

# Diálogo entre hongos y plantas en la raíz y el suelo

## Dialogue between fungi and plants in the root and soil

William Rivera-Méndez<sup>1</sup>, William Watson-Guido<sup>2</sup>

---

Rivera-Méndez, W; Watson-Guido, W. Diálogo entre hongos y plantas en la raíz y el suelo. *Tecnología en Marcha*. Vol. 37, N° especial. 30 Aniversario del Centro de Investigación en Biotecnología. Noviembre, 2024. Pág. 109-120.

 <https://doi.org/10.18845/tm.v37i9.7616>

1 Centro de Investigación en Biotecnología, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Costa Rica.

 [wrivera@itcr.ac.cr](mailto:wrivera@itcr.ac.cr)

 <https://orcid.org/0000-0002-2065-6264>

2 Centro de Investigación en Biotecnología, Instituto Tecnológico de Costa Rica. Costa Rica.

 [wwatson@itcr.ac.cr](mailto:wwatson@itcr.ac.cr)

 <https://orcid.org/0000-0002-2704-5159>

## Palabras clave

Endófitos; hifósfera; hongos; rizósfera; simbiosis; micorrizas.

## Resumen

Los hongos son organismos presentes en todos los ecosistemas terrestres y cumplen diversos papeles ecológicos en los nichos que habitan. El suelo es una matriz de intenso intercambio de señales, que los hongos han aprovechado para establecer todo tipo de interacciones. Sus relaciones particulares con las raíces de las plantas están determinadas por procesos de comunicación que se establecen entre ambos organismos a nivel celular y tisular. Si bien el concepto de inteligencia en organismos que no sean animales es todavía un tema controversial, existen evidencias científicas que apuntan al menos a un nivel basal de inteligencia para guiar estos procesos de comunicación y respuesta. En este contexto se describen los conocimientos más recientes sobre los hongos rizosféricos, micorrícicos y endófitos; donde se destacan sus efectos en la regulación del crecimiento de las plantas, la nutrición y el intercambio de carbono y agua, la inducción o la supresión de la resistencia sistémica, la colonización celular y la producción de metabolitos secundarios, ya sea en relaciones simbióticas o patogénicas. Pese a los nuevos avances, existen grandes oportunidades de investigación básica y aplicada para el aprovechamiento de este diálogo molecular. El objetivo de esta revisión fue presentar algunos de los fenómenos descritos en la interacción hongo-planta en el suelo y mostrar su relevancia desde la perspectiva de una “comunicación inteligente”.

## Keywords

Endofites; fungi; hyposphere; rhizosphere; symbiosis; mycorrhizae.

## Abstract

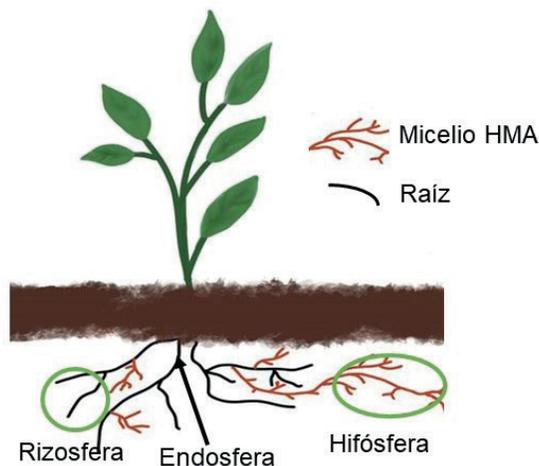
Fungi are organisms present in all terrestrial ecosystems and play diverse ecological roles in the niches they inhabit. Soil is a matrix of intense signal exchange, which fungi have taken advantage of to establish all kinds of interactions. Their relationships with plant roots are determined by communication processes established between both organisms at the cellular and tissue level. Although the concept of intelligence in non-animal organisms is still a controversial issue, there is scientific evidence that points to at least a basal level of intelligence to guide these communication and response processes. In this context, the most recent knowledge on rhizospheric, mycorrhizal and endophytic fungi is described; where their effects on plant growth regulation, nutrition and carbon and water exchange, induction or suppression of systemic resistance, cell colonization and production of secondary metabolites, either in symbiotic or pathogenic relationships, are highlighted. Despite new advances, there are great opportunities for basic and applied research to exploit this molecular dialogue. The aim of this review was to present some of the phenomena described in fungal-plant interactions in soil and to show their relevance from the perspective of “intelligent communication”.

## La raíz y el suelo: un universo de relaciones

En términos microscópicos, la matriz del suelo es un espacio de proporciones casi infinitas y de posibilidades para todas las formas orgánicas. El suelo puede ser visto como un biomaterial de alta complejidad pero también como un ecosistema en sí mismo o como parte del ecosistema terrestre total [1]. Las diferentes comunidades establecidas poseen sus propias características y dinámicas, por lo que su análisis ha cobrado relevancia [2]. Para efectos de investigación,

existen tres espacios en los que se ha centrado el análisis de las asociaciones de organismos del suelo: la rizósfera, la micorrizósfera y las partes más internas de la raíz de las plantas (Figura 1).

La rizósfera es el espacio inmediatamente cercano a los pelos radiculares. Algunos autores lo han definido como el espacio del suelo que rodea el tejido vegetal y donde se concentra la mayoría de los microorganismos [3], otras definiciones la consideran como el ecosistema que rodea cada pelo o raíz y que es afectado por la planta [4]. Suele, además, incluirse la superficie de la raíz y las primeras capas de células vegetales. Sin lugar a duda, es el sitio biológicamente más diverso del planeta y concentra los grupos más importantes de microorganismos en relación con las plantas [5]. Acá se desarrollan las poblaciones de fitopatógenos, biocontroladores, promotores del crecimiento vegetal, inductores de resistencia, fijadores de nitrógeno, solubilizadores de fósforo, ecto y endomicorrizas, simbiontes de células vegetales, entre otros [5].



**Figura 1.** Espacios de influencia biológica en la relación plantas-hongos. Endósfera, espacio dentro la planta huésped que alberga microorganismos endosimbiontes; rizósfera, espacio de influencia exclusivo de la raíz e hifósfera, espacio de influencia de las hifas de hongos simbiotes de la raíz.

A lo interno de la raíz, existe un ambiente para el desarrollo de organismos que guardan una relación muy estrecha con las funciones de las plantas. En términos de espacio, hablamos de las células vegetales que se ubican a lo interno del córtex y que pueden incluir los tejidos vasculares. Los organismos que han logrado colonizar este espacio han recibido el nombre de endófitos [6]. Estos microorganismos, a diferencia de los hongos patógenos, pueden vivir dentro de las células en sus tejidos internos sin causar daño o enfermedad [7]. Los endófitos son simbiontes que pueden afectar la resistencia de la planta contra patógenos o promover el crecimiento [8], [9]. Muchos de estos organismos tienen una función desconocida hoy día, pero es evidente su capacidad de síntesis de metabolitos secundarios, lo que ha incentivado su investigación con fines industriales y farmacéuticos [10].

La micorrizósfera o hifósfera es el espacio inmediato que rodea las hifas extra-radicales de los hongos micorrízicos arbusculares [11]. Este espacio de vida es rico en diversas especies de hongos y bacterias que conforman comunidades particulares, donde el rol ecológico de casi todas estas especies asociadas es desconocido [12]. La hifósfera es un ecosistema bastante reciente en cuanto a investigación, pero las evidencias apuntan a que estas comunidades desempeñan importantes tareas para la nutrición y comunicación de las plantas, a nivel inter e intra-especies [13]. La hifósfera suele unir micorrizas de plantas distintas, por lo que se puede

establecer un tejido altamente complejo que engloba millones de especies de microorganismos, particularmente hongos, bacterias y nematodos; y ocupa grandes extensiones de terreno, formando redes muy complejas de tránsito [14].

Si bien, cada uno de estos tres espacios tiene sus características particulares, no existe claridad en los límites de cada uno, y tratar de delimitarlos es útil para el estudio de las comunidades del suelo y su relación con las plantas. En términos reales, el suelo es un enorme ecosistema con microorganismos que se integran en éste, aprovechando el potencial de beneficios que pueden encontrar, y las plantas, son un recurso más con el que han establecido relaciones de diversa índole [15], [16], [17]. Las plantas han desarrollado respuestas para cada una de estas relaciones y han aprovechado a los microorganismos de forma recíproca [18].

### Diálogo inteligente entre hongos y plantas

El mantenimiento de la vida en la Tierra depende de una adecuada sincronía entre las plantas y los microorganismos. Las plantas son productores primarios que incorporan la energía solar en las cadenas tróficas, pero ninguno de los procesos biológicos actualmente conocidos sería posible sin la participación de los organismos que viven entre el suelo y están adheridos a las partículas de éste. En este caso, el suelo actúa como una matriz o como un material que posibilita la transferencia de biomasa, moléculas, energía y señales de todo tipo entre las diferentes poblaciones de microorganismos y plantas [19], [20].

En términos de tamaño, el suelo brinda un universo de posibilidades para las relaciones entre hongos, bacterias, nematodos, virus, protozoos, invertebrados y plantas. Los recursos disponibles, la variabilidad genética presente y los factores evolutivos han promovido el desarrollo de las comunidades de seres vivos en casi cualquier condición en respuesta a la dinámica del suelo [21], [22], [23].

El establecimiento exitoso de una comunidad en un ecosistema necesita de una intensa y clara comunicación entre todas las especies participantes, a fin de encontrar nichos suficientes y promover relaciones diversas [24], [25]. La comunicación o el “diálogo” inter-especies implica validar la posibilidad de la inteligencia para otros seres que no sean animales y que la comunicación se dé mediante elementos no verbales o de movimientos. Este concepto de inteligencia ha sido un tema de intenso debate en las últimas década [26], [27], [28].

La mirada tradicional de la inteligencia como una cualidad exclusiva de los animales ha sido cuestionada en numerosas oportunidades [29] [30], y se ha ido esbozando una definición de la inteligencia como la capacidad de responder a estímulos y transmitir información, sin que este proceso sea coordinado por un órgano central conocido (cerebro) [31], [32]. Bajo este nuevo enfoque, una gran cantidad de seres vivos podrían estar desarrollando comportamientos inteligentes.

En el caso de los hongos, desde hace algunas décadas, se han buscado respuestas acerca de posibles conductas inteligentes relacionadas con el crecimiento y la supervivencia [33]. Experimentos han mostrado que algunos hongos son capaces de mostrar actividad eléctrica de forma similar a las neuronas [34], en especies como *Ganoderma sp.*, *Psilocybe cubensis* y *Pleurotus djamor*, mediante las oscilaciones determinadas con electrodos de iridio. Además, los hongos son capaces de exhibir comportamientos y solucionar problemas de forma similar a algunas especies animales [35], [36], [37].

No obstante, hablar de diálogo entre especies supone una mayor complejidad y coordinación [38]. Involucra procesos de percepción, emisión y recepción de información entre organismos que pueden estar en dominios y reinos diferentes; tal es el caso de la comunicación entre hongos y plantas [39], [40]. Además, se deben considerar los aspectos ambientales, físicos,

químicos y estructurales del sistema suelo, y el espacio donde esa comunicación se desarrolla: la rizósfera, la micorrizósfera y probablemente más allá. Hoy en día, existen evidencias de procesos de comunicación inter-específicos en el suelo y sus consecuencias para la vida vegetal. Estas muestran como las plantas son capaces, mediante señales bioquímicas y la activación de rutas metabólicas, de memorizar y aprender de estímulos ambientales promovidos por microorganismos [41], [42].

## Las micorrizas y la red de información, materia y energía

Los hongos micorrícicos son organismos edáficos que forman una estrecha relación simbiótica con las raíces de más del 90 % de especies vegetales, siendo una de las relaciones biológicas más antiguas de la Tierra, con registros fósiles desde hace 450 millones de años; es decir, han sido parte fundamental de la evolución de la vida en tierra firme [43].

Los hongos micorrícicos pueden agruparse de una forma simple en endomicorrizas y ectomicorrizas, dependiendo de las estructuras que forman durante el proceso simbiótico. Las endomicorrizas forman estructuras conocidas como arbusculos y vesículas, mientras que las ectomicorrizas forman estructuras en la epidermis radical, conocida como mantillo [44]. Actualmente, la clasificación de las micorrizas es más compleja que esto, pero en términos prácticos, estos dos tipos han centrado el interés de los investigadores por su potencial agrícola y ecológico.

Esta relación tan estrecha ha sido ampliamente estudiada desde hace unos 150 años, y se ha llegado a comprender que no se limita al intercambio de nutrientes, donde el hongo le brinda elementos de difícil acceso a la planta y esta le da fotosintatos al hongo. También involucra complejos procesos en un diálogo molecular que no se limita solo a su huésped, sino a toda la biota edáfica [45].

La comunicación entre el hongo y el hospedero se basa en la producción y reconocimiento de moléculas de señalización, conocidas como infoquímicos. Por parte de la planta se conoce la estrigolactona, y por parte del hongo, los oligómeros de quitina de cadena corta (Myc-Cos) son los más evidentes, pero se tienen evidencias de otras moléculas involucradas en estos procesos de comunicación, como NOPE1 (NO PERCEPTION1), DLK2 (DWARF14-LIKE2), SP7 (Secreted Protein7), la co-chaperona tipo II de HSP40 SIS1, entre otros [46], [47].

Las hifas de los hongos micorrícicos pueden llegar a asociarse a otras plantas distintas a su huésped inicial, inclusive de diferentes especies [48], formando una conexión entre ambos organismos por la cual pueden intercambiar nutrientes e infoquímicos mediante cinco vías descritas hasta el momento. Estas vías son mediante el citoplasma del hongo, usando el apoplasto y la mediación por transportadores de membrana, mediante la hifósfera, por el flujo de agua en la superficie de la hifa, y por un cordón micelar [49]. Existen otros mecanismos diferentes a las moléculas infoquímicas, como los impulsos eléctricos por polarización de la membrana plasmática por gradientes de  $Ca^{2+}$  y especies reactivas de oxígeno [50].

Los hongos micorrícicos también cumplen un papel importante en la ecodinámica edáfica, ya que logran modificar su ambiente mediante la producción de glomalinas y proteínas relacionadas con la glomalina (GRSP) que afectan la agregación de las partículas de suelo y disminuyen la toxicidad de metales pesados, generando así un ambiente estable para el desarrollo microbiano. Además, la red micorrícica sirve de “autopista” que permite la migración de microorganismos benéficos hacia la rizósfera de plantas aún no colonizadas [51], [52].

Los compuestos exudados por los hongos micorrícicos son capaces de favorecer el crecimiento de grupos específicos de bacterias en su hifósfera, tales como Betaproteobacteriales, Myxococcales, Fibrobacteriales, Cytophagales, Chloroflexales, y Cellvibrionales, donde los

Myxococcales y Fibrobacterales son los más comunes. Además, estos exudados son parte fundamental de los circuitos del *Quorum Sensing* (comunicación microbiana, denominada percepción de cuórum o autoinducción), ya que son capaces de inducir la síntesis de compuestos antibióticos en bacterias del género *Pseudomonas*, como el 2,4-diacetilfloroglucinol (DAPG) [52].

Además de la influencia en la población bacteriana, se han determinado interacciones micorrícicas con hongos como *Penicillium* sp., nematodos e insectos, mediante la inducción y producción de compuestos volátiles atrayentes o repelentes [53], [54], [55]. Estas interacciones han influenciado el que muchos autores sugieran que la correcta interacción entre la biota edáfica y la planta depende de la interacción física y química con los hongos micorrícicos [56].

### Hongos rizosféricos y endófitos como inductores de resistencia sistémica

Las plantas poseen sistemas de defensa que pueden actuar de forma local en los puntos donde los patógenos atacan el tejido directamente, o de forma sistémica a través de mecanismos de memoria y respuesta química mediada por proteínas e inducción de genes de resistencia [57].

Los hongos que han logrado establecerse en la rizósfera y han atravesado las primeras capas de la corteza de la planta, incluso los que se consideran endófitos y viven en los tejidos más internos, son capaces de generar señales que activan o desactivan estos mecanismos de la resistencia sistémica [58]. Actualmente se reconocen al menos tres tipos de resistencia: la estimulada por organismos fitopatógenos, la mediada por microorganismos benéficos, y la que desencadenan los herbívoros en los ataques foliares [59].

Los hongos patógenos y sus plantas hospederas han co-evolucionado para maximizar sus opciones de supervivencia. La planta ha desarrollado mecanismos de reconocimiento de moléculas inductoras para disparar las reacciones de defensa y evitar el desarrollo de enfermedades [60]. El patógeno por su parte, ha buscado formas de evasión de estos sistemas de reconocimiento y defensa, lo que le permite infectar el tejido, crecer y dispersarse [61]. El fenómeno de patogénesis es la relación más estudiada entre plantas y hongos. Las reacciones de reconocimiento y resistencia entre un hongo patógeno y su hospedero forman parte de un mecanismo complejo denominado resistencia sistémica adquirida (SAR) [62].

En el caso de los hongos benéficos y los endófitos, éstos han desarrollado estrategias para desactivar los mecanismos de reconocimiento inicial por parte de la planta, de forma tal que estos organismos pueden penetrar dentro de los tejidos sin ocasionar una aparente reacción de defensa. Los organismos endófitos no activan señales de resistencia y pueden colonizar células en la parte más interior de los tejidos vegetales [63]. Los organismos benéficos son tolerados hasta cierto punto en los tejidos vegetales, pero vuelven a activar la resistencia de la planta una vez que han alcanzado ciertas capas de la corteza. Este tipo de resistencia se llama a resistencia sistémica inducida (RSI) [64].

Coordinar los eventos de reconocimiento y defensa por parte de una planta durante la interacción con la diversidad de microorganismos presentes en el suelo es una tarea compleja que involucra el manejo de una gran cantidad de información y de energía [65], [66]. A lo interno de la planta este flujo se realiza mediante cascadas moleculares de proteínas o intermediarios metabólicos, que en algunos casos son todavía desconocidos y que teóricamente pueden moverse de forma intercelular y entre los diferentes órganos de la planta [67]. Además, existe un nivel de comunicación entre plantas, la cual se lleva a cabo con la ayuda de compuestos volátiles (VOCs) en algunos casos, y mediante la red de micorrizas del suelo en otros casos [68] [38].

## Crecimiento vegetal mediado por hongos del suelo

Existe una variedad de hongos que promueven el crecimiento vegetal mediante relaciones simbióticas en la raíz, donde el hongo le da a la planta acceso a recursos del suelo, como agua y nutrientes a los que las raíces no pueden llegar, o bien a modo de protección de la planta huésped del ataque de patógenos, o aumentando la adaptabilidad del hospedero a condiciones adversas [69], [70].

Dentro de estos hongos que promueven el crecimiento vegetal encontramos hongos micorrícicos y rizosféricos como *Trichoderma*, *Penicillium*, y *Fusarium* en *Taxuss baccata*, *Xylaria* en cítricos y canela, *Phomopsis* en *Allanmands cathartica* y *Plumeria*, *Botrytis* en *Ficus* sp., *Alternaria* sp. en pino y *Aspergillus* sp. en *Bauhinia*, entre otros [70], [71]. Así mismo, algunos géneros de hongos como *Gliocladium*, *Phoma*, *Phytophthora*, *Rhizoctonia*, *Talaromyces* mejoran el crecimiento en plantas como tomate, manzana, pera, zanahoria, pepino, entre otras [72].

Los hongos endófitos también han demostrado su capacidad para afectar el crecimiento del hospedero de manera positiva en su mayoría son ascomycetes, aunque se pueden encontrar representantes de basidiomicetes, zygomycetes y oomycetes [73]. Se ha reportado que *Phomopsis* sp. es capaz de secretar compuestos orgánicos volátiles con capacidad antifúngica como benceno, etanol, 2-propano y un monoterpene conocido como sabineno; compuestos similares han sido detectados en el hongo endófito *Penicillium decumbens*. Además de las capacidades antimicrobianas, muchos de los compuestos volátiles también presentan efectos benéficos sobre el crecimiento vegetal [71].

Los compuestos promotores del crecimiento vegetal producidos por hongos son fitohormonas como el ácido indolacético, ácido giberélico, el jasmonato, citoquininas, el ácido salicílico y una variedad de metabolitos secundarios y vitaminas. Estas biomoléculas son capaces de brindar una mayor capacidad de adaptación a las condiciones adversas, como el caso del hongo *Epichloë bromicola*, que es capaz de aumentar la tolerancia de la cebada silvestre al estrés salino [74].

Algunos otros hongos simbiotes, como es el caso de *Aspergillus niger*, *Trichoderma harzianum* y *Penicillium chrysogenum*, además de proteger la raíz del ataque de patógenos, también han demostrado promover la transferencia y captación de amonio en plantas de maíz, y son capaces de aumentar el largo y peso de las raíces [74]. Casos similares se han reportado en otros cultivos como en Chile con el hongo *Xylaria regalis*, que incrementa la absorción de nitrógeno y la síntesis de clorofila [74]. También se ha descrito un aumento en la solubilización y absorción de fósforo, hierro di y trivalente, potasio, calcio, zinc, entre otros [74].

Los hongos fitopatógenos también pueden producir fitohormonas [75]. Una de las estrategias para facilitar la penetración de tejidos por parte de estos hongos es promover el crecimiento celular de forma localizada o en órganos completos para encontrar espacios donde la penetración sea más sencilla [76]. Mediante estas estrategias, el fitopatógeno puede lograr el adelgazamiento de paredes celulares o su desprendimiento, el aumento del volumen celular, el ensanchamiento de espacios intercelulares y aberturas entre capas de células, o la inactivación de señales de defensa [77], [78]. Además, al incrementar el tamaño de órganos infectados, estos organismos pueden tener mayor espacio para su reproducción y mayor oportunidad de diseminación o sobrevivencia.

Ya sea en relaciones simbióticas o patogénicas, los hongos del suelo son capaces de imitar la producción de compuestos que estimulan el crecimiento vegetal, y son los procesos de coevolución y sobrevivencia quienes dictan el resultado de la interacción entre ambos organismos en un ecosistema particular.

## Conclusiones y Perspectivas

Las evidencias actuales señalan que las interacciones de las plantas y los hongos son muy variadas y muchas de sus causas y efectos son totalmente desconocidos, lo que abre grandes oportunidades de investigación básica y aplicada.

El estudio del diálogo entre estos dos reinos biológicos está en pleno auge y, aunque tiene grandes vacíos de conocimientos, ofrece enormes oportunidades, sobre todo en el sector agrícola de producción de alimentos. La idea de dirigir el crecimiento y la productividad vegetal a través de señales moleculares iniciadas por los hongos del suelo es apasionante y prometedora.

El Laboratorio de Biocontrol del Centro de Investigación en Biotecnología del Instituto Tecnológico de Costa Rica tiene más de una década estudiando el diálogo molecular entre hongos y plantas, enfocado en las relaciones que se establecen en los agroecosistemas tropicales. Se ha puesto particular énfasis en dos áreas de trabajo: la resistencia sistémica promovida por hongos antagonistas, y los efectos de las micorrizas arbusculares en cultivos de exportación.

En el primer caso, se han buscado evidencias para relacionar el crecimiento, la defensa y la productividad con la inducción de resistencia sistémica vegetal de parte de hongos que han sido considerados antagonistas de fitopatógenos. Particularmente, se ha analizado la respuesta en el cultivo de cebolla y ajo a los patógenos *Setophoma terrestris*, *Fusarium oxysporum* y *Stromatinia cepivora* mediada por hongos del género *Trichoderma*. Los resultados han mostrado evidencias de estimulación de resistencia sistémica inducida (RSI) y resistencia mediada por ácido salicílico (SA-dependent), no así de resistencia sistémica adquirida (SAR), así como incrementos sensibles en la productividad al final de la estimulación [79], [80].

En cuanto a los efectos de las micorrizas arbusculares, se están buscando evidencias de la transferencia de señales entre plantas separadas, pero conectadas a través de redes de micorrizas previamente caracterizadas y clasificadas, usando los modelos del café y la piña como cultivos de interés en el Trópico. Con esto, se busca optimizar la elaboración de inoculantes de media y alta tecnología, cuyo uso pueda aportar en los esquemas de fertilización de estos cultivos y reducir la dependencia de fertilizantes sintéticos.

El estudio de la composición de las comunidades de microorganismos del suelo y del filoplano son elementos clave para avanzar en la comprensión del diálogo molecular y sus efectos fisiológicos en las plantas. Las técnicas de biología sintética y herramientas como CRISPR-Cas permitirán a muy corto plazo, incorporar los beneficios de la comunicación hongo-planta, dentro de sistemas agrícolas altamente eficientes.

La posibilidad de descifrar e imitar la comunicación que se da entre los organismos del suelo y las plantas, sumado a las nuevas herramientas de trabajo molecular (metagenómica, proteómica y transcriptómica), y con las potentes herramientas de análisis de datos, permitirá el desarrollo de insumos y tecnologías biológicas que colaboren con la sostenibilidad alimentaria y ambiental.

## Referencias

- [1] K. Adhikari y A. E. Hartemink, «Linking soils to ecosystem services — A global review», *Geoderma*, vol. 262, pp. 101-111, ene. 2016, doi: 10.1016/j.geoderma.2015.08.009.
- [2] L. Philippot, C. Chenu, A. Kappler, M. C. Rillig, y N. Fierer, «The interplay between microbial communities and soil properties», *Nat. Rev. Microbiol.*, vol. 22, n.º 4, pp. 226-239, abr. 2024, doi: 10.1038/s41579-023-00980-5.
- [3] P. Hinsinger, A. G. Bengough, D. Vetterlein, y I. M. Young, «Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance», *Plant Soil*, vol. 321, n.º 1, pp. 117-152, ago. 2009, doi: 10.1007/s11104-008-9885-9.

- [4] R. L. Berendsen, C. M. J. Pieterse, y P. A. H. M. Bakker, «The rhizosphere microbiome and plant health», *Trends Plant Sci.*, vol. 17, n.º 8, pp. 478-486, ago. 2012, doi: 10.1016/j.tplants.2012.04.001.
- [5] D. L. Jones y P. Hinsinger, «The rhizosphere: complex by design», *Plant Soil*, vol. 312, n.º 1, pp. 1-6, nov. 2008, doi: 10.1007/s11104-008-9774-2.
- [6] R. J. Rodriguez, J. F. White Jr, A. E. Arnold, y R. S. Redman, «Fungal endophytes: diversity and functional roles», *New Phytol.*, vol. 182, n.º 2, pp. 314-330, 2009, doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x.
- [7] R. Grabka *et al.*, «Fungal Endophytes and Their Role in Agricultural Plant Protection against Pests and Pathogens», *Plants*, vol. 11, n.º 3, Art. n.º 3, ene. 2022, doi: 10.3390/plants11030384.
- [8] M. Saleem, M. Arshad, S. Hussain, y A. S. Bhatti, «Perspective of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) containing ACC deaminase in stress agriculture», *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.*, vol. 34, n.º 10, pp. 635-648, oct. 2007, doi: 10.1007/s10295-007-0240-6.
- [9] M. Shores, G. E. Harman, y F. Mastouri, «Induced Systemic Resistance and Plant Responses to Fungal Biocontrol Agents», *Annu. Rev. Phytopathol.*, vol. 48, n.º Volume 48, 2010, pp. 21-43, sep. 2010, doi: 10.1146/annurev-phyto-073009-114450.
- [10] E. Martinez-Klimova, K. Rodríguez-Peña, y S. Sánchez, «Endophytes as sources of antibiotics», *Biochem. Pharmacol.*, vol. 134, pp. 1-17, jun. 2017, doi: 10.1016/j.bcp.2016.10.010.
- [11] F. Wang, L. Zhang, J. Zhou, Z. Rengel, T. S. George, y G. Feng, «Exploring the secrets of hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi: processes and ecological functions», *Plant Soil*, vol. 481, n.º 1, pp. 1-22, dic. 2022, doi: 10.1007/s11104-022-05621-z.
- [12] M. Faghinihnia, J. Jansa, L. J. Halverson, y P. L. Staddon, «Hyphosphere microbiome of arbuscular mycorrhizal fungi: a realm of unknowns», *Biol. Fertil. Soils*, vol. 59, n.º 1, pp. 17-34, ene. 2023, doi: 10.1007/s00374-022-01683-4.
- [13] L. Wang, T. S. George, y G. Feng, «Concepts and consequences of the hyphosphere core microbiome for arbuscular mycorrhizal fungal fitness and function», *New Phytol.*, vol. n/a, n.º n/a, doi: 10.1111/nph.19396.
- [14] A. L. Castro-Delgado *et al.*, «Wood Wide Web: communication through the mycorrhizal network», *Rev. Tecnol. En Marcha*, vol. 33, n.º 4, pp. 114-125, dic. 2020, doi: 10.18845/tm.v33i4.4601.
- [15] E. Barrios, «Soil biota, ecosystem services and land productivity», *Ecol. Econ.*, vol. 64, n.º 2, pp. 269-285, dic. 2007, doi: 10.1016/j.ecolecon.2007.03.004.
- [16] M. Delgado-Baquerizo, J. Grinyer, P. B. Reich, y B. K. Singh, «Relative importance of soil properties and microbial community for soil functionality: insights from a microbial swap experiment», *Funct. Ecol.*, vol. 30, n.º 11, pp. 1862-1873, 2016, doi: 10.1111/1365-2435.12674.
- [17] L. C. Dincă, P. Grenni, C. Onet, y A. Onet, «Fertilization and Soil Microbial Community: A Review», *Appl. Sci.*, vol. 12, n.º 3, Art. n.º 3, ene. 2022, doi: 10.3390/app12031198.
- [18] S. Sharma *et al.*, «Multitrophic Reciprocity of AMF with Plants and Other Soil Microbes in Relation to Biotic Stress», en *Microbial Symbionts and Plant Health: Trends and Applications for Changing Climate*, P. Mathur, R. Kapoor, y S. Roy, Eds., Singapore: Springer Nature, 2023, pp. 329-366. doi: 10.1007/978-981-99-0030-5\_13.
- [19] F. A. Dijkstra, B. Zhu, y W. Cheng, «Root effects on soil organic carbon: a double-edged sword», *New Phytol.*, vol. 230, n.º 1, pp. 60-65, 2021, doi: 10.1111/nph.17082.
- [20] D. Wipf, F. Krajinski, D. van Tuinen, G. Recorbet, y P.-E. Courty, «Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks», *New Phytol.*, vol. 223, n.º 3, pp. 1127-1142, 2019, doi: 10.1111/nph.15775.
- [21] E. Blagodatskaya y Y. Kuzyakov, «Active microorganisms in soil: Critical review of estimation criteria and approaches», *Soil Biol. Biochem.*, vol. 67, pp. 192-211, dic. 2013, doi: 10.1016/j.soilbio.2013.08.024.
- [22] J. Hao *et al.*, «The Effects of Soil Depth on the Structure of Microbial Communities in Agricultural Soils in Iowa (United States)», *Appl. Environ. Microbiol.*, vol. 87, n.º 4, pp. e02673-20, ene. 2021, doi: 10.1128/AEM.02673-20.
- [23] M.-C. Leewis *et al.*, «The influence of soil development on the depth distribution and structure of soil microbial communities», *Soil Biol. Biochem.*, vol. 174, p. 108808, nov. 2022, doi: 10.1016/j.soilbio.2022.108808.
- [24] E. Rolli, L. Vergani, E. Ghitti, G. Patania, F. Mapelli, y S. Borin, «'Cry-for-help' in contaminated soil: a dialogue among plants and soil microbiome to survive in hostile conditions», *Environ. Microbiol.*, vol. 23, n.º 10, pp. 5690-5703, 2021, doi: 10.1111/1462-2920.15647.
- [25] P. Nannipieri, «Soil Is Still an Unknown Biological System», *Appl. Sci.*, vol. 10, n.º 11, Art. n.º 11, ene. 2020, doi: 10.3390/app10113717.



- [26] A. Trewavas, «The foundations of plant intelligence», *Interface Focus*, vol. 7, n.º 3, p. 20160098, abr. 2017, doi: 10.1098/rsfs.2016.0098.
- [27] S. Mancuso, *The Revolutionary Genius of Plants: A New Understanding of Plant Intelligence and Behavior*. Simon and Schuster, 2018.
- [28] F. Cvrčková, H. Lipavská, y V. Žárský, «Plant intelligence: Why, why not or where?», *Plant Signal. Behav.*, vol. 4, n.º 5, pp. 394-399, may 2009, doi: 10.4161/psb.4.5.8276.
- [29] N. P. Money, «Hyphal and mycelial consciousness: the concept of the fungal mind», *Fungal Biol.*, vol. 125, n.º 4, pp. 257-259, abr. 2021, doi: 10.1016/j.funbio.2021.02.001.
- [30] P. Lyon, «The cognitive cell: bacterial behavior reconsidered», *Front. Microbiol.*, vol. 6, abr. 2015, doi: 10.3389/fmicb.2015.00264.
- [31] A. Trewavas, *Plant Behaviour and Intelligence*. OUP Oxford, 2014.
- [32] J. Gao, B. Barzel, y A.-L. Barabási, «Universal resilience patterns in complex networks», *Nature*, vol. 530, n.º 7590, pp. 307-312, feb. 2016, doi: 10.1038/nature16948.
- [33] A. Adamatzky, J. Vallverdu, A. Gandia, A. Chiolerio, O. Castro, y G. Dodig-Crnkovic, «Fungal States of Minds». bioRxiv, p. 2022.04.03.486900, 3 de abril de 2022. doi: 10.1101/2022.04.03.486900.
- [34] A. Adamatzky, J. Vallverdu, A. Gandia, A. Chiolerio, O. Castro, y G. Dodig-Crnkovic, «Fungal Minds», en *Fungal Machines: Sensing and Computing with Fungi*, A. Adamatzky, Ed., Cham: Springer Nature Switzerland, 2023, pp. 409-422. doi: 10.1007/978-3-031-38336-6\_26.
- [35] M. D. Fricker, L. L. M. Heaton, N. S. Jones, y L. Boddy, «The Mycelium as a Network», en *The Fungal Kingdom*, John Wiley & Sons, Ltd, 2017, pp. 335-367. doi: 10.1128/9781555819583.ch15.
- [36] J. Vallverdú *et al.*, «Slime mould: The fundamental mechanisms of biological cognition», *Biosystems*, vol. 165, pp. 57-70, mar. 2018, doi: 10.1016/j.biosystems.2017.12.011.
- [37] Y. Fukasawa, M. Savoury, y L. Boddy, «Ecological memory and relocation decisions in fungal mycelial networks: responses to quantity and location of new resources», *ISME J.*, vol. 14, n.º 2, pp. 380-388, feb. 2020, doi: 10.1038/s41396-019-0536-3.
- [38] G. Boyno y S. Demir, «Plant-mycorrhiza communication and mycorrhizae in inter-plant communication», *Symbiosis*, vol. 86, n.º 2, pp. 155-168, mar. 2022, doi: 10.1007/s13199-022-00837-0.
- [39] M. Saritha, P. Kumar, N. R. Panwar, y U. Burman, «Intelligent plant-microbe interactions», *Arch. Agron. Soil Sci.*, vol. 68, n.º 7, pp. 1002-1018, jun. 2022, doi: 10.1080/03650340.2020.1870677.
- [40] J. Ge, D. Li, J. Ding, X. Xiao, y Y. Liang, «Microbial coexistence in the rhizosphere and the promotion of plant stress resistance: A review», *Environ. Res.*, vol. 222, p. 115298, abr. 2023, doi: 10.1016/j.envres.2023.115298.
- [41] C. Pellegrin, F. Martin, y C. Veneault-Fourrey, «Molecular Signalling During the Ectomycorrhizal Symbiosis», en *Biology of the Fungal Cell*, D. Hoffmeister y M. Gressler, Eds., Cham: Springer International Publishing, 2019, pp. 95-109. doi: 10.1007/978-3-030-05448-9\_6.
- [42] S. W. Simard, «Mycorrhizal Networks Facilitate Tree Communication, Learning, and Memory», en *Memory and Learning in Plants*, F. Baluska, M. Gagliano, y G. Witzany, Eds., Cham: Springer International Publishing, 2018, pp. 191-213. doi: 10.1007/978-3-319-75596-0\_10.
- [43] A. Sportes *et al.*, «A historical perspective on mycorrhizal mutualism emphasizing arbuscular mycorrhizas and their emerging challenges», *Mycorrhiza*, vol. 31, n.º 6, pp. 637-653, nov. 2021, doi: 10.1007/s00572-021-01053-2.
- [44] G. Boyno y S. Demir, «Plant-mycorrhiza communication and mycorrhizae in inter-plant communication», *Symbiosis*, vol. 86, n.º 2, pp. 155-168, mar. 2022, doi: 10.1007/s13199-022-00837-0.
- [45] A. F. Figueiredo, J. Boy, y G. Guggenberger, «Common Mycorrhizae Network: A Review of the Theories and Mechanisms Behind Underground Interactions», *Front. Fungal Biol.*, vol. 2, 2021, Accedido: 11 de mayo de 2022. [En línea]. Disponible en: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/ffunb.2021.735299>
- [46] T. Ho-Plágaro y J. M. García, «Molecular Regulation of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis», *Int. J. Mol. Sci.*, vol. 23, n.º 11, Art. n.º 11, ene. 2022, doi: 10.3390/ijms23115960.
- [47] J. Choi *et al.*, «The negative regulator SMAX1 controls mycorrhizal symbiosis and strigolactone biosynthesis in rice», *Nat. Commun.*, vol. 11, n.º 2114, Art. n.º 1, abr. 2020, doi: 10.1038/s41467-020-16021-1.
- [48] C. Ding *et al.*, «Cadmium transfer between maize and soybean plants via common mycorrhizal networks», *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, vol. 232, n.º 113273, pp. 1-8, mar. 2022, doi: 10.1016/j.ecoenv.2022.113273.

- [49] N. Boutafa, «Interplant communication: The role of mycorrhizal networks concerning underground interactions», Degree Thesis, Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, Francia, 2019. Accedido: 9 de mayo de 2023. [En línea]. Disponible en: [http://memoires.scd.univ-tours.fr/EPU\\_DA/LOCAL/2019PFE\\_Nina\\_Boutafa.pdf](http://memoires.scd.univ-tours.fr/EPU_DA/LOCAL/2019PFE_Nina_Boutafa.pdf)
- [50] L. O. Marmolejo, M. N. Thompson, y A. M. Helms, «Defense Suppression through Interplant Communication Depends on the Attacking Herbivore Species», *J. Chem. Ecol.*, vol. 47, n.º 12, pp. 1049-1061, 2021, doi: 10.1007/s10886-021-01314-6.
- [51] G. Santoyo, E. Gamalero, y B. R. Glick, «Mycorrhizal-Bacterial Amelioration of Plant Abiotic and Biotic Stress», *Front. Sustain. Food Syst.*, vol. 5, pp. 1-18, 2021.
- [52] J. Shi, X. Wang, y E. Wang, «Mycorrhizal Symbiosis in Plant Growth and Stress Adaptation: From Genes to Ecosystems», *Annu. Rev. Plant Biol.*, vol. 74, n.º 1, pp. 569-613, 2023, doi: 10.1146/annurev-arplant-061722-090342.
- [53] L. Hao *et al.*, «Arbuscular mycorrhizal fungi alter microbiome structure of rhizosphere soil to enhance maize tolerance to La», *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, vol. 212, pp. 1-9, abr. 2021, doi: 10.1016/j.ecoenv.2021.111996.
- [54] R. Kalamulla *et al.*, «Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Sustainable Agriculture», *Sustainability*, vol. 14, n.º 19, Art. n.º 19, ene. 2022, doi: 10.3390/su141912250.
- [55] J. Kaur, J. Chavana, P. Soti, A. Racelis, y R. Kariyat, «Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) influences growth and insect community dynamics in Sorghum-sudangrass (*Sorghum x drummondii*)», *Arthropod-Plant Interact.*, vol. 14, n.º 3, pp. 301-315, jun. 2020, doi: 10.1007/s11829-020-09747-8.
- [56] O. A. Lastovetsky *et al.*, «Molecular Dialogues between Early Divergent Fungi and Bacteria in an Antagonism versus a Mutualism», *mBio*, vol. 11, n.º 5, pp. 1-19, sep. 2020, doi: 10.1128/mBio.02088-20.
- [57] E. Kombrink y E. Schmelzer, «The Hypersensitive Response and its Role in Local and Systemic Disease Resistance», *Eur. J. Plant Pathol.*, vol. 107, n.º 1, pp. 69-78, ene. 2001, doi: 10.1023/A:1008736629717.
- [58] J. E. Vanderplank, *Disease Resistance in Plants*. Elsevier, 2012.
- [59] C. M. J. Pieterse, C. Zamioudis, R. L. Berendsen, D. M. Weller, S. C. M. V. Wees, y P. A. H. M. Bakker, «Induced Systemic Resistance by Beneficial Microbes», *Annu. Rev. Phytopathol.*, vol. 52, n.º Volume 52, 2014, pp. 347-375, ago. 2014, doi: 10.1146/annurev-phyto-082712-102340.
- [60] Z. M. Patel, R. Mahapatra, y S. S. M. Jampala, «Chapter 11 - Role of fungal elicitors in plant defense mechanism», en *Molecular Aspects of Plant Beneficial Microbes in Agriculture*, V. Sharma, R. Salwan, y L. K. T. Al-Ani, Eds., Academic Press, 2020, pp. 143-158. doi: 10.1016/B978-0-12-818469-1.00012-2.
- [61] R. Maor y K. Shirasu, «The arms race continues: battle strategies between plants and fungal pathogens», *Curr. Opin. Microbiol.*, vol. 8, n.º 4, pp. 399-404, ago. 2005, doi: 10.1016/j.mib.2005.06.008.
- [62] Z. Q. Fu y X. Dong, «Systemic Acquired Resistance: Turning Local Infection into Global Defense», *Annu. Rev. Plant Biol.*, vol. 64, n.º Volume 64, 2013, pp. 839-863, abr. 2013, doi: 10.1146/annurev-arplant-042811-105606.
- [63] D. C. Fontana *et al.*, «Endophytic Fungi: Biological Control and Induced Resistance to Phytopathogens and Abiotic Stresses», *Pathogens*, vol. 10, n.º 5, Art. n.º 5, may 2021, doi: 10.3390/pathogens10050570.
- [64] Y. Yu, Y. Gui, Z. Li, C. Jiang, J. Guo, y D. Niu, «Induced Systemic Resistance for Improving Plant Immunity by Beneficial Microbes», *Plants*, vol. 11, n.º 3, Art. n.º 3, ene. 2022, doi: 10.3390/plants11030386.
- [65] I. A. Vos, L. Moritz, C. M. J. Pieterse, y S. C. M. Van Wees, «Impact of hormonal crosstalk on plant resistance and fitness under multi-attacker conditions», *Front. Plant Sci.*, vol. 6, ago. 2015, doi: 10.3389/fpls.2015.00639.
- [66] R. Hermosa, M. B. Rubio, R. E. Cardoza, C. Nicolás, E. Monte, y S. Gutiérrez, «The contribution of Trichoderma to balancing the costs of plant growth and defense», *Int. Microbiol. Off. J. Span. Soc. Microbiol.*, vol. 16, n.º 2, pp. 69-80, jun. 2013, doi: 10.2436/20.1501.01.181.
- [67] N. Aerts, M. Pereira Mendes, y S. C. M. Van Wees, «Multiple levels of crosstalk in hormone networks regulating plant defense», *Plant J.*, vol. 105, n.º 2, pp. 489-504, 2021, doi: 10.1111/tj.15124.
- [68] V. Ninkovic, D. Markovic, y M. Rensing, «Plant volatiles as cues and signals in plant communication», *Plant Cell Environ.*, vol. 44, n.º 4, pp. 1030-1043, 2021, doi: 10.1111/pce.13910.
- [69] E. E. Quiñones-Aguilar, G. Rincón-Enríquez, L. López-Pérez, E. E. Quiñones-Aguilar, G. Rincón-Enríquez, y L. López-Pérez, «Hongos micorrízicos nativos como promotores de crecimiento en plantas de guayaba (*Psidium guajava* L.)», *Terra Latinoam.*, vol. 38, n.º 3, pp. 541-554, sep. 2020, doi: 10.28940/terra.v38i3.646.
- [70] C. J. U. Farro, M. A. G. Guerrero, C. R. C. Farfán, C. W. A. Sánchez, y G. E. Z. Valdera, «Hongos rizosféricos de *Echinopsis pachanoi* "San Pedro hembra" y su potencial como promotores de crecimiento en *Zea mays* L. bajo estrés salino», *UCV Hacer*, vol. 10, n.º 2, Art. n.º 2, jun. 2021, doi: 10.18050/RevUCVHACER.v10n2a2.



- [71] A. E. Fadiji y O. O. Babalola, «Exploring the potentialities of beneficial endophytes for improved plant growth», *Saudi J. Biol. Sci.*, vol. 27, n.º 12, pp. 3622-3633, dic. 2020, doi: 10.1016/j.sjbs.2020.08.002.
- [72] A. A. Adedayo y O. O. Babalola, «Fungi That Promote Plant Growth in the Rhizosphere Boost Crop Growth», *J. Fungi*, vol. 9, n.º 2, p. 239, feb. 2023, doi: 10.3390/jof9020239.
- [73] S. Gupta, P. Chaturvedi, y M. Kulkarni, «A critical review on exploiting the pharmaceutical potential of plant endophytic fungi», *Biotechnol. Adv.*, vol. 39, p. 107462, mar. 2020, doi: 10.1016/j.biotechadv.2019.107462.
- [74] J. Poveda, D. Eugui, P. Abril-Urías, y P. Velasco, «Endophytic fungi as direct plant growth promoters for sustainable agricultural production», *Symbiosis*, vol. 85, n.º 1, pp. 1-19, sep. 2021, doi: 10.1007/s13199-021-00789-x.
- [75] X. Han y R. Kahmann, «Manipulation of Phytohormone Pathways by Effectors of Filamentous Plant Pathogens», *Front. Plant Sci.*, vol. 10, jun. 2019, doi: 10.3389/fpls.2019.00822.
- [76] E. Chanclud y J.-B. Morel, «Plant hormones: a fungal point of view», *Mol. Plant Pathol.*, vol. 17, n.º 8, pp. 1289-1297, 2016, doi: 10.1111/mpp.12393.
- [77] M. A. López, G. Bannenberg, y C. Castresana, «Controlling hormone signaling is a plant and pathogen challenge for growth and survival», *Curr. Opin. Plant Biol.*, vol. 11, n.º 4, pp. 420-427, ago. 2008, doi: 10.1016/j.pbi.2008.05.002.
- [78] R. N. Patkar y N. I. Naqvi, «Fungal manipulation of hormone-regulated plant defense», *PLOS Pathog.*, vol. 13, n.º 6, p. e1006334, jun. 2017, doi: 10.1371/journal.ppat.1006334.
- [79] L. A.-M. And y W. Rivera-Méndez, «Molecular Identification of *Trichoderma* spp. in Garlic and Onion Fields and *In Vitro* Antagonism Trials on *Sclerotium cepivorum*», *Rev. Bras. Ciênc. Solo*, vol. 40, p. e0150454, abr. 2016, doi: 10.1590/18069657rbc20150454.
- [80] W. Rivera-Méndez, M. Obregón, M. E. Morán-Diez, R. Hermosa, y E. Monte, «*Trichoderma asperellum* biocontrol activity and induction of systemic defenses against *Sclerotium cepivorum* in onion plants under tropical climate conditions», *Biological Control*, vol. 141, p. 104145, feb. 2020, doi: 10.1016/j.biocontrol.2019.104145.