



Comunicación en las asociaciones simbióticas: mecanismos entre hongos micorrízicos 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. Este trabajo formó parte del proyecto investigación llamado Interacción entre plantas de piña (*Ananas comosus*), mediada por hongos micorrízicos, sometidas a diferentes condiciones de estrés. Instituto Tecnológico de Costa Rica.

¹ Instituto Tecnológico de Costa Rica, Universidad Nacional y la 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 micorrízicos arbusculares (HMA) forman asociaciones simbióticas estrechas con el 90 % de las especies vegetales. Entablan 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 micorrízicos 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 y las plantas en los diferentes tiempos de la interacción, con énfasis en la descripción de genes reguladores, proteínas y moléculas diana conocidas. También se describen interacciones moleculares con otros organismos edáficos. **Conclusiones.** Los mecanismos de comunicación molecular entre hongos micorrízicos y plantas son complejos y aún presentan vacíos de conocimiento que deben ser superados para comprender a cabalidad la importancia ecológica de los HMA y sus 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 infochemicals 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 and plants at different times of interaction are described, with emphasis on the description of currently known regulatory genes, proteins and target molecules. Additionally, 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 their 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 entre más de 50 000 especies de hongos con las raíces de al menos el 90 % de las entre 358 000 y 435 000 especies de plantas existentes, con una estrecha relación evolutiva evidenciada por 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, que se presenta en un 80 % de las especies vegetales –las familias Brassicaceae y Chenopodiaceae son los únicos grupos vegetales en los que se han encontrado plantas que no desarrollan esta relación de la misma manera que en las demás familias– (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 se encuentran micorrizas orquideoides, arbutoides, monotropoides ericoides y arbusculares (Carrillo-Saucedo et al., 2022); esta última es la que presenta mayor importancia en las 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 mejoran 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 mostraron 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 efectuado en *Comphrena*, en el que se inocularon *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 genotipos del HMA y la planta huésped, sumada a las condiciones abióticas y la salud de la planta (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; en él median moléculas como los factores Myc producidos por el hongo y moléculas receptoras de la planta (Zúñiga-Orozco et al., 2023). Este diálogo molecular no se limita solo a la planta huésped y el HMA, sino que también puede involucrar redes de comunicación entre plantas y organismos edáficos, formadas 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.

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 y justificar aún más la utilización de tecnologías biológicas para reducir el impacto ambiental de los sistemas agrarios y la necesidad de proteger los bosques, que son la fuente natural de los HMA. Por lo tanto, 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. Tales procesos se pueden dar por el contacto directo entre ambos organismos, o bien mediante las áreas de influencia de los tejidos radicales y las hifas. Estos espacios se pueden clasificar en tres zonas: la rizosfera, que es el área de influencia exclusiva de la raíz; la hifósfera, que es el área de influencia exclusiva de la hifa, y la 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 para captar 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, la humedad, la estructura del suelo y la concentración de compuestos como flavonoides, así como 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 un hospedero durante

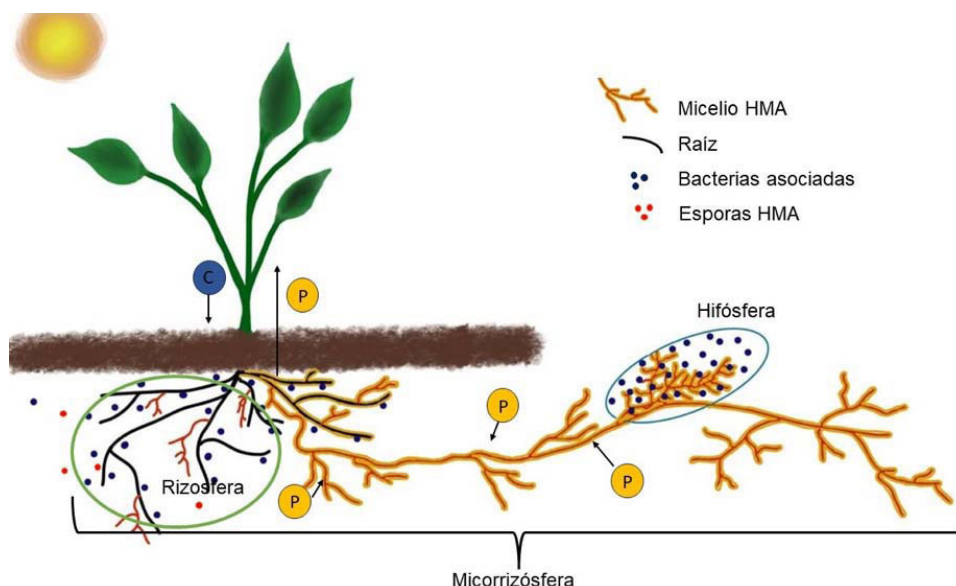


Figura 1. Relación simbiótica entre el hongo micorrícico arbuscular (HMA), el cual solubiliza y absorbe fósforo (P) y se lo transfiere a la planta, y esta a cambio le envía carbono (C) en forma de azúcares y ácidos grasos.

Se muestran bacterias asociadas a la rizosfera e hifosfera que favorecen la solubilización y absorción de nutrientes del suelo.

Figure 1. Symbiotic relationship between the arbuscular mycorrhizal fungus (AMF), which solubilizes and absorbs phosphorus (P) and transfers it to the plant, which in turn sends carbon (C) in the form of sugars and fatty acids.

Bacteria associated with the rhizosphere and hyphosphere that favor the solubilization and absorption of nutrients from the soil are shown.

un período 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 con las estrigolactonas (ES), que inducen la germinación de la espora y la elongación de la hifa (Bago et al., 2000; Saparrat et al., 2020). Al entrar en contacto con la raíz o un pelo radical, la hifa 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 de la membrana periarbuscular (MPA) y del espacio periarbuscular (Zúñiga-Orozco et al., 2023), como se observa en la Figura 2.

La hifa, al entrar a la raíz gracias a los 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 y la invaginación de la membrana, para luego generar ramificaciones conocidas como “arbusculos”, o bien producir vesículas como método de reserva de energía en forma de lípidos (Zúñiga-Orozco et al., 2023).

Uno de los compuestos activos detectados en los exudados de raíz son las ES, cuya actividad se observa aún en bajas concentraciones. Aunque no se conocen en detalle los receptores fúngicos de las ES, se sabe que estas inducen diferentes respuestas fúngicas, como la germinación de la espora, el crecimiento y ramificación de las hifas, cambios en la actividad respiratoria, entre otras (Boyno & Demir, 2022). La producción limitada de ES se ha

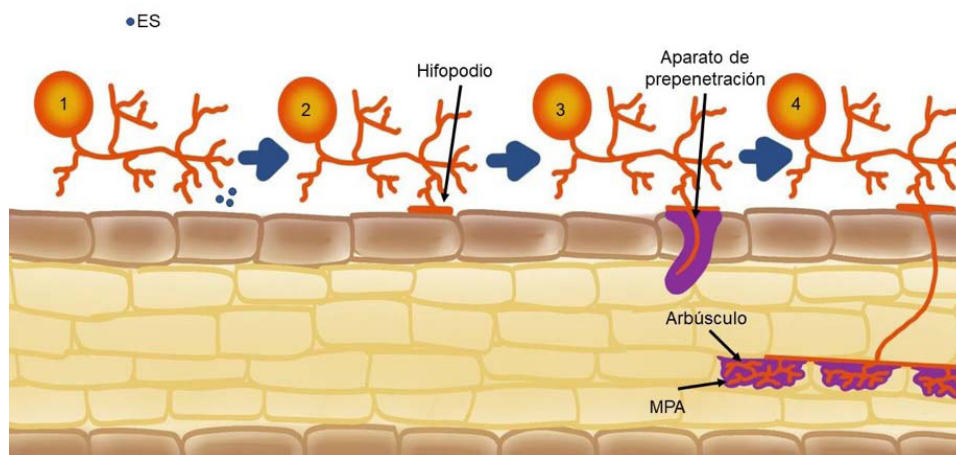


Figura 2. Proceso de colonización de un hongo micorrízico arbuscular (HMA). 1) Inicia con la germinación de la espora inducida por estrigolactona (ES) y el reconocimiento del posible hospedero. 2) Una vez que ocurre el reconocimiento se da la formación del hifopodio que genera presión sobre la pared 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 membrana periarbuscular (MPA), donde se da el intercambio de sustancia e infoquímicos.

Figure 2. Arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) colonization process. 1) It starts with the germination of the spore induced by strigolactone (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 peri-arbuscular membrane (PAM), where the exchange of substance and infochemicals takes place.

descrito como un mecanismo autorregulatorio para evitar la colonización excesiva una vez que la planta alcanza los requerimientos nutricionales necesarios (Ho-Plágaro & García-Garrido, 2022).

Al detectar las ES, los HMA aumentan la actividad mitocondrial y la ramificación de las hifas hacia la fuente de las ES, por lo que funcionan 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 se trata de un mecanismo bastante conservado (Ho-Plágaro & García-Garrido, 2022).

El reconocimiento del HMA por la planta es mediado por mecanismos moleculares similares a los descritos en la simbiosis entre leguminosas y rizobios. Por ejemplo, los factores Nod, requeridos en la simbiosis leguminosa-rizobio, también son necesarios para la asociación planta-HMA. Debido a tal similitud, esta vía de señalización ha sido 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, los cuales 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-Garrido, 2022; Hull et al., 2021). El reconocimiento

del hifopodio genera cambios morfológicos en la célula vegetal que conducen 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-Garrido, 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 con el proceso de colonización, según análisis *in silico* (Ho-Plágaro & García-Garrido, 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 forma Arum. La primera se caracteriza por un crecimiento intercelular, pero con poco o sin crecimiento intracelular. La forma Arum, por su parte, se caracteriza por una alta formación de arbusculos, que se asocia a la afinidad con el hospedero, además del intercambio de nutrientes e información entre ambos organismos (Boyno & Demir, 2022). Los receptores KAI2/D14L y DLK2, que son similares al receptor de ESD14, desempeñan un papel importante en la simbiosis micorrízica, aunque sus ligandos (fúngicos o vegetales) aún no han sido identificados, por lo que se trata de un área de investigación atractiva para estudios posteriores (Ho-Plágaro & García-Garrido, 2022).

El gen SYMRK codifica un receptor tipo quinasa con un dominio rico en repeticiones de leucina y actividad catalítica (Dhanker et al., 2020). Se estima que este gen es 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 con la holoenzima PP2A y la fitohormona ácido abscísico (ABA), que, en bajas concentraciones, promueve la colonización, pero la inhibe cuando sus niveles son altos (Dhanker et al., 2020; Ho-Plágaro & García-Garrido, 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, los cuales lideran la inducción de la ruta de CSSP, mediada por un incremento en la concentración de calcio citosólico. Algunos de estos factores de transcripción vegetales de la CSSP, como CCaMK (quinasas dependientes 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-Garrido, 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 la 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 MPA (Saparrat et al., 2020). Aunque se desconocen todos los genes involucrados en la formación de la MPA, se han identificado varios genes vegetales, como LjSYM15, LjCASTOR, LsSYM6, LjNup133, LjPOLLUX y LsSYM24, vapryin/PAM1, transportadores ABC, STR/STR2, la proteasa SbtM1 y la quitinasa III micorriza-específica, que se localizan en la MPA (Boyno & Demir, 2022). Además, 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 relacionados con la biosíntesis y el transporte de nutrientes y compuestos de apocarotenoides con roles regulatorios, además de miARN como la familia miR171 (Ho-Plágaro & García-Garrido, 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 y de la hidroxiprolina O-arabinosiltransferasa RDN1 se requieren para la modificación postranscripcional de los péptidos CLE en el proceso de señalización AOM (Ho-Plágaro & García-Garrido, 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-Garrido, 2022). En un estudio sobre el efecto de los niveles de fósforo en la colonización del HMA *Rhizophagus irregularis* en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*), se determinó que los bajos niveles o la ausencia de fósforo aumentan el porcentaje de colonización, mientras que los altos niveles de este elemento redujeron de manera significativa el porcentaje de colonización radical (Salmeron-Santiago et al., 2023).

Estudios realizados en plantas de arroz y *Medicago* sp. mutantes para los genes de transportadores específicos de fósforo OsPT11 y MtPT4, respectivamente, ejemplifican la importancia del fósforo. En estos se observó una degradación prematura de los arbusculos y una pérdida de la simbiosis, debido 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). Investigaciones más recientes, demuestran que la colonización está ligada a los mecanismos de traslocación de carbono, donde los bajos niveles de fósforo estimulan la expresión de los genes SILIN6 y SISUS1, involucrados en la traslocación del carbono al HMA, lo que a su vez estimula la colonización del HMA al recibir más carbono del hospedero (Salmeron-Santiago et al., 2023).

La regulación mediada por la inanición del fosfato involucra el cambio en las concentraciones de hormonas, como las estrigolactonas, que fungen como moléculas señalizadoras y promotoras del crecimiento micelial. Las giberelinas también median la regulación de la colonización de los HMA, al regular las concentraciones de fósforo inorgánico (Pi). Los miARN y las 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 giberalina en el proceso de colonización del HMA es tal que aplicaciones exógenas de esta fitohormona o de moléculas análogas pueden promover dicho proceso. Sin embargo, también se sabe que a ciertas concentraciones pueden llegar a inhibirlo (Liu, Cheng et al., 2024). Además de estas moléculas, el gradiente electroquímico generado por la H⁺-ATPasa de la membrana fúngica de la MPA (Dhanker et al., 2020), junto con 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, esquematizado en la Figura 3, comienza con la síntesis de ES en los plastidios, desde donde son excretados y percibidos por la espora del 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 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

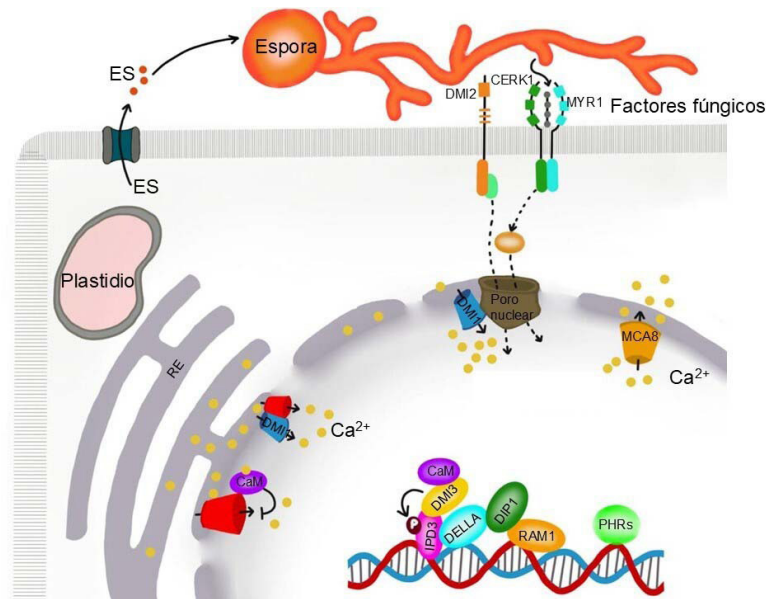


Figura 3. Transducción de señales durante la simbiosis micorrízica. Adaptado de Shi et al. (2023).

Figure 3. Signal transduction during mycorrhizal symbiosis. Adapt from Shi et al. (2023).

decodificados por CaM/DMI3, que provocan la fosforilación de CYCLOPS (IPD3). 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, los cuales inducen la síntesis y controlan el funcionamiento de transportadores de azúcares, nitratos, amonio y fósforo inorgánico, así como bombas de H⁺-ATPasa en la MPA, donde el flujo de carbono se produce desde el espacio periarbuscular hacia el citoplasma fúngico, mientras que el flujo de fósforo y nitrógeno se da del hongo al 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. Esto genera una conexión entre estas plantas que podría permitir el intercambio de nutrientes e información; sin embargo, es importante recalcar que este fenómeno no ha sido confirmado en condiciones de campo ni se ha determinado si el carbono transferido impacta de forma positiva el desarrollo vegetal, aunque sí se ha demostrado el transporte de aleloquímicos entre 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 sugiere que la capacidad comunicativa entre plantas pudo haber sido esencial durante la evolución y el establecimiento de las especies vegetales (Boyno & Demir, 2022). Aunque este fenómeno aún requiere más investigación para corroborar algunas de las características consideradas como dogma en la relación micorrízica (Kuyper & Jansa, 2023), en esta revisión se presentarán algunos de los estudios y avances al respecto.

La comunicación entre plantas mediada por micorrizas ha sido poco estudiada y se considera que involucra una traducción de señales vegetales y fúngicas entre el HMA y la planta hospedera. Sin embargo, no se tiene claro quién o qué posibilita esta traducción. Según Boyno & Demir (2022), el diálogo molecular en la rizosfera se divide en tres: 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 micorrícica. Se cree que esta última es la responsable de la transferencia de nutrientes y moléculas de comunicación.

La “red de micorriza común” es un concepto general que engloba de forma simplificada las interacciones entre las plantas hospederas y el micelio de los hongos micorrícicos. Este término excluye otros mecanismos de conexión, ya que la red puede formarse mediante un micelio continuo entre las plantas o de manera discontinua, es decir, a través de micelios de distintos orígenes. Estos micelios interactúan entre sí y permiten el flujo de infoquímicos por medio de la micorrizosfera o hifósfera, sin que medie el citoplasma de la hifa (Rillig et al., 2023), como se observa en la Figura 4. No obstante, muchos de los mecanismos y las condiciones en las que sucede el intercambio de moléculas aún no están completamente esclarecidos.

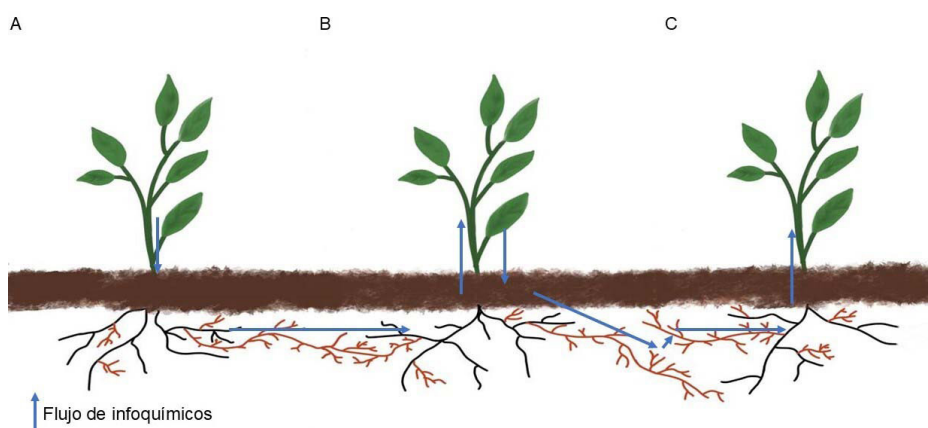


Figura 4. Flujo de intercambio de infoquímicos en una red de micelio continuo (A-B), donde la señal viaja de manera continua entre ambas plantas, y discontinuo (B-C), donde la información viaja desde la planta B al micelio externo del hongo micorrícico arbuscular (HMA), y de ahí hasta la hifósfera, donde es percibida por otra hifa, la cual 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 arbuscular mycorrhizal fungus (AMF), and from there to the hyphosphere, where it is perceived by another hypha, which transmits the information to plant C.

El intercambio de carbono ha sido documentado en varias publicaciones, al igual que el de otros nutrientes como el fósforo y nitrógeno, así como agua y lípidos, desde plantas sanas hacia plantas estresadas, mediante la red de micelio continuo que las interconecta. Este proceso involucra varios mecanismos que han sido estudiados por más de treinta años. Sin embargo, 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). También se han detectado intercambios de moléculas de señalización entre los organismos interconectados. Por ejemplo, se han descrito compuestos orgánicos volátiles que permiten a plantas infectadas por áfidos inducir la respuesta de defensa en plantas libres de áfidos. Además, se ha encontrado que las ES son uno de los compuestos de señalización mayoritarios en el proceso de comunicación (Boutafa, 2019).

La comunicación entre plantas 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. Comportamientos similares se han observado en casos de 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 transferencia (Boutafa, 2019), las cuales se agrupan en vías celulares y vías extracelulares.

Las 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 por medio de un micelio continuo entre las plantas. Las vías extracelulares transportan los infoquímicos a través del 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, puede ocurrir la formación de un cordón micelar por el cual el agua y el aire viajen 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 parte del HMA es un aspecto que aún no está claro. Algunos investigadores plantean que los mecanismos fúngicos de intercambio de infoquímicos solo funcionan como una autopista en la que no es necesario que el HMA decodifique 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 debido a gradientes de Ca^{2+} , como las relacionadas con el estrés por herbivoría. Esta señal inicia en las hojas y viaja hasta la raíz; de ahí a la red de micelio, y luego a otra planta. Otros estímulos también pueden ser transmitidos mediante pulsos de especies reactivas de oxígeno (Marmolejo et al., 2021).

La comunicación y el intercambio de moléculas entre plantas puede darse entre individuos de diferentes especies; así lo demostraron Ding et al. (2022), quienes estudiaron la capacidad de intercambio de cadmio entre plantas de maíz y soya, mediado por una red de micelio micorrízico común, al detectar los cambios en los niveles de expresión de genes relacionados con el transporte de cadmio, como la *HATPasas*, *RSTK 2.13* y *5.96-fold*, que generó un aumento en la expresión de estos. Además, se sabe que estos genes inducen la síntesis de peroxidasa en hojas y malondialdehído en raíces, compuestos involucrados en la respuesta al 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) y el intercambio de señales, así como 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 ; no obstante, se desconocen sus 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 necrótofos, contrario a lo que ocurre con los organismos biótrofos. Esto favorece condiciones para el desarrollo saludable de la planta huésped y por ende un mayor flujo de carbono de esta hacia el HMA (Liu, Wang et al., 2024).

Otra manera en que los HMA interactúan y modifican la microbiota del suelo es la producción de glomalinas y proteínas relacionadas con 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 vía para migrar de manera dirigida y rápida a raíces no colonizadas (Santoyo et al., 2021), gracias a los recursos vegetales trasladados por los HMA y a 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, Fibrobacterales, Cytophagales, Chloroflexales, y Cellvibrionales. Entre ellos, Myxococcales y Fibrobacterales son los más abundantes en esta zona de influencia conocida como hifósfera; además de promover el crecimiento vegetal y el ciclo biogeoquímico de varios nutrientes como el fósforo y el nitrógeno, también inducen la síntesis de compuestos antifitopatogénicos, como el 2,4-diacetilfloroglucinol (DAPG) en bacterias del género *Pseudomonas*. Esto permite inferir el importante papel de 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 biopelículas 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 su actividad ecológica (Sangwan & Prasanna, 2022). Por ejemplo, las bacterias fijadoras de nitrógeno de la familia Sinorhizobia colonizan la superficie de esporas de HMA, lo que promueve la germinación y la ramificación de las hifas (Lastovetsky et al., 2020). Esto ocurre gracias a la síntesis bacteriana de factores de crecimiento (Nod) o al brindar una mayor disponibilidad de nutrientes (Ujvári et al., 2021). Algunos géneros identificados en asociación con los HMA son *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 se utiliza como modelo para estudiar de la comunicación entre hongos y bacterias benéficas. Esta endobacteria emplea 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 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. Estas son capaces de promover el establecimiento de la micorriza, así como potenciar su efecto benéfico, ya que son bacterias clave en diversos procesos ecosistémicos como los ciclos biogeoquímicos de varios nutrientes. Por lo tanto, se podría considerar que la relación simbiótica conocida como “micorrizas” es tripartita, debido a que implica 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 en el intercambio de nutrientes entre la planta huésped y la HMA, puesto 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 cómo estas le facilitan el nitrógeno necesario para el desarrollo de las estructuras fúngicas en forma de amonio (Zhang et al., 2024). Este nitrógeno se incorpora al micelio como glutamina y se transloca al micelio intraradical como arginina, donde se transforma en urea y se da a la planta huésped como amonio (Zhang et al., 2024).

Si bien la mayoría de las relaciones estudiadas con microorganismos edáficos son con bacterias, es importante destacar que esta interacción no se limita a procariotas, ya que se han identificado interacciones con organismos eucariotas, como hongos del género *Penicillium*, insectos herbívoros y nemátodos. En el caso de estos dos últimos, se activan mecanismos de defensa en la planta, que limitan el acceso a las raíces, además de producir compuestos volátiles que actúan como repelentes de insectos herbívoros o como atrayentes de insectos benéficos. También pueden modificar la microbiota edáfica, lo que genera suelos supresores de microorganismos fitopatogénicos (Hao et al., 2021; Kalamulla et al., 2022; Kaur et al., 2020). Estudios realizados en plantas de tomate, *Solanum*

lycopersicum, han mostrado un aumento en la producción de decanal y acetaldehído bencénico en plantas inoculadas con *Rhizophagus irregularis*, compuestos que funcionan como repelentes de insectos y reducen 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 el fósforo, y los hongos pueden responder a estas señales al incrementar la captación y transporte de estos (Cortez et al., 2022). Además, se han hallado evidencias de que las plantas pueden comunicarse entre sí por medio de las micorrizas, al compartir información sobre la disponibilidad de recursos y las condiciones del suelo (Boutafa, 2019). Estos hallazgos sugieren que la comunicación a través de las micorrizas arbusculares puede desempeñar un papel significativo en la coordinación del comportamiento de las plantas y en la adaptación a cambios en el entorno. Dicha comunicación puede tener implicaciones relevantes para la productividad de los ecosistemas, la biodiversidad y la respuesta de las plantas al estrés ambiental, como la sequía o la contaminación, con importantes repercusiones en la seguridad alimentaria y en la implementación de sistemas agrícolas sostenibles.

Aunque en el ámbito comercial ya existen numerosos productos basados en inóculos de micorrizas, los nuevos conocimientos acerca del diálogo molecular hongo-planta deben consolidarse en el desarrollo de tecnologías para la producción de insumos agrícolas de última generación, en las que se aproveche tanto la capacidad inoculante de algunas especies como 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, así como para desarrollar prácticas agrícolas y estrategias 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 se han evidenciado gracias a la ayuda de las tecnologías bioinformáticas. Sin embargo, persisten importantes vacíos de conocimiento que convierten a esta área de investigación en un misterio por descifrar.

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 relevancia 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 asociado a 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 ha resaltado que a menudo las estrategias biotecnológicas utilizadas pasan por alto el potencial subyacente de los HMA, que, 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.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento a la Cooperativa de Caficultores y Servicios Múltiples de Tarrazú R. L., San José, Costa Rica, por financiar la investigación. Agradecen también a la Vicerrectoría de Investigación y Extensión (VIE) y a la Dirección de Posgrados del Instituto Tecnológico de Costa Rica por el apoyo al proyecto titulado “Interacción entre plantas de piña (*Ananas comosus*), mediada por hongos micorrícicos, sometidas a diferentes condiciones de estrés”.

Conflicto de intereses

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

Referencias

- Ahammed, G. J., & Hajiboland, R. (2024). Introduction to arbuscular mycorrhizal fungi and higher plant symbiosis: characteristic features, functions, and applications. In G. J. Ahammed, & 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, Article 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, S. 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-Garrido, 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., & Elkeshish, 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-Bárceñas, 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/pp1.13857>
- 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://revela.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-Orozco, A., Carrodegua-Gonzalez, A., & Solís-Ramos, L. Y. (2023). Micorrizas y rizobios: un diálogo molecular con el huésped vegetal. *Cultivos Tropicales*, *43*(2), Article e13.