

La energía y su importancia en los sistemas biológicos

Julieta Mariana Muñoz-Morales¹ **iD**, Yolanda Elizabeth Morales-García^{2,3} **iD**, Claudia Beatriz Laug-García² **iD**, Ximena Gordillo-Ibarra^{4*} **iD**, Jesús Mauricio Muñoz-Morales^{4**} **iD**

¹Estudiante de Maestría en el Posgrado en Semiconductores, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México. ²Grupo “Ecology and Survival of Microorganisms”, Laboratorio de Ecología Molecular Microbiana, Centro de Investigaciones en Ciencias Microbiológicas, Instituto de Ciencias, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México. ³Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México. ⁴Alianzas y Tendencias BUAP, Puebla, México.

Email de autores para correspondencia: *ximena.gordillo@aytbuap.mx; **mauricio.munoz@aytbuap.mx

Recibido: 20 marzo 2024. **Aceptado:** 31 marzo 2024

RESUMEN

La energía desempeña una función primordial en todos los aspectos de la vida, desde el nivel molecular hasta el ecosistémico. En este manuscrito, se revisan algunos tipos de energía presentes en la naturaleza y cómo influyen en la actividad de los sistemas biológicos. Se discute la importancia de la energía en la síntesis de moléculas biológicas, el mantenimiento del equilibrio homeostático y la regulación de procesos celulares. Además, se explora cómo diferentes formas de energía, como la luz, el calor y la energía química, son captadas y utilizadas por los organismos para llevar a cabo sus funciones vitales. La portada de este número de Alianzas y Tendencias BUAP 9(33) es una representación artística de las formas que tiene la energía y su relación con los sistemas biológicos.

Palabras clave: Energía; vida; sistemas biológicos; arte digital; procesos celulares.

ABSTRACT

Energy plays a fundamental role in all aspects of life, from the molecular to the ecosystem level. This manuscript reviews some types of energy present in nature and how they influence the activity of biological systems. It discusses the importance of energy in the synthesis of biological molecules, the maintenance of homeostatic balance, and the regulation of cellular processes. Additionally, it explores how different forms of energy, such as light, heat, and chemical energy, are captured and used by organisms to carry out their vital functions. The cover of this issue of Alianzas y Tendencias BUAP 9(33) is an artistic representation of the various forms of energy and their relationship with biological systems.

Keywords: Energy; life; biological systems; digital art; cellular processes.

INTRODUCCIÓN

La energía es esencial para la vida y su flujo constante es importante para mantener la estructura y función de los sistemas biológicos [1]. Los seres vivos obtienen energía de diversas fuentes y la utilizan para llevar a cabo una amplia gama de actividades [2], desde el crecimiento y la reproducción hasta el movimiento y la respuesta a estímulos ambientales [3–6]. En este manuscrito, se muestran algunos tipos de energía y cómo

influyen en la actividad de los sistemas biológicos. La figura de la portada (Figura 1) es una representación artística de las formas que tiene la energía y como se transfiere en diferentes circunstancias; ya que la energía está presente en cualquier proceso biológico, incluyendo el sistema nervioso central, las raíces de una planta, en un rayo que afecta actividades de organismos y en los cambios de temperatura de cualquier sistema biológico.

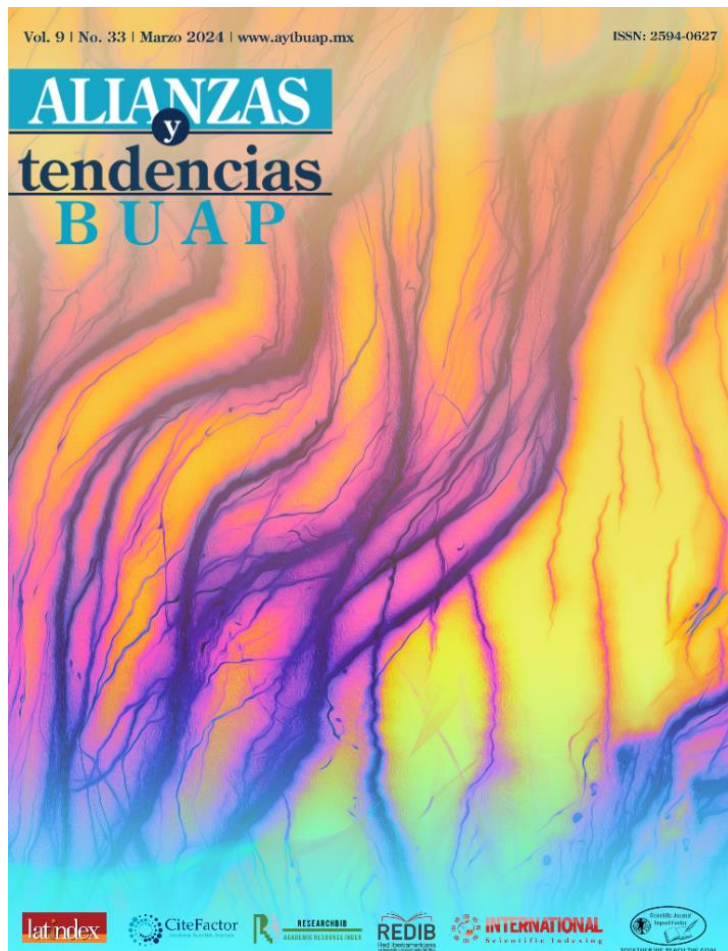


Figura 1. Representación artística de las formas que tiene la energía y como se transferirse en diferentes circunstancias (https://drive.google.com/file/d/1PjSo6bhYn7Z1kcCifabGkO_VIBEspGx9/view).

Tipos de energía

Existen diferentes formas de energía que los sistemas biológicos pueden usar, solo destacaremos las 4 formas más importantes: 1) la energía química, 2) luminosa, 3) térmica y 4) mecánica.

1) La energía almacenada en enlaces químicos es fundamental para la síntesis de moléculas biológicas como proteínas, carbohidratos y ácidos nucleicos. Los organismos obtienen energía química a través de procesos como la respiración celular y la fotosíntesis [7].

2) La luz solar es una fuente importante de energía para muchos organismos, especialmente para las plantas que realizan fotosíntesis. La energía luminosa se convierte en energía química durante este proceso [8, 9].

3) El calor es una forma de energía que influye en la actividad de los sistemas biológicos al regular la temperatura corporal y participar en procesos metabólicos [10].

4) Energía Mecánica: La energía mecánica se utiliza en la contracción muscular y en el movimiento de organismos, siendo fundamental para la locomoción y la actividad física [3, 4].

Interacción entre la energía y los sistemas biológicos

La energía influye en la actividad de los sistemas biológicos de diversas formas. Por ejemplo, en el nivel celular, la energía es necesaria para mantener la integridad de las membranas celulares y para la síntesis de

adenosin trifosfato (ATP), la molécula que proporciona energía a las células [11]. Además, la energía es fundamental para que ocurran diversas funciones, algunas se abordarán a continuación:

Energía y el sistema nervioso central

El sistema nervioso central (SNC), compuesto por el cerebro y la médula espinal, es el centro de control del cuerpo humano y desempeña una función crucial en la regulación de funciones vitales y en la coordinación de actividades motoras y sensoriales [12]. La actividad del SNC está impulsada por la energía, que se utiliza para mantener la excitabilidad neuronal, transmitir señales eléctricas y químicas, además de regular la plasticidad sináptica [13, 14].

En la transmisión sináptica, la energía es necesaria para la liberación de neurotransmisores desde la terminal presináptica hacia la hendidura sináptica [15, 16]. Este proceso requiere la movilización de vesículas sinápticas y la liberación de su contenido en respuesta a un potencial de acción [17]. La energía liberada durante la liberación de neurotransmisores es fundamental para la comunicación entre neuronas y para la función sináptica.

Los potenciales de acción son señales eléctricas que se propagan a lo largo de las neuronas y son fundamentales para la comunicación neuronal [18]. La generación de potenciales de acción requiere un cambio rápido en la permeabilidad de la membrana celular a los iones, lo que a su vez requiere energía en forma de ATP para

mantener los gradientes iónicos a través de la membrana [19, 20].

La plasticidad sináptica, que se refiere a la capacidad de las sinapsis para cambiar su fuerza en respuesta a la actividad neuronal, también depende de la energía [21]. Los procesos de potenciación y depresión a largo plazo de las sinapsis implican cambios en la eficacia sináptica que requieren la síntesis de nuevas proteínas y la modificación de la estructura sináptica, procesos que consumen energía.

Energía y la rizosfera de las plantas

La rizosfera es la región del suelo que rodea las raíces de las plantas y que está influenciada por la actividad de las raíces y los microorganismos asociados [22]. La energía desempeña un papel crucial en la activación y la dinámica de la rizosfera, ya que proporciona la fuerza motriz para numerosos procesos biológicos y químicos que tienen lugar en esta zona [23].

Las plantas dependen de la energía para absorber nutrientes del suelo a través de sus raíces [24, 25]. Este proceso, conocido como absorción de nutrientes, implica la activa participación de proteínas transportadoras y canales iónicos en las membranas celulares de las células de la raíz, que requieren energía en forma de ATP para funcionar.

La rizosfera es un ambiente microbiano dinámico donde las interacciones entre las plantas y los microorganismos son fundamentales para la salud y el crecimiento de las plantas [26]. La energía es necesaria para mantener estas interacciones simbióticas o

antagonistas [27–29], como la simbiosis micorrízica [30], la fijación de nitrógeno por bacterias [31] y la descomposición de materia orgánica por microorganismos [32].

Las plantas liberan una variedad de compuestos orgánicos a través de sus raíces en un proceso conocido como exudación radicular [33, 34]. Estos compuestos, que incluyen azúcares, ácidos orgánicos y aminoácidos, sirven como fuente de carbono y energía para los microorganismos del suelo, lo que estimula la actividad microbiana en la rizosfera.

La actividad enzimática en la rizosfera, tanto de las plantas como de los microorganismos, es importante para la descomposición de compuestos orgánicos complejos en formas más simples que pueden ser absorbidas por las plantas [35, 36]. Estas enzimas requieren energía para su síntesis y funcionamiento eficaz [37].

La energía y su implicación en la bioluminiscencia del *Euprymna scolopes*

Euprymna scolopes, también conocido como calamar luminoso, utiliza la bioluminiscencia como una forma de comunicación y defensa en su entorno marino [38]. La producción de luz en *E. scolopes* se basa en la interacción de varias moléculas y enzimas, que requieren energía para su funcionamiento [39].

El órgano de luz en *E. scolopes* contiene bacterias bioluminiscentes del género *Vibrio*, en particular *Vibrio fischeri*, que son responsables de desencadenar la luminiscencia en respuesta a la presencia de homoserina

lactona y otros factores [40]. La homoserina lactona es un compuesto químico utilizado por algunas bacterias para la comunicación celular, conocida como quorum sensing. La bacteria *Vibrio fischeri* utiliza la homoserina lactona como una señal para coordinar la producción de enzimas y proteínas necesarias para la bioluminiscencia, pero no participa directamente en la reacción que produce la luz [41].

La bioluminiscencia en *E. scolopes* comienza con la producción de un compuesto llamado luciferina en las células especializadas llamadas fotóforos [42, 43]. La luciferina se une a una enzima llamada luciferasa en presencia de oxígeno y ATP (trifosfato de adenosina), un compuesto que proporciona la energía necesaria para la reacción. La unión de la luciferina y la luciferasa, junto con el oxígeno y el ATP, desencadena una reacción química que produce luz y oxiluciferina, un producto químico que emite luz visible [43]. Esta reacción es altamente eficiente en términos de energía, ya que la luz se produce sin generar calor significativo. La reacción entre la luciferina y la luciferasa es altamente específica y eficiente, lo que resulta en la emisión de luz visible.

La producción de luz en *E. scolopes* está regulada por varios factores, incluyendo: señales moleculares, la microbiota del órgano de luz, la disponibilidad de oxígeno y nutrientes, así como estímulos ambientales como el pH, la temperatura y la presión [40, 44–46]. Estos factores pueden influir en la actividad de las enzimas y proteínas

involucradas en el proceso de bioluminiscencia. La bioluminiscencia en *E. scolopes* cumple varias funciones, incluyendo la comunicación intraespecífica, el camuflaje y la protección contra la depredación. La capacidad de producir luz le permite *E. scolopes* interactuar con su entorno de manera efectiva y adaptarse a diferentes condiciones ambientales.

Los rayos, una forma de energía extrema y su relación con los sistemas biológicos

Los rayos pueden tener un impacto significativo en la generación de compuestos nitrogenados y en los sistemas biológicos [47]. Cuando un rayo golpea la atmósfera, puede desencadenar una serie de reacciones químicas, incluida la oxidación del nitrógeno atmosférico (N_2) para formar óxidos de nitrógeno (NO_x), como el óxido nítrico (NO) y el dióxido de nitrógeno (NO_2) [48].

Estos compuestos nitrogenados pueden reaccionar con otros componentes atmosféricos para formar ácido nítrico (HNO_3) y nitratos (NO_3^-), que eventualmente pueden ser depositados en la superficie terrestre a través de la lluvia o deposición seca [49]. Este proceso, conocido como deposición de nitrógeno atmosférico, puede tener efectos tanto positivos como negativos en los sistemas biológicos.

Por un lado, la deposición de nitrógeno atmosférico puede actuar como un fertilizante natural, proporcionando nitrógeno adicional que puede aumentar la productividad de los ecosistemas terrestres y acuáticos [50]. Sin embargo, en exceso, la deposición de nitrógeno

puede tener efectos negativos, como la acidificación del suelo y del agua, que pueden dañar los ecosistemas sensibles [51].

Los óxidos de nitrógeno producidos por los rayos también pueden tener efectos indirectos en los sistemas biológicos al contribuir a la formación de ozono troposférico (O₃) a nivel del suelo [48]. El ozono troposférico es un contaminante del aire que puede ser perjudicial para la salud humana y los cultivos agrícolas, y puede afectar la salud de los ecosistemas terrestres y acuáticos.

Los rayos también pueden tener efectos positivos indirectos al contribuir a la limpieza de la atmósfera [47]. Los rayos pueden descomponer compuestos orgánicos y liberar radicales libres que pueden reaccionar con contaminantes atmosféricos, como el ozono troposférico y los compuestos orgánicos volátiles, ayudando a limpiar el aire y mejorar la calidad del mismo.

CONCLUSIONES

La energía es un componente esencial de la vida y su influencia en los sistemas biológicos es profunda y diversa. El estudio de cómo los organismos obtienen, utilizan y transforman la energía sigue siendo un área de investigación activa y fascinante en la biología. La energía es fundamental para que ocurran diversas funciones y en este trabajo se abordaron 4 ejemplos: 1) La energía desempeña un papel fundamental en la actividad del sistema nervioso central, desde la transmisión sináptica hasta la generación de potenciales de acción y

la plasticidad sináptica. El suministro constante de energía es primordial para mantener la función adecuada del SNC y para la coordinación efectiva de las funciones biológicas. 2) La energía desempeña un papel central en la activación y dinámica de la rizosfera de las plantas, desde la absorción de nutrientes hasta la interacción planta-microorganismo y la actividad enzimática. Un suministro adecuado de energía es esencial para mantener la salud y el crecimiento de las plantas en este ambiente microbiano complejo. 3) La producción de luz en *E. scolopes* es un proceso bioquímico que requiere energía en forma de ATP. Este es un ejemplo fascinante de cómo los organismos pueden utilizar la energía de manera eficiente para funciones especializadas y adaptativas en su entorno. 4) Los rayos pueden tener efectos negativos como la acidificación del suelo y del agua, también pueden tener efectos positivos, como la fijación de nitrógeno atmosférico y la limpieza de la atmósfera. Estos efectos positivos pueden ser importantes para mantener la salud y la productividad de los ecosistemas terrestres y acuáticos. La información muestra de forma global como la energía es fundamental para los procesos biológicos y es por esta razón que se dedicó la portada de este número de Alianzas y Tendencias BUAP.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores confirman que no tienen ningún conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la VIEP BUAP por el apoyo para continuar con nuestras investigaciones. La Dra. Yolanda Elizabeth Morales-García pertenece al Sistema Nacional de Investigadores del CONAHCyT, por lo que agradecemos a la Institución por el apoyo otorgado para hacer nuestras investigaciones. Julieta Mariana Muñoz-Morales es becaria CONAHCyT y agradece la beca otorgada. También agradecemos a la Dirección Internacionalización de la Investigación de la BUAP, quienes amablemente nos apoyan para que el conocimiento rebase las fronteras nacionales.

REFERENCIAS

[1]. Karl F. A Free Energy Principle for Biological Systems. Vol. 14, Entropy. 2012. p. 2100–21. Disponible en: <https://www.mdpi.com/1099-4300/14/11/2100>

[2]. Konieczny L, Roterman-Konieczna I, Spólnik P. Energy in Biology: Demand and Use. In: Konieczny L, Roterman-Konieczna I, Spólnik P, editors. Systems Biology: Functional Strategies of Living Organisms [Internet]. Cham: Springer International Publishing; 2023. p. 53–85. Available from: https://doi.org/10.1007/978-3-031-31557-2_2

[3]. Hansen LD, Tolley HD, Woodfield BF. Transformation of matter in living organisms during growth and evolution. Biophys Chem [Internet]. 2021;271:106550. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0301462221000107>

[4]. Urry DW. Molecular Machines: How Motion and Other Functions of Living Organisms Can Result from Reversible Chemical Changes. Angew Chemie Int Ed English [Internet]. 1993 Jun 1;32(6):819–41. Available from: <https://doi.org/10.1002/anie.199308191>

[5]. Schneider JE. Energy balance and reproduction. Physiol Behav [Internet]. 2004;81(2):289–317. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031938404000496>

[6]. Persiani SGL, Kobas B, Koth SC, Auer T. Biometric Data as Real-Time Measure of Physiological Reactions to Environmental Stimuli in the Built Environment. Vol. 14, Energies. 2021. Disponible en: <https://www.mdpi.com/1996-1073/14/1/232>

[7]. Kaila VRI. Resolving Chemical Dynamics in Biological Energy Conversion: Long-Range Proton-Coupled Electron Transfer in Respiratory Complex I. Acc Chem Res [Internet]. 2021 Dec 21;54(24):4462–73. Available from: <https://doi.org/10.1021/acs.accounts.1c00524>

[8]. Bassi R, Dall’Osto L. Dissipation of Light Energy Absorbed in Excess: The Molecular Mechanisms. Annu Rev Plant Biol [Internet]. 2021;72(Volume 72, 2021):47–76. Available from: <https://www.annualreviews.org/content/journal/10.1146/annurev-arplant-071720-015522>

[9]. Fang X, Kalathil S, Reisner E. Semi-biological approaches to solar-to-chemical conversion. Chem Soc Rev. 2020;49(14):4926–

52. Disponible en:
<https://pubs.rsc.org/en/content/articlelanding/2020/cs/c9cs00496c>
- [10]. An S, Shi B, Jiang M, Fu B, Song C, Tao P, *et al.* Biological and Bioinspired Thermal Energy Regulation and Utilization. *Chem Rev* [Internet]. 2023 Jun 14;123(11):7081–118. Available from:
<https://doi.org/10.1021/acs.chemrev.3c00136>
- [11]. Rigoulet M, Bouchez CL, Paumard P, Ransac S, Cuvellier S, Duvezin-Caubet S, *et al.* Cell energy metabolism: An update. *Biochim Biophys Acta - Bioenerg* [Internet]. 2020;1861(11):148276. Available from:
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0005272820301262>
- [12]. El Sistema Nervioso [Internet]. Facultad de Medicina, UNAM. [cited 2024 Mar 29]. Available from:
<http://www.facmed.unam.mx/Libro-NeuroFisio/06-SistemaNervioso/CNS-Overview/SistNervioso.html>
- [13]. Myers MG, Affinati AH, Richardson N, Schwartz MW. Central nervous system regulation of organismal energy and glucose homeostasis. *Nat Metab* [Internet]. 2021;3(6):737–50. Available from:
<https://doi.org/10.1038/s42255-021-00408-5>
- [14]. Zeng W, Yang F, Shen WL, Zhan C, Zheng P, Hu J. Interactions between central nervous system and peripheral metabolic organs. *Sci China Life Sci* [Internet]. 2022;65(10):1929–58. Available from:
<https://doi.org/10.1007/s11427-021-2103-5>
- [15]. Li S, Sheng Z-H. Energy matters: presynaptic metabolism and the maintenance of synaptic transmission. *Nat Rev Neurosci* [Internet]. 2022;23(1):4–22. Available from:
<https://doi.org/10.1038/s41583-021-00535-8>
- [16]. Wang B, Dudko OK. A theory of synaptic transmission. Behrens TE, editor. *Elife* [Internet]. 2021;10:e73585. Available from:
<https://doi.org/10.7554/eLife.73585>
- [17]. Chanaday NL, Kavalali ET. Role of the endoplasmic reticulum in synaptic transmission. *Curr Opin Neurobiol* [Internet]. 2022;73:102538. Available from:
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0959438822000320>
- [18]. Gidon A, Zolnik TA, Fidzinski P, Bolduan F, Papoutsis A, Poirazi P, *et al.* Dendritic action potentials and computation in human layer 2/3 cortical neurons. *Science* (80-) [Internet]. 2020 Jan 3;367(6473):83–7. Available from:
<https://doi.org/10.1126/science.aax6239>
- [19]. Dunn J, Grider MH. Physiology, Adenosine Triphosphate [Internet]. High Point University: StatPearls Publishing, Treasure Island (FL); 2023. Available from:
<http://europepmc.org/abstract/MED/31985968>
- [20]. Agostinho P, Madeira D, Dias L, Simões AP, Cunha RA, Canas PM. Purinergic signaling orchestrating neuron-glia communication. *Pharmacol Res* [Internet]. 2020;162:105253. Available from:
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1043661820315619>
- [21]. Murphy-Royal C, Johnston AD, Boyce AKJ, Diaz-Castro B, Institoris A, Peringod G, *et al.* Stress gates an astrocytic energy reservoir

to impair synaptic plasticity. *Nat Commun* [Internet]. 2020;11(1):2014. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15778-9>

[22]. Molina-Romero D, Bustillos-Cristales M del R, Rodríguez-Andrade O, Morales-García YE, Santiago-Saenz Y, Castañeda-Lucio M, *et al.* Mecanismos de fitoestimulación por rizobacterias, aislamientos en América y potencial biotecnológico. *Biológicas*. 2015;17(2):24–34. Disponible en: <https://www.biologicas.umich.mx/index.php?journal=biologicas&page=article&op=view&ath%5B%5D=207>

[23]. Zhang X, Kuzyakov Y, Zang H, Dippold MA, Shi L, Spielvogel S, *et al.* Rhizosphere hotspots: Root hairs and warming control microbial efficiency, carbon utilization and energy production. *Soil Biol Biochem* [Internet]. 2020;148:107872. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071720301693>

[24]. Ghassemi-Golezani K, Abdoli S. Improving ATPase and PPase activities, nutrient uptake and growth of salt stressed ajowan plants by salicylic acid and iron-oxide nanoparticles. *Plant Cell Rep* [Internet]. 2021;40(3):559–73. Available from: <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02652-7>

[25]. Zhang M, Wang Y, Chen X, Xu F, Ding M, Ye W, *et al.* Plasma membrane H⁺-ATPase overexpression increases rice yield via simultaneous enhancement of nutrient uptake and photosynthesis. *Nat Commun* [Internet]. 2021;12(1):735. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-20964-4>

[26]. Morales-García YE, Baez A, Quintero-Hernández V, Molina-Romero D, Rivera-Urbalejo AP, Pazos-Rojas LA, *et al.* Bacterial Mixtures, the Future Generation of Inoculants for Sustainable Crop Production. Vol. 23. 2019. 385–410 p. Disponible en: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-30926-8_2

[27]. Xu Z, Liu Y, Zhang N, Xun W, Feng H, Miao Y, *et al.* Chemical communication in plant–microbe beneficial interactions: a toolbox for precise management of beneficial microbes. *Curr Opin Microbiol* [Internet]. 2023;72:102269. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369527423000061>

[28]. Feng H, Fu R, Hou X, Lv Y, Zhang N, Liu Y, *et al.* Chemotaxis of Beneficial Rhizobacteria to Root Exudates: The First Step towards Root–Microbe Rhizosphere Interactions. Vol. 22, *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Disponible en: <https://www.mdpi.com/1422-0067/22/13/6655>

[29]. Cesa-Luna C, Baez A, Quintero-Hernández V, De la Cruz-Enríquez J, Castañeda-Antonio MD, Muñoz-Rojas J. The importance of antimicrobial compounds produced by beneficial bacteria on the biocontrol of phytopathogens. *Acta Biológica Colomb*. 2020;25(1):140–54. Disponible en: http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-548X2020000100140

[30]. Koziol L, Bauer JT, Duell EB, Hickman K, House GL, Schultz PA, *et al.* Manipulating plant microbiomes in the field: Native

mycorrhizae advance plant succession and improve native plant restoration. *J Appl Ecol* [Internet]. 2022 Aug 1;59(8):1976–85. Available from: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14036>

[31]. Umair M, Muhammad I-H, Muhammad S, Adeela A, Farooq A, Sikandar H. A brief review on plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): a key role in plant growth promotion. *Plant Prot* [Internet]. 2018;2(2):77–82. Available from: <https://esciencepress.net/journals/index.php/PP/article/view/76>

[32]. Singh I. Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) and their various mechanisms for plant growth enhancement in stressful conditions: a review. *Eur J Biol Res*. 2018;8(4):191–213. Available from: <https://journals.tmkarpinski.com/index.php/ejbr/article/view/90>

[33]. Hassan MK, McInroy JA, Kloepper JW. The Interactions of Rhizodeposits with Plant Growth-Promoting Rhizobacteria in the Rhizosphere: A Review. Vol. 9, *Agriculture*. 2019. Available from: <https://www.mdpi.com/2077-0472/9/7/142>

[34]. Backer R, Rokem JS, Ilangumaran G, Lamont J, Praslickova D, Ricci E, *et al.* Plant growth-promoting rhizobacteria: Context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture. Vol. 871, *Frontiers in Plant Science*. 2018. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2018.01473/full>

[35]. Tian P, Razavi BS, Zhang X, Wang Q, Blagodatskaya E. Microbial growth and enzyme kinetics in rhizosphere hotspots are modulated by soil organics and nutrient availability. *Soil Biol Biochem* [Internet]. 2020;141:107662. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0038071719303268>

[36]. Sun X, Ye Y, Ma Q, Guan Q, Jones DL. Variation in enzyme activities involved in carbon and nitrogen cycling in rhizosphere and bulk soil after organic mulching. *Rhizosphere* [Internet]. 2021;19:100376. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2452219821000720>

[37]. Inamdar A, Sangawe V, Adhapure N. Enzymes in rhizosphere engineering. In: Dubey RC, Kumar PBT-RE, editors. *Rhizosphere Engineering* [Internet]. Academic Press; 2022. p. 259–72. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780323899734000090>

[38]. Pipes BL, Nishiguchi MK. Nocturnal Acidification: A Coordinating Cue in the *Euprymna scolopes–Vibrio fischeri* Symbiosis. Vol. 23, *International Journal of Molecular Sciences*. 2022. Available from: <https://www.mdpi.com/1422-0067/23/7/3743>

[39]. Wasilko NP, Ceron JS, Baker ER, Cecere AG, Wollenberg MS, Miyashiro TI. *Vibrio fischeri* imports and assimilates sulfate during symbiosis with *Euprymna scolopes*. *Mol Microbiol* [Internet]. 2021 Sep 1;116(3):926–42. Available from: <https://doi.org/10.1111/mmi.14780>

- [40]. Essock-Burns T, Bennett DB, Arencibia D, Moriano-Gutierrez S, Medeiros, McFall-Ngai MJ, *et al.* Bacterial Quorum-Sensing Regulation Induces Morphological Change in a Key Host Tissue during the *Euprymna scolopes-Vibrio fischeri* Symbiosis. MBio [Internet]. 2021 Sep 28;12(5):10.1128/mbio.02402-21. Available from: <https://doi.org/10.1128/mbio.02402-21>
- [41]. Yount TA, Murtha AN, Cecere AG, Miyashiro TI. Quorum Sensing Facilitates Interpopulation Signaling by *Vibrio fischeri* within the Light Organ of *Euprymna scolopes*. Isr J Chem [Internet]. 2023 Jun 1;63(5–6):e202200061. Available from: <https://doi.org/10.1002/ijch.202200061>
- [42]. Delroisse J, Duchatelet L, Flammang P, Mallefet J. Leaving the Dark Side? Insights Into the Evolution of Luciferases [Internet]. Vol. 8, Frontiers in Marine Science. 2021. Available from: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2021.673620>
- [43]. Duchatelet L, Claes JM, Delroisse J, Flammang P, Mallefet J. Glow on Sharks: State of the Art on Bioluminescence Research. Vol. 2, Oceans. 2021. p. 822–42. Available from: <https://www.mdpi.com/2673-1924/2/4/47>
- [44]. McAnulty SJ, Kerwin AH, Koch E, Nuttall B, Suria AM, Collins AJ, *et al.* “Failure To Launch”: Development of a Reproductive Organ Linked to Symbiotic Bacteria. MBio [Internet]. 2023 Jan 19;14(1):e02131-22. Available from: <https://doi.org/10.1128/mbio.02131-22>
- [45]. Visick KL, Stabb E V, Ruby EG. A lasting symbiosis: how *Vibrio fischeri* finds a squid partner and persists within its natural host. Nat Rev Microbiol [Internet]. 2021;19(10):654–65. Available from: <https://doi.org/10.1038/s41579-021-00557-0>
- [46]. Cohen ML, Mashanova EV, Jagannathan SV, Soto W. Adaptation to pH stress by *Vibrio fischeri* can affect its symbiosis with the Hawaiian bobtail squid (*Euprymna scolopes*). Microbiology [Internet]. 2020;166(3):262–77. Available from: <https://www.microbiologyresearch.org/content/journal/micro/10.1099/mic.0.000884>
- [47]. Brune WH, McFarland PJ, Bruning E, Waugh S, MacGorman D, Miller DO, *et al.* Extreme oxidant amounts produced by lightning in storm clouds. Science (80-) [Internet]. 2021 May 14;372(6543):711–5. Available from: <https://doi.org/10.1126/science.abg0492>
- [48]. Verma S, Yadava PK, Lal DM, Mall RK, Kumar H, Payra S. Role of Lightning NOx in Ozone Formation: A Review. Pure Appl Geophys [Internet]. 2021;178(4):1425–43. Available from: <https://doi.org/10.1007/s00024-021-02710-5>
- [49]. David Felix J, Murgulet D. Nitrate isotopic composition of sequential Hurricane Harvey wet deposition: Low latitude NOx sources and oxidation chemistry. Atmos Environ [Internet]. 2020;238:117748. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1352231020304805>

[50]. Yang Y, Liu L, Zhang F, Zhang X, Xu W, Liu X, *et al.* Soil Nitrous Oxide Emissions by Atmospheric Nitrogen Deposition over Global Agricultural Systems. *Environ Sci Technol* [Internet]. 2021 Apr 20;55(8):4420–9. Available from: <https://doi.org/10.1021/acs.est.0c08004>

[51]. Zhu J, Chen Z, Wang Q, Xu L, He N, Jia Y, *et al.* Potential transition in the effects of atmospheric nitrogen deposition in China. *Environ Pollut* [Internet]. 2020;258:113739. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0269749119348018>

