-plant communication. *Symbiosis*, 86(2), 155-168. <https://doi.org/10.1007/s13199-022-00837-0>
- Carrillo-Saucedo, S. M., Puente-Rivera, J., Montes-Recinas, S., Cruz-Ortega, R., Carrillo-Saucedo, S. M., Puente-Rivera, J., Montes-Recinas, S., & Cruz-Ortega, R. (2022). Las micorrizas como una herramienta para la restauración ecológica. *Acta Botánica Mexicana*, (129), Artículo e1932. <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.1932>
- Chaudhary, T., Gera, R., & Shukla, P. (2021). Emerging molecular tools for engineering phytomicrobiome. *Indian Journal of Microbiology*, 61(2), 116-124. <https://doi.org/10.1007/s12088-020-00915-1>
- Choi, J., Lee, T., Cho, J., Servante, E. K., Pucker, B., Summers, W., Bowden, S., Rahimi, M., An, K., An, G., Bouwmeester, H. J., Wallington, E. J., Oldroyd, G., & Paszkowski, U. (2020). The negative regulator SMAX1 controls mycorrhizal symbiosis and strigolactone biosynthesis in rice. *Nature Communications*, 11 Article 2114. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16021-1>
- Cortez, M., Handy, D., Headlee, A., Montanez, C., Pryor, S., Cutshaw, K., Vanselow, K., Perez, A., Weissman, J., Ziegler, E., Wheeler, B., & Palmer, A. (2022). Quorum Sensing in the Rhizosphere. In B. A. Horwitz, & P. K. Mukherjee (Eds.), *Microbial Cross-talk in the Rhizosphere* (pp. 99-134). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-981-16-9507-0_5
- Dhalaria, R., Verma, R., Kumar, D., Upadhyay, N. K., Alomar, S., & Kuca, K. (2024). Impact assessment of beneficial mycorrhizal fungi on phytochemical constituents and nutrient uptake in *Gomphrena globosa*. *Scientia Horticulturae*, 325, 112646. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112646>
- Dhanker, R., Chaudhary, S., Kumari, A., Kumar, R., & Goyal, S. (2020). Symbiotic Signaling: Insights from Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. In A. Varma, S. Tripathi, & R. Prasad (Eds.), *Plant Microbe Symbiosis* (pp. 75-103). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-36248-5_5

- Ding, C., Zhao, Y., Zhang, Q., Lin, Y., Xue, R., Chen, C., Zeng, R., Chen, D., & Song, Y. (2022). Cadmium transfer between maize and soybean plants via common mycorrhizal networks. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 232, Article 113273. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.113273>
- Fernández, I., Cosme, M., Stringlis, I. A., Yu, K., de Jonge, R., van Wees, Saskia C. M., Pozo, M. J., Pieterse, C. M. J., & van der Heijden, M. G. A. (2019). Molecular dialogue between arbuscular mycorrhizal fungi and the nonhost plant *Arabidopsis thaliana* switches from initial detection to antagonism. *New Phytologist*, 223(2), 867-881. <https://doi.org/10.1111/nph.15798>
- Figueiredo, A. F., Boy, J., & Guggenberger, G. (2021). Common mycorrhizae network: A review of the theories and mechanisms behind underground interactions. *Frontiers in Fungal Biology*, 2, Article 735299. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/ffunb.2021.735299>
- Gupta, S., Chaturvedi, P., & Kulkarni, M. (2020). A critical review on exploiting the pharmaceutical potential of plant endophytic fungi. *Biotechnology Advances*, 39, Article 107462. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2019.107462>
- Hao, L., Zhang, Z., Hao, B., Diao, F., Zhang, J., Bao, Z., & Guo, W. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungi alter microbiome structure of rhizosphere soil to enhance maize tolerance to La. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 212, Article 111996. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.111996>
- Ho-Plágaro, T., & García, J. M. (2022). Molecular Regulation of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *International Journal of Molecular Sciences*, 23, Article 11. <https://doi.org/10.3390/ijms23115960>
- Hull, R., Choi, J., & Paszkowski, U. (2021). Conditioning plants for arbuscular mycorrhizal symbiosis through DWARF14-LIKE signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 62, Article 102071. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102071>
- Kalamulla, R., Karunarathna, S. C., Tibpromma, S., Galappaththi, M. C. A., Suwannarach, N., Stephenson, S. L., Asad, S., Salem, Z. S., & Yapa, N. (2022). Arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable agriculture. *Sustainability*, 14, Article 19. <https://doi.org/10.3390/su141912250>
- Karst, J., Jones, M. D., & Hoeksema, J. D. (2023). Positive citation bias and overinterpreted results lead to misinformation on common mycorrhizal networks in forests. *Nature Ecology & Evolution*, 7(4), 501-511. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-01986-1>
- Kaur, J., Chavana, J., Soti, P., Racelis, A., & Kariyat, R. (2020). Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) influences growth and insect community dynamics in Sorghum-sudangrass (*Sorghum x drummondii*). *Arthropod-Plant Interactions*, 14(3), 301-315. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09747-8>
- Knegt, B., Jansa, J., Franken, O., Engelmoer, D. J. P., Werner, G. D. A., Bücking, H., & Kiers, E. T. (2016). Host plant quality mediates competition between arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 20, 233-240. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.09.011>
- Kuyper, T. W., & Jansa, J. (2023). Arbuscular mycorrhiza: Advances and retreats in our understanding of the ecological functioning of the mother of all root symbioses. *Plant and Soil*, 489(1), 41-88. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06045-z>
- Lastovetsky, O. A., Krasnovsky, L. D., Qin, X., Gaspar, M. L., Gryganskyi, A. P., Huntemann, M., Clum, A., Pillay, M., Palaniappan, K., Varghese, N., Mikhailova, N., Stamatis, D., Reddy, T. B. K., Daum, C., Shapiro, N., Ivanova, N., Kyrpides, N., Woyke, T., & Pawlowska, T. E. (2020). Molecular Dialogues between Early Divergent Fungi and Bacteria in an Antagonism versus a Mutualism. *mBio*, 11(5), 1-19. <https://doi.org/10.1128/mBio.02088-20>

- Lee Díaz, A. S., Minchev, Z., Raaijmakers, J. M., Pozo, M. J., & Garbeva, P. (2024). Impact of bacterial and fungal inoculants on the resident rhizosphere microbiome and the volatilome of tomato plants under leaf herbivory stress. *FEMS Microbiology Ecology*, *100*(2), Article fiad160. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiad160>
- Liu, Z., Cheng, X.-F., Zou, Y.-N., Srivastava, A. K., Alqahtani, M. D., & Wu, Q.-S. (2024). Negotiating soil water deficit in mycorrhizal trifoliolate orange plants: A gibberellin pathway. *Environmental and Experimental Botany*, *219*, Article 105658. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105658>
- Liu, M., Wang, H., Lin, Z., Ke, J., Zhang, P., Zhang, F., Ru, D., Zhang, L., Xiao, Y., & Liu, X. (2024). Arbuscular mycorrhizal fungi inhibit necrotrophic, but not biotrophic, aboveground plant pathogens: A meta-analysis and experimental study. *New Phytologist*, *241*(3), 1308-1320. <https://doi.org/10.1111/nph.19392>
- Marmolejo, L. O., Thompson, M. N., & Helms, A. M. (2021). Defense Suppression through Interplant Communication Depends on the Attacking Herbivore Species. *Journal of Chemical Ecology*, *47*(12), 1049-1061. <https://doi.org/10.1007/s10886-021-01314-6>
- Meng, Y., Davison, J., Clarke, J. T., Zobel, M., Gerz, M., Moora, M., Öpik, M., & Bueno, C. G. (2023). Environmental modulation of plant mycorrhizal traits in the global flora. *Ecology Letters*, *26*(11), 1862-1876. <https://doi.org/10.1111/ele.14309>
- Nadal, M., Sawers, R., Naseem, S., Bassin, B., Kulicke, C., Sharman, A., An, G., An, K., Ahern, K. R., Romag, A., Brutnell, T. P., Gutjahr, C., Geldner, N., Roux, C., Martinoia, E., Konopka, J. B., & Paszkowski, U. (2017). An N-acetylglucosamine transporter required for arbuscular mycorrhizal symbioses in rice and maize. *Nature plants*, *3*, Article 17073. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.73>
- Nasslahsen, B., Prin, Y., Ferhout, H., Smouni, A., & Duponnois, R. (2022). Mycorrhizae helper bacteria for managing the mycorrhizal soil infectivity. *Frontiers in Soil Science*, *2*, Article 979246. <https://doi.org/10.3389/fsoil.2022.979246>
- Oelmüller, R. (2019). Interplant communication via hyphal networks. *Plant Physiology Reports*, *24*(4), 463-473. <https://doi.org/10.1007/s40502-019-00491-7>
- Rashad, Y., Aseel, D., Hammad, S., & Elkelish, A. (2020). Rhizophagus irregularis and *Rhizoctonia solani* differentially elicit systemic transcriptional expression of polyphenol biosynthetic pathways genes in sunflower. *Biomolecules*, *10*(3), 379-399. <https://doi.org/10.3390/biom10030379>
- Rashad, Y. M., Fekry, W. M. E., Sleem, M. M., & Elazab, N. T. (2021). Effects of mycorrhizal colonization on transcriptional expression of the responsive factor JERF3 and stress-responsive genes in banana plantlets in response to combined biotic and abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, *12*, Article 742628. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.742628>
- Rillig, M., Lehmann, A., Lanfranco, L., Caruso, T., & Johnson, D. (2023). Re-defining common mycorrhizal and fungal networks. *EcoEvoRxiv, Preprint* <https://doi.org/10.32942/X2831H>
- Salmeron-Santiago, I. A., Martínez-Trujillo, M., Valdez-Alarcón, J. J., Pedraza-Santos, M. E., Santoyo, G., López, P. A., Larsen, J., Pozo, M. J., & Chávez-Bárcenas, A. T. (2023). Carbohydrate and lipid balances in the positive plant phenotypic response to arbuscular mycorrhiza: Increase in sink strength. *Physiologia Plantarum*, *175*(1), Article e13857. <https://doi.org/10.1111/ppl.13857>
- Sangwan, S., & Prasanna, R. (2022). Mycorrhizae helper bacteria: Unlocking their potential as bioenhancers of plant–arbuscular mycorrhizal fungal associations. *Microbial Ecology*, *84*(1), 1-10. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01831-7>

- Santoyo, G., Gamalero, E., & Glick, B. R. (2021). Mycorrhizal-bacterial amelioration of plant abiotic and biotic stress. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, Article 672881. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.672881>
- Saparrat, M. C., Ruscitti, M. F., & Arango, M. C. (Eds.). (2020). *Micorrizas arbusculares: Biología y aplicaciones en el sector agro-forestal*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. <https://doi.org/10.35537/10915/99599>
- Shi, J., Wang, X., & Wang, E. (2023). Mycorrhizal Symbiosis in Plant Growth and Stress Adaptation: From Genes to Ecosystems. *Annual Review of Plant Biology*, 74(1), 569-613. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-061722-090342>
- Ujvári, G., Turrini, A., Avio, L., & Agnolucci, M. (2021). Possible role of arbuscular mycorrhizal fungi and associated bacteria in the recruitment of endophytic bacterial communities by plant roots. *Mycorrhiza*, 31(5), 527-544. <https://doi.org/10.1007/s00572-021-01040-7>
- Venegas-Jaque, P., & Mestre, M. C. (2021). Hacia una fertilización sustentable: Los microorganismos del suelo son esenciales en los ecosistemas naturales. *Desde la patagonia. Difundiendo saberes*, 18(32), Article 32. <https://revele.uncoma.edu.ar/index.php/desdelapatagonia/article/view/3640>
- Wang, F., & Feng, G. (2021). Arbuscular mycorrhizal fungi interactions in the rhizosphere. In V. V. S. R. Gupta & A. K. Sharma (Eds.), *Rhizosphere biology: Interactions between microbes and plants* (pp. 217-235). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-15-6125-2_11
- Zhang, C., van der Heijden, M. G. A., Dodds, B. K., Nguyen, T. B., Spooren, J., Valzano-Held, A., Cosme, M., & Berendsen, R. L. (2024). A tripartite bacterial-fungal-plant symbiosis in the mycorrhiza-shaped microbiome drives plant growth and mycorrhization. *Microbiome*, 12(1), Article 13. <https://doi.org/10.1186/s40168-023-01726-4>
- Zúñiga, A., Carrodegua, A., & Solís, L. Y. (2023). Micorrizas y rizobios: Un diálogo molecular con el huésped vegetal. *Cultivos Tropicales*, 43(2), Article e13. <https://doi.org/10.1234/ct.v43i2.1664>