



Dinámica en plantas de la relación tejido fuente-tejido sumidero modulada por la simbiosis micorrízica arbuscular †

[Dynamics of plants source – sink tissue relationships modulated by arbuscular mycorrhizal symbiosis]

Isaac Alejandro Salmeron-Santiago and Ana Tztzqui Chávez-Bárceñas

Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Agrobiología “Presidente Juárez”, Paseo Lázaro Cárdenas 2290, Emiliano Zapata, 60170 Uruapan, Michoacán, México. E.mail: isaac.salmeron@umich.mx.

**tztzqui.chavez@umich.mx.*

**Corresponding author*

SUMMARY

Background. Biomass biosynthesis and partitioning in plants significantly impact growth and depend on the relationship established between the plant’s photosynthetic (source) tissues and heterotrophic (sink) tissues. Several factors influence the source-sink relationship, including the establishment of interactions with soil microorganisms, such as arbuscular mycorrhizal fungi (AMF). During the interaction with AMF, a bidirectional flow of nutrients is established, whereby AMF receive carbon (C) from the plant in exchange for mineral nutrients, thereby altering the plant’s source-sink relationship and influencing plant growth. **Objective.** To analyse the mechanism that regulate and influence C partitioning in plants colonized by HMA as well as to expose the current theories that explain how the change of C partitioning in plants influenced by arbuscular mycorrhizal symbiosis alters plant growth. **Methodology.** Through a literature review, we explored the physiology of growth and C partitioning and allocation in plants, as well as studies concerning the growth responses exhibited by plants in relation to mycorrhizal symbiosis. **Results.** Colonization by AMF causes profound modifications in carbohydrate anabolism and catabolism, altering the source-sink relationship and potentially eliciting positive growth responses in plants. However, the alteration of the source-sink relationship can also be negative or neutral, indicating that AMF interaction may limit plant growth under certain conditions. **Implications.** Understanding the conditions and molecular mechanisms that favour the manifestation of positive mycorrhizal growth responses in plants will facilitate the agricultural management of this important association. **Conclusion.** Mycorrhizal growth response is determined by the alterations that AMF root colonization causes in C partitioning, allocation, and metabolism, which play a pivotal role in regulating plant growth.

Key words: Primary metabolism; arbuscular mycorrhiza; arbuscule; biomass.

RESUMEN

Antecedentes. La síntesis de biomasa y su distribución en las plantas impacta significativamente su crecimiento y depende de la relación que se establece entre tejidos fotosintéticos (tejidos fuente) y tejidos de metabolismo heterotrófico (tejidos sumidero). Existen factores externos que influyen sobre la relación fuente-sumidero, como el establecimiento de interacciones con microorganismos del suelo como los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Durante la interacción con los HMA se establece un flujo bidireccional de nutrientes en el que los hongos reciben carbono (C) de las plantas a cambio de nutrientes minerales, con lo que alteran la relación fuente-sumidero y de esta manera influyen sobre el crecimiento de las plantas. **Objetivo.** Analizar los mecanismos que regulan e influyen en la distribución de C en plantas colonizadas por HMA, así como exponer las teorías actuales que explican cómo la modificación de la distribución de C en plantas influenciada por la simbiosis micorrízica arbuscular altera el crecimiento de las plantas. **Metodología.** A través de una revisión bibliográfica se exploraron antecedentes importantes sobre la fisiología del crecimiento y la movilización de C en las plantas, así como documentos sobresalientes sobre la respuesta del crecimiento de las plantas a la simbiosis micorrízica y su relación con el metabolismo del C. **Resultados.** La colonización por HMA provoca profundas modificaciones en el anabolismo y catabolismo de carbohidratos, alterando la relación fuente-sumidero, lo que puede generar respuestas positivas de crecimiento en las plantas. Sin embargo, la alteración de la relación fuente-sumidero puede ser negativa o neutral, lo que indica que la interacción con

† Submitted September 2, 2025 – Accepted March 5, 2026. <http://doi.org/10.56369/tsaes.6574>



Copyright © the authors. Work licensed under a CC-BY 4.0 License. <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

ISSN: 1870-0462.

ORCID = I.A. Salmeron-Santiago: <https://orcid.org/0000-0003-3732-6736>; A.T. Chávez-Bárceñas: <https://orcid.org/0000-0003-1416-3743>

HMA puede limitar el crecimiento vegetal en ciertas condiciones. **Implicaciones.** Comprender las condiciones y los mecanismos moleculares que favorecen la manifestación de respuestas positivas de crecimiento a la asociación micorrízica de las plantas facilitará la uso en la agricultura de esta importante asociación. **Conclusiones.** La respuesta del crecimiento a la asociación micorrízica está determinada por las alteraciones que la colonización de raíces por HMA provoca en la distribución y metabolismo del C, lo que juega un papel importante en la regulación del crecimiento de la planta.

Palabras clave: Metabolismo primario; micorriza arbuscular; arbusculo; biomasa.

INTRODUCCIÓN

Las plantas son organismos de metabolismo autotrófico que obtienen el carbono (C) necesario para su crecimiento y desarrollo a partir del dióxido de carbono (CO_2) disponible en la atmósfera, mediante el proceso de fotosíntesis. Durante este proceso, el CO_2 se incorpora a moléculas orgánicas que posteriormente se utilizan para la síntesis de carbohidratos de almacenamiento energético y de transporte de C a tejidos de metabolismo heterotrófico. El almidón, uno de los principales productos derivados de este proceso de fijación de C, es un polímero de α -D-glucosa sintetizado en el interior de los cloroplastos, cuya función es el almacenamiento de energía y C (Khatami, Barber y de Haan, 2021).

Las moléculas orgánicas generadas durante la fotosíntesis también son exportadas desde el cloroplasto al citoplasma, donde ocurre la síntesis de sacarosa (Bilska-Kos *et al.*, 2020). La sacarosa está formada por α -D-glucosa y β -D-fructosa. Una de las funciones destacadas de este disacárido es la de transporte de C desde los órganos fotosintéticos -principalmente las hojas, denominadas tejidos fuente- hacia los órganos de metabolismo heterotrófico, como

raíces, estructuras reproductivas y tejidos en estados tempranos de desarrollo, denominados tejidos sumidero (Hennion *et al.*, 2019; Rodrigues *et al.*, 2019).

Esta dinámica establece la relación fuente-sumidero, mantenida por el flujo de C entre ambos tejidos. Dicha relación está determinada por las capacidades metabólicas de los tejidos fuente y sumidero. La habilidad de los tejidos fotosintéticos de incorporar CO_2 , sintetizar moléculas orgánicas y transportarlas a otros órganos se conoce como fuerza del tejido fuente (Tsai *et al.*, 1997; Rodrigues *et al.*, 2019). Por su parte, la capacidad de los órganos sumidero de importar C, influenciada en gran medida por su actividad catabólica sobre la sacarosa, se denomina fuerza del tejido sumidero (Farrar, 1993; Rodrigues *et al.*, 2019). Esta relación no solo determina el flujo de C en la planta, sino que también sustenta su crecimiento (Rodrigues *et al.*, 2019). La incorporación de CO_2 en los tejidos fuente mediante la fotosíntesis y el posterior transporte y metabolismo de los carbohidratos en los tejidos heterotróficos, constituyen la base para la producción de biomasa vegetal (Foyer y Paul, 2001) (Figura 1).

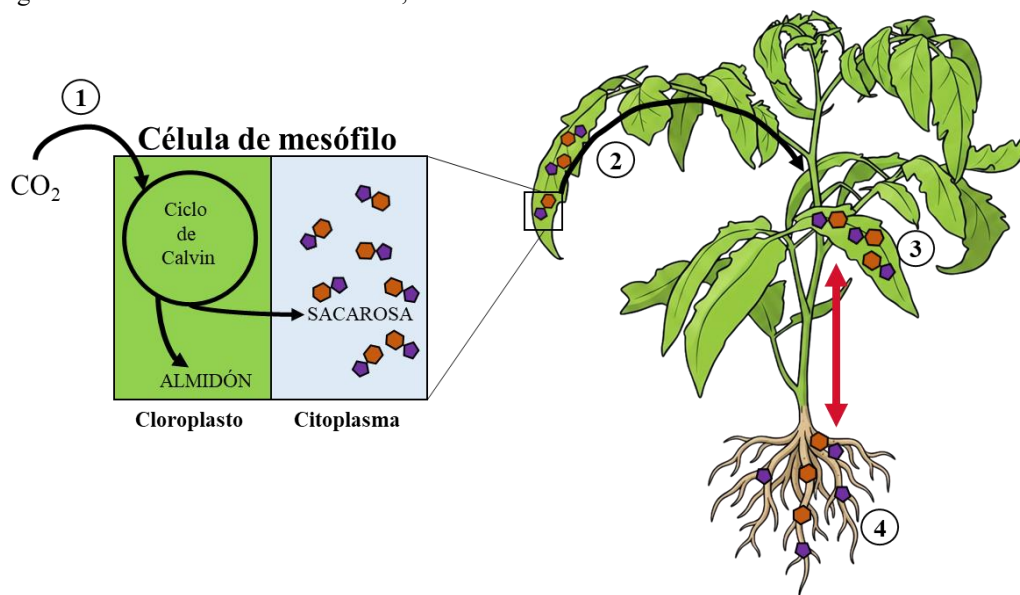


Figura 1. Incorporación y distribución de C en las plantas para la síntesis de biomasa. Fijación del CO_2 en los tejidos fuente y biosíntesis de carbohidratos de transporte (1). Distribución del C en forma de sacarosa desde los tejidos fuente hacia los órganos de las plantas (2). El flujo de C entre tejidos fuente y sumidero que es definido como la relación fuente-sumidero (doble flecha roja), se mantiene y regula gracias a la síntesis de sacarosa en tejidos fuente (3) y su catabolismo en tejidos sumidero (4).

El crecimiento vegetal, entendido como la acumulación de biomasa, resulta del balance entre el ingreso total de C mediante la fotosíntesis y las pérdidas de este elemento asociadas a procesos como la respiración, la exudación de moléculas orgánicas por las raíces y la herbivoría, entre otros (Hilty *et al.*, 2021). Sin embargo, este crecimiento es dinámico y está sujeto a múltiples factores. El ciclo ontogénico, que implica la formación continua de nuevos órganos, así como factores ambientales como la luz, la disponibilidad de CO₂, la disponibilidad de nutrientes y el establecimiento de interacciones con otros organismos, afectan las capacidades anabólicas y catabólicas de los tejidos fuente y sumidero, impactando significativamente el crecimiento de las plantas (Poorter y Nagel, 2000; Kaschuk *et al.*, 2009; Lemoine *et al.*, 2013).

Entre las interacciones que las plantas pueden establecer con microorganismos del suelo, destaca la simbiosis con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Los HMA (Glomeromycota) forman interacciones mutualistas conocidas como micorrizas arbusculares y se estima que estas interacciones pueden establecerse con las raíces de aproximadamente el 80% de las especies vegetales (Smith y Read, 2008). Esta asociación implica un intercambio de nutrientes entre ambos simbiosis: el HMA adquiere nutrientes del suelo y los transporta al interior de las células corticales de la raíz que es en donde se conforma la principal estructura de intercambio de nutrientes denominada arbusculo (Roth y Paszkowski, 2017; Wipf *et al.*, 2019; Genre *et al.*, 2020).

Los HMA son simbiosis obligados, incapaces de completar su ciclo de vida en ausencia de un hospedero vivo, y dependen de una fuente de C en forma de carbohidratos y lípidos proporcionados por la planta (Jiang *et al.*, 2017; Luginbuehl *et al.*, 2017; Wipf *et al.*, 2019; Salmeron-Santiago *et al.*, 2022). De esta manera, al establecerse en un sistema radical, los HMA no solo favorecen el estado nutricional de la planta, sino también incrementan la fuerza sumidero de las raíces al imponerse como una demanda adicional de C (Salmeron-Santiago *et al.*, 2023). Además, existe evidencia de que su presencia puede aumentar la capacidad fotosintética de la planta y promover la ampliación del área foliar, incrementando la fuerza de los tejidos fuente (Gavito *et al.*, 2019; Salmeron-Santiago *et al.*, 2023).

De esta manera, los HMA pueden modificar la relación fuente-sumidero y favorecer el crecimiento vegetal. No obstante, se ha reportado que, bajo ciertas condiciones en las que dicha relación se encuentra alterada (como en ausencia de luz o en sustratos con deficiencia de nutrientes) las plantas inoculadas con

HMA no presentan incrementos significativos en su crecimiento, e incluso pueden experimentar inhibición. Este efecto adverso de la simbiosis sobre el desarrollo vegetal también se ha observado cuando la colonización de las raíces por parte del HMA es particularmente abundante (Graham y Abbott, 2000; Smith *et al.*, 2011; Tran, Watts-Williams y Cavagnaro, 2019; Salmeron-Santiago *et al.*, 2023).

Esta revisión tiene como objetivo, analizar los elementos genéticos y los mecanismos moleculares implicados en el flujo del carbono en plantas, los factores que influyen sobre dicho flujo entre los dos simbiosis y exponer las teorías más recientes que pretenden explicar los mecanismos de transporte de C de la planta al HMA y cómo esta dinámica afecta el crecimiento vegetal. La promoción del crecimiento inducida por los HMA ha despertado especial interés en el desarrollo de técnicas de agronomía sustentable, por lo que comprender los mecanismos que regulan el flujo de C en esta simbiosis es crucial para optimizar su aprovechamiento.

METODOLOGÍA

Para la recopilación de estudios relacionados con la influencia de la simbiosis micorrizica arbuscular en el metabolismo del C en plantas, se utilizaron los motores de búsqueda Google Académico (<https://scholar.google.es/>) y PubMed de NCBI (National Center for Biotechnology Information; <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>). Para abarcar distintos aspectos del fenómeno estudiado, se emplearon en la búsqueda palabras clave en inglés como “arbuscular mycorrhizal fungi”, “source and sink strength”, “plant carbon metabolism”, “sucrose biosynthesis in plants”, “sucrose catabolism in plants”, “sucrose transport in plants”, “sugar metabolism and mycorrhiza”, “sucrose catabolism and mycorrhiza”, “lipid and mycorrhiza”, “sugar transporters and mycorrhiza”, “mycorrhizal sink strength”, “periarbuscular space”, “plant and mycorrhiza signaling”, “carbon economy and mycorrhiza”, “surplus carbon and mycorrhiza”.

Los documentos seleccionados para su inclusión en este manuscrito fueron clasificados en cuatro grupos temáticos que se enumeran a continuación: (1) estudios que presentan aspectos clave del metabolismo del C en plantas; (2) investigaciones que abordan el establecimiento de la asociación micorrizica arbuscular; (3) trabajos que explican los mecanismos moleculares y los elementos genéticos responsables de la transferencia de C de la planta al HMA; y (4) publicaciones que exponen teorías relevantes sobre la transferencia de C para el mantenimiento de la simbiosis y su impacto sobre el crecimiento vegetal.

Síntesis, transporte y distribución de sacarosa en plantas

Las plantas adquieren la mayor parte de su biomasa mediante a la incorporación de CO₂ a través de la fotosíntesis, proceso que ocurre en los tejidos fuente, principalmente en las células del mesófilo. Durante la fotosíntesis, el CO₂ es incorporado a moléculas orgánicas mediante la reacción catalizada por la ribulosa-1-5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO; EC 4.1.1.39) (Glanz-Idan y Wolf, 2020). Los productos de la reacción de RuBisCO son los precursores de las triosas-fosfato en el Ciclo de Calvin, las cuales se canalizan hacia la síntesis de carbohidratos más complejos, principalmente almidón y sacarosa (Figura 1).

La distribución de las triosas-fosfato hacia la síntesis de almidón y de sacarosa está altamente regulada por el fosfato inorgánico (Pi), que es un inhibidor de las enzimas involucradas en ambos procesos, pero también por la coordinación con las reacciones dependientes de luz de la fotosíntesis que utilizan Pi para sintetizar trifosfato de adenosina (ATP) (Preiss, 1984; Lu *et al.*, 2012). El almidón se sintetiza y almacena transitoriamente en los órganos fotosintéticos durante las horas de luz (Dong y Beckles, 2019; Tetlow y Bertoft, 2020).

Gracias a la actividad del translocador de triosas fosfato (TPT), ubicado en la membrana interna del cloroplasto, las triosas-fosfato se exportan al citoplasma, donde se utilizan para la síntesis de sacarosa (Flügge *et al.*, 1989). En el citoplasma, las triosas-fosfato son usadas como sustrato por la fructosa-1,6-bisfosfato aldolasa (EC 4.1.2.13) para la síntesis de fructosa-1,6-bisfosfato (Fru-1,6-BP) (Lu *et al.*, 2012), que a su vez es desfosforilada por la fructosa bisfosfatasa (EC 3.1.3.11) para generar fructosa-6-fosfato (Fru-6-P). Esta es isomerizada a glucosa-6-fosfato y después a glucosa-1-fosfato (Glc-1-P) por la acción de las enzimas fosfoglucoisomerasa (EC 5.3.1.9) y fosfoglucomutasa (EC 5.4.2.2), respectivamente.

La Glc-1-P es transferida a una molécula de uridin trifosfato (UTP) para generar uridin difosfo glucosa (UDP-Glc) por la UDP-Glc pirofosforilasa (EC 2.7.7.9), liberando Pi. Finalmente, la sacarosa se sintetiza por la acción coordinada de la sacarosa fosfato sintasa (SPS; EC 2.4.1.14), que utiliza Fru-6-P y a UDP-Glc para sintetizar sacarosa-6-fosfato (Suc-6-P), y de la sacarosa-fosfato fosfatasa (EC 3.1.3.24), que remueve el grupo fosfato en forma de Pi (Maloney *et al.*, 2015). Este Pi es utilizado por la TPT para el transporte tipo “antiport” de triosas-fosfato del interior del cloroplasto al citoplasma. La reacción catalizada por la SPS constituye un punto de control en

el flujo de C fotosintético hacia los tejidos sumidero, regulando así la fuerza del tejido fuente (Ruffy y Huber, 1983; Lunn y ap Rees, 1990; Micallef *et al.*, 1995; Chávez-Bárceñas *et al.*, 2000; Chen, Hajirezaei y Börnke, 2005).

El transporte de sacarosa desde los tejidos fuente hasta los tejidos sumidero involucra la acción de diversas proteínas transportadoras. Entre ellas destacan las proteínas transportadoras del tipo SWEET (Sugar Will Eventually be Exported Transporters), codificadas por una familia multigénica compuesta por distintos clados que difieren en su secuencia y afinidad para transportar glucosa, fructosa o sacarosa (Chen *et al.*, 2012; Feng *et al.*, 2015). Los transportadores SWEET con afinidad a sacarosa son responsables de exportarla desde las células del mesófilo hacia el espacio apoplástico adyacente al complejo formado por las células acompañantes y los elementos cribosos que del floema (Chen *et al.*, 2012; Chen, 2014).

Una vez en el apoplasto, la sacarosa es importada por proteínas del tipo SUT (Sucrose Transporters), localizadas en la membrana en las células acompañantes y los elementos cribosos. En *Arabidopsis thaliana*, se ha observado que algunos miembros de la familia SWEET también funcionan como importadores de sacarosa al floema (Chen *et al.*, 2012).

Dentro del floema, la sacarosa se moviliza mediante flujo de masas, a favor de un gradiente de concentración hasta alcanzar los tejidos sumidero. En estos tejidos, la sacarosa puede ser catabolizada por diversas enzimas con localización subcelular específica, o bien puede ser almacenada transitoriamente en el tonoplasto (Koch, 2004). La reducción de la concentración de la sacarosa por catabolismo y/o almacenamiento contribuye a mantener el gradiente de concentración, asegurando el suministro continuo de sacarosa hacia los tejidos sumidero (Figura 1).

El catabolismo de sacarosa está regulado por dos clases de enzimas, ambas se codifican por genes que se encuentran distribuidos en familias multigénicas. La sacarosa sintasa (SucSy; EC 2.4.1.13), perteneciente a las glicosil transferasas, es codificada por una familia de cinco a ocho genes en la mayoría de las angiospermas, aunque en especies como *Glycine max* presenta hasta 14 copias, en *Amborella trichopoda* y *Pisum sativum* posee dos y tres copias, respectivamente (Xu *et al.*, 2019). La SucSy se localiza en el citoplasma y cataliza la reacción de formación de UDP-glucosa y fructosa a partir de sacarosa y UTP. Estos productos son requeridos para la síntesis de celulosa y para generar los precursores de la síntesis de almidón y de ácidos grasos en los plastidios, por lo que

juega un papel clave en la regulación de la fuerza sumidero en los tejidos heterótrofos (Bihmidine *et al.*, 2013; Ma, Yin y Ye, 2017; Stein y Granot, 2019).

Otra clase de enzimas relevantes en la regulación de la fuerza sumidero de los tejidos heterótrofos son las invertasas (EC 3.2.1.26), codificadas por una familia multigénica más expandida que la de SucSy. Por ejemplo, *Populus trichocarpa* y *G. max* poseen 45 y 58 genes que codifican invertasas, respectivamente (Chen *et al.*, 2015). Estas enzimas se agrupan en dos tipos, las invertasas ácidas, que se localizan en la vacuola o en la pared celular (invertasas apoplásticas); y las invertasas neutras/alcalinas, presentes en el citoplasma (Chen *et al.*, 2015). Las invertasas catalizan la hidrólisis de sacarosa en glucosa y fructosa, con lo que aportan carbohidratos esenciales para el crecimiento y desarrollo de órganos consumidores (Chen *et al.*, 2015).

Además, se ha descrito que las invertasas contribuyen al mantenimiento del flujo de sacarosa en los nectarios de *A. thaliana* (Lin *et al.*, 2014). Estas enzimas actúan como sensores importantes de respuestas a estímulos bióticos y abióticos, ya que su expresión y actividad se modifica ante la presencia de patógenos, microorganismos mutualistas como los HMA, cambios de temperatura, heridas mecánicas, herbivoría y estrés hídrico (Schaarschmidt, Roitsch y Hause, 2006; Proels y Roitsch, 2009; Chen *et al.*, 2015; Siddappaji *et al.*, 2015).

Establecimiento de la simbiosis con HMA y formación de la interfase de intercambio de nutrientes

La interacción mutualista entre plantas y HMA inicia a partir de un propágulo, típicamente una espora de origen asexual que constituye la estructura de reproducción de estos hongos (Kokkoris y Hart, 2019). Desde la espora emergen las hifas germinativas, cuyo crecimiento inicial depende de las reservas de la espora. Posteriormente, estas hifas deben reconocer señales emitidas por las raíces de una planta, lo que les permite dirigir su crecimiento hacia ellas y promover su ramificación.

Las señales vegetales responsables de mediar el contacto entre la raíz y las hifas de HMA son las estrigolactonas, moléculas con una función dual. Las estrigolactonas se clasifican como hormonas vegetales que regulan diferentes aspectos del crecimiento y desarrollo de las plantas (Kodama *et al.*, 2022), pero también son señales que emiten las raíces hacia la rizósfera con efectos conocidos en la activación del metabolismo de esporas de HMA y de semillas de los

géneros *Strigia*, *Orobancha* y *Phelipanche* (Kodama *et al.*, 2022). Antes de su caracterización molecular, las estrigolactonas se conocían como factores de ramificación por su efecto sobre el desarrollo de las hifas de los HMA (Besserer *et al.*, 2006) (Figura 2A).

En respuesta a las estrigolactonas, el hongo emite una señal preparatoria para su penetración en el tejido radical, inicialmente denominado factor Myc. La molécula descrita inicialmente como factor Myc fue posteriormente identificada como un lipo-quitooligosacárido compuesto de cuatro o cinco residuos de glucosamina, con ácido palmítico y oleico como las principales sustituciones en el extremo N-acil (Maillet *et al.*, 2011) (Figura 2A).

Estudios recientes han revelado que el establecimiento de la simbiosis micorrízica también requiere la participación de una molécula similar a karrikina, cuya naturaleza aún no ha sido determinada. Esta molécula actúa en conjunto con un receptor de karrikina en arroz, facilitando el contacto entre el HMA y la raíz (Gutjahr *et al.*, 2015; Fiorilli *et al.*, 2024). Similar a las estrigolactonas, las karrikinas son compuestos butenólicos, que se producen durante la combustión de los vegetales y se consideran importantes en los procesos de recuperación de comunidades vegetales después de incendios (Deng *et al.*, 2025). Sus efectos se han observado en la promoción de la germinación de semillas y la fotomorfogénesis mediante mecanismos aun no completamente descritos (Park, Park and Park, 2023; Deng *et al.*, 2025).

Una vez establecida la interacción, el HMA desarrolla una extensa red de hifas desde las raíces hacia el suelo, formando el micelio extraradical. Esta estructura está especializada en la adquisición de nutrientes minerales a partir de diferentes fuentes elementales, los cuales son acarreados hacia el interior de las raíces (Andrino *et al.*, 2021). Paralelamente, el hongo coloniza el interior de las raíces, especialmente el tejido cortical, donde se extiende por espacios inter e intracelulares (Bago *et al.*, 2004) (Figura 2 A y B).

El crecimiento intracelular de los HMA ocurre en las células del córtex, en donde forman una estructura de intercambio de nutrientes altamente especializada: el arbusculo, que se forma por la ramificación dicotómica de sus hifas dentro de las células del córtex interno (Zhang, Blaylock and Harrison, 2010; Cargill *et al.*, 2025). El arbusculo está rodeado por la membrana plasmática de la célula hospedera, denominada membrana periarbuscular, de tal manera que el arbusculo se desarrolla sin comprometer la viabilidad de la célula que coloniza (Ivanov *et al.*, 2019) (Figura 2 C).

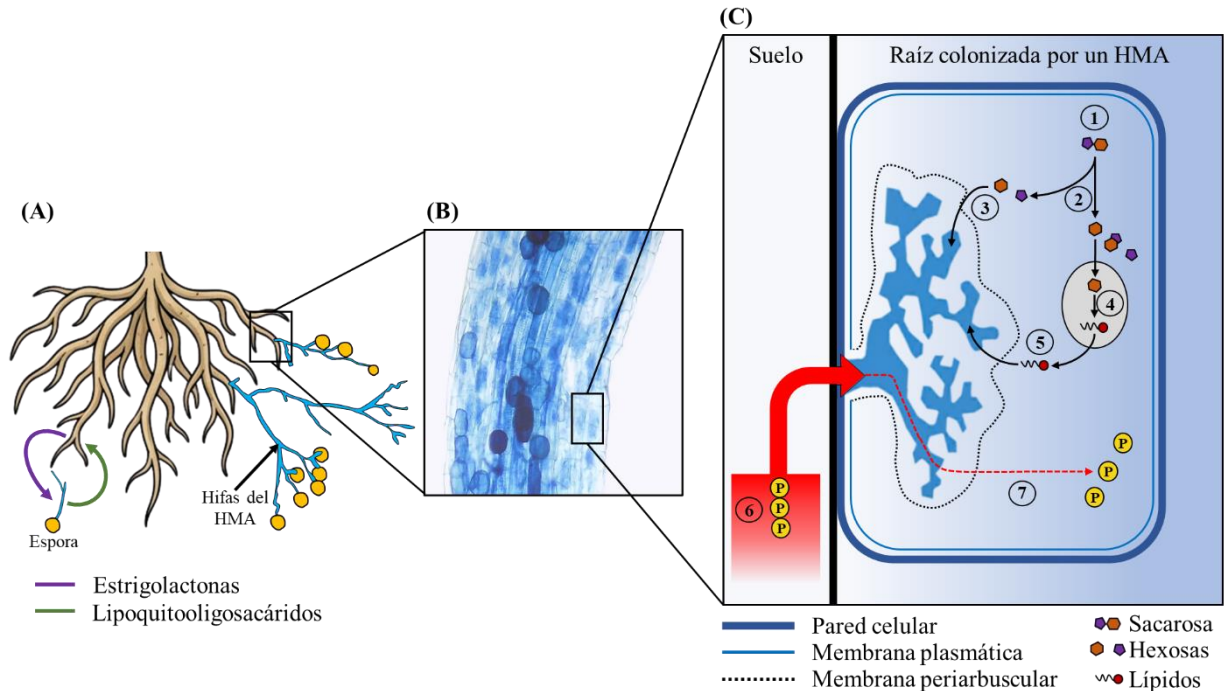


Figura 2. Establecimiento y mantenimiento de la asociación micorrízica arbuscular. (A) Previo al establecimiento de la simbiosis, las raíces liberan al suelo señales químicas (flecha morada), las cuales son detectadas por los HMA. En respuesta, los HMA emiten una señal a las raíces (flecha verde), que favorece el inicio de la colonización. En raíces colonizadas, el HMA desarrolla hifas que se extienden hacia el suelo (A). (B) Las hifas del HMA también crecen en el interior de las raíces. (C) En el interior de las células corticales se conforman los arbusculos y se establece el flujo bidireccional de nutrientes entre los simbioses. El flujo de C de la célula hospedera al arbusculo puede ocurrir por 2 vías, la sacarosa que ingresa a la célula colonizada (1) puede ser catabolizada a hexosas (2) que se transportan hacia el arbusculo (3); pero a partir de los productos del catabolismo de la sacarosa incorporada también puede ocurrir la síntesis de lípidos en los plastidios (4) y su posterior transporte hacia el HMA (5). Los polifosfatos (P) adquiridos por el micelio externo a la raíz (6) pueden ser transportados del arbusculo hacia la célula cortical (7).

Durante la formación de un arbusculo, ambos simbioses quedan separados por un espacio apoplástico denominado espacio periarbuscular (Rich, Schorderet y Reinhardt, 2014). En este espacio, los nutrientes son descargados por cada simbiote y posteriormente son adquiridos de manera selectiva mediante transportadores específicos localizados tanto en la membrana periarbuscular como en la membrana del arbusculo (Rich, Schorderet y Reinhardt, 2014).

El espacio periarbuscular, caracterizado por un ambiente ácido y con componentes que conforman una pared celular desorganizada, también presenta actividad enzimática asociada a la transferencia de nutrientes entre los dos simbioses (Liu *et al.*, 2020). En la membrana periarbuscular se han descrito diferentes mecanismos moleculares que regulan el establecimiento y mantenimiento del flujo bidireccional de nutrientes (Rich, Schorderet y Reinhardt, 2014). Por ejemplo, se han descrito transportadores de macronutrientes y micronutrientes que permiten la importación de nutrientes, trasladados por el hongo, del espacio periarbuscular al interior de

las células corticales colonizadas (Ruytinx *et al.*, 2020; Rui, Mao y Li, 2022).

Asimismo, para mantener el metabolismo heterotrófico del HMA, se han identificado transportadores de hexosas, sacarosa y lípidos en la membrana periarbuscular, los cuales regulan el flujo de C desde la planta hacia el hongo (Harrison, 1996; Zhang, Blaylock y Harrison, 2010; Gutjahr *et al.*, 2012; Bitterlich *et al.*, 2014; Manck-Götzenberger y Requena, 2016; Wipf *et al.*, 2019; Salmeron-Santiago *et al.*, 2022) (Figura 2C).

Transporte y metabolismo de azúcares en raíces colonizadas por HMA: alteraciones en la fuerza de los tejidos fuente y sumidero por la micorriza

El flujo de C desde la planta hacia los HMA ha sido objeto de múltiples estudios. El primer mecanismo molecular descrito en este proceso se le atribuyó al gen *Mst1* que codifica un transportador de glucosa y fructosa de *Medicago truncatula*, cuya expresión se localizó por hibridación *in situ* en células que

contenían arbuscúlos (Harrison, 1996). Éste transportador se propuso como un elemento que influye en la acumulación de hexosas en las células colonizadas por arbuscúlos, regulando su transferencia al espacio periarbuscular en respuesta a una señal fúngica que incrementa la fuerza sumidero de dichas células (Harrison, 1996).

Posteriormente, se caracterizó el gen *MST2* del hongo *Rhizophagus irregularis*, que codifica al transportador RiMST2. Este transportador permite la adquisición de hexosas por parte del hongo en arbuscúlos. También, se observó que, en las condiciones de cultivo evaluadas, los HMA también tomaban hexosas del micelio externo mediante un mecanismo en donde intervenía la inducción de la expresión de *MST2* por xilosa; esto incrementó la complejidad del proceso de adquisición de C por parte del HMA en donde se considera que éste es incapaz de adquirir C del micelio externo. La expresión de *MST2* se inhibe conforme aumenta la disponibilidad de fósforo (P), lo cual también sugirió que la disponibilidad y el intercambio de P del HMA a la planta es fundamental en la regulación de la cantidad de C destinada al hongo (Helber *et al.*, 2011).

El P es uno de los elementos más estudiados en la interacción HMA-plantas debido a su influencia en el establecimiento de la interacción simbiótica (Figura 2C). Se ha determinado que existe un umbral de concentración de P que, al ser superado, inhibe el desarrollo de la interacción micorrízica. Por ejemplo, mediante la cuantificación del lípido marcador 16:1 ω 5 (indicador de biomasa de HMA), se ha determinado que en tomate (*Solanum lycopersicum*), una concentración de 1.3 mM de NaH₂PO₄ es capaz de inhibir casi por completo a la asociación micorrízica con el HMA *R. irregularis* (Salmeron-Santiago *et al.*, 2023). En *M. truncatula*, una concentración de 3.75 mM de Pi prácticamente inhibe la colonización por *R. irregularis* (Balzergue *et al.*, 2013). Estos resultados sugieren que el umbral inhibitorio de P varía dependiendo de los simbiontes involucrados en la interacción.

Estudios recientes han descrito que la sensibilidad de las plantas al establecimiento de la micorriza arbuscular está vinculada directamente con la expresión del factor de transcripción PHOSPHATE STARVATION RESPONSE 2 (PHR2), que activa genes relacionados con el establecimiento y el mantenimiento de la simbiosis en condiciones de P limitantes (Das *et al.*, 2022; Liao *et al.*, 2022). Sin embargo, aún no se ha esclarecido la relación que tiene la adquisición de P mediada por la simbiosis micorrízica con la regulación de la fuerza de los tejidos sumidero y fuente, ni cómo influye en el intercambio de C para mantener al HMA.

Los cambios en la relación fuente-sumidero en presencia de la simbiosis micorrízica también se han estudiado enfocándose en el análisis de las enzimas relacionadas con el catabolismo de sacarosa. En *Trifolium repens*, raíces colonizadas por HMA mostraron incrementos de la actividad de invertasa alcalina/neutra, invertasa ácida y SucSy, correlacionados con mayores niveles de sacarosa, glucosa y fructosa en las raíces (Wright, Read y Scholes, 1998). Estos resultados indicaron que ambas enzimas contribuyen al incremento de la fuerza sumidero en raíces micorrizadas.

En *G. max* colonizada por *Funneliformis mosseae*, se observó un aumento en la actividad de invertasa alcalina, sin cambios en la actividad de invertasa apoplástica. La actividad de SucSy incrementó hasta 35 días después de la inoculación (Schubert, Allara y Morte, 2003). Aunque estos resultados refuerzan el papel de SucSy e invertasas en la fuerza sumidero de raíces colonizadas por HMA, los contrastes en las respuestas observadas en las asociaciones evidenciaron la complejidad de identificar los genes responsables de la regulación de la fuerza sumidero de las raíces durante la simbiosis.

Estudios detallados en *M. truncatula* revelaron que, de los cinco genes conocidos que codifican las isoformas de SucSy, solo *MtSusS1* incrementa su expresión en raíces colonizadas por un HMA o por bacterias formadoras de nódulos (Hohnjec *et al.*, 2003). El análisis de la actividad del promotor de *MtSusS1* reveló expresión en células corticales colonizadas por arbuscúlos y en células adyacentes no colonizadas, lo que indica que la fuerza sumidero se induce más allá de las células colonizadas.

Se propuso que *MtSusS1* actúa en coordinación con el transportador *Mtst1*, donde este último importaría hexosas hacia las células corticales no colonizadas, regulando el aporte de C al HMA y mitigando el déficit de C que podría imponer el HMA sobre el hospedero (Hohnjec *et al.*, 2003). El incremento en la expresión de *SISUS1*, un ortólogo de *MtSusS1*, también se ha documentado en raíces de tomate colonizadas por *R. irregularis* y *F. mosseae* (García-Rodríguez, Azcón-Aguilar y Ferrol, 2007; Salmeron-Santiago *et al.*, 2023).

La relevancia funcional de *MtSusS1* para la simbiosis se confirmó mediante silenciamiento por una construcción antisentido bajo la regulación del promotor constitutivo p35S. Bajo estas condiciones se redujo la colonización intraradical por *F. mosseae* y aumentó la presencia de arbuscúlos aberrantes o senescentes (Baier *et al.*, 2010). Se concluyó que *MtSusS1* es esencial para el desarrollo del arbuscúlo y el mantenimiento de la simbiosis, y que su función no

puede ser sustituida por otras isoformas de SucSy, ni por la actividad de otras enzimas del catabolismo de sacarosa como invertasas.

Estudios similares a los realizados para describir la función de SucSy han sido empleados para describir el papel de las invertasas en la simbiosis micorrízica arbuscular. En tomate inoculado con *R. irregularis* o *F. mosseae*, se observó que únicamente el gen de la invertasa de pared (apoplástica) *SILin6* incrementa su expresión en presencia de la simbiosis (Schaarschmidt, Roitsch y Hause, 2006; García-Rodríguez, Azcón-Aguilar y Ferrol, 2007). La regulación de la transcripción de *SILin6* por *R. intraradices* en tomate fue confirmada por la detección de sus transcritos por hibridación *in situ* y por el análisis de la actividad de su promotor que se detectaron en células con arbusculos (Schaarschmidt, Roitsch y Hause, 2006).

Posteriormente, se generaron plantas transgénicas de tabaco que expresaban la invertasa apoplástica de levadura bajo el control del promotor constitutivo p35S. En estas plantas inoculadas con *R. irregularis* se observaron niveles diferenciados de actividad de invertasas en hojas (alta y moderada), mientras que en raíces la actividad fue similar a la de plantas silvestres. Las plantas con alta actividad de invertasas mostraron menor colonización micorrízica, mientras que aquellas con actividad moderada presentaron mayor colonización (Schaarschmidt *et al.*, 2007b). Este efecto se asoció con la acumulación de hexosas en las hojas y la sobreexpresión de genes de defensa en las plantas con actividad alta, fenómeno que no se observó en plantas con la actividad de invertasa moderada. Esto sugiere que la actividad de invertasas en hojas afecta la colonización micorrízica de manera independiente a la actividad en raíces, y que este efecto está relacionado con el suministro de C desde los tejidos fuente y la regulación de la respuesta de defensa (Schaarschmidt *et al.*, 2007b).

En otro estudio, se utilizó un gen quimérico de levadura al cual se le confirió localización subcelular apoplástica, bajo el control de un promotor inducible por acetaldehído en tabaco, esto provocó el aumento en la concentración de hexosas y la reducción en la de sacarosa en las raíces. En estas plantas, la acumulación de hexosas en las raíces no favoreció la colonización de *R. irregularis*. A pesar de que se tenía evidencia del incremento del catabolismo de sacarosa mediado por invertasas en raíces colonizadas y que la inhibición de la actividad de invertasas reduce la colonización micorrízica, con este trabajo se especuló que podría haber una fuente de C alterna más eficiente que las hexosas para mantener a los HMA durante la simbiosis. Por lo tanto, se concluyó que el suplemento de hexosas no puede incrementarse mediante la inducción de la actividad de invertasas apoplásticas

(Schaarschmidt *et al.*, 2007a). No obstante, actualmente se reconoce que las invertasas desempeñan un papel relevante en el desarrollo de la simbiosis, y el aumento en la expresión de *SILin6* se usa como un indicador de actividad micorrízica en raíces, principalmente en solanáceas (Manck-Götzenberger y Requena, 2016).

Además de Mtst1, otros transportadores participan en la transferencia del C de la planta al HMA. Los transportadores tipo SUT han sido ampliamente estudiados en tomate y *M. truncatula* en interacción con distintas especies de HMA. En ambas especies se encuentran tres genes ortólogos que codifican proteínas SUT, que presentan patrones de expresión similares en presencia de HMA (Boldt *et al.*, 2011; Doidy *et al.*, 2012). Este patrón sugiere que la regulación diferencial de los genes ortólogos que codifican para proteínas SUT es un mecanismo conservado en angiospermas, que regula la relación fuente-sumidero cuando el HMA incrementa la demanda de C y por ende, la fuerza sumidero de las raíces (Doidy *et al.*, 2012; Salmeron-Santiago *et al.*, 2022).

En tomate, el transportador SISUT2 es el único localizado en la membrana periarbuscular. Su silenciamiento mediante una secuencia antisentido promovió la colonización micorrízica y una red micelial externa más abundante al inocular con *F. mosseae* (Bitterlich *et al.*, 2014). Sin embargo, el incremento de la simbiosis se asoció con una reducción del peso fresco de las plantas silenciadas, mientras que las plantas control mostraron mayor crecimiento. Adicionalmente, experimentos con injertos demostraron que el efecto se presenta solo cuando *SISUT2* está silenciado en la raíz. Se concluyó que el silenciamiento de *SISUT2* incrementa la concentración de sacarosa en el espacio periarbuscular, incrementando el C disponible para el HMA y favoreciendo su desarrollo, pero genera un desbalance en la reincorporación de sacarosa, lo que ocasiona un déficit de C para la planta y reduce su crecimiento. Por ello, la actividad de SUT2 se considera clave en la regulación del desarrollo micorrízico (Bitterlich *et al.*, 2014).

La concentración de azúcares en el espacio periarbuscular también está influenciada por los transportadores tipo SWEET. En papa (*Solanum tuberosum*) colonizada por *R. irregularis*, se identificó la expresión de transportadores de sacarosa y hexosas del tipo SWEET en células con arbusculos, lo que sugiere su implicación en la transferencia de C al HMA (Manck-Götzenberger y Requena, 2016). La colonización micorrízica induce la expresión de ocho genes SWEET responsables del transporte de hexosas con distinta localización subcelular, al igual que dos

genes implicados en el transporte de sacarosa (Manck-Götzenberger y Requena, 2016). Estos resultados destacan la relevancia de las hexosas en el mantenimiento de la simbiosis y el papel de los SWEET en la regulación de azúcares en células colonizadas y el espacio periarbuscular; también sugieren que el transporte de sacarosa podría ser más selectivo durante la simbiosis.

Un fenotipo reminiscente al silenciamiento de *SISUT2* en tomate se observó en la sobreexpresión del gen *StSWEET7a* en papa y *MtSWEET1b* en *M. truncatula* (An *et al.*, 2019; Tamayo *et al.*, 2022), lo que refuerza la idea de que el control de la concentración de azúcares en el espacio periarbuscular es esencial para modular el desarrollo de la simbiosis. Además, se evidencia que la capacidad sumidero del hongo puede incrementarse al aumentar la fuerza sumidero de las raíces mediante la manipulación de la expresión de transportadores de azúcares. En contraste, el aumento de esta fuerza sumidero por inducción de invertasas apoplásticas no modifica el patrón de desarrollo de la simbiosis.

El metabolismo del C en los HMA determina su biotrofismo obligado

La adquisición de C por parte de los HMA también ha sido explorada mediante técnicas de marcaje isotópico de C y espectroscopia de resonancia magnética nuclear. Los resultados sugirieron que los HMA son capaces de adquirir hexosas, principalmente glucosa y fructosa, que posteriormente se metabolizan para la síntesis de otros carbohidratos y lípidos (Pfeffer *et al.*, 1999). Además, se observó que la síntesis de lípidos ocurre exclusivamente en el micelio interno, mientras que en esporas en germinación, se constató la incapacidad de sintetizar lípidos de reserva, a pesar de que son los que predominan sobre otras formas de almacenamiento de C, como glucógeno (Pfeffer *et al.*, 1999). Esto sugirió que la síntesis de lípidos en esta fase está restringida a la formación de lípidos de membrana (Bago *et al.*, 1999). A partir de estos hallazgos se generaron modelos de flujo de C en los que las hexosas adquiridas por el micelio intraradical se convierten a lípidos y carbohidratos complejos, como el glucógeno, que después son exportados al micelio externo (Bago *et al.*, 2003). En estos modelos, también se especuló que los triacilglicéridos sintetizados en el micelio interno podrían ser transportados al micelio externo, donde sintetizarían hexosas por gluconeogénesis destinadas a la biosíntesis de glucógeno, quitina o trehalosa (Bago *et al.*, 2003). Estos resultados revelaron dos aspectos clave del metabolismo del C en los HMA, su incapacidad de conducir la síntesis de lípidos en el micelio externo durante la fase simbiótica y en esporas germinativas durante la fase asimbiótica. Por ello, se

propuso que la síntesis *de novo* de lípidos no es completamente funcional en estos hongos (Bago y Bécard, 2002).

El avance en las técnicas moleculares permitió identificar elementos genéticos que permiten el establecimiento de la simbiosis. En mutantes de *M. truncatula* incapaces de establecer una simbiosis funcional con HMA, se identificaron dos genes de origen filogenético común, ampliamente distribuidos en plantas, pero ausentes en *A. thaliana*, especie no micorrízica (Zhang, Blaylock y Harrison, 2010). Estos genes, denominados *str* (*stunted arbuscule*) y *str2* (*stunted arbuscule 2*), pertenecen a la subfamilia ABCG de los transportadores de casete de unión a ATP (ABC) (Zhang, Blaylock y Harrison, 2010).

Las mutaciones en *str* y *str2* provocan la formación de arbusculos aberrantes (Zhang, Blaylock y Harrison, 2010). Estudios en mutantes insercionales de *str* y *str2* en arroz confirmaron este fenotipo y se determinó que ambos genes codifican proteínas que forman un heterodímero localizado en la membrana periarbuscular (Zhang, Blaylock y Harrison, 2010; Gutjahr *et al.*, 2012). Transportadores con afinidad filogenética a STR1 y STR2 han sido asociados con el transporte de iones, nutrientes, metabolitos secundarios, y péptidos de bajo peso molecular (Zhang, Blaylock y Harrison, 2010; Gutjahr *et al.*, 2012).

Inicialmente se consideró que el heterodímero STR1/STR2 podría participar en la transferencia de sustancias que permitieran la interacción entre los simbiontes como estrigolactonas o en la síntesis de la membrana periarbuscular (Zhang, Blaylock y Harrison, 2010; Gutjahr *et al.*, 2012). Sin embargo, se demostró que su función no está relacionada con la emisión de señales para el establecimiento de la simbiosis, ya que las plantas mutantes son capaces de establecer simbiosis micorrízica, aunque con estructuras aberrantes (Gutjahr *et al.*, 2012).

Con la secuenciación de genomas completos por métodos de secuenciación de nueva generación, se descubrió que *R. irregularis* carece de genes que codifican la enzima ácido graso sintasa citosólica tipo I (Fatty Acid Synthase I (FAS I); EC 2.3.1.85), complejo enzimático responsable de la síntesis de lípidos *de novo* de los ácidos grasos C16:0 y C18:0 en eucariotas (Wewer, Brands y Dörmann, 2014). Este hallazgo reforzó la hipótesis de que los lípidos son elementos clave en el biotrofismo obligado de los HMA.

Mediante la trazabilidad de sustratos marcados con C¹³ en un sistema de cultivo dual con raíces transformadas de zanahoria, se demostró que las plantas brindan

lípidos al hongo para mantener la simbiosis (Jiang *et al.*, 2017) (Figura 2C). También, al caracterizar fenotipos de simbiosis aberrantes en mutantes de *M. truncatula* se identificó el gen *ram2* (*REQUIRED FOR ARBUSCULAR MYCORRHIZATION 2*), cuya función está implicada en la síntesis de 2-monoacilglicerol y está coordinada con el heterodímero STR1/STR2 para completar la transferencia de lípidos al HMA (Jiang *et al.*, 2017; Luginbuehl *et al.*, 2017).

La expresión de RAM2 es activada por el factor de transcripción RAM1 (*REQUIRED FOR ARBUSCULAR MYCORRHIZATION 1*) junto con genes relacionados con el metabolismo y transporte de lípidos y carbohidratos. Por ello, RAM1 se considera un regulador maestro de la síntesis y transferencia de lípidos para el desarrollo y mantenimiento de la simbiosis con HMA (Luginbuehl *et al.*, 2017).

El análisis genómico de especies filogenéticamente distantes dentro del grupo Glomeromycota confirmó la ausencia de genes que codifican la formación del complejo mutienzimático FAS I, lo que sugiere que esta característica se conserva en los HMA (Rich *et al.*, 2017; Kameoka y Gutjahr, 2022). A partir de esta evidencia, se desarrollaron estrategias de cultivo axénico de *R. irregularis*, *R. clarus* y *Gigaspora margarita*, suplementando medios artificiales con lípidos. Bajo estas condiciones, los HMA lograron desarrollar hifas y producir esporas viables capaces de establecer simbiosis (Kameoka *et al.*, 2019; Sugiura *et al.*, 2020; Tanaka *et al.*, 2020; Kameoka y Gutjahr, 2022).

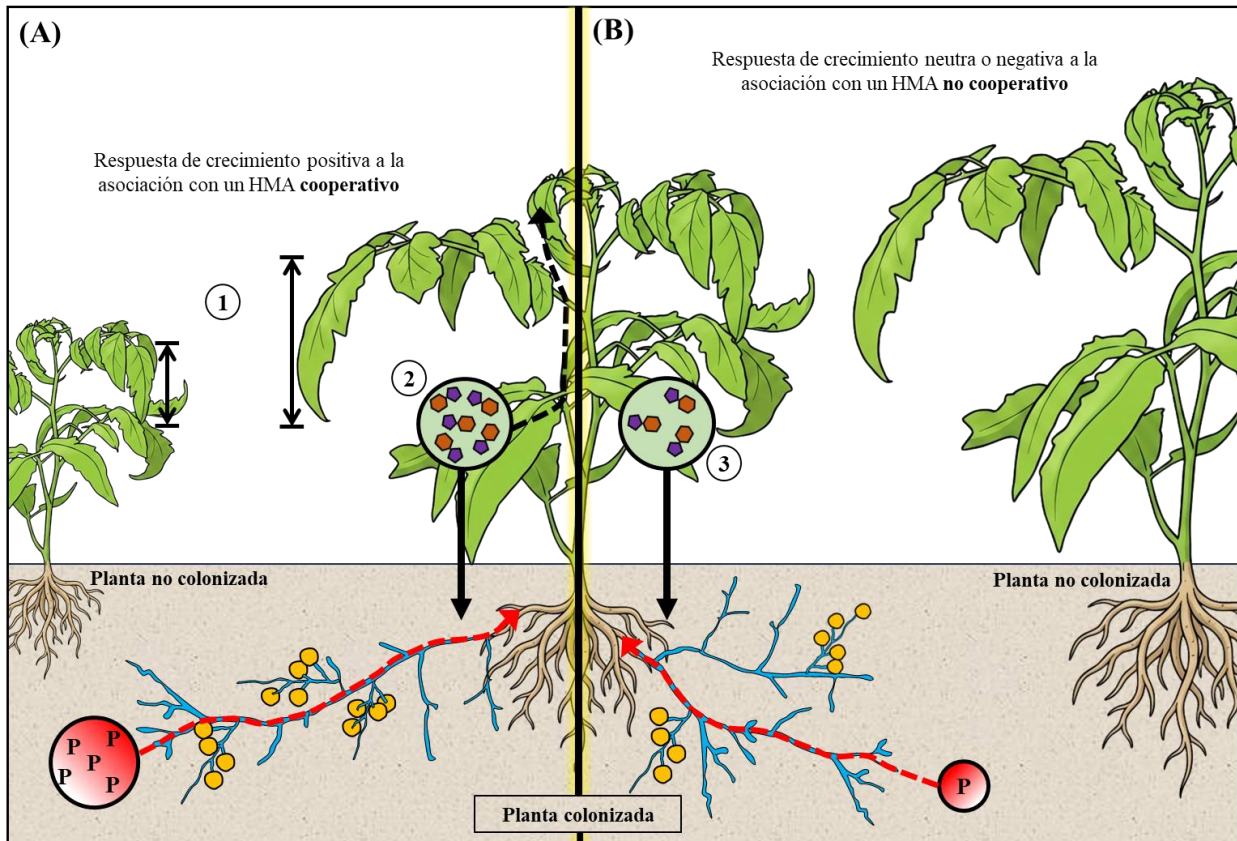
Recientemente, se observó el incremento de expresión de *SISUS1* en raíces de tomate colonizadas por *R. irregularis*, correlacionado con un mayor crecimiento de la planta, abundante colonización radical y acumulación de transcritos del transportador *SIPT4*, marcador de actividad micorrízica (Salmeron-Santiago *et al.*, 2023). Estos resultados indican que una simbiosis activa y eficiente promueve el aumento de la fuerza sumidero de las raíces mediante la regulación de la expresión de *SISUS1* (Salmeron-Santiago *et al.*, 2023). En este contexto, se sugiere que la enzima codificada por *SISUS1* cataliza el catabolismo de sacarosa, generando monosacáridos precursores de la síntesis de lípidos que son utilizados por el hospedero para sostener el desarrollo y eficiencia de la simbiosis.

La sacarosa se considera una de las fuentes de C principales para mantener a la simbiosis (Gutjahr *et al.*, 2011; Rich *et al.*, 2017), a partir de su catabolismo por la SucSy se genera UDP-Glc que es una de las fuentes principales de hexosas para la síntesis de lípidos y otras moléculas en plantas (Ma, Yin y Ye, 2017; Stein y Granot, 2019). El fenotipo aberrante de la simbiosis, observado al silenciar el ortólogo de *SISUS1* en *M. truncatula*, podría deberse a la reducción en la producción de UDP-Glc, lo que afectaría la síntesis de lípidos en el hospedero y su traslocación hacia el HMA (Baier *et al.*, 2010). En conjunto, estos resultados sustentan que el hospedero modula la fuerza sumidero de las raíces en función del beneficio percibido por la simbiosis, regulando la expresión de *SISUS1* para proporcionar hexosas y lípidos que favorecen el desarrollo intraradical del HMA (Salmeron-Santiago *et al.*, 2023).

La distribución de C entre los simbioses controla el efecto de la micorriza arbuscular sobre el crecimiento vegetal

El interés de estudiar a la simbiosis micorrízica arbuscular surgió de la descripción de los efectos positivos observados en plantas modelo, los cuales se replicaron en plantas de interés agronómico, especialmente en términos de su capacidad promotora de crecimiento y productividad (Bonfante, 2018). Este potencial ha impulsado el desarrollo de técnicas de producción más sostenibles, al reducir el uso de insumos químicos de origen sintético y contribuir en la seguridad alimentaria (Bonfante, 2018).

El beneficio de la simbiosis micorrízica sobre el hospedero vegetal ha sido evaluado bajo diversas condiciones bióticas y abióticas, y con múltiples combinaciones de especies vegetales y HMA. Estas evaluaciones han revelado que la respuesta de crecimiento de las plantas puede ser contrastante. La mejora en el crecimiento vegetal se ha descrito como el incremento de variables morfológicas y fisiológicas como aumento del área foliar, altura o masa fresca o seca en comparación con plantas no colonizadas por HMA (Figura 3A). Para cuantificar la respuesta de crecimiento a la simbiosis micorrízica, se utiliza comúnmente el valor calculado del cociente de la biomasa de una planta colonizada, dividida entre la biomasa de un testigo sin colonizar (Ma *et al.*, 2024).



Flujo de C para el mantenimiento de la simbiosis —————→
 Flujo de C para la producción de biomasa vegetal - - - - -→
 Flujo de P del HMA a la planta - - - - -→
 Sacarosa ■ ■

Figura 3. Determinación del crecimiento vegetal durante la asociación micorrízica arbuscular. Comparación del crecimiento vegetal con y sin asociación micorrízica arbuscular. (A) Asociación entre una planta y un HMA cooperativo. Un HMA cooperativo promueve el incremento de la superficie fotosintética (1) y estimula metabólicamente a la planta para incrementar su tasa fotosintética (2) para generar suficiente carbono para el mantenimiento de la simbiosis y para la biosíntesis de biomasa vegetal. En (A), los círculos rojo y verde, de igual tamaño, representan el intercambio recíproco de nutrientes entre ambos simbioses. (B) Asociación entre una planta y un HMA no cooperativo. En esta condición no se promueve el crecimiento vegetal. El HMA no ejerce una estimulación metabólica en la planta y se impone como un sumidero de carbono (3) limitando la cantidad de C destinada para la biosíntesis de biomasa vegetal. En (B) los círculos rojo y verde de distinto tamaño representa un intercambio no recíproco, en el cual una unidad de P, transportada y movilizada por el HMA, es intercambiada por más de una unidad de C proveniente de la planta.

Este indicador permite clasificar la respuesta en tres categorías (Smith *et al.*, 2011; Lü, Zou y Wu, 2018) que se describen a continuación: 1) Positiva; por incremento en las variables morfológicas o fisiológicas en las plantas colonizadas, 2) Negativa; por reducción de estas variables en comparación de las plantas no colonizadas, 3) Neutra; cuando hay ausencia de diferencias fenotípicas significativas entre plantas colonizadas y no colonizadas (Smith *et al.*, 2011; Lü, Zou y Wu, 2018).

Diversas hipótesis se han planteado para explicar el contraste entre esta variabilidad de respuestas en los simbiontes micorrízicos. Una de ellas sugiere que la respuesta vegetal está determinada por el estado de desarrollo del hospedero y la conformación de sus hojas, principales estructuras fotosintéticas. Se planteó que, en plántulas o etapas juveniles del vegetal, con producción fotosintética limitada, la demanda de C impuesto por el HMA podría generar un déficit de carbohidratos, reprimiendo el crecimiento (Janos, 2007). No obstante, esta hipótesis fue refutada al

demostrar que plántulas de tomate inoculadas con *F. mosseae* establecen una asociación mutualista, sin signos de estrés y con efectos positivos en el crecimiento vegetal (Cesaro *et al.*, 2020).

Otra hipótesis sugiere que la capacidad de crecimiento del HMA determina la respuesta del crecimiento simbiótico. Graham y Abbott (2000) evaluaron el porcentaje de colonización micorrízica por distintas especies de HMA en trigo y bajo dos regímenes de fertilización fosfórica. Con base en ello, clasificaron las especies de HMA como colonizadores agresivos (más de 50 % de colonización radical) o no agresivos (menos de 20 %). En ambas condiciones de fertilización, los HMA agresivos reducían el crecimiento de trigo, correlacionando con la disminución en el contenido de sacarosa en raíces. Derivado de estos resultados se propuso que un desarrollo excesivo del micelio intraradical puede generar una demanda de C que compromete el crecimiento de las plantas (Graham y Abbott, 2000).

En estudios posteriores con *R. irregularis*, considerado un colonizador agresivo, y tomate, bajo distintas condiciones de fertilización fosfórica mostraron que cuando la concentración de P favorece la colonización intraradical del HMA, las plantas muestran un crecimiento positivo, acompañado de una mayor expresión de *SIPT4*, marcador de actividad simbiótica (Salmeron-Santiago *et al.*, 2023). Además, aunque se observó una reducción en la concentración de azúcares solubles totales y de sus fracciones reductoras en raíces, esto no implicó un detrimento en el desarrollo vegetal, sino posiblemente la activación de la fuerza sumidero de las raíces, favorecida por la simbiosis.

El crecimiento de las hifas extraradicales del HMA también se ha considerado determinante en la respuesta del crecimiento vegetal (Sawers *et al.*, 2017). Estas estructuras son responsables de la adquisición de nutrientes del suelo, que son transferidos al hospedero a través de los arbusculos, por lo que la actividad y eficiencia en la adquisición de nutrientes impactan la fisiología del hospedero (Smith y Read, 2008).

El crecimiento de las hifas extraradicales depende en gran medida de las características genéticas de la planta hospedera (Sawers *et al.*, 2017). Esto se determinó en un estudio con 30 genotipos diferentes de maíz inoculados con *F. mosseae*, en el que sólo uno mostró respuesta de crecimiento sobresaliente, asociada a un desarrollo más abundante de hifas extraradicales. Esto sugiere que ciertos genotipos de hospedero poseen características que favorecen el desarrollo tanto intraradical, como extraradical (Sawers *et al.*, 2017). Se plantea que estas características genéticas podrían estar relacionadas con la regulación de la transferencia de C al HMA, esencial

para la síntesis de biomasa fúngica. Aunque estas características genéticas no han sido caracterizadas, representan un objetivo estratégico para programas de mejoramiento genético enfocados en optimizar el aprovechamiento de la simbiosis micorrízica en cultivos de interés agronómico.

La eficiencia y la reciprocidad de la transferencia de nutrientes entre la planta y el HMA se ha considerado como el factor principal que determina la respuesta de crecimiento vegetal ante la simbiosis micorrízica. Actualmente se reconoce que los HMA difieren tanto en su capacidad de colonización como en la eficiencia con la que transfieren nutrientes al hospedero.

Por ejemplo, algunos hongos presentan un alto potencial de colonización del sistema radical, pero movilizan nutrientes de forma poco eficiente. Por ello, además de clasificarlos como colonizadores agresivos y no agresivos, también se les categoriza como cooperativos o poco cooperativos (Kiers y van der Heijden, 2006; Kiers *et al.*, 2011).

Un HMA cooperativo canaliza el C recibido del hospedero hacia la formación de una extensa red de hifas, de esta manera, optimizando la adquisición de nutrientes desde el suelo que transfiere al hospedero (Figura 3A). En contraste, un HMA poco cooperativo, destina el C principalmente a la generación de estructuras de reserva, como esporas, reduciendo la inversión en crecimiento de las hifas extraradicales (Kiers *et al.*, 2011) (Figura 3B). Por tal motivo, el grado de cooperación de un HMA dependerá de su capacidad de adquirir nutrientes y también de controlar su transferencia al hospedero, de manera que los hongos cooperativos son más eficientes en ambos procesos que los poco cooperativos (Kiers *et al.*, 2011).

Este comportamiento simbiótico ha sido interpretado bajo el modelo de una economía de mercado, en el que los organismos que establecen una micorriza, intercambian nutrientes a manera de intercambio de bienes y servicios, En este contexto, las interacciones en las que los participantes economizan (reducen) el valor del bien intercambiado tienden a ser favorecidas (Kiers *et al.*, 2011; van't Padje, Werner y Kiers, 2021).

En la interacción, los simbiosistas pueden censar la calidad y la cantidad del recurso recibido, ajustando la transferencia del nutriente que dan a cambio para maximizar el intercambio recíproco (Figueiredo, Boy y Guggenberger, 2021). Si uno de los participantes reduce la eficiencia en la transferencia de recursos, el otro puede imponer restricciones interpretadas como sanciones, disminuyendo el flujo de recursos (Kiers *et al.*, 2011).

Las sanciones interpuestas entre los simbioses pueden tener consecuencias negativas para su crecimiento. Por ejemplo, si una planta se asocia con un HMA no cooperativo, el costo por unidad de nutriente recibido (por ejemplo, P) incrementa en relación con el valor del nutriente transferido (C), lo que podría traducirse en una respuesta de crecimiento vegetal negativa (Figura 3B). Esto sugiere que las plantas podrían preferir establecer asociaciones mutualistas con HMA cooperativos, e incluso seleccionar a los simbioses mediante mecanismos de sanción (Kiers *et al.*, 2011).

Aparentemente este modelo explica la forma de operar de la simbiosis entre plantas y HMA; no obstante, esta teoría enfrenta limitaciones. La falta de especificidad y discriminación para que se establezca la asociación, la colonización simultánea por múltiples especies de HMA en un solo sistema radicular y la diversidad funcional entre ellas cuestionan que las premisas de esta teoría sean aplicables en su totalidad para explicar los sistemas simbióticos entre plantas y HMA (Walder y Van Der Heijden, 2015; Bunn *et al.*, 2024).

Algunos estudios han propuesto que la mejora en el crecimiento de las plantas asociadas con HMA no se debe exclusivamente a la mejora en la adquisición de nutrientes, sino a la estimulación metabólica de los tejidos fuente y sumidero de las plantas (Figura 3A).

Por ejemplo, la presencia de HMA en raíces de *Cucumis sativus* promovió la capacidad fotosintética de las hojas (Gavito *et al.*, 2019). Asimismo, el aumento del índice de cosecha (la proporción de biomasa producida de semillas del total de biomasa de la parte aérea) en leguminosas sugiere que la asociación con HMA puede estimular órganos sumidero, influyendo más sobre el crecimiento vegetal que la mejora nutricional promovida por la simbiosis (Kaschuk *et al.*, 2009). Esto plantea que el flujo de C destinado al mantenimiento de la simbiosis podría ser independiente de la transferencia de nutrientes por el HMA, en contraste a lo planteado por el modelo de economía de mercado.

Se ha especulado que, bajo condiciones de crecimiento normales, incluso con restricciones de acceso a agua y nutrientes leves o moderadas, las plantas generan suficiente C que no utilizan para el control del crecimiento (Prescott *et al.*, 2020). Este excedente de C puede ser empleado para satisfacer las demandas de un sumidero como una raíz colonizada por un HMA, sin comprometer el crecimiento vegetal (Prescott *et al.*, 2020). Desde esta perspectiva, los HMA actúan como extensiones metabólicas funcionales de las raíces, capaces de estimular al hospedero para incrementar tanto su fuerza sumidero como fuente (Figueiredo, Boy y Guggenberger, 2021; Bunn *et al.*, 2024). Sin embargo, se ha documentado una reducción de la

transferencia de C al HMA en ambientes que restringen el acceso al C o a nutrientes del suelo, afectando la fuerza de los tejidos fuente o sumidero. Esto ocurre, por ejemplo, bajo condiciones de sombra o deficiencias severas de P (Konvalinková *et al.*, 2017; Salmeron-Santiago *et al.*, 2023).

Estos hallazgos indican que existen mecanismos adicionales que deben considerarse para complementar las teorías anteriormente expuestas para explicar los efectos negativos observados en ciertas condiciones por la simbiosis micorrízica (Bunn *et al.*, 2024).

CONCLUSIONES

La promoción del crecimiento vegetal inducida por la simbiosis micorrízica ha sido uno de los aspectos más estudiados desde que se comenzó a investigar formalmente esta interacción. Uno de los principales retos para optimizar el uso de los HMA en sistemas agrícolas sustentables radica en el limitado conocimiento sobre los mecanismos que regulan el intercambio de nutrientes que supone este mutualismo. Aún no se ha descrito con precisión el conjunto de cambios metabólicos y fisiológicos que implica el establecimiento de HMA en las raíces. Sin embargo, se han logrado avances significativos en la identificación de elementos clave que explican aspectos fundamentales del mutualismo obligado de los HMA, así como los mecanismos que regulan la formación de la micorriza en condiciones de presencia o ausencia del P.

El análisis de la información presentada en este manuscrito resalta las siguientes conclusiones sobre el flujo del C en plantas y su influencia sobre la respuesta de crecimiento asociada a la simbiosis micorrízica:

1. Existe evidencia que indica que el contenido de sacarosa y hexosas en el espacio periarbuscular ejerce control directo sobre el desarrollo de la simbiosis. La acumulación de estos azúcares puede favorecer el desarrollo, pero también generar déficit de C para la planta, anulando los efectos positivos sobre el crecimiento. Los transportadores de sacarosa tipo SUT y de hexosas tipo SWEET tienen un papel más determinante sobre la regulación de estos azúcares en el espacio periarbuscular que la invertasa apoplástica. Esto sugiere que la regulación de la fuerza sumidero de las raíces, mediada por SUT y SWEET, es crucial para conservar los beneficios de la micorriza sobre el crecimiento vegetal. No obstante, aún no se ha esclarecido si este control es debido exclusivamente a la disponibilidad de C en forma de azúcares o si activa un mecanismo alternativo aún desconocido, en el que también podría estar involucrado el papel de los lípidos.

2. El genotipo de la planta influye significativamente en la respuesta de crecimiento vegetal frente a la simbiosis micorrízica. Los mecanismos intrínsecos que regulan la fuerza del tejido fuente y del tejido sumidero podrían estar relacionados con esta interacción. Identificarlos permitiría seleccionar genotipos que aprovechen más eficientemente la simbiosis en contextos agrícolas. Sin embargo, la identificación de marcadores moleculares que faciliten esta selección es compleja, debido a la naturaleza multifactorial de la regulación del flujo de C en plantas. Además, aún no se ha determinado con claridad un rasgo fenotípico evidente de la micorriza que permita seleccionar genotipos con mayor eficiencia simbiótica.

3. En ambientes naturales y en agroecosistemas, la colonización simultánea de las raíces por múltiples especies de HMA, junto con la diversidad funcional que presentan estos hongos y la aparente incapacidad de las plantas para seleccionar activamente a sus simbioses, incrementan la complejidad de la simbiosis. Dicha complejidad ha sido abordada parcialmente por las teorías actuales que intentan explicar el funcionamiento de la micorriza arbuscular en relación con el intercambio de nutrientes y la respuesta de crecimiento vegetal.

Funding. Founding support was provided by A.T.C.-B. from Coordinación de la Investigación Científica (Project: 8763291), Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, and from Instituto de Ciencia, Tecnología e Innovación, Gobierno de Michoacán (Project: FCCHTI23_ME-4.1.-00020).

Conflict of interest. The authors declare that they do not have conflicts of interest.

Compliance with ethical standards. Not applicable for this manuscript.

Data availability. Not applicable for this manuscript.

Author contribution statements (CRediT). I.A. Salmeron-Santiago – Conceptualization, Investigation, Methodology, Validation, Visualization, Writing – original draft, Writing – review & editing. A.T. Chávez Bárceñas – Conceptualization, Funding acquisition, Project administration, Investigation, Methodology, Validation, Visualization, Writing – original draft, Writing – review & editing.

REFERENCES

An, J., Zeng, T., Ji, C., de Graaf, S., Zheng, Z., Xiao, T.T., Deng, X., Xiao, S., Bisseling, T., Limpens, E. and Pan, Z., 2019. A *Medicago truncatula* SWEET transporter implicated in arbuscule maintenance during arbuscular

mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 224(1), pp.396–408. <https://doi.org/10.1111/nph.15975>

Andrino, A., Guggenberger, G., Sauheitl, L., Burkart, S. and Boy, J., 2021. Carbon investment into mobilization of mineral and organic phosphorus by arbuscular mycorrhiza. *Biology and Fertility of Soils*, 57(1), pp.47–64. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01505-5>

Bago, B. and Bécard, G., 2002. Bases of the obligate biotrophy of arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Mycorrhizal Technology in Agriculture*. [online] Basel: Birkhäuser Basel. pp.33–48. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8117-3_3

Bago, B., Cano, C., Azcón-Aguilar, C., Samson, J., Coughlan, A.P. and Piché, Y., 2004. Differential morphogenesis of the extraradical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus grown monoxenically on spatially heterogeneous culture media. *Mycologia*, 96(3), pp.452–462. <https://doi.org/10.1080/15572536.2005.11832944>

Bago, B., Pfeffer, P.E., Abubaker, J., Jun, J., Allen, J.W., Brouillette, J., Douds, D.D., Lammers, P.J. and Shachar-Hill, Y., 2003. Carbon export from arbuscular mycorrhizal roots involves the translocation of carbohydrate as well as lipid. *Plant Physiology*, 131(3), pp.1496–1507. <https://doi.org/10.1104/pp.102.007765>

Bago, B., Pfeffer, P.E., Douds, D.D., Brouillette, J., Bécard, G. and Shachar-Hill, Y., 1999. Carbon metabolism in spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as revealed by nuclear magnetic resonance spectroscopy. *Plant Physiology*, 121(1), pp.263–271. <https://doi.org/10.1104/pp.121.1.263>

Baier, M.C., Keck, M., Gödde, V., Niehaus, K., Küster, H. and Hohnjec, N., 2010. Knockdown of the symbiotic sucrose synthase *MtSucS1* affects arbuscule maturation and maintenance in mycorrhizal roots of *Medicago truncatula*. *Plant Physiology*, 152(2), pp.1000–1014. <https://doi.org/10.1104/pp.109.149898>

Balzerque, C., Chabaud, M., Barker, D. G., Bécard, G., and Rochange, S. F. 2013. High phosphate

- reduces host ability to develop arbuscular mycorrhizal symbiosis without affecting root calcium spiking responses to the fungus. *Frontiers in Plant Science*, 4, 426. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00426>
- Besserer, A., Puech-Pagès, V., Kiefer, P., Gomez-Roldan, V., Jauneau, A., Roy, S., Portais, J.C., Roux, C., Bécard, G. and Séjalon-Delmas, N., 2006. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLoS Biology*, 4(7), pp.1239–1247. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040226>
- Bihmidine, S., Hunter, C.T., Johns, C.E., Koch, K.E. and Braun, D.M., 2013. Regulation of assimilate import into sink organs: Update on molecular drivers of sink strength. *Frontiers in Plant Science*, 4, pp.1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00177>
- Bilska-Kos, A., Mytych, J., Suski, S., Magoń, J., Ochodzki, P. and Zebrowski, J., 2020. Sucrose phosphate synthase (SPS), sucrose synthase (SUS) and their products in the leaves of *Miscanthus × giganteus* and *Zea mays* at low temperature. *Planta*, 252(2), pp.1–14. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03421-2>
- Bitterlich, M., Krügel, U., Boldt-Burisch, K., Franken, P. and Kühn, C., 2014. The sucrose transporter SISUT2 from tomato interacts with brassinosteroid functioning and affects arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Journal*, 78(5), pp.877–889. <https://doi.org/10.1111/tbj.12515>
- Boldt, K., Pörs, Y., Haupt, B., Bitterlich, M., Kühn, C., Grimm, B. and Franken, P., 2011. Photochemical processes, carbon assimilation and RNA accumulation of sucrose transporter genes in tomato arbuscular mycorrhiza. *Journal of Plant Physiology*, 168(11), pp.1256–1263. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.01.026>
- Bonfante, P., 2018. The future has roots in the past: the ideas and scientists that shaped mycorrhizal research. *New Phytologist*, 220(4), pp.982–995. <https://doi.org/10.1111/nph.15397>
- Bunn, R.A., Corrêa, A., Joshi, J., Kaiser, C., Lekberg, Y., Prescott, C.E., Sala, A. and Karst, J., 2024. What determines transfer of carbon from plants to mycorrhizal fungi? *New Phytologist*, 244(4), pp.1199–1215. <https://doi.org/10.1111/nph.20145>
- Cargill, R.I.M., Shimizu, T.S., Kiers, E.T. and Kokkoris, V., 2025. Cellular anatomy of arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Biology*, 35(11), pp.R545–R562. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.03.053>
- Cesaro, P., Massa, N., Cantamessa, S., Todeschini, V., Bona, E., Berta, G., Barbato, R. and Lingua, G., 2020. Tomato responses to *Funneliformis mosseae* during the early stages of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 30(5), pp.601–610. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00973-9>
- Chávez-Bárceñas, A.T., Valdez-Alarcón, J.J., Martínez-Trujillo, M., Chen, L., Xoconostle-Cázares, B., Lucas, W.J. and Herrera-Estrella, L., 2000. Tissue-specific and developmental pattern of expression of the rice *sps1* gene. *Plant Physiology*, 124(2), pp.641–654. <https://doi.org/10.1104/pp.124.2.641>
- Chen, L.-Q., Qu, X.-Q., Hou, B.H., Sosso, D., Osorio, S., Fernie, A.R. and Frommer, W.B., 2012. Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*, 335(6065), pp.207–211. <https://doi.org/10.1007/s10886-010-9780-8>
- Chen, L.Q., 2014. SWEET sugar transporters for phloem transport and pathogen nutrition. *New Phytologist*, 201(4), pp.1150–1155. <https://doi.org/10.1111/nph.12445>
- Chen, S., Hajirezaei, M. and Börnke, F., 2005. Differential expression of sucrose-phosphate synthase isoenzymes in tobacco reflects their functional specialization during dark-governed starch mobilization in source leaves. *Plant Physiology*, 139(3), pp.1163–1174. <https://doi.org/10.1104/pp.105.069468>
- Chen, Z., Gao, K., Su, X., Rao, P. and An, X., 2015. Genome-wide identification of the invertase gene family in *Populus*. *PLoS ONE*, 10(9), pp.1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138540>
- Das, D., Paries, M., Hobecker, K., Gigl, M., Dawid, C., Lam, H.M., Zhang, J., Chen, M. and Gutjahr, C., 2022. PHOSPHATE STARVATION RESPONSE transcription factors enable arbuscular mycorrhiza symbiosis. *Nature Communications*, 13(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-022-27976-8>

- Deng, Q., Wang, H., Qiu, Y., Wang, D., Xia, Y., Zhang, Y., Pei, M., Zhao, Y., Xu, X. and Zhang, H., 2025. The multifaceted impact of karrikin signaling in plants. *International Journal of Molecular Sciences* 26, pp.2775. <https://doi.org/10.3390/ijms26062775>
- Doidy, J., Van Tuinen, D., Lamotte, O., Corneillat, M., Alcaraz, G. and Wipf, D., 2012. The *Medicago truncatula* sucrose transporter family: Characterization and implication of key members in carbon partitioning towards arbuscular mycorrhizal fungi. *Molecular Plant*, 5(6), pp.1346–1358. <https://doi.org/10.1093/mp/sss079>
- Dong, S. and Beckles, D.M., 2019. Dynamic changes in the starch-sugar interconversion within plant source and sink tissues promote a better abiotic stress response. *Journal of Plant Physiology*, 234–235, pp.80–93. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2019.01.007>
- Farrar, J.F., 1993. Sink strength: What is it and how do we measure it? A summary. *Plant, Cell & Environment*, 16(9), pp.1045–1046. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb02061.x>
- Feng, C.Y., Han, J.X., Han, X.X. and Jiang, J., 2015. Genome-wide identification, phylogeny, and expression analysis of the SWEET gene family in tomato. *Gene*, 573(2), pp.261–272. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2015.07.055>
- Figueiredo, A.F., Boy, J. and Guggenberger, G., 2021. Common mycorrhizae network: A review of the theories and mechanisms behind underground interactions. *Frontiers in Fungal Biology*, 2, pp.1–13. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2021.735299>
- Fiorilli, V., Martínez-Medina, A., Pozo, M.J. and Lanfranco, L., 2024. Plant immunity modulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis and its impact on pathogens and pests. *Annual Review of Phytopathology*, 62(1), pp.127–156. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-121423-042014>
- Flügge, U.I., Fischer, K., Gross, A., Sebald, W., Lottspeich, F. and Eckerskorn, C., 1989. The triose phosphate-3-phosphoglycerate-phosphate translocator from spinach chloroplasts: nucleotide sequence of a full-length cDNA clone and import of the in vitro synthesized precursor protein into chloroplasts. *The EMBO Journal*, 8(1), pp.39–46. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1989.tb03346.x>
- Foyer, C.H. and Paul, M.J., 2001. Source–Sink Relationships. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. Wiley. pp.365–388. <https://doi.org/10.1038/npg.els.0001304>
- García-Rodríguez, S., Azcón-Aguilar, C. and Ferrol, N., 2007. Transcriptional regulation of host enzymes involved in the cleavage of sucrose during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Physiologia Plantarum*, 129(4), pp.737–746. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00873.x>
- Gavito, M.E., Jakobsen, I., Mikkelsen, T.N. and Mora, F., 2019. Direct evidence for modulation of photosynthesis by an arbuscular mycorrhiza-induced carbon sink strength. *New Phytologist*, 223(2), pp.896–907. <https://doi.org/10.1111/nph.15806>
- Genre, A., Lanfranco, L., Perotto, S. and Bonfante, P., 2020. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 18(11), pp.649–660. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0402-3>
- Glanz-Idan, N. and Wolf, S., 2020. Upregulation of photosynthesis in mineral nutrition-deficient tomato plants by reduced source-to-sink ratio. *Plant Signaling and Behavior*, 15(2), pp.1712543. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1712543>
- Graham, J.H. and Abbott, L.K., 2000. Wheat responses to aggressive and non-aggressive arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 220(1–2), pp.207–218. <https://doi.org/10.1023/a:1004709209009>
- Gutjahr, C., Gobbato, E., Choi, J., Riemann, M., Johnston, M.G., Summers, W., Carbonnel, S., Mansfield, C., Yang, S.Y., Nadal, M., Acosta, I., Takano, M., Jiao, W.B., Schneeberger, K., Kelly, K.A. and Paszkowski, U., 2015. Rice perception of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi requires the karrikin receptor complex. *Science*, 350(6267), pp.1521–1524. <https://doi.org/10.1126/science.aac9715>
- Gutjahr, C., Novero, M., Welham, T., Wang, T. and Bonfante, P., 2011. Root starch accumulation

- in response to arbuscular mycorrhizal colonization differs among *Lotus japonicus* starch mutants. *Planta*, 234(3), pp.639–646. <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1472-2>
- Gutjahr, C., Radovanovic, D., Geoffroy, J., Zhang, Q., Siegler, H., Chiapello, M., Casieri, L., An, K., An, G., Guiderdoni, E., Kumar, C.S., Sundaresan, V., Harrison, M.J. and Paszkowski, U., 2012. The half-size ABC transporters STR1 and STR2 are indispensable for mycorrhizal arbuscule formation in rice. *Plant Journal*, 69(5), pp.906–920. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04842.x>
- Harrison, M.J., 1996. A sugar transporter from *Medicago truncatula*: altered expression pattern in roots during vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizal associations. *The Plant Journal*, 9(4), pp.491–503. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1996.09040491.x>
- Helber, N., Wippel, K., Sauer, N., Schaarschmidt, S., Hause, B. and Requena, N., 2011. A versatile monosaccharide transporter that operates in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus* sp is crucial for the symbiotic relationship with plants. *The Plant Cell*, 23(10), pp.3812–3823. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.089813>
- Hennion, N., Durand, M., Vriet, C., Doidy, J., Maurousset, L., Lemoine, R. and Pourtau, N., 2019. Sugars en route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere. *Physiologia Plantarum*, 165(1), pp.44–57. <https://doi.org/10.1111/pp1.12751>
- Hilty, J., Muller, B., Pantin, F. and Leuzinger, S., 2021. Plant growth: the What, the How, and the Why. *New Phytologist*, 232(1), pp.25–41. <https://doi.org/10.1111/nph.17610>
- Hohnjec, N., Perlick, A.M., Pühler, A. and Küster, H., 2003. The *Medicago truncatula* sucrose synthase gene *MtSucSI* is activated both in the infected region of root nodules and in the cortex of roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 16(10), pp.903–915. <https://doi.org/10.1094/mpmi.2003.16.10.903>
- Ivanov, S., Austin, J., Berg, R.H. and Harrison, M.J., 2019. Extensive membrane systems at the host–arbuscular mycorrhizal fungus interface. *Nature Plants*, 5(2), pp.194–203. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0364-5>
- Janos, D.P., 2007. Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza*, 17(2), pp.75–91. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0094-1>
- Jiang, Y., Wang, W., Xie, Q., Liu, N., Liu, L., Wang, D., Zhang, X., Yang, C., Chen, X., Tang, D. and Wang, E., 2017. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science*, 356(6343), pp.1172–1175. <https://doi.org/10.1126/science.aam9970>
- Kameoka, H. and Gutjahr, C., 2022. Functions of lipids in development and reproduction of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Cell Physiology*, 63(10), pp.1356–1365. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcac113>
- Kameoka, H., Tsutsui, I., Saito, K., Kikuchi, Y., Handa, Y., Ezawa, T., Hayashi, H., Kawaguchi, M. and Akiyama, K., 2019. Stimulation of asymbiotic sporulation in arbuscular mycorrhizal fungi by fatty acids. *Nature Microbiology*, 4(10), pp.1654–1660. <https://doi.org/10.1038/s41564-019-0485-7>
- Kaschuk, G., Kuyper, T.W., Leffelaar, P.A., Hungria, M. and Giller, K.E., 2009. Are the rates of photosynthesis stimulated by the carbon sink strength of rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses? *Soil Biology and Biochemistry*, 41(6), pp.1233–1244. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.03.005>
- Khatami, M.H., Barber, W. and de Haan, H.W., 2021. Using geometric criteria to study helix-like structures produced in molecular dynamics simulations of single amylose chains in water. *RSC Advances*, 11(20), pp.11992–12002. <https://doi.org/10.1039/d1ra00071c>
- Kiers, E.T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J.A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C.R., Kowalchuk, G.A., Hart, M.M., Bago, A., Palmer, T.M., West, S.A., Vandenkoornhuise, P., Jansa, J. and Bücking, H., 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science*, 333(6044), pp. 880–882. <https://doi.org/10.1126/science.1208473>
- Kiers, T. and van der Heijden, M., 2006. Mutualistic stability in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Ecology*, 87(7), pp.

- [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1627:MSITAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1627:MSITAM]2.0.CO;2)
- Koch, K., 2004. Sucrose metabolism: Regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology*, 7(3), pp. 235–246. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014>
- Kodama, K., Rich, M.K., Yoda, A., Shimazaki, S., Xie, X., Akiyama, K., Mizuno, Y., Komatsu, A., Luo, Y., Suzuki, H., Kameoka, H., Libourel, C., Keller, J., Sakakibara, K., Nishiyama, T. and Nakagawa, T., 2022. An ancestral function of strigolactones as symbiotic rhizosphere signals. 13, 3974. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31708-3>
- Kokkoris, V. and Hart, M., 2019. In vitro propagation of arbuscular mycorrhizal fungi may drive fungal evolution. *Frontiers in Microbiology*, 10:2420. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02420>
- Konvalinková, T., Püschel, D., Řezáčová, V., Gryndlerová, H. and Jansa, J., 2017. Carbon flow from plant to arbuscular mycorrhizal fungi is reduced under phosphorus fertilization. *Plant and Soil*, 419, pp. 319–333, <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3350-6>
- Lemoine, R., Camera, S. La, Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N., Bonnemain, J.-L., Laloi, M., Coutos-Thévenot, P., Maurousset, L., Faucher, M., Grousse, C., Lemonnier, P., Parrilla, J. and Durand, M., 2013. Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science*, 4:272. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00272>
- Liao, D., Sun, C., Liang, H., Wang, Y., Bian, X., Dong, C., Niu, X., Yang, M., Xu, G., Chen, A. and Wu, S., 2022. SISPX1-SIPHR complexes mediate the suppression of arbuscular mycorrhizal symbiosis by phosphate depletion in tomato. *The Plant Cell*, 34: pp. 4045–4065. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac212>
- Lin, I.W., Sosso, D., Chen, L.Q., Gase, K., Kim, S.G., Kessler, D., Klinkenberg, P.M., Gorder, M.K., Hou, B.H., Qu, X.Q., Carter, C.J., Baldwin, I.T. and Frommer, W.B., 2014. Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9. *Nature*, 508(7497), pp.546–549. <https://doi.org/10.1038/nature13082>
- Liu, J.J., Chen, J., Xie, K., Tian, Y., Yan, A., Liu, J.J., Huang, Y., Wang, S., Zhu, Y., Chen, A. and Xu, G., 2020. A mycorrhiza-specific H⁺-ATPase is essential for arbuscule development and symbiotic phosphate and nitrogen uptake. *Plant Cell and Environment*, 43(4), pp. 1069–1083. <https://doi.org/10.1111/pce.13714>
- Lü, L.-H., Zou, Y.-N. and Wu, Q.-S., 2018. Relationship between arbuscular mycorrhizas and plant growth: Improvement or depression? In: B. Giri, R. Prasad and A. Varma, eds. *Root biology*. Cham: Elsevier. pp.451–464. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75910-4_18
- Lu, W., Tang, X., Huo, Y., Xu, R., Qi, S., Huang, J., Zheng, C. and Wu, C., 2012. Identification and characterization of fructose 1,6-bisphosphate aldolase genes in Arabidopsis reveal a gene family with diverse responses to abiotic stresses. *Gene*, 503(1), pp.65–74. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.04.042>
- Luginbuehl, L.H., Menard, G.N., Kurup, S., Van Erp, H., Radhakrishnan, G. V., Breakspear, A., Oldroyd, G.E.D. and Eastmond, P.J., 2017. Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant. *Science*, 356(6343), pp.1175–1178. <https://doi.org/10.1126/science.aan0081>
- Lunn, J.E. and ap Rees, T., 1990. Apparent equilibrium constant and mass-action ratio for sucrose-phosphate synthase in seeds of *Pisum sativum*. *Biochemical Journal*, 267(3), pp.739–743. <https://doi.org/10.1042/bj2670739>
- Ma, Y., Gao, G., Wang, S., Ren, H., Liu, Z., Chen, Y., Guo, Q. and Gu, J., 2024. Divergent arbuscular mycorrhizal growth responses in woody and herbaceous plants across inoculum richness. *Environmental and Experimental Botany*, 224, p.105811. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105811>
- Ma, Y., Yin, Z. and Ye, J., 2017. Lipid biosynthesis and regulation in *Jatropha*, an emerging model for woody energy plants. pp.113–127. https://doi.org/10.1007/978-3-319-49653-5_7
- Maillet, F., Poinot, V., André, O., Puech-Pagés, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L.,

- Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A., Martínez, E.A., Driguez, H., Bécard, G. and Dénarié, J., 2011. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. *Nature*, 469(7328), pp.58–64. <https://doi.org/10.1038/nature09622>
- Maloney, V.J., Park, J.Y., Unda, F. and Mansfield, S.D., 2015. Sucrose phosphate synthase and sucrose phosphate phosphatase interact in planta and promote plant growth and biomass accumulation. *Journal of Experimental Botany*, 66(14), pp.4383–4394. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv101>
- Manck-Götzenberger, J. and Requena, N., 2016. Arbuscular mycorrhiza symbiosis induces a major transcriptional reprogramming of the potato SWEET sugar transporter family. *Frontiers in Plant Science*, 7:487, pp.1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00487>
- Micallef, B., Haskins, K., Vanderveer, P., Roh, K.-S., Shewmaker, C. and Sharkey, T., 1995. Altered photosynthesis, flowering, and fruiting in transgenic tomato plants that have an increased capacity for sucrose synthesis. *Planta*, 196(2), pp.327–334. <https://doi.org/10.1007/BF00201392>
- Park, Y.J., Park, Y.J. and Park, C.M., 2023. Environmentally adaptive reshaping of plant photomorphogenesis by karrikin and strigolactone signaling. (Figure 1). <https://doi.org/10.1111/jipb.13602>
- Pfeffer, P.E., Douds, D.D., Bécard, G. and Shachar-Hill, Y., 1999. Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiology*, 120(2), pp.587–598. <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.587>
- Poorter, H. and Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27(12), pp. 595–607. https://doi.org/10.1071/PP99173_CO
- Preiss, J., 1984. Starch, sucrose biosynthesis and partition of carbon in plants are regulated by orthophosphate and triose-phosphates. *Trends in Biochemical Sciences*, 9(1), pp.24–27. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(84\)90043-4](https://doi.org/10.1016/0968-0004(84)90043-4)
- Prescott, C.E., Grayston, S.J., Helmisaari, H.S., Kaštovská, E., Körner, C., Lambers, H., Meier, I.C., Millard, P. and Ostonen, I., 2020. Surplus Carbon Drives Allocation and Plant–Soil Interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 35(12), pp.1110–1118. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.08.007>
- Proels, R.K. and Roitsch, T., 2009. Extracellular invertase LIN6 of tomato : a pivotal enzyme for integration of metabolic , hormonal , and stress signals is regulated by a diurnal rhythm. 60(6), pp.1555–1567. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp027>
- Rich, M.K., Nouri, E., Courty, P.E. and Reinhardt, D., 2017. Diet of Arbuscular Mycorrhizal Fungi: Bread and Butter? *Trends in Plant Science*, 22(8), pp.652–660. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.05.008>
- Rich, M.K., Schorderet, M. and Reinhardt, D., 2014. The role of the cell wall compartment in mutualistic symbioses of plants. *Frontiers in Plant Science*, 5:238, pp.1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00238>
- Rodrigues, J., Inzé, D., Nelissen, H. and Saibo, N.J.M., 2019. Source–Sink regulation in crops under water deficit. *Trends in Plant Science*, 24(7), pp.652–663. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.04.005>
- Roth, R. and Paszkowski, U., 2017. Plant carbon nourishment of arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Opinion in Plant Biology*, 39, pp.50–56. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.05.008>
- Ruffy, T.W. and Huber, S.C., 1983. Changes in starch formation and activities of sucrose phosphate synthase and cytoplasmic fructose-1,6-bisphosphatase in response to source-sink alterations. *Plant Physiology*, 72(2), pp.474–480. <https://doi.org/10.1104/pp.72.2.474>
- Rui, W., Mao, Z. and Li, Z., 2022. The roles of phosphorus and nitrogen nutrient transporters in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(19). <https://doi.org/10.3390/ijms231911027>
- Ruytinx, J., Kafle, A., Usman, M., Coninx, L., Zimmermann, S.D. and Garcia, K., 2020. Micronutrient transport in mycorrhizal symbiosis; zinc steals the show. *Fungal Biology Reviews*, 34(1), pp.1–9. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2019.09.001>

- 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. and 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). <https://doi.org/10.1111/ppl.13857>
- Salmeron-Santiago, I.A., Martínez-Trujillo, M., Valdez-Alarcón, J.J., Pedraza-Santos, M.E., Santoyo, G., Pozo, M.J. and Chávez-Bárceñas, A.T., 2022. An updated review on the modulation of carbon partitioning and allocation in arbuscular mycorrhizal plants. *Microorganisms*, 10(1), pp.1–20. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10010075>
- Sawers, R.J.H., Svane, S.F., Quan, C., Grønlund, M., Wozniak, B., Gebreselassie, M.N., González-Muñoz, E., Chávez Montes, R.A., Baxter, I., Goudet, J., Jakobsen, I. and Paszkowski, U., 2017. Phosphorus acquisition efficiency in arbuscular mycorrhizal maize is correlated with the abundance of root-external hyphae and the accumulation of transcripts encoding PHT1 phosphate transporters. *New Phytologist*, 214(2), pp.632–643. <https://doi.org/10.1111/nph.14403>
- Schaarschmidt, S., Gonzalez, M.-C., Roitsch, T., Strack, D., Sonnewald, U. and Hause, B., 2007a. Regulation of Arbuscular Mycorrhization by Carbon. The Symbiotic Interaction Cannot Be Improved by Increased Carbon Availability Accomplished by Root-Specifically Enhanced Invertase Activity. *PLANT PHYSIOLOGY*, 143(4), pp.1827–1840. <https://doi.org/10.1104/pp.106.096446>
- Schaarschmidt, S., Kopka, J., Ludwig-mu, J., Hause, B., Mu, A. and Universita, T., 2007b. Regulation of arbuscular mycorrhization by apoplastic invertases: enhanced invertase activity in the leaf apoplast affects the symbiotic interaction. 51, pp. 390–405. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03150.x>
- Schaarschmidt, S., Roitsch, T. and Hause, B., 2006. Arbuscular mycorrhiza induces gene expression of the apoplastic invertase LIN6 in tomato (*Lycopersicon esculentum*) roots. 57(15), pp.4015–4023. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl172>
- Schubert, A., Allara, P. and Morte, A., 2003. Cleavage of sucrose in roots of soybean (*Glycine max*) colonized by an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 161(2), pp.495–501. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00965.x>
- Siddappaji, M.H., Scholes, D.R., Krishnankutty, S.M., Calla, B., Clough, S.J., Zielinski, R.E. and Paige, K.N., 2015. The role of invertases in plant compensatory responses to simulated herbivory. *BMC Plant Biology*, 15(1), pp.1–12. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0655-6>
- Smith, S. and Read, D., 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-370526-6.X5001-6>
- Smith, S.E., Jakobsen, I., Grønlund, M. and Smith, F.A., 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: Interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiology*, 156(3), pp.1050–1057. <https://doi.org/10.1104/pp.111.174581>
- Stein, O. and Granot, D., 2019. An overview of sucrose synthases in plants. *Frontiers in Plant Science*, 10:95., pp.1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00095>
- Sugiura, Y., Akiyama, R., Tanaka, S., Yano, K., Kameoka, H., Marui, S., Saito, M., Kawaguchi, M., Akiyama, K. and Saito, K., 2020. Myristate can be used as a carbon and energy source for the asymbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(41), pp.25779–25788. <https://doi.org/10.1073/pnas.2006948117>
- Tamayo, E., Figueira-Galán, D., Manck-Götzenberger, J. and Requena, N., 2022. Overexpression of the potato monosaccharide transporter StSWEET7a promotes root colonization by symbiotic and pathogenic fungi by increasing root sink strength. *Frontiers in Plant Science*, 13:837231, pp.1–18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.837231>
- Tanaka, S., Hashimoto, K., Kobayashi, Y., Yano, K., Maeda, T., Kameoka, H., Ezawa, T., Saito, K., Akiyama, K. and Kawaguchi, M., 2020.

- Asymbiotic mass production of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*. *bioRxiv*, <https://doi.org/10.1101/2020.12.25.424379>
- Tetlow, I.J. and Bertoft, E., 2020. A review of starch biosynthesis in relation to the building block-backbone model. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(19), pp.1–37. <https://doi.org/10.3390/ijms21197011>
- Tran, B.T.T., Watts-Williams, S.J. and Cavagnaro, T.R., 2019. Impact of an arbuscular mycorrhizal fungus on the growth and nutrition of fifteen crop and pasture plant species. *Functional Plant Biology*, 46(8), pp.732–742. <https://doi.org/10.1071/FP18327>
- Tsai, C.H., Miller, A., Spalding, M. and Rodermel, S., 1997. Source strength regulates an early phase transition of tobacco shoot morphogenesis. *Plant Physiology*, 115(3), pp.907–914. <https://doi.org/10.1104/pp.115.3.907>
- van't Padje, A., Werner, G.D.A. and Kiers, E.T., 2021. Mycorrhizal fungi control phosphorus value in trade symbiosis with host roots when exposed to abrupt 'crashes' and 'booms' of resource availability. *New Phytologist*, 229(5), pp.2933–2944. <https://doi.org/10.1111/nph.17055>
- Walder, F. and Van Der Heijden, M.G.A., 2015. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature Plants*, 1, 15159 pp.1–7. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.159>
- Wewer, V., Brands, M. and Dörmann, P., 2014. Fatty acid synthesis and lipid metabolism in the obligate biotrophic fungus *Rhizophagus irregularis* during mycorrhization of *Lotus japonicus*. *Plant Journal*, 79(3), pp.398–412. <https://doi.org/10.1111/tbj.12566>
- Wipf, D., Krajinski, F., van Tuinen, D., Recorbet, G. and Courty, P.E., 2019. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 223(3), pp.1127–1142. <https://doi.org/10.1111/nph.15775>
- Wright, D.P., Read, D.J. and Scholes, J.D., 1998. Mycorrhizal sink strength influences whole plant carbon balance of *Trifolium repens* L. *Plant, Cell and Environment*, 21(9), pp.881–891. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00351.x>
- Xu, X., Yang, Y., Liu, C., Sun, Y., Zhang, T., Hou, M., Huang, S. and Yuan, H., 2019. The evolutionary history of the sucrose synthase gene family in higher plants. *BMC Plant Biology*, 19(1), pp.1–14. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2181-4>
- Zhang, Q., Blaylock, L.A. and Harrison, M.J., 2010. Two *Medicago truncatula* half-ABC transporters are essential for arbuscule development in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Cell*, 22(5), pp.1483–1497. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.074955>