

Sugar transporters in plant-beneficial endophytic fungus and plant-phytopathogenic nematode interactions

Transportadores de azúcar en las interacciones planta-hongos endófitos benéficos y planta-nematodos fitopatógenos

Luis Yobani Gayosso-Rosales¹; Reyna Isabel Rojas-Martínez¹; Stefan de Folter²; Daniel Leobardo Ochoa-Martínez¹; Manuel Silva-Valenzuela¹; Emma Zavaleta-Mejía^{1*}

¹Colegio de Postgraduados, Posgrado en Fitosanidad-Fitopatología. Carretera México-Texcoco km 36.5, Montecillo, Texcoco, Estado de México, C. P. 56230, MÉXICO.

²Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV-IPN), Unidad de Genómica Avanzada (UGA-LANGEBIO). Libramiento Norte León km 9.6, Irapuato, Guanajuato, C. P. 36824, MÉXICO.

*Corresponding author: zavaleta@colpos.mx, tel. +52 777 192 83 87

Abstract

Keywords: Sugars will eventually be exported transporters (SWEET), sucrose transporter (SUT), tonoplast monosaccharide transporter (TMT), vacuolar glucose transporter (VGT), *Meloidogyne incognita*, *Heterodera schachtii*, arbuscular mycorrhizal fungi.

The transport of sugars, a product of photosynthesis, involves the distribution of carbohydrates from synthesis organs, such as leaves, to the tissues of demand organs such as roots, stems, flowers, fruits and seeds. Their mobilization occurs through the plasmodesmata or apoplast by means of membrane transporters, which are proteins encoded by the so-called sugar transporter genes. Their expression in plants is modified by the presence of microorganisms that colonize them. Studies on their expression in plant-nematode interactions are relatively recent, and in plant-beneficial endophyte fungus interactions they have been carried out mainly with arbuscular mycorrhizal fungi. In this review, information on the current state of knowledge of sugar transporters in plant-endophyte fungus and plant-nematode interactions is summarized.

Resumen

Palabras clave: Transportadores de azúcares (SWEET), transportador de sacarosa (SUT), transportador de monosacáridos del tonoplasto (TMT), transportador de glucosa vacuolar (VGT), *Meloidogyne incognita*, *Heterodera schachtii*, hongos micorrízicos arbusculares.

El transporte de azúcares, producto de la fotosíntesis, implica la distribución de los carbohidratos desde los órganos de síntesis, como las hojas, hasta los tejidos de órganos de demanda como raíces, tallos, flores, frutos y semillas. Su movilización ocurre a través de los plasmodesmos o del apoplasto mediante transportadores de membrana, que son proteínas codificadas por los denominados genes transportadores de azúcares. Su expresión en las plantas es modificada por la presencia de los microorganismos que las colonizan. Los estudios sobre su expresión en las interacciones planta-nematodos son relativamente recientes, y en las interacciones planta-hongos endófitos benéficos se han realizado principalmente con hongos micorrízicos arbusculares. En esta revisión, se resume la información sobre el estado actual del conocimiento de los transportadores de azúcares en la interacción planta-hongos endófitos y planta-nematodos.



Introduction

Depending on the metabolic demand in plant organ tissues, sugars produced by photosynthesis can be translocated over long distances in the form of sucrose to demand organs, stored locally in cell vacuoles or stored as starch mainly in chloroplasts (Weise, Schrader, Kleinbeck, & Sharkey, 2006; Guo et al., 2014). The plant root is a demand organ that imports sugars from leaf tissue to be used and stored in its different tissues (Salmeron-Santiago et al., 2021). Transport of sugars in plants occurs through the plasmodesmata or apoplast via membrane transporters, which are gene-encoded proteins generally known as sugar transporter genes (Williams, Lemoine, & Sauer, 2000; Gill et al., 2021; Singh et al., 2022). In roots, some of these carbohydrates are exuded and utilized by microorganisms colonizing the rhizoplane and rhizosphere (Hennion et al., 2019).

Genes encoding for the synthesis of sugar transporter proteins have been detected and characterized in plants (Huang, Hu, Liu, Zhou, & Liu, 2020), nematodes (Berninsone, Hwang, Zemtseva, Horvitz, & Hirschberg, 2001), bacteria (Henderson, 1990), oomycetes (Wang et al., 2009) and fungi (Schüßler, Martin, Cohen, Fitz, & Wipf, 2006; Dai et al., 2021), among other organisms. Plant roots are colonized by various organisms, including endophytic fungi and plant-parasitic nematodes (Baron & Rigobelo, 2022). Some of the genes encoding sugar transporter proteins in plants, such as sucrose transporters (*SUTs*, sucrose import and export), vacuolar glucose transporters *VGTs*, vacuole glucose importers), tonoplast monosaccharide transporters (*MSTs*, monosaccharide importers), and sugars will eventually be exported transporters (*SWEETs*, importers and exporters of sucrose, glucose, and fructose), are known to play an important role in nematode parasitism (Zhao et al., 2018) and in the colonization of endophytic fungi (Doidy et al., 2012a; Rani, Jogawat, & Loha, 2021).

Plant-parasitic nematodes cause global losses in vegetables, which are estimated at \$US80 billion per year (Jones et al., 2013). A few studies on sugar transporters in plant-nematode interaction have been conducted using the model plant *Arabidopsis thaliana* inoculated with *Meloidogyne incognita* or *Heterodera schachtii*.

On the other hand, since the discovery of endophytic fungi in the 1970s, these microorganisms have been studied as biocontrol agents (Clay, 1989). Recent studies show that beneficial endophytic fungi can activate defense mechanisms against pathogens (Adeleke, Ayilara, Akinola, & Babalola, 2022), aid nutrient acquisition (Verma et al., 2021) and promote abiotic stress tolerance (Bilal et al., 2020) in the plants they colonize. However, at present, research on endophytic fungi is focused on the study of bioactive

Introducción

Dependiendo de la demanda metabólica en los tejidos de los órganos de la planta, los azúcares producto de la fotosíntesis pueden ser trasladados a largas distancias en forma de sacarosa hacia los órganos demanda, almacenados localmente en las vacuolas celulares o almacenados en forma de almidón principalmente en los cloroplastos (Weise, Schrader, Kleinbeck, & Sharkey, 2006; Guo et al., 2014). La raíz de las plantas es un órgano de demanda que importa azúcares del tejido foliar para ser utilizados y almacenados en sus diferentes tejidos (Salmeron-Santiago et al., 2021). El transporte de azúcares en las plantas ocurre a través de los plasmodesmos o del apoplasto mediante transportadores de membrana, que son proteínas codificadas por genes, generalmente conocidos como genes transportadores de azúcares (Williams, Lemoine, & Sauer, 2000; Gill et al., 2021; Singh et al., 2022). En las raíces, parte de esos carbohidratos son exudados y utilizados por los microorganismos que colonizan el rizoplaneo y la rizósfera (Hennion et al., 2019).

Los genes que codifican para la síntesis de proteínas transportadoras de azúcares se han detectado y caracterizado en plantas (Huang, Hu, Liu, Zhou, & Liu, 2020), nematodos (Berninsone, Hwang, Zemtseva, Horvitz, & Hirschberg, 2001), bacterias (Henderson, 1990), oomicetos (Wang et al., 2009) y hongos (Schüßler, Martin, Cohen, Fitz, & Wipf, 2006; Dai et al., 2021), entre otros organismos. Las raíces de las plantas son colonizadas por diversos organismos, incluyendo hongos endófitos y nematodos fitopatógenos (Baron & Rigobelo, 2022). Se sabe que algunos de los genes que codifican para las proteínas transportadoras de azúcares en las plantas, como los *sucrose transporter* (*SUT*, importan y exportan sacarosa), los *vacuolar glucose transporter* (*VGT*, importadores de glucosa a la vacuola), los *tonoplast monosaccharide transporter* (*TMT*, importadores de monosacáridos) y los *sugars will eventually be exported transporters* (*SWEET*, importadores y exportadores de sacarosa, glucosa y fructosa), tienen una función importante en el parasitismo de nematodos (Zhao et al., 2018) y en la colonización de hongos endófitos (Doidy et al., 2012a; Rani, Jogawat, & Loha, 2021).

Los nematodos fitopatógenos causan pérdidas globales en hortalizas, las cuales se estiman en 80 mil millones de dólares por año (Jones et al., 2013). Las pocas investigaciones sobre transportadores de azúcares en la interacción planta-nematodos se han realizado utilizando la planta modelo *Arabidopsis thaliana* inoculada con *Meloidogyne incognita* o *Heterodera schachtii*.

Por otro lado, desde el descubrimiento de los hongos endófitos en la década de 1970, estos microorganismos se han estudiado como agentes de biocontrol (Clay, 1989). Estudios recientes demuestran que los hongos

molecules produced by endophytes for agricultural and pharmacological use or as biocontrol agents (Yan et al., 2019).

It has been documented that colonization of plants by beneficial endophytic fungi can reduce infection by plant-parasitic nematodes (Zhou, Wheeler, Starr, Valencia, & Sword, 2018; Miao, Han, Zhang, Wang, & Wang, 2019). These fungi have great potential as pathogen controllers (Siddiqui & Mahmood, 1996) since they can parasitize them (Yan, Sikora, & Zheng, 2011), produce secondary metabolites with nematicidal, nematostatic, and repellent properties (such as 4-hydroxybenzoic acid, indole-3-acetic acid, gibepirone D [Bogner et al., 2017], cyclopiazonic acid [Nguyen et al., 2021], verrucaric acid and roridin A [Nguyen et al., 2018]), induce plant defense mechanisms (Ghahremani, Escudero, Saus, Gabaldón, & Sorribas, 2019) and compete with nematodes for nutrients inside the plant (Sikora et al., 2008). However, knowledge about the last mechanism is limited.

In studies on plant-beneficial endophytic fungus interaction, it is reported that arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) can modulate the expression of genes encoding sugar transporter proteins in their hosts (Requena, Tamayo, Figueira-Galán, & Manck-Götzenberger, 2022). This literature review aims to present advances that have been made regarding the characterization and function of sugar transporters in plant-endophyte and plant-nematode interactions.

Methodology for the bibliographic information search

The search for scientific articles was carried out in the PubMed (NCBI), Europe PMC, Google Scholar, Springer Link and Science Research databases. To filter the information, the following keywords were used: transporter sugars in plants, sugars will eventually be exported transporters (SWEET), sucrose transporter (SUT), tonoplast monosaccharide transporter (TMT), vacuolar glucose transporter (VGT), soluble sugars in plants, plant-parasitic nematodes, endophytic fungi in plants, sugar transporter gene, regulation of plant sugar transporters by pathogens, regulation of plant sugar transporters by nematodes, regulation of plant sugar transporters by mycorrhizal fungi and CRISPR-Cas9 system in plants. The articles consulted were those related to sugar transport by sugar translocator proteins in plant-nematode and plant-beneficial endophyte fungus interactions.

Sugar transporters

Sugar transporters are proteins that have a common structure, with 7 or 12 transmembrane domains connected by hydrophilic loops that function as H⁺/

endófitos benéficos pueden activar los mecanismos de defensa contra patógenos (Adeleke, Ayilara, Akinola, & Babalola, 2022), ayudan a la adquisición de nutrientes (Verma et al., 2021) y promueven la tolerancia al estrés abiótico (Bilal et al., 2020) en las plantas que colonizan. No obstante, en la actualidad, las investigaciones sobre los hongos endófitos se centran en el estudio de moléculas bioactivas producidas por los endófitos para uso agrícola, farmacológico o como agentes de biocontrol (Yan et al., 2019).

Se ha documentado que la colonización de plantas por hongos endófitos benéficos puede reducir la infección por nematodos fitopatógenos (Zhou, Wheeler, Starr, Valencia, & Sword, 2018; Miao, Han, Zhang, Wang, & Wang, 2019). Estos hongos tienen un gran potencial como controladores de patógenos (Siddiqui & Mahmood, 1996), ya que pueden parasitarlos (Yan, Sikora, & Zheng, 2011), producir metabolitos secundarios con propiedades nematicidas, nematostáticas y de repelencia (como ácido 4-hidroxibenzoico, ácido indol-3-acético, gibepirona D [Bogner et al., 2017], ácido ciclopiazónico [Nguyen et al., 2021], verrucarina A y roridina A [Nguyen et al., 2018]), inducir los mecanismos de defensa de la planta (Ghahremani, Escudero, Saus, Gabaldón, & Sorribas, 2019) y competir con los nematodos por los nutrientes en el interior de la planta (Sikora et al., 2008). Sin embargo, el conocimiento sobre el último mecanismo es limitado.

En estudios sobre la interacción planta-hongos endófitos benéficos, se reporta que los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) pueden modular la expresión de genes codificantes de proteínas transportadoras de azúcares en sus hospedantes (Requena, Tamayo, Figueira-Galán, & Manck-Götzenberger, 2022). La presente revisión bibliográfica tiene como objetivo exponer los avances que se tienen respecto a la caracterización y función de los transportadores de azúcar en la interacción planta-hongos endófitos y planta-nematodos.

Metodología para la búsqueda de información bibliográfica

La búsqueda de artículos científicos se realizó en las bases de datos PubMed (NCBI), Europe PMC, Google Académico, Springer Link y Science Research. Para filtrar la información, se utilizaron las siguientes palabras clave: *transporter sugars in plants, sugars will eventually be exported transporters (SWEET), sucrose transporter (SUT), tonoplast monosaccharide transporter (TMT), vacuolar glucose transporter (VGT), soluble sugars in plants, plant parasitic nematodes, endophytic fungi in plants, sugar transporter gene, regulation of plant sugar transporters by pathogens, regulation of plant sugar transporters by nematodes, regulation of plant sugar transporters by mycorrhizal fungi and CRISPR-Cas9 system in plants*. Los artículos consultados fueron aquellos relacionados

sugar symporters across membranes (Hofmann et al., 2009; Doidy et al., 2012a; Chen, 2014; Reuscher et al., 2014). They are found in the membranes of both eukaryotic and prokaryotic cells (Chen, Cheung, Feng, Tanner, & Frommer, 2015), and have been identified in plants (Julius, Leach, Tran, Mertz, & Braun, 2017), nematodes (Berninsone et al., 2001), bacteria (Henderson, 1990), oomycetes (Wang et al., 2009), fungi (Schüßler et al., 2006), humans (Caulfield et al., 2008) and mice (Hiraoka et al., 2007). In mammals, there are hexose transporters (HXT), glucose transporters (GLUT, SGLT and GLUT) and Na⁺-dependent glucose transporters (NaGLT1).

SWEETs are present in archaeobacteria, plants and humans (Chen et al., 2012). SUTs have been characterized in plants (Reinders, Sivitz, & Ward, 2012), algae (Schilling & Oesterhelt, 2007), fungi (Reinders & Ward, 2001) and bacteria (Silva et al., 2005). MSTs are present in humans (Büttner & Sauer, 2000), mycorrhizal fungi (Helber et al., 2011), bacteria (Horler et al., 2009), nematodes (Berninsone et al., 2001) and algae (Schilling & Oesterhelt, 2007). In plants, VGTs have also been reported (Williams et al., 2000; Chen et al., 2012; Hennion et al., 2019). Table 1 presents the sugar transporters that have been reported both in plants and in beneficial microorganisms and pathogens associated with them.

Sugar transporters in the translocation of photosynthates in plants

Plant sugars are synthesized during the photosynthesis process, which takes place in the chloroplasts of metabolically active leaf mesophyll cells during atmospheric carbon fixation CO₂ (Yamada & Osakabe, 2018). They are the main source of carbon and energy through ATP synthesis via the oxidative phosphorylation process in plants (Hennion et al., 2019; Saleem, Fariduddin, & Janda, 2021). These metabolites are involved in most metabolic and signaling pathways that control growth, development, and tolerance to stress by biotic and abiotic factors (Williams et al., 2000; Aluri & Büttner, 2007; Hennion et al., 2019). In addition, they may interact with the hormonal signaling network during plant defense responses against pathogens by regulating the oxidative burst in the early stages of infection, increasing cell wall lignification, stimulating flavonoid synthesis and inducing certain pathogenesis-related proteins (Morkunas & Ratajczak, 2014).

Photosynthates produced during photosynthesis are transported mainly as sucrose to developing meristems and organs (such as leaves, roots, stems, flowers, fruits, and young seeds) (Rolland, Moore, & Sheen, 2002; Yamada & Osakabe, 2018). The transport and distribution of sugars from phototrophic leaves

con el transporte de azúcares mediante proteínas translocadoras de azúcar en las interacciones planta-nematodos y planta-hongos endófitos benéficos.

Transportadores de azúcares

Los transportadores de azúcares son proteínas que presentan una estructura común, con 7 o 12 dominios transmembrana conectados por bucles hidrofílicos que funcionan como simportadores de H⁺/azúcar a través de las membranas (Hofmann et al., 2009; Doidy et al., 2012a; Chen, 2014; Reuscher et al., 2014). Se encuentran en las membranas tanto de células eucariotas como procariontes (Chen, Cheung, Feng, Tanner, & Frommer, 2015), y se han identificado en plantas (Julius, Leach, Tran, Mertz, & Braun, 2017), nematodos (Berninsone et al., 2001), bacterias (Henderson, 1990), oomicetos (Wang et al., 2009), hongos (Schüßler et al., 2006), humanos (Caulfield et al., 2008) y ratones (Hiraoka et al., 2007). En mamíferos, existen los transportadores de hexosas (HXT), transportadores de glucosa (GLUT, SGLT y GLUT) y transportadores de glucosa dependientes de Na⁺ (NaGLT1).

Los SWEET están presentes en arqueobacterias, plantas y humanos (Chen et al., 2012). Los SUT se han caracterizado en plantas (Reinders, Sivitz, & Ward, 2012), algas (Schilling & Oesterhelt, 2007), hongos (Reinders & Ward, 2001) y bacterias (Silva et al., 2005). Los MST están presentes en humanos (Büttner & Sauer, 2000), hongos micorrízicos (Helber et al., 2011), bacterias (Horler et al., 2009), nematodos (Berninsone et al., 2001) y algas (Schilling & Oesterhelt, 2007). En plantas, además se han reportado los VGT (Williams et al., 2000; Chen et al., 2012; Hennion et al., 2019). En el Cuadro 1 se presentan los transportadores de azúcares que se han reportado tanto en plantas como en microorganismos benéficos y patógenos asociados con ellas.

Transportadores de azúcar en la translocación de fotosintatos en las plantas

Los azúcares de las plantas se sintetizan durante el proceso de fotosíntesis, el cual se lleva a cabo en los cloroplastos de las células del mesófilo de las hojas metabólicamente activas durante la fijación del carbono atmosférico CO₂ (Yamada & Osakabe, 2018). Son la principal fuente de carbono y energía a través de la síntesis del ATP mediante el proceso de fosforilación oxidativa en las plantas (Hennion et al., 2019; Saleem, Fariduddin, & Janda, 2021). Estos metabolitos están involucrados en la mayoría de las rutas metabólicas y de señalización que controlan el crecimiento, el desarrollo, y la tolerancia al estrés por factores bióticos y abióticos (Williams et al., 2000; Aluri & Büttner, 2007; Hennion et al., 2019). Además, pueden interactuar con la red de señalización hormonal durante las respuestas de defensa de las plantas contra patógenos, al regular

Table 1. Sugar transporters in plants, and beneficial microorganisms and pathogens.**Cuadro 1. Transportadores de azúcares en plantas, y microorganismos benéficos y patógenos.**

Family / Familia	Function / Función	Reference / Referencia
Plants / Plantas		
SWEET	Importers and exporters of hexoses (glucose and fructose) and sucrose / Importadores y exportadores de hexosas (glucosa y fructosa) y sacarosa	Chen et al. (2010), Chen et al. (2012), Feng & Frommer (2015)
VGT	Vacuolar glucose transporter / Importador de glucosa a la vacuola	Aluri & Büttner (2007), Doidy et al. (2012a), Williams et al. (2000)
TMT/MST	Importer of monosaccharides (glucose, fructose, galactose and xylose) / Importador de monosacáridos (glucosa, fructosa, galactosa y xilosa)	Wormit et al. (2006), Schulz et al. (2011), Doidy et al. (2012a), Zhao et al. (2018)
SUC/SUT	Importer and exporter of sucrose / Importador y exportador de sacarosa	Reinders et al. (2012), Chen et al. (2015), Hennion et al. (2019)
HT	Importer of hexoses (fructose and glucose) and sucrose / Importador de hexosas (fructosa y glucosa) y sacarosa	Wang et al. (2020)
Brittle Proteins (BT) / Proteínas Brittle (BT)	Sugar transporter to mitochondria / Transportador de azúcares a la mitocondria	Kirchberger et al. (2007), Linka & Weber (2010)
Fungi / Hongos		
SUC/SUT	Importer and exporter of sucrose / Importador y exportador de sacarosa	Reinders & Ward (2001), Fang & Leger (2010), Vargas, Crutcher, & Kenerley (2011)
TMT/MST	Importer of monosaccharides (glucose, fructose, galactose and xylose) / Importador de monosacáridos (glucosa, fructosa, galactosa y xilosa)	Schüßler et al. (2006), Helber et al. (2011)
HXT	Hexose importers / Importadores de hexosas	Rani et al. (2016)
FRT1	Fructose transporter / Transportador de fructosa	Doehlemann, Molitor, & Hahn, (2005)
Nematodes / Nemátodos		
TMT/MST	Monosaccharide importer / Importador de monosacáridos	Berninsone et al. (2001)
SQV-7	Import of UDP-glucuronic acid, UDP-GalNAc acetylgalactosamine and UDP-galactose / Importación de UDP-ácido glucurónico, acetilgalactosamina UDP-GalNAc y UDP-galactosa	Berninsone et al. (2001)
SRF-3	Transmembrane transport of UDP-N-acetylglucosamine and galactose / Transporte transmembrana de UDP-N-acetilglucosamina y galactosa	Caffaro, Hirschberg, & Berninsone (2007)
CO3H5.2	Transporter of UDP-GlcNAc and UDP-GalNAc / Transportador de UDP-GlcNAc y UDP-GalNAc	Caffaro et al. (2007)
Bacteria / Bacterias		
PTS	Importer of glucose, mannose, fructose and lactose / Importador de glucosa, manosa, fructosa y lactosa	Siebold, Flükiger, Beutler, & Erni (2001)
SWEET	Importers and exporters of hexoses (glucose and fructose) and sucrose / Importadores y exportadores de hexosas (glucosa y fructosa) y sacarosa	Chen et al. (2012), Xu et al. (2014), Feng & Frommer (2015)
ABC	Importers and exporters of maltose, arabinose, xylose and galactose / Importadores y exportadores de maltosa, arabinosa, xilosa y galactosa	Oldham, Khare, Quioco, Davidson, & Chen (2007), Ferreira & de Sá-Nogueira (2010), Oldham & Chen (2011a), Oldham & Chen (2011b)
SUC/SUT	Importer and exporter of sucrose / Importador y exportador de sacarosa	Silva et al. (2005)
TMT/MST	Monosaccharide importer / Importador de monosacáridos	Horler et al. (2009)

(source) to heterotrophic organs (demand) occurs via the phloem (Rolland et al., 2002; Chen, 2014; Julius et al., 2017).

Cell-to-cell transport of sugars occurs through the plasmodesmata or apoplast via sugar transporter proteins located in cell membranes (Chen, 2014). It has been reported that plant cells exhibit great compartmentalization and require transporters that can take up and release sugars from these compartments (Fettke & Fernie, 2015). Cellular uptake and release of sugars by transporter proteins is of great importance for the distribution of carbon between different cells, tissues and organs of multicellular organisms (Chen et al., 2015). Some transporter proteins translocate sugars into cells (importers), while others take them out of cells (exporters) (Guo et al., 2014; Jeena, Kumar, & Shukla, 2019). It is considered that the storage or release of sugars in the different cellular compartments, by sugar transporters, may be an adaptation strategy against biotic and abiotic stress through dynamic regulation of sugar flow (Yamada & Osakabe, 2018).

Long-distance transfer of sucrose is driven by hydrostatic pressure generated in the phloem (Eom, Choi, Ward, & Jeon, 2012). Two main mechanisms in phloem loading have been identified: symplastic (via plasmodesmata) and apoplastic (via sugar transporters) (Eom et al., 2012). For sucrose to reach the phloem from mesophyll cells, outflow from one cell and subsequent uptake by an adjacent cell is necessary (Julius et al., 2017). In the case of apoplastic loading of the phloem and the transport of sugars from cell to cell, this is carried out by transporter proteins encoded by their respective genes.

Among the main sugar transporters identified in plants are MSTs (which import the glucose and fructose monosaccharides into the vacuoles, and are located in the tonoplast) (Wormit et al., 2006; Zhao et al., 2018), SUT/SUCs (sucrose importers or exporters located in cell membranes, vacuoles and plastids) (Kühn & Grof, 2010), SWEETs (sucrose, glucose, and fructose importers or exporters, and are located in the cell membranes and tonoplasts of root cells) (Chen et al., 2010; Chen et al., 2012; Guo et al., 2014) and VGTs (importers of glucose into the vacuole and are located in the tonoplast) (Aluri & Büttner, 2007; Doidy et al., 2012a; Hennion et al., 2019). Brittle proteins are found in mitochondria, such as ZmBT1 (*Zea mays* Brittle1) that transports ADP-glucose in maize (Kirchberger et al., 2007) and AtBT1 in *A. thaliana* capable of transporting AMP, ADP and ATP, but not ADP-glucose (Kirchberger, Tjaden, & Neuhaus, 2008).

SWEET proteins have seven transmembrane domains (TMDs), whereas SUT/SUC sucrose transporters have 12 TMDs. Both SWEETs and SUTs are involved in sucrose

el estallido oxidativo en las primeras etapas de la infección, aumentando la lignificación de las paredes celulares, estimulando la síntesis de flavonoides e induciendo ciertas proteínas relacionadas con patogénesis (Morkunas & Ratajczak, 2014).

Los fotosintatos que se producen durante la fotosíntesis son transportados, principalmente, como sacarosa a meristemas y órganos en desarrollo (como hojas, raíces, tallos, flores, frutos y semillas jóvenes) (Rolland, Moore, & Sheen, 2002; Yamada & Osakabe, 2018). El transporte y reparto de azúcares desde las hojas fototróficas (fuente) a los órganos heterotróficos (demanda) se realiza a través del floema (Rolland et al., 2002; Chen, 2014; Julius et al., 2017).

El transporte de azúcares de célula a célula ocurre a través de los plasmodesmos o del apoplasto mediante proteínas transportadoras de azúcar ubicadas en las membranas celulares (Chen, 2014). Se ha reportado que las células vegetales presentan gran compartimentalización y requieren de transportadores que puedan tomar y liberar azúcares de estos compartimentos (Fettke & Fernie, 2015). La captación y liberación celular de azúcares por proteínas transportadoras es de gran importancia para la distribución de carbono entre diferentes células, tejidos y órganos de organismos multicelulares (Chen et al., 2015). Algunas proteínas transportadoras translocan los azúcares hacia el interior de las células (importadoras), mientras que otras los sacan de las células (exportadoras) (Guo et al., 2014; Jeena, Kumar, & Shukla, 2019). Se considera que el almacenamiento o la liberación de azúcares en los distintos compartimentos celulares, por los transportadores de azúcar, puede ser una estrategia de adaptación contra el estrés biótico y abiótico a través de la regulación dinámica del flujo de azúcar (Yamada & Osakabe, 2018).

El traslado de la sacarosa a larga distancia es impulsado por la presión hidrostática generada en el floema (Eom, Choi, Ward, & Jeon, 2012). Se han identificado dos mecanismos principales en la carga del floema: simplástica (a través de los plasmodesmos) y apoplástica (a través de transportadores de azúcares) (Eom et al., 2012). Para que la sacarosa pueda llegar hasta el floema, desde las células del mesófilo, es necesario el flujo de salida de una célula y la posterior absorción por una célula adyacente (Julius et al., 2017). En el caso de la carga apoplástica del floema y el transporte de azúcares de célula a célula, esta se realiza mediante proteínas transportadoras codificadas por sus respectivos genes.

Dentro de los principales transportadores de azúcar identificados en las plantas se encuentran los MST (que importan los monosacáridos glucosa y fructosa a las vacuolas, y se localizan en el tonoplasto) (Wormit et al., 2006; Zhao et al., 2018), los SUT/SUC (importadores o exportadores de sacarosa localizados en las membranas

loading to the phloem (Jeena et al., 2019; Ji et al., 2022). SWEETs are thought to probably regulate the flow of sucrose from the phloem parenchyma into the phloem apoplasm; subsequently, sucrose is translocated and stored in companion cells and sieve elements through SUTs, a key step in phloem loading (Chen, 2014).

SUTs, also called SUCs (Santiago, Ward, & Sharkey, 2020), can export sucrose out of cells, vacuoles, and plastids; however, they can also import sucrose into cells (Hennion et al., 2019). Sugars transported apoplastically by the phloem are used to form the seed coat, the nutrition of new tissues that will form the seed, and the nutrition of the embryo (Jeena et al., 2019). Plants secrete sugars through their nectaries to attract pollinators, as well as through their roots to feed beneficial microorganisms in the rhizosphere and rhizoplane (Chen, 2014).

Excess sugars in the cytoplasm are stored in the vacuole (Hedrich, Sauer, & Neuhaus, 2015). Vacuolar storage and remobilization involve transporters across the membrane, which play a key role in maintaining cell metabolism, osmoregulation and adaptation to environmental conditions. The main transporters in the vacuole are VGTs and TMTs (monosaccharide transporters) that are found in the tonoplast (Wormit et al., 2006; Jung et al., 2015). Sucrose import into the vacuole is mainly performed by two members grouped in the family of MST monosaccharide transporters (TMT1 and TMT2) (Wormit et al., 2006; Cho et al., 2010). On the other hand, in assays with vacuoles isolated from a hexose-transport-deficient yeast mutant expressing the *AtVGT1* gene, active uptake of glucose and fructose was recorded (Aluri & Büttner, 2007). In *A. thaliana* plants, with the *AtVGT1* gene silenced, flowering was delayed and seed size was reduced (Aluri & Büttner, 2007), whereas *AtTMT1* overexpression increased seed size and limited vacuolar monosaccharide loading (Wingenter et al., 2010). Cho et al. (2010), through glucose uptake studies using vacuoles isolated from transgenic mutant *A. thaliana* (*tmt1-2-3*) expressing *OsTMT1* in rice plants, demonstrated that *OsTMTs* are capable of transporting glucose into vacuoles.

Sugar transporters in plant-soil microorganism interaction

Plants are in constant association with various microorganisms outside and inside their tissues, usually at the root-soil interface (Zipfel & Oldroyd, 2017). These associations can be beneficial or detrimental to plants (Yan et al., 2019). The most studied beneficial associations in roots are with AMF and rhizobia of the Fabaceae family (Yan et al., 2019). These associations are carried out through the formation of particular organs and new tissues. AMF inhabit specialized compartments of the root cortical cell membrane forming arbuscules,

de las células, vacuolas y plastidios) (Kühn & Grof, 2010), los SWEET (importadores o exportadores de sacarosa, glucosa y fructosa, y se localizan en las membranas celulares y en los tonoplastos de las células de la raíz) (Chen et al., 2010; Chen et al., 2012; Guo et al., 2014) y los VGT (importadores de glucosa a la vacuola y se ubican en el tonoplasto) (Aluri & Büttner, 2007; Doidy et al., 2012a; Hennion et al., 2019). En las mitocondrias, se encuentran las proteínas Brittle, como la *ZmBT1* (*Zea mays* Brittle1) que transporta ADP-glucosa en maíz (Kirchberger et al., 2007) y la *AtBT1* en *A. thaliana* capaz de transportar AMP, ADP y ATP, pero no ADP-glucosa (Kirchberger, Tjaden, & Neuhaus, 2008).

Las proteínas SWEET tienen siete dominios transmembrana (TMD), mientras que los transportadores de sacarosa SUT/SUC tienen 12 TMD. Tanto los SWEET como los SUT participan en la carga de sacarosa al floema (Jeena et al., 2019; Ji et al., 2022). Se considera que, probablemente, los SWEET regulan el flujo de sacarosa desde el parénquima del floema hacia el apoplasto del floema; posteriormente, la sacarosa es translocada y almacenada en las células acompañantes y elementos cribosos a través de los SUT, un paso clave para realizar la carga del floema (Chen, 2014).

Los SUT, también llamados SUC (Santiago, Ward, & Sharkey, 2020), pueden exportar sacarosa fuera de las células, las vacuolas y los plastidios; sin embargo, también pueden importar sacarosa hacia el interior de las células (Hennion et al., 2019). Los azúcares transportados de forma apoplástica por el floema son utilizados para formar la cubierta de la semilla, la nutrición de nuevos tejidos que formaran la semilla y la nutrición del embrión (Jeena et al., 2019). Las plantas secretan azúcares a través de sus nectarios para atraer a los polinizadores, así como de sus raíces para alimentar a los microorganismos benéficos de la rizosfera y del rizoplaneo (Chen, 2014).

El exceso de azúcares en el citoplasma se almacena en la vacuola (Hedrich, Sauer, & Neuhaus, 2015). El almacenamiento vacuolar y la removilización involucran transportes a través de la membrana, los cuales tienen una función clave en el mantenimiento del metabolismo celular, osmorregulación y adaptación a condiciones ambientales. Los principales transportadores de la vacuola son los VGT y los TMT (transportadores de monosacáridos) que se localizan en el tonoplasto (Wormit et al., 2006; Jung et al., 2015). La importación de sacarosa a la vacuola es efectuada, principalmente, por dos miembros agrupados en la familia de los transportadores de monosacáridos MST (TMT1 y TMT2) (Wormit et al., 2006; Cho et al., 2010). Por otro lado, en ensayos con vacuolas aisladas de levadura mutante deficiente en el transporte de hexosas que expresan el gen *AtVGT1*, se registró una captación activa de glucosa y fructosa (Aluri & Büttner, 2007). En plantas de *A. thaliana*, con el gen

and rhizobia remain in root-derived organs called nodules (Zipfel & Oldroyd, 2017). The formation of these organs enables nutrient transport between plants and microorganisms (Yan et al., 2019). Several studies indicate that endophytic associations also contribute to improving plant response to adverse conditions (Quesada, 2020).

Doidy et al. (2012b) reported that genes encoding for sugar transporter proteins play an important role in the interaction of microorganisms with their host plants. The plant root is an organ that imports sugars from leaf tissue. Part of this carbon source is exuded through the roots and is used by microorganisms colonizing the rhizoplane and rhizosphere (Hennion et al., 2019). Root exudates are a source of nutrients and chemotactic attractants that facilitate adhesion and colonization by microbial populations. Root exudates contain sugars, polysaccharides, amino acids, aromatic acids, aliphatic acids, fatty acids, sterols, phenolic compounds, growth regulators, proteins, and enzymes, and their composition changes as plants develop or respond to exogenous stimuli as part of a plant's defense system (Pinski, Betekhtin, Hupert-Kocurek, Mur, & Hasterok, 2019).

On the other hand, infection of plants by pathogens causes a reduction in photosynthetic activity. To compensate for the nutrient demand in the infected tissues, nutrient transport from uninfected tissues is necessary (Yamada & Osakabe, 2018). However, pathogens rely on host-derived carbon, so they manipulate plant sugar transporters to easily access sugars, while plants enhance sugar uptake activity to store it in their various cellular compartments and restrict nutrients to pathogens (Yamada & Osakabe, 2018; Liu, Song, & Ruan, 2022). How plants regulate the flow of sugars during pathogen attack has been studied. In wheat, the *LR67* gene encodes for a transporter protein of H⁺/hexoses (mainly glucose), through a dimerization process between the *LR67res* resistance gene with its homoallele *LR67sus* (susceptibility gene) blocking glucose uptake from the apoplast to the host cells, which prevents the development of different biotrophic pathogens of wheat (Moore et al., 2015).

Competition for sugars between plants and the pathogens that colonize them has generated an evolutionary race, in which the plant limits the pathogen's access to nutrients and initiates defense responses, while the pathogen develops adaptation strategies to gain access to nutrients and suppress host immunity. During plant infection by pathogens, SWEETs generally facilitate the export of sucrose and hexose out of cells, which increases sugar availability for pathogens colonizing the apoplast (Pommerrenig, Müdsam, Kischka, & Neuhaus, 2020; Breia et al., 2021).

AtVGT1 silenciado, se retrasó la floración y se redujo el tamaño de la semilla (Aluri & Büttner, 2007), mientras que la sobreexpresión de *AtTMT1* aumentó el tamaño de las semillas y limitó la carga de monosacáridos vacuolares (Wingenter et al., 2010). Cho et al. (2010), mediante estudios de captación de glucosa utilizando vacuolas aisladas de *A. thaliana* mutante *tmt1-2-3* que expresan *OsTMT1* de plantas de arroz, demostraron que los *OsTMT* son capaces de transportar glucosa hacia las vacuolas.

Transportadores de azúcar en la interacción planta-microorganismos del suelo

Las plantas se encuentran en constante asociación con diversos microorganismos fuera y dentro de sus tejidos, generalmente en la interfaz raíz-suelo (Zipfel & Oldroyd, 2017). Estas asociaciones pueden ser beneficiosas o perjudiciales para las plantas (Yan et al., 2019). Las asociaciones benéficas más estudiadas en raíces son con HMA y rizobios de la familia Fabaceae (Yan et al., 2019). Estas asociaciones se llevan a cabo mediante la formación de órganos particulares y nuevos tejidos. Los HMA habitan en compartimentos especializados de la membrana de células corticales de la raíz formando arbusculos, y los rizobios permanecen en órganos derivados de la raíz llamados nódulos (Zipfel & Oldroyd, 2017). La formación de estos órganos permite el transporte de nutrimentos entre plantas y microorganismos (Yan et al., 2019). Diversos estudios señalan que las asociaciones endófitas también contribuyen a mejorar la aptitud de las plantas a condiciones adversas (Quesada, 2020).

Doidy et al. (2012b) reportaron que los genes que codifican para proteínas transportadoras de azúcares tienen una función importante en la interacción de los microorganismos con sus plantas hospedantes. La raíz de las plantas es un órgano que importa azúcares del tejido foliar. Parte de esa fuente de carbono es exudada a través de las raíces y es utilizada por microorganismos que colonizan el rizoplaneo y la rizósfera (Hennion et al., 2019). Los exudados de las raíces son fuente de nutrimentos y atrayentes quimiotácticos que facilitan la adhesión y colonización por poblaciones microbianas. Los exudados radicales contienen azúcares, polisacáridos, aminoácidos, ácidos aromáticos, ácidos alifáticos, ácidos grasos, esteroides, compuestos fenólicos, reguladores del crecimiento, proteínas y enzimas, y su composición cambia a medida que las plantas se desarrollan o responden a estímulos exógenos como parte de un sistema de defensa de la planta (Pinski, Betekhtin, Hupert-Kocurek, Mur, & Hasterok, 2019).

Por otra parte, la infección de las plantas por patógenos provoca una reducción de la actividad fotosintética. Para compensar la demanda de nutrimentos en los tejidos infectados, es necesario el transporte de estos desde los tejidos no infectados (Yamada & Osakabe, 2018). No

SWEETs are very susceptible to being modulated by pathogens to obtain nutrients (Chen et al., 2010; Breia et al., 2021); therefore, these transporters may function as susceptibility factors (Pommerrenig et al., 2020).

Chen et al. (2010) reported that the bacterium *Pseudomonas syringae* pv. tomato strain DC3000 induced high mRNA levels of *AtSWEET4*, *AtSWEET5*, *AtSWEET7*, *AtSWEET8*, *AtSWEET10*, *AtSWEET12* and *AtSWEET15* in *Arabidopsis* leaves, while the fungus *Golovinomyces cichoracearum* promoted the expression of a different set of *AtSWEET* genes (*AtSWEET1*, *AtSWEET11* and *AtSWEET12*), being *AtSWEET12* in which the highest mRNA levels were found. Likewise, these authors observed that *Botrytis cinerea* mainly induced the expression of *AtSWEET4*, *AtSWEET15* and *AtSWEET17*, indicating the specific modulation of *SWEET* genes by different pathogens.

Sugar transporters in plant-plant-parasitic nematode interaction

There are more than 4,100 species of plant-parasitic nematodes (Jones et al., 2013). Among the most damaging species in agriculture are the root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp. and *Nacobbus aberrans*), cyst nematodes (*Heterodera* and *Globodera* spp.) and lesion nematodes (*Pratylenchus* spp., *Radopholus similis*, *Ditylenchus dipsaci*, *Bursaphelenchus xylophilus*, *Rotylenchulus reniformis*, *Xiphinema index* and *Aphelenchoides besseyi*) (Jones et al., 2013). Nematode control is mainly carried out by means of chemical products that are highly polluting to the environment; therefore, other ecological alternatives are currently being explored, especially biological control with endophytic microorganisms that are antagonistic to these pathogens.

Pathogens have developed the ability to regulate the expression of genes encoding for sugar transporter proteins to gain access to these nutrients. The capture of sugars secreted by plant roots is one of the key mechanisms for the survival and reproduction of pathogenic microorganisms (Chen et al., 2010; Julius et al., 2017). There is evidence that plant-parasitic nematodes can modulate the expression of genes encoding for sugar transporter proteins in the host (Juergensen et al., 2003; Chen, 2014). *SUC* genes, encoding sucrose transporter proteins, have been identified as having an important role in nematode parasitism (Hammes et al., 2005). The first report on the modification of sugar transporter gene expression was recorded in the *A. thaliana*-*Heterodera schachtii* interaction, in which the *AtSUC2* gene was overexpressed in root syncytia (Juergensen et al., 2003). Years later, Hammes et al. (2005) found that the vacuole glucose transporters *VGT1* and *TMT1* were induced by

obstante, los patógenos dependen del carbono derivado del huésped, por lo que manipulan a los transportadores de azúcar de las plantas para acceder fácilmente a los azúcares, mientras que las plantas mejoran la actividad de absorción de azúcar para almacenarla en sus distintos compartimentos celulares y restringir los nutrimentos a los patógenos (Yamada & Osakabe, 2018; Liu, Song, & Ruan, 2022). Se ha estudiado cómo las plantas regulan el flujo de azúcares durante el ataque de patógenos. En trigo, la regulación ocurre con el gen *LR67* que codifica para una proteína transportadora de H⁺/hexosas (principalmente glucosa), a través de un proceso de dimerización entre el gen de resistencia *LR67res* con su homoelelo *LR67sus* (gen de susceptibilidad) se bloquea la captación de glucosa del apoplasto hacia las células del huésped, lo cual evita el desarrollo de diferentes patógenos biotróficos del trigo (Moore et al., 2015).

La competencia por los azúcares entre las plantas y los patógenos que las colonizan ha generado una carrera evolutiva, en la que la planta limita el acceso del patógeno a los nutrimentos e inicia respuestas de defensa, mientras que el patógeno desarrolla estrategias adaptativas para tener acceso a los nutrimentos y suprimir la inmunidad del huésped. Durante la infección de las plantas por los patógenos, los *SWEET*, generalmente, facilitan la exportación de sacarosa y hexosa fuera de las células, lo cual aumenta la disponibilidad de azúcar para los patógenos que colonizan el apoplasto (Pommerrenig, Müdsam, Kischka, & Neuhaus, 2020; Breia et al., 2021). Los *SWEET* son muy susceptibles de ser modulados por los patógenos para la obtención de nutrimentos (Chen et al., 2010; Breia et al., 2021); por lo tanto, estos transportadores pueden funcionar como factores de susceptibilidad (Pommerrenig et al., 2020).

Chen et al. (2010) reportaron que la bacteria *Pseudomonas syringae* pv. tomato cepa DC3000 indujo altos niveles de ARNm de los genes *AtSWEET4*, *AtSWEET5*, *AtSWEET7*, *AtSWEET8*, *AtSWEET10*, *AtSWEET12* y *AtSWEET15* en hojas de *Arabidopsis*, mientras que el hongo *Golovinomyces cichoracearum* promovió la expresión de un conjunto diferente de genes *AtSWEET* (*AtSWEET1*, *AtSWEET11* y *AtSWEET12*), siendo en *AtSWEET12* en el que se encontraron mayores niveles de ARNm. Asimismo, estos autores observaron que *Botrytis cinerea* indujo principalmente la expresión de *AtSWEET4*, *AtSWEET15* y *AtSWEET17*, lo cual indica la modulación específica de los genes *SWEET* por distintos patógenos.

Transportadores de azúcar en la interacción planta-nematodos fitopatógenos

Existen más de 4,100 especies de nematodos fitopatógenos (Jones et al., 2013). Dentro de las especies más perjudiciales en la agricultura se encuentran los

M. incognita in *A. thaliana* roots, whereas in galls the *AtSUC1* gene was highly induced.

In *A. thaliana* plants, with the *AtSUC4* (sucrose transporter) gene silenced, there was a significant reduction in the development of adult *H. schachtii* females compared to those that developed in wild *A. thaliana* (Hofmann, Wiczorek, Blöchl, & Grundler, 2007). *AtSUC4* has been reported to exhibit high sucrose transport capacity (Weise et al., 2000), while *AtSUC2* has a low capacity to transport it (Hofmann et al., 2007). When comparing the expression of these two phloem-specific sucrose transporters (*AtSUC4* = *AtSUT4* and *AtSUC2*) in *H. schachtii*-induced syncytia in *A. thaliana*, it was observed that *AtSUC4* gene expression did not change during *H. schachtii* development (Hofmann et al., 2007). In contrast, *AtSUC2* expression was repressed five days after inoculation with the nematode in root sections containing syncytia. This indicates that the *AtSUC4* transporter favors sucrose accumulation in newly formed syncytia, but when the *AtSUC4* gene was silenced, it significantly increased male differentiation to the detriment of females, due to a lack of food (Hofmann et al., 2007).

H. schachtii-induced syncytia in *A. thaliana* have high metabolic activity, which requires high levels of sucrose and starch (Hofmann & Grundler, 2007). This metabolic alteration causes increased demand for water and sugars (Juergensen et al., 2003). The import of soluble sugars (sucrose, glucose, galactose, raffinose, fructose and trehalose) into the syncytium is via the symplastic pathway; therefore, sugar transporters allow intra- and intercellular flow (Hofmann & Grundler, 2006; Hofmann et al., 2007; Hofmann et al., 2009). Hofmann et al. (2009) reported that in *H. schachtii*-induced syncytia in *A. thaliana* roots, genes for the sugar transporters *STP12* (glucose, galactose, mannose, fructose and xylose importer, located in cytoplasmic membranes) (Rottmann et al., 2018), *GTP2* (glucose 6-phosphate importer to the chloroplast and plastids in root cells) (Hofmann et al., 2009; Weise et al., 2019) and *MEX1* (maltose importer) were expressed, while genes encoding the sugar transporter protein *SFP1*, and the hexose transporters *STP7* and *STP4* were repressed. These researchers also found that silencing the *STP12* gene in *A. thaliana* favored the development of *H. schachtii* females relative to males.

In tomato roots infected by *M. incognita*, the expression of nine sugar transporter genes was detected (Shukla et al., 2018). In the same interaction, Zhao et al. (2018) recorded a high expression of three *SITMT* and two *SIVGT* in leaves, while in roots the highest expression corresponded to two *SITMT* and two *SIVGT*; likewise, they observed the expression of three *SISUT* and 17 *SISWEET* genes in both leaves and roots. In *A. thaliana*

nematodos agalladores (*Meloidogyne* spp. y *Nacobbus aberrans*), los que se enquistan (*Heterodera* y *Globodera* spp.) y los lesionadores (*Pratylenchus* spp., *Radopholus similis*, *Ditylenchus dipsaci*, *Bursaphelenchus xylophilus*, *Rotylenchulus reniformis*, *Xiphinema index* y *Aphelenchoides besseyi*) (Jones et al., 2013). El control de nematodos se realiza principalmente mediante productos químicos altamente contaminantes al ambiente; por ello, en la actualidad se exploran otras alternativas ecológicas, destacándose el control biológico con microorganismos endófitos antagonistas a dichos patógenos.

Los patógenos han desarrollado la capacidad de regular la expresión de genes codificantes para proteínas transportadoras de azúcar para poder acceder a dichos nutrimentos. La captura de azúcares secretados por las raíces de las plantas es uno de los mecanismos clave para la sobrevivencia y reproducción de los microorganismos patógenos (Chen et al., 2010; Julius et al., 2017). Existe evidencia de que los nematodos fitopatógenos pueden modular la expresión de genes que codifican para proteínas transportadoras de azúcar en el hospedante (Juergensen et al., 2003; Chen, 2014). Se ha identificado que los genes *SUC*, codificantes de proteínas transportadoras de sacarosa, tienen una función importante en el parasitismo de los nematodos (Hammes et al., 2005). El primer reporte sobre la modificación de la expresión de un gen transportador de azúcar se registró en la interacción *A. thaliana*-*Heterodera schachtii*, en la que el gen *AtSUC2* se sobre-expresó en sincitios de raíces (Juergensen et al., 2003). Años más tarde, Hammes et al. (2005) encontraron que los transportadores de glucosa a la vacuola *VGT1* y *TMT1* eran inducidos por *M. incognita* en raíces de *A. thaliana*, mientras que en las agallas el gen *AtSUC1* fue altamente inducido.

En plantas de *A. thaliana*, con el gen *AtSUC4* (transportador de sacarosa) silenciado, se registró una reducción significativa en el desarrollo de hembras adultas de *H. schachtii*, en comparación con las que se desarrollaron en *A. thaliana* silvestre (Hofmann, Wiczorek, Blöchl, & Grundler, 2007). Se ha reportado que *AtSUC4* presenta una alta capacidad para transportar sacarosa (Weise et al., 2000), mientras que *AtSUC2* posee baja capacidad para transportarla (Hofmann et al., 2007). Al comparar la expresión de estos dos transportadores de sacarosa específicos del floema (*AtSUC4* = *AtSUT4* y *AtSUC2*) en sincitios inducidos por *H. schachtii* en *A. thaliana*, se observó que la expresión del gen *AtSUC4* no cambió durante el desarrollo de *H. schachtii* (Hofmann et al., 2007). Por el contrario, la expresión de *AtSUC2* fue reprimida a los cinco días posteriores a la inoculación con el nematodo en secciones de raíz que contenían sincitios. Lo anterior indica que el transportador *AtSUC4* favorece la acumulación de sacarosa en sincitios recién formados, pero cuando se silenció el gen *AtSUC4* por falta de alimento incrementó

mutant plants of the *AtSUC2* gene (sucrose transporter), inoculated with *M. incognita*, a high expression of β -glucuronidase (which hydrolyzes carbohydrates such as sucrose) was recorded at infection sites and development of the nematodes was arrested, reaching only the J₄ stage. On the other hand, it has been reported that *SWEET* gene mutations impede the flow of sugars to pathogens, which generates resistance in plants (Hennion et al., 2019) and constitutes a possible alternative for the control of plant-parasitic nematodes in different crops.

Sugar transporters in plant-beneficial endophytic fungal interaction

Various soil microorganisms colonize both the surface of the roots and the apoplast of their cells (Hacquard et al., 2015). There is evidence that expression of different genes encoding for sugar transporters occurs in root cells of plants colonized by beneficial fungi (An et al., 2019; Tamayo, Figueira-Galán, Manck-Götzenberger, & Requena, 2022). During root colonization by AMF, both the photosynthate translocation to the root and the photosynthetic rate increase (Tinker, Durall, & Jones, 1994; García-Rodríguez, Pozo, Azcón-Aguilar, & Ferrol, 2005).

The first evidence for carbon transfer from a plant to an AMF was provided by Ho and Trappe (1973). Three steps have been described for photosynthate transport from host plant cells to fungal tissue: 1) release of sucrose into apoplastic space by diffusion through concentration gradients, 2) hydrolysis of sucrose into fructose and glucose by cell wall invertase enzymes, and 3) transport across the fungal membrane into the intra-radical hyphae (Rani et al., 2016). Solaiman and Saito (1997), by exposing hyphae of *Gigantea margarita* to ¹⁴C-labeled glucose, fructose, and sucrose and measuring ¹⁴CO₂ evolution by radiorespirometry, found that hyphae mainly use glucose as a substrate in respiration.

Different sugar transporters have been characterized in beneficial endophytic fungi, which allow them to take up different sugars from host plants. In the symbiont fungus *Geosiphon pyriformis*, the glucose transporter GpMST1 was identified (Schüßler et al., 2006), and in *Glomus intraradices*, the monosaccharide transporter MST2 (Helber et al., 2011). MST2 and PiHXT5 transport glucose efficiently; in addition, they can transport substrates such as xylose, glucuronic acid, galacturonic acid, mannose, and galactose (Helber et al., 2011; Rani et al., 2016). This suggests that certain AMF can feed on cell wall components.

On the other hand, in beneficial endophytic fungi such as *Metarhizium robertsii* and *Trichoderma virens*,

significativamente la diferenciación de machos en detrimento de las hembras (Hofmann et al., 2007).

Los sincitios inducidos por *H. schachtii* en *A. thaliana* presentan una alta actividad metabólica, lo cual requiere de niveles elevados de sacarosa y almidón (Hofmann & Grundler, 2007). Dicha alteración metabólica ocasiona una mayor demanda de agua y azúcares (Juergensen et al., 2003). La importación de azúcares solubles (sacarosa, glucosa, galactosa, rafinosa, fructosa y trehalosa) al sincitio es vía simplástica; por lo que, los transportadores de azúcares permiten el flujo de forma intra e intercelular (Hofmann & Grundler, 2006; Hofmann et al., 2007; Hofmann et al., 2009). Hofmann et al. (2009) reportaron que en sincitios inducidos por *H. schachtii* en raíces de *A. thaliana* se expresaron los genes de los transportadores de azúcar *STP12* (importador de glucosa, galactosa, manosa, fructosa y xilosa, ubicado en membranas citoplasmáticas) (Rottmann et al., 2018), *GTP2* (importador de glucosa 6-fosfato al cloroplasto y a plastidios en células de la raíz) (Hofmann et al., 2009; Weise et al., 2019) y *MEX1* (importador de maltosa), mientras que los genes codificantes de la proteína transportadora de azúcar *SFP1*, y los transportadores de hexosas *STP7* y *STP4*, fueron reprimidos. Estos investigadores también encontraron que al silenciar el gen *STP12* en *A. thaliana* se favoreció el desarrollo de hembras en relación con los machos de *H. schachtii*.

En raíces de tomate infectadas por *M. incognita*, se detectó la expresión de nueve genes transportadores de azúcares (Shukla et al., 2018). En la misma interacción, Zhao et al. (2018) consignaron una alta expresión de tres *SITMT* y dos *SIVGT* en las hojas; mientras que en las raíces la mayor expresión correspondió a dos *SITMT* y dos *SIVGT*; asimismo, observaron la expresión de tres genes *SISUT* y 17 *SISWEET* tanto en hojas como en raíces. En plantas mutantes de *A. thaliana* del gen *Atsuc2* (transportador de sacarosa), inoculadas con *M. incognita*, se registró una alta expresión de la β -glucuronidasa (que hidroliza carbohidratos como la sacarosa) en los sitios de infección y se detuvo el desarrollo de los nematodos, los cuales solo llegaron al estadio de J₄. Por otro lado, se ha reportado que las mutaciones de genes *SWEET* impiden el flujo de los azúcares a los patógenos, lo que genera resistencia en las plantas (Hennion et al., 2019) y constituye una posible alternativa para el control de nematodos fitopatógenos en diferentes cultivos.

Transportadores de azúcar en la interacción planta-hongos endófitos benéficos

Varios microorganismos del suelo colonizan tanto la superficie de las raíces como el apoplasto de sus células (Hacquard et al., 2015). Existe evidencia de que en células de las raíces de plantas colonizadas por hongos benéficos ocurre la expresión de diferentes genes que

SUT genes (*MRT* and *TvSUT*, respectively), involved in the uptake of sugars from root exudates, have been identified (Fang & Leger, 2010; Vargas et al., 2011). In *Glomus intraradices*, *SUT* genes were identified, such as *GiSUC1* (Doidy et al., 2012a), and in *Geosiphon pyriformis*, the *GpMST1* gene, which possesses transmembrane domains and functions as a cotransporter with greater affinity for glucose, mannose, galactose, fructose and xylose (Schüßler et al., 2006). In the mycorrhizal fungus *Glomus* sp., a monosaccharide transporter (*MST2*) was identified, the expression of which was closely related to that of the mycorrhizal-specific phosphate transporter (*PT4*). Silencing of the *MST2* gene resulted in malformed arbuscules and reduced *PT4* gene expression (Helber et al., 2011).

The expression of sugar transporter genes in plants is modified when they are infected by beneficial endophytic fungi. For example, *SISUT1*, *SISUT2* and *SISUT4* genes are over-expressed in response to *Glomus mosseae* in tomato (Boldt et al., 2011), while in potato colonized by *Rhizophagus irregularis* the expression of some *SWEET* genes was up-regulated (Manck-Götzenberger & Requena, 2016). Likewise, in mycorrhized rice roots, the expression of the *OsSWEET3b* gene was induced (Fiorilli et al., 2015), suggesting that *SWEETs* could regulate sugar export to the symbiotic interface. In *Medicago truncatula* plants infected with AMF, the *MtST1* (monosaccharide importer) gene was overexpressed, and its silencing reduced arbuscule formation (Harrison, 1996; Doidy et al., 2012a). A study on AMF indicated that transgenic tomato plants, with reduced expression of the *SISUT2* gene through an antisense construct, had increased colonization by *Funneliformis mosseae* and *Rhizophagus irregularis* due to low sucrose uptake from the apoplast into root cells. This indicates that *SUTs* can regulate plant-microorganism interactions by regulating sucrose availability in the host apoplast (Bitterlich, Krügel, Boldt-Burisch, Franken, & Kühn, 2014).

Some of the genes encoding for sugar transporter proteins in plants such as *SUTs* (sucrose importers and exporters), *SWEETs* (sucrose, glucose and fructose importers and exporters), *VGTs* (glucose importers to the vacuole) and *TMTs* (monosaccharide importers) are known to play an important role in plant interaction with both beneficial endophytic fungi (Doidy et al., 2012a) and plant-parasitic nematodes (Zhao et al., 2018). García-Rodríguez et al. (2005) found that *LeST3* (monosaccharide transporter) gene expression was increased in leaves of tomato plants colonized by the AMF *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*, as well as by the root pathogen *Phytophthora parasitica*. This indicates that *LeST3* functions as a sugar transporter in tissues colonized by both beneficial microorganisms and pathogens.

codifican para transportadores de azúcares (An et al., 2019; Tamayo, Figueira-Galán, Manck-Götzenberger, & Requena, 2022). Durante la colonización de raíces por HMA, incrementa la translocación de fotosintatos a la raíz y aumenta la tasa fotosintética (Tinker, Durall, & Jones, 1994; García-Rodríguez, Pozo, Azcón-Aguilar, & Ferrol, 2005).

La primera evidencia de transferencia de carbono de una planta a un HMA fue proporcionada por Ho y Trappe (1973). Se han descrito tres pasos para el transporte de fotosintatos desde las células de la planta hospedante hasta el tejido fúngico: 1) liberación de sacarosa en el espacio apoplástico por difusión a través de gradientes de concentración, 2) hidrólisis de la sacarosa en fructosa y glucosa por enzimas invertasas de la pared celular y 3) transporte a través de la membrana fúngica hacia las hifas intrarradicales (Rani et al., 2016). Solaiman y Saito (1997), al exponer hifas de *Gigantea margarita* a glucosa, fructuosa y sacarosa marcada con ^{14}C y medir la evolución del $^{14}\text{CO}_2$ mediante radiorespirometría, encontraron que las hifas utilizan principalmente glucosa como sustrato en la respiración.

Se han caracterizado distintos transportadores de azúcares en hongos endófitos benéficos, los cuales les permiten captar distintos azúcares de las plantas hospedantes. En el hongo simbiote *Geosiphon pyriformis* se identificó el transportador de glucosa *GpMST1* (Schüßler et al., 2006), y en *Glomus intraradices*, el transportador de monosacáridos *MST2* (Helber et al., 2011). Los *MST2* y *PiHXT5* (transportador de hexosas de *Piriformospora indica*) transportan glucosa de manera eficiente; además, pueden transportar sustratos como xilosa, ácido glucurónico, ácido galacturónico, manosa y galactosa (Helber et al., 2011; Rani et al., 2016). Lo anterior sugiere que ciertos HMA son capaces de alimentarse de componentes de la pared celular.

Por otro lado, en los hongos endofíticos benéficos como *Metarhizium robertsii* y *Trichoderma virens* se han identificado genes *SUT* (*MRT* y *TvSUT*, respectivamente), involucrados en la captación de azúcares de los exudados de la raíz (Fang & Leger, 2010; Vargas et al., 2011). En *Glomus intraradices* se identificaron genes *SUT*, como el *GiSUC1* (Doidy et al., 2012a), y en *Geosiphon pyriformis*, el gen *GpMST1*, que posee dominios transmembrana y funciona como un cotransportador con mayor afinidad por la glucosa, manosa, galactosa, fructosa y xilosa (Schüßler et al., 2006). En el hongo micorrízico *Glomus* sp., se identificó un transportador de monosacáridos (*MST2*), cuya expresión se relacionó estrechamente con la del transportador de fosfato específico de micorrizas (*PT4*). El silenciamiento del gen *MST2* dio como resultado la formación deficiente de arbusculos y una expresión reducida del gen *PT4* (Helber et al., 2011).

La expresión de los genes transportadores de azúcares de las plantas se modifica cuando son infectadas por

Beneficial associations between plants and endophytic fungi are fragile, and can shift to neutral, saprophytic or even pathogenic interactions when stress conditions affect the balance of nutrient exchange and the survival of one of the symbiotic partners is compromised (Mandyam & Jumpponen, 2015).

In *A. thaliana* plants, which are highly colonized by *T. harzianum* under stress conditions due to low phosphorus availability, a negative regulation of *SWEET11* and *SWEET12* gene expression, and high expression levels of *SUC1* and *SWEET2* genes were found. *SWEET11* and *SWEET12* transporters are mainly responsible for the discharge of apoplastic sugar from the phloem into the roots; therefore, the plants negatively regulate the expression of *SWEET11* and *SWEET12* to restrict the loss of sugar from the apoplast due to the development of the fungus, which limits hyphal growth due to sugar restriction. Low availability of sugar in the apoplast stimulates sugar uptake by mesophyll root cells by inducing high levels of *SUC1* and *SWEET2* gene expression in *Trichoderma*-inoculated plants with phosphorus availability. *SUC1* and *SUC2* are considered to be the main sugar importers from the apoplast to root cells, whereas *SWEET2*, located in the tonoplast in mesophyll cells and root epidermis cells, is responsible for the uptake of sugars from the cytoplasm into vacuoles. This suggests that the roots compete with the fungus for apoplastic sucrose through *SUC1*, and *SWEET2* sequesters sucrose in the vacuole of root cells to reduce sugar loss by the fungus (Rouina, Tseng, Nataraja, Uma-Shaanker, & Oelmüller, 2021).

Zhang et al. (2019) reported that during the flowering stage, in *A. thaliana* plants inoculated with the beneficial fungus *Phomopsis liquidambari*, jasmonate signaling was activated and the expression of *SWEET11* and *SWEET12* in rosette leaves, and *SUC1* in roots was reduced. Consequently, phloem sugar transport and soluble invertase activity in the root were reduced, resulting in low glucose and fructose concentrations in plant roots, which affected root colonization by *P. liquidambari*. This suggests that plants utilize available sugars for flower development and restrict hexoses, such as fructose and glucose, to the microorganisms that colonize them.

It is important to note that the development of beneficial and pathogenic microorganisms colonizing plants does not only depend on sugars (Keymer et al., 2017), as they also need other essential nutrients such as fatty acids, minerals, amino acids and organic acids (Jiang et al., 2017; Ma, Hill, Chadwick, Wu, & Jones, 2021; Xing et al., 2021). Jiang et al. (2017) reported that host plants of the AMF *Rhizophagus irregularis*, which is a fatty acid auxotroph, transfer fatty acids to the fungus to maintain colonization.

hongos endófitos benéficos. Por ejemplo, los genes *SISUT1*, *SISUT2* y *SISUT4* se sobre-expresan en respuesta a *Glomus mosseae* en tomate (Boldt et al., 2011), mientras que en papa colonizada por *Rhizophagus irregularis* se reguló la expresión de algunos genes *SWEET* (Manck-Götzenberger & Requena, 2016). Asimismo, en raíces micorrizadas de arroz se indujo la expresión del gen *OsSWEET3b* (Fiorilli et al., 2015), lo cual sugiere que los *SWEET* podrían regular la exportación de azúcar hacia la interfaz simbiótica. En plantas de *Medicago truncatula*, infectadas con HMA, se sobre-expresó el gen *MtST1* (importador de monosacáridos), y su silenciamiento redujo la formación de arbusculos (Harrison, 1996; Doidy et al., 2012a). Un estudio sobre HMA indicó que plantas de tomate transgénicas, con expresión reducida del gen *SISUT2* a través de una construcción antisentido, tuvieron mayor colonización de *Funneliformis mosseae* y *Rhizophagus irregularis* debido a la baja captación de sacarosa desde el apoplasto hacia las células en la raíz. Lo anterior indica que los *SUT* pueden regular las interacciones planta-microorganismo al regular la disponibilidad de sacarosa en el apoplasto del hospedante (Bitterlich, Krügel, Boldt-Burisch, Franken, & Kühn, 2014).

Se sabe que algunos de los genes que codifican para las proteínas transportadoras de azúcares en las plantas como los *SUT* (importadores y exportadores de sacarosa), los *SWEET* (importadores y exportadores de sacarosa, glucosa y fructosa), los *VGT* (importadores de glucosa a la vacuola) y los *TMT* (importadores de monosacáridos) tienen una función importante en la interacción de la planta, tanto con hongos endófitos benéficos (Doidy et al., 2012a) como con nematodos fitopatógenos (Zhao et al., 2018). García-Rodríguez et al. (2005) encontraron que la expresión del gen *LeST3* (transportador de monosacáridos) aumentó en hojas de plantas de tomate colonizadas por los HMA *Glomus mosseae* y *Glomus intraradices*, así como por el patógeno de raíz *Phytophthora parasitica*. Esto indica que *LeST3* funciona como un transportador de azúcares tanto en tejidos colonizados por microorganismos benéficos como por patógenos.

Las asociaciones benéficas entre plantas y hongos endófitos son frágiles, y pueden cambiar a interacciones neutras, saprofitas o incluso patógenas cuando las condiciones de estrés afectan el equilibrio del intercambio de nutrimentos y la supervivencia de uno de los socios simbióticos se ve comprometida (Mandyam & Jumpponen, 2015).

En plantas de *A. thaliana*, que son altamente colonizadas por *T. harzianum* en condiciones de estrés por poca disponibilidad de fósforo, se encontró una regulación negativa de la expresión de los genes *SWEET11* y *SWEET12*, y altos niveles de expresión de los genes

Conclusions

The detection and characterization of sugar transport proteins, as well as the identification of the genes that encode them, has allowed us to begin to understand how beneficial and pathogenic microorganisms obtain nutrients. Generally, these genes are overexpressed in plants colonized by plant-parasitic nematodes and beneficial endophytic fungi.

The study of sugar transporters in plant-nematode interactions is a relatively recent area of study. Most research has been conducted on the model plant *A. thaliana* inoculated with *M. incognita* or *H. schachtii*; therefore, there is a need to explore the role of sugar transporters in interactions with other agriculturally important nematodes and economically important plants. In the literature search conducted, it was evident that the emphasis has been on AMF and pathogenic fungi, and that there is little information available on transporters in other beneficial endophytic fungi that promote plant growth and protect them from attack by phytopathogens.

There are still many questions remaining to be answered, such as: What other sugar transporters exist in plants? How is the functioning of the various sugar transporters coordinated in the cell? What are the molecular and cellular mechanisms involved in sugar transport in the plant-nematode and plant-endophytic fungus interaction? How is the expression and functioning of transporters modulated in the plant-nematode-beneficial endophytic fungus interaction? What determines that in the competition for nutrients between the endophyte and the nematode the balance tips in one direction or the other? Would the editing of genes encoding sugar transporter proteins in plants for pathogen control affect the colonization of beneficial microorganisms? How could the functioning of plant sugar transporters be used to facilitate their colonization by beneficial microorganisms? Could this knowledge be used in the design of management strategies for plant-parasitic nematodes? The answers to these and many other questions can be resolved by increasing the number of projects involving researchers from different disciplines.

Currently, there are gene editing tools such as the CRISPR-Cas9 technique which allows point mutations to be made in genes of interest. The use of these tools to mutate sugar transporter genes might allow us to know how determinant they are in the establishment and development of beneficial microorganisms, nematodes and plant-parasitic fungi. The manipulation of sugar transporters by means of molecular techniques in agriculturally important crops could help to improve their association with beneficial microorganisms or interfere with the establishment and development of phytopathogens.

SUC1 y *SWEET2*. Los transportadores *SWEET11* y *SWEET12* son los principales encargados de la descarga de azúcar apoplástica del floema en las raíces; por lo que, las plantas regulan negativamente la expresión de *SWEET11* y *SWEET12* para restringir la pérdida de azúcar del apoplasto por el desarrollo del hongo, lo cual limita el crecimiento de las hifas debido a la restricción de azúcares. La poca disponibilidad de azúcares en el apoplasto estimula la captación de azúcares por células de la raíz del mesófilo mediante la inducción de altos niveles de expresión de los genes *SUC1* y *SWEET2* en plantas inoculadas con *Trichoderma* y disponibilidad de fósforo. Se considera que *SUC1* y *SUC2* son los principales importadores de azúcar desde el apoplasto hacia las células de la raíz, mientras que el *SWEET2*, localizado en el tonoplasto en células del mesófilo y células de la epidermis de la raíz, está encargado de la captación de azúcares del citoplasma hacia las vacuolas. Esto sugiere que las raíces compiten con el hongo por la sacarosa apoplástica a través de *SUC1*, y el *SWEET2* secuestra sacarosa en la vacuola de las células de la raíz para reducir la pérdida de azúcares por el hongo (Rouina, Tseng, Nataraja, Uma-Shaanker, & Oelmüller, 2021).

Zhang et al. (2019) reportaron que durante la etapa de floración, en plantas de *A. thaliana* inoculadas con el hongo benéfico *Phomopsis liquidambari*, se activó la señalización de jasmonato y se redujo la expresión de *SWEET11* y *SWEET12* en hojas de roseta, y *SUC1* en las raíces. En consecuencia, se redujo el transporte de azúcares en el floema y la actividad de la invertasa soluble en la raíz, por lo que se observaron bajas concentraciones de glucosa y fructosa en las raíces de las plantas, lo cual afectó la colonización de la raíz por *P. liquidambari*. Esto sugiere que las plantas utilizan los azúcares disponibles para el desarrollo de flores y restringen hexosas, como fructosa y glucosa, a los microorganismos que las colonizan.

Es importante señalar que el desarrollo de microorganismos benéficos y patógenos que colonizan a las plantas no solo depende de los azúcares (Keymer et al., 2017), sino que también necesitan otros nutrientes esenciales como ácidos grasos, minerales, aminoácidos y ácidos orgánicos (Jiang et al., 2017; Ma, Hill, Chadwick, Wu, & Jones, 2021; Xing et al., 2021). Jiang et al. (2017) reportaron que las plantas hospedantes del HMA *Rhizophagus irregularis*, que es auxótrofo de ácidos grasos, transfieren ácidos grasos al hongo para mantener la colonización.

Conclusiones

La detección y caracterización de las proteínas transportadoras de azúcares, así como la identificación de los genes que las codifican, ha permitido empezar a comprender cómo es el proceso de obtención de nutrientes por los microorganismos benéficos y

Acknowledgments

The authors thank the National Council of Science and Technology for the scholarship granted to the first author for his postgraduate studies.

End of English version

References / Referencias

- Adeleke, B. S., Ayilara, M. S., Akinola, S. A., & Babalola, O. (2022). Biocontrol mechanisms of endophytic fungi. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 32(1), 1-17. doi: 10.1186/s41938-022-00547-1
- Aluri, S., & Büttner, M. (2007). Identification and functional expression of the Arabidopsis thaliana vacuolar glucose transporter 1 and its role in seed germination and flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(7), 2537-2542. doi: 10.1073/pnas.0610278104
- An, J., Zeng, T., Ji, C., de Graaf, S., Zheng, Z., Xiao, T. T., Deng, X., Xiao, S., Bisseling, T., Limpens, E., & Pan, Z. (2019). A *Medicago truncatula* SWEET transporter implicated in arbuscule maintenance during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 224(1), 396-408. doi: 10.1111/nph.15975
- Baron, N. C., & Rigobelo, E. C. (2022). Endophytic fungi: a tool for plant growth promotion and sustainable agriculture. *Mycology*, 13(1), 39-55. doi: 10.1080/21501203.2021.1945699
- Berninsone, P., Hwang, H. Y., Zemtseva, I., Horvitz, H. R., & Hirschberg, C. B. (2001). SQV-7, a protein involved in *Caenorhabditis elegans* epithelial invagination and early embryogenesis, transports UDP-glucuronic acid, UDP-N-acetylgalactosamine, and UDP-galactose. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 7(98), 3738-3743. doi: 10.1073/pnas.061593098
- Bilal, S., Shahzad, R., Imran, M., Jan, R., Kim, K. M., & Lee, I. J. (2020). Synergistic association of endophytic fungi enhances *Glycine max* L. resilience to combined abiotic stresses: Heavy metals, high temperature and drought stress. *Industrial Crops and Products*, 143, 111931. doi: 10.1016/j.indcrop.2019.111931
- Bitterlich, M., Krügel, U., Boldt-Burisch, K., Franken, P., & Kühn, C. (2014). The sucrose transporter SISUT 2 from tomato interacts with brassinosteroid functioning and affects arbuscular mycorrhiza formation. *The Plant Journal*, 78(5), 877-889. doi: 10.1111/tpj.12515
- Bogner, C. W., Kamdem, R. S., Sichtermann, G., Matthäus, C., Hölscher, D., Popp, J., Proksch, P., Grundler, F. M., & Schouten, A. (2017). Bioactive secondary metabolites with multiple activities from a fungal endophyte. *Microbial Biotechnology*, 10(1), 175-188. doi: 10.1111/1751-7915.12467
- Boldt, K., Pörs, Y., Haupt, B., Bitterlich, M., Kühn, C., Grimm, B., & Franken, P. (2011). Photochemical processes, carbon assimilation and RNA accumulation of sucrose

patógenos. Generalmente, estos genes son sobre-expresados en plantas colonizadas por nematodos fitopatógenos y por hongos endófitos benéficos.

El estudio de los transportadores de azúcares en la interacción planta-nematodos es un área de estudio relativamente reciente. En su mayoría, las investigaciones se han realizado en la planta modelo *A. thaliana* inoculada con *M. incognita* o *H. schachtii*; por ello, es necesario explorar la función de los transportadores de azúcar en interacciones con otros nematodos de importancia agrícola y plantas de importancia económica. En la búsqueda bibliográfica realizada, fue evidente que el énfasis se ha puesto en HMA y hongos patógenos, y que existe poca información disponible sobre transportadores en otros hongos endófitos benéficos que promueven el crecimiento de las plantas y las protegen del ataque por fitopatógenos.

Aún existen muchas preguntas por resolver como: ¿Qué otros transportadores de azúcares existen en las plantas?, ¿cómo se coordina el funcionamiento de los diversos transportadores de azúcares en la célula?, ¿cuáles son los mecanismos moleculares y celulares que tienen lugar en el transporte de azúcares en la interacción planta-nematodos y planta-hongos endófitos?, ¿cómo se modula la expresión y el funcionamiento de los transportadores en la interacción planta-nematodos-hongos endófitos benéficos?, ¿qué determina que en la competencia por nutrientes entre el endófito y el nematodo la balanza se incline en uno u otro sentido?, ¿la edición de genes codificantes de proteínas transportadoras de azúcares en las plantas para el control de patógenos afectaría la colonización de microorganismos benéficos?, ¿de qué manera se podría aprovechar el funcionamiento de los transportadores de azúcares de las plantas para facilitar su colonización por microorganismos benéficos?, ¿este conocimiento se podría utilizar en el diseño de estrategias de manejo de nematodos fitopatógenos? Las respuestas a éstas y otras muchas preguntas se podrán resolver si incrementan los proyectos que involucren a investigadores de distintas disciplinas.

En la actualidad, existen herramientas de edición génica como la técnica de CRISPR-Cas9, que permite hacer mutaciones puntuales en genes de interés. El uso de estas herramientas para mutar genes transportadores de azúcares quizás permitiría conocer qué tan determinantes son en el establecimiento y desarrollo de los microorganismos benéficos, de nematodos y de hongos fitopatógenos. La manipulación de transportadores de azúcares mediante técnicas moleculares en cultivos de importancia agrícola podría ayudar a mejorar su asociación con microorganismos benéficos, o interferir con el establecimiento y desarrollo de fitopatógenos.

- transporter genes in tomato arbuscular mycorrhiza. *Journal of Plant Physiology*, 168(11), 1256-1263. doi: 10.1016/j.jplph.2011.01.026
- Breia, R., Conde, A., Badim, H., Fortes, A. M., Gerós, H., & Granell, A. (2021). Plant SWEETs: from sugar transport to plant-pathogen interaction and more unexpected physiological roles. *Plant Physiology*, 186(2), 836-852. doi: 10.1093/plphys/kiab127
- Büttner, M., & Sauer, N. (2000). Monosaccharide transporters in plants: structure, function and physiology. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes*, 1465(1-2), 263-274. doi: 10.1016/S0005-2736(00)00143-7
- Caffaro, C. E., Hirschberg, C. B., & Berninsone, P. M. (2007). Functional redundancy between two *Caenorhabditis elegans* nucleotide sugar transporters with a novel transport mechanism. *Journal of Biological Chemistry*, 282(38), 27970-27975. doi: 10.1074/jbc.M704485200
- Caulfield, M. J., Munroe, P. B., O'Neill, D., Witkowska, K., Charchar, F. J., Doblado, M., Shaw-Hawkins, S., ... Cheeseman, C. (2008). SLC2A9 is a high-capacity urate transporter in humans. *PLoS Medicine*, 5(10), 1509-1523. doi: 10.1371/journal.pmed.0050197
- Chen, L. Q. (2014). SWEET sugar transporters for phloem transport and pathogen nutrition. *New Phytologist*, 201(4), 1150-1155. doi: 10.1111/nph.12445
- Chen, L. Q., Cheung, L. S., Feng, L., Tanner, W., & Frommer, W. B. (2015). Transport of sugars. *Annual Review of Biochemistry*, 84, 865-894. doi: 10.1146/annurev-biochem-060614-033904
- Chen, L. Q., Hou, B. H., Lalonde, S., Takahashi, H., Hartung, M. L., Qu, X. Q., Guo, W. J., Kim, J. G., Underwood, W., Chaudhuri, B., Chermak, D., Antony, W. G., White, F. F., Somerville, S. C., Mudgett, M. B., & Frommer, W. B. (2010). Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*, 468(7323), 527-532. doi: 10.1038/nature09606
- Chen, L. Q., Qu, X. Q., Hou, B. H., Sosso, D., Osorio, S., Fernie, A. R., & Frommer, W. B. (2012). Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*, 335(6065), 207-211. doi: 10.1126/science.1213351
- Cho, J. I., Burla, B., Lee, D. W., Ryoo, N., Hong, S. K., Kim, H. B., Eom, J. S., Choi, S. B., Cho, M. H., Bhoo, S. H., Hahn, T. R., Neuhaus, H. E., Martinoia, E., & Jeon, J. S. (2010). Expression analysis and functional characterization of the monosaccharide transporters, OsTMTs, involving vacuolar sugar transport in rice (*Oryza sativa*). *New Phytologist*, 186(3), 657-668. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03194.x
- Clay, K. (1989). Clavicipitaceous endophytes of grasses: their potential as biocontrol agents. *Mycological Research*, 92(1), 1-12. doi: 10.1016/S0953-7562(89)80088-7
- Dai, J., Mi, W., Wu, C., Song, H., Bao, Y., Zhang, M., Zhang, S., & Fang, W. (2021). The sugar transporter MST1 is involved in colonization of rhizosphere and rhizoplane by *Metarhizium robertsii*. *Msystems*, 6(6), e01277-21. doi: 10.1128/mSystems.01277-21
- ## Agradecimientos
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca proporcionada al primer autor para la realización de sus estudios de postgrado.
- Fin de la versión en español*
-
- Doehlemann, G., Molitor, F., & Hahn, M. (2005). Molecular and functional characterization of a fructose specific transporter from the gray mold fungus *Botrytis cinerea*. *Fungal Genetics and Biology*, 42(7), 601-610. doi: 10.1016/j.fgb.2005.03.001
- Doidy, J., Grace, E., Kühn, C., Simon-Plas, F., Casieri, L., & Wipf, D. (2012a). Sugar transporters in plants and in their interactions with fungi. *Trends in Plant Science*, 17(7), 413-422. doi: 10.1016/j.tplants.2012.03.009
- Doidy, J., van Tuinen, D., Lamotte, O., Corneillat, M., Alcaraz, G., & Wipf, D. (2012b). The *Medicago truncatula* sucrose transporter family: characterization and implication of key members in carbon partitioning towards arbuscular mycorrhizal fungi. *Molecular Plant*, 5(6), 1346-1358. doi: 10.1093/mp/sss079
- Eom, J. S., Choi, S. B., Ward, J. M., & Jeon, J. S. (2012). The mechanism of phloem loading in rice (*Oryza sativa*). *Molecules and cells*, 33(5), 431-438. doi: 10.1007/s10059-012-0071-9
- Fang, W., & Leger, R. J. S. (2010). *Mrt*, a gene unique to fungi, encodes an oligosaccharide transporter and facilitates rhizosphere competency in *Metarhizium robertsii*. *Plant Physiology*, 154(3), 1549-1557. doi: 10.1104/pp.110.163014
- Feng, L., & Frommer, W. B. (2015). Structure and function of SemiSWEET and SWEET sugar transporters. *Trends in Biochemical Sciences*, 40(8), 480-486. doi: 10.1016/j.tibs.2015.05.005
- Ferreira, M. J., & de Sá-Nogueira, I. (2010). A multitask ATPase serving different ABC-type sugar importers in *Bacillus subtilis*. *Journal of bacteriology*, 192(20), 5312-5318. doi: 10.1128/JB.00832-10
- Fettke, J., & Fernie, A. R. (2015). Intracellular and cell-to-apoplast compartmentation of carbohydrate metabolism. *Trends in Plant Science*, 20(8), 490-497. doi: 10.1016/j.tplants.2015.04.012
- Fiorilli, V., Vallino, M., Biselli, C., Faccio, A., Bagnaresi, P., & Bonfante, P. (2015). Host and non-host roots in rice: cellular and molecular approaches reveal differential responses to arbuscular mycorrhizal fungi. *Frontiers in Plant Science*, 6, 636. doi: 10.3389/fpls.2015.00636
- García-Rodríguez, S., Pozo, M. J., Azcón-Aguilar, C., & Ferrol, N. (2005). Expression of a tomato sugar transporter is increased in leaves of mycorrhizal or *Phytophthora parasitica*-infected plants. *Mycorrhiza*, 15(7), 489-496. doi: 10.1007/s00572-005-0354-5
- Ghahremani, Z., Escudero, N., Saus, E., Gabaldón, T., & Sorribas, F. J. (2019). *Pochonia chlamydosporia* induces plant-dependent systemic resistance to *Meloidogyne*

- incognita*. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1-8. doi: 10.3389/fpls.2019.00945
- Gill, R. A., Ahmar, S., Ali, B., Saleem, M. H., Khan, M. U., Zhou, W., & Liu, S. (2021). The role of membrane transporters in plant growth and development, and abiotic stress tolerance. *International journal of molecular sciences*, 22(23), 12792. doi: 10.3390/ijms222312792
- Guo, W. J., Nagy, R., Chen, H. Y., Pfrunder, S., Yu, Y. C., Santelia, D., Fromer, W. B., & Martinoia, E. (2014). SWEET17, a facilitative transporter, mediates fructose transport across the tonoplast of *Arabidopsis* roots and leaves. *Plant Physiology*, 164(2), 777-789. doi: 10.1104/pp.113.232751
- Hacquard, S., Garrido-Oter, R., Gonzalez, A., Spaepen, S., Ackermann, G., & Lebeis, S. (2015). Microbiota and host nutrition across plant and animal kingdoms. *Cell Host Microbe*, 17(5), 603-616. doi: 10.1016/j.chom.2015.04.009
- Hammes, U. Z., Schachtman, D. P., Berg, R. H., Nielsen, E., Koch, W., McIntyre, L. M., & Taylor, C. G. (2005). Nematode-induced changes of transporter gene expression in *Arabidopsis* roots. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 18(12), 1247-1257. doi: 10.1094/MPMI-18-1247
- 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), 491-503. doi: 10.1046/j.1365-313X.1996.09040491.x
- Hedrich, R., Sauer, N., & Neuhaus, H. E. (2015). Sugar transport across the plant vacuolar membrane: nature and regulation of carrier proteins. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 63-70. doi: 10.1016/j.pbi.2015.04.008
- Helber, N., Wippel, K., Sauer, N., Schaarschmidt, S., Hause, B., & 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), 3812-3823. doi: 10.1105/tpc.111.089813
- Henderson, P. J. (1990). Proton-linked sugar transport systems in bacteria. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes*, 22(4), 525-569. doi: 10.1007/BF00762961
- Hennion, N., Durand, M., Vriet, C., Doidy, J., Maurousset, L., Lemoine, R., & 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), 44-57. doi: 10.1111/pp.12751
- Hiraoka, S., Furuichi, T., Nishimura, G., Shibata, S., Yanagishita, M., Rimoi, D. L., Superti-Furga, A., ... Ikegawa, S. (2007). Nucleotide-sugar transporter SLC35D1 is critical to chondroitin sulfate synthesis in cartilage and skeletal development in mouse and human. *Nature Medicine*, 13(11), 1363-1367. doi: 10.1038/nm1655
- Ho, I., & Trappe, J. M. (1973). Translocation of ^{14}C from *Festuca* plants to their endomycorrhizal fungi. *Nature New Biology*, 244(131), 30-31. doi: 10.1038/newbio244030a0
- Hofmann, J., & Grundler, F. M. (2006). Females and males of root-parasitic cyst nematodes induce different symplasmic connections between their syncytial feeding cells and the phloem in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 44(5-6), 430-433. doi: 10.1016/j.plaphy.2006.06.006
- Hofmann, J., & Grundler, F. M. (2007). How do nematodes get their sweets: Solute supply to sedentary plant parasitic nematodes. *Nematology*, 9(4), 451-458. doi: 10.1163/156854107781487305
- Hofmann, J., Hess, P. H., Szakasits, D., Blöchl, A., Wiczorek, K., Daxböck-Horvath, S., Bohlmann, H., Van Bel, A. J. E., & Grundler, F. M. (2009). Diversity and activity of sugar transporters in nematode-induced root syncytia. *Journal of Experimental Botany*, 60(11), 3085-3095. doi: 10.1093/jxb/erp138
- Hofmann, J., Wiczorek, K., Blöchl, A., & Grundler, F. M. (2007). Sucrose supply to nematode-induced syncytia depends on the apoplasmic and symplasmic pathways. *Journal of Experimental Botany*, 58(7), 1591-1601. doi: 10.1093/jxb/erl285
- Horler, R. S., Müller, A., Williamson, D. C., Potts, J. R., Wilson, K. S., & Thomas, G. H. (2009). Furanose-specific sugar transport characterization of a bacterial galactofuranose-binding protein. *Journal of Biological Chemistry*, 284(45), 31156-31163. doi: 10.1074/jbc.M109.054296
- Huang, W., Hu, B., Liu, J., Zhou, Y., & Liu, S. (2020). Identification and characterization of tonoplast sugar transporter (TST) gene family in cucumber. *Horticultural Plant Journal*, 6(3), 145-157. doi: 10.1016/j.hpj.2020.03.005
- Jeena, G. S., Kumar, S., & Shukla, R. K. (2019). Structure, evolution and diverse physiological roles of SWEET sugar transporters in plants. *Plant molecular biology*, 100(4), 351-365. doi: 10.1007/s11103-019-00872-4
- Ji, J., Yang, L., Fang, Z., Zhang, Y., Zhuang, M., Lv, H., & Wang, Y. (2022). Plant SWEET family of sugar transporters: structure, evolution and biological functions. *Biomolecules*, 12(2), 205. doi: 10.3390/biom12020205
- Jiang, Y., Wang, W., Xie, Q., Liu, N., Liu, L., Wang, D., Zhang, X., ... Wang, E. (2017). Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science*, 356(6343), 1172-1175. doi: 10.1126/science.aam9970
- Jones, J. T., Haegeman, A., Danchin, E. G., Gaur, H. S., Helder, J., Jones, M. G., Kikuchi, T., ... Perry, N. R. (2013). "Top 10 plant-parasitic nematodes in molecular plant pathology". *Molecular Plant Pathology*, 14(9), 946-961. doi: 10.1111/mpp.12057
- Juergensen, K., Scholz-Starke, J., Sauer, N., Hess, P., van Bel, A. J., & Grundler, F. M. (2003). The companion cell-specific *Arabidopsis* disaccharide carrier AtSUC2 is expressed in nematode-induced syncytia. *Plant Physiology*, 131(1), 61-69. doi: 10.1104/pp.008037
- Julius, B. T., Leach, K. A., Tran, T. M., Mertz, R. A., & Braun, D. M. (2017). Sugar transporters in plants: new insights

- and discoveries. *Plant and Cell Physiology*, 58(9), 1442-1460. doi: doi.org/10.1093/pcp/pcx090
- Jung, B., Ludewig, F., Schulz, A., Meißner, G., Wöstefeld, N., Flügge, U. I., Pommerrenig, B., ... Neuhaus, H. E. (2015). Identification of the transporter responsible for sucrose accumulation in sugar beet taproots. *Nature Plants*, 1(1), 1-6. doi: 10.1038/NPLANTS.2014.1
- Keymer, A., Pimprikar, P., Wewer, V., Huber, C., Brands, M., Bucerius, S. L., Delaux, P. M., ... Gutjahr, C. (2017). Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. *eLife*, 6, e29107. doi: 10.7554/eLife.29107
- Kirchberger, S., Leroch, M., Huynen, M. A., Wahl, M., Neuhaus, H. E., & Tjaden, J. (2007). Molecular and biochemical analysis of the plastidic ADP-glucose transporter (ZmBT1) from *Zea mays*. *Journal of Biological Chemistry*, 282(31), 22481-22491. doi: 10.1074/jbc.M702484200
- Kirchberger, S., Tjaden, J., & Neuhaus, H. E. (2008). Characterization of the *Arabidopsis* Brittle1 transport protein and impact of reduced activity on plant metabolism. *The Plant Journal*, 56(1), 51-63. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03583.x
- Kühn, C., & Grof, C. P. (2010). Sucrose transporters of higher plants. *Current opinion in plant biology*, 13(3), 287-297. doi: 10.1016/j.pbi.2010.02.001
- Linka, N., & Weber, A. P. (2010). Intracellular metabolite transporters in plants. *Molecular Plant*, 3(1), 21-53. doi: 10.1093/mp/ssp108
- Liu, Y. H., Song, Y. H., & Ruan, Y. L. (2022). Sugar conundrum in plant-pathogen interactions: roles of invertase and sugar transporters depend on pathosystems. *Journal of Experimental Botany*, 73(7), 1910-1925. doi: 10.1093/jxb/erab562
- Ma, Q., Hill, P. W., Chadwick, D. R., Wu, L., & Jones, D. L. (2021). Competition for S-containing amino acids between rhizosphere microorganisms and plant roots: the role of cysteine in plant S acquisition. *Biology and Fertility of Soils*, 57(6), 825-836. doi: 10.1007/s00374-021-01572-2
- Manck-Götzenberger, J., & Requena, N. (2016). Arbuscular mycorrhiza symbiosis induces a major transcriptional reprogramming of the potato SWEET sugar transporter family. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1-14. doi: 10.3389/fpls.2016.00487
- Mandyam, K. G., & Jumpponen, A. (2015). Mutualism-parasitism paradigm synthesized from results of root-endophyte models. *Frontiers in Microbiology*, 5, 776. doi: 10.3389/fmicb.2014.00776/full
- Miao, G. P., Han, J., Zhang, K. G., Wang, S. C., & Wang, C. R. (2019). Protection of melon against *Fusarium* wilt-root knot nematode complex by endophytic fungi *Penicillium brefeldianum* HS-1. *Symbiosis*, 77(1), 83-89. doi: 10.1007/s13199-018-0565-0
- Morkunas, I., & Ratajczak, L. (2014). The role of sugar signaling in plant defense responses against fungal pathogens. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36, 1607-1619. doi: 10.1007/s11738-014-1559-z
- Moore, J. W., Herrera-Foessel, S., Lan, C., Schnippenkoetter, W., Ayliffe, M., Huerta-Espino, J., Lillemo, M., ... Lagudah, E. (2015). A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat. *Nature genetics*, 47(12), 1494-1498. doi: 10.1038/ng.3439
- Nguyen, V. T., Yu, N. H., Lee, Y., Hwang, I. M., Bui, H. X., & Kim, J. C. (2021). Nematicidal activity of cyclopiazonic acid derived from *Penicillium commune* against root-knot nematodes and optimization of the culture fermentation process. *Frontiers in Microbiology*, 12, 726504. doi: 10.3389/fmicb.2021.726504
- Nguyen, L. T., Jang, J. Y., Kim, T. Y., Yu, N. H., Park, A. R., Lee, S., Bae, C. H., ... Kim, J. C. (2018). Nematicidal activity of verrucarins A and roridin A isolated from *Myrothecium verrucaria* against *Meloidogyne incognita*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 148, 133-143. doi: 10.1016/j.pestbp.2018.04.012
- Oldham, M. L., & Chen, J. (2011a). Crystal structure of the maltose transporter in a pretranslocation intermediate state. *Science*, 332(6034), 1202-1205. doi: 10.1126/science.1200767
- Oldham, M. L., & Chen, J. (2011b). Snapshots of the maltose transporter during ATP hydrolysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(37), 15152-15156. doi: 10.1073/pnas.1108858108
- Oldham, M. L., Khare, D., Quiococho, F. A., Davidson, A. L., & Chen, J. (2007). Crystal structure of a catalytic intermediate of the maltose transporter. *Nature*, 450(7169), 515-521. doi: 10.1038/nature06264
- Pinski, A., Betekhtin, A., Hupert-Kocurek, K., Mur, L. A., & Hasterok, R. (2019). Defining the genetic basis of plant-endophytic bacteria interactions. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(8), 1-32. doi: 10.3390/ijms20081947
- Pommerrenig, B., Müdsam, C., Kischka, D., & Neuhaus, H. E. (2020). Treat and trick: common regulation and manipulation of sugar transporters during sink establishment by the plant and the pathogen. *Journal of Experimental Botany*, 71(14), 3930-3940. doi: 10.1093/jxb/eraa168
- Quesada, M. E. (2020). Entomopathogenic fungi as endophytes: their broader contribution to IPM and crop production. *Biocontrol Science and Technology*, 30(9), 864-877. doi: 10.1080/09583157.2020.1771279
- Rani, M., Jogawat, A., & Loha, A. (2021). Sugar transporters in plant-fungal symbiosis. In: Yadav, A. N. (Ed.), *Recent Trends in Mycological Research* (pp. 317-333). India: Springer Cham. doi: 10.1007/978-3-030-60659-6_14
- Rani, M., Raj, S., Dayaman, V., Kumar, M., Dua, M., & Johri, A. K. (2016). Functional characterization of a hexose transporter from root endophyte *Piriformospora indica*. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1-15. doi: 10.3389/fmicb.2016.01083
- Reinders, A., & Ward, J. M. (2001). Functional characterization of the -glucoside transporter Sut1p from *Schizosaccharomyces pombe*, the first fungal homologue of plant sucrose transporters. *Molecular Microbiology*, 39(2), 445-455. doi: 10.1046/j.1365-2958.2001.02237.x

- Reinders, A., Sivitz, A. B., & Ward, J. M. (2012). Evolution of plant sucrose uptake transporters (SUTs). *Frontiers in Plant Science*, 3, 1-12. doi: 10.3389/fpls.2012.00022
- Requena, N., Tamayo, E., Figueira-Galán, D., & Manck-Götzenberger, J. (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, 837231-837231. doi: 10.3389/fpls.2022.837231
- Reuscher, S., Akiyama, M., Yasuda, T., Makino, H., Aoki, K., Shibata, D., & Shiratake, K. (2014). The sugar transporter inventory of tomato: genome-wide identification and expression analysis. *Plant and Cell Physiology*, 55(6), 1123-1141. doi: 10.1093/pcp/pcu052
- Rolland, F., Moore, B., & Sheen, J. (2002). Sugar sensing and signaling in plants. *The Plant Cell*, 14(1), 185-205. doi: 10.1105/tpc.010455
- Rottmann, T., Klebl, F., Schneider, S., Kischka, D., Rüscher, D., Sauer, N., & Stadler, R. (2018). Sugar transporter STP7 specificity for L-arabinose and D-xylose contrasts with the typical hexose transporters STP8 and STP12. *Plant Physiology*, 176(3), 2330-2350. doi: 10.1104/pp.17.01493
- Rouina, H., Tseng, Y. H., Nataraja, K. N., Uma-Shaanker, R., & Oelmüller, R. (2021). *Arabidopsis* restricts sugar loss to a colonizing *Trichoderma harzianum* strain by downregulating *SWEET11* and-12 and upregulation of *SUC1* and *SWEET2* in the roots. *Microorganisms*, 9(6), 1246. doi: 10.3390/microorganisms9061246
- Saleem, M., Fariduddin, Q., & Janda, T. (2021). Multifaceted role of salicylic acid in combating cold stress in plants: A review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40, 464-485. doi: 10.1007/s00344-020-10152-x
- Salmeron-Santiago, I. A., Martínez-Trujillo, M., Valdez-Alarcón, J. J., Pedraza-Santos, M. E., Santoyo, G., Pozo, M. J., & Chávez-Bárceñas, A. T. (2021). An updated review on the modulation of carbon partitioning and allocation in arbuscular mycorrhizal plants. *Microorganisms*, 10(1), 75. doi: 10.3390/microorganisms10010075
- Santiago, J. P., Ward, J. M., & Sharkey, T. D. (2020). *Phaseolus vulgaris* SUT1. 1 is a high affinity sucrose-proton co-transporter. *Plant direct*, 4(8), 1-11. doi: 10.1002/pld3.260
- Schilling, S., & Oesterhelt, C. (2007). Structurally reduced monosaccharide transporters in an evolutionarily conserved red alga. *Biochemical Journal*, 406(2), 325-331. doi: 10.1042/BJ20070448
- Schulz, A., Beyhl, D., Marten, I., Wormit, A., Neuhaus, E., Poschet, G., Büttner, M., Schneider, S., Sauer, N., & Hedrich, R. (2011). Proton-driven sucrose symport and antiport are provided by the vacuolar transporters SUC4 and TMT1/2. *The Plant Journal*, 68(1), 129-136. doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04672.x
- Schüßler, A., Martin, H., Cohen, D., Fitz, M., & Wipf, D. (2006). Characterization of a carbohydrate transporter from symbiotic glomeromycotan fungi. *Nature*, 2(5), 431-434. doi: 10.1038/nature05364
- Shukla, N., Yadav, R., Kaur, P., Rasmussen, S., Goel, S., Agarwal, M., Jagannat, A., Gupta, R., & Kumar, A. (2018). Transcriptome analysis of root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*)-infected tomato (*Solanum lycopersicum*) roots reveals complex gene expression profiles and metabolic networks of both host and nematode during susceptible and resistance responses. *Molecular Plant Pathology*, 19(3), 615-633. doi: 10.1111/mpp.12547
- Siddiqui, Z. A., & Mahmood, I. (1996). Biological control of plant parasitic nematodes by fungi: a review. *Bioresource Technology*, 58(3), 229-239. doi: 10.1016/S0960-8524(96)00122-8
- Siebold, C., Flükiger, K., Beutler, R., & Erni, B. (2001). Carbohydrate transporters of the bacterial phosphoenolpyruvate: sugar phosphotransferase system (PTS). *FEBS Letters*, 504(3), 104-111. doi: 10.1016/S0014-5793(01)02705-3
- Sikora, R. A., Pocasangre, L., zum Felde, A., Niere, B., Vu, T. T., & Dababat, A. A. (2008). Mutualistic endophytic fungi and in-plant suppressiveness to plant parasitic nematodes. *Biological Control*, 46(1), 15-23. doi: 10.1016/j.biocontrol.2008.02.011
- Silva, Z., Sampaio, M. M., Henne, A., Böhm, A., Gutzat, R., Boos, W., da Costa, M. S., & Santos, H. (2005). The high-affinity maltose/trehalose ABC transporter in the extremely thermophilic bacterium *Thermus thermophilus* HB27 also recognizes sucrose and palatinose. *Journal of Bacteriology*, 187(4), 1210-1218. doi: 10.1128/JB.187.4.1210-1218.2005
- Singh, N., Ujainwal, M., Langyan, S., Sayyed, R. Z., El Enshasy, H. A., & Kenawy, A. A. (2022). Genome-wide exploration of sugar transporter (sweet) family proteins in Fabaceae for Sustainable protein and carbon source. *PloS one*, 17(5), e0268154. doi: 10.1371/journal.pone.0268154
- Solaiman, M. Z., & Saito, M. (1997). Use of sugars by intraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by radiorespirometry. *The New Phytologist*, 136(3), 533-538. doi: 10.1046/j.1469-8137.1997.00757.x
- Tamayo, E., Figueira-Galán, D., Manck-Götzenberger, J., & 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. doi: 10.3389/fpls.2022.837231
- Tinker, P. B., Durall, D. M., & Jones, M. D. (1994). Carbon use in mycorrhizas: theory and sample calculations. *New Phytologist*, 128(1), 115-122. doi: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb03994.x
- Vargas, W. A., Crutcher, F. K., & Kenerley, C. M. (2011). Functional characterization of a plant-like sucrose transporter from the beneficial fungus *Trichoderma virens*. Regulation of the symbiotic association with plants by sucrose metabolism inside the fungal cells. *New Phytologist*, 189(3), 777-789. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03517.x
- Verma, S. K., Sahu, P. K., Kumar, K., Pal, G., Gond, S. K., Kharwar, R. N., & White, J. F. (2021). Endophyte roles

- in nutrient acquisition, root system architecture development and oxidative stress tolerance. *Journal of Applied Microbiology*, 131(5), 2161-2177. doi: 10.1111/jam.15111
- Wang, Z., Wang, Z., Shen, J., Wang, G., Zhu, X., & Lu, H. (2009). Identification of *Phytophthora sojae* genes involved in asexual sporogenesis. *Journal of Genetics*, 88(2), 141-148. doi: 10.1007/s12041-009-0021-2
- Wang, Z., Wei, X., Yang, J., Li, H., Ma, B., Zhang, K., Zhang, Y., Cheng, L., Ma, F., & Li, M. (2020). Heterologous expression of the apple hexose transporter Md HT 2.2 altered sugar concentration with increasing cell wall invertase activity in tomato fruit. *Plant Biotechnology Journal*, 18(2), 540-552. doi: 10.1111/pbi.13222
- Weise, A., Barker, L., Kühn, C., Lalonde, S., Buschmann, H., Frommer, W. B., & Ward, J. M. (2000). A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localized in enucleate sieve elements of plants. *The Plant Cell*, 12(8), 1345-1355. doi: 10.1105/tpc.12.8.1345
- Weise, S. E., Liu, T., Childs, K., Preiser, A. L., Katulski, H. M., Perrin-Porzondek, C., & Sharkey, T. D. (2019). Transcriptional regulation of the glucose-6-phosphate/Phosphate translocator 2 is related to carbon exchange across the chloroplast envelope. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1-13. doi: 10.3389/fpls.2019.00827
- Weise, S. E., Schrader, S. M., Kleinbeck, K. R., & Sharkey, T. D. (2006). Carbon balance and circadian regulation of hydrolytic and phosphorolytic breakdown of transitory starch. *Plant Physiology*, 141(3), 879-886. doi: 10.1104/pp.106.081174
- Williams, L. E., Lemoine, R., & Sauer, N. (2000). Sugar transporters in higher plants—a diversity of roles and complex regulation. *Trends in Plant Science*, 5(7), 283-290. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01681-2
- Wingenter, K., Schulz, A., Wormit, A., Wic, S., Trentmann, O., Hoermiller, I. I., Heyer, A. G., Marten, I., Hedrich, R., & Neuhaus, H. E. (2010). Increased activity of the vacuolar monosaccharide transporter TMT1 alters cellular sugar partitioning, sugar signaling, and seed yield in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 154(2), 665-677. doi: 10.1104/pp.110.162040
- Wormit, A., Trentmann, O., Feifer, I., Lohr, C., Tjaden, J., Meyer, S., Schmidt, U., Martinoia, E., & Neuhaus, H. E. (2006). Molecular identification and physiological characterization of a novel monosaccharide transporter from *Arabidopsis* involved in vacuolar sugar transport. *The Plant Cell*, 18(12), 3476-3490. doi: 10.1105/tpc.106.047290
- Xing, Y., Xu, N., Bhandari, D. D., Lapin, D., Sun, X., Luo, X., Wang, Y., ... Liu, J. (2021). Bacterial effector targeting of a plant iron sensor facilitates iron acquisition and pathogen colonization. *The Plant Cell*, 33(6), 2015-2031. doi: 10.1093/plcell/koab075
- Xu, Y., Tao, Y., Cheung, L., Fan, C., Chen, L. Q., Xu, S., Perry, K., Frommer, W. B., & Feng, L. (2014). Structures of bacterial homologues of SWEET transporters in two distinct conformations. *Nature*, 515(7527), 448-452. doi: 10.1038/nature13670
- Yamada, K., & Osakabe, Y. (2018). Sugar compartmentation as an environmental stress adaptation strategy in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 83, 106-114. doi: 10.1016/j.semcd.2017.12.015
- Yan, L., Zhu, J., Zhao, X., Shi, J., Jiang, C., & Shao, D. (2019). Beneficial effects of endophytic fungi colonization on plants. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(8), 3327-3340. doi: 10.1007/s00253-019-09713-2
- Yan, X. N., Sikora, R. A., & Zheng, J. W. (2011). Potential use of cucumber (*Cucumis sativus* L.) endophytic fungi as seed treatment agents against root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Journal of Zhejiang University Science B*, 12(3), 219-225. doi: 10.1631/jzus.b1000165
- Zhang, W., Yuan, J., Cheng, T., Tang, M. J., Sun, K., Song, S. L., Xu, F. J., & Dai, C. C. (2019). Flowering-mediated root-fungus symbiosis loss is related to jasmonate-dependent root soluble sugar deprivation. *Plant, Cell & Environment*, 42(12), 3208-3226. doi: 10.1111/pce.13636
- Zhao, D., You, Y., Fan, H., Zhu, X., Wang, Y., Duan, Y., Xuan, Y., & Chen, L. (2018). The role of sugar transporter genes during early infection by root-knot nematodes. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(1), 1-15. doi: 10.3390/ijms19010302
- Zhou, W., Wheeler, T. A., Starr, J. L., Valencia, C. U., & Sword, G. A. (2018). A fungal endophyte defensive symbiosis affects plant-nematode interactions in cotton. *Plant and Soil*, 422(1), 251-266. doi: 10.1007/s11104-016-3147-z
- Zipfel, C., & Oldroyd, G. E. (2017). Plant signalling in symbiosis and immunity. *Nature*, 543(7645), 328-336. doi: 10.1038/nature22009