REVISTA
Bioc Scientia
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE OCCIDENTE

Artículo de Revisión

Calosas Sintasa: Enzimas clave en la respuesta y adaptación de las plantas

Mariana E. Cesario-Solis[1], Luis G. Sarmiento-López[2]◆.

[1] Instituto de Biotecnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cuernavaca, Morelos, México

[2] Unidad de Investigación en Ambiente y Salud, Universidad Autónoma de Occidente, Los Mochis, México

◆Correspondencia: luis.sarmiento@uadeo.mx

Área Temática:

Ciencias de las Plantas

Recibido: 29 Noviembre, 2024
Aceptado: 30 de Diciembre, 2024
Publicado: 27 de Enero de 2025

Cita: Cesario-Solis ME y Sarmiento-López LG. 2025. Calosas Sintasa: Enzimas clave en la respuesta y adaptación de las plantas. Bioc Scientia 1(1): 2403.

Copyright: © 2025 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY-NC) license (https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

Resumen: La calosa es un polisacárido formado por glucosa en enlaces β-1,3 que forma parte de la pared celular vegetal y está implicado en una variedad de procesos fisiológicos. Su síntesis se regula por las calosas/glucano sintasa (CalS/GSL), un grupo de enzimas localizadas en la membrana plasmática. La calosa no solo es fundamental en la estructuración de la pared celular, sino que también participa en la regulación del crecimiento celular, la división celular, en el transporte de moléculas y la defensa contra microorganismos patógenos. Durante las interacciones planta-microorganismo, la calosa se acumula en sitios de infección, formando barreras que limitan la propagación de los patógenos. Además, su acumulación está asociada con el establecimiento de respuestas de defensa, como la hipersensibilidad inducida por asociaciones simbióticas como la nodulación y la micorrización. Desde el punto de vista evolutivo, las CalS presentan una distribución generalizada en plantas tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas y mediante un análisis filogenético detallado de diversas proteínas CalS, se identificaron cinco clados principales que agrupan a las proteínas de acuerdo con su relación evolutiva. Estos clados se organizan en un árbol filogenético que revela una estructura parafilética, lo que sugiere que ciertos grupos de CalS no comparten un ancestro común más reciente, destacando la complejidad y diversidad evolutiva de estas enzimas en *Arabisopsis thaliana, Glycine max, Hordeum vulgare, Sorghum bicolor, Brassica rapa* ssp. *Pekinensis, Brassica napus, Gossypium hirsutum, Gossypium barbadense, Gossypium raimondii, Prunus mume y Citrus sinensis*. En el presente artículo se presenta una actualización exhaustiva sobre las CalS más relevantes para la síntesis de calosa, en el contexto de los procesos de desarrollo y crecimiento vegetal. Así mismo, se ha profundizado en las respuestas moleculares asociadas a las interacciones planta-microorganismo, donde las CalS no solo contribuyen a la integridad celular, sino también a la activación de mecanismos de defensa que incluyen la formación de barreras físicas contra patógenos.

Palabras clave: Calosa, Calosa sintasa, Plasmodesmo, Defensa, simbiosis.

Abstract: Callose is a polysaccharide composed of glucose linked by β-1,3 bonds, which is part of the plant cell wall and is involved in various physiological processes. Its synthesis is regulated by callose/glucan synthases (CalS/GSL), a group of enzymes located in the plasma membrane. Callose is not only crucial for the structural integrity of the cell wall, but it also plays a role in regulating cell growth, cell division, molecular transport, and defense against pathogen microorganisms. During plant-microorganism interactions, callose accumulates at infection sites, forming barriers that limit pathogen spread. Furthermore, its accumulation is associated with the establishment of defense responses, such as hypersensitivity induced by symbiotic associations such as nodulation and mycorrhization. From an evolutionary perspective, CalS are widely distributed in both monocots and dicots plants, and through a detailed phylogenetic analysis of various CalS proteins, have been identified five main clades that group the proteins according to their evolutionary relationships. These clades are organized into a phylogenetic tree that reveals a paraphyletic structure, suggesting that certain groups of CalS do not share a more recent common ancestor, highlighting the evolutionary complexity and diversity of these enzymes in *Arabisopsis thaliana, Glycine max, Hordeum vulgare, Sorghum bicolor, Brassica rapa* ssp. *Pekinensis, Brassica napus, Gossypium hirsutum, Gossypium barbadense, Gossypium raimondii, Prunus mume,* and *Citrus sinensis*. In this paper a thorough update on the most relevant CalS involved in callose synthesis, in the context of plant development and growth processes is presented. Also, it has been explored the molecular responses associated with plant-microbe interactions, where CalS not only contributes to cellular integrity but also activates defense mechanisms, including the formation of physical barriers against pathogens.

Keywords: Callose, Callose synthase, Plamodesmata, Defense, Symbiosis

INTRODUCCIÓN

El descubrimiento de los procesos endosimbióticos ha sido clave para comprender el origen de la vida y la evolución de las plantas, las cuales fueron fundamentales para la transición de los ecosistemas acuáticos a los terrestres y para la transformación de la atmósfera, favoreciendo el desarrollo de formas de vida complejas (de Vries y Archibald, 2018). Sin embargo, las plantas, al ser organismos sésiles, enfrentan diversos factores de estrés biótico y abiótico, como la escasez de nutrientes y los ataques de microorganismos patógenos, lo que representa un reto para la agricultura, especialmente con el aumento de la demanda alimentaria debido al crecimiento poblacional (Tenhaken, 2015). Estos procesos están regulados por complejos mecanismos celulares y moleculares que responden a las condiciones ambientales, las cuales influyen en la actividad genética y las vías de señalización (Bacete et al., 2018).

Para enfrentar estos desafíos, las plantas han desarrollado mecanismos complejos de resistencia, como sistemas de monitoreo molecular que detectan señales de estrés y activan respuestas específicas. Uno de estos sistemas es la pared celular, cuya composición y propiedades fisicoquímicas pueden cambiar según el tipo de estrés al que se exponga la planta, afectando su capacidad de crecimiento y adaptación frente a condiciones adversas (Cosgrove, 2005).

La pared celular de las plantas es una estructura polimérica compleja, principalmente constituida por celulosa, hemicelulosa y lignina, cuya concentración varía considerablemente según el tipo de tejido y la especie vegetal (Cosgrove, 2022; Voiniciuc, 2022). Aunque la composición y la organización de la pared celular pueden variar en respuesta a factores ambientales y señales de desarrollo, los polisacáridos como la celulosa y la hemicelulosa son fundamentales para proporcionar la rigidez y la estructura básica de la pared. A diferencia de los tres componentes 'canónicos' de la pared celular, la calosa es un polisacárido estructuralmente similar a la celulosa, pero químicamente distinto (Zhang et al., 2021b; Ušák et al., 2023). El papel funcional de la calosa ha sido objeto de diversos estudios recientes, que han demostrado que su presencia en la pared celular modifica las propiedades físicas y mecánicas en las regiones donde se deposita, modulando así la resistencia de las plantas frente a factores bióticos y abióticos. A diferencia de la síntesis de celulosa y hemicelulosa, que ocurre en el aparato de Golgi, la calosa se sintetiza en la membrana plasmática de la célula mediante proteínas conocidas como calosa sintasa (CalS) o glucano sintasa (GSL, por sus siglas en inglés, *Glucan Synthase-Like*) (McFarlane et al., 2014; Ellinger y Voigt, 2014; Drábková y Honys, 2017).

En consecuencia, los estudios sobre las CalS han abarcado diversos campos de la biotecnología, desde la biología celular y molecular hasta su implicación en la fisiología del crecimiento de las plantas y su respuesta a distintos tipos de estrés. Esta revisión aborda los diversos aspectos de las funciones de las CalS en plantas, destacando su relevancia y singularidad funcional dentro de estos organismos.

BIOSÍNTESIS DE CALOSA EN LAS PLANTAS

La calosa es un polisacárido presente en la pared celular de las plantas, y al igual que otros componentes principales de esta estructura, como la celulosa, hemicelulosa, lignina y pectina, su composición puede variar considerablemente según el tipo de tejido, la estructura celular y el tipo específico de pared celular. A nivel molecular, tanto la calosa como la celulosa comparten una estructura química similar, ya que ambas están formadas por cadenas lineales de glucosa, aunque presentan diferencias en su organización y grado de cristalinidad (Cosgrove, 2022; Li et al., 2023). A diferencia de la celulosa, que posee una estructura cristalina altamente organizada, la calosa se caracteriza por una disposición menos ordenada, adoptando una estructura helicoidal o amorfa. Esta falta de una forma definida se debe a la variabilidad en la orientación de sus cadenas de glucosa, lo que resulta en una mayor flexibilidad y menor rigidez comparada con la celulosa. La calosa está constituida por una cadena de glucanos compuestos por residuos de glucosa unidas en enlaces β-1,3, mientras que la celulosa está compuesta principalmente por cadenas de glucosa unidad a través de enlaces β-1,4 (Figura 1A) (Cosgrove, 2022; Wang et al., 2022).

Para la biosíntesis de la calosa se usa UDP-glucosa (un nucleótido azucarado) como sustrato, y su síntesis está estrechamente asociada con varios procesos clave en el crecimiento y desarrollo celular, así como con respuestas a diferentes tipos de estrés, tanto biótico como abiótico. Diversos estudios han demostrado que la calosa se sintetiza en momentos específicos del desarrollo celular, como durante la formación de la pared celular y la generación de las placas celulares durante la división celular (Verma y Hong, 2001; Brownfield et al., 2007; Brownfield et al., 2008) (Figura 1B). Además, la producción de calosa se ve incrementada en situaciones de estrés, donde cumple un papel clave en la respuesta defensiva de las plantas. Su síntesis contribuye a la formación de barreras físicas y moleculares que protegen a la planta de patógenos y condiciones ambientales adversas (Voigt, 2014; Pérez-de-Luque et al., 2017). En este contexto, diversos estudios han señalado que la calosa juega un papel particularmente relevante en los haces vasculares y en los plasmodesmos, dos sitios críticos para la defensa (Figura 1B). En estos lugares, la calosa forma estructuras que actúan como barreras, limitando la propagación de microorganismos patógenos y regulando el paso de señales intercelulares, lo que refuerza la capacidad de la planta para responder a desafíos biológicos y abióticos (Wang et al., 2013; Zhang et al., 2015; Wu et al., 2018).

Como han señalado diversos autores, la calosa está implicada en una amplia gama de procesos celulares, especialmente en la respuesta defensiva frente a factores bióticos y abióticos, así como en la transmisión de información entre las células vegetales y regula el crecimiento y desarrollo de las plantas en diferentes etapas (Wang et al., 2021; Li et al., 2023). Así mismo, su monitoreo *in vivo* ha representado un reto continuo, dado que la distribución de calosa varía según el tipo de tejido y las condiciones experimentales. Sin embargo, con los avances en microscopía, es posible detectar y seguir la acumulación de calosa en diferentes

tejidos vegetales mediante tinción histoquímica con azul de anilina (Ellinger y Voigt, 2014). Esta técnica, que ha sido ampliamente empleada, permite visualizar la presencia de calosa en plantas sometidas a estrés, tanto en hojas como en raíces, proporcionando una herramienta valiosa para estudiar la dinámica de esta molécula en respuesta a infecciones o condiciones ambientales adversas (Ellinger y Voigt, 2014).

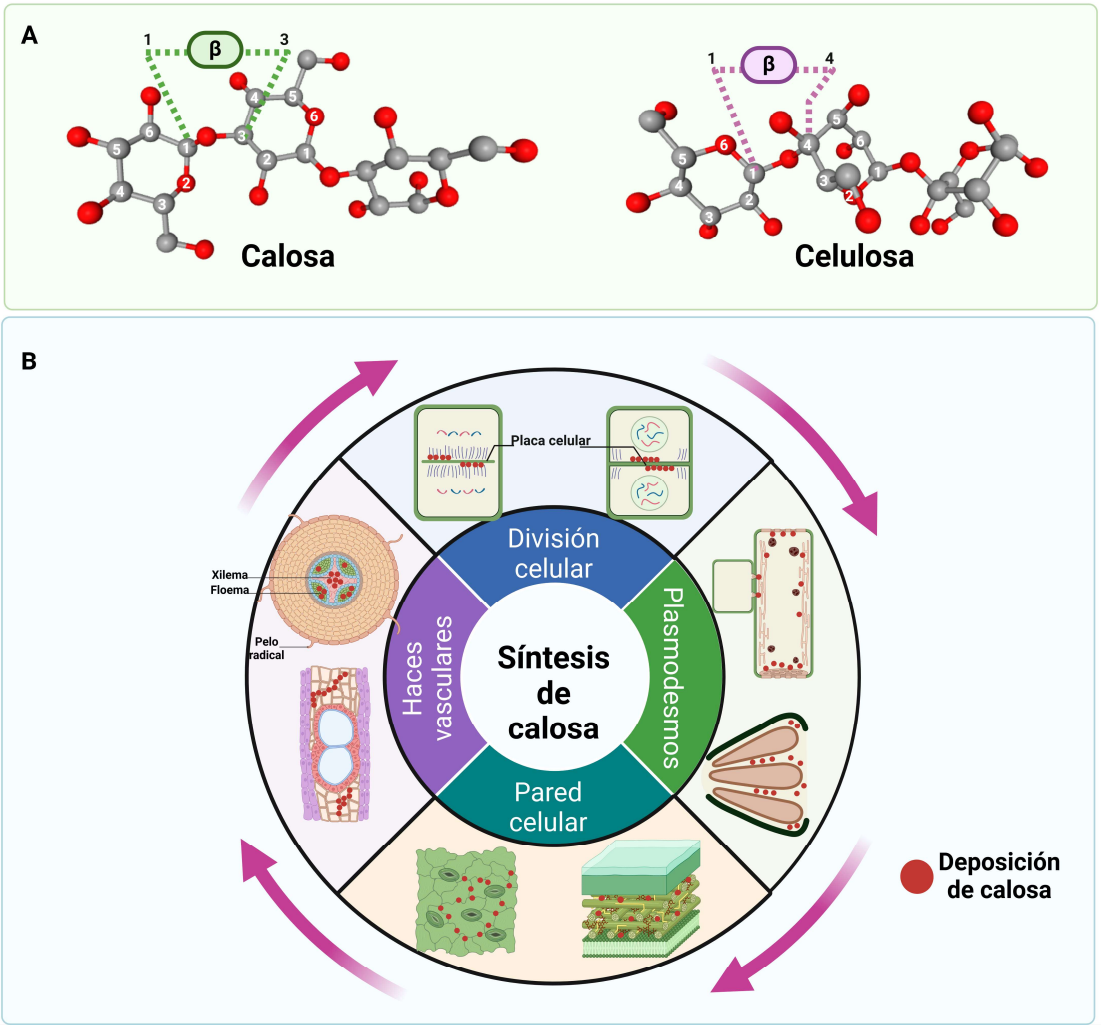

Figura 1. Composición química de la calosa y sus principales sitios de síntesis en las células vegetales. A) Comparación química entre la calosa y la celulosa, B) Procesos celulares de síntesis y acumulación de calosa en la célula.

La formación de calosa en diversas etapas del desarrollo, en distintos tipos de tejidos y en respuesta a diversos factores de estrés, es mediada por las CalS, un grupo de proteínas codificadas por genes específicos. Estas enzimas están localizadas en la membrana plasmática de las células vegetales, donde catalizan la síntesis de calosa a la unión de monómeros de glucosa. Al igual que las *celulosas sintasa* (*CesAs*), las calosas sintasas pertenecen a una familia de genes, conocidos como genes *GSL* (*Glucan Synthase-Like*) o CalS (Callose synthase), dependiendo de la nomenclatura utilizada por diferentes grupos de investigación (Richmond y

Somerville, 2000; Brownfield et al., 2007), que generalmente incluyen varios miembros, constituyendo una familia génica de tamaño moderado. En *Arabidopsis thaliana*, se han identificado 12 genes GSL, que están numerados de *GSL1* a *GSL12* (Verma y Hong, 2001). Finalmente, la variabilidad en los miembros de esta familia permite una regulación precisa de la producción de calosa en respuesta a distintos estímulos, lo que refleja su importancia en una amplia gama de funciones celulares, fisiológicas y adaptativas en las plantas.

DIVERSIDAD DE CALOSAS SINTASA EN PLANTAS

Desde el punto de vista químico, la calosa es muy similar a la celulosa. Al igual que esta última, la calosa se sintetiza en la membrana plasmática mediante un complejo proteico compuesto por múltiples subunidades. La subunidad catalítica clave en este proceso es la calosa sintasa (CalS), una proteína de membrana integral de gran peso molecular. En la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, las CalS/GSL son una familia multigénica que contienen entre 40 y 50 exones, y su producto génico da lugar a una cadena polipeptídica de 2000 aminoácidos, con un peso molecular aproximado de 200 kDa (Verma y Hong, 2001). Este peso elevado las convierte en las proteínas de mayor masa molecular en las plantas, lo que dificulta notablemente su análisis bioquímico (Figura 2A).

Las CalS son proteínas que presentan entre 14 y 16 dominios transmembranales hidrofóbicos, ubicados en los extremos carboxilo (C) y amino (N) de la cadena polipeptídica (Figura 2A y 2B). Estos dominios funcionan como sitios específicos de anclaje, permitiendo la integración de la proteína en la membrana plasmática celular. Además, las CalS contienen un bucle central, una región hidrofílica que se orienta hacia el citoplasma, en la que tiene lugar la síntesis de calosa (Figura 2B). Diversos autores sugieren que las CalS forman parte de una estructura más grande conocida como el complejo CalS (CALSC). Este complejo incluye la participación de la sacarosa sintasa (SuSy) y la UDP-glucosiltransferasa, enzimas clave en la incorporación de azúcares necesarios para la formación y ensamblaje de la calosa (Amor et al., 1995; Hong et al., 2001a; Albrecht y Mustroph, 2003).

Adicionalmente, ROP1, una proteína Rho en plantas, es reclutada por las glucosiltransferasas (UGT) mediante interacciones proteína-proteína, lo que regula la síntesis de calosa en diversos modelos celulares, como levaduras y plantas. Este proceso probablemente involucra el control de la actividad de las UGT (Hong et al., 2001b). El complejo CalS (CALSC) también incluye la participación de una anexina, una proteína que regula la actividad de la sintasa mediante oscilaciones en los niveles de Ca^{2+} intracelular, modulando así la síntesis de calosa (Figura 2B) (Kauss y Jeblick, 1991). Wu et al. (2006) describieron que la composición de cada complejo CalS y su interacción con otras proteínas depende en gran medida de la localización subcelular y del tipo específico de calosa sintasa en las distintas especies vegetales.

Las CalS presentan tres regiones funcionales: el dominio Vta1 (PF04652), el dominio FKS1 (PF14288) y el dominio glucano sintasa (PF02364) (Figura 2C), los cuales son responsables de definir la actividad catalítica de estas proteínas. Con el creciente número de secuencias de genomas de plantas disponibles, estos tres dominios funcionales han sido fundamentales para la identificación y caracterización de las CalS en diversas especies vegetales, tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas (Verma y Hong, 2001; Schober et al., 2009; Liu et al., 2018; Pu et al., 2019; Granato et al., 2019; Feng et al., 2021; Zhang et al., 2023; Zaynab et al., 2024; Zou et al., 2024).

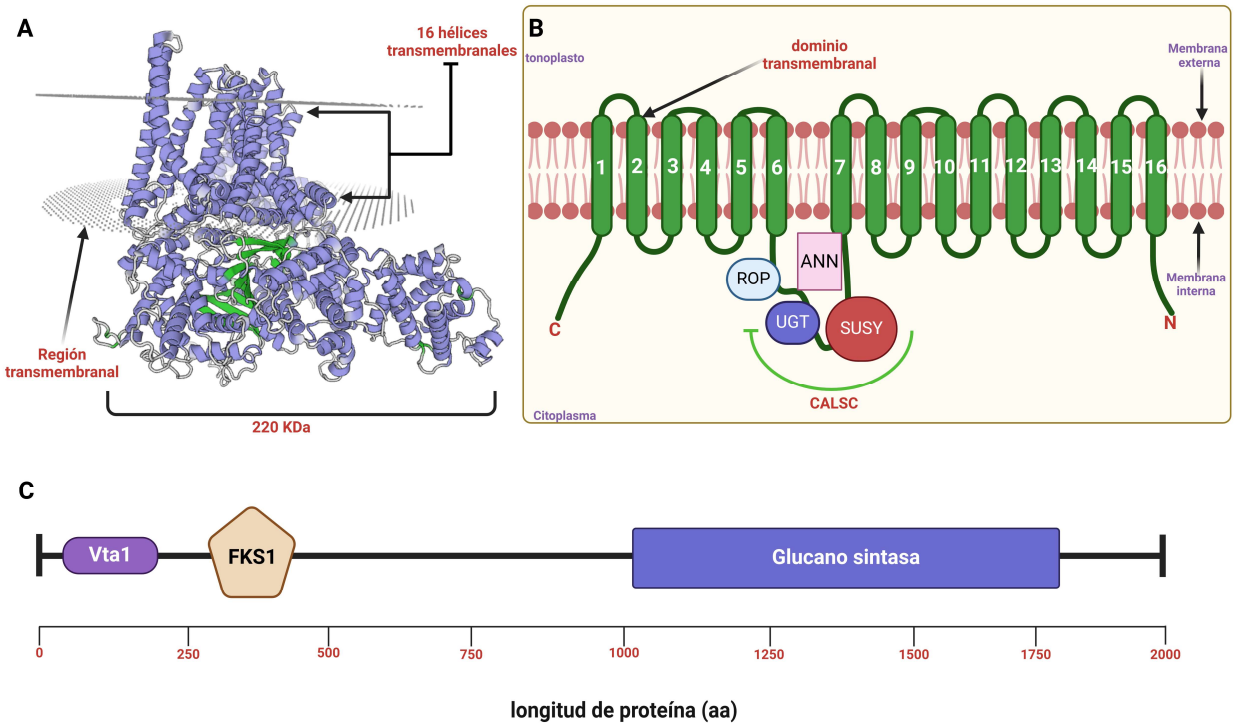

Figura 2. Características topológicas de las proteínas calosa sintasa (CalS) en plantas. A) Modelaje tridimensional de las proteínas calosa sintasa, B) Representación esquemática de la estructura proteica de la calosa sintasa con sus 16 dominios transmembranales, y C) Dominios funcionales de las CalS en plantas. En la figura ROP corresponde a Proteínas Rho de plantas, ANN a Anexina, UGT a glucosiltransferasas, SUSY a sacarosa sintasa, aa a aminoácidos, KDa a kilodalton y CALSC a complejo calosa sintasa.

La amplia diversidad de los genes CalS ha sido estudiada en profundidad en plantas modelo como *Arabidopsis thaliana*, así como en cultivos de interés agrícola, incluyendo soja (*Glycine max*), cebada (*Hordeum vulgare*), sorgo (*Sorghum bicolor*), col china (*Brassica rapa* ssp. *Pekinensis*), nabo (*Brassica napus*), algodón mexicano (*Gossypium hirsutum*), algodón pima (*Gossypium barbadense*), algodón nativo de Perú (*Gossypium raimondii*), ciruelo japonés (*Prunus mume*) y naranja dulce (*Citrus sinensis*). Estos estudios han revelado una gran diversidad de CalS en plantas superiores, con un número variable de isoformas dependiendo del tipo de planta (Cuadro 1). Por ejemplo, en especies vegetales con un grado mayor

de ploidía (tetraploides) como la soja y diferentes variedades de algodón se han identificado desde 28 a 24 miembros génicos, respectivamente. Por otro lado, algunas especies con un grado menor de ploidía presentan un número de genes más reducido incluyendo 12 genes para nabo (*Brassica napus*), 11 en sorgo (*Sorghum bicolor*), 11 en ciruelo japonés (*Prunus mume*), 9 en naranja dulce (*Citrus sinensis*) y 7 en cebada (*Hordeum vulgare*). Estas diferencias demuestran que existe una dominancia genética del número de genes que integran la familia CalS entre las plantas monocotiledóneas y dicotiledóneas (Paterson et al., 2004). En general, las monocotiledóneas tienden a presentar un número menor de genes CalS en comparación con las dicotiledóneas, que muestran una mayor diversidad en cuanto a la cantidad de estos genes. Por ejemplo, el número de genes CalS en la cebada (monocotiledónea) es inferior al observado en el nabo (dicotiledónea), como se ilustra en la Cuadro 1. Esta variabilidad refleja las distintas estrategias evolutivas y adaptativas de ambos grupos dentro del reino vegetal.

Cuadro 1. Diversidad y número de la familia de genes Calosa sintasa (CalS) presentes en especies vegetales con genoma secuenciado

Especie	Nombre Común	Número de CalS	División angiosperma	Referencia
Arabidopsis thaliana	Berro oreja de ratón	12	Dicotiledónea	Verma y Hong, 2001
Glycine max	Soja	24	Dicotiledónea	Zaynab et al., 2024
Gossypium hirsutum	Algodón mexicano	27	Dicotiledónea	Feng et al., 2021
Gossypium barbadense	Algodón de pima	28	Dicotiledónea	Feng et al., 2021
Gossypium raimondii	Algodón nativo de Perú	16	Dicotiledónea	Feng et al., 2021
Brassica rapa	Col China	15	Dicotiledónea	Pu et al., 2019
Brassica napus	Nabo	12	Dicotiledónea	Liu et al., 2018
Hordeum vulgare	Cebada	7	Monocotiledónea	Schober et al., 2009
Sorghum bicolor	Sorgo	11	Monocotiledónea	Zou et al., 2024
Prunus mume	Ciruelo Japonés	11	Dicotiledónea	Zhang et al., 2023
Citrus sinensis	Naranja dulce	9	Dicotiledónea	Granato et al., 2019

Desde una perspectiva evolutiva, el análisis de las 172 proteínas CalS de diversas especies reveló que estas se agrupan en cinco clados distintos: el grupo A (clado rosa), el grupo B (clado verde), el grupo C (clado azul), el grupo D (clado amarillo) y el grupo E (clado negro) (Figura 3). De estos, el grupo E se destacó por albergar el mayor número de proteínas, incluyendo CalS11, CalS7 y CalS2 de *A. thaliana*. Como se muestra en la Figura 3, este grupo también concentró la mayoría de las proteínas CalS de las especies representadas en el Cuadro 1. Los grupos A y C concentraron la mayoría de las proteínas CalS de soja (*G. max*) y de las diversas variedades de algodón (*G. hirsutum, G. barbadense, G. raimondii*), lo que resulta coherente con los niveles de ploidía característicos de estas especies vegetales. Las proteínas restantes de *A. thaliana* se agruparon en el grupo B y C, junto

con las CalS de todas las especies evaluadas (Figura 3). La clasificación de estas cinco familias de CalS en diferentes plantas proporciona una perspectiva integral sobre la evolución de las CalS en monocotiledóneas y dicotiledóneas. La diversidad genética observada en las CalS también refleja la notable dinámica de los genomas de las plantas. Aunque algunos grupos de CalS se han perdido en ciertos linajes vegetales, como es el caso de algunos receptores RLKs en monocotiledóneas y dicotiledóneas (Chang et al., 2024), los reordenamientos genómicos clave han impulsado la expansión general de esta familia en las plantas (Figura 3). Estos eventos evolutivos han tenido lugar en diversas etapas a lo largo de la historia de las plantas. La subdivisión de las CalS en cinco grupos probablemente ocurrió tempranamente, dado que se conserva en todas las plantas superiores. Por ejemplo, mientras que especies como la soja poseen un mayor número de genes CalS, en especies como la naranja este número es notablemente menor (Cuadro 1).

De manera interesante, el grupo E podría haber evolucionado más recientemente, ya que presenta divergencias dentro de clados taxonómicos muy específicos. En las brasicáceas, como *Brassica rapa*, 7 de los 15 genes CalS están organizados en pares de genes (Figura 3). A diferencia de otros grupos, donde la mayoría de los genes se distribuyen como resultado de duplicaciones genómicas, en *B. rapa* estos genes parecen haber surgido mediante duplicaciones en tándem.

Estos avances demuestran que la evolución de las CalS en las plantas continúa en curso, como lo refleja la distribución filogenética mostrada en la figura 3. En particular, se ha evidenciado que la expresión de las CalS desempeña un papel crucial en la respuesta a estrés hídrico, sequía y frío en algodón (Feng et al., 2021), así como en el desarrollo de la soja y en la defensa contra insectos y microorganismos patógenos en sorgo y naranja, respectivamente (Granato et al., 2019; Zou et al., 2024). Esto sugiere que las diferencias en la regulación de las CalS están estrechamente relacionadas con los procesos adaptativos de las plantas. La variación en la expresión y función de las CalS proporciona una base prometedora para investigar de manera integral el papel de estas enzimas en las plantas.

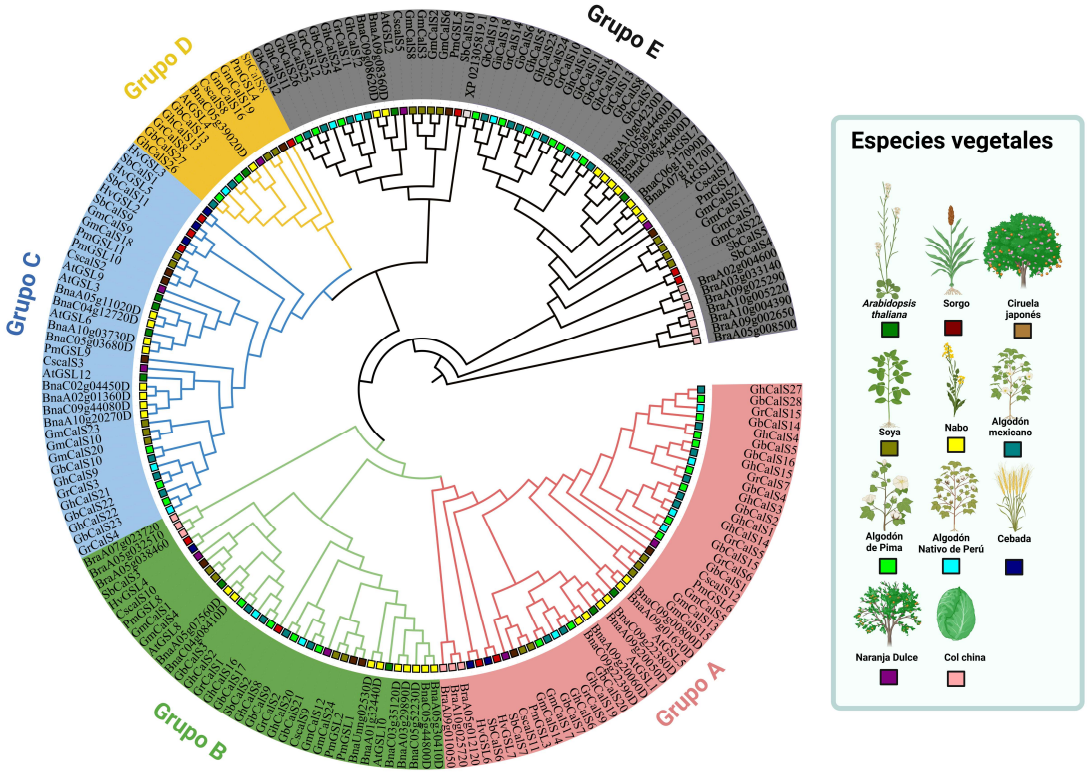

Figura 3. Análisis filogenético de las calosas sintasas en diferentes especies vegetales. Las proteínas CalS en el árbol filogenético corresponden a 11 especies vegetales diferentes. El árbol se construyó mediante el método neighbor joining con 1000 réplicas Bootstrap utilizando el programa Mega X. Los clados de diferente color corresponden a los cinco grupos filogenéticos y los cuadros de diferente color indican CalS de diferentes especies vegetales.

PROCESOS CELULARES Y DE DESARROLLO REGULADOS POR LA CALOSA

La calosa en procesos de desarrollo celular

Todos los procesos que implican crecimiento polar requieren de mecanismos subyacentes, como el aflojamiento local de la pared celular, la exocitosis y la reorganización del citoesqueleto (Rounds y Bezanilla, 2013). Estos mecanismos se han asociado con la señalización de CalS en las plantas; sin embargo, su rol preciso en los procesos de desarrollo, crecimiento y defensa aún no está completamente definido. La calosa fue identificada por primera vez hace más de un siglo en las placas cribosas de los elementos del floema, así como en las células madre del polen, los granos de polen y en los tubos polínicos, utilizando su tinción específica con azul de anilina (Evans et al., 1984: Nishikawa et al., 2005).

Varios estudios han demostrado que las CalS juegan un papel crucial en el crecimiento y elongación de los pelos radicales en las plantas. Además, en los tubos polínicos, estructuras celulares similares a los pelos radicales, se ha encontrado

que los genes GSL2 (CALS5) y GSL5 (PMR4, CALS12) de *A. thaliana* contribuyen, respectivamente, a la acumulación basal y a la deposición de calosa en respuesta a la disponibilidad de hierro (O'Lexy et al., 2018). Como se mencionó previamente, GSL2 es responsable de la síntesis de calosa en el tapete (capa especializada de células que recubren la antera, previo a la liberación del polen) y la pared exterior del polen en *Arabidopsis* (Nishikawa et al., 2005), mientras que la calosa en la pared interna es sintetizada conjuntamente por GSL1 y GSL5 (Enns et al., 2005) (Figura 4A).

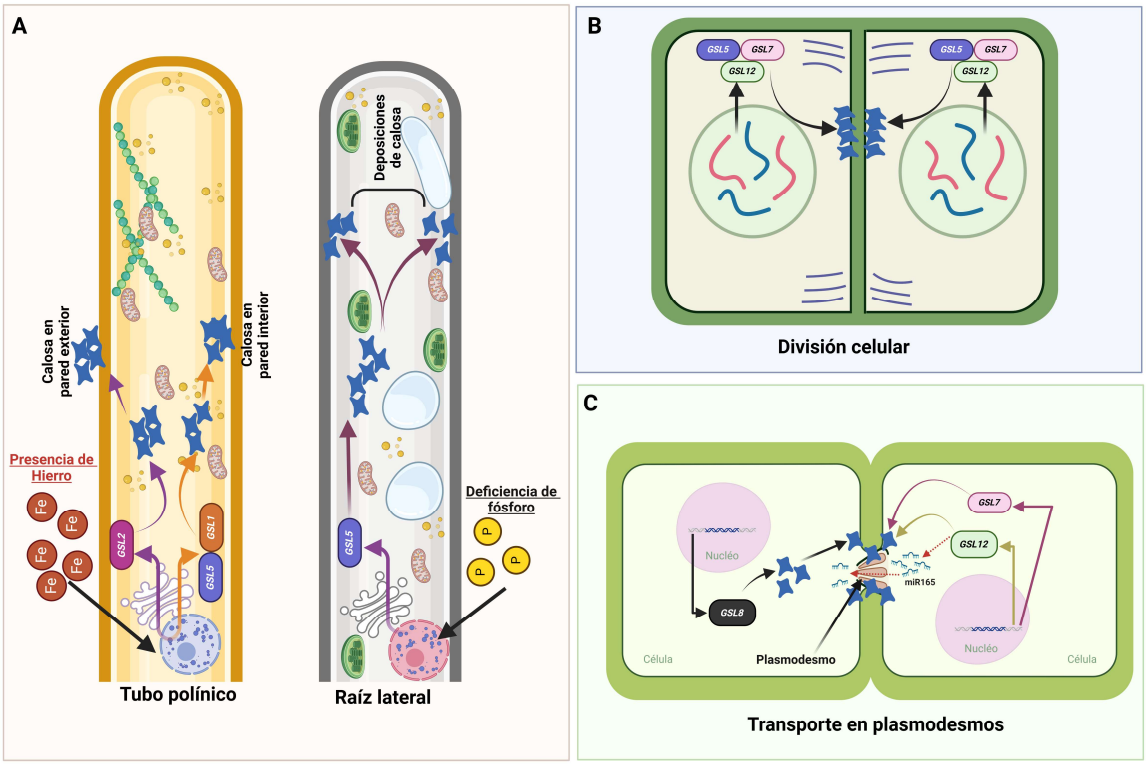

Figura 4. Participación funcional de la calosa en los diferentes procesos de desarrollo celular. A) Las deposiciones de calosa en el desarrollo y crecimiento del tubo polínico y de la raíz lateral, B) Las deposiciones de calosa en la división celular y C) Las deposiciones de calosa en el transporte activo en los plasmodesmos.

Por otro lado, la pérdida del gen *GSL2* genera un fenotipo caracterizado por la incapacidad de formar tubos polínicos, lo que resalta la importancia funcional de las CalS en los procesos reproductivos de las plantas (Huang et al., 2009). Lo anterior ha sido respaldado por Xie et al. (2011), quienes demostraron que la acumulación de calosa en los tubos cribosos interfiere con el transporte de sustancias, lo que afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas, provocando una reducción moderada en su altura.

En el desarrollo de las raíces, tanto los plasmodesmos (PD) como la síntesis de calosa son fundamentales para el alargamiento de las raíces y los pelos radicales (Vatén et al., 2011), así como para la determinación del patrón de formación de

raíces laterales (Benitez-Alfonso et al., 2013). Esto cobra relevancia, ya que durante el desarrollo y crecimiento de las raíces se produce una reprogramación molecular en la que las CalS juegan un papel crucial. De hecho, en el estudio realizado por Drs et al. (2024), se describe cómo la participación de GSL5/PMR4 es esencial para la síntesis y deposición de calosa en la raíz lateral, aunque no es fundamental para el crecimiento de la raíz (Figura 4A). Esto sugiere una regulación precisa, en la que la calosa se produce como resultado de una señalización mediada por la adición de quitosano, probablemente en respuesta a la activación de mecanismos de defensa en las células. Este tipo de respuesta también se ha observado tras la inducción de lesiones en la raíz lateral, lo que demuestra que la calosa puede depositarse localmente en la pared celular en el sitio de la herida (Galway et al., 2011). Recientemente, se ha demostrado que la calosa sintasa PMR4 (GSL5), asociada con la defensa, es responsable de la deposición de calosa en la raíz lateral bajo condiciones de deficiencia de fosfato (Okada et al., 2023).

Durante la división celular, la calosa es el componente luminal predominante de la nueva pared transversal. Se produce una deposición transitoria de calosa en la placa celular, y la pared celular primaria o placa celular se forma cuando la calosa se acumula hasta un nivel determinado (Dong et al., 2005; Thiele et al., 2009). Dado que el crecimiento celular implica la constante formación de nuevos componentes de la pared celular, como celulosa, hemicelulosa y pectinas (Cosgrove, 2022), no es sorprendente que exista una estrecha relación con la síntesis de calosa. De manera destacada, las CalS codificadas por GSL5, GSL7 y GSL12 desempeñan un papel esencial en el fortalecimiento de la integridad estructural de la pared celular, especialmente durante la división celular (Figura 4B) (Schneider et al., 2016). En concordancia con lo anterior, se ha descrito que las mutantes de *Atgsl8* presentan un fenotipo claramente deficiente en citocinesis (Thiele et al., 2009), lo que refleja perturbaciones en la división celular y, en consecuencia, afecta el crecimiento de las plantas.

Los plasmodesmos (PD) son estructuras características de las células vegetales que atraviesan la pared celular, funcionando como canales de comunicación y transporte entre las células. Los PD se originan a partir de la contracción del retículo endoplasmático durante la división celular, dando lugar a una estructura tubular. En las plantas, se ha descrito que el principal mecanismo de control del tamaño de los poros de los plasmodesmos está relacionado con las deposiciones de calosa. En este contexto, Han et al. (2014) encontraron que el gen GSL8 es el responsable de la síntesis de calosa en los PD y en donde el silenciamiento de este gen reduce la calosa en la periferia del PD, lo que impide el transporte selectivo de auxinas (Figura 4C). Los plasmodesmos (PD) no solo desempeñan un papel crucial en el transporte de moléculas necesarias para el crecimiento, sino también en el flujo de material genético para la regulación transcripcional de genes. De hecho, se ha observado una correlación positiva a nivel genético y celular entre la participación de GSL12 y el transporte simplástico de ARN pequeños, como miR165 a través de los PD (Figura 4C) (Yan et al., 2019). Un tipo especial de PD son los

tubos cribosos del floema en plantas vasculares. Durante la formación de estas estructuras, la membrana de los plasmodesmos se degrada, lo que permite que las deposiciones de calosa regulen el transporte en el floema alrededor de los poros cribosos. En este proceso, se ha reportado que GSL7 desempeña un papel esencial. Esta función ha sido respaldada por estudios de genética reversa, que muestran que la pérdida de función de GSL7 impide que el floema transporte nutrientes hacia las hojas (Figura 4C) (Paul Barratt et al., 2011; Xie et al., 2011).

La calosa en los procesos de defensa de las plantas

Con el descubrimiento de los plasmodesmos y su relación con la síntesis de calosa, se ha establecido que los PD son esenciales para el transporte de nutrientes y moléculas de señalización involucradas en el crecimiento. Sin embargo, los PD también sirven como puntos de entrada específicos para una amplia variedad de microorganismos, incluidos virus, bacterias y hongos. En este contexto, se ha reportado que los receptores tipo cinasa (NCRK) son esenciales en la señalización de *Arabidopsis* para la deposición de calosa en los plasmodesmos (PD) en respuesta al estrés causado por las especies reactivas de oxígeno (EROs). De hecho, las EROs actúan como moduladores químicos de las respuestas inmunológicas de las plantas, lo que explica su estrecha relación con la síntesis de calosa (Liu et al., 2023). Estudios por Vu et al. (2023), han mostrado una estrecha relación entre NCRK y proteínas tipo calmodulinas (CML41) con GSL4, modulando la apertura y cierre de los PD mediante la generación de EROs. En el caso de infecciones virales, se ha descrito que la expresión de GSL4 y GSL6 modulan la síntesis de calosa en los PD, reduciendo el tráfico intercelular, restringiendo la propagación de los virus (Figura 5) (Cui y Lee, 2016; Yi et al., 2021; Li et al., 2021; Da silva et al 2023).

En diversos estudios se ha demostrado la formación de deposiciones de calosa tanto en hojas como en raíces de plantas, con el fin de frenar la infección por bacterias y hongos patógenos. Este mecanismo induce la acumulación de calosa en las células epidérmicas, lo que engrosa la pared celular y, a su vez, actúa como una barrera física contra las infecciones. En este sentido, en *Citrus sinensis* se ha reportado la expresión diferencial de genes CalS, donde *CscalS2* y *CscalS7* fueron sobreexpresados en respuesta a la inoculación con *Candidatus* Liberibacter asiaticus, lo cual estuvo asociado con un aumento en las deposiciones de calosa en las plantas infectadas (Granato et al., 2019). De manera similar, se demostró que la aplicación de flagelina 22 (flg22), un inductor de la respuesta inmune incrementó la expresión de *GmGSL23*, lo que subraya el papel esencial de este gen en la síntesis de calosa como mecanismo de defensa en la soja. PMR4 (del inglés: *Powdery Mildew Resistant 4*) es un gen regulador de gran importancia durante las infecciones patogénicas, ya que induce la síntesis de calosa para fortalecer la pared celular de las áreas infectadas o dañadas por patógenos (Figura 5). La pérdida de función de PMR4 ha demostrado aumentar la susceptibilidad al ataque de microorganismos

patógenos, debido a la incapacidad de sintetizar calosa (Jacobs et al., 2003; Nishimura et al., 2003; Ellinger et al., 2014; Kulich et al., 2018).

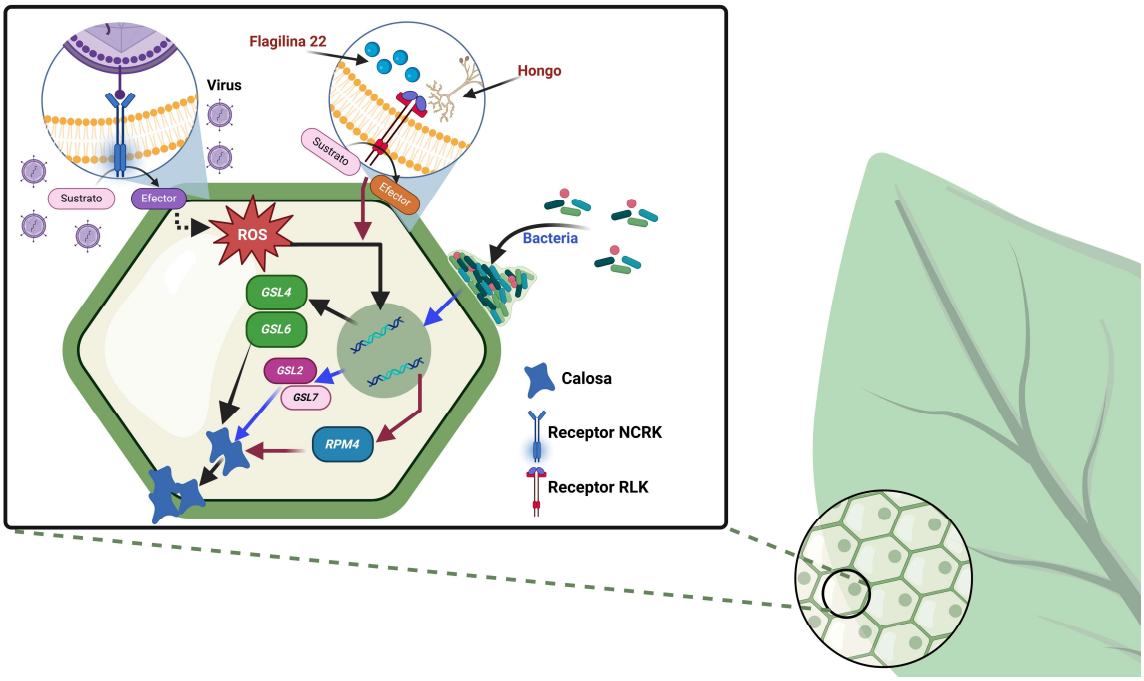

Figura 5. Representación esquemática de las vías de regulación molecular de las CalS implicadas en los procesos de defensa celular ante el ataque de virus, hongos y bacterias.

En *B. napus* y *S. bicolor* se ha observado que las deposiciones de calosa juegan un papel crucial en la defensa contra el ataque de insectos fitopatógenos (Liu et al., 2018; Zou et al., 2024). En el caso de *B. napus*, se han identificado 12 genes CalS con expresión diferencial en respuesta a *Leptosphaeria biglobosa*, lo que destaca su importancia en la defensa de las plantas. En *S. bicolor*, de los 11 genes identificados, solo *SbCalS5* mostró una expresión diferencial durante la infección con *Melanaphis sacchari* en variedades de sorgo resistentes y susceptibles, lo que respalda el papel funcional de las CalS en la síntesis de calosa en condiciones patogénicas. El gen *GhCalS5* en el algodón (*Gossypium hirsutum*) se indujo tras la alimentación de pulgones y desempeñó un papel clave en la resistencia del algodón contra el ataque de estos insectos, al mediar en la acumulación de calosa (Mbiza et al., 2022).

La calosa también desempeña un papel esencial ante la defensa contra hongos patogénicos, en el caso de arroz (*Oryza sativa*) se ha demostrado que durante el proceso de infección de *Magnaporthe oryzae* se incrementan las deposiciones de calosa en los sitios de infección, actuando como una barrera física, impidiendo la progresión de las hifas de los hongos, mejorando la resistencia del arroz (Kankanala et al., 2007; Wang et al., 2019). La quitina, un polisacárido comúnmente presente en las paredes celulares de los hongos, es reconocida por las plantas durante

una infección fúngica, lo que activa sus respuestas inmunológicas. En este contexto, Cheval et al. (2020), identificaron quinasas receptoras específicas del tipo LysM, como LYK4, LYK5 y LYM2, que son fundamentales en la respuesta a la quitina en las plantas. Su investigación reveló que la señalización de la quitina provoca cambios dinámicos en la localización y movilidad de estos receptores dentro de la membrana plasmática plasmodesmal (MP). Esta respuesta inicia la producción de especies reactivas de oxígeno y calosa, lo que finalmente conduce al cierre de los plasmodesmos, regulando la acumulación de calosa y mejorando así la capacidad de las plantas para defenderse de la invasión interna de las hifas fúngicas (Figura 5). Por otro lado, en el melón se han demostrado mecanismos de resistencia posthaustorial contra la enfermedad del mildiú polvoriento generada por *Podosphaera xanthii,* en donde la acumulación de calosa redujo significativamente los sitios de infección del hongo y el número de conidióforos desarrollados (Beraldo-Hoischen et al., 2021). El gen PMR4 ha demostrado ser crucial para la resistencia a patógenos en diversas especies vegetales. En estudios realizados en cebada, se evidenció que la sobreexpresión de PMR4 confiere mayor resistencia a la penetración del mildiú polvoriento causado por *Blumeria graminis* en las hojas (Blümke et al., 2013). Estos hallazgos llevaron al desarrollo de líneas transgénicas de expresión estable de PMR4 en cebada, trigo (*Triticum aestivum*) y la planta modelo *Brachypodium distachyon*, para determinar si la resistencia a la penetración inducida depende de la sobreexpresión de los genes de calosa sintasa PMR4 de las diferentes especies vegetales.

Estos estudios contribuyen a establecer las bases para el desarrollo de estrategias de mejoramiento de cultivos, especialmente cuando se combinan con los avances en genómica y la disponibilidad de genomas secuenciados. Esto abre nuevas oportunidades para la generación de enfoques dirigidos a mejorar la resistencia de los cultivos, como la inducción constitutiva de genes como PMR4 frente a infecciones causadas por microorganismos patógenos.

La calosa en las interacciones simbióticas

Además de su papel en la respuesta de las plantas a los estímulos provenientes de microorganismos patógenos, las calosas también juegan un papel fundamental en las interacciones simbióticas de las plantas. Ejemplos bien documentados de estas interacciones son la simbiosis micorrízica arbuscular y la simbiosis *Rhizobium*-leguminosa. La primera involucra la asociación entre hongos del filo Glomeromycota y la mayoría de las plantas terrestres, facilitando el intercambio de nutrientes, particularmente fósforo del hongo hacia la planta a cambio de fuente de carbono y ácidos grasos de la planta hospedera al hongo. En la segunda, las bacterias del género *Rhizobium* establecen una relación mutualista con plantas leguminosas, en la que las bacterias fijan nitrógeno atmosférico, un recurso esencial para la planta, a cambio de carbono proporcionado por la planta huésped (Oldroyd, 2013; Sarmiento-Lopez et al., 2020). El establecimiento de ambas interacciones

simbióticas (micorrización y nodulación) está estrechamente relacionado con la participación de los procesos de endocitosis y exocitosis, los cuales forman parte del aumento en el tráfico vesicular. Este aumento permite la formación de nuevas membranas plasmáticas necesarias para el desarrollo del aparato de pre-penetración y del hilo de infección para la micorrización y nodulación, respectivamente (Harrison e Ivanov, 2017). Además, la pared celular de la célula vegetal, aunque mantiene su rigidez estructural, se reconoce actualmente como una entidad dinámica, capaz de ser remodelada en respuesta a las interacciones entre la planta y los microorganismos, facilitando así los procesos de simbiosis. De manera interesante, se ha reportado que durante el establecimiento de las interacciones simbióticas no se observa la deposición de calosa, lo que sugiere que las plantas son capaces de diferenciar entre interacciones benéficas y patogénicas. Este hallazgo indica que las plantas pueden regular de manera selectiva la respuesta de la calosa en función de la naturaleza de la interacción, favoreciendo las asociaciones simbióticas mientras inhiben las respuestas asociadas con la defensa contra patógenos.

En plantas de tomate, se ha demostrado que la simbiosis micorrízica arbuscular induce la expresión de la calosa sintasa RPM4, lo que incrementa las deposiciones de calosa como respuesta ante la infección por *Botrytis cinerea* (Sanmartín et al., 2020). Este fenómeno sugiere que las interacciones simbióticas no solo favorecen la absorción de nutrientes, sino que también modulan las respuestas de defensa de la planta, aumentando su capacidad para enfrentar patógenos. Así mismo, la colonización micorrízica ha demostrado proporcionar protección sistémica a las plantas de tomate frente a la infección por *Phytophthora parasitica*. Solo las plantas micorrizadas formaron estructuras similares a papilas en los sitios de infección, como resultado de la deposición de pectinas no esterificadas y calosa, lo que impidió la propagación del patógeno. Además, estas plantas mostraron una expresión significativamente mayor de los genes PR-1a y de la β-1,3 glucanasa, en comparación con las plantas no micorrizadas, tras la infección por *Phytophthora* (Figura 6) (Cordier et al., 1998; Pozo et al. 1999; Pozo et al., 2002).

La formación de nódulos fijadores de nitrógeno en las leguminosas implica el inicio de programas sincronizados en la epidermis y la corteza de la raíz para permitir la infección rizobiana y el desarrollo de nódulos. No es de extrañarse que la modificación de la pared celular, particularmente la síntesis y remodelación de polisacáridos, es fundamental para permitir la formación de los nódulos y la posterior invasión bacteriana. Este fenómeno fue observado en las paredes laberínticas de las células de transferencia en el nódulo de plantas de chícharo (*Pisum sativum*), donde se detectó acumulación de calosa en las células infectadas mediante microscopia electrónica de transmisión. Estos hallazgos demostraron que la calosa desempeña un papel esencial en los mecanismos celulares involucrados en el desarrollo de las estructuras simbióticas, ya que su presencia y localización en las paredes celulares parecen ser fundamentales para el establecimiento de la simbiosis entre la planta y los rizobios (Dahiya y Brewin, 2000). De hecho, estudios realiza-

dos por Gaudioso-Pedraza et al. (2018) demostraron que la interacción con rizobios promueve una reducción en los niveles de calosa en los tejidos internos donde se originan los nódulos. Esta disminución de calosa está asociada con la regulación negativa de la expresión de un gen β-1,3-glucanasa 2 (BG2) en *Medicago truncatula*, el cual codifica una enzima encargada de degradar la calosa en los plasmodesmos (Figura 6). Esta reducción en la calosa permite una mayor flexibilidad en las paredes celulares, facilitando la infección y el establecimiento de la simbiosis entre la planta y los rizobios, crucial para la formación de los nódulos fijadores de nitrógeno. Dahiya y Brewin, 2000). En plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris*) inoculadas con *Rhizobium etli*, se observó un aumento sustancial en las deposiciones de calosa como respuesta a la infección por *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*, en sinergia con la expresión de genes de defensa (Figura 6). Este hallazgo demostró que la interacción simbiótica con los rizobios actúa como un inductor de la respuesta inmune en la planta, potenciando su capacidad para defenderse de ataques por microorganismos patógenos (Díaz-Valle et al., 2019). En soja (*G. max*) como en *M. truncatula*, el BG2 ha sido identificado como un elemento clave en el establecimiento y desarrollo de la organogénesis del nódulo. En ambas especies vegetales, se ha demostrado que este gen desempeña un papel crucial en la síntesis y degradación de calosa. Además, en soja, se ha observado que la expresión del gen BG2 está modulada por el balance nutricional entre carbono y nitrógeno, lo que regula la cantidad de calosa presente en los plasmodesmos. Esta regulación tiene un impacto directo en la programación celular y molecular necesaria para la formación del nódulo, influyendo así en la eficiencia de la simbiosis nitrogenada (Gutjahr, 2018; Cao et al., 2022).

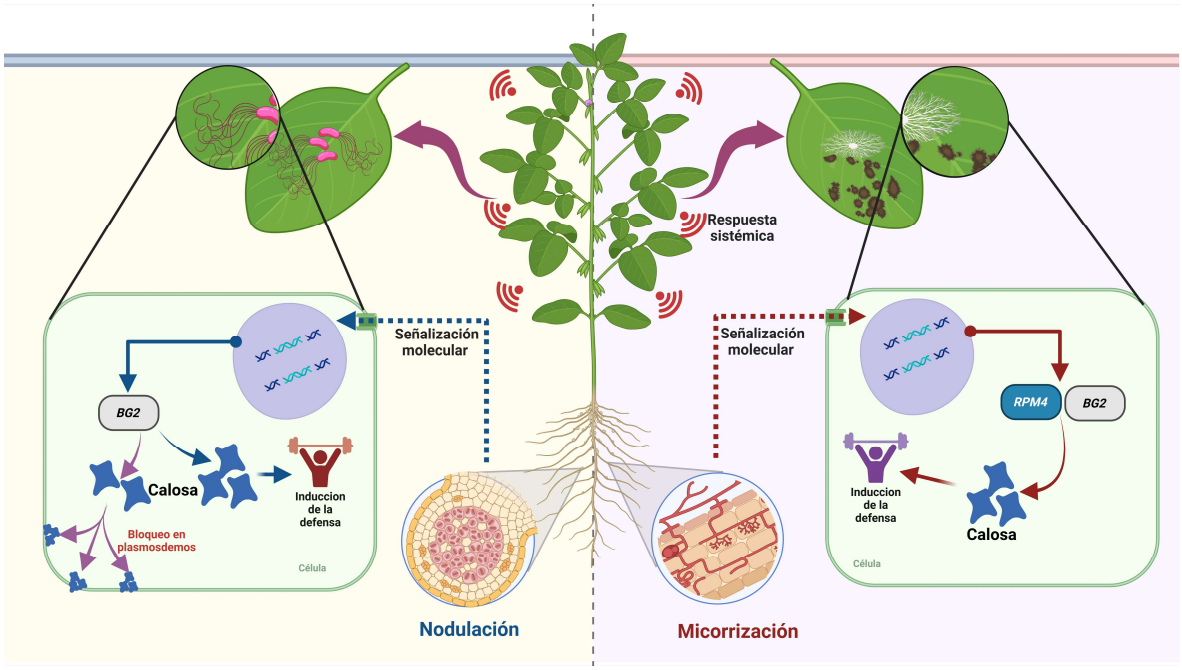

Figura 6. Representación esquemática de las vías de regulación molecular de las CalS implicadas en los procesos de defensa inducida por la nodulación y micorrización.

La regulación de la calosa en las paredes celulares y plasmodesmos es crucial para la invasión bacteriana y fúngica para la formación de los nódulos fijadores de nitrógeno y de arbúsculos. La síntesis y degradación de calosa, mediadas por genes como el β-1,3-glucanasa 2 (BG2), no solo facilitan la estructuración de las células involucradas en el proceso, sino que también están relacionadas con la capacidad de las plantas para responder a estímulos ambientales y patógenos (Figura 6). En este sentido, tanto la micorrización como la nodulación son interacciones que regulan la respuesta inmune y la defensa frente a agentes patógenos, en las cuales la calosa desempeña un papel esencial en la modulación de estas respuestas, permitiendo un equilibrio entre la simbiosis y la protección frente a amenazas externas.

CONCLUSIONES

La calosa, un polisacárido descubierto hace más de un siglo, desempeña un papel crucial en los procesos de desarrollo y crecimiento celular, además de actuar como un regulador clave de las interacciones entre plantas y microorganismos. A nivel sistémico, la calosa se activa como un mecanismo de defensa frente a infecciones virales, bacterianas y fúngicas, acumulándose en la pared celular para formar una barrera física que protege a la planta de diversas invasiones de organismos patógenos. No es extraño que, además de su función en los procesos de diferenciación celular, la calosa juegue un papel fundamental en la respuesta de las plantas a diferentes condiciones ambientales, ayudando a regular la interacción con agentes externos y contribuyendo a la adaptación y resistencia frente a estrés biótico y abiótico. En términos genómicos, la calosa es el producto de la expresión de genes pertenecientes a la familia de las CalS, cuya diversidad varía considerablemente según la especie vegetal, su clasificación y su evolución. Por ejemplo, la cebada (*H. vulgare*) posee siete miembros génicos de esta familia, mientras que el algodón mexicano (*G. hirsutum*) tiene hasta 27, lo que ejemplifica la considerable diversidad de las CalS entre las plantas. Esta variabilidad refleja la adaptación de las plantas a sus entornos y su capacidad para regular de manera precisa las interacciones con los microorganismos, un proceso esencial para el desarrollo de estructuras simbióticas como los nódulos y los arbúsculos. Si bien existe una gran cantidad de información sobre la funcionalidad de la calosa en los procesos adaptativos de las plantas, las investigaciones sobre la calosa y su biosíntesis se encuentra aún en ascenso.

Agradecimientos

Este trabajo recibió el apoyo del Programa Institucional para el Fortalecimiento de la Investigación y el Posgrado (PIFIP2024-10).

Contribución de los autores

LGSL: conceptualización. LGSL y MECS: revisión de la literatura. LGSL y MECS: redacción—preparación original. LGSL y MECS: redacción—revisión y

edición. LGSL y MECS: diseño y revisión de las imágenes. Todos los autores contribuyeron al artículo y aprobaron la versión enviada.

Conflicto de interés

Los autores no tienen conflictos de intereses que declarar.

REFERENCIAS

Albrecht G, Mustroph A. 2003. Sucrose utilization via invertase and sucrose synthase with respect to accumulation of cellulose and callose synthesis in wheat roots under Oxygen Deficiency. Russ. J. Plant Physiol. 50, 813–820. https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000003280.10924.03

Amor Y, Haigler CH, Johnson S, Wainscott M, Delmer DP. 1995. A membrane-associated form of sucrose synthase and its potential role in synthesis of cellulose and callose in plants. Proc. Natl. Acad. Sci. 92, 9353–9357. https://doi.org/10.1073/pnas.92.20.9353

Bacete L, Mélida H, Miedes E, Molina A. 2018. Plant cell wall-mediated immunity: cell wall changes trigger disease resistance responses. Plant J. 93, 614–636. https://doi.org/10.1111/tpj.13807

Benitez Alfonso, Y Faulkner, C Pendle A, Miyashima S, Helariutta Y, Maule A., 2013. Symplastic intercellular connectivity regulates lateral root patterning. Dev. Cell 26, 136–147. https://doi.org/10.1016/j.devcel.2013.06.010

Beraldo Hoischen P, Hoefle C, López Sesé, AI. 2021. Fungal development and callose deposition in compatible and incompatible interactions in melon infected with powdery mildew. Pathogens 10. https://doi.org/10.3390/pathogens10070873

Blümke A, Somerville SC, Voigt CA. 2013. Transient expression of the Arabidopsis callose synthase PMR4 increases penetration resistance to powdery mildew in barley. Adv. Biosci. Biotechnol. 04, 810–813. https://doi.org/10.4236/abb.2013.48106

Brownfield L, Ford K, Doblin MS., Newbigin E, Read S, Bacic, A. 2007. Proteomic and biochemical evidence links the callose synthase in *Nicotiana alata* pollen tubes to the product of the *NaGSL1* gene. Plant J. 52, 147–156. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03219.x

Cao HR, Peng WT, Nie MM, Bai S, Chen CQ, Liu Q, Guo ZL, Liao H, Chen ZC. 2022. Carbon-nitrogen trading in symbiotic nodules depends on magnesium import. Curr. Biol. 32, 4337-4349.e5. https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.08.019

Chang J, Li X, Shen J, Hu J, Wu L, Zhang X, Li J. 2024. Defects in the cell wall and its deposition caused by loss-of-function of three RLKs alter root hydrotropism in *Arabidopsis thaliana*. Nat. Commun. 15. https://doi.org/10.1038/s41467-024-46889-2

Cheval C, Samwald S, Johnston MG, de Keijzer J, Breakspear A, Liu X, Bellandi A, Kadota Y, Zipfel C, Faulkner C. 2020. Chitin perception in plasmodesmata characterizes submembrane immune-signaling specificity in plants. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 117, 9621–9629. https://doi.org/10.1073/pnas.1907799117

Cordier C, Pozo MJ, Barea JM, Gianinazzi S, Gianinazzi Pearson V. 1998. Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by an Arbuscular Mycorrhizal Fungus. Mol. Plant-Microbe Interact. 11, 1017–1028. https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.10.1017

Cosgrove DJ. 2005. Growth of the plant cell wall. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 6, 850–861. https://doi.org/10.1038/nrm1746

Cosgrove DJ. 2022. Building an extensible cell wall. Plant Physiol. 189, 1246–1277. https://doi.org/10.1093/plphys/kiac184

Cui W, Lee JY. 2016. Arabidopsis callose synthases CalS1/8 regulate plasmodesmal permeability during stress. Nat. Plants 11:16034. https://doi.org/10.1038/nplants.2016.34.

Da Silva M, Germano S, Duarte A, Pinto P, Marques NT. 2023. Callose synthase and xyloglucan endotransglucosylase gene expression over time in *Citrus* × *clementina* and *Citrus* × *sinensis* infected with citrus tristeza virus. Phytoparasitica 51, 637–649. https://doi.org/10.1007/s12600-023-01068-9

Dahiya P, Brewin NJ. 2000. Immunogold localization of callose and other cell wall components in pea nodule transfer cells. Protoplasma 214, 210–218. https://doi.org/10.1007/BF01279065

de Vries, J., Archibald, J.M. 2018. Plant evolution: landmarks on the path to terrestrial life. New Phytol. 217, 1428–1434. https://doi.org/10.1111/nph.14975

Díaz Valle A, López Calleja AC, Alvarez Venegas R. 2019. Enhancement of pathogen resistance in common bean plants by inoculation with *Rhizobium* etli. Front. Plant Sci. 10, 1–19. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01317

Dong X, Hong Z, Sivaramakrishnan M, Mahfouz M, Verma DPS. 2005. Callose synthase (*CalS5*) is required for exine formation during microgametogenesis and for pollen viability in Arabidopsis. Plant J. 42, 315–328. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02379.x

Drábková LZ, Honys D. 2017. Evolutionary history of callose synthases in terrestrial plants with emphasis on proteins involved in male gametophyte development. PLoS One 12, 1–24. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187331

Drs M, Krupař P, Škrabálková E, Haluška S, Müller K, Potocká A, Brejšková L, Serrano N, Voxeur A, Vernhettes S, Ortmannová J, Caldarescu G, Fendrych M, Potocký M, Žárský V, Pečenková T. 2024. Chitosan stimulates root hair callose deposition, endomembrane dynamics, and inhibits root hair growth. Plant Cell Environ. https://doi.org/10.1111/pce.15111

Ellinger D, Glöckner A, Koch J, Naumann M, Stürtz V, Schütt K, Manisseri C, Somerville SC, Voigt CA. 2014. Interaction of the *Arabidopsis* GTPase RabA4c with its effector PMR4 results in complete penetration resistance to powdery mildew. Plant Cell 26, 3185–3200. https://doi.org/10.1105/tpc.114.127779

Ellinger D, Voigt CA. 2014. Callose biosynthesis in *Arabidopsis* with a focus on pathogen response: What we have learned within the last decade. Ann. Bot. 114, 1349–1358. https://doi.org/10.1093/aob/mcu120

Enns LC, Kanaoka MM, Torii KU, Comai L, Okada K, Cleland RE. 2005. Two callose synthases, *GSL1* and *GSL5*, play an essential and redundant role in plant and pollen development and in fertility. Plant Mol. Biol. 58, 333–349. https://doi.org/10.1007/s11103-005-4526-7

Evans N, Hoyne P, Stone B. 1984. Characteristics and specificity of the interaction of a fluorochrome from aniline blue (sirofluor) with polysaccharides. Carbohydr. Polym. 4, 215–230. https://doi.org/10.1016/0144-8617(84)90012-2

Feng J, Chen Y, Xiao X, Qu Y, Li P, Lu Q, Huang J. 2021. Genome-wide analysis of the *CalS* gene family in cotton reveals their potential roles in fiber development and responses to stress. PeerJ 9, 1–21. https://doi.org/10.7717/peerj.12557

Galway ME, Eng RC, Schiefelbein JW, Wasteneys GO. 2011. Root hair-specific disruption of cellulose and xyloglucan in *AtCSLD3* mutants, and factors affecting the post-rupture resumption of mutant root hair growth. Planta 233, 985–999. https://doi.org/10.1007/s00425-011-1355-6

Gaudioso Pedraza R, Beck M, Frances L, Kirk P, Ripodas C, Niebel A, Oldroyd GED, Benitez Alfonso Y, de Carvalho Niebel F. 2018. Callose-regulated symplastic communication coordinates symbiotic root nodule development. Curr. Biol. 28, 3562-3577.e6. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.031

Granato LM, Galdeano DM, D'Alessandre NDR, Breton MC, Machado MA. 2019. Callose synthase family genes plays an important role in the Citrus defense response to *Candidatus Liberibacter asiaticus*. Eur. J. Plant Pathol. 155, 25–38. https://doi.org/10.1007/s10658-019-01747-6

Gutjahr C. 2018. Symbiosis: plasmodesmata link root-nodule organogenesis with infection. Curr. Biol. 28, R1400–R1403. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.013

Han X, Hyun TK, Zhang M, Kumar R, Koh E ji, Kang BH, Lucas WJ, Kim JY. 2014. Auxin-callose-mediated plasmodesmal gating is essential for tropic auxin gradient formation and signaling. Dev. Cell 28, 132–146. https://doi.org/10.1016/j.devcel.2013.12.008

Harrison MJ, Ivanov S. 2017. Exocytosis for endosymbiosis: membrane trafficking pathways for development of symbiotic membrane compartments. Curr. Opin. Plant Biol. 38, 101–108. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.04.019

Hong Z, Delauney AJ, Verma DPS. 2001. A cell plate–specific callose synthase and its interaction with phragmoplastin. Plant Cell 13, 755–768. https://doi.org/10.1105/tpc.13.4.755

Hong Z, Zhang Z, Olson JM, Verma DPS. 2001. A novel UDP-glucose transferase is part of the callose synthase complex and interacts with phragmoplastin at the forming cell plate. Plant Cell 13, 769–779. https://doi.org/10.1105/tpc.13.4.769

Huang L, Chen XY, Rim Y, Han X, Cho WK, Kim SW, Kim JY. 2009. *Arabidopsis* glucan synthase-like 10 functions in male gametogenesis. J. Plant Physiol. 166, 344–352. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.06.010

Jacobs AK, Lipka V, Burton RA, Panstruga R, Strizhov N, Schulze Lefert P, Fincher GB. 2003. An *Arabidopsis* callose synthase, *GSL5*, is required for wound and papillary callose formation. Plant Cell 15, 2503–2513. https://doi.org/10.1105/tpc.016097

Kankanala P, Czymmek K, Valent B. 2007. Roles for rice membrane dynamics and plasmodesmata during biotrophic invasion by the blast fungus. Plant Cell 19, 706–724. https://doi.org/10.1105/tpc.106.046300

Kauss H, Jeblick W. 1991. Induced Ca 2+ uptake and callose synthesis in suspension-cultured cells of *Catharanthus roseus* are decreased by the protein phosphatase inhibitor okadaic acid. Physiol. Plant. 81, 309–312. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1991.tb08737.x

Kulich I, Vojtíková Z, Sabol P, Ortmannová J, Neděla V, Tihlaříková E, Zársky V. 2018. Exocyst subunit EXO70H4 has a specific role in callose synthase secretion and silica accumulation. Plant Physiol. 176, 2040–2051. https://doi.org/10.1104/pp.17.01693

Li N, Lin Z, Yu P, Zeng Y, Du S, Huang LJ. 2023. The multifarious role of callose and callose synthase in plant development and environment interactions. Front. Plant Sci. 14, 1–9. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1183402

Liu F, Zou Z, Dilantha Fernando WG. 2018. Characterization of callose deposition and analysis of the callose synthase gene family of brassica napus in response to *leptosphaeria maculans*. Int. J. Mol. Sci. 19. https://doi.org/10.3390/ijms19123769

Mbiza NIT, Hu Z, Zhang H, Zhang Y, Luo X, Wang Yuxue, Wang Yi, Liu T, Li J, Wang X, Zhang J, Yu Y. 2022. *GhCalS5* is involved in cotton response to aphid attack through mediating callose formation. Front. Plant Sci. 13, 1–10. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.892630

McFarlane HE, Döring A, Persson S. 2014. The cell biology of cellulose synthesis. Annu. Rev. Plant Biol. 65, 69–94. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040240

Nishikawa S, Zinkl GM, Swanson RJ, Maruyama D, Preuss D. 2005. Callose (β-1,3 glucan) is essential for *Arabidopsis* pollen wall patterning, but not tube growth. BMC Plant Biol. 5, 22. https://doi.org/10.1186/1471-2229-5-22

Nishimura MT, Stein M, Hou BH, Vogel JP, Edwards H, Somerville SC. 2003. Loss of a callose synthase results in salicylic acid-dependent disease resistance. Science. 301, 969–972. https://doi.org/10.1126/science.1086716

O'Lexy R, Kasai K, Clark N, Fujiwara T, Sozzani R, Gallagher KL. 2018. Exposure to heavy metal stress triggers changes in plasmodesmatal permeability via deposition and breakdown of callose. J. Exp. Bot. 69, 3715–3728. https://doi.org/10.1093/jxb/ery171

Okada K, Yachi K, Nguyen TAN, Kanno S, Tateda C, Lee TH, Nguyen U, Miyashima S, Hiruma K, Miwa K, Maekawa T, Notaguchi M, Saijo Y. 2023. Defense-related callose synthase PMR4 promotes root hair callose deposition and adaptation to phosphate deficiency in *Arabidopsis thaliana*. bioRxiv 547890. https://doi.org/10.1111/tpj.17134

Oldroyd GED. 2013. Speak, friend, and enter: Signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. Nat. Rev. Microbiol. 11, 252–263. https://doi.org/10.1038/nrmicro2990

Paul Barratt DH, Kölling K, Graf A, Pike M, Calder G, Findlay K, Zeeman SC, Smith AM. 2011. Callose synthase *GSL7* is necessary for normal phloem transport and inflorescence growth in *Arabidopsis*. Plant Physiol. 155, 328–341. https://doi.org/10.1104/pp.110.166330

Pérez De Luque A, Tille S, Johnson I, Pascual Pardo D, Ton J, Cameron DD. 2017. The interactive effects of arbuscular mycorrhiza and plant growth-promoting rhizobacteria synergistically enhance host plant defences against pathogen. Sci. Rep. 7, 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-017-16697-4

Pozo MJ, Azcón Aguilar C, Dumas Gaudot E, Barea JM. 1999. β-1,3-Glucanase activities in tomato roots inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and/or *Phytophthora parasitica* and their possible involvement in bioprotection. Plant Sci. 141, 149–157. https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00243-X

Pozo MJ, Cordier C, Dumas Gaudot E, Gianinazzi S, Barea JM, Azcón Aguilar C. 2002. Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defense responses to *Phytophthora* infection in tomato plants. J. Exp. Bot. 53, 525–534. https://doi.org/10.1093/jexbot/53.368.525

Pu Y, Hou L, Guo Y, Ullah I, Yang Y, Yue Y. 2019. Genome-wide analysis of the callose enzyme families of fertile and sterile flower buds of the Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. *ssp. pekinensis*). FEBS Open Bio 9, 1432–1449. https://doi.org/10.1002/2211-5463.12685

Richmond TA, Somerville CR. 2000. The cellulose synthase superfamily. Plant Physiol. 124, 495–498. https://doi.org/10.1104/pp.124.2.495

Rounds CM, Bezanilla M. 2013. Growth mechanisms in tip-growing plant cells. Annu. Rev. Plant Biol. 64, 243–265. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120150

Sanmartín N, Sánchez Bel P, Pastor V, Pastor Fernández J, Mateu D, Pozo MJ, Cerezo M, Flors V. 2020. Root-to-shoot signalling

Sarmiento López LG, López Meyer M, Sepúlveda Jiménez G, Cárdenas L, Rodríguez Monroy M., 2020. Photosynthetic performance and stevioside concentration are improved by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Stevia rebaudiana* under different phosphate concentrations. PeerJ 8, e10173. https://doi.org/10.7717/peerj.10173

Schneider R, Hanak T, Persson S, Voigt CA. 2016. Cellulose and callose synthesis and organization in focus, what's new?. Curr. Opin. Plant Biol. 34, 9–16. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.07.007

Schober MS, Burton RA, Shirley NJ, Jacobs AK, Fincher GB. 2009. Analysis of the (1,3)-β-d-glucan synthase gene family of barley. Phytochemistry 70, 713–720. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.04.002

Tenhaken R. 2015. Cell wall remodeling under abiotic stress. Front. Plant Sci. 5, 1–9. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00771

Thiele K, Wanner G, Kindzierski V, Jürgens G, Mayer U, Pachl F, Assaad FF. 2009. The timely deposition of callose is essential for cytokinesis in *Arabidopsis*. Plant J. 58, 13–26. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03760.x

Ušák D, Haluška S, Pleskot R. 2023. Callose synthesis at the center point of plant development—An evolutionary insight. Plant Physiol. 193, 54–69. https://doi.org/10.1093/plphys/kiad274

Vatén A, Dettmer J, Wu S, Stierhof YD, Miyashima S, Yadav SR, Roberts CJ, Campilho A, Bulone V, Lichtenberger R, Lehesranta S, Mähönen AP, Kim JY, Jokitalo E, Sauer N, Scheres B, Nakajima K, Carlsbecker A, Gallagher KL, Helariutta Y. 2011. Callose biosynthesis regulates symplastic trafficking during root development. Dev. Cell 21, 1144–1155. https://doi.org/10.1016/j.devcel.2011.10.006

Verma DPS, Hong Z. 2001. Plant callose synthase complexes. Plant Mol. Biol. 47, 693–701. https://doi.org/10.1023/A:1013679111111

Voigt CA. 2014. Callose-mediated resistance to pathogenic intruders in plant defense-related papillae. Front. Plant Sci. 5, 1–6. https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00168

Voiniciuc C. 2022. Modern mannan: a hemicellulose's journey. New Phytol. 234, 1175–1184. https://doi.org/10.1111/nph.18091

Vu MH, Hyun TK, Bahk S, Jo Y, Kumar R, Thiruppathi D, Iswanto ABB, Chung WS, Shelake RM, Kim JY. 2023. ROS-mediated plasmodesmal regulation requires a network of an *Arabidopsis* receptor-like kinase, calmodulin-like proteins, and callose synthases. Front. Plant Sci. 13, 1–13. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1107224

Wang B, Andargie M, Fang R. 2022. The function and biosynthesis of callose in high plants. Heliyon 8, e09248. https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2022.e09248

Wang C, Li C, Duan G, Wang Y, Zhang Y, Yang J. 2019. Overexpression of *Magnaporthe Oryzae* systemic defense trigger 1 (*MoSDT1*) confers improved rice blast resistance in rice. Int. J. Mol. Sci. 20, 1–14. https://doi.org/10.3390/ijms20194762

Wang X, Sager R, Cui W, Zhang C, Lu H, Lee JY. 2013. Salicylic acid regulates plasmodesmata closure during innate immune responses in *Arabidopsis*. Plant Cell 25, 2315–2329. https://doi.org/10.1105/tpc.113.110676

Wang Y, Li X, Fan B, Zhu C, Chen Z. 2021. Regulation and function of defense-related callose deposition in plants. Int. J. Mol. Sci. 22, 1–15. https://doi.org/10.3390/ijms22052393

Wu J, Zhang Y, Wang L, Xie B, Wang H, Deng S. 2006. Visualization of single and aggregated hulless oat (*Avena nuda* L.) (1→3),(1→4)-β-D-glucan molecules by atomic force microscopy and confocal scanning laser microscopy. J. Agric. Food Chem. 54, 925–934. https://doi.org/10.1139/V06-101

Wu SW, Kumar R, Iswanto ABB, Kim JY. 2018. Callose balancing at plasmodesmata. J. Exp. Bot. 69, 5325–5339. https://doi.org/10.1093/jxb/ery317

Xie B, Wang X, Zhu M, Zhang Z, Hong Z. 2011. *CalS7* encodes a callose synthase responsible for callose deposition in the phloem. Plant J. 65, 1–14. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04399.x

Yan D, Yadav SR, Paterlini A, Nicolas WJ, Petit JD, Brocard L, Belevich I, Grison MS, Vaten A, Karami L, el Showk S, Lee J Y, Murawska GM, Mortimer J, Knoblauch M, Jokitalo E, Markham JE, Bayer EM, Helariutta Y. 2019. Sphingolipid biosynthesis modulates plasmodesmal ultrastructure and phloem unloading. Nat. Plants 5, 604–615. https://doi.org/10.1038/s41477-019-0429-5

Yi G, Wu W, Wei T. 2021. Delivery of rice gall dwarf virus into plant phloem by its *Leafhopper* vectors activates callose deposition to enhance viral transmission. Front. Microbiol. 12. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.662577

Zaynab M, Xu ZS, Yad HA, Hussain A, Sharif Y, Al Yahyai R, Sadder M, Aloufi AS, Li S. 2024. Genome-wide analysis and expression profiling of *CalS* genes in *Glycine max* revealed their role in development and salt stress. J. King Saud Univ. - Sci. 36, 103049. https://doi.org/10.1016/j.jksus.2023.103049

Zhang H, Shi WL, You JF, Bian M Di, Qin XM, Yu H, Liu Q, Ryan PR, Yang ZM. 2015. Transgenic *Arabidopsis thaliana* plants expressing a β-1,3-glucanase from sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L.) show reduced callose deposition and increased tolerance to aluminium toxicity. Plant Cell Environ. 38, 1178–1188. https://doi.org/10.1111/pce.12472

Zhang M, Cheng W, Wang J, Cheng T, Lin X, Zhang Q, Li C. 2023. Genome-wide identification of callose synthase family genes and their expression analysis in floral bud development and hormonal responses in *Prunus mume*. Plants 12. https://doi.org/10.3390/plants12244159

Zhang Y, Yu J, Wang X, Durachko DM, Zhang S, Cosgrove D J. 2021b.Molecular insights into the complex mechanics of plant epidermal cell walls. Science. 372,706–711. https://doi.org/10. 1126/science.abf2824

Zou K, Liu Y, Wang T, Guan M, Li X, Li J, Yu H, Wu D, Du J. 2024. Genomic identification of callose synthase (*CalS*) gene family in sorghum (*Sorghum bicolor*) and comparative *in silico* expression analysis under aphid (*Melanaphis sacchari*) infestation. Agronomy 14. https://doi.org/10.3390/agronomy14071393