



Un acercamiento al mundo de las Ectomicorrizas

An approaching to Ectomycorrhizae world

 Eduardo J. Pérez Ortega*

Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), carretera San José-Tapaste, km 3½, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32700

RESUMEN: Las ectomicorrizas generalmente se consideran la asociación simbiótica más avanzada entre plantas superiores y hongos porque, aunque involucran solo alrededor del 3% de las plantas con semillas, todas estas son especies leñosas, árboles y arbustos, incluida la mayoría de los árboles forestales. Por lo tanto, la asociación ectomicorrízica es importante a nivel mundial debido a la gran área cubierta por estas plantas y debido a su valor económico como fuente de madera. En la presente revisión se hace referencia a las características de la asociación, teniendo en cuenta la morfología de la simbiosis, los mecanismos empleados para establecer la asociación y como influencia en la nutrición de las plantas.

Palabras clave: transporte de nutrientes, fósforo, nitrógeno.

ABSTRACT: Ectomycorrhizae are generally considered the most advanced symbiotic association between higher plants and fungi, because although they involve only 3 % of seed plants, all plants species are woody species; trees and shrubs, including most fruit trees. Therefore the ectomycorrhizal association is important worldwide due to the large area covered by plants and due to its economic value as source of wood. In this review, references are made to the characteristics of the association, taking into account the morphology of the symbiosis, the mechanisms used to establish the association and how they influence plant nutrition.

Key words: functioning, nitrogen, phosphorus transport.

INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrícicos se encuentran ampliamente extendidos por la mayoría de los hábitats terrestres y forman una asociación simbiótica mutualista con más del 80% de las especies de plantas (1). Existen dos tipos de micorrizas en función de la relación que establecen las hifas con las células de las raíces de las plantas: las endomicorrizas, que forman sus asociaciones dentro de las células de la raíz de la planta hospedera y las ectomicorrizas, que se asocian externamente (2).

Las micorrizas arbusculares se asocian con el 80 % de las plantas, mientras que las ectomicorrizas (EcM) lo hacen

con alrededor del 2 % de las especies de plantas vasculares. Generalmente, en plantas leñosas, incluidas especies de los géneros *Betula*, *Dipterocarpus*, *Myrtus*, *Fagus*, *Salix* y *Pinus* También, especies del género *Quercus*, como los encinos y *Rosa* (2). Sin embargo, debido a los procesos de degradación antrópica que sufren los sistemas boscosos del planeta (3), que conlleva a la disminución de la biodiversidad y por tanto a la disminución de los servicios que estos proveen (4, 5), estas asociaciones han cobrado vital importancia. En los bosques tropicales y templados, la mayoría de las especies de plantas maderables son simbiotes obligados de las ectomicorrizas, las cuales proveen nutrimentos y agua a cambio del carbono fijado fotosintéticamente (6).

*Autor para correspondencia. eddy malo@gmail.com

Recibido: 14/08/2023

Aceptado: 11/06/2024

Conflicto de intereses: El autor declara no tener conflicto de intereses

Contribución de los autores: Conceptualización, Investigación, Escritura del borrador inicial, escritura, edición final y curación de datos- Eduardo J Pérez Ortega.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial (CC BY-NC 4.0). <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



DESARROLLO

La deforestación es uno de los grandes retos que enfrenta la tierra con impactos que pueden ir desde la destrucción del hábitat de diferentes animales y plantas, limitar la diversidad genética por el aislamiento de poblaciones y hacer difíciles a algunas especies sobrevivir y reproducirse. La deforestación libera cantidades de carbono a la atmósfera que contribuyen al calentamiento global, cambiando los patrones climáticos, lo que impacta directamente en la agricultura y las fuentes de agua. Los bosques juegan un papel importante en el ciclo de la regulación del agua y la temperatura del planeta, así que el mantenimiento de la salud de los bosques permitiría una mejora en las condiciones de vida. Los proyectos de reforestación son esenciales para combatir el cambio climático y preservar la biodiversidad. En estos proyectos el uso de Ectomicorrizas cobra una vital importancia dado que estos microorganismos tienen una función importante en aliviar los estreses bióticos y abióticos de las plantas. En esta revisión proponemos acercarnos al mundo de las ectomicorrizas y conocer las ventajas que le brindan a sus plantas hospederas.

Evolución

En el Devónico, hace unos 380 millones de años apareció la lignina, lo que permitió que algunas especies de plantas alcanzaran grandes dimensiones (7). Al descomponerse, los tejidos de estas plantas proveyeron de grandes cantidades de desechos de madera. Casi al mismo tiempo, los hongos basidiomicetos y ascomicetos, que podían descomponer la lignina, se diferencian de los glomeromicetos, que ya formaban las micorrizas arbusculares, según análisis taxonómico de las líneas de EcM. Sin embargo, en al menos cinco ocasiones, las EcM evolucionaron de ancestros no micorrícicos o micorrícicos facultativos (*Coccoloba*, *Persicaria vivipara*, *Gymnopodium* y *Pisonieae* dentro de los *Caryophyllales* y *Kobresia* dentro de los *Poales*) (8). Este planteamiento entra en contradicción con lo planteado por Maherali *et al.*, (9) quienes sugieren que solo las MA pueden ser los ancestros de las EcM, no obstante, este último autor excluye a los grupos mencionados entre paréntesis (8).

En cualquier caso, las especies de plantas que evolucionaron para formar simbiosis con estos hongos, tenían la habilidad de colonizar sustratos desfavorables a las micorrizas arbusculares, es decir sustratos ricos en fenoles y taninos, lo que les permitió la acumulación de materia orgánica preservando esta asociación (10).

Características de las EcM

Como su nombre lo indica, la simbiosis ectomicorrízica no implica el ingreso del micelio dentro de las células de la raíz de la planta. Las hifas del hongo envuelven la raíz de la planta hospedera en un patrón de penetración intercelular, donde la hifa forma una red entre las células corticales llamada Red de Hartig (11, 12). Esta red

constituye el lugar de intercambio con la planta, que proporciona carbono orgánico, y el hongo, que proporciona diversos nutrimentos y agua (6). A diferencia de las hifas de los hongos micorrícicos, que son cenocíticos (citoplasma común a muchos núcleos, sin septos), las hifas de los hongos ectomicorrícicos son septadas.

Las raíces ectomicorrizadas son morfológicamente diferentes de las raíces no ectomicorrizadas. En primer lugar, la producción de pelos es inhibida (13) y la efectividad de estas estructuras es ampliamente superada por la del micelio. En segundo lugar, la corteza es hipertrófica, lo que aumenta el espacio disponible para la red de Hartig. En tercer lugar, las raíces se ramifican más y su crecimiento longitudinal es menor (14).

En las EcM, las hifas atacan las células epidérmicas de las raíces laterales emergentes. Esta hifa prolifera y se diferencia en una serie de capas de hifas para formar un tejido psudoparenquimatoso, que es el conocido como vaina o manto de Hartig. Esta estructura contiene canales de agua y aire que transportan los nutrientes a las células simbióticas y se desarrolla alrededor de las células corticales en las angiospermas y tanto en las corticales como en las epidérmicas en las gimnospermas (12).

El manto de Hartig (que resulta en un complejo laberinto de ramificación hifal y por tanto una gran área de superficie) forma una interfase eficiente para el transporte bidireccional de nutrimentos a través de las células que forman la superficie del hospedero (15, 16).

Especies de hongos involucrados

A pesar de que las micorrizas arbusculares son la forma más común de simbiosis micorrízica, el número de especies de hongos involucrados sigue siendo limitada (aproximadamente 200), en comparación con el número de especies de hongos ectomicorrícicos que ascienden, según algunos autores, a decenas de miles, distribuidos en unos pocos cientos de géneros (17-19).

La mayoría de las especies de hongos en las asociaciones ectomicorrízicas forman parte de la división de basidiomicetos, ascomicetos y algunos del género *Endogone* (*Mucoromycotina*) (20).

En contraste con los hongos arbusculares, que aún no han tenido éxito en el cultivo axénico, algunas especies de hongos ectomicorrícicos son fáciles de cultivar en tales condiciones. Este es particularmente el caso de *Boletus*, *Amanita* y *Laccaria*. Otros géneros, como *Tuber* (las trufas) y *Lactarius*, son más difíciles de cultivar, mientras que con otros se sigue sin poder conseguirlo (2).

Mecanismo de infección por las EcM

Se ha descrito un modelo por el cual los hongos EcM logran colonizar a las plantas hospederas. Este modelo contiene varias etapas.

Primero: la planta hospedera tiene un restringido set de genes que se inducen durante la fase de preinfección y durante la colonización del espacio apoplástico (21, 22).

Segundo: los hongos EcM pueden alterar el metabolismo de la raíz para que la hifa sea acomodada en esta, similar a lo que ha sido observado para la simbiosis MA (23, 24).

Antes del contacto físico, la hifa colonizadora altera el metabolismo de las auxinas endógenas, las moléculas señales de la raíz y las respuestas celulares de la planta colonizada, a través del uso de mecanismos que incluyen una variedad de moléculas difusibles (tales como auxinas de plantas y sesquiterpenos fúngicos) de forma tal que se producen más raíces, proveyendo al hongo una amplia área de colonización (25, 26, 27).

Tercero: se atenúa la función génica asociada con respuestas de defensa durante las primeras etapas de la invasión EcM, por la secreción de un efector fúngico denominado MiSSP. En el núcleo, MiSSP interactúa con el represor transcripcional JAZ 6 (JASMONATE ZIM DOMAIN) el cual es la clave reguladora de la vía de señalización del jasmonato. En el resto de la célula, cuando los niveles de jasmonato son bajos o están ausentes, JAZ6 inhibe la activación transcripcional de los genes responsables de la síntesis de ácido jasmónico, similar a lo que ocurre en la simbiosis MA con la proteína efectora Sp7, lo cual permite al hongo EcM colonizar la raíz mientras se "escapa" o subvierte la defensa de la planta (25, 28).

Estudios moleculares han mostrado que estas proteínas efectoras son secretadas en las células de la planta hospedera y se translocan al núcleo, donde suprimen la expresión de los genes de defensa por interactuar físicamente con sus proteínas blanco (29). Estos mecanismos de debilitación de las respuestas de defensa son cruciales para lograr la penetración hifal en los espacios apoplásticos (28, 30). Por otra parte, la planta hospedera responde, para desarrollar su interacción ectomicorrizica, secretando su propia proteína efectora y señales químicas, en respuesta a los efectores fúngicos (30).

Cuarto: los efectores del hongo, al regular las enzimas que degradan paredes como parte del sistema de defensa de la planta, modifican el contacto célula-célula para permitir el acomodo de las hifas del hongo en la raíz (31, 32).

Finalmente, una vez en el espacio apoplástico y seguido del establecimiento del transporte bidireccional de nutrientes con la planta hospedera, la hifa se protege continuamente de la detección de la defensa de la planta a través de proteínas de enmascaramiento (como las hidrofobinas (33)) o señuelos (MiSSPs) como tácticas de entretenimiento.

Funcionamiento de las EcM. Toma y transporte de nutrimentos

Transporte de nitrógeno (N)

Para suplementar los tejidos de las plantas con N, los EcM deben primero tomarlo de su ambiente circundante. Los hongos EcM codifican transportadores para la

adquisición de nitrato y amonio del suelo, así como un set de enzimas y transportadores para la utilización de fuentes de N orgánico (34-36).

El amonio es la fuente de nitrógeno inorgánico que toman preferentemente los EcM, dado que, como nitrato, se reduce inmediatamente a amonio y requiere más energía (37). AMT1 y AMT2 son transportadores de amonio que han sido bien caracterizados en varias especies de EcM, entre las que se encuentran *Hebeloma cylindrosporium* (38, 39), *Tuber borchii* (40) and *Amanita muscaria* (41). Homólogos de estos genes han sido identificados en otros hongos EcM a partir de estudios transcriptómicos (42, 43). Estos transportadores han sido caracterizados como de alta afinidad y su expresión está regulada en bajas concentraciones de amonio (39, 41).

También se han encontrado transportadores de nitrato tales como LbNRT2 en *Laccaria bicolor* (44) y HcNRT2 en *H. cylindrosporium* (45), y su regulación esta usualmente regida por la enzima nitrato reductasa que se requiere para su asimilación (46, 44) La toma de nitratos se deprime en presencia de amonio, pero no por la presencia de otras fuentes orgánicas de N, lo que permite la toma simultanea de fuentes orgánicas e inorgánicas (45, 44).

Estos hongos también secretan peptidasas para utilizar las proteínas del suelo y presentan transportadores para amino ácidos, oligopéptidos y dipéptidos (34, 47). La expresión de estos transportadores de N orgánico, así como la secreción de peptidasas, también se reduce en presencia de amonio, lo que indica preferencia fúngica por esta fuente (48, 47).

Una vez tomado el nitrógeno de suelo, se metaboliza, se almacena y se transporta a otras células del hongo (47). Una parte de este N es intercambiada con la planta. Para ello se requiere una alta coordinación entre la expresión y actividad de los transportadores del hongo y de la planta.

La mayoría de los estudios han demostrado que el intercambio entre los simbioses no es reciproco (49-52). La planta asigna al hongo C cuando este se produce en exceso, sin embargo, lo continúa transportando al hongo aun cuando se ve afectado el transporte de N del hongo a la planta (49). En este sentido, Näsholm *et al.* (53) encontraron que en las condiciones limitadas de N en un bosque boreal, las plantas podían incrementar la transferencia de C, pero no eran recompensadas con un aumento del transporte de N por parte del hongo.

Transporte de fósforo (P)

La mayor parte del P en los bosques se encuentra formando parte de complejos. La mayoría en forma de esteres de fosfato (54). Se considera que los EcM pueden adquirir este P como una molécula completa (55). La identificación de tres genes que codifican transportadores de glicerofosfoinositol, soportan esta teoría, sin embargo, no se ha podido demostrar la actividad de estos transportadores (56), para ello el fosfato debe ser liberado de este enlace por enzimas fosfatasa (57). Los fitatos es la forma en que se encuentra el P en la mayoría de los

ecosistemas incluyendo los bosques (58). Es la forma en que se almacena el P en las semillas (59) y se hidroliza durante la germinación por fitasas intracelulares para suministrar P a las plántulas, sin embargo, si este fitato no se hidroliza pasa a formar parte del contenido de P en el suelo. La eficiencia de los organismos en movilizar fitatos de la solución de suelo depende de su habilidad para producir fitasas (56).

La capacidad de los hongos EcM para liberar fitasas es aún un tema de investigación y hay contradicción en la literatura; algunos estudios han informado EcM con una alta habilidad para esto (60, 61), sin la habilidad (62) o muy baja (62, 63) en medios axénicos. La mayoría de los estudios han dejado claro que estos hongos mejoran la nutrición fosforada utilizando otras fuentes además de los fitatos (64, 65).

La adquisición de P por las EcM se realiza a través de transportadores de la membrana plasmática. El primer transportador de P de las EcM se identificó basándose en la homología de este transportador con los transportadores de P de levaduras (66). La mayoría de las EcM tienen de tres a cinco transportadores que pertenecen a la subfamilia *Pht1* (67; transportadores del tipo P/H+). Sin embargo, los transportadores codificados por el gen *TmPT3* se clasifican como P/Na+ transportadores (*Pht2*). Este último tipo de transportador ha sido identificado en la levadura *Saccharomyces cerevisiae* (68). Esto sugiere que la eficiencia en la toma de fósforo por la hifa externa de estos hongos está influenciada por el pH del medio circundante (56). De todos los transportadores de P identificados en EcM, HcPT1.1, HcPT2, y BePT se han caracterizado por su expresión heteróloga a los de levadura (69, 70).

Estos transportadores responden de forma diferente a las distintas concentraciones de P. *HcPT1.1* se expresa fuertemente cuando las concentraciones de P son muy bajas o existen solo trazas del elemento (66, 70), sin embargo, los niveles de transcritos de *HcPT2* son independientes de la concentración de P de la solución (69).

La interacción con los hongos micorrízicos está basada en la transferencia bidireccional de nutrientes. Dado que no hay una continuidad simplástica entre las hifas del hongo EcM y la raíz, el P debe moverse al espacio interfacial apoplástico antes de ser absorbido (71). Este transporte involucra el movimiento pasivo de P y C a través de las membranas del hongo y la planta respectivamente, al espacio interfacial y la absorción activa de nutrientes por ambos simbioses empleando una bomba protónica (H+/ATPasa) (72). El P se mueve dentro de las hifas para suplir las demandas de la planta (72) y se ha sugerido que este movimiento pasivo de P a través de las membranas fúngicas se asegura por mantener bajas concentraciones de P citosólico, como se ha sugerido para asociaciones MA, manteniendo un gradiente de P a expensas de la degradación de poli-P en el citosol y la toma eficiente a través de transportadores de la membrana plasmática (73, 74). Además, se ha encontrado que este flujo de P de la hifa puede verse afectado por la presencia en la zona de

intercambio de K+, Na+ y carbohidratos (75). De forma alternativa, la salida de P del hongo hacia el apoplasto puede emplear un mecanismo activo que involucra transportadores de P y cuya presencia y actividad se regula por la demanda del hospedero (76).

En contraste con la simbiosis MA, se conoce poco de los transportadores responsables de la adquisición del P por la planta hospedera (56). Sin embargo, se ha documentado la expresión y activación de genes *Pht1* que están involucrados en la adquisición de P por la planta (77, 78). Y, al igual que en la simbiosis MA, se ha observado que en la medida que el hongo EcM suple las necesidades de P de la planta, los transportadores de absorción activa de la solución de suelo de las raíces, comienzan a ser apagados como un mecanismo de economía celular (79).

Perspectivas del uso de las EcM

Hay evidencias de que el uso de estos hongos como herramientas para la reforestación podría ser efectiva (6). Las actividades antrópicas afectan negativamente la abundancia y riqueza de las comunidades EcM, debido a la erosión, cambios en el uso del suelo, introducción de químicos, el fuego y la invasión de plantas no nativas (6, 80, 81). La inoculación de estos microorganismos podría facilitar el establecimiento y crecimiento de especies de interés en ecosistemas degradados, a la vez que mejoran la calidad del suelo (82, 83). Los proyectos de reforestación y restauración de ecosistemas no siempre tienen éxito inminente, sin contar que en la mayoría de los casos son contextos dependientes (6). Hay un número bajo de estudios que usan las EcM para restaurar bosques boreales y tropicales, sin embargo, hay numerosos informes en la literatura de evidencias que al restaurar los microbiomas, a menudo se recuperan plantas que se consideraban pérdidas para esas comunidades (84), lo que abre una puerta para el uso potencial de estos hongos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Brundrett M, Tedersoo L. Evolutionary history of mycorrhizal symbiosis and global host plant diversity. *New Phytologist* 220: 1108–1115. 2018.
2. J. André Fortin, Christian Plenchette & Yves Piché, *Les mycorhizes, la nouvelle révolution verte*, Éditions MultiMondes, Éditions Quae, 2008, 131 Plantilla:Nb p.
3. DeFries, R. S., Rudel, T., Uriarte, M., and Hansen, M. Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nat. Geosci.* (2010). 3, 178–181. <http://doi.org/10.1038/ngeo756>
4. Chazdon, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320, 1458–1460, 2008). <http://doi.org/10.1126/science.1155365>
5. Aerts, R., and Honnay, O. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. *BMC Ecol.* 11:29. (2011). <http://doi.org/10.1186/1472-6785-11-29>
6. Policelli N, Horton TR, Hudon AT, Patterson TR and Bhatnagar JM. Back to Roots: The Role of Ectomycorrhizal Fungi in Boreal and Temperate Forest Restoration. *Front. For. Glob. Change* 3:97, (2020). <http://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00097>

7. B. Meyer-Berthaud, S.E. Scheckler y J. Wendt *Archaeopteris* es el primer árbol moderno conocido. *Nature* 446, (1999): 904-907.
8. Tedersoo L & Brundrett M. chapter 19: Evolution of ectomycorrhizal symbiosis in plants. *Ecol. Stu.* 230, 2017. 407-467. L. Tedersoo (ed.), *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*, Ecological Studies 230, DOI http://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3_19
9. Maherali H, Oberle B, Stevens PF, Cornwell WK, McGlenn DJ. Mutualism persistence and abandonment during the evolution of the mycorrhizal symbiosis. *Am Nat* (2016). 188:E113–E125.
10. B. Wang y Y.L. Qiu. Distribución filogenética y evolución de micorrizas en plantas terrestres. *Mycorrhiza* '16', (2006). 299-363. Available from: http://mycorrhiza.ag.utk.edu/reviews/rev_wang1.pdf
11. Strullu DG. Les mycorrhizes, Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1985.
12. Smith SE, Read DJ. Mycorrhizal symbiosis. Cambridge, UK: Academic Press, 2008.
13. Mika Tarkka Uwe Nehls, Rüdiger Hampp. Fisiología de la ectomicorriza (ECM). Progreso en Botánica, (2005). Vol 66, Parte 3, 247-276. doi http://doi.org/10.1007/3-540-27043-4_1110.1007/3-540-27043-4_11
14. Francis Martin, Annegret Kohler, Claude Murat, Claire Veneault-Fourrey and David S. Hibbett. Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 2016. 220: 1012–1030 doi: <http://doi.org/10.1111/nph.15076>
15. Finlay, R. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *J. Exp. Bot.* (2008). **59**, 1115–1126.
16. Peterson, R. L. & Massicotte, H. B. Exploring structural definitions of mycorrhizas, with emphasis on nutrient-exchange interfaces. *Can. J. Bot.* **82**, 1074–1088 (2004).
17. Tedersoo, L., May, T. W. & Smith, M. E. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* **20**, 217–263 (2010).
18. Matheny, P. B. & Hibbett, D. S. The relative ages of ectomycorrhizal mushrooms and their plant hosts estimated using Bayesian relaxed molecular clock analyses. *BMC Biol.* **7**, 13 (2009).
19. Skrede, I. *et al.* Evolutionary history of Serpulaceae (Basidiomycota): molecular phylogeny, historical biogeography and evidence for a single transition of nutritional mode. *BMC Evol. Biol.* **11**, 230 (2011).
20. Yamamoto K, Endo N, Degawa Y, Fukuda M, Yamada A. First detection of Endogone ectomycorrhizas in natural oak forests. *Mycorrhiza*, 2017. **27**: 295–301.
21. Duplessis, S., Courty, P. E., Tagu, D. & Martin, F. Transcript patterns associated with ectomycorrhiza development in *Eucalyptus globulus* and *Pisolithus microcarpus*. *New Phytol.* **165**, 599–611 (2005).
22. Larsen, P. E. *et al.* Multi-omics approach identifies molecular mechanisms of plant–fungus mycorrhizal interaction. *Front. Plant Sci.* **6**, 1061 (2016).
23. Luo, Z. B. *et al.* Upgrading root physiology for stress tolerance by ectomycorrhizas: insights from metabolite and transcriptional profiling into reprogramming for stress anticipation. *Plant Physiol.* **151**, 1902–1917 (2009).
24. Tschaplinski, T. J. *et al.* *Populus trichocarpa* and *Populus deltoides* exhibit different metabolomic responses to colonization by the symbiotic fungus *Laccaria bicolor*. *Mol. Plant Microbe Interact.* **27**, 546–556 (2014).
25. Plett, J. M. *et al.* Ethylene and jasmonic acid act as negative modulators during mutualistic symbiosis between *Laccaria bicolor* and *Populus* roots. *New Phytol.* **202**, 270–286 (2014).
26. Ditengou, F. A. *et al.* Volatile signalling by sesquiterpenes from ectomycorrhizal fungi reprogrammes root architecture. *Nat. Commun.* **6**, 6279 (2015).
27. Sukumar, P. *et al.* Involvement of auxin pathways in modulating root architecture during beneficial plant–microorganism interactions. *Plant Cell Environ.* **36**, 909–919 (2013).
28. Garcia, K., Delaux, P. M., Cope, K. R. & Ané, J. M. Molecular signals required for the establishment and maintenance of ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* **208**, 79–87 (2015).
29. Lo Presti, L. *et al.* Fungal effectors and plant susceptibility. *Annu. Rev. Plant Biol.* **66**, 513–545 (2015).
30. Plett, J. M. & Martin, F. Reconsidering mutualistic plant–fungal interactions through the lens of effector biology. *Curr. Opin. Plant Biol.* **26**, 45–50 (2015).
31. Plett, J. M. *et al.* The effector MiSSP7 of the mutualistic fungus *Laccaria bicolor* stabilizes the *Populus* JAZ6 protein and represses JA-responsive genes. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **111**, 8299 (2014).
32. Kohler, A. *et al.* Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nat. Genet.* **47**, 410–415 (2015).
33. Veneault-Fourrey, C. *et al.* Genomic and transcriptomic analysis of *Laccaria bicolor* CAZome reveals insights into polysaccharides remodelling during symbiosis establishment. *Fungal Genet. Biol.* **72**, 168–181 (2014).
34. Plett, J. M. *et al.* Phylogenetic, genomic organization and expression analysis of hydrophobin genes in the ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria bicolor*. *Fungal Genet. Biol.* **49**, 199–209 (2012).
35. Casieri, L., Lahmidi, N. A., Doidy, J., Veneault-Fourrey, C., Migeon, A., Bonneau, L., *et al.* Biotrophic transportome in mutualistic plant fungal interactions. *Mycorrhiza* **23** (8), 597–625. (2013). doi: <http://doi.org/10.1007/s00572-013-0496-9>
36. Nehls, U., and Plassard, C. Nitrogen and phosphate metabolism in ectomycorrhizas. *New Phytol.* (2018). **220**, 4. doi: <http://doi.org/10.1111/nph.15257>
37. Becquer, A., Guerrero-Galánc, C., Eibensteiner, J. L., Houdinet, G., Bücking, H., Zimmermann, S. D., *et al.* “The ectomycorrhizal contribution to tree nutrition,” in *Advances in Botanical Research*, vol. 89 Eds. F. M. Cánovas (Cambridge, MA, USA: Academic Press), (2019).
38. Javelle, A., Rodríguez-Pastrana, B. R., Jacob, C., Botton, B., Brun, A., Andre, B., *et al.* Molecular characterization of

- two ammonium transporters from the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*. *FEBS Lett*, (2001). 505, 3. doi: [http://doi.org/10.1016/S0014-5793\(01\)02802-2](http://doi.org/10.1016/S0014-5793(01)02802-2).
39. Javelle, A., Morel, M., Rodríguez-Pastrana, B. R., Botton, B., Brun, A., Andre, B., et al. Molecular characterization, function and regulation of ammonium transporters (Amt) and ammonium-metabolizing enzymes (GS, NADP-GDH) in the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*. *Mol. Microbiol.*, (2003), 47, 2. doi: <http://doi.org/10.1046/j.1365-2958.2003.03303.x>.
 40. Montanini, B., Moretto, N., Soragni, E., Percudani, R., and Ottonello, S. A high-affinity ammonium transporter from the mycorrhizal ascomycete *Tuber borchii*. *Fungal Genet. Biol.*, (2002). 36, 1. doi: [http://doi.org/10.1016/S1087-1845\(02\)00001-4](http://doi.org/10.1016/S1087-1845(02)00001-4).
 41. Willmann, A., Weiß, M., and Nehls, U. Ectomycorrhiza-mediated repression of the high-affinity ammonium importer gene AmAMT2 in *Amanita muscaria*. *Curr. Genet.*, (2007). 51, 71. doi: <http://doi.org/10.1007/s00294-006-0106-x>.
 42. Lucic, E., Fourrey, C., Kohler, A., Martin, F., Chalot, M., and Brun-Jacob, A. A gene repertoire for nitrogen transporters in *Laccaria bicolor*. *New Phytol.*, (2008). 180, 2. doi: <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02580.x>.
 43. Hortal, S., Plett, K. L., Plett, J. M., Cresswell, T., Johansen, M., Pendall, E., et al. Role of plant-fungal nutrient trading and host control in determining the competitive success of ectomycorrhizal fungi. *ISME J*, (2017). 11, 12. doi: <http://doi.org/10.1038/ismej.2017.116>.
 44. Kempainen, M. J., Alvarez Crespo, M. C., and Pardo, A. G. fHANT-AC genes of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor* are not repressed by L-glutamine allowing simultaneous utilization of nitrate and organic nitrogen sources. *Environ. Microbiol.*, (2010). Rep. 2, 4. doi: <http://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2009.00111.x>.
 45. Jargeat, P., Rekanalt, D., Verner, M. C., Gay, G., Debaud, J. C., Marmeisse, R., et al. Characterization and expression analysis of a nitrate transporter and nitrite reductase genes, two members of a gene cluster for nitrate assimilation from the symbiotic basidiomycete *Hebeloma cylindrosporum*. *Curr. Genet.*, (2003). 43, 3. doi: <http://doi.org/10.1007/s00294-003-0387-2>.
 46. Kempainen, M. J., Dupessis, S., Martin, F. M., and Pardo, A. G. RNA silencing in the model mycorrhizal fungus *Laccaria bicolor*: Gene knock-down of nitrate reductase results in inhibition of symbiosis with *Populus*. *Environ. Microbiol.*, (2009). 11, 7. doi: <http://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01912.x>.
 47. Stuart, E. K., and Plett, K. L. Digging Deeper: In Search of the Mechanisms of Carbon and Nitrogen Exchange in Ectomycorrhizal Symbioses. *Front. Plant Sci.*, (2020). 10:1658. doi: <http://doi.org/10.3389/fpls.2019.01658>.
 48. Bödeker, I. T., Clemmensen, K. E., de Boer, W., Martin, F., Olson, Å., and Lindahl, B. D. Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytol.*, (2014). 203, 1. doi: <http://doi.org/10.1111/nph.12791>.
 49. Corrêa, A., Strasser, R. J., and Martins-Loução, M. A. Response of plants to ectomycorrhizae in N-limited conditions: which factors determine its variation? *Mycorrhiza* 18, (2008). 8. doi: <http://doi.org/10.1007/s00572-008-0195-0>
 50. Albarracín, M. V., Six, J., Houlton, B. Z., and Bledsoe, C. S. (2013). A nitrogen fertilization field study of carbon-13 and nitrogen-15 transfers in ectomycorrhizas of *Pinus sabiniana*. *Oecologia* 173 (4), 1439–1450. doi: <http://doi.org/10.1007/s00442-013-2734-4>
 51. Valtanen, K., Eissfeller, V., Beyer, F., Hertel, D., Scheu, S., and Polle, A. (2014). Carbon and nitrogen fluxes between beech and their ectomycorrhizal assemblage. *Mycorrhiza* 24, 8. doi: <http://doi.org/10.1007/s00572-014-0581-8>
 52. Hasselquist, N. J., Metcalfe, D. B., Marshall, J. D., Lucas, R. W., and Högborg, P. Seasonality and nitrogen supply modify carbon partitioning in understory vegetation of a boreal coniferous forest. *Ecology* 97, (2016). 3. doi: <http://doi.org/10.1890/15-0831.1>
 53. Näsholm, T., Högborg, P., Franklin, O., Metcalfe, D., Keel, S. G., Campbell, C., et al. Are ectomycorrhizal fungi alleviating or aggravating nitrogen limitation of tree growth in boreal forests? *New Phytol.*, (2013). 198, 1. doi: <http://doi.org/10.1111/nph.12139>
 54. Turner, B. L. Resource partitioning for soil phosphorus: a hypothesis. *J. Ecol.*, (2008). 96, 698–702. doi: <http://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01384.x>
 55. Rennenberg, H., and Herschbach, C. Phosphorus nutrition of woody plants: many questions – few answers. *Plant Biol.*, (2013). 15, 785–788. doi: <http://doi.org/10.1111/plb.12078>
 56. Becquer, A., Trap, J., Irshad, U., Ali, M. A., Plassard, C. From soil to plant, the journey of P through trophic relationships and ectomycorrhizal association. *Frontiers in Plant Science*, (2014). 1-7. DOI: <http://doi.org/10.3389/fpls.2014.00548>
 57. Plassard, C., and Dell, B. Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiol.*, (2010). 30, 1129–1139. doi: <http://doi.org/10.1093/treephys/tpq063>
 58. Turner, B. L., Paphazy, M. J., Haygarth, P. M., and Mckelvie, I. D. Inositol phosphates in the environment. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, (2002). 357, 449–469. doi: <http://doi.org/10.1098/rstb.2001.0837>
 59. Rayboy, V. “Seed phosphorus and the development of low-phytate crops,” in *Inositol Phosphates: Linking Agriculture and the Environment*, eds B. L. Turner, A. E. Richardson, and E. J. Mullaney (Wallingford: CAB International), (2007). 111–132.
 60. Antibus, R. K., Sinsabaugh, R. L., and Linkins, A. E. Phosphatase activities and phosphorus uptake from inositol phosphate by ectomycorrhizal fungi. *Can. J. Bot.*, (1992). 70, 794–801. doi: <http://doi.org/10.1139/b92-101>
 61. Mc Elhinney, C., and Mitchell, D.T. Phosphatase activity of four ectomycorrhizal fungi found in a Sitka spruce-Japanese larch plantation in Ireland. *Mycol. Res.*, (1993). 97, 725–732. [http://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80154-8](http://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80154-8)
 62. Mousain, D., Bousquet, N., and Polard, C. Comparaison des activités phosphatases? Homobasidiomycètes ectomycorrhiziens en culture *in vitro*. *Eur. J. For. Pathol.*, 18, 299–309. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1988.tb00217.x>

63. Louche, J., Ali, M.A., Cloutier-Hurteau, B., Sauvage, F.-X., Quiquampoix, H., and Plassard, C. Efficiency of acidphosphatases secreted from the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* to hydrolyse organic phosphorus in podzols. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 73, 323–335. <http://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00899.x>
64. Richardson, A.E., George, T.S., Jakobsen, I., Simpson, R. "Plant utilization of inositol phosphates," in *Inositol Phosphates: Linking Agriculture and the Environment*, eds. B.L. Turner, A.E. Richardson, and E.J. Mullaney (2007). Wallingford: CAB International, 242–260.
65. Plassard, C., Louche, J., Ali, M.A., Duchemin, M., Legname, E., and Cloutier-Hurteau, B. Diversity in phosphorus mobilization and uptake in ectomycorrhizal fungi. *Ann. For. Sci.*, (2011). 68, 33–43. <http://doi.org/10.1007/s13595-010-0005-7>
66. Kothe, E., Müller, D., and Krause, K. Different high affinity phosphate uptake systems of ectomycorrhizal *Tricholoma* species in relation to substrate specificity. *J. Appl. Bot.*, (2002). 76, 127–132.
67. Karandashov, V., and Bucher, M. Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. *Trends Plant Sci.*, (2005). 10, 22–29. <http://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.12.003>
68. Martinez, P., and Persson, B. Identification, cloning and characterization of a de-repressible Na⁺-coupled phosphate transporter in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol. Gen. Genet.*, (1998). 258, 628–638. <http://doi.org/10.1007/s004380050776>
69. Tatry, M.-V., ElKassis, E., Lambilliotte, R., Corratgé, C., van Aarle, I., Amenc, L. K., et al. Two differentially regulated phosphate transporters from the symbiotic fungus *Hebeloma cylindrosporum* and phosphorus acquisition by ectomycorrhizal *Pinus pinaster*, (2009). *Plant J.*, 57, 1092–1102. <http://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03749.x>
70. Wang, J., Li, T., Wu, X., and Zhao, Z. Molecular cloning and functional analysis of H⁺-dependent phosphate transporter gene from the ectomycorrhizal fungus *Boletus edulis* in southwest China. *Fungal Biol.*, (2014). 118, 453–461. <http://doi.org/10.1016/j.funbio.2014.03.003>
71. Peterson, R.L., and Bonfante, P. Comparative structure of vesicular-arbuscular mycorrhizas and ectomycorrhizas. *Plant Soil*, (1994). 159, 79–88. <http://doi.org/10.1007/BF00000097>
72. Smith, S.E., and Smith, F.A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Ann. Rev. Plant Biol.*, (2011). 62, 227–250. <http://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103846>
73. Bucher, M. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytol.*, (2007). 173, 11–26. <http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01935.x>
74. Javot, H., Pumplin, N., and Harrison, M.J. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles: phosphate transport in the AM symbiosis. *Plant Cell Environ.*, (2007). 30, 310–322. <http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x>
75. Bücking, H. Phosphate absorption and efflux of three ectomycorrhizal fungi as affected by external phosphate, cation and carbohydrate concentrations. *Mycol. Res.*, (2004). 108, 599–609. <http://doi.org/10.1017/S0953756204009992>
76. Cairney, J.W.G., and Smith, S.E. Influence of intracellular phosphorus concentration on phosphate absorption by the ectomycorrhizal basidiomycete *Pisolithus tinctorius*. *Mycol. Res.*, (1992). 96, 673–676. [http://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80496-6](http://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80496-6)
77. Loth-Pereda, V., Orsini, E., Courty, P.-E., Lota, F., Kohler, A., Diss, L., et al. Structure and expression profile of the phosphate Pht1 transporter gene family in mycorrhizal *Populus trichocarpa*. *Plant Physiol.*, (2011). 156, 2141–2154. <http://doi.org/10.1104/pp.111.180646>
78. Kariman, K., Barker, S.J., Jost, R., Finnegan, P.M., and Tibbett, M. A novel plant-fungus symbiosis benefits the host without forming mycorrhizal structures. *New Phytol.*, (2014). 201, 1413–1422. <http://doi.org/10.1111/nph.12600>
79. Javot, H., Pumplin, N., and Harrison, M.J. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles: phosphate transport in the AM symbiosis. *Plant Cell Environ.*, (2007). 30, 310–322. <http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01617.x>
80. Maltz, M. R., Treseder, K. K. Sources of inocula influence mycorrhizal colonization of plants in restoration projects: a meta-analysis. *Restor. Ecol.*, (2015). 15:12231. <http://doi.org/10.1111/rec.12231>
81. Asmelash, F., Bekele, T., and Birhane, E. The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. *Front. Microbiol.*, (2016). 7: 1095. <http://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01095>
82. Harris, J. Soil microbial communities and restoration ecology: Facilitators or followers? *Science*, (2009). 325, 573–574. <http://doi.org/10.1126/science.1172975>
83. Kalucka, I. L., and Jagodzinski, A. M. Successional traits of ectomycorrhizal fungi in forest reclamation after surface mining and agricultural disturbances: a review. *Dendrobiology*, (2016). 76, 91–104. <http://doi.org/10.12657/denbio.076.009>
84. Koziol, L., Schultz, P. A., House, G. L., Bauer, J. T., Middleton, E. L., and Bever, J. D. The plant microbiome and native plant restoration: the example of native mycorrhizal fungi. (2018). *Bioscience* 68, 996–1006. doi: <http://doi.org/10.1093/biosci/biy125>