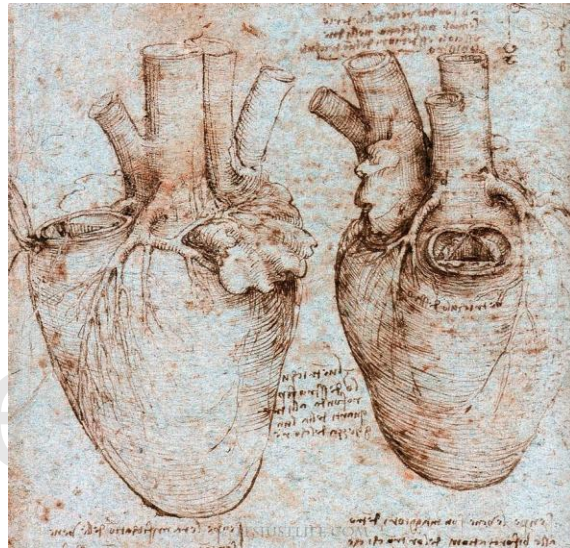


La arquitectura química de lo vivo: homeostasis, micelio y simbiosis

Estudio biológico-filosófico sobre regulación, redes fúngicas y equilibrio dinámico en los sistemas vivos



Ensayo académico

Julio David Rojas

5/14/2026

“Hoy no es posible hablar de «la ciencia» dada la pluralidad de cierres categoriales existentes.”

— **Gustavo Bueno**, *La función actual de la ciencia*

“Life did not take over the world by combat, but by networking.”

— **Lynn Margulis**, *Microcosmos: Four Billion Years of Microbial Evolution*

Atelier Velázquez

Índice de contenidos

1. Introducción

Planteamiento del problema y delimitación

Antecedentes: del equilibrio corporal antiguo a la regulación biológica moderna

3.1. Hipócrates y la medicina del equilibrio

3.2. Aristóteles y la organización funcional de lo viviente

3.3. De la fisiología moderna a la homeostasis

3.4. Lynn Margulis y la simbiosis como arquitectura de lo vivo

3.5. Del organismo centrado a la red viviente

Marco conceptual: homeostasis, allostasis, micología, micelio, simbiosis y red

Materialismo filosófico y biología: contra el mito de la vida como totalidad armónica

La química de la regulación: pH, agua, iones, energía, membranas y metabolismo

Micología básica: hifa, micelio, enzimas, pared celular, crecimiento y absorción

Homeostasis fúngica: estrés, nutrientes, señalización y adaptación

Micelio como red de regulación distribuida

Micorrizas, plantas y simbiosis: intercambio material, no fábula moral

Lynn Margulis y la simbiosis como reorganización evolutiva

La controversia del “Wood Wide Web”: ciencia, mito y sobreinterpretación

Escala planetaria: suelo, agricultura, carbono, biodiversidad y redes fúngicas

Hacia una definición de materialismo biológico

14.1. Tesis físico-química

14.2. Tesis operatoria

14.3. Tesis ecológica

14.4. Tesis histórico-evolutiva

14.5. Tesis crítica

Objeciones, contraargumentos y matices

15.1. Objeción 1: la homeostasis solo aplica al organismo individual

15.2. Objeción 2: las redes micorrízicas están sobreinterpretadas

15.3. Objeción 3: todo se reduce a química

15.4. Objeción 4: el lenguaje de sistemas es tan vago como el misticismo

Síntesis interpretativa

Conclusión

Glosario

Referencias

Atelier Velázquez

1. Introducción

A unos pocos centímetros bajo la superficie del suelo, en la oscuridad húmeda entre raíces y partículas minerales, existe una infraestructura que no se anuncia ni se exhibe: una red de filamentos microscópicos que absorben, transportan, degradan, se bifurcan, se fusionan y responden a perturbaciones sin ningún órgano central que lo ordene. Esa red es el micelio. Su existencia material es indiscutible; lo que se discute es qué significa para nuestra comprensión de la vida.

El problema que este ensayo aborda comienza con una palabra que parece sencilla: homeostasis. Walter Cannon la acuñó en 1932 para designar la capacidad de los organismos de mantener condiciones internas relativamente estables frente a variaciones externas. Desde entonces, el término se ha popularizado hasta perder precisión: se usa para describir equilibrios fisiológicos, armonías ecológicas, balances sociales e incluso estados espirituales. Esa inflación semántica oscurece el problema genuino.

Los hongos filamentosos obligan a repensar la homeostasis porque su cuerpo no tiene la forma que los modelos clásicos presuponen. No hay sistema nervioso, no hay circulación cerrada, no hay un individuo delimitado con claridad. El micelio es un cuerpo distribuido: crece apicalmente, se ramifica, forma anastomosis entre hifas genéticamente compatibles, redistribuye recursos según gradientes de disponibilidad y responde a estrés osmótico, oxidativo y nutricional mediante cascadas moleculares bien caracterizadas. Hay regulación ahí, pero la regulación no tiene centro.

La pregunta central de este ensayo es: ¿qué revela el micelio sobre la homeostasis cuando dejamos de pensar la vida como organismo centrado y empezamos a verla como red material de regulación, intercambio y adaptación? La respuesta exige atravesar varios campos —micología, bioquímica, ecología del suelo, filosofía de la biología— sin reducirlos entre sí. También exige distinguir lo que la ciencia ha demostrado de lo que la narrativa popular ha exagerado.

La tesis que este ensayo defiende es la siguiente: la homeostasis no debe entenderse como quietud, balance sentimental ni simple retorno a un punto fijo, sino como una operación material de conservación dinámica de la viabilidad. En los hongos —especialmente en el micelio y las redes micorrízicas— esa operación aparece distribuida en hifas, gradientes químicos, flujos

citoplasmáticos, señales eléctricas, intercambio de nutrientes y simbiosis vegetal. El micelio no piensa como un cerebro; regula como una red viva. Esa distinción permite evitar tanto el reduccionismo mecanicista que ve en las hifas simples tuberías químicas, como el misticismo naturalista que convierte el micelio en conciencia subterránea del bosque.

El ensayo avanza del siguiente modo: reconstruye primero la genealogía histórica del problema de la regulación de lo vivo, desde la medicina hipocrática hasta Lynn Margulis; establece el marco conceptual moderno de homeostasis y allostasis; incorpora el materialismo filosófico de Gustavo Bueno como aparato crítico para ordenar los campos en juego; describe la química mínima de la estabilidad viva y la biología básica de los hongos; analiza la homeostasis fúngica a nivel celular, micelial y simbiótico; examina la controversia sobre el "Wood Wide Web"; y formula al final una propuesta de materialismo biológico derivada del conjunto del análisis.

2. Planteamiento del problema y delimitación

Antes de escribir sobre homeostasis y micelio, conviene saber de qué se habla y de qué no.

La homeostasis biológica designa, en su sentido técnico, la capacidad de un sistema vivo de mantener variables fisiológicas —temperatura, pH, concentración iónica, presión osmótica, glucosa, oxígeno— dentro de rangos compatibles con la vida, frente a perturbaciones internas o externas. Esta definición tiene cuatro rasgos que deben retenerse: es activa (requiere gasto energético), es material (opera sobre variables físico-químicas concretas), es dinámica (no implica quietud sino regulación bajo cambio) y es limitada (funciona dentro de ciertos rangos y puede colapsar).

La homeostasis química es más amplia: describe la tendencia de sistemas físico-químicos a mantener proporciones o concentraciones relativamente estables mediante equilibrios termodinámicos. No todo equilibrio químico es homeostasis biológica; la confusión entre ambos genera afirmaciones grandiosas sobre "la homeostasis del planeta" que mezclan niveles incompatibles.

Este ensayo se ocupa de hongos filamentosos —organismos del reino Fungi con cuerpo vegetativo formado por hifas— y no de levaduras ni de hongos dimórficos en general, salvo cuando sea relevante para ilustrar mecanismos. El micelio es el conjunto de hifas que constituye ese cuerpo

vegetativo. Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre hongos y raíces de plantas. Las redes micorrízicas comunes son conexiones físicas entre sistemas radiculares de distintas plantas mediadas por hongos compartidos.

Quedan fuera de este ensayo: la idea de un "espíritu del bosque" regulador; las afirmaciones sobre comunicación intencional entre árboles sin mediación experimental; las analogías políticas entre la red fúngica y modelos de sociedad; y el uso decorativo de términos como "inteligencia", "memoria" o "decisión" aplicados al micelio sin definición operativa. El ensayo tampoco pretende agotar la micología. Su objetivo es filosófico: usar el micelio como caso para repensar qué significa regulación, persistencia y organización en sistemas vivos distribuidos.

3. Antecedentes: del equilibrio corporal antiguo a la regulación biológica moderna

3.1 Hipócrates y la medicina del equilibrio

La pregunta por el equilibrio de los cuerpos vivos no nació con la fisiología experimental del siglo XIX. Tiene una historia larga, discontinua y llena de desplazamientos conceptuales que conviene reconstruir sin anacronismos.

La medicina hipocrática —cuya producción se extiende entre los siglos V y IV a. C. y se recoge en el Corpus Hippocraticum— representa un desplazamiento decisivo respecto a las explicaciones mítico-religiosas de la enfermedad. Para la tradición homérica y muchos cultos griegos, la enfermedad era enviada por los dioses o resultaba de impureza ritual. Los textos hipocráticos desplazan esa explicación: la enfermedad es un desorden del cuerpo susceptible de observación, descripción e intervención. Este giro —de lo sagrado a lo observable— tiene consecuencias filosóficas duraderas.

La teoría humoral, formulada de manera más sistemática en textos como *De natura hominis* y desarrollada posteriormente por Galeno, postula que la salud depende del equilibrio entre cuatro humores —sangre, flema, bilis amarilla y bilis negra—, cada uno asociado a cualidades (caliente, frío, húmedo, seco) y a órganos productores. La enfermedad surge del desequilibrio, el exceso o la insuficiencia de alguno de estos humores. El tratamiento busca restablecer la proporción: mediante dieta, ejercicio, evacuaciones y medicamentos.

Es fundamental no confundir el humoralismo con la homeostasis moderna. No comparten la misma ontología ni el mismo aparato conceptual. El humoralismo no conoce retroalimentación negativa, variables reguladas, setpoints ni mecanismos moleculares. Sin embargo, su valor histórico es genuino: introduce la idea de que el cuerpo tiene una organización interna que puede desequilibrarse y que ese desequilibrio —no el capricho divino— es la causa material de la enfermedad. Esto abre un espacio intelectual que la fisiología moderna ocupará de forma radicalmente distinta.

3.2 Aristóteles y la organización funcional de lo viviente

Aristóteles representa otro antecedente central, aunque también distinto de la biología contemporánea. Sus tratados biológicos —*Historia animalium*, *De partibus animalium*, *De generatione animalium*, *De anima*— constituyen el primer corpus sistemático de investigación sobre los vivientes. Lo que interesa filosóficamente de Aristóteles no es su taxonomía ni su embriología, sino su pregunta de fondo: ¿cómo se organiza un cuerpo vivo para mantenerse, nutrirse, crecer, repararse y reproducirse?

Para Aristóteles, el alma (*psyche*) no es una sustancia separada del cuerpo sino el principio de vida, la forma del cuerpo orgánico. El alma nutritiva —común a plantas, animales y, podríamos añadir, a los hongos de habérselos conocido como reino— es la capacidad de asimilar nutrientes y reproducirse. Esta formulación no equivale a biología molecular, pero introduce una distinción que sigue siendo relevante: la diferencia entre los componentes materiales de un organismo y las operaciones que los organizan. Esa distinción es el núcleo de lo que hoy llamaríamos biología funcional.

La teleología aristotélica merece tratamiento cuidadoso. No es idéntica al diseño inteligente ni al finalismo providencial. Para Aristóteles, las partes del viviente se explican por su función dentro del todo orgánico: el corazón late para distribuir el calor vital, las extremidades permiten el movimiento necesario para la nutrición. Esta explicación funcional —que los biólogos contemporáneos llaman teleonomía cuando la refieren a la selección natural— capta algo real: los organismos exhiben organización orientada a la persistencia, y esa organización no se explica solo por los componentes aislados. Lo que Aristóteles no podía tener es el mecanismo: el proceso evolutivo que produce esa organización funcional sin plan previo.

3.3 De la fisiología moderna a la homeostasis

El salto desde estas tradiciones hasta la fisiología moderna requiere dos figuras imprescindibles: Claude Bernard y Walter Cannon.

Bernard formuló entre 1850 y 1870 el concepto de *milieu intérieur*: el medio interno del organismo —la sangre, la linfa, los líquidos intersticiales— cuya constancia relativa es la condición de la vida independiente. Su frase más citada sintetiza su tesis central: "La *fixité* du *milieu intérieur* est la condition de la vie libre et indépendante." El organismo no es víctima del ambiente externo porque mantiene su propio ambiente interno regulado. Esta idea transforma la fisiología: en vez de describir funciones aisladas, Bernard propone estudiar los mecanismos que mantienen la constancia del medio interno.

Walter Cannon sistematizó y nombró este fenómeno en 1932. En *The Wisdom of the Body*, describió la homeostasis como el conjunto de procesos coordinados mediante los cuales los organismos mantienen su estabilidad interna. Introdujo el término tomando prestado el prefijo griego *homeo* (similar) y *stasis* (posición), para enfatizar que no se trata de un estado fijo sino de una condición parecida-pero-no-idéntica-a-la-estabilidad. Cannon describió mecanismos de retroalimentación negativa en la regulación de temperatura, glucosa, pH y presión osmótica.

La homeostasis cannoniana tiene cuatro elementos: una variable regulada, un valor de referencia o *setpoint*, un sistema sensor y un sistema efector que actúa para reducir la desviación detectada. Este modelo fue enormemente fértil y sigue siendo la base de la enseñanza de fisiología. Sus límites son también reales: supone organismos con sistemas nerviosos y endocrinos centralizados, y no captura bien los fenómenos de regulación adaptativa, multiescalar o distribuida que la biología contemporánea ha descubierto.

3.4 Lynn Margulis y la simbiosis como arquitectura de lo vivo

Lynn Margulis ocupa un lugar singular en esta genealogía porque desplaza el problema desde el organismo individual hacia la organización relacional de la vida. Su teoría endosimbiótica, desarrollada desde los años 1960 y sistematizada en *Symbiosis in Cell Evolution* (1981), propone que la célula eucariota es el resultado de asociaciones simbióticas entre bacterias de linajes distintos. Las mitocondrias —responsables de la producción de ATP en casi todos los eucariotas— fueron, con enorme probabilidad, bacterias alfa-proteobacterianas que fueron incorporadas en

lugar de digeridas. Los cloroplastos fueron cianobacterias. Esta incorporación no fue una absorción pasiva sino una reorganización metabólica profunda: el eucariota que conocemos depende de la maquinaria energética de sus simbioses ancestrales.

Las implicaciones de Margulis para la tesis de este ensayo son directas. La célula —unidad elemental de la homeostasis biológica— no puede entenderse como individuo aislado surgido de la nada; es el resultado histórico de asociaciones, dependencias metabólicas e integraciones entre organismos. La simbiosis no es una anomalía de la vida sino un mecanismo central de reorganización evolutiva. Y si el eucariota es ya una asociación, la distinción entre individuo y colonia, entre organismo y red, no es tan nítida como los modelos clásicos suponían.

Es necesario, sin embargo, no convertir a Margulis en símbolo moral de "la naturaleza cooperativa". La endosimbiosis es un hecho material demostrado por evidencia genómica, ultraestructural, bioquímica y filogenética. Las relaciones simbióticas tienen costos, asimetrías, dependencias y conflictos. Interpretarlas como demostración de que la naturaleza "prefiere" la cooperación es exactamente el tipo de psicologismo que este ensayo quiere evitar.

3.5 Del organismo centrado a la red viviente

La genealogía que va de Hipócrates a Aristóteles, de Bernard a Cannon y de Cannon a Margulis no es un progreso lineal hacia la verdad. Es una serie de desplazamientos conceptuales: del equilibrio de humores a la constancia del medio interno; del organismo centrado a la red simbiótica; de la célula como individuo a la célula como asociación histórica. Cada momento reformula el problema anterior sin cancelarlo.

El micelio exige un desplazamiento más: del organismo —aunque sea simbiótico— a la infraestructura viva de regulación distribuida. No hay precedente exacto en la historia del concepto de homeostasis para esta forma de organización: un cuerpo que crece, se ramifica, se fusiona, redistribuye recursos y regula condiciones de viabilidad sin nada que funcione como centro rector. Esa es la novedad filosófica que el análisis micológico obliga a conceptualizar.

4. Marco conceptual: homeostasis, allostasis, micología, micelio, simbiosis y red

La genealogía conceptual de la homeostasis no es solo historia: es también la acumulación de distinciones que el análisis contemporáneo necesita.

Claude Bernard no habló de homeostasis, pero formuló el problema que la homeostasis resuelve. En sus *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux* (1878-1879), Bernard argumentó que los organismos superiores mantienen constante su medio interno —temperatura, composición química de la sangre, pH— independientemente de las variaciones del ambiente externo. Esta constancia no es pasiva: requiere trabajo continuo, gasto energético y mecanismos reguladores activos. La imagen del organismo como "estado dentro del estado" —con su ambiente propio protegido del exterior— captura algo real que persiste en toda la fisiología posterior.

Cannon refinó y nombró este mecanismo. El concepto de homeostasis en *The Wisdom of the Body* (1932) se articula alrededor de cuatro componentes que conviene precisar: la variable regulada es la magnitud fisiológica que se controla (temperatura corporal, glucemia, presión arterial); el setpoint o valor de referencia es el rango dentro del cual la variable debe mantenerse; el sensor detecta desviaciones; y el efector actúa para corregirlas. El mecanismo central es la retroalimentación negativa: cuando la glucemia sube, el páncreas secreta insulina, que promueve la captación celular de glucosa, lo que reduce la glucemia. El sistema oscila alrededor del setpoint sin alcanzar nunca una quietud perfecta.

Esta oscilación es relevante filosóficamente. La homeostasis no es equilibrio en el sentido físico-químico del término —el estado de mínima energía libre en que un sistema abierto deja de evolucionar espontáneamente—. Es una estabilidad activa, mantenida por flujos continuos de materia y energía. Un organismo en equilibrio termodinámico con su entorno está muerto. La vida requiere la ruptura sostenida de ese equilibrio.

El concepto de allostasis, introducido por Sterling y Eyer en 1988 y desarrollado por McEwen, amplía y complejiza el modelo cannoniano. Si la homeostasis clásica supone setpoints fijos que el organismo intenta restaurar, la allostasis propone que los setpoints mismos cambian en función del contexto, el estrés, la demanda conductual y la historia del organismo. La allostasis es regulación predictiva: el organismo no solo reacciona a desviaciones, sino que anticipa demandas futuras y ajusta sus parámetros de antemano. Ramsay y Woods (2014) han clarificado la distinción: homeostasis y allostasis no son opuestos sino mecanismos complementarios que operan en rangos temporales y escalas de complejidad distintos.

Kelvin Davies (2016) propuso el concepto de homeostasis adaptativa para capturar la capacidad de los sistemas vivos de reorganizar sus rangos de operación en respuesta a estresores subletales. Cuando una célula es expuesta a concentraciones moderadas de peróxido de hidrógeno, activa genes antioxidantes que elevan su capacidad de respuesta redox por encima del nivel basal, incluso después de que el estrés ha cesado. Este ajuste transitorio del rango operativo no cabe en el modelo cannoniano clásico pero es biológicamente real.

Antoneli, Golubitsky, Jin y Stewart (2018) han formalizado la homeostasis desde la teoría matemática de redes de entrada-salida, mostrando que la homeostasis perfecta es una propiedad topológica de ciertas arquitecturas de red, independiente de los valores de los parámetros. Esta formalización importa para el análisis del micelio: sugiere que la homeostasis puede emerger de la arquitectura de la red y no solo de mecanismos moleculares específicos.

La distinción entre homeostasis, allostasis y homeostasis adaptativa no es puramente semántica. En la hifa fúngica individual hay homeostasis en sentido estricto: variables reguladas, sensores, efectores y retroalimentación negativa. En el micelio como red, la regulación es distribuida: no hay setpoint global ni efector centralizado. En la micorriza, la regulación es simbiótica: involucra señalización entre genomas distintos. Y en el ecosistema, la "homeostasis" es analógica: la resiliencia ecológica tiene propiedades regulatorias pero no mecanismos homeostáticos identificables.

5. Materialismo filosófico y biología: contra el mito de la vida como totalidad armónica

Las ciencias biológicas —la micología, la bioquímica, la ecología del suelo, la fisiología comparada— producen conocimiento mediante operaciones concretas: cultivos, microscopía electrónica, trazadores isotópicos, secuenciación genómica, medición de flujos, modelos matemáticos y experimentos de exclusión. Cada uno de estos campos tiene su propio aparato conceptual, sus técnicas propias y sus objetos específicos. La filosofía no sustituye ninguno de esos campos. Su tarea en este ensayo es diferente: ordenar conceptos, detectar reducciones indebidas, distinguir niveles de descripción y evitar que una categoría científica se convierta en mito totalizante.

Gustavo Bueno, filósofo español cuya obra principal se desarrolló entre 1970 y 2009, formuló el materialismo filosófico como una propuesta sistemática para entender las relaciones entre filosofía, ciencias y realidad. Dos elementos de esa propuesta son relevantes aquí. El primero es la doctrina de los tres géneros de materialidad: M1 designa las realidades físicas, corpóreas, extensas —en este ensayo: hifas, membranas, iones, enzimas, pH, gradientes, suelos, raíces—; M2 designa las operaciones técnicas, prácticas y cognoscitivas mediante las cuales el sujeto se relaciona con esas realidades —cultivos, microscopios, trazadores, modelos, técnicas agrícolas—; M3 designa los conceptos, estructuras formales y relaciones lógicas con que se organiza el conocimiento —homeostasis, feedback, red, ecosistema, simbiosis, cierre categorial—.

El segundo elemento relevante es la teoría del cierre categorial. Para Bueno (1992), una ciencia construye su identidad al cerrar un campo categorial: establecer un dominio de objetos, un conjunto de operaciones pertinentes y relaciones entre términos que se determinan recíprocamente. La biología celular, la micología, la ecología del suelo y la filosofía de la biología no tienen el mismo campo categorial. La homeostasis celular no es idéntica a la resiliencia ecológica. La simbiosis evolutiva no es idéntica a la cooperación moral. La red fúngica no es idéntica a una mente colectiva.

Esta distinción tiene consecuencias directas para el análisis del micelio. Cuando los medios populares describen al micelio como el "internet del bosque" o como una "red neuronal subterránea", mezclan campos categoriales distintos. Las redes de telecomunicaciones y las redes neuronales son conceptos de M3 que tienen sus propios anclajes en M1 y M2. El micelio es una red material en M1 con ciertas propiedades topológicas, pero inferir de esa analogía estructural que el micelio "procesa información" en el sentido computacional es un salto que requiere evidencia experimental específica, no solo similitud formal.

El materialismo filosófico de Bueno sirve, en este ensayo, para imponer tres exigencias a cualquier afirmación sobre el micelio. Primera: toda afirmación sobre regulación, comunicación o integración debe especificar qué material toca (M1), qué operación la produce o mide (M2) y qué concepto la articula (M3). Segunda: no es lícito hipostasiar —convertir en sujeto sustancial— ninguna categoría científica. "La Naturaleza", "el Bosque", "el Micelio" con mayúscula y atributos de conciencia o voluntad son hipóstasis. Tercera: los campos categoriales deben mantenerse distinguidos aunque se relacionen.

Hay dos errores simétricos que el materialismo filosófico ayuda a evitar. El primero es el reduccionismo mecanicista: ver el micelio como un simple sistema de tuberías químicas sin arquitectura, historia evolutiva ni organización ecológica. El segundo es el misticismo naturalista: ver el micelio como conciencia subterránea, alma del bosque o sujeto espiritual con intenciones propias. La posición que este ensayo defiende es más precisa: el micelio es una infraestructura viviente de regulación material distribuida. Regula, intercambia, transporta, degrada, absorbe, crece, se fusiona, se bifurca y responde a gradientes. No piensa, no decide como mente, no ama. Su organización es material, química y evolutiva. Su novedad filosófica consiste en mostrar que la regulación de lo vivo no requiere necesariamente un centro rector. Eso ya es suficientemente notable sin añadir conciencia.

6. La química de la regulación: pH, agua, iones, energía, membranas y metabolismo

Antes de hablar de redes miceliales, ecosistemas o simbiosis, hay que mostrar la química que hace posible la vida en su escala más elemental. No como catálogo, sino como base material de lo que se va a analizar.

El pH es quizás la variable regulada más ubicua en biología. La concentración de iones hidrógeno —expresada logarítmicamente como pH— determina el estado de ionización de aminoácidos, la actividad de enzimas, la estabilidad de membranas y la eficiencia de transportadores. Las enzimas fúngicas tienen rangos óptimos de pH que frecuentemente difieren del pH ambiental del suelo, que puede variar entre 4 y 8. Los hongos filamentosos regulan su pH intracelular de forma activa, manteniendo el citosol alrededor de 7.0-7.5 incluso cuando el ambiente externo es marcadamente ácido o alcalino. Este mantenimiento requiere bombas de protones en la membrana plasmática, vacuolas con pH interno ácido y un sistema de amortiguación intracelular.

La osmorregulación es igualmente fundamental. Las células fúngicas mantienen una presión de turgencia positiva que es mecánicamente necesaria para el crecimiento apical de las hifas: la expansión de la pared celular en la punta depende de esa presión. Cuando el ambiente se vuelve hiperosmótico, el agua sale de la célula por ósmosis y la turgencia cae. Los hongos responden acumulando solutos compatibles —glicerol, arabitol, trehalosa— en el citoplasma para

restablecer el equilibrio osmótico sin interferir con el metabolismo. Esta respuesta está mediada por la vía HOG (High Osmolarity Glycerol), conservada en todos los hongos estudiados.

Los potenciales electroquímicos de membrana son la base de múltiples formas de transporte y señalización. La membrana plasmática de los hongos mantiene un potencial negativo interior —del orden de -150 a -200 mV— sostenido principalmente por bombas de protones ATPasa. Este potencial no solo permite el transporte de nutrientes mediante cotransporte con protones (azúcares, aminoácidos, fosfato, iones metálicos), sino que también sirve como señal para la morfogénesis y la respuesta al estrés.

El calcio actúa como segundo mensajero en las células fúngicas, regulando el crecimiento hifal, la anastomosis, la respuesta al estrés y la esporulación. Los gradientes de calcio en la punta de la hifa —donde la concentración de Ca^{2+} libre es mayor— son necesarios para el crecimiento polar. Los hongos disponen de bombas de calcio, canales voltage-dependientes y proteínas tamponadoras como la calmodulina para regular con precisión la concentración intracelular de este ion.

Las especies reactivas de oxígeno (ROS) —superóxido, peróxido de hidrógeno, radical hidroxilo— se generan inevitablemente como subproductos del metabolismo aeróbico. A bajas concentraciones, actúan como señales en vías de transducción. A concentraciones elevadas, dañan proteínas, lípidos y DNA. La homeostasis redox —el equilibrio entre producción y eliminación de ROS— es una condición de la viabilidad celular. Los hongos la mantienen mediante superóxido dismutasas, catalasas, peroxidasas, glutatión y tiorredoxinas.

Las membranas son la materialización de la célula como entidad separada del entorno. La membrana plasmática fúngica —compuesta principalmente por ergosterol y fosfolípidos— no es una barrera pasiva sino una plataforma dinámica que controla el tráfico de moléculas, hospeda transportadores y canales, y responde a cambios de temperatura ajustando su fluidez. El ergosterol es el objetivo de los antifúngicos azólicos, que inhiben su síntesis; esto ilustra que la regulación de la composición de membrana es una forma de homeostasis con consecuencias farmacológicas.

La mayoría de los hongos filamentosos obtienen energía mediante respiración mitocondrial y pueden metabolizar una gama extraordinariamente amplia de polímeros: celulosa, lignina,

quitina, pectinas, almidón y lípidos. Esta versatilidad metabólica es la base de su papel en el ciclo global del carbono.

7. Micología básica: hifa, micelio, enzimas, pared celular, crecimiento y absorción

Un hongo no es una planta ni un animal. El reino Fungi comparte con los animales la condición de heterótrofo pero difiere radicalmente en la estrategia de obtención de nutrientes: los hongos digieren externamente. Secretan enzimas hidrolíticas al ambiente —celulasas, ligninasas, proteasas, lipasas, fosfatasas— que degradan polímeros complejos en monómeros absorbibles, y luego absorben esos monómeros a través de la membrana plasmática.

Esta estrategia tiene consecuencias morfológicas directas. La unidad estructural del hongo filamentoso es la hifa: un filamento tubular de 2 a 10 micrómetros de diámetro, delimitado por una pared celular rígida compuesta principalmente de quitina —un polisacárido de N-acetilglucosamina— y glucanos. La hifa crece exclusivamente por su punta (crecimiento apical), donde la pared celular es más blanda y delgada, y donde se concentra la maquinaria de secreción de vesículas y enzimas de pared. El crecimiento apical es posible porque la turgencia interna empuja la punta hacia adelante mientras se deposita nuevo material de pared.

Las hifas se ramifican subterminalmente, generando redes tridimensionales de exploración del sustrato. Esta exploración es no-aleatoria: los hongos responden a gradientes químicos (nutrientes, pH, señales de otros organismos), a señales físicas (dureza, humedad del sustrato), y a la presencia de hifas propias o ajenas. Dos hifas del mismo individuo genético pueden fusionarse mediante anastomosis hifal: el proceso comienza con señalización química entre las puntas de hifas que se aproximan, sigue con la degradación localizada de las paredes en el punto de contacto, y termina con la fusión de los citoplasmas y el establecimiento de conexiones que permiten el flujo de organelos, núcleos y metabolitos.

La anastomosis es importante para el argumento central porque es la base material de la integración del micelio como red: transforma un conjunto de hifas paralelas en una red conectada con múltiples rutas alternativas. Los septos —tabiques transversales que dividen las hifas en compartimentos en los hongos septados— están generalmente perforados por poros que permiten el flujo citoplasmático entre compartimentos mientras compartimentalizan la respuesta a daño.

El micelio puede ser extraordinariamente extenso. El individuo documentado de *Armillaria solidipes* en el bosque Malheur de Oregón ocupa aproximadamente 8,9 km² con una antigüedad estimada de varios miles de años. Esto ilustra la escala a la que puede operar la organización hifal, aunque no convierte al micelio en "el ser vivo más grande del mundo" en sentido estrictamente funcional: es una red ramificada con partes que pueden morir y regenerarse.

El cuerpo fructífero —seta, champiñón, yesca, trufa— es la estructura reproductiva del hongo, no el hongo entero. Cuando se come una seta, se come el aparato reproductor de un organismo cuyo cuerpo vegetativo masivo permanece en el suelo. Equiparar la seta con el hongo entero es conceptualmente tan impreciso como equiparar el sistema radicular de un árbol con sus flores.

La nutrición fúngica es diversa: saprótrofos descomponen materia orgánica muerta y son los principales recicladores de carbono y nutrientes; parásitos obtienen nutrientes de organismos vivos; simbioses establecen asociaciones duraderas con otros organismos. Esta diversidad implica que la regulación del intercambio de nutrientes entre el hongo y su entorno varía según el modo de vida y el socio biológico.

8. Homeostasis fúngica: estrés, nutrientes, señalización y adaptación

La homeostasis fúngica empieza en la célula individual —la hifa— antes de poder hablar de redes o ecosistemas. Este anclaje celular es necesario: sin él, cualquier afirmación sobre regulación distribuida flota sin base material.

El mantenimiento del pH intracelular en torno a 7.0-7.5 en el citosol de las hifas, incluso cuando el pH del suelo puede descender a 4.0 en suelos forestales ácidos, depende de varios mecanismos. La H⁺-ATPasa de la membrana plasmática expulsa activamente protones al exterior, generando tanto el gradiente electroquímico necesario para el transporte de nutrientes como la alcalinización relativa del citosol. Las vacuolas —organelos de almacenamiento con pH interno ácido (4.5-5.5)— secuestran protones y metabolitos ácidos, actuando como tampones intracelulares.

La respuesta al estrés osmótico ilustra la homeostasis adaptativa en los hongos. Cuando un hongo colonizador del suelo encuentra una zona con alta concentración de sales o de azúcares, la

respuesta HOG (High Osmolarity Glycerol), conservada en todos los hongos estudiados, activa en minutos la síntesis de glicerol y otros solutos compatibles que contrarrestan el estrés osmótico. Esta respuesta no es automática ni fija: su magnitud se ajusta según la intensidad del estrés, y la célula puede "desactivarla" cuando el estrés cede.

La homeostasis redox en hongos filamentosos ha sido intensamente estudiada, en parte por su relevancia en hongos patógenos como *Aspergillus fumigatus* y *Candida albicans*, donde la capacidad de resistir el ataque oxidativo de los macrófagos del huésped es un determinante de virulencia. El sistema antioxidante fúngico incluye superóxido dismutasas, catalasas, glutatión peroxidasas, tiorredoxinas y el sistema de tiorredoxina reductasa. La regulación de estos sistemas está mediada por factores de transcripción como Yap1 y sus ortólogos en hongos filamentosos, que se activan en respuesta al aumento de H_2O_2 y se desactivan cuando el estrés oxidativo disminuye. Es retroalimentación negativa a nivel transcripcional.

La regulación de metales en los hongos merece atención. El hierro, el cobre, el zinc y el manganeso son cofactores esenciales de enzimas, pero son tóxicos en exceso. Los hongos mantienen homeostasis de metales mediante transportadores de alta y baja afinidad, proteínas de almacenamiento intracelular, exportadores activos y regulación transcripcional. Muchos hongos filamentosos secretan sideróforos —quelantes extracelulares de alta afinidad— que capturan hierro del ambiente. Esta captación extracelular de metales ilustra algo importante: la homeostasis fúngica no es solo interna; actúa sobre el entorno.

Las vías de señalización TORC1 (Target of Rapamycin Complex 1), conservada en todos los eucariotas, integra señales de aminoácidos, carbono, nitrógeno y energía para coordinar el crecimiento, la síntesis de proteínas y la autofagia. Cuando los nutrientes escasean, TORC1 se inhibe: el crecimiento se ralentiza, la autofagia se activa para reciclar componentes celulares, y el hongo puede entrar en estados de quiescencia o diferenciación hacia estructuras resistentes. Esta respuesta coordinada —que implica crecimiento, metabolismo y morfología— es homeostasis en sentido amplio.

La suma de estos mecanismos en una sola hifa ya es notable. Ninguno requiere un centro rector externo a la célula: son propiedades emergentes de la arquitectura química y física de la membrana, el citoplasma y el núcleo. Cuando escalamos de la hifa al micelio, estas propiedades locales se integran en una red con propiedades emergentes adicionales.

9. Micelio como red de regulación distribuida

El salto de la célula individual al micelio como red es el punto donde la homeostasis se vuelve filosóficamente interesante. No porque ocurra algo misterioso, sino porque la arquitectura de red produce propiedades que no estaban en ninguna hifa individual.

El micelio transporta nutrientes mediante flujos citoplasmáticos (streaming) que pueden ir en ambas direcciones a lo largo de una misma hifa, aunque con mayor flujo neto en la dirección del frente de crecimiento. Este transporte se produce por diferencias de presión de turgencia entre regiones del micelio: áreas de mayor absorción tienen mayor concentración de solutos, que atraen agua por ósmosis y crean presión que empuja el citoplasma hacia zonas de menor presión, generalmente el frente de crecimiento o las zonas de alta demanda metabólica. Estudios con trazadores radiactivos y fluorescentes han documentado velocidades de transporte de 1 a 5 mm por hora en hifas individuales y movimientos de recursos a través de redes de varios centímetros en horas.

La redistribución de recursos dentro del micelio es una forma de regulación distribuida. Si se elimina la fuente de carbono de una zona del micelio y se la mantiene en otra, la red redistribuye recursos desde la zona productiva hacia la deficiente. Esta redistribución puede explicarse por las diferencias de gradiente de presión que se establecen cuando una región tiene exceso y otra tiene déficit. La arquitectura de la red —con múltiples rutas alternativas entre cualquier par de puntos— hace que la redistribución sea robusta: si una ruta hifal se daña, el flujo encuentra caminos alternativos.

Las señales eléctricas en el micelio han sido objeto de investigación creciente. Buffi, Lew y colaboradores (2024) han revisado la evidencia de señalización eléctrica en hongos, distinguiendo entre potenciales de acción locales en la punta de la hifa —relacionados con el crecimiento apical y los flujos de calcio, bien documentados— y cambios de potencial más lentos y de mayor escala que podrían propagarse a través de la red. Estos últimos son más especulativos y su función de coordinación a escala de la red no ha sido demostrada con la robustez que a veces se afirma en la literatura de divulgación.

La modularidad del micelio es una propiedad importante. Las redes hifales no son homogéneas: presentan regiones más densas —cordones miceliales, rizomorfos— que funcionan

como autopistas de transporte, y regiones más dispersas que realizan la exploración del sustrato. Esta heterogeneidad emerge de la respuesta local de las hifas a gradientes de recursos, señales físicas y la presencia de otras hifas. Los cordones miceliales, que pueden alcanzar varios milímetros de diámetro y varios metros de longitud, tienen propiedades físicas diferentes a las hifas individuales: mayor capacidad de transporte por unidad de longitud y mayor eficiencia en el transporte a larga distancia.

La plasticidad del micelio frente a perturbaciones es la propiedad que más directamente evoca la homeostasis. Si se interrumpe una ruta de transporte, el micelio responde de varias maneras: cierre de septos para aislar el daño, redirección de flujos por rutas alternativas, refuerzo de cordones en rutas no dañadas, y crecimiento de nuevas hifas hacia zonas no perturbadas. Esta plasticidad morfológica no requiere coordinación centralizada: es el resultado de respuestas locales que producen un comportamiento de nivel superior.

Algunos experimentos sugieren que los hongos que han sido expuestos a concentraciones subletales de un estrés responden de forma más eficiente a estresores posteriores del mismo tipo. Este fenómeno, análogo a la homeostasis adaptativa de Davies, sería regulación distribuida con memoria fisiológica. Los mecanismos propuestos incluyen cambios epigenéticos persistentes, acumulación de metabolitos protectores y ajustes en la composición de la pared celular. La evidencia disponible es prometedora pero aún parcial, y conviene no extrapolarlo hasta que esté mejor caracterizado.

El micelio no centraliza; coordina por distribución. No decide como sujeto; regula por arquitectura. Esta formulación describe propiedades verificables de la red hifal que emergen de la física y química de sus componentes más la topología de las conexiones entre ellos.

Tabla 1. Niveles de homeostasis y regulación en hongos

Nivel	Mecanismo	Setpoint	Evidencia
	central		disponible

Homeostasis celular (hifa)	Bombas de protones, vía HOG, Yap1, TORC1	Fijo para cada variable (pH ~7.1, $\text{Ca}^{2+} < 0.2 \mu\text{M}$ libre)	Documentada molecularmente
Regulación micelial	Flujos citoplasmáticos, gradientes de turgencia, plasticidad morfológica	Distribuido; sin centro rector	Demostrada con trazadores y modelos
Regulación simbiótica (micorriza)	Señalización hormonal, transportadores de interfaz, sanción nutricional	Dinámico; negociado entre socios	Demostrada experimentalmente
Resiliencia ecológica (ecosistema)	Diversidad funcional, redundancia de nichos, ciclo de nutrientes	Analógico (no homeostasis estricta)	Evidencia a nivel de comunidad
Mito naturalista	No especificado (agencia, intención)	No existe	Sin respaldo empírico

10. Micorrizas, plantas y simbiosis: intercambio material, no fábula moral

Las micorrizas —del griego mykes (hongo) y rhiza (raíz)— son asociaciones simbióticas entre hongos y raíces de plantas que se han mantenido durante más de 450 millones de años, desde los primeros organismos terrestres del Ordovícico. Hoy más del 80% de las especies de plantas

vasculares forman algún tipo de micorriza, lo que convierte a estas asociaciones en la norma —no la excepción— de la nutrición vegetal en condiciones naturales.

Hay varios tipos. Las micorrizas arbusculares (MA), formadas por hongos del phylum Glomeromycota, son las más antiguas y extendidas: el hongo penetra las células radicales corticales de la planta y forma estructuras ramificadas llamadas arbuscúlos que son los sitios de intercambio de nutrientes. Las ectomicorrizas (ECM), formadas principalmente por Basidiomycota y Ascomycota, envuelven las raíces con un manto hifal y forman una red de Hartig entre las células epidérmicas sin penetrarlas. Las ectomicorrizas dominan en bosques templados y boreales, especialmente en pinos, abedules, robles, hayas y eucaliptos.

El intercambio que caracteriza la micorriza es material y tiene costos para ambas partes. La planta suministra al hongo carbono fijado fotosintéticamente —principalmente sacarosa, que el hongo convierte en trehalosa y glucógeno—. El costo para la planta es significativo: la simbiosis micorrízica puede consumir entre el 5 y el 30% de la producción fotosintética neta, según la especie y el estado nutricional del sistema. El hongo, a cambio, suministra a la planta fósforo, nitrógeno, agua y micronutrientes, mediante su red hifal que explora volúmenes de suelo inaccesibles para las raíces.

El intercambio de fósforo merece atención especial porque ilustra la asimetría y la mediación química del proceso. El ión fosfato en el suelo se mueve solo unos milímetros antes de ser capturado por minerales o raíces. La zona alrededor de la raíz queda rápidamente agotada de fosfato disponible. Las hifas micorrízicas, con su diámetro mucho menor, pueden penetrar en poros del suelo inaccesibles y moverse más allá de la zona de agotamiento radical. Además, muchos hongos micorrízicos secretan fosfatasas que liberan fósforo de compuestos orgánicos. El fosfato absorbido en las hifas se transporta hacia el arbuscúlo, donde se cede a las células de la planta; la planta regula la captación mediante transportadores de fosfato en la membrana periarbuscular.

Presentar todo esto como armonía entre socios equivalentes sería inexacto. La simbiosis micorrízica exhibe tensiones, asimetrías y mecanismos de control. Las plantas no son socias pasivas: regulan activamente el acceso del hongo al interior de las células radicales mediante señalización hormonal (estrigolactonas, jasmonatos) y pueden sancionar hongos que no suministran suficientes nutrientes reduciendo el suministro de carbono. Los hongos, por su parte, pueden comportarse de manera más o menos mutualista según la disponibilidad de nutrientes:

cuando el fósforo del suelo es abundante, la simbiosis puede volverse menos beneficiosa para la planta y más costosa en términos de carbono. Estas dinámicas documentadas experimentalmente indican que la micorriza es un intercambio regulado, no una alianza ideológica.

La existencia de redes micorrízicas comunes —en que un solo hongo coloniza simultáneamente raíces de múltiples plantas— crea el substrato material para la posible transferencia de nutrientes y señales entre plantas conectadas. Esta posibilidad es el núcleo del debate sobre el "Wood Wide Web", analizado en la sección siguiente.

11. Lynn Margulis y la simbiosis como reorganización evolutiva

Lynn Margulis (1938-2011) no fue solo la autora de la teoría endosimbiótica. Fue la científica que transformó la pregunta por la célula eucariota de una pregunta sobre componentes en una pregunta sobre historia.

La teoría endosimbiótica, desarrollada desde su artículo de 1967 en el *Journal of Theoretical Biology* y sistematizada en *Symbiosis in Cell Evolution* (1981), propone que las mitocondrias y los cloroplastos son descendientes de bacterias que fueron incorporadas en células huésped y que con el tiempo perdieron su autonomía. La evidencia acumulada ha convertido esta propuesta —inicialmente rechazada con dureza por el establishment biológico— en una de las teorías mejor soportadas en biología evolutiva. Las pruebas incluyen: la similitud de las mitocondrias con alfa-proteobacterias en secuencias de RNA ribosomal; la existencia de un genoma mitocondrial propio; la reproducción de las mitocondrias por fisión binaria independiente del ciclo celular; la presencia de membranas internas análogas a las de bacterias gram-negativas; y la demostración, mediante análisis filogenéticos, de que genes nucleares de función mitocondrial provienen de transferencia génica desde el endosimbionte al núcleo.

Lo que importa filosóficamente no es solo la teoría como resultado, sino lo que implica para el concepto de organismo. Si la célula eucariota es el producto histórico de incorporaciones simbióticas, entonces el "individuo" eucariota es ya una asociación. No hay organismo eucariota que sea un individuo simple en sentido estricto: todos los eucariotas son, en cierto nivel, colectivos metabólicos consolidados por la evolución.

Esta consecuencia se conecta directamente con el problema del micelio. Si la homeostasis del organismo eucariota depende de los procesos energéticos de sus mitocondrias —que son, a efectos evolutivos, simbiontes incorporados—, entonces la "regulación interna" del organismo ya incluye, en su arquitectura, una dimensión simbiótica. La homeostasis no es solo asunto del organismo; incluye la historia de sus asociaciones.

Margulis extendió la idea de simbiosis más allá de la célula, proponiendo que la simbiosis es un motor central de la evolución. Esta propuesta más amplia es más discutida: la magnitud de la contribución simbiótica a la evolución, más allá de los casos paradigmáticos de mitocondrias y cloroplastos, es un campo activo de investigación y debate. Sin embargo, la idea central —que la vida no solo evoluciona por variación y selección en linajes individuales, sino también por asociación, integración y reorganización entre linajes distintos— ha penetrado la biología evolutiva de manera irreversible.

Para el argumento de este ensayo, Margulis importa en tres puntos. La célula fúngica es ya una asociación histórica (hongo y bacteria mitocondrial), no un individuo simple. El micelio que construye esa célula en red es una asociación de segundo orden: hifas que se fusionan, comparten citoplasma y redistribuyen recursos, en muchos casos a través de conexiones con raíces de plantas mediadas por más asociaciones simbióticas. Y la homeostasis que se estudia en este ensayo es siempre la homeostasis de un sistema que ya incluye historia simbiótica en su arquitectura.

12. La controversia del "Wood Wide Web": ciencia, mito y sobreinterpretación

En 1997, la ecóloga Suzanne Simard publicó en *Nature* un estudio que demostraba la transferencia de carbono entre árboles de diferentes especies a través de redes micorrízicas. El hallazgo científico —real, verificado, relevante— fue amplificado, reinterpretado y romantizado hasta producir una narrativa que ha alcanzado proporciones de mito cultural. El "Wood Wide Web" se convirtió en la metáfora dominante para describir la red micorrízica, con todo lo que esa metáfora arrastra de intencionalidad, comunicación y cooperación social.

El problema no está en la metáfora como herramienta pedagógica. Está en la confusión entre la metáfora y el fenómeno descrito.

Karst, Jones y Hoeksema (2023) publicaron en *Nature Ecology & Evolution* un análisis de la bibliografía sobre redes micorrízicas comunes en bosques que documentó un sesgo de citación positivo sistemático: los estudios que reportan transferencia de nutrientes o señales entre plantas a través de redes micorrízicas son citados con mucha mayor frecuencia que los estudios que no encuentran esos efectos o que los cuestionan metodológicamente. El resultado es una literatura sesgada que sobreestima la prevalencia y magnitud de los fenómenos estudiados. Los autores no niegan que las redes micorrízicas existan ni que la transferencia de nutrientes ocurra; señalan que las inferencias sobre comunicación intencional, cuidado parental de árboles adultos a plántulas y coordinación forestal a escala de ecosistema no tienen el respaldo empírico que la divulgación les atribuye.

Rillig, Lehmann, Lanfranco, Caruso y Johnson (2023) publicaron en *Functional Ecology* una propuesta de clarificación terminológica que distingue tres conceptos que la literatura frecuentemente confunde. Una red micorrízica común (CMN) es cualquier conexión en que un hongo coloniza simultáneamente raíces de múltiples plantas. Una red con continuidad hifal (HCMN) requiere continuidad física de hifas entre las plantas. Una red de transporte micorrízico requiere demostración de transporte activo de materiales entre plantas a través de esa red. La existencia de CMN es indiscutible; la demostración de transporte en condiciones naturales a escala ecológica es más variable y dependiente del contexto.

Lo que sí está demostrado es suficientemente notable sin exageración. Un hongo micorrízico puede conectar físicamente sistemas radiculares de decenas o centenares de árboles. A través de esas conexiones se han medido flujos de carbono marcado con ^{13}C o ^{14}C , fósforo marcado con ^{32}P y, en algunos casos, señales moleculares relacionadas con respuesta al estrés. La escala temporal de algunos de estos transportes es de horas a días.

El debate sobre el "Wood Wide Web" es un caso de estudio en la tensión entre ciencia y divulgación. Para la tesis de este ensayo, la lección es doble: la red fúngica es real y materialmente relevante; la narrativa que la convierte en red de solidaridad forestal es una hipóstasis que colapsa la distinción entre regulación material y agencia social. El micelio no decide a quién ayudar. Sus flujos siguen gradientes físico-químicos. Eso no lo hace menos interesante: lo hace filosóficamente más preciso.

Tabla 2. Qué se puede afirmar sobre redes micorrízicas: verificado, plausible y no demostrado

Afirmación	Estatus	Evidencia
Un hongo puede colonizar raíces de múltiples plantas (CMN)	Verificado	Estudios moleculares e isotópicos
Existe transporte de carbono y fósforo entre plantas conectadas en condiciones experimentales	Verificado en experimentos controlados	Trazadores ^{13}C , ^{32}P , ^{15}N
El transporte entre plantas ocurre rutinariamente en bosques naturales a escala ecológica	Plausible, contexto-dependiente	Evidencia limitada y variable
Las señales de estrés se transmiten entre plantas a través del micelio	Plausible, no generalizable	Pocos estudios, metodología discutida
Los árboles "eligen" a qué vecinos enviar recursos	No demostrado	Sin respaldo experimental
El bosque es una supermente distribuida o ejerce solidaridad moral	Mito naturalista	Sin ningún respaldo científico

13. Escala planetaria: suelo, agricultura, carbono, biodiversidad y redes fúngicas

La escala del micelio no se mide solo en metros o kilómetros. Se mide en funciones ecológicas globales cuya magnitud apenas empieza a cuantificarse con precisión.

Un estudio publicado en Science por Stewart et al. (2025) —el más ambicioso hasta la fecha en cartografía global de hongos micorrízicos arbusculares— estimó la densidad y biomasa de redes fúngicas micorrízicas a escala global. Los resultados apuntan a una biomasa fúngica en el suelo de órdenes de magnitud que rivalizan con la biomasa vegetal de superficie en muchos ecosistemas. La densidad de red varía enormemente entre biomas: los suelos forestales tropicales y templados tienen densidades mucho mayores que los suelos agrícolas, una diferencia con implicaciones directas para la funcionalidad ecosistémica.

El papel del micelio en el ciclo global del carbono es uno de los más relevantes y menos apreciados. Los hongos son los principales descomponedores de lignina —el polímero más resistente de la madera— en los ecosistemas forestales. Sin esta descomposición, el carbono quedaría inmovilizado en madera resistente, alterando radicalmente el ciclo global. Al mismo tiempo, los hongos micorrízicos contribuyen a la secuestación de carbono en el suelo mediante la formación de agregados organo-minerales estables: las proteínas relacionadas con la glomalina (GRSP) producidas por hongos actúan como agentes cementantes que protegen la materia orgánica del suelo de la descomposición bacteriana, prolongando el tiempo de residencia del carbono. Las estimaciones sugieren que las GRSP pueden representar entre el 2 y el 5% del carbono total del suelo en muchos ecosistemas.

La amenaza más seria para estos sistemas es la agricultura intensiva. La labranza mecánica rompe físicamente las redes hifales que tardan semanas o meses en recuperarse. Los fertilizantes nitrogenados y fosfatados reducen la dependencia nutricional de las plantas respecto a sus hongos simbios, lo que puede disminuir la densidad y diversidad de la comunidad micorrízica. Los fungicidas afectan también a los hongos beneficiosos. El resultado es una reducción del 40-70% en la biodiversidad fúngica del suelo en suelos agrícolas intensivos comparados con suelos forestales o praderas naturales.

Las regiones submuestreadas —especialmente trópicos húmedos, sabanas africanas y Asia central— representan un límite real del conocimiento actual. Los modelos globales de biomasa y

diversidad fúngica tienen incertidumbres considerables en estas regiones, lo que impide hacer afirmaciones precisas sobre la distribución global de la funcionalidad fúngica.

Presentar el micelio como "la solución al cambio climático" sería tan inexacto como ignorar su papel ecológico. Los hongos son una infraestructura biológica fundamental para el ciclo de la materia y la energía en los ecosistemas terrestres. Su conservación mediante agricultura regenerativa, reducción de fungicidas y preservación de bosques tiene importancia práctica documentada. Pero esa importancia no requiere convertir al micelio en héroe narrativo de la crisis climática.

14. Hacia una definición de materialismo biológico

El análisis precedente permite ahora formular una propuesta conceptual propia. No una doctrina cerrada ni un sustituto de la biología: una definición filosófica derivada del análisis.

Materialismo biológico es el enfoque filosófico que entiende los vivientes como organizaciones materiales históricas, compuestas por estructuras físico-químicas, operaciones metabólicas, intercambios ecológicos, mediaciones técnicas y relaciones evolutivas, sin reducirlos a máquinas aisladas, conciencias ocultas, totalidades espirituales ni metáforas sociales. Su objeto no es "la vida" como esencia abstracta, sino los procesos concretos mediante los cuales ciertos cuerpos se mantienen, se transforman, se reproducen, se asocian y regulan sus condiciones de viabilidad.

14.1 Tesis físico-química

Todo viviente depende de condiciones materiales concretas: agua, membranas, gradientes electroquímicos, energía libre, pH, iones, enzimas, carbono, nitrógeno, fósforo, oxígeno, estrés oxidativo y temperatura. No hay vida —ningún proceso biológico— separada de su arquitectura química. El micelio no es la excepción: la hifa existe porque mantiene un gradiente de protón-motriz a través de su membrana, una presión de turgencia positiva en su citoplasma, y una maquinaria enzimática activa en su pared. Cuando estas condiciones fallan, la hifa muere. La vida no es una cualidad que se añade a la materia: es una forma de organización de la materia.

14.2 Tesis operatoria

Lo vivo no debe describirse solo por sus componentes, sino por sus operaciones: metabolizar, absorber, transportar, degradar, sintetizar, crecer, reparar, señalizar, reproducir, asociarse y modular variables internas o externas. La operación es el puente entre estructura y función. Una membrana plasmática es un conjunto de moléculas anfipáticas; una membrana fisiológicamente activa es esa membrana más las operaciones de transporte, señalización y compartimentalización que realiza. Esta distinción —entre la estructura y la operación que la estructura habilita— es la base de la biología funcional.

14.3 Tesis ecológica

Ningún organismo existe como unidad cerrada absoluta. Todo viviente se sostiene en intercambios con medios, superficies, flujos, microbiomas, suelos, huéspedes, presas, simbioses o competidores. El micelio muestra esta tesis con especial claridad porque su cuerpo ya es, en gran medida, relación material extendida: la red hifal interpenetra el suelo, las raíces, la hojarasca y otros organismos. La "superficie" del hongo no es una frontera nítida sino una zona de intercambio difuso.

14.4 Tesis histórico-evolutiva

Las formas vivas no son esencias eternas: son resultados de historias evolutivas, presiones ambientales, contingencias, simbiosis, extinciones, incorporaciones y reorganizaciones. Los hongos filamentosos tienen más de 700 millones de años de historia evolutiva. Las micorrizas llevan más de 450 millones de años coevolucionando con plantas. La célula fúngica lleva consigo la historia de la endosimbiosis mitocondrial. Ninguna de estas formas puede entenderse fuera de su historia. Lynn Margulis es aquí la figura clave: mostró que la historia evolutiva incluye incorporaciones, asociaciones y reorganizaciones que no caben en el modelo del árbol de linajes individuales.

14.5 Tesis crítica

El materialismo biológico debe combatir dos reducciones simétricas. Reducir la vida a pura máquina empobrece el análisis y elimina los niveles de organización que hacen biológicamente significativo al fenómeno. Elevar la vida a sujeto espiritual disuelve la distinción entre operación material y agencia moral, y produce pseudociencia que ocupa el lugar de la explicación.

La fórmula que cierra esta sección es también la tesis central del ensayo reformulada: el materialismo biológico no pregunta qué "quiere" la vida, sino cómo ciertos cuerpos logran sostener condiciones de viabilidad en medio de perturbaciones. En este marco, la homeostasis deja de ser un simple equilibrio interno y se convierte en una operación material de persistencia; el micelio deja de ser metáfora espiritual y aparece como una arquitectura viva de intercambio, regulación y transformación del medio.

15. Objeciones, contraargumentos y matices

Objeción 1: La homeostasis solo aplica al organismo individual

La homeostasis, en su sentido técnico preciso, solo aplica a organismos con variables reguladas, sensores, efectores y mecanismos de retroalimentación identificables. Aplicar el término al micelio como red o a ecosistemas es un uso metafórico que puede generar confusión conceptual.

La objeción tiene parte de razón, y la tesis de este ensayo la toma en serio. Por eso el argumento distingue tres niveles. En la hifa individual, la homeostasis es estricta: hay variables reguladas identificables, sensores moleculares, efectores y retroalimentación negativa documentada. A este nivel, el término no es metafórico. En el micelio como red, la regulación es distribuida y no centralizada: no hay un setpoint único ni un sensor global, pero hay redistribución de recursos, respuesta plástica a daño, mantenimiento de flujos bajo perturbación. Aquí el término "homeostasis" requiere calificación: regulación distribuida o estabilidad dinámica de red son descripciones más precisas. En el ecosistema, la "homeostasis" es en gran medida analógica: la resiliencia ecológica tiene propiedades regulatorias pero no puede identificarse con mecanismos homeostáticos específicos. El ensayo no colapsa estos tres niveles.

Objeción 2: Las redes micorrízicas están sobreinterpretadas

La evidencia de comunicación, cuidado y coordinación entre árboles a través del micelio es débil, y la bibliografía sobre redes micorrízicas exhibe sesgos sistemáticos de citación.

Esta objeción es correcta y el análisis de la sección 12 la incorpora explícitamente. El argumento de este ensayo no depende de que los árboles "hablen" ni de que el bosque sea una

supermente. Depende de operaciones materiales verificadas: transporte de nutrientes a través de hifas conectadas, intercambio de carbono y fósforo en la interfaz arbuscular, señales moleculares que modulan la respuesta al estrés. Estas operaciones han sido documentadas en condiciones experimentales controladas. Su extrapolación a la "comunicación intencional" o la "solidaridad forestal" es un salto que la evidencia actual no autoriza. Aceptar la objeción no elimina el argumento; lo refina.

Objeción 3: Todo se reduce a química

Todo lo que se ha descrito —pH, iones, membranas, gradientes, flujos— es química. La homeostasis fúngica es solo química. El lenguaje de redes, regulación y distribución no añade nada que la bioquímica no pueda decir mejor.

La química es condición material necesaria pero no suficiente para la descripción biológica. La bioquímica de una hifa individual no predice las propiedades de un micelio de metro cuadrado: la capacidad de redistribuir recursos entre zonas con distinta disponibilidad, la plasticidad morfológica frente al daño, la formación de cordones de transporte de larga distancia. Estas propiedades emergen de la topología de la red y de la dinámica de flujos que esa topología habilita. La arquitectura de red no es contenido adicional que se añade a la química: es la organización de la química que produce propiedades de nivel superior. Negar esto es exactamente el reduccionismo que la tesis crítica del materialismo biológico rechaza.

Objeción 4: El lenguaje de sistemas es tan vago como el misticismo

Hablar de "regulación distribuida", "sistema sin centro" o "emergencia" puede volverse tan vago como el misticismo que pretende evitar. Sin anclas experimentales precisas, esos términos son decoración conceptual.

La objeción es legítima y señala un riesgo real. La respuesta es que cada afirmación sobre regulación distribuida en este ensayo ha estado anclada en operaciones materiales específicas: flujos citoplasmáticos medidos con trazadores fluorescentes, gradientes de presión de turgencia calculados a partir de datos osmóticos, señales eléctricas registradas con electrofisiología, respuesta al estrés documentada por expresión génica. Si alguna afirmación del ensayo no tiene ese ancla material, debe retirarse o marcarse como hipótesis pendiente. El materialismo biológico

no es un sistema de lenguaje cómodo; es una exigencia de materialidad que aplica también a sí mismo.

16. Síntesis interpretativa

El análisis desarrollado en este ensayo permite proponer una tipología que distingue niveles de organización, mecanismos y límites conceptuales de la regulación en sistemas vivos.

El primer nivel es la homeostasis estricta. Corresponde a la célula fúngica individual donde variables específicas se mantienen dentro de rangos operativos mediante mecanismos de retroalimentación negativa identificables. Las vías de señalización involucradas —HOG para estrés osmótico, Yap1 para estrés oxidativo, Rim101 para pH alcalino, TORC1 para nutrientes— son conocidas con detalle molecular. La homeostasis en este nivel no es metáfora.

El segundo nivel es la regulación fisiológica fúngica, que corresponde al micelio como sistema integrado. Los mecanismos son los flujos citoplasmáticos que redistribuyen recursos según gradientes de presión, las señales eléctricas que se propagan entre hifas conectadas, el cierre de septos que aísla regiones dañadas, y la plasticidad morfológica que redirige el crecimiento. Este nivel no tiene un setpoint global ni un sistema efector centralizado; la regulación emerge de la arquitectura de la red y de las respuestas locales de cada sección hifal. El término más preciso es regulación distribuida.

El tercer nivel es la regulación simbiótica, que corresponde al intercambio planta-hongo en la micorriza. El flujo de carbono desde la planta y de nutrientes desde el hongo depende de señales hormonales de la planta, de transportadores de membrana en la interfaz arbuscular que se expresan de forma regulada, y de retroalimentaciones que ajustan el intercambio según el estado nutricional de ambas partes. La regulación aquí es inter-organísmica: involucra señalización entre genomas distintos y mecanismos de "sanción" que reducen el beneficio cuando el socio no cumple. Es regulación simbiótica de intercambio.

El cuarto nivel es la estabilidad ecológica, que corresponde al suelo, la red fúngica, el ciclo del carbono y la biodiversidad. Aquí el término homeostasis es claramente analógico: los ecosistemas exhiben propiedades de resiliencia pero no tienen mecanismos homeostáticos

identificables en el sentido cannoniano. La ecología sistémica usa el concepto de resiliencia para describir estas propiedades.

El quinto nivel es el mito naturalista, que no es un nivel de regulación sino de interpretación: cuando cualquiera de los niveles anteriores se convierte en sujeto moral o espiritual. El micelio no "cuida" el bosque, no "decide" cooperar, no "siente" el daño de sus vecinos. La red fúngica realiza operaciones de intercambio, transporte y regulación que tienen efectos ecológicos relevantes. Esos efectos no requieren agencia moral para ser explicados.

La tipología muestra que la pregunta "¿tiene el micelio homeostasis?" no tiene una respuesta simple: tiene cuatro respuestas, una por nivel, con precisiones distintas en cada caso. Esta estratificación no es evasión analítica; es el resultado de tomarse en serio las diferencias entre niveles de organización.

17. Conclusión

La homeostasis, vista desde la micología, no es lo que Cannon describió ni lo que la divulgación ha convertido en sinónimo de "equilibrio" o "armonía natural". Es un conjunto de operaciones materiales —distribución de recursos, corrección de desviaciones, mantenimiento de gradientes, plasticidad morfológica— que se producen en distintos niveles de organización con mecanismos distintos y con distintos grados de verificación experimental.

El micelio enseña algo específico: que la vida no siempre conserva su forma por centralización. A veces persiste por ramificación, intercambio, plasticidad y regulación distribuida. No hay un centro nervioso en el micelio porque no se necesita uno: la arquitectura de la red hifal, con sus gradientes de presión, sus flujos citoplasmáticos y sus respuestas locales al estrés, produce a nivel global lo que ningún centro podría producir mejor.

Esta constatación obliga a ampliar el concepto de homeostasis, no a disolverlo. La homeostasis celular sigue siendo homeostasis en el sentido más preciso. La regulación micelial es una forma de regulación distribuida que comparte la función formal de la homeostasis sin su arquitectura centralizada. La simbiosis micorrízica añade una dimensión inter-organísmica que ningún concepto basado en el organismo individual puede capturar completamente.

La ganancia cognitiva de este análisis no es una conclusión grandiosa sobre la naturaleza o el cosmos. Es más específica: el modelo del organismo cerrado con regulación centralizada — que ha dominado la fisiología desde Cannon— es un caso especial dentro de un espacio más amplio de formas de regulación viva. El micelio ocupa otro punto de ese espacio: organización sin centro, persistencia sin soberano, regulación sin individuo simple. Eso no lo hace superior ni inferior al modelo cannoniano. Lo hace conceptualmente necesario para entender la vida en toda su arquitectura.

El filósofo que mira el micelio desde el materialismo biológico no ve ni una máquina sin historia ni una conciencia sin cuerpo. Ve una infraestructura química de extraordinaria antigüedad, construida por hifas que crecen, se fusionan, transportan, se bifurcan y responden, sosteniendo condiciones de viabilidad mediante la distribución de lo que tienen y la absorción de lo que necesitan. Eso es suficientemente notable para merecer análisis riguroso. Y suficientemente material para no necesitar mitología.

18. Glosario

Allostasis: Forma de regulación fisiológica en que los valores de referencia cambian según el contexto, la demanda conductual o la historia del organismo. Distinguida de la homeostasis clásica por su carácter predictivo y adaptativo (Sterling & Eyer, 1988).

Anastomosis: Fusión de hifas del mismo individuo fúngico que establece conexiones físicas y flujos citoplasmáticos entre filamentos. Base material de la integración del micelio como red.

Antropomorfismo: Atribución de propiedades humanas (intenciones, sentimientos, decisiones morales) a organismos no humanos o sistemas no conscientes. Error interpretativo frecuente en la divulgación sobre redes fúngicas.

Campo categorial: En el materialismo filosófico de Bueno, el dominio delimitado de objetos, operaciones y relaciones que define la identidad de una ciencia. Cada ciencia cierra su propio campo.

Cierre categorial: Proceso por el cual una ciencia consolida su identidad al establecer conexiones internas entre sus términos, operaciones y objetos, constituyendo un campo relativamente autónomo (Bueno, 1992).

Cuerpo fructífero: Estructura reproductiva del hongo (seta, trufa, yesca) que produce y libera esporas. No equivale al hongo entero, cuyo cuerpo vegetativo es el micelio.

Ectomicorriza (ECM): Asociación simbiótica entre hongos (principalmente Basidiomycota y Ascomycota) y raíces de plantas en que el hongo forma un manto externo sin penetrar las células radicales. Dominante en bosques templados y boreales.

Endosimbiosis: Proceso evolutivo por el cual un organismo vive en el interior de otro y, con el tiempo, se integra como parte funcional de la célula huésped. Mecanismo demostrado para el origen de mitocondrias y cloroplastos (Margulis, 1981).

Estrés oxidativo: Estado en que la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) supera la capacidad antioxidante, produciendo daño en proteínas, lípidos y DNA.

Feedback negativo: Mecanismo de retroalimentación en que la desviación de una variable activa una respuesta que contrarresta esa desviación. Base del control homeostático clásico.

Feedback positivo: Mecanismo en que el cambio de una variable activa respuestas que amplifican ese cambio, alejando el sistema de su estado inicial.

Feedforward: Control anticipatorio en que el sistema ajusta sus parámetros antes de que ocurra la perturbación esperada. Relacionado con la allostasis.

Gradiente: Diferencia de concentración, presión, temperatura o potencial eléctrico entre dos puntos. Motor físico del transporte en las hifas.

Hifa: Filamento tubular microscópico (2-10 μm de diámetro) que es la unidad estructural básica del hongo filamentoso. Crece por su punta (crecimiento apical).

Hipóstasis: Error conceptual que consiste en tratar una abstracción o categoría como si fuera una entidad concreta con propiedades de sujeto. Ejemplo: hablar de "la Naturaleza" como si fuera un agente con voluntad propia.

Homeostasis: Capacidad de un sistema vivo de mantener variables fisiológicas dentro de rangos compatibles con la vida, frente a perturbaciones. Requiere gasto energético y retroalimentación negativa. Acuñado por Cannon (1932).

Homeostasis adaptativa: Capacidad de ampliar o contraer temporalmente los rangos de operación homeostática en respuesta a estresores subletales (Davies, 2016).

Humoralismo: Teoría médica antigua que explica la salud y la enfermedad como equilibrio o desequilibrio de cuatro humores. Antecedente histórico —no equivalente— de la homeostasis moderna.

Materialismo biológico: Enfoque filosófico que entiende los vivientes como organizaciones materiales históricas, operativas y relacionales, sin reducirlos a máquinas aisladas ni elevarlos a sujetos espirituales. Propuesta desarrollada en este ensayo.

Materialismo filosófico: Sistema filosófico desarrollado por Gustavo Bueno que postula la realidad de tres géneros de materialidad (M1: realidades físicas; M2: operaciones; M3: conceptos) y la autonomía relativa de los campos categoriales científicos.

Metabolismo: Conjunto de reacciones químicas que ocurren en un organismo para obtener energía, sintetizar componentes celulares y eliminar desechos.

Micología: Ciencia que estudia los hongos: taxonomía, morfología, fisiología, ecología, bioquímica y relaciones con otros organismos.

Micorriza: Asociación simbiótica entre un hongo y las raíces de una planta, en la que ambas partes intercambian nutrientes de forma regulada.

Micorriza arbuscular (MA): Tipo de micorriza formada por hongos del phylum Glomeromycota que penetran las células radicales y forman arbuscúlos como sitio de intercambio.

Micelio: Red tridimensional de hifas que constituye el cuerpo vegetativo del hongo filamentoso. Sitio de la absorción, el transporte, la regulación y la simbiosis.

Operación: En el materialismo filosófico de Bueno y en la biología funcional, la acción o proceso que un sistema realiza sobre materiales o señales. Distinguida de la estructura y de la función.

Osmorregulación: Mecanismos mediante los cuales una célula u organismo mantiene su balance hídrico y concentración interna de solutos frente a variaciones en la osmolaridad del medio externo.

pH intracelular: Concentración de iones H^+ en el citoplasma celular. Las células fúngicas lo mantienen alrededor de 7.0-7.5 mediante bombas de protones y vacuolas, incluso cuando el pH externo es muy ácido.

Red fúngica: Conjunto de hifas de uno o varios individuos fúngicos que forman conexiones físicas en el suelo o en un sustrato. No implica necesariamente comunicación ni transporte entre individuos distintos.

Red micorrízica común (CMN): Conexión en que un hongo micorrízico coloniza simultáneamente raíces de múltiples plantas. No implica por sí sola transferencia de nutrientes ni señales entre esas plantas.

Regulación distribuida: Forma de control en que la estabilidad de un sistema emerge de las respuestas locales de sus componentes y de la topología de las conexiones entre ellos, sin un centro rector. Concepto clave para describir la homeostasis micelial.

Resiliencia: Capacidad de un sistema de retornar a un estado funcional tras una perturbación. Término más apropiado que "homeostasis" para describir propiedades regulatorias a escala de ecosistema.

ROS (especies reactivas de oxígeno): Moléculas muy reactivas derivadas del oxígeno (superóxido, peróxido de hidrógeno, radical hidroxilo) generadas en el metabolismo aeróbico. En exceso, causan estrés oxidativo.

Septo: Tabique transversal que divide las hifas en compartimentos en los hongos septados. Sus poros permiten flujo citoplasmático y pueden cerrarse para aislar regiones dañadas.

Setpoint: Valor o rango de referencia que un sistema homeostático tiende a mantener. Puede cambiar en la allostasis según el contexto.

Simbiosis: Convivencia íntima y duradera entre organismos de especies distintas. Incluye mutualismo, comensalismo y parasitismo.

Teleología: Explicación de los fenómenos por sus fines o propósitos. En Aristóteles, explica las partes del organismo por su función dentro del todo.

Teleonomía: Término de Jacques Monod para describir el carácter aparentemente orientado de los organismos vivos sin invocar propósito consciente: las estructuras biológicas están seleccionadas por sus efectos sobre la supervivencia y reproducción.

Variable controlada: Variable cuyo valor es ajustado por el sistema efector en respuesta a la desviación detectada.

Variable regulada: Magnitud fisiológica cuyo valor el sistema homeostático mantiene dentro de ciertos límites (pH, temperatura, glucosa, concentración iónica).

Atelier Velázquez

19. Referencias

Antoneli, F., Golubitsky, M., Jin, J., & Stewart, I. (2018). Homeostasis in input-output networks: Structure, classification and applications. *Journal of Mathematical Biology*, 77(1), 1–54. <https://doi.org/10.1007/s00285-018-1240-5>

Aristóteles. (1992). *Acerca del alma [De anima]* (T. Calvo Martínez, trad.). Gredos. (Obra original ca. 350 a. C.)

Aristóteles. (1994). *Partes de los animales [De partibus animalium]* (E. de la Cruz, trad.). Gredos. (Obra original ca. 350 a. C.)

Bernard, C. (1878). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. J.-B. Baillière et fils.

Bich, L. (2018). *Biological regulation: Controlling the system from within*. *Biology & Philosophy*, 33(5–6), 1–21. <https://doi.org/10.1007/s10539-018-9641-3>

Buffi, M., Lew, R., et al. (2024). *Electrical signaling in fungi: Past and present challenges*. *Fungal Biology Reviews*, 47, 100345. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2024.100345>

Bueno, G. (1992). *Teoría del cierre categorial (Vol. 1–5)*. Pentalfa.

Bueno, G. (1995). *¿Qué es la ciencia? La respuesta de la teoría del cierre categorial*. Pentalfa.

Cannon, W. B. (1932). *The wisdom of the body*. W. W. Norton.

Davies, K. J. A. (2016). *Adaptive homeostasis*. *Molecular Aspects of Medicine*, 49, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.mam.2016.04.007>

Hipócrates. (1983). *Tratados hipocráticos (C. García Gual et al., trads., Vol. I)*. Gredos. (Obras originales ss. V–IV a. C.)

Karst, J., Jones, M. D., & Hoeksema, J. D. (2023). *Positive citation bias and overinterpreted results lead to misinformation on common mycorrhizal networks in forests*. *Nature Ecology & Evolution*, 7(4), 501–511. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01833-9>

Margulis, L. (1981). *Symbiosis in cell evolution: Life and its environment on the early earth*. W. H. Freeman.

Margulis, L., & Sagan, D. (1986). *Microcosmos: Four billion years of microbial evolution*. Summit Books.

Modell, H., Cliff, W., Michael, J., McFarland, J., Wenderoth, M. P., & Wright, A. (2015). *A physiologist's view of homeostasis*. *Advances in Physiology Education*, 39(4), 259–266. <https://doi.org/10.1152/advan.00107.2015>

Oyarte Gálvez, L., Fricker, M. D., van der Meer, J. R., & Bhatt, M. (2023). *A travelling-wave strategy for plant–fungal trade*. *Nature Physics*, 19(12), 1840–1847. <https://doi.org/10.1038/s41567-023-02220-2>

Ramsay, D. S., & Woods, S. C. (2014). *Clarifying the roles of homeostasis and allostasis in physiological regulation*. *Psychological Review*, 121(2), 225–247.

<https://doi.org/10.1037/a0035942>

Rillig, M. C., Lehmann, A., Lanfranco, L., Caruso, T., & Johnson, D. (2023). *Clarifying the definition of common mycorrhizal networks*. *Functional Ecology*, 37(4), 841–849.

<https://doi.org/10.1111/1365-2435.14545>

Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3.^a ed.). Academic Press.

Sterling, P., & Eyer, J. (1988). *Allostasis: A new paradigm to explain arousal pathology*. En S. Fisher & J. Reason (Eds.), *Handbook of life stress, cognition and health* (pp. 629–649). John Wiley & Sons.

Stewart, J. D., Pennington, C., Sinka, M., Cheeks, M., et al. (2025). *Global density and biomass of arbuscular mycorrhizal fungal networks*. *Science*.

<https://doi.org/10.1126/science.adu4373>

Atelier Velázquez