



Capítulo XI

212

Bacterias endófitas de plantas: establecimiento de la interacción

Valerin A. Aguirre-Franco
Juan S. Garcerá-Riaño
Jonathan A. Mendoza-Labrador
Paola J. Criollo-Campos
Sergio Pardo-Díaz
Daniel F. Rojas-Tapias

Introducción

Las bacterias endófitas de plantas son un grupo funcional bacteriano con la capacidad de invadir y residir en el tejido vegetal sin causar enfermedad aparente. Estas bacterias pueden tener efectos positivos sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas. Adicionalmente, pueden reducir el efecto negativo de diversas condiciones ambientales, como la sequía o la salinidad. Las bacterias endófitas pueden modular el crecimiento de la planta mediante una mejora en su nutrición o mediante la regulación de fitohormonas asociadas a crecimiento o estrés. Asimismo, pueden proteger la planta de diversos estreses bióticos, mediante competencia directa con patógenos por nutrientes o por su inhibición mediante amensalismo.

La colonización bacteriana de las plantas involucra diversos procesos. Inicialmente, las bacterias que residen en el suelo deben ser capaces de detectar la presencia de la planta y migrar hacia ella. Para esto emplean sistemas acoplados de quimioatracción y motilidad, que les permiten percibir gradientes físicos o químicos, y acercarse físicamente a la raíz de la planta. Las plantas facilitan este proceso mediante la liberación de exudados radicales que actúan como nutrientes o de señales específicas que guían a las bacterias y, por tanto, median en la interacción. Una vez la cercanía es estrecha, las bacterias emplean mecanismos específicos o inespecíficos de adhesión que garantizan el establecimiento de comunidades microbianas sobre la superficie de las plantas y que, así, facilitan el proceso de invasión. La invasión se puede dar de manera activa, mediante el uso de enzimas de degradación de la pared celular de las plantas, como pectinasas y celulasas, o pasiva, mediante la penetración de lesiones, de aberturas asociadas al proceso de crecimiento, o de estructuras como las estomas. La interacción entre plantas y bacterias, no obstante, no será exitosa si las bacterias no logran evadir la respuesta inmune de la planta. Esta respuesta inmune puede ser activada por la presencia de patrones moleculares bacterianos, como el flagelo o el peptidoglicano, o por efectores secretados mediante estructuras macromoleculares tipo sistemas bacterianos de secreción. Las bacterias endófitas parecen evadir esos sistemas de defensa mediante la modificación química de estos patrones, la secreción de bajos niveles de enzimas hidrolíticas, y el mantenimiento de bajas densidades celulares.

La interacción entre rizobios y plantas leguminosas representa un arquetipo de esta relación, en la cual una serie orquestada de eventos entre la bacteria y la planta permite la formación de una estructura de simbiosis especializada, denominada nódulo. El endofitismo, no obstante, también es visto en otros grupos de microorganismos y especies vegetales. Algunas de estas interacciones

pueden ser negativas para la salud vegetal, como es el caso del patógeno *Ralstonia solanacearum*, que invade la planta y causa marchitez, debido al taponamiento de los haces vasculares (Low-Power et al., 2018). Mientras que en otros casos el efecto es positivo, como el de bacterias *Azospirillum brasilense*, las cuales ejercen un efecto positivo sobre el crecimiento de diferentes gramíneas, incluyendo trigo, maíz y cebada (Steenhoudt & Vanderleyden, 2000). En este capítulo, se hará una descripción de los pasos asociados al proceso de colonización microbiana de la raíz vegetal.

Motilidad bacteriana: desplazamiento espacial hacia la raíz

Las bacterias han desarrollado la habilidad para colonizar diversos hábitats, por ejemplo, las profundidades del mar, el intestino de los animales y las raíces de las plantas. La colonización de estos entornos y la interacción con otros organismos vivos han sido moldeadas en el transcurso de la evolución. En estos ambientes, las bacterias presentan ventajas competitivas que les permiten residir y proliferar. Diversos mecanismos asociados a la motilidad y a la percepción de gradientes químicos o físicos han facilitado la evolución de estos procesos (Dick, 2019). La habilidad para moverse y orientarse resulta ventajosa cuando los nutrientes son escasos, ya que les permite a las bacterias desplazarse hacia ambientes más copiotrofos. No obstante, los nutrientes no son la única señal que las bacterias pueden percibir, y otros tipos de señales químicas también pueden indicar la presencia de ambientes adecuados para la proliferación celular (Wadhams & Armitage, 2004). La capacidad de estos microbios de desplazarse de un lugar a otro se conoce como motilidad, y la capacidad para sensor y reconocer diversos ambientes es conocida como quimiotaxis. El acoplamiento de ambas funciones les permite a las bacterias dirigirse hacia zonas más ventajosas, explotar los recursos y aprovechar entornos disponibles.

Dado que los movimientos de las células pueden ser aleatorios, estos deben estar acoplados con la función de quimiotaxis, para garantizar que el desplazamiento se haga hacia ambientes ricos en nutrientes o lejos de ambientes hostiles. La alternancia de los movimientos rotacionales del flagelo depende de proteínas de quimiotaxis que se unen directamente a la máquina flagelar y reorientan su movimiento, un proceso que depende de la actividad de los quimiorreceptores celulares (Porter et al., 2011). La coordinación del movimiento flagelar por proteínas del sistema de quimiotaxis pone en evidencia la íntima relación entre ambas funciones. A medida que el gradiente se detecta, estos movimientos alternados y, de algún modo, aleatorios se hacen más cortos y

definidos (Raina et al., 2021). Los parámetros clave que definen el movimiento celular son la velocidad de desplazamiento, la consistencia de la velocidad, el ángulo de giro, la longitud del gradiente, el tamaño celular y la sensibilidad del receptor (Wadhwa & Berg, 2022). Estos parámetros, no obstante, son influenciados por las condiciones ambientales. Las raíces de las plantas, las cuales liberan diversas sustancias químicas, proporcionan uno de los ambientes que favorecen el movimiento y orientación de las bacterias, puesto que representan un ambiente rico en nutrientes y en señales específicas, que son activas en diversos grupos microbianos.

Las plantas forman gradientes de nutrientes y señales químicas que son mediados por la liberación de exudados de raíces y rizodepósitos. Estos compuestos pueden incluir azúcares, polisacáridos, aminoácidos, ácidos aromáticos, ácidos alifáticos, ácidos grasos, esteroides, fenoles, enzimas, proteínas, reguladores del crecimiento vegetal y metabolitos secundarios (Badri et al., 2009), y tienen el potencial de atraer quimiotácticamente diversas bacterias móviles. Un arquetipo de esta interacción está representado por leguminosas y rizobios, en los que la liberación de flavonoides vegetales y otros compuestos atrae el rizobio a la rizosfera y permite la formación del nódulo y el establecimiento de la simbiosis (Faure et al., 2009). Los exudados, por lo tanto, juegan un papel importante en la atracción de microorganismos del suelo hacia la planta, y en el establecimiento de diferentes relaciones ecológicas (Scharf et al., 2016). La quimioatracción, la motilidad bacteriana y la liberación de exudados radicales son, por lo tanto, piezas fundamentales que determinan la interacción entre la planta y su microbioma.

Tipos de motilidad

Las bacterias poseen diversas estrategias de motilidad, las cuales están influenciadas por el medio físico en el cual se da el movimiento: líquido o sólido (Henrichsen, 1972). *Swimming* es la estrategia de motilidad más conocida y estudiada. Se da en medio líquido, se asocia a células individuales, y tiene lugar gracias al movimiento rotatorio de los filamentos flagelares (Wadhwa & Berg, 2022). Este tipo de estrategia se presenta en varias bacterias gramnegativas, como *Azospirillum brasilense*, *Herbaspirillum seropedicae* y *Rhizobium leguminosarum*, y en bacterias grampositivas, como *Bacillus subtilis*. *Swarming* también depende del movimiento del flagelo, pero a diferencia de *swimming*, este se asocia al movimiento colectivo sobre una superficie. *Swarming* representa un modo de translocación sobre superficies que desempeña un papel importante en la colonización de ambientes naturales. Este tipo de movimiento se describió inicialmente en especies de *Proteus* (Méhes & Vicsek, 2014; Williams & Schwarzhoff, 1978). El crecimiento de las

bacterias sobre una superficie que estimula el proceso de *swarming* causa la diferenciación de las células. A diferencia de las células en medio líquido (*planktonic cells*), las células *swarmer* exhiben hiperflagelación y una mayor longitud (Darnton et al., 2010; Partridge & Harshey, 2013). Una célula *swarmer* generalmente no se mueve, a menos que la concentración de agar sea baja en el medio de cultivo o que este contenga surfactantes. En experimentos de laboratorio, se ha evidenciado que concentraciones bajas de agar favorecen que el fluido se mueva rápidamente a través de los poros. Los surfactantes, a su vez, reducen la tensión superficial, muchas bacterias lo producen y se les denomina biosurfactantes, lo cual permite la difusión de la película fluida delante de las células *swarmer* y facilita su movimiento (Yang et al., 2017). Notablemente, la asociación entre células facilita el proceso de motilidad, y de ahí que se refiera al *swarming* como un movimiento colectivo. Ese fenómeno se debe principalmente al efecto de la población sobre la retención de fluidos. El movimiento de *swarming* solo se da hacia adelante o hacia atrás (Turner et al., 2010).

A diferencia del *swimming* y el *swarming*, los otros tipos de motilidad en bacterias no dependen de la presencia de un flagelo (Wadhwa & Berg, 2022). *Twitching*, otro tipo de motilidad sobre superficies, está mediado por filamentos delgados de tipo pili tipo IV. El proceso se basa en la extensión activa y la retracción del pili, que genera movimiento (Maier & Wong, 2015). *Pseudomonas aeruginosa* y *Neisseria gonorrhoeae*, por ejemplo, poseen este tipo de movimiento colectivo. No obstante, estas especies difieren en la localización y distribución del pili: en *P. aeruginosa* se encuentra ubicado en los polos, mientras que en *N. gonorrhoeae* está distribuido de forma uniforme por toda la célula (Marathe et al., 2014). En bacterias del suelo, este tipo de fenómenos es vital para la interacción entre el suelo, la planta y los microorganismos. *Azoarcus* sp. BH72, una bacteria endófito de plantas, utiliza el pili tipo IV como el primer paso para la adhesión exitosa a las raíces de la planta huésped (Santoyo et al., 2021). Finalmente, otra estrategia de motilidad colectiva es el *gliding*, el cual se define como un movimiento celular suave, a través del eje ubicado a lo largo de la célula. Este movimiento se da sin la ayuda de pilis o flagelos (McBride, 2001). Este tipo de motilidad es posible debido a la presencia de adhesinas, las cuales se unen al sustrato y se mueven a lo largo de las células. Esta motilidad es típica de bacterias en el grupo de las mixobacterias, las cianobacterias y las flavobacterias.

El motor flagelar

En algunas bacterias gramnegativas, como *Escherichia coli* o *Salmonella enterica*, y en bacterias grampositivas, como *B. subtilis*, los filamentos flagelares están ubicados a lo largo de la célula (Turner & Berg, 2018). Este tipo de distribución de los flagelos se conoce como distribución peritrica. En otras bacterias, los flagelos se ubican en los extremos de la célula. Esta distribución de los flagelos se llama distribución polar. En el suelo, bacterias como *Sinorhizobium meliloti* poseen filamentos flagelares que les permiten cambiar de dirección y modular la velocidad de rotación para acercarse a las raíces de las plantas e iniciar el proceso de infección (Eggenhofer et al., 2006). *A. brasilense* posee dos conjuntos de sistemas flagelares: un flagelo polar y otros laterales, los cuales alterna dependiendo de la viscosidad del medio (Kanbe et al., 2007). Dentro del accionar del flagelo se encuentra el motor rotativo, el cual es un complejo de proteínas que se ensamblan en la pared celular, y esto le confiere una gran capacidad de regenerarse dinámicamente en respuesta a cambios en el ambiente.

El movimiento bacteriano se puede dar de manera enteramente aleatoria y solo depende del movimiento rotacional del flagelo. El flagelo es una máquina molecular de 50 nm de diámetro que está constituida por aproximadamente 20 diferentes subunidades (Chevance & Hughes, 2008). El movimiento rotacional es bidireccional y se da de manera alternada entre movimientos veloces y movimientos de reorientación. El movimiento rápido de una célula está determinado por movimientos en sentido antihorario del flagelo, y la reorientación, por movimiento de uno o varios flagelos en sentido horario (Wadhwa et al., 2019). La maquinaria flagelar está embebida en las membranas y en la pared celular, y protruye hacia el espacio extracelular; el flagelo también posee subunidades citoplasmáticas. La energía para el movimiento del flagelo es derivada de la fuerza protón motriz (Sowa & Berry, 2008; Wadhwa & Berg, 2022).

Quimiotaxis: respuesta a gradientes químicos

La quimiotaxis bacteriana se define como el movimiento direccionado hacia ambientes que contienen altas concentraciones de compuestos benéficos o hacia bajas concentraciones de compuestos tóxicos (Keestra et al., 2022). Esta función tiene como propósito permitir la adaptación de las bacterias al ambiente natural, mediante el reconocimiento de diversas señales y una respuesta coordinada a estos cambios. Las bacterias son capaces de reconocer gradientes físicos y químicos, como, por ejemplo, concentraciones de nutrientes, toxinas, pH u oxígeno (Gurung et al., 2020). Aunque esta estrategia ha sido interpretada para la toma de nutrientes o energía, las bacterias también pueden ser atraídas hacia compuestos de bajo valor nutricional. Tal es el caso de *E. coli*, que se siente quimioatraída por aminoácidos de bajo valor nutricional, o de *B. subtilis*, que sensa concentraciones altas de etanol, para encontrar microorganismos productores de etanol que usa como presa (Krell et al., 2011; Keestra et al., 2022). Una explicación para este fenómeno es que el quimioatrayente actúa como una señal para colonizar territorios (Cremer et al., 2019), ubicar simbioses (Raina et al., 2019) o ubicar huéspedes (Matilla & Krell, 2018).

La transducción de las señales ambientales a la célula está mediada principalmente por sistemas de transducción de dos componentes. Este sistema binario está conformado por una proteína sensora o histidina-quinasa, la cual modula mediante fosforilación, y por la actividad de una proteína reguladora (Krell et al., 2011; Quax et al., 2018). Esta proteína reguladora, principalmente de unión a ADN, puede activar o reprimir la expresión génica. No obstante, en algunas ocasiones, la proteína reguladora también puede modular la función de otras proteínas o mediar alguna reacción química. Notablemente, en quimiotaxis las señales son primariamente detectadas por un grupo de proteínas sensoras, conocidas como proteínas de quimiotaxisceptoras de metilos, las cuales se acoplan con sistemas de dos componentes para modular la actividad del flagelo.

Relación entre quimiotaxis y motilidad

Los sistemas de quimiotaxis son generalmente sensibles y reconocen la presencia de concentraciones bajas de un compuesto químico. Adicionalmente, son sistemas robustos que pueden adaptar su respuesta a concentraciones que varían en diversos órdenes de magnitud. Las señales quimiotácticas son detectadas por quimiorreceptores transmembranales de tipo proteínas de quimiotaxisceptoras de metilos. En *E. coli*, la proteína aceptora de metilos percibe

la señal y la transduce a la histidina-quinasa CheA, mediante la actividad de CheW. La activación de CheA resulta en la activación, mediante fosforilación, de dos reguladores de la respuesta: CheY y CheB. CheY es una proteína de unión al motor flagelar, la cual, en su estado fosforilado (CheY-P), puede mediar la reversión en la dirección del flagelo; la actividad de CheY-P es, a su vez, regulada por la fosfatasa CheZ. CheB es una metilesterasa que controla la adaptación de las proteínas aceptoras de metilos. El aumento en la concentración de atrayentes inhibe la autofosforilación de CheA, lo que reduce la concentración de CheY-P y, por lo tanto, reduce el cambio de dirección en la rotación del flagelo. Esto ocasiona un movimiento más direccional del microorganismo hacia la fuente del quimioatrayente (Wadhams y Armitage, 2004).

Importancia de la quimiotaxis en los ambientes naturales

La quimiotaxis permite guiar a las bacterias hacia diversos ambientes y, en consecuencia, desempeña un importante papel ecológico (Keegstra et al., 2022). Uno de los ejemplos mejor descritos es la asociación simbiótica entre rizobios y leguminosas (Compton & Scharf, 2021). En el suelo, los exudados de las plantas, los cuales contienen una alta concentración de nutrientes, guían a los rizobios del suelo hacia la rizosfera para garantizar un contacto estrecho y el establecimiento de la simbiosis. *Sinorhizobium meliloti* RU11/001, por ejemplo, es fuertemente atraída hacia diversos aminoácidos, especialmente aspartato y leucina, mientras que *Bradyrhizobium japonicum* lo es hacia el glutamato, el malonato y el succinato (Compton & Scharf, 2021). En *Rhizobium leguminosarum* existe una fuerte atracción hacia varios compuestos fenólicos, en particular hacia la acetosiringona, la cual también es quimioatrayente en *Agrobacterium*.

Esta quimioatracción también facilita el proceso de patogénesis en otras especies bacterianas. En *Agrobacterium*, por ejemplo, la presencia de acetosiringona asegura su acercamiento a heridas en las plantas y activa los genes de virulencia, lo que potencialmente resulta en la formación de tumores (Xi et al., 2018). La acetosiringona es un compuesto fenólico producido como respuesta a lesiones en plantas (Xi et al., 2018; Stachel et al., 1985). Notablemente, la transferencia de T-DNA (DNA oncogénico) a las células vegetales resulta en la formación de tumores y en la producción de aminoácidos o derivados del azúcar, que sirven como fuente de nutrientes para las bacterias colonizadoras (Hasegawa et al., 2018). En *R. solanacearum*, una bacteria patógena de varios cultivos de interés agrícola, la quimioatracción se da hacia una amplia gama de aminoácidos, ácidos orgánicos y, especialmente, hacia exudados

radiculares secretados por las raíces de plantas de tomate (Hasegawa et al., 2018). Unos de los quimioatrayentes más importantes para *R. solanacearum* son el ácido 4-hidroxibenzoico y el ácido p-cumárico (Hasegawa et al., 2019).

Adherencia: formación de un contacto estrecho entre la bacteria y la planta

Durante la interacción entre plantas y bacterias, una vez las bacterias se acercan a la raíz atraídas por señales quimiotácticas, estas deben adherirse para facilitar el proceso de colonización. Dicha unión o anclaje se desarrolla sobre superficies bióticas y abióticas, y representa uno de los pilares de las interacciones biológicas (Moreira et al., 2004). En la rizosfera, la adherencia de las bacterias a las plantas desempeña un papel crucial para el establecimiento de diversas relaciones ecológicas, incluyendo relaciones simbióticas, como las de los rizobios y leguminosas, o antagónicas, como las que ocurren entre microorganismos fitopatógenos y diversas especies de plantas (Barea et al., 2005; Passari et al., 2015). La capacidad de las bacterias de adherirse a las raíces de las plantas permite desarrollar eventualmente comunidades, las cuales pueden producir metabolitos que afectan el crecimiento y el desarrollo de la planta. Esto significa que la interacción planta-bacterias, más que un diálogo unilateral, es un sistema de retroalimentación. Este sistema tiene el potencial de promover el crecimiento o activar mecanismos de defensa frente a patógenos o estreses ambientales.

La adhesión es la habilidad que permite a las bacterias crecer sobre una superficie; es la función que proporciona unión o anclaje a superficies abióticas y bióticas (Moreira et al., 2004). En tejidos de células vegetales o bacterianas, esta acción representa uno de los pilares de las interacciones biológicas, puesto que permite una relación entre las partes (Kandel et al., 2017). La formación de biopelículas, así como la presencia de lipopolisacáridos (LPS) y la producción de surfactinas, iturinas, fengicinas y lectinas, se consideran componentes cruciales de adhesión. Por ejemplo, la capacidad de formar biopelículas en *B. subtilis* y *Bacillus amyloliquefaciens* es crítica para la colonización de raíces de lechuga, remolacha azucarera y tomate (Aleti et al., 2016). Igualmente, la presencia de LPS es fundamental para la adhesión de *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 a superficies hidrofílicas (Makin & Beveridge, 1996). *H. seropedicae* también necesita LPS para adherirse a la raíz del maíz (Hori & Matsumoto, 2010; Nevola et al., 1985).

Biopelículas

Las biopelículas son agregados de bacterias multicelulares revestidas por una matriz extracelular, arquitectónicamente compleja, producida por las mismas bacterias y formada por exopolisacáridos, proteínas y, ocasionalmente, ADN (Branda et al., 2005; Hall-Stoodley & Stoodley, 2009; Merritt et al., 2007). Las bacterias son capaces de unirse sobre cualquier superficie y allí formar una biopelícula, lo que incluye la raíz de las plantas. La formación de biopelícula en la raíz representa uno de los primeros y más importantes pasos de la interacción planta-bacteria. Un atributo general de las biopelículas es la presencia de una matriz que mantiene las células juntas. Esta matriz está típicamente formada por exopolisacáridos. En *B. subtilis*, por ejemplo, está formada por los polímeros EPS, poli-gama-glutamato (PGA) y por la proteína TasA (López et al., 2010), mientras que en *Gluconacetobacter xylinus* está formada por celulosa (Ross et al., 1991).

En la naturaleza, virtualmente todas las biopelículas están formadas por comunidades bacterianas complejas, y su estructura y su composición varían en consecuencia. Estudios de microscopía confocal de biopelículas en cámaras de flujo han revelado también la formación de estructuras tipo champiñón, separadas por canales llenos de agua. Las diferentes condiciones ambientales a las cuales las diferentes células dentro de una matriz son expuestas también ocasionan diferentes perfiles de expresión génica y, en consecuencia, diferentes funciones dentro de la comunidad. En este contexto, las bacterias se comportan más como entes multicelulares, con actividades diferenciadas, que como seres unicelulares que crecen en sincronía en condiciones de laboratorio (Branda et al., 2005; López et al., 2010).

La formación de biopelículas es determinante para la interacción con plantas, puesto que permite la adhesión de las bacterias a sus superficies. En *Gluconacetobacter diazotrophicus*, la producción de exopolisacáridos es requerida para la formación de biopelículas y para la colonización del tejido radicular del arroz. Asimismo, la producción de EPS es requerida por *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* para promover la colonización de raíces de trébol (Janczarek et al., 2015). *Pseudomonas putida* KT2440 secreta las proteínas de matriz LapA, que son esenciales en la adhesión irreversible a superficies bióticas y abióticas, y LapF, involucradas en las interacciones célula-célula, lo que las hace clave para la formación de microcolonias en una biopelícula madura (Gjermansen et al., 2010; Hinsä et al., 2003; Martínez-Gil et al., 2013).

Proteínas de adherencia

La mayoría de las bacterias comensales y patógenas interactúa con células del huésped (plantas, animales, etc.), mediante la acción de moléculas de adherencia. Estas moléculas se encuentran sobre las superficies de las células y promueven la interacción con receptores de la célula hospedera o con algunas macromoléculas. La adhesión microbiana a distintas superficies es primariamente mediada por los pili, fimbrias y proteínas adhesivas monoméricas. No obstante, su función no es únicamente la adhesión, sino que también desempeñan un papel importante en diversas cascadas de señalización.

El pili es una macroestructura heteropolimérica compuesta de una subunidad mayor, la cual conforma el tallo del pili, y otras varias subunidades, que decoran la punta de este. En el extremo distal del pili se puede encontrar una proteína adhesina, la cual tiene un dominio asociado a su ensamblaje y el otro es de adhesión. En *E. coli* uropatogénica, por ejemplo, la presencia de las adhesinas FimH y PapG se asocia con patogenicidad, ya que le permiten unirse a la manosa y a la digalactosa en células del hospedero. Otras bacterias son capaces de expresar amiloides adhesivos o fimbrias agregativas delgadas. Estas fimbrias son particularmente pegajosas y no exhiben especificidad de unión. Otro tipo de moléculas de adhesión son las de la familia de adhesinas autotransportadoras triméricas, las cuales se caracterizan por la habilidad para formar trímeros sobre la superficie bacteriana, que median la adhesión a diversas superficies, incluyendo las células hospederas o las proteínas de la matriz extracelular. En *Rhizobium leguminosarum*, la proteína RapA1 modula la adherencia a la superficie de raíces de trébol rojo. Esta proteína pertenece al grupo de adhesinas RAP (*rhizobial adhesion proteins*), las cuales contienen un dominio RAP que se une a iones de Ca^{2+} y Mg^{2+} , para reconocer un polisacárido de la superficie bacteriana, lo que promueve la autoagregación (Mongiardini et al., 2008). Las proteínas similares al colágeno (CLP, por su sigla en inglés) también permiten la adhesión a diversas superficies, así como la formación de biopelículas. Las CLP se localizan en la membrana externa y contienen una secuencia única de aminoácidos que les confiere la capacidad de unirse a la galactosa. En *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42, las CLP desempeñan un papel importante en la agregación y adhesión a superficies de materiales abióticos y a las raíces de *Arabidopsis thaliana* (Zhao et al., 2015).

Invasión de la endosfera: colonización del tejido vegetal

Las bacterias endófitas suelen utilizar las discontinuidades de la planta (p. ej., lenticelas, estomas, pelos radiculares) como sitio de entrada para la colonización. Si estas no son suficientes para un ingreso eficiente, algunas bacterias pueden alterar la pared celular de la planta al secretar enzimas hidrolíticas que promueven el ingreso y establecimiento dentro de los tejidos vegetales (Elbeltagy et al., 2000). Por ejemplo, *Pseudomonas syringae*, una bacteria gram-negativa, logra ingresar a la planta a través de las discontinuidades naturales o las lesiones causadas por la bacteria al producir proteínas activas de nucleación de hielo (Araujo et al., 2019). Estas proteínas dañan las células vegetales, lo que facilita el acceso al interior vegetal. En leguminosas, tales como alfalfa, soya y frijol, el mecanismo de invasión más frecuente y estudiado es el desarrollo de pelos radiculares e hilos de infección por rizobios (Sprent & James, 2007). No obstante, este mecanismo también depende de la degradación de la pared celular de la planta en la región de infección (Xie et al., 2012).

La pared celular vegetal está compuesta por polisacáridos como la celulosa y la hemicelulosa, y por las proteínas. Estos dos polímeros, en consecuencia, resultan ser los principales objetivos de las enzimas de degradación de la pared celular sintetizadas por bacterias (CWDE, sigla de *cell wall-degrading enzymes*; p. ej., endoglucanasas, exoglucanasas y enzimas auxiliares). La hidrólisis de la capa externa vegetal facilita el proceso de infección (Yang et al., 2021). En la interacción entre los rizobios y las leguminosas, la enzima pectato liasa, involucrada en la degradación de pectina, es esencial para la formación de nódulos en la raíz, ya que facilita la degradación de la pared celular (Xie et al., 2012). Los rizobios capturados ingresan por la hidrólisis de la pared celular posterior a la infección bacteriana en la epidermis, lo que induce el rizado de la punta de los pelos radiculares (Gage, 2004). En *Azoarcus* sp., *Bacillus* sp., y *Streptomyces* sp., por ejemplo, las enzimas líticas desempeñan un papel fundamental para el ingreso y la propagación bacteriana (Reinhold-Hurek et al., 2006; Ochiai et al., 2007; Yi et al., 2017; Suzuki et al., 2005). En *Azoarcus* sp. BH72, el grado de colonización de la raíz depende de su actividad endoglucanasa, que son mutantes que carecen de la proteína precursora de la endoglucanasa EglA y que exhiben bajos niveles de colonización de las raíces (Reinhold-Hurek et al., 2006). En *B. subtilis*, la degradación del ramnogalacturonano, componente de la pectina de la pared vegetal, a través de la acción de glucosidasas y liasas, es crítica para la colonización (Ochiai et al., 2007).

Las enzimas que degradan la pared celular vegetal se ven alteradas por los compuestos secretados por las raíces de las plantas. Algunos de estos metabolitos alteran positiva o negativamente la expresión génica de la microbiota asociada, actuando como moléculas señalizadoras (Yi et al., 2017). Los exudados vegetales comprenden una mezcla de polisacáridos, aminoácidos, ácidos orgánicos, ácidos aromáticos, ácidos alifáticos, fenoles, esteroides, flavonoides, terpenoides, proteínas y enzimas (Gargallo-Garriga et al., 2018). En *Bacillus mycoides* EC18, la presencia de exudados de raíces incrementa la expresión de enzimas hidrolíticas y, así, mejora la capacidad de penetración y colonización en las plantas (Yi et al., 2017). De igual manera, los exudados de raíz intervienen en la capacidad de nodulación y en los procesos de invasión en la interacción leguminosa-rizobio. Los genes de nodulación de rizobios compatibles se inducen en presencia de exudados, como los flavonoides (Oldroyd, 2001). No obstante, existen bacterias que no necesitan de las *CDs* para lograr un ingreso significativo. Este es el caso de *H. seropedicae*, bacteria endófitra promotora del crecimiento vegetal, que se ha identificado colonizando cultivos importantes sin afectar negativamente la planta huésped (Pedrosa et al., 2011). El genoma de *H. seropedicae* no alberga genes asociados con enzimas que degradan la pared celular vegetal, y, aun así, se ha encontrado colonizando un extenso tejido radicular.

Evasión de la respuesta inmune: consolidación de la interacción

224

Los sistemas de defensa de las plantas se activan por diversas señales, entre ellas, los patrones moleculares asociados a microbios (*PMAM*) y los patrones moleculares asociados al daño (*PDAM*). Los *PMAM* están presentes en microbios patógenos, beneficiosos y comensales, e incluyen el flagelo, el peptidoglicano y el lipopolisacárido de la pared celular. Estos *PMAM* son reconocidos por los receptores de reconocimiento de patógenos (*RRP*) de las plantas. Los *PDAM* pueden ser fragmentos resultantes de la degradación enzimática de la pared vegetal, que se componen de polisacáridos complejos, como la celulosa, la hemicelulosa y la pectina, y que desencadenan las respuestas inmunitarias (Claverie et al., 2018).

En comparación con los patógenos, se cree que las bacterias endófitas no activan el sistema inmune de la planta, ya que realmente no causan daño en el huésped, al producir cantidades mínimas de enzimas líticas. Los glicopéptidos bacterianos, que hacen parte de los *PMAM*, inducen las respuestas primarias del sistema inmune innato, siendo reconocidos por los *RRP* de este sistema (Erbs & Newman, 2012; Ipcho et al., 2016). Para eludir las respuestas

inmunológicas de la planta, los microorganismos no desarrollan PMAM o desarrollan PMAM imperceptibles. Estos últimos incluyen modificaciones postraduccionales que impiden el reconocimiento mediado por los RRP (Abramovitch et al., 2006). La flagelina, principal proteína para el ensamblaje de los flagelos, es uno de los PMAM reconocidos por el sistema inmune de la planta. Para percibir esta proteína, la planta suele contar con receptores transmembranales que permiten inducir las respuestas de defensa (Sun et al., 2006). En *Arabidopsis thaliana*, FLS1 y FLS2, son los receptores transmembranales implicados en la recepción de flagelina; sin embargo, aunque las plantas han evolucionado para reconocer los dominios de flagelina conservados, algunas especies bacterianas generan una flagelina indeterminada por los sistemas inmunológicos de la planta huésped (Sun et al., 2006). De igual manera, se ha demostrado que, debido a variaciones en la región flg22 de las bacterias, se minimiza la capacidad de provocar respuestas por el gen FLS2. La variación de un solo aminoácido de esta región bacteriana evita su identificación por parte de los RRP del huésped (Sun et al., 2006). Este es el caso de 12 cepas de *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, entre las cuales las proteínas de flagelina varían en la actividad de provocación de respuestas de defensa mediadas por FLS2 en *A. thaliana*. En las plántulas del ecotipo fls2-101, se descubrió que las flagelinas Xcc B94 y B305 no fueron percibidas (Sun et al., 2006).

Los microorganismos secretan efectores como estrategia de camuflaje, y al imitar a las proteínas vegetales, logran acceder fácilmente al interior del tejido vegetal y así evitar el reconocimiento de los PMAM. Como respuesta inmunológica secundaria, las plantas cuentan con la capacidad de reconocer los efectores, a través de proteínas de resistencia (RP), lo que detiene el crecimiento microbiano. Pero, debido a que las bacterias endófitas liberan efectores en cantidades bajas, se detienen o minimizan las respuestas inmunes de la planta. Los microbios pueden secretar efectores del sistema de secreción tipo III (SST3), para promover su colonización y suprimir la percepción de PMAM, no obstante, la coevolución huésped-microbio permite que el huésped adquiera receptores inmunes afines y que los efectores pierdan su utilidad (Sun et al., 2006). Estos receptores parecen estar asociados con patógenos, ya que los microbios no patógenos, como bacterias beneficiosas y comensales, pueden no contar con un SST3 o poseer mínimas proteínas SST3 detectables (Sun et al., 2006; Wagner et al., 2018), por lo cual estos microorganismos pueden establecerse exitosamente en las raíces, lo que evita el daño y las respuestas inmunitarias. En *A. thaliana*, se identificaron efectores, entre los cuales destaca AvrPto, que suprimen la expresión del gen NHO1 inducido por flagelina. Asimismo, AvrRpt2 y AvrRpm1, dos efectores de tipo III, inhiben las defensas inducidas por flg22 en *Arabidopsis* (Sun et al., 2006). De igual manera, estos

dos efectores promueven la virulencia de *Pseudomonas* en plantas que carecen de RIN4 (Sun et al., 2006).

La colonización endofítica, en sus etapas tempranas, se ve facilitada por la desintoxicación de especies reactivas de oxígeno (ROS) producto de la planta huésped. Estas representan una de las respuestas inmediatas en la interacción planta-microbio. En *Gluconacetobacter diazotrophicus*, bacteria diazotrófica endofítica, se ha registrado que la supresión de la producción de ROS es importante para la colonización inicial. Esto luego de confirmar que los mutantes de los genes encargados de la desactivación ROS, tales como SOD y GR, no pudieron colonizar las raíces de la planta experimental (Alquéres et al., 2013). Los sistemas de reconocimiento inmunológicos estimulan la producción de auxinas por parte de la bacteria al producir ROS. En entornos con niveles elevados de ROS, la auxina es fundamental para la supervivencia bacteriana, ya que, además de inhibir las respuestas inmunológicas de la planta al antagonizar la producción del ácido salicílico (AS), ejerce control en la eficiente colonización de las raíces y mejora la salud de las plantas, al combatir los hongos patógenos (Tzipilevich et al., 2021). En *A. thaliana*, la señalización de auxina y, a su vez, la inhibición de AS se encuentran mediadas por el activador transcripcional *auxin response factor 7* (ARF7), siendo uno de los módulos reguladores más importantes en la colonización, ya que el ácido salicílico, hormona de defensa vegetal, se encarga de la represión de las raíces laterales, que son un sitio de entrada para la colonización de patógenos (Kong et al., 2020). Tanto bacterias benéficas, tales como *Bacillus velezensis* y *A. brasilense*, como bacterias patógenas, como *Pseudomonas syringae*, han demostrado el control que ejercen en la planta por su producción de auxina (Tzipilevich et al., 2021). No obstante, a pesar de que se ha confirmado el papel que tiene la auxina para proteger a las bacterias de las ROS, se señala que su efecto en la fisiología de la planta solo se presenta en concentraciones elevadas (Tzipilevich et al., 2021), por lo cual la producción de auxina no es suficiente para evadir el sistema inmune y lograr su establecimiento. Esta auxina necesita venir acompañada de otros factores, como el desarrollo de PMAM indeterminados y bajos niveles de producción de enzimas líticas y de efectores.

Referencias

- Abramovitch, R. B., Anderson, J. C., & Martin, G. B. (2006). Bacterial elicitation and evasion of plant innate immunity. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 7(8), 601-611. <https://doi.org/10.1038/nrm1984>
- Aleti, G., Lehner, S., Bacher, M., Compant, S., Nikolic, B., Plesko, M., & Brader, G. (2016). Surfactin variants mediate species-specific biofilm formation and root colonization in *Bacillus*. *Environmental Microbiology*, 18(8), 2634-2645. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13405>
- Alquéres, S., Meneses, C., Rouws, L., Rothballer, M., Baldani, I., Schmid, M., & Hartmann, A. (2013). The bacterial superoxide dismutase and glutathione reductase are crucial for endophytic colonization of rice roots by *Gluconacetobacter diazotrophicus* PAL5. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26(8), 937-945. <https://doi.org/10.1094/MPMI-12-12-0286-R>
- Araujo, G. G., Rodrigues, F., Gonçalves, F. L. T., & Galante, D. (2019). Survival and ice nucleation activity of *Pseudomonas syringae* strains exposed to simulated high-altitude atmospheric conditions. *Scientific Reports*, 9(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44283-3>
- Badri, D. V., & Vivanco, J. M. (2009). Regulation and function of root exudates. *Plant, Cell y Environment*, 32(6), 666-681. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>
- Barea, J.-M., Pozo, M. J., Azcón, R., & Azcón-Aguilar, C. (2005). Microbial co-operation in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 56(417), 1761-1778. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri197>
- Beauregard, P. B., Chai, Y., Vlamakis, H., Losick, R., & Kolter, R. (2013). *Bacillus subtilis* biofilm induction by plant polysaccharides. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(17), 1621-1630. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218984110>
- Blair, K. M., Turner, L., Winkelman, J. T., Berg, H. C., y Kearns, D. B. (2008). A molecular clutch disables flagella in the *Bacillus subtilis* biofilm. *Science*, 320(5883), 1636-1638. <https://doi.org/10.1126/science.1157877>
- Branda, S. S., Vik, S., Friedman, L., & Kolter R. (2005). Biofilms: the matrix revisited. *Trends Microbiology*, 13(1), 20-26. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2004.11.006>
- Chevance, F. F. V., & Hughes, K. T. (2008). Coordinating assembly of a bacterial macromolecular machine. *Nature Reviews Microbiology*, 6(6), 455-465. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1887>
- Claverie, J., Balacey, S., Lemaître-Guillier, C., Brulé, D., Chiltz, A., Granet, L., Noirot, E., Dairet, X., Darblade, B., Héloir, M. C., & Poinssot, B. (2018). The cell wall-derived xyloglucan is a new DAMP triggering plant immunity in *Vitis vinifera* and *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 9(1725), 1-14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01725>
- Compton, K. K., & Scharf, B. E. (2021). Rhizobial chemoattractants, the taste and preferences of legume symbionts. *Frontiers in Plant Science*, 12(686465), 1-8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.686465>
- Darnton, N. C., Turner, L., Rojevsky, S., & Berg, H.C. (2010). Dynamics of bacterial swarming. *Biophysical Journal*, 98(10), 2082-2090. <https://doi.org/10.1016/j.bpj.2010.01.053>

- Dick, G. J. (2019). The microbiomes of deep-sea hydrothermal vents: distributed globally, shaped locally. *Nature Reviews Microbiology*, 17(5), 271-283. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0160-2>
- Du, C., Chai, L., Liu, C. et al. (2022). Improved *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation using antibiotics and acetosyringone selection in cucumber. *Plant Biotechnology Reports*, 16(1), 17-27. <https://doi.org/10.1007/s11816-021-00734-w>
- Eggenhofer, E., Rachel, R., Haslbeck, M., y Scharf, B. (2006). MotD of *Sinorhizobium meliloti* and related-proteobacteria is the flagellar-hook-length regulator and therefore reassigned as flik. *Journal of Bacteriology*, 188(6), 2144-2153. <https://doi.org/10.1128/jb.188.6.2144-2153.2006>
- Elbeltagy, A., Nishioka, K., Suzuki, H., Sato, T., Sato, Y. I., Morisaki, H., Mitsui, H., & Minamisawa, K. (2000). Isolation and characterization of endophytic bacteria from wild and traditionally cultivated rice varieties. *Soil Science and Plant Nutrition*, 46(3), 617-629. <https://doi.org/10.1080/00380768.2000.10409127>
- Erbs, G., & Newman, M. (2012). The role of lipopolysaccharide and peptidoglycan, two glycosylated bacterial microbe-associated molecular patterns (MAMPs), in plant innate immunity. *Molecular Plant Pathology*, 13(1), 95-104. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00730.x>
- Espinosa-Urgel, M., Salido, A., & Ramos, J. L. (2000). Genetic analysis of functions involved in adhesion of *Pseudomonas putida* to seeds. *Journal of Bacteriology*, 182(9), 2363-2369. <https://doi.org/10.1128/jb.182.9.2363-2369.2000>
- Faure, D., Vereecke, D., & Leveau, J. H. J. (2009). Molecular communication in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 321(1-2), 279-303. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9839-2>
- Gage, D. J. (2004). Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 68(2), 280-300. <https://doi.org/10.1128/mmbr.68.2.280-300.2004>
- Gargallo-Garriga, A., Preece, C., Sardans, J., Oravec, M., Urban, O., & Peñuelas, J. (2018). Root exudate metabolomes change under drought and show limited capacity for recovery. *Scientific Reports*, 8(1), 1-15. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30150-0>
- Gjermansen, M., Nilsson, M., Yang, L., & Tolker-Nielsen, T. (2010). Characterization of starvation-induced dispersion in *Pseudomonas putida* biofilms: genetic elements and molecular mechanisms. *Molecular Microbiology*, 75(4), 815-826. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2009.06793.x>
- Griffin, A. M., Morris, V. J., & Gasson, M. J. (1996). Identification, cloning and sequencing the aceA gene involved in acetan biosynthesis in *Acetobacter xylinum*. *FEMS Microbiology Letters*, 137(1), 115-121. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1996.tb08092.x>
- Gurung, J. P., Gel, M., & Baker, M.A.B. (2020). Microfluidic techniques for separation of bacterial cells via taxis. *Microbial Cell*, 7(3), 66-79. <https://doi.org/10.15698/mic2020.03.710>
- Hall-Stoodley, L., & Stoodley, P. (2009). Evolving concepts in biofilm infections. *Cell Microbiology*, 11(7), 1034-1043. <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2009.01323.x>
- Hasegawa, T., Kato, Y., Okabe, A., Itoi, C., Ooshiro, A., Kawaide, H., & Natsume, M. (2019). Effect of secondary metabolites of tomato (*Solanum lycopersicum*) on chemotaxis of *Ralstonia*

- solanacearum*, pathogen of bacterial wilt disease. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 67(7), 1807-1813. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.8b06245>
- Hasegawa, T., Okabe, A., Kato, Y., Ooshiro, A., Kawaide, H., & Natsume, M. (2018). Bioassay-guided isolation of a novel chemoattractant for *Ralstonia solanacearum* in tomato root exudates. *Journal of General Plant Pathology*, 84(1), 20-26. <https://doi.org/10.1007/s10327-017-0752-5>
- Henrichsen, J. (1972). Bacterial surface translocation: a survey and a classification. *Bacteriological Reviews*, 36(4), 478-503. <https://doi.org/10.1128/br.36.4.478-503.1972>
- Hinsa S. M., Espinosa-Urgel, M., Ramos, J. L., & O'Toole, G. A. (2003). Transition from reversible to irreversible attachment during biofilm formation by *Pseudomonas fluorescens* WCS365 requires an ABC transporter and a large secreted protein. *Molecular Microbiology*, 49(4), 905-918. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.2003.03615.x>
- Hori, K., & Matsumoto, S. (2010). Bacterial adhesion: from mechanism to control. *Biochemical Engineering Journal*, 48(3), 424-434. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2009.11.014>
- Huang, R., Feng, H., Xu, Z., Zhang, N., Liu, Y., Shao, J., ..., & Zhang, R. (2022). Identification of adhesins in plant beneficial rhizobacteria *Bacillus velezensis* SQR9 and their effect on root colonization. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 35(1), 64-72. <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-21-0234-R>
- Ipcho, S., Sundelin, T., Erbs, G., & Kistler, H. C., Newman, M. A., & Olsson, S. (2016). Fungal innate immunity induced by bacterial microbe-associated molecular patterns (MAMPs). *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 6(6), 1585-1595. <https://doi.org/10.1534/g3.116.027987>
- Janczarek, M., Rachwał, K., Cieśla, J., Ginalska, G., & Bieganski A. (2015). Production of exopolysaccharide by *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* and its role in bacterial attachment and surface properties. *Plant Soil*, 388 (1-2), 211-227. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2320-5>
- Kanbe, M., Yagasaki, J., Zehner, S., Gottfert, M., & Aizawa, S.-I. (2006). Characterization of two sets of subpolar flagella in *Bradyrhizobium japonicum*. *Journal of Bacteriology*, 189(3), 1083-1089. <https://doi.org/10.1128/jb.01405-06>
- Kandel, S., Joubert, P., & Doty, S. (2017). Bacterial endophyte colonization and distribution within plants. *Microorganisms*, 5(4), 1-26. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5040077>
- Keestra, J. M., Carrara, F., & Stocker, R. (2022). The ecological roles of bacterial chemotaxis. *Nature Reviews Microbiology*, 20(8), 491-504. <https://doi.org/10.1038/s41579-022-00709-w>
- Kline, K. A., Fälker, S., Dahlberg, S., Normark, S., & Henriques-Normark, B. (2009). Bacterial adhesins in host-microbe interactions. *Cell Host & Microbe*, 5(6), 580-592. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2009.05.011>
- Kong, X., Zhang, C., Zheng, H., Sun, M., Zhang, F., Zhang, M., ..., & Ding, Z. (2020). Antagonistic interaction between auxin and SA signaling pathways regulates bacterial infection through lateral root in *Arabidopsis*. *Cell Reports*, 32(8), 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2020.108060>
- Krell, T., Lacal, J., Muñoz-Martínez, F., Reyes-Darías, J. A., Cadirci, B. H., García-Fontana, C., & Ramos, J. L. (2011). Diversity at its best: bacterial taxis. *Environmental Microbiology*, 13(5), 1115-1124. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02383.x>

- Lopez, D., Vlamakis, H., & Kolter, R. (2010). Biofilms. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2(7), 1-10. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a000398>
- Lowe-Power, T. M., Khokhani, D., & Allen, C. (2018). How *Ralstonia solanacearum* exploits and thrives in the flowing plant xylem environment. *Trends Microbiology*, 26(11), 929-942. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2018.06.002>
- Maier, B., & Wong, G. C. L. (2015). How bacteria use type IV pili machinery on surfaces. *Trends in Microbiology*, 23(12), 775-788. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2015.09.002>
- Makin, S. A., y Beveridge, T. J. (1996). The influence of A-band and B-band lipopolysaccharide on the surface characteristics and adhesion of *Pseudomonas aeruginosa* to surfaces. *Microbiology*, 142(2), 299-307. <https://doi.org/10.1099/13500872-142-2-299>
- Marathe, R., Meel, C., Schmidt, N.C., Dewenter, L., Kurre, R., Greune, L., ... Klumpp, S. (2014). Bacterial twitching motility is coordinated by a two-dimensional tug-of-war with directional memory. *Nature Communications*, 5(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/ncomms4759>
- Martínez-Gil M., Quesada J. M., Ramos-González M. I., Soriano, M. I., De Cristóbal R. E., Espinosa-Urgel M. (2013). Interplay between extracellular matrix components of *Pseudomonas putida* biofilms. *Research in Microbiology*, 164(5), 382-389. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2013.03.021>
- Matilla, M. A., & Krell, T. (2017). The effect of bacterial chemotaxis on host infection and pathogenicity. *FEMS Microbiology Reviews*, 42(1), 40-67. <https://doi.org/10.1093/femsre/fux052>
- McBride, M. J. (2001). Bacterial gliding motility: multiple mechanisms for cell movement over surfaces. *Annual Review of Microbiology*, 55(1), 49-75. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.49>
- Méhes, E., y Vicsek, T. (2014). Collective motion of cells: from experiments to models. *Integrative Biology*, 6(9), 831-854. <https://doi.org/10.1039/c4ib00115j>
- Meneses, C. H. S. G., Rouws, L. F. M., Simões-Araújo, J. L., Vidal, M. S., & Baldani, J. I. (2011). Exopolysaccharide production is required for biofilm formation and plant colonization by the nitrogen-fixing endophytes *Gluconacetobacter diazotrophicus*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24(12), 1448-1458. <https://doi.org/10.1094/mpmi-05-11-0127>
- Merritt, J. H., Brothers, K. M., Kuchma, S. L., O'Toole, G. A. (2007). SadC reciprocally influences biofilm formation and swarming motility via modulation of exopolysaccharide production and flagellar function. *Journal of Bacteriology*, 189(22), 8154-8164. <https://doi.org/10.1128/JB.00585-07>
- Mongiardini, E. J., Ausmees, N., Pérez-Giménez, J., Althabegoiti, M. J., Quelas, J. I., López-García, S. L., y Lodeiro, A. R. (2008). The rhizobial adhesion protein RapA1 is involved in adsorption of rhizobia to plant roots but not in nodulation. *FEMS Microbiology Ecology*, 65(2), 279-288. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00467.x>
- Nevola, J. J., Stocker, B. A., Laux, D. C., & Cohen P. S. (1985). Colonization of the mouse intestine by an avirulent *Salmonella typhimurium* strain and its lipopolysaccharide-defective mutants. *Infection Immunity*, 50(1), 152-159. <https://doi.org/10.1128/iai.50.1.152-159.1985>
- Ochiai, A., Itoh, T., Kawamata, A., Hashimoto, W., & Murata, K. (2007). Plant cell wall degradation by saprophytic *Bacillus subtilis* strains: gene clusters responsible for rhamnogalacturonan

- depolymerization. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(12), 3803-3813. <https://doi.org/10.1128/AEM.00147-07>
- Oldroyd, G. E. (2001). Dissecting symbiosis: developments in Nod factor signal transduction. *Annals of Botany*, 87(6), 709-718. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1410>
- Orozco-Mosqueda, M. del C., & Santoyo, G. (2020). Plant-microbial endophytes interactions: scrutinizing their beneficial mechanisms from genomic explorations. *Current Plant Biology*, 25, 100189. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2020.100189>
- Partridge, J. D., & Harshey, R. M. (2012). Swarming: flexible roaming plans. *Journal of Bacteriology*, 195(5), 909-918. <https://doi.org/10.1128/jb.02063-12>
- Passari, A. K., Mishra, V. K., Gupta, V. K., Yadav, M. K., Saikia, R., & Singh, B. P. (2015). *In vitro* and *in vivo* plant growth promoting activities and DNA fingerprinting of antagonistic endophytic actinomycetes associates with medicinal plants. *PLoS One*, 10(9), 1-18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139468>
- Pedrosa, F. O., Monteiro, R. A., Wasseem, R., Cruz, L. M., Ayub, R. A., Colauto, N. B., ..., & Souza, E. M. (2011). Genome of *Herbaspirillum seropedicae* strain SmR1, a specialized diazotrophic endophyte of tropical grasses. *PLoS Genetics*, 7(5), 1-10. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002064>
- Porter, S., Wadhams, G., & Armitage, J. (2011). Signal processing in complex chemotaxis pathways. *Nature Reviews Microbiology*, 9(3), 153-165. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2505>
- Quax, T. E. F., Albers, S. V., & Pfeiffer, F. (2018). Taxis in archaea. *Emerging Topics in Life Sciences*, 2(4), 535-546. <https://doi.org/10.1042/ETLS20180089>
- Raina, J.-B., Fernandez, V., Lambert, B., Stocker, R., & Seymour, J. R. (2019). The role of microbial motility and chemotaxis in symbiosis. *Nature Reviews Microbiology*, 17(5), 284-294. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0182-9>
- Reinhold-Hurek, B., Maes, T., Gemmer, S., Van Montagu, M., & Hurek, T. (2006). An endoglucanase is involved in infection of rice roots by the not-cellulose-metabolizing endophyte *Azoarcus* sp. strain BH72. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19(2), 181-188. <https://doi.org/10.1094/MPMI-19-0181>
- Ross, P., Mayer, R., & Benziman, M. (1991). Cellulose biosynthesis and function in bacteria. *Microbiological Reviews*, 55(1), 35-58. <https://doi.org/10.1128/mr.55.1.35-58.1991>
- Scharf, B. E., Hynes, M. F., & Alexandre, G. M. (2016). Chemotaxis signaling systems in model beneficial plant-bacteria associations. *Plant Molecular Biology*, 90(6), 549-559. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0432-4>
- Sowa, Y., & Berry, R. M. (2008). Bacterial flagellar motor. *Quarterly Reviews of Biophysics*, 41(2), 103-132. <https://doi.org/10.1017/s0033583508004691>
- Sprent, J. I., & James, E. K. (2007). Legume evolution: where do nodules and mycorrhizas fit in? *Plant Physiology*, 144(2), 575-581. <https://doi.org/10.1104/pp.107.096156>

- Stachel, S. E., Messens, E., Van Montagu, M., & Zambryski, P. (1985). Identification of the signal molecules produced by wounded plant cells that activate T-DNA transfer in *Agrobacterium tumefaciens*. *Nature*, 318(6047), 624-629. <https://doi.org/10.1038/318624a0>
- Steenhoudt, O., & Vanderleyden, J. (2000). *Azospirillum*, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. *FEMS Microbiology Review*, 24(4), 487-506. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2000.tb00552.x>
- Sun, W., Dunning, F. M., Pfund, C., Weingarten, R., y Bent, A. F. (2006). Within-species flagellin polymorphism in *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* and its impact on elicitation of Arabidopsis FLAGELLIN SENSING2-dependent defenses. *The Plant Cell*, 18(3), 764-779. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.037648>
- Suzuki, T., Shimizu, M., Meguro, A., Hasegawa, S., Nishimura, T., & Kunoh, H. (2005). Visualization of infection of an endophytic actinomycete *Streptomyces galbus* in leaves of tissue-cultured rhododendron. *Actinomycetologica*, 19(1), 7-12. <https://doi.org/10.3209/saj.19.7>
- Tzipilevich, E., Russ, D., Dangl, J. L., & Benfey, P. N. (2021). Plant immune system activation is necessary for efficient root colonization by auxin-secreting beneficial bacteria. *Cell Host y Microbe*, 29(10), 1507-1520. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2021.09.005>
- Wadhams, G. H., & Armitage, J. P. (2004). Making sense of it all: bacterial chemotaxis. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 5(12), 1024-1037. <https://doi.org/10.1038/nrm1524>
- Wadhwa, N., y Berg, H. C. (2022). Bacterial motility: machinery and mechanisms. *Nature Reviews Microbiology*, 20(3), 161-173. <https://doi.org/10.1038/s41579-021-00626-4>
- Wagner, S., Grin, I., Malsheimer, S., Singh, N., Torres-Vargas, C. E., & Westerhausen, S. (2018). Bacterial type III secretion systems: a complex device for the delivery of bacterial effector proteins into eukaryotic host cells. *FEMS Microbiology Letters*, 365(19), 1-13. <https://doi.org/10.1093/femsle/fny201>
- Wheatley, R. M., y Poole, P. S. (2018). Mechanisms of bacterial attachment to roots. *FEMS Microbiology Reviews*, 42(4), 448-461. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuy014>
- Williams, F. D., y Schwarzhoff, R. H. (1978). Nature of the Swarming Phenomenon in *Proteus*. *Annual Review of Microbiology*, 32(1), 101-138. <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.32.100178.000533>
- Xi, J., Patel, M., Dong, S., Que, Q., y Qu, R. (2018). Acetosyringone treatment duration affects large T-DNA molecule transfer to rice callus. *BMC biotechnology*, 18(1), 1-8. <https://doi.org/10.1186/s12896-018-0459-5>
- Xie, F., Murray, J. D., Kim, J., Heckmann, A. B., Edwards, A., Oldroyd, G. E., & Downie, J. A. (2012). Legume pectate lyase required for root infection by rhizobia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(2), 633-638. <https://doi.org/10.1073/pnas.1113992109>
- Yang, C., Liu, R., Pang, J., Ren, B., Zhou, H., Wang, G., ..., & Liu, J. (2021). Poaceae-specific cell wall-derived oligosaccharides activate plant immunity via OsCERK1 during *Magnaporthe oryzae* infection in rice. *Nature Communications*, 12(1), 1-13. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22456-x>
- Yi, Y., de Jong, A., Frenzel, E., & Kuipers, O. P. (2017). Comparative transcriptomics of *Bacillus mycoides* strains in response to potato-root exudates reveals different genetic adaptation of

endophytic and soil isolates. *Frontiers in Microbiology*, 8(1487), 1-14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01487>

Zhao, X., Wang, Y., Shang, Q., Li, Y., Hao, H., Zhang, Y., Guo, Z., Yang, G., Xie, Z., & Wang, R. (2015). Collagen-like proteins (ClpA, ClpB, ClpC, and ClpD) are required for biofilm formation and adhesion to plant roots by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *PLoS One*, 10(2), 1-16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117414>