

## Relevancia de la quimiotaxis bacteriana para la colonización e infección de plantas

Miriam Rico-Jiménez **iD**, Salvador Muñoz-Mira, Tino Krell\* **iD**, Miguel A. Matilla\* **iD**.

Departamento de Protección Ambiental, Estación Experimental del Zaidín, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Granada, España.

\*Email autores corresponsales: \*[tino.krell@eez.csic.es](mailto:tino.krell@eez.csic.es); \*\*[miguel.matilla@eez.csic.es](mailto:miguel.matilla@eez.csic.es)

**Recibido:** 05 noviembre 2021. **Aceptado:** 23 noviembre 2021

### RESUMEN

Las bacterias asociadas a plantas presentan múltiples estrategias para colonizar e infectar a sus hospedadores. Entre estas estrategias, la quimiotaxis, definida como el movimiento dependiente de flagelo a favor o en contra de gradientes químicos, es uno de los mecanismos claves en este proceso; tanto en fitobacterias beneficiosas como patógenas. Así, múltiples estudios han demostrado que mutantes deficientes en quimiotaxis presentan una colonización reducida de superficies y tejidos vegetales. En el caso de bacterias fitopatógenas, esta menor capacidad colonizadora resulta, con frecuencia, en una atenuación de la virulencia. En los últimos años se está avanzando de manera notable en la caracterización de los quimiorreceptores implicados en la interacción planta-bacteria. En este artículo, se analizó la importancia de la quimiotaxis en general, y de quimiorreceptores específicos en particular, en la colonización de plantas por bacterias beneficiosas pertenecientes a los géneros *Azospirillum*, *Pseudomonas* y *Bacillus*. De igual manera, se revisó la implicación de la quimiotaxis y quimiorreceptores en la virulencia de bacterias fitopatógenas como *Ralstonia solanacearum* y aquellas pertenecientes al complejo *Pseudomonas syringae*. Se incide en que la quimiotaxis juega un papel clave principalmente en las etapas previas al proceso de colonización, mientras que tiene un papel más secundario una vez que la bacteria se ha establecido en la planta.

**Palabras clave:** quimiotaxis; quimiorreceptor; rizobacterias; fitopatógenos; señalización; interacción planta-bacteria.

## ABSTRACT

Plant-associated bacteria present multiple strategies to colonize and infect their hosts. Among these strategies, chemotaxis, defined as the directed, flagellum-based movement in favour or against chemical gradients, is one of the key mechanisms in this process, both in beneficial and pathogenic phytobacteria. Thus, multiple studies have revealed that mutant strains deficient in chemotaxis show reduced colonization of plant surfaces and tissues. In the case of phytopathogenic bacteria, this reduced colonisation capacity often results in a decrease in virulence. In recent years, significant progress has been made in the characterisation of chemoreceptors involved in plant-bacteria interactions. In this article, we analyse the importance of chemotaxis in general and of specific chemoreceptors in particular in the colonisation of plants by beneficial plant bacteria belonging to the genera *Azospirillum*, *Pseudomonas* and *Bacillus*, as well as in the virulence of phytopathogenic bacteria such as *Ralstonia solanacearum* and those belonging to the *Pseudomonas syringae* complex. It is highlighted that chemotaxis plays a key role mainly in the initial stages of the plant colonisation process, while it has a secondary role once bacteria are established in the plant.

**Keywords:** chemotaxis; chemoreceptor; rhizobacteria; phytopathogens; signaling; plant-bacteria interaction.

## INTRODUCCIÓN

### Introducción a los mecanismos moleculares de la quimiotaxis bacteriana

A lo largo de la evolución, las bacterias han desarrollado diferentes estrategias para adaptarse de manera eficiente a su entorno, adecuando su metabolismo y fisiología a los cambios ambientales que perciben [1, 2]. Estas estrategias implican múltiples sistemas de percepción de señales, tanto ambientales como intracelulares. Estos sistemas sensores son altamente diversos, tanto en el tipo de señales que reconocen (ej. luz, temperatura, pH,

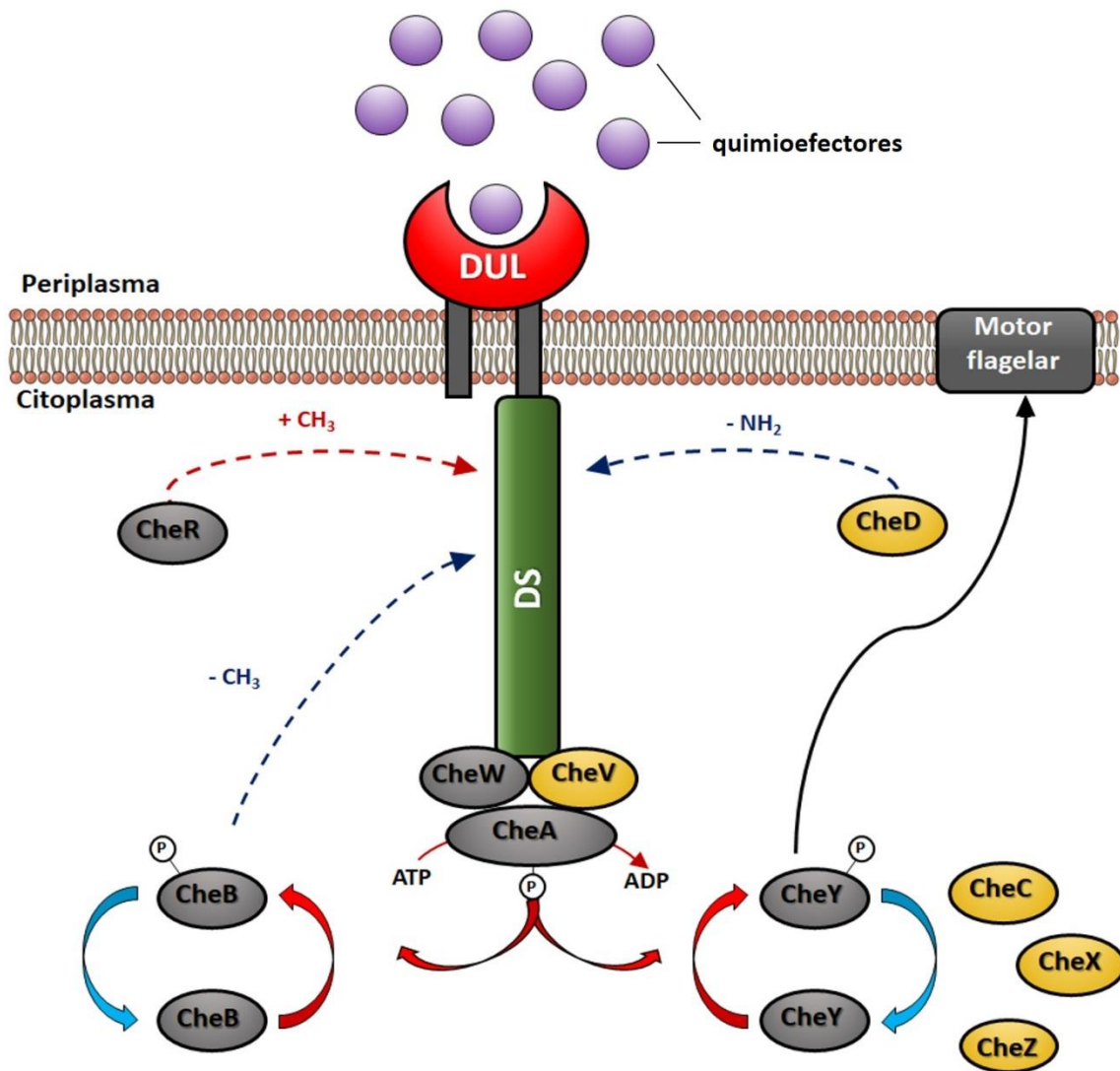
oxígeno, presencia de nutrientes orgánicos e inorgánicos, compuestos tóxicos, etc.) como en el tipo de respuestas que desencadenan [3–5].

Los sistemas de un componente (OCS, del inglés “one component systems”), de dos componentes (TCS, del inglés “two component systems”) y las vías de quimioseñalización [6] son los tres principales sistemas de transducción de señales en bacterias. La mayoría de los OCSs y TCSs regulan la expresión génica, tanto a nivel global como la expresión de genes implicados en procesos

celulares específicos [7, 8]. En cambio, los sistemas de quimioseñalización están fundamentalmente especializados en la regulación de la quimiotaxis. No obstante, existen vías de quimioseñalización que modulan procesos celulares alternativos como la motilidad dependiente de pili de tipo IV [9] o los niveles intracelulares de segundos mensajeros [6, 9].

La quimiotaxis permite a las bacterias desplazarse de manera dirigida, tanto a favor (quimioatracción) como en contra (quimiorrepelencia), en un gradiente de concentración de un estímulo ambiental o químico [10, 11]. Gracias a la quimiotaxis, las bacterias pueden dirigirse hacia un entorno más óptimo para su desarrollo y supervivencia, permitiendo que se favorezca la formación de biopelículas y la interacción con hospedadores [11, 12]. Asimismo, las bacterias también pueden presentar quimiotaxis energética que les permite desplazarse hacia ambientes más adecuados para el desarrollo de su actividad metabólica. En consecuencia, a través de la quimiotaxis energética, las bacterias pueden sentir los niveles energéticos de la célula, permitiendo así desplazarse hacia ambientes que posibiliten una mayor generación de energía por la bacteria [13].

La cascada de transducción de señales que controla la quimiotaxis se inicia con el reconocimiento de señales (quimioefectores) por proteínas quimiorreceptoras. Los quimiorreceptores forman un complejo ternario con la quinasa sensora CheA y con la proteína adaptadora CheW [14]. La unión del quimioefector por el quimiorreceptor crea un estímulo molecular que modula la autofosforilación de CheA y la posterior transfosforilación del regulador de respuesta CheY. En su estado fosforilado, CheY se une al motor flagelar regulando la rotación del mismo; proceso que genera alteraciones en la dirección de movimiento de la bacteria que finalmente deriva en procesos quimiotácticos (Fig. 1) [9, 15]. Varias proteínas adicionales participan en la regulación de la actividad de esta vía de quimioseñalización. Entre ellas, la metiltransferasa CheR y la metilesterasa CheB alteran el estado de metilación del quimiorreceptor para modular su sensibilidad a los quimioefectores [10, 16]. Además, algunas vías de quimioseñalización presentan proteínas adicionales como la deamidasa CheD, la proteína adaptadora CheV y las fosfatasas CheC, CheX y CheZ, las cuales actúan sobre CheY para modular su estado de fosforilación (Fig. 1) [6, 9].



**Figura 1.** Cascada de quimiosignalización que modula procesos quimiotácticos. En gris se representan las proteínas centrales que se encuentran en la mayoría de las vías de quimiosignalización, mientras que se resalta en amarillo aquellas proteínas auxiliares que únicamente están presentes en vías de quimiosignalización concretas [6]. DUL, dominio de unión a ligando; DS, dominio de señalización.

La especificidad de la respuesta quimiotáctica resulta del reconocimiento, de manera directa o indirecta, del quimioefector por el dominio de unión a ligandos (DULs) del quimiorreceptor. La mayoría de los quimiorreceptores son proteínas transmembrana y un receptor

canónico presenta su DUL localizado en el espacio extra-citoplasmático; en donde se produce el reconocimiento del quimioefector (Fig. 1) [5, 15]. La mayor parte de los quimiorreceptores caracterizados hasta la fecha reconocen quimioefectores directamente a

través de sus correspondientes DULs [5, 17]. Sin embargo, los quimiorreceptores también pueden reconocer ligandos indirectamente a través de su interacción con proteínas periplásmicas de unión a sustratos (PPSs) [18]. Aunque el número de quimiorreceptores descritos que están estimulados por PPSs es reducido, existe un número creciente de evidencias experimentales que destacan el papel clave de distintas PPSs en la activación de las vías de quimioseñalización [18].

La gran mayoría de los quimioefectores identificados sirven como fuentes de carbono y/o nitrógeno para el crecimiento o como aceptores de electrones en el metabolismo bacteriano. Entre éstos, se encuentran azúcares, aminoácidos, ácidos orgánicos, dipéptidos, hidrocarburos aromáticos y alifáticos, bases nucleotídicas, poliaminas y oxígeno [5, 17, 19, 20]. Por otra parte, se han identificado quimiorreceptores implicados en la quimiotaxis hacia hormonas de plantas [21, 22], fosfato inorgánico [23], iones metálicos [24], neurotransmisores [25] y señales de *quorum sensing* [26, 27]. Sin embargo, se desconocen los ligandos que reconocen la mayoría de los quimiorreceptores bacterianos. Esta dificultad está en parte motivada por: (i) la presencia de quimiorreceptores con funciones redundantes en una misma bacteria; (ii) la especificidad diferencial por quimioefectores que presentan

DULs con alta similitud de secuencia; y (iii) la divergencia de secuencia existente entre los distintos tipos de DULs [5, 28]. Para avanzar en este conocimiento, se están empleando diferentes aproximaciones multidisciplinarias. Entre ellas, se incluyen los escrutinios de alto rendimiento con proteínas recombinantes, técnicas biofísicas, cristalográficas y estudios de acoplamiento molecular *in silico* [28].

### **Papel de la motilidad y la quimiotaxis en la interacción planta-bacteria**

La importancia de la motilidad en fitobacterias beneficiosas y patógenas para la colonización de tejidos vegetales se ha demostrado en múltiples estudios. Así, cepas mutantes que presentan una motilidad flagelar reducida colonizan menos eficientemente la rizosfera o presentan dificultades para establecerse como poblaciones endófitas en las raíces [29–33]. Por otra parte, variantes mutantes hipermóviles aisladas de la rizosfera presentan una mayor capacidad competitiva para la colonización radicular que las cepas silvestre [29]. De forma similar, mutantes de bacterias fitopatógenas deficientes en motilidad dependiente de flagelo presentan una menor capacidad colonizadora de tejidos foliares [34, 35]. Por tanto, se podría generalizar que una reducción en la motilidad flagelar resulta en una disminución de la colonización de la planta y una menor

fitopatogenicidad [34, 36–39].

La caracterización de cepas mutantes deficientes en proteínas quimioseñaladoras ha permitido establecer la relevancia de la quimiotaxis tanto para la colonización de la rizosfera y tejidos vegetales por bacterias beneficiosas [40] como para virulencia de bacterias fitopatógenas [41]. En concordancia con estos datos, el análisis *in silico* de genomas bacterianos ha revelado que las bacterias con estilos de vida complejos y con elevada diversidad metabólica, como es el caso de bacterias que interactúan con plantas, presentan un mayor número de proteínas quimiorreceptoras [40–43]. Así, el análisis de los genomas de bacterias edáficas que establecen interacciones beneficiosas con plantas indica que la mayoría de estos microorganismos presentan genes de quimiotaxis y motilidad, lo que les permite migrar desde entornos altamente heterogéneos como los suelos hasta ambientes más favorables para su supervivencia y proliferación [40]. Entre estos ambientes favorables para el desarrollo bacteriano se encuentra la rizosfera, donde las bacterias tienen acceso a altas concentraciones de nutrientes orgánicos e inorgánicos procedentes de los exudados radiculares [44–46]. Adicionalmente, el porcentaje de bacterias que presentan vías de quimiotaxis es considerablemente mayor en

bacterias fitopatógenas que en patógenas de humanos y otros animales [41, 43]. Además, en promedio, el número de quimiorreceptores presentes en bacterias fitopatógenas es significativamente mayor que en patógenos humanos u otros animales [41]. En su conjunto, estos datos son indicativos de la relevancia de la quimiotaxis en bacterias asociadas a plantas. En el presente artículo se aborda un análisis detallado de los mecanismos moleculares de la quimiotaxis durante la interacción planta-bacteria, tanto en fitobacterias beneficiosas como patógenas. Para ello, se consideraron los estudios existentes en varias fitobacterias modelo.

## Quimiotaxis en fitobacterias beneficiosas

### *Azospirillum brasilense*

*Azospirillum brasilense* es una de las rizobacterias promotoras del crecimiento vegetal (PGPR, del inglés “plant growth promoting rhizobacterium”) más estudiadas y representa un modelo de referencia en la investigación de las interacciones planta-bacteria [47]. Entre sus propiedades promotoras del crecimiento vegetal destacan su capacidad para fijar nitrógeno atmosférico, así como la producción de ácido indolacético (AIA) y óxido nítrico [47]. Debido a estas características, *A. brasilense* se comercializa como biofertilizante para su aplicación a cultivos como el maíz,

trigo, soja o cebada [48]. También se ha descrito que *A. brasilense* podría ser de gran interés en el biocontrol de bacterias, hongos e insectos fitopatógenos [49–54].

La motilidad de *A. brasilense* es crucial para la colonización de raíces y su dispersión desde raíces colonizadas [55–57]. Esta rizobacteria presenta quimiotaxis hacia exudados radiculares y componentes individuales de los mismos (ej. azúcares, ácidos orgánicos, aminoácidos y compuestos aromáticos) [40, 58, 59]. Se ha demostrado que mutantes de *A. brasilense* deficientes en quimiotaxis presentan una colonización radicular reducida en comparación con la cepa silvestre [58, 60].

Las cepas de *A. brasilense* presentan cuatro vías de quimioseñalización, de las cuales únicamente las vías Che1 y Che4 juegan un papel esencial en la quimiotaxis controlando, respectivamente, la velocidad del flagelo y los cambios en la dirección de rotación del motor flagelar [61, 62]. Además, se ha demostrado la importancia de la vía Che4 para la colonización de raíces [62]. El empleo de aproximaciones que permiten la visualización de la colonización de la rizosfera y raíces han permitido establecer que *A. brasilense* coloniza preferentemente los pelos radicales y las zonas de elongación radicular en plantas de trigo y alfalfa. La respuesta quimioatrayente se observó segundos después de exponer la rizobacteria a raíces de

trigo; respuesta que no se produjo en cepas mutantes no quimiotácticas [60]. En cambio, se observó una respuesta quimiorrepelente en la zona del ápice radicular de trigo [60].

Las cepas secuenciadas de *A. brasilense* presentan entre 50 y 52 proteínas quimiorreceptoras (Tabla 1) y dos de ellas, Tlp1 y Aer, son importantes para la colonización de raíces [60, 63, 64]. El quimiorreceptor Aer juega un papel en la quimiotaxis energética de *A. brasilense* y media respuestas de quimiorrepelencia frente a especies reactivas de oxígeno [60, 64]. Por otro lado, Tlp1 es responsable de mediar quimiotaxis atrayente hacia ácidos orgánicos como el malato, piruvato y succinato, además de respuestas quimiorrepelentes frente a especies reactivas de oxígeno. Así, un mutante en *tlp1* es deficiente en la colonización de pelos radicales y zonas de elongación radicular; pero coloniza eficientemente ápices radiculares [60].

#### *Bacillus* spp.

Las bacterias asociadas a plantas pertenecientes al género *Bacillus* son consideradas excelentes promotoras del crecimiento vegetal [66, 67] y agentes de biocontrol de bacterias [68–72] y hongos fitopatógenos [73–79]. Este último aspecto está fundamentalmente motivado por su capacidad para sintetizar compuestos antibióticos e inducir resistencia sistémica

**Tabla 1.** Número de quimiorreceptores en las especies bacterianas analizadas en este trabajo.

Especies bacterianas	Phylum	Nº de quimiorreceptores <sup>a</sup>
<i>Azospirillum brasilense</i>	Proteobacteria	50-52
<i>Bacillus subtilis</i>	Firmicutes	6-10
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Firmicutes	7-8
<i>Bacillus velezensis</i>	Firmicutes	8
<i>Pseudomonas putida</i>	Proteobacteria	24-39
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	Proteobacteria	26-58
<i>Pseudomonas syringae</i> “complex”	Proteobacteria	45-55
<i>Ralstonia solanacearum</i>	Proteobacteria	19-22

<sup>a</sup>Datos extraídos de MIST 3.0. [65].

(ISR) en la planta [74, 79, 80]. Bacterias beneficiosas pertenecientes al género *Bacillus* se aíslan frecuentemente de suelos y plantas, pudiendo colonizar tejidos vegetales tanto de forma epífita como endófitas [81]. Además, forman endosporas, lo que garantiza por una parte su supervivencia bajo condiciones ambientales adversas y, por otra, que puedan formularse y almacenarse fácilmente como biofertilizantes [75, 79, 82].

Diversos estudios han demostrado la importancia de la motilidad y la quimiotaxis para el adecuado establecimiento de *Bacillus* spp. en la rizosfera, permitiendo así poder iniciar la formación de biopelículas y la colonización de la raíz [83]. De hecho, en distintos estudios se ha observado la expresión

diferencial de genes implicados en motilidad y quimiotaxis en presencia de exudados radiculares, semillas y plántulas [84–86]. Además, bacterias del género *Bacillus* muestran quimiotaxis hacia componentes de exudados radiculares como aminoácidos, ácidos orgánicos y azúcares [87, 88]. Mutantes de *Bacillus* spp. deficientes en motilidad y/o quimiotaxis presentan una colonización radicular reducida en comparación con la cepa silvestre [83, 89].

*Bacillus* spp. asociadas a plantas tienen una única vía de quimioseñalización y la mayoría de las cepas de *B. subtilis* y *B. amyloliquefaciens* poseen entre 6 y 10 quimiorreceptores (Tabla 1) [65]. Entre estos receptores, McpC de *B. subtilis* media quimiotaxis hacia aminoácidos,

reconociendo 11 de forma directa y 4 indirectamente mediante PPSs [90]. Por otro lado, McpB media quimiotaxis atrayente a asparagina [91] y parece ser el único quimiorreceptor implicado en la taxis hacia este aminoácido [92]. Es de destacar que los quimiorreceptores McpB y McpC parecen estar implicados en la interacción de la *B. subtilis* con *Arabidopsis thaliana* en etapas tempranas de la colonización radicular [83]. Asimismo, en una cepa de *B. velezensis* se ha demostrado que los quimiorreceptores McpA y McpC son esenciales tanto para la quimiotaxis hacia ácidos orgánicos (McpA) y aminoácidos (McpA y McpC) presentes en exudados radiculares como para la posterior colonización de la raíz de pepino [89].

Utilizando una cepa mutante de *B. subtilis* deficiente en *cheA* se determinó la trascendencia de la quimiotaxis para el desencadenamiento de ISR en *A. thaliana* frente a la bacteria fitopatógena *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000. El estudio, que se desarrolló inoculando el suelo en el que se encontraban las plantas con una suspensión de *B. subtilis* silvestre o el mutante no quimiotáctico deficiente en *cheA*, demostró que las poblaciones de DC3000 en plantas tratadas con el mutante fueron similares a las de plantas no tratadas con el agente de biocontrol, y significativamente superiores a las de las

plantas inoculadas con la cepa silvestre de *B. subtilis* [83].

### *Pseudomonas putida*

Bacterias de la especie *P. putida* se aíslan de hábitats diversos entre los que destacan suelos y raíces. Esta ubicuidad se debe a un metabolismo altamente versátil que les permite prosperar en ambientes hostiles [93]. Varias cepas de *P. putida* se han clasificado como PGPRs [93], siendo sus principales propiedades promotoras del crecimiento su capacidad para: (i) solubilizar fosfato; (ii) sintetizar ácido indolacético [94]; (iii) desencadenar ISR [95, 96]; (iv) sintetizar sideróforos [97]; y (v) antagonizar el crecimiento bacteriano a través del sistema de secreción tipo VI [98]. Gracias a estas propiedades, *P. putida* tiene un enorme potencial como agente de biocontrol frente a enfermedades causadas por diversos organismos fitopatógenos [98–102]. Una de las principales cepas modelo es *P. putida* KT2440, la cual es una de las cepas de *Pseudomonas* mejor caracterizadas [103].

Como habitante natural de la rizosfera, *P. putida* exhibe respuestas quimiotácticas hacia exudados radiculares y forma biopelículas en superficies radiculares [104, 105]. Estudios con cepas mutantes de KT2440 deficientes en quimiotaxis han demostrado la importancia de este proceso para la colonización eficiente de la rizosfera [45]. *P. putida* KT2440 presenta tres

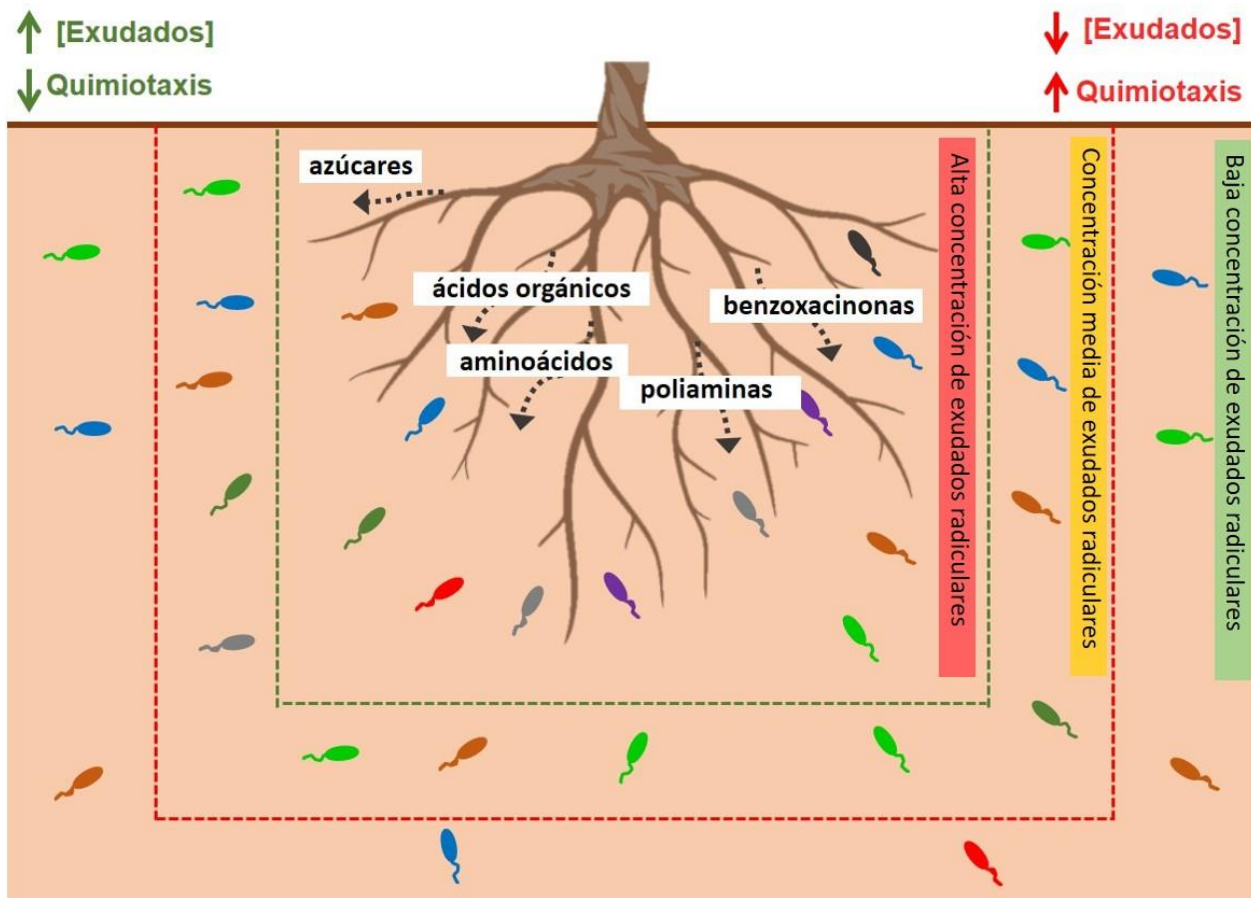
rutas de quimioseñalización, estando únicamente una de ellas implicada en quimiotaxis [45, 106]. Esta cepa presenta 27 quimiorreceptores, habiéndose caracterizado funcionalmente diversos receptores implicados en la quimiotaxis hacia ácidos orgánicos [107, 108], aminoácidos [12], poliaminas [12, 109], purinas [110], ácido gamma-aminobutírico (GABA) [111] y ácidos orgánicos cíclicos [112]. La mayoría de estos compuestos están presentes en exudados radiculares [89, 113]. Es importante considerar que se ha evaluado la influencia de diferentes concentraciones de exudados radiculares sobre la expresión de la totalidad de los quimiorreceptores de KT2440. Los resultados mostraron que bajas concentraciones de exudados inducen la expresión de un elevado número de genes que codifican quimiorreceptores, mientras que altas concentraciones producen su represión. Por tanto, estos datos sugieren que la quimiotaxis hacia raíces se activaría a una cierta distancia del órgano, mientras que la quimiotaxis tendría un papel menos relevante una vez la bacteria se encuentra en las proximidades de la raíz o establecida en la misma (Fig. 2) [45].

Se ha estudiado la importancia de quimiorreceptores específicos en la colonización radicular de *P. putida*. Así, el quimiorreceptor McpG, que reconoce específicamente GABA, juega un papel clave

tanto en la migración hacia raíces vegetales como en su posterior colonización [111]. Del mismo modo, se ha observado que la quimiotaxis hacia poliaminas, mediada por el receptor McpU, es también importante para la colonización radicular [12]. Por otra parte, *P. putida* KT2440 exhibe quimiotaxis hacia DIMBOA (2,4-dihidroxi-7-metoxi-2*H*-1,4-benzoxazin-3(4*H*)-ona), la principal *benzoxacinona* presente en exudados radiculares de maíz. Es de destacar que KT2440 coloniza menos eficientemente la rizosfera de plantas de maíz que son deficientes en la producción de DIMBOA [114]. Análisis transcriptómicos sugieren que el posible quimiorreceptor responsable de esta quimiotaxis sería el producto del gen *PP\_4888* [114, 115].

#### *Pseudomonas fluorescens*

Las bacterias de la especie *P. fluorescens* son ubicuas en suelos agrícolas y de gran relevancia como agentes de biocontrol y PGPRs – fundamentalmente gracias a su elevada capacidad de producción compuestos antibióticos, sideróforos, compuestos orgánicos volátiles, así como su capacidad para solubilizar fosfato e inducir ISR [116–121]. En varias cepas de *P. fluorescens* se ha demostrado su elevada capacidad competitiva durante la colonización de la rizosfera [122] y su papel en



**Figura 2. Modelo sobre la implicación de las diferentes concentraciones de exudados radicales en la colonización de la rizosfera.** Las diferentes líneas discontinuas representan las distancias a la raíz en el suelo circundante. Una mayor distancia a la raíz implica una menor concentración de exudados radicales. Bajas y altas concentraciones de exudados radicales se han mostrado que inducen y reprimen, respectivamente, la expresión de genes que codifican quimiorreceptores en *Pseudomonas putida* KT2440 [45]. La activación de la expresión de genes de quimiotaxis en bajas concentraciones de exudados (ej. a una alta distancia a la raíz) promovería procesos quimiotácticos hacia la raíz, reprimiéndose la quimiotaxis una vez que la bacteria se ha establecido en este órgano. Es decir, en presencia de altas concentraciones de exudados radicales. En la imagen, se destacan distintos metabolitos quimioatrayentes presentes en los exudados radicales que se ha demostrado que desempeñan una función en la colonización radicular en distintas bacterias modelo.

el biocontrol de bacterias, hongos e insectos fitopatógenos [123–127]. Estas propiedades hacen que las bacterias de esta especie sean potencialmente agentes biológicos de interés para su uso como biofertilizantes y

biopesticidas [97].

Varias cepas de *P. fluorescens* responden quimiotácticamente hacia semillas, exudados radicales y sus componentes [128–130]. Por ejemplo, se ha demostrado que *P. fluorescens*

Pf0-1 presenta quimiotaxis hacia todos los aminoácidos proteinogénicos, L-malato, succinato y fumarato [131, 132]. Además, empleando mutantes deficientes en *cheA*, se demostró que la quimiotaxis es esencial para la colonización de la rizosfera en distintas cepas de *P. fluorescens* [128, 131].

Análisis *in silico* han evidenciado que las cepas de *P. fluorescens* tienen entre 3 y 5 rutas de quimioseñalización [65], pudiendo varias de ellas jugar un papel en quimiotaxis. Así, estudios realizados en la PGPR *P. fluorescens* F113 mostraron que las vías Che1, Che2 y Che3 regulan la motilidad dependiente de flagelo, estando todas ellas implicadas en la colonización de la rizosfera y siendo la vía Che1 la que juega un papel más importante en este proceso [133].

Las distintas cepas de *P. fluorescens* presentan de 26 a 58 quimiorreceptores (Tabla 1), habiéndose determinado la función de 5 de ellos en la cepa Pf0-1 y analizado su implicación en la colonización de la rizosfera de tomate [131]. Así, el triple mutante *ctaA-ctaB-ctaC*, deficiente en tres quimiorreceptores que median quimiotaxis hacia aminoácidos, coloniza en menor grado tejidos radiculares en competición con la cepa silvestre – sugiriendo la importancia de la quimiotaxis hacia aminoácidos para la colonización radicular [131]. Asimismo, la cepa mutante *ctaA-ctaB-*

*ctaC* colonizó de manera más eficiente las raíces que una cepa mutante en *cheA*, indicando que otros quimioatrayentes presentes en exudados radiculares estarían implicados en este proceso de colonización [131]. En Pf0-1, los quimiorreceptores McpT y McpS son responsables de generar quimiotaxis atrayente hacia los ácidos orgánicos L-malato, succinato y fumarato. El quintuple mutante *ctaA-ctaB-ctaC-mcpT-mcpS* es deficiente en la colonización de raíces de tomate en comparación con el triple mutante *ctaA-ctaB-ctaC*, sugiriendo un papel de la quimiotaxis hacia ácidos orgánicos en la colonización radicular [132].

## Quimiotaxis en fitobacterias patógenas

### *Pseudomonas syringae* “complex”

Las bacterias pertenecientes al complejo *P. syringae* causan enfermedades en una gran variedad de plantas herbáceas y arbóreas, incluyendo múltiples cultivos de relevancia agrícola [134–136]. De hecho, estos microorganismos son considerados uno de los patógenos vegetales bacterianos de mayor importancia a nivel global [134]. Su capacidad infectiva se debe, en gran medida, a su competencia para producir distintos factores de virulencia como son el sistema de secreción tipo III, fitotoxinas, enzimas degradadoras de la

pared celular y hormonas vegetales, entre otros [136]. Los aislados de *P. syringae* pueden clasificarse en diferentes patovares que difieren en su perfil de huésped. Por esta razón, estos distintos patovares sirven como modelo para investigar la especificidad huésped-patógeno y la virulencia [134, 137]. De manera general, *P. syringae* se introduce en los tejidos de las plantas que infecta a través de aberturas naturales como los estomas o mediante heridas en la superficie de la planta [136, 138].

Se estima que la motilidad mediada por flagelo contribuye notablemente a la patogenicidad de *P. syringae* ya que mutaciones en genes implicados en la síntesis de este órgano motriz disminuyen la virulencia en distintas plantas huésped [138]. Aunque el papel de la quimiotaxis durante la infección es menos conocido, *P. syringae* muestra quimiotaxis hacia fitohormonas [22] y extractos vegetales [139]. Además, los datos actuales son indicativos de que la quimiotaxis en *P. syringae* tiene un papel fundamental en las etapas previas de la colonización de los espacios intercelulares de la planta hospedadora, mientras que no se requiere una vez que el patógeno se ha establecido en el apoplasto [140]. Para confirmar este hecho, análisis transcriptómicos permitieron comparar el perfil de expresión de *P. syringae* creciendo de forma epífita en hojas frente a bacterias desarrollándose en espacios

apoplásticos. Los resultados revelaron la inducción en la expresión de genes implicados en la síntesis del flagelo y en quimiotaxis, incluyendo varios genes que codifican quimiorreceptores, en las bacterias que se encontraban creciendo de manera epífita. En cambio, la expresión de estos genes se reprimió cuando las bacterias se encontraban localizadas en el apoplasto [140]. En concordancia con estos datos, se ha observado que *P. syringae* pv. tomato se mueve quimiotácticamente hacia estomas abiertos, mientras que no muestra taxis hacia los mismos cuando éstos se encuentran cerrados [141].

La bacteria modelo *P. syringae* pv. tomato DC3000 presenta cuatro vías de quimiosignalización. La vía Che2 es una ruta de quimiotaxis canónica y una cepa mutante deficiente en *cheA2* no presenta quimiotaxis hacia varios amino ácidos, ácidos orgánicos y poliaminas [142]. Además, cuando se inocularon cepas de *P. syringae* pv. tomato en plantas de tomate mediante aspersión, una cepa deficiente en *cheA2* presentó una menor capacidad que la cepa silvestre para establecerse en la planta. Sin embargo, no se observaron diferencias entre las capacidades colonizadoras entre la cepa silvestre y un mutante *cheA2* cuando ambas cepas se inocularon directamente en el apoplasto de plantas de tomate [143]. Estos datos son de

nuevo indicativos de que la quimiotaxis en *P. syringae* pv. tomato es esencial durante la fase epífita de la infección [143].

Los genomas de las bacterias pertenecientes al complejo *P. syringae* presentan entre 45 y 55 quimiorreceptores (Tabla 1) y actualmente se desconoce la función de la mayoría de ellos. Sin embargo, se ha demostrado el papel de varios quimiorreceptores en la virulencia de diferentes cepas del complejo *P. syringae*. Por ejemplo, el quimiorreceptor PscA de *P. syringae* pv. tomato DC3000 reconoce específicamente L-Asp, L-Glu y D-Asp. La mutación de *pscA* no solo resultó en una ausencia de quimiotaxis hacia estos aminoácidos, sino en una disminución en la virulencia en plantas de tomate con respecto a la cepa silvestre [142]. De manera análoga, se ha demostrado en plantas de tabaco que dos cepas mutantes de *P. syringae* pv. *tabaci* deficientes en los quimiorreceptores PscB y PscC2, responsables de generar quimiotaxis hacia varios aminoácidos, mostraron una menor virulencia que la cepa silvestre [144]. Asimismo, la caracterización fenotípica en plantas de olivo de una librería de mutantes generada en la cepa *P. savastanoi* pv. *savastanoi* NCPPB 3335 permitió identificar un mutante deficiente en el quimiorreceptor PSA3335\_2872 que presentaba una disminución en la virulencia. Aunque se desconoce el quimioefector

reconocido por este receptor, una cepa mutante en PSA3335\_2872 generó tumores de menor tamaño y alcanzó menores densidades poblacionales *in planta* en comparación con la cepa silvestre [145]. Otro patovar de *P. syringae* de gran interés es *P. syringae* pv. *actinidiae*, responsable de causar la enfermedad del chancro bacteriano del kiwi [146]. Se ha demostrado que los quimiorreceptores PscA, PscB y PscC de *P. syringae* pv. *actinidiae* reconocen aminoácidos y son responsables de generar quimiotaxis atrayente hacia estos quimioefectores [147]. Análisis transcripcionales durante etapas tempranas de infección de plantas de kiwi empleando la cepa *P. syringae* pv. *actinidiae* ICMP 18884 como modelo, permitieron identificar dos quimiorreceptores cuya expresión se encontraba inducida [148]. Se desconoce la función de ambos receptores pero las actuales hipótesis sugieren que tienen un papel clave en la interiorización bacteriana, por ejemplo, a través de los estomas [148].

#### *Ralstonia solanacearum*

*R. solanacearum* es uno de los fitopatógenos bacterianos de mayor relevancia a nivel mundial. Presenta un elevado espectro de huéspedes de importancia agrícola como, por ejemplo, patata, tabaco, tomate, berenjena y plátano, entre otros [134]. Infecta a las plantas

mediante heridas en la raíz o por sitios de emergencia de raíces secundarias. Una vez efectuada la interiorización, la bacteria alcanza el xilema, en donde genera grandes densidades celulares, ocasionando el marchitamiento y finalmente la muerte de la planta [134].

Se ha demostrado que la motilidad es necesaria para la invasión y patogenicidad de *R. solanacearum* en plantas de tomate [38]. Asimismo, el papel de la quimiotaxis en la virulencia de esta bacteria se demostró mediante la caracterización de cepas mutantes deficientes en genes que codifican las proteínas CheA y CheW. Estos mutantes son no quimiotácticos y mostraron una virulencia en plantas de tomate significativamente inferior a la que presentaba la cepa silvestre y no diferenciable de la virulencia de una cepa mutante deficiente en la síntesis de flagelo [149]. *R. solanacearum* es atraída quimiotácticamente por diversos aminoácidos, ácidos orgánicos, ácidos aromáticos hidroxilados y ácido jasmónico [149, 150]. Es de subrayar que ensayos de quimiotaxis empleando exudados radiculares de distintas plantas sugirieron que las cepas de *R. solanacearum* presentan especificidad de huésped a través del reconocimiento de distintos componentes presentes en los exudados radiculares. En particular, empleando *R. solanacearum* K60 (patógeno de tomate)

como modelo, se observó que esta cepa presenta una mayor quimiotaxis hacia exudados de tomate con respecto a exudados de una planta no huésped como el arroz [149].

El análisis genómico de diferentes cepas de *R. solanacearum* reveló que presentan entre 20 y 22 quimiorreceptores (Tabla 1), estando la mayor parte de ellos sin caracterizar. Los quimiorreceptores McpA, McpM y McpT generan quimiotaxis hacia aminoácidos, L-malato y D-malato, respectivamente [151, 152]; mientras que los receptores McpC y McpP son responsables de mediar quimiotaxis hacia citrato [153]. Además, se ha demostrado que McpP es responsable de la quimiotaxis repelente hacia maleato y atrayente hacia fosfato inorgánico [154]. Ensayos con cepas mutantes deficientes en los quimiorreceptores McpA y McpM mostraron que el mutante *mcpM* presentaba una menor respuesta quimiotáctica hacia exudados radiculares de tomate con respecto a la cepa silvestre [151]. Además, el mutante *mcpM* resultó ser menos virulento en plantas de tomate que la cepa parental [151]. En cambio, las mutaciones en *mcpT*, *mcpC* o *mcpP* no alteraron la fitopatogeneidad de *R. solanacearum* [152]. Se ha estudiado el papel de los quimiorreceptores de aerotaxis Aer1 y Aer2 en la virulencia de *R. solanacearum*, observándose que tanto el mutante simple *aer2* como el

mutante doble *aer1-aer2* presentaban un retraso en el desarrollo de la enfermedad en plantas de tomate [155].

## CONCLUSIONES

Las vías de quimioseñalización son uno de los sistemas de transducción de señales más abundantes en bacterias, permitiendo a éstas responder frente a múltiples señales ambientales. Su importancia queda reflejada por el hecho de que aproximadamente la mitad de las bacterias secuenciadas presentan vías de quimioseñalización [6, 43], siendo la principal función de estas vías la regulación de procesos quimiotácticos [6]. Asimismo, existen diversos estudios que correlacionan el número de quimiorreceptores codificados en los genomas bacterianos con el estilo de vida de las bacterias correspondientes [42, 43]. De hecho, el análisis de aproximadamente 12000 genomas ha revelado que las bacterias asociadas a plantas presentan, por término medio, el doble de quimiorreceptores por genoma con respecto a las bacterias con estilos de vida alternativos (160). Los datos existentes actualmente son indicativos de que la quimiotaxis hacia aminoácidos, ácidos orgánicos y azúcares es de enorme importancia para la eficiente colonización de plantas por fitobacterias, tanto beneficiosas como patógenas [60, 83, 89, 111, 131, 142, 151, 156] (Fig. 2). Asimismo,

muchos de los quimiorreceptores presentes en bacterias asociadas a plantas son altamente específicos de bacterias que presentan un estilo de vida asociado a hospedadores vegetales [43], lo que sugiere que estos receptores podrían reconocer específicamente compuestos derivados de plantas. En su conjunto, los datos disponibles actualmente destacan que la quimiotaxis es de especial importancia para el establecimiento de interacciones entre plantas y bacterias. En esta compleja interacción, el reconocimiento de señales específicas de origen vegetal jugaría un papel clave. Actualmente estamos al inicio de poder descifrar la naturaleza de estas señales vegetales y se prevé que los años próximos serán extraordinariamente prolíficos en cuanto a la identificación y caracterización de nuevos quimiorreceptores de relevancia para el establecimiento de interacciones planta-bacteria.

## CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran no tener conflictos de interés.

## AGRADECIMIENTOS

Esta publicación es parte de los proyectos de I+D+i PID2020-112612GB-I00 (a Tino Krell) y PID2019-103972GA-I00 (a Miguel A. Matilla) financiados por MCIN/ AEI

/10.13039/501100011033, y el proyecto de financiado por la Junta de Andalucía P18-FR-1621 (a Tino Krell). Salvador Muñoz-Mira ostenta una beca JAE-Intro del CSIC (Ref. JAEIN T\_21\_02263).

**Abreviaturas:** DUL, dominio de unión a ligandos; ISR, *induced systemic resistance* o resistencia sistémica inducida; PPS, proteína periplásmica de unión a sustratos; PGPR, *plant growth promoting rhizobacterium* o rizobacteria promotora del crecimiento vegetal.

## REFERENCIAS

[1]. Brunke S, Hube B. Adaptive Prediction As a Strategy in Microbial Infections. *PLOS Pathog* 2014; 10:e1004356.

[2]. Leonard S, Hommais F, Nasser W, Reverchon S. Plant–phytopathogen interactions: bacterial responses to environmental and plant stimuli. *Environ Microbiol* 2017; 19:1689–716.

[3]. Matilla MA, Velando F, Martín-Mora D, Monteagudo-Cascales E, Krell T. A catalogue of signal molecules that interact with sensor kinases, chemoreceptors and transcriptional regulators. *FEMS Microbiol Rev* 2021. In press. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuab043>.

[4]. Montgomery BL. Sensing the light: photoreceptive systems and signal transduction

in cyanobacteria. *Mol Microbiol* 2007; 64: 16–27.

[5]. Ortega Á, Zhulin IB, Krell T. Sensory Repertoire of Bacterial Chemoreceptors. *Microbiol Mol Biol Rev* 2017; 81:1–28.

[6]. Wuichet K, Zhulin IB. Origins and diversification of a complex signal transduction system in prokaryotes. *Sci Signal*. 2010; 3(128):ra50.

[7]. Ulrich LE, Koonin EV, Zhulin IB. One-component systems dominate signal transduction in prokaryotes. *Trends Microbiol* 2005; 13:52–6.

[8]. Zschiedrich CP, Keidel V, Szurmant H. Molecular Mechanisms of Two-Component Signal Transduction. *J Mol Biol* 2016; 428:3752–75.

[9]. Matilla MA, Martín-Mora D, Gavira JA, Krell T. *Pseudomonas aeruginosa* as a Model To Study Chemosensory Pathway Signaling. *Microbiol Mol Biol Rev*. 2021; 85:e00151-20.

[10]. Bi S, Sourjik V. Stimulus sensing and signal processing in bacterial chemotaxis. *Curr Opin Microbiol* 2018; 45:22–9.

[11]. Colin R, Ni B, Laganenka L, Sourjik V. Multiple functions of flagellar motility and chemotaxis in bacterial physiology. *FEMS Microbiol Rev* 2021; fuab038.

[12]. Corral-Lugo A, Torre JD la, Matilla MA, Fernández M, Morel B, Espinosa-Urgel M, *et*



- al.* Assessment of the contribution of chemoreceptor-based signalling to biofilm formation. *Environ Microbiol* 2016; 18:3355–72.
- [13]. Schweinitzer T, Josenhans C. Bacterial energy taxis: a global strategy? *Arch Microbiol* 2010; 192:507–20.
- [14]. Yang W, Briegel A. Diversity of Bacterial Chemosensory Arrays. *Trends Microbiol* 2020; 28:68–80.
- [15]. Colin R, Sourjik V. Emergent properties of bacterial chemotaxis pathway. *Curr Opin Microbiol.* 2017; 39:24–33.
- [16]. Parkinson JS, Hazelbauer GL, Falke JJ. Signaling and sensory adaptation in *Escherichia coli* chemoreceptors: 2015 update. *Trends Microbiol* 2015; 23:257–66.
- [17]. Matilla MA, Martín-Mora D, Krell T. The use of isothermal titration calorimetry to unravel chemotactic signalling mechanisms. *Environ Microbiol* 2020; 22(8):3005-3019.
- [18]. Matilla MA, Ortega Á, Krell T. The role of solute binding proteins in signal transduction. *Comput Struct Biotechnol J.* 2021; 19:1786–805.
- [19]. Parales RE, Luu RA, Hughes JG, Ditty JL. Bacterial chemotaxis to xenobiotic chemicals and naturally-occurring analogs. *Curr Opin Biotechnol* 2015; 33:318–26.
- [20]. Sampedro I, Parales RE, Krell T, Hill JE. *Pseudomonas* chemotaxis. *FEMS Microbiol Rev* 2015; 39:17–46.
- [21]. Antunez-Lamas M, Cabrera E, Lopez-Solanilla E, Solano R, González-Melendi P, Chico JM, et al. Bacterial chemoattraction towards jasmonate plays a role in the entry of *Dickeya dadantii* through wounded tissues. *Mol Microbiol* 2009; 74:662–71.
- [22]. Kim H-E, Shitashiro M, Kuroda A, Takiguchi N, Kato J. Ethylene Chemotaxis in *Pseudomonas aeruginosa* and Other *Pseudomonas* Species. *Microb Environ* 2007; 22:186–9.
- [23]. Rico-Jiménez M, Reyes-Darias JA, Ortega Á, Díez Peña AI, Morel B, Krell T. Two different mechanisms mediate chemotaxis to inorganic phosphate in *Pseudomonas aeruginosa*. *Sci Rep* 2016; 6:28967.
- [24]. Englert DL, Adase CA, Jayaraman A, Manson MD. Repellent Taxis in Response to Nickel Ion Requires neither Ni<sup>2+</sup> Transport nor the Periplasmic NikA Binding Protein. *J Bacteriol* 2010; 192:2633–7.
- [25]. Pasupuleti S, Sule N, Cohn WB, MacKenzie DS, Jayaraman A, Manson MD. Chemotaxis of *Escherichia coli* to Norepinephrine (NE) Requires Conversion of NE to 3,4-Dihydroxymandelic Acid. *J Bacteriol* 2014; 196:3992–4000.
- [26]. Hegde M, Englert DL, Schrock S, Cohn

WB, Vogt C, Wood TK, *et al.* Chemotaxis to the Quorum-Sensing Signal AI-2 Requires the Tsr Chemoreceptor and the Periplasmic LsrB AI-2-Binding Protein. *J Bacteriol* 2011; 193:768–73.

[27]. Zhang L, Li S, Liu X, Wang Z, Jiang M, Wang R, *et al.* Sensing of autoinducer-2 by functionally distinct receptors in prokaryotes. *Nat Commun* 2020; 11:5371.

[28]. Martin-Mora D, Fernandez M, Velando F, Ortega A, Gavira JA, Matilla MA, *et al.* Functional Annotation of Bacterial Signal Transduction Systems: Progress and Challenges. *Int J Mol Sci* 2018; 19(12):3755.

[29]. Barahona E, Navazo A, Yousef-Coronado F, Aguirre de Cárcer D, Martínez-Granero F, Espinosa-Urgel M, *et al.* Efficient rhizosphere colonization by *Pseudomonas fluorescens* f113 mutants unable to form biofilms on abiotic surfaces. *Environ Microbiol* 2010; 12:3185–95.

[30]. Buschart A, Sachs S, Chen X, Herglotz J, Krause A, Reinhold-Hurek B. Flagella mediate endophytic competence rather than act as MAMPS in rice-*Azoarcus* sp. strain BH72 interactions. *Mol Plant Microbe Interact* 2012; 25:191–9.

[31]. Cole BJ, Feltcher ME, Waters RJ, Wetmore KM, Mucyn TS, Ryan EM, *et al.* Genome-wide identification of bacterial plant colonization genes. *PLoS Biol* 2017;

15:e2002860.

[32]. Fernández-Llamas H, Díaz E, Carmona M. Motility, Adhesion and c-di-GMP Influence the Endophytic Colonization of Rice by *Azoarcus* sp. CIB. *Microorganisms* 2021; 9:554.

[33]. Knights HE, Jorin B, Haskett TL, Poole PS. Deciphering bacterial mechanisms of root colonization. *Environ Microbiol Rep* 2021; 13(4):428-444.

[34]. Antunez-Lamas M, Cabrera-Ordóñez E, Lopez-Solanilla E, Raposo R, Trelles-Salazar O, Rodríguez-Moreno A, *et al.* Role of motility and chemotaxis in the pathogenesis of *Dickeya dadantii* 3937 (ex *Erwinia chrysanthemi* 3937). *Microbiology* 2009; 155(2):434–42.

[35]. Haefele DM, Lindow SE. Flagellar Motility Confers Epiphytic Fitness Advantages upon *Pseudomonas syringae*. *Appl Environ Microbiol.* 1987; 53:2528–33.

[36]. Ichinose Y, Shimizu R, Ikeda Y, Taguchi F, Marutani M, Mukaiharu T, *et al.* Need for flagella for complete virulence of *Pseudomonas syringae* pv. tabaci: genetic analysis with flagella-defective mutants *fliC* and *fliD* in host tobacco plants. *J General Plant Pathol* 2003; 69:244–9.

[37]. Neale HC, Hulin MT, Harrison RJ, Jackson RW, Arnold DL. Transposon Mutagenesis of *Pseudomonas syringae*

Pathovars *syringae* and *morsprunorum* to Identify Genes Involved in Bacterial Canker Disease of Cherry. *Microorganisms* 2021; 9(6):1328.

[38]. Tans-Kersten J, Huang H, Allen C. *Ralstonia solanacearum* Needs Motility for Invasive Virulence on Tomato. *J Bacteriol* 2001; 183:3597–605.

[39]. Weller-Stuart T, Toth I, De Maayer P, Coutinho T. Swimming and twitching motility are essential for attachment and virulence of *Pantoea ananatis* in onion seedlings. *Mol Plant Pathol* 2017; 18:734–45.

[40]. Scharf BE, Hynes MF, Alexandre GM. Chemotaxis signaling systems in model beneficial plant-bacteria associations. *Plant Mol Biol* 2016; 90:549–59.

[41]. Matilla MA, Krell T. The effect of bacterial chemotaxis on host infection and pathogenicity. *FEMS Microbiol Rev* 2018; 42:40–67.

[42]. Lacal J, García-Fontana C, Muñoz-Martínez F, Ramos J-L, Krell T. Sensing of environmental signals: classification of chemoreceptors according to the size of their ligand binding regions. *Environ Microbiol* 2010; 12:2873–84.

[43]. Sanchis-López C, Cerna-Vargas JP, Santamaría-Hernando S, Ramos C, Krell T, Rodríguez-Palenzuela P, *et al.* Prevalence and

Specificity of Chemoreceptor Profiles in Plant-Associated Bacteria. *mSystems*. 2021; 6(5):e0095121.

[44]. Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM. The Role of Root Exudates in Rhizosphere Interactions with Plants and Other Organisms. *Annu Rev Plant Biol* 2006; 57:233–66.

[45]. Lopez-Farfan D, Reyes-Darias JA, Matilla MA, Krell T. Concentration Dependent Effect of Plant Root Exudates on the Chemosensory Systems of *Pseudomonas putida* KT2440. *Front Microbiol* 2019; 10:78.

[46]. Vives-Peris V, de Ollas C, Gómez-Cadenas A, Pérez-Clemente RM. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Rep* 2020; 39:3–17.

[47]. Fibach-Paldi S, Burdman S, Okon Y. Key physiological properties contributing to rhizosphere adaptation and plant growth promotion abilities of *Azospirillum brasilense*. *FEMS Microbiol Lett* 2012; 326:99–108.

[48]. Okon Y, Labandera-Gonzales C, Lage M, Lage P. Agronomic Applications of *Azospirillum* and Other PGPR. In: de Bruijn FJ, editor. *Biological Nitrogen Fixation*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc; 2015. p. 925–36.

[49]. Bashan Y, de-Bashan LE. Protection of Tomato Seedlings against Infection by

*Pseudomonas syringae* pv. tomato by Using the Plant Growth-Promoting Bacterium *Azospirillum brasilense*. *Appl Environ Microbiol* 2002; 68:2637–43.

[50]. Joe MM, Sivakumar PK. Seed priming with co-flocs of *Azospirillum* and *Pseudomonas* for effective management of rice blast. *Arch Phytopathol Plant Prot* 2010; 43:1551–63.

[51]. Romero AM, Correa OS, Moccia S, Rivas JG. Effect of *Azospirillum*-mediated plant growth promotion on the development of bacterial diseases on fresh-market and cherry tomato. *J Appl Microbiol* 2003; 95:832–8.

[52]. Russo A, Vettori L, Felici C, Fiaschi G, Morini S, Toffanin A. Enhanced micropropagation response and biocontrol effect of *Azospirillum brasilense* Sp245 on *Prunus cerasifera* L. clone Mr.S 2/5 plants. *J Biotechnol* 2008; 134:312–9.

[53]. Santos F, Peñaflores MFGV, Paré PW, Sanches PA, Kamiya AC, Tonelli M, *et al.* A Novel Interaction between Plant-Beneficial Rhizobacteria and Roots: Colonization Induces Corn Resistance against the Root Herbivore *Diabrotica speciosa*. *PLoS ONE*. 2014; 9:e113280.

[54]. Tortora ML, Díaz-Ricci JC, Pedraza RO. Protection of strawberry plants (*Fragaria ananassa* Duch.) against anthracnose disease induced by *Azospirillum brasilense*. *Plant Soil*

2012; 356:279–90.

[55]. Rossi FA, Medeot DB, Liaudat JP, Pistorio M, Jofré E. In *Azospirillum brasilense*, mutations in *flmA* or *flmB* genes affect polar flagellum assembly, surface polysaccharides, and attachment to maize roots. *Microbiol Res* 2016; 190:55–62.

[56]. Bashan Y, Holguin G. Root-to-Root Travel of the Beneficial Bacterium *Azospirillum brasilense*. *Appl Environ Microbiol* 1994; 60:2120–31.

[57]. Bashan Y, Holguin G. Inter-root movement of *Azospirillum brasilense* and subsequent root colonization of crop and weed seedlings growing in soil. *Microb Ecol* 1995; 29:269–81.

[58]. Van de Broek A, Lambrecht M, Vanderleyden J. Bacterial chemotactic motility is important for the initiation of wheat root colonization by *Azospirillum brasilense*. *Microbiology* 1998; 144(9):2599–606.

[59]. Hauwaerts D, Alexandre G, Das SK, Vanderleyden J, Zhulin IB. A major chemotaxis gene cluster in *Azospirillum brasilense* and relationships between chemotaxis operons in alpha-proteobacteria. *FEMS Microbiol Lett* 2002; 208:61–7.

[60]. O'Neal L, Vo L, Alexandre G. Specific Root Exudate Compounds Sensed by Dedicated Chemoreceptors Shape *Azospirillum brasilense*

Chemotaxis in the Rhizosphere. *Appl Environ Microbiol* 2020; 86:e01026-20.

[61]. Bible A, Russell MH, Alexandre G. The *Azospirillum brasilense* Che1 Chemotaxis Pathway Controls Swimming Velocity, Which Affects Transient Cell-to-Cell Clumping. *J Bacteriol* 2012; 194:3343–55.

[62]. Mukherjee T, Kumar D, Burriss N, Xie Z, Alexandre G. *Azospirillum brasilense* chemotaxis depends on two signaling pathways regulating distinct motility parameters. *J Bacteriol* 2016; 198:1764–72.

[63]. Greer-Phillips SE, Stephens BB, Alexandre G. An Energy Taxic Transducer Promotes Root Colonization by *Azospirillum brasilense*. *J Bacteriol* 2004; 186:6595–604.

[64]. O’Neal L, Akhter S, Alexandre G. A PilZ-Containing Chemotaxis Receptor Mediates Oxygen and Wheat Root Sensing in *Azospirillum brasilense*. *Front Microbiol* 2019; 10:312.

[65]. Gumerov VM, Ortega DR, Adebali O, Ulrich LE, Zhulin IB. MiST 3.0: an updated microbial signal transduction database with an emphasis on chemosensory systems. *Nucl Acids Res* 2020; 48:D459–64.

[66]. Blake C, Christensen MN, Kovács ÁT. Molecular Aspects of Plant Growth Promotion and Protection by *Bacillus subtilis*. *Mol Plant Microb Interact.* 2021; 34:15–25.

[67]. Radhakrishnan R, Hashem A, Abd\textbackslash\_Allah EF. *Bacillus*: A Biological Tool for Crop Improvement through Bio-Molecular Changes in Adverse Environments. *Front Physiol* 2017; 8:667.

[68]. Azaiez S, Ben Slimene I, Karkouch I, Essid R, Jallouli S, Djebali N, *et al.* Biological control of the soft rot bacterium *Pectobacterium carotovorum* by *Bacillus amyloliquefaciens* strain Ar10 producing glycolipid-like compounds. *Microbiol Res* 2018; 217:23–33.

[69]. Broggin GAL, Duffy B, Holliger E, Schärer H-J, Gessler C, Patocchi A. Detection of the fire blight biocontrol agent *Bacillus subtilis* BD170 (Biopro®) in a Swiss apple orchard. *Eur J Plant Pathol* 2005; 111:93–100.

[70]. Chen Y, Yan F, Chai Y, Liu H, Kolter R, Losick R, *et al.* Biocontrol of tomato wilt disease by *Bacillus subtilis* isolates from natural environments depends on conserved genes mediating biofilm formation. *Environ Microbiol* 2013; 15:848–64.

[71]. Fan H, Zhang Z, Li Y, Zhang X, Duan Y, Wang Q. Biocontrol of Bacterial Fruit Blotch by *Bacillus subtilis* 9407 via Surfactin-Mediated Antibacterial Activity and Colonization. *Front Microbiol* 2017; 8:1973.

[72]. Zicca S, De Bellis P, Masiello M, Saponari M, Saldarelli P, Boscia D, *et al.*

Antagonistic activity of olive endophytic bacteria and of *Bacillus* spp. strains against *Xylella fastidiosa*. *Microbiol Res* 2020; 236:126467.

[73]. Cazorla FM, Romero D, Pérez-García A, Lugtenberg BJJ, Vicente A de, Bloemberg G. Isolation and characterization of antagonistic *Bacillus subtilis* strains from the avocado rhizoplane displaying biocontrol activity. *J Appl Microbiol* 2007; 103:1950–9.

[74]. Chowdappa P, Mohan Kumar SP, Jyothi Lakshmi M, Upreti KK. Growth stimulation and induction of systemic resistance in tomato against early and late blight by *Bacillus subtilis* OTPB1 or *Trichoderma harzianum* OTPB3. *Biol Control* 2013; 65:109–17.

[75]. Collins DP, Jacobsen BJ. Optimizing a *Bacillus subtilis* isolate for biological control of sugar beet cercospora leaf spot. *Biol Control* 2003; 26:153–61.

[76]. Jangir M, Pathak R, Sharma S, Sharma S. Biocontrol mechanisms of *Bacillus* sp., isolated from tomato rhizosphere, against *Fusarium oxysporum* f. sp. lycopersici. *Biol Control* 2018; 123:60–70.

[77]. Li Y, Gu Y, Li J, Xu M, Wei Q, Wang Y. Biocontrol agent *Bacillus amyloliquefaciens* LJ02 induces systemic resistance against cucurbits powdery mildew. *Front Microbiol* 2015; 6:883.

[78]. Solanki MK, Singh RK, Srivastava S, Kumar S, Kashyap PL, Srivastava AK. Characterization of antagonistic-potential of two *Bacillus* strains and their biocontrol activity against *Rhizoctonia solani* in tomato. *J Basic Microbiol* 2015; 55:82–90.

[79]. Todorova S, Kozhuharova L. Characteristics and antimicrobial activity of *Bacillus subtilis* strains isolated from soil. *World J Microbiol Biotechnol* 2010; 26:1207–16.

[80]. Chowdhury SP, Hartmann A, Gao X, Borriss R. Biocontrol mechanism by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 – a review. *Front Microbiol* 2015; 6:780.

[81]. McSpadden Gardener BB. Ecology of *Bacillus* and *Paenibacillus* spp. in Agricultural Systems. *Phytopathol* 2004; 94:1252–8.

[82]. Piggot PJ, Hilbert DW. Sporulation of *Bacillus subtilis*. *Curr Opin Microbiol.* 2004; 7:579–86.

[83]. Allard-Massicotte R, Tessier L, Lécuyer F, Lakshmanan V, Lucier J-F, Garneau D, *et al.* *Bacillus subtilis* Early Colonization of *Arabidopsis thaliana* Roots Involves Multiple Chemotaxis Receptors. *mBio* 2016; 7(6):e01664-16.

[84]. Fan B, Carvalhais LC, Becker A, Fedoseyenko D, von Wirén N, Borriss R. Transcriptomic profiling of *Bacillus*

*amyloliquefaciens* FZB42 in response to maize root exudates. BMC Microbiol. 2012; 12:116.

[85]. Xie S, Wu H, Chen L, Zang H, Xie Y, Gao X. Transcriptome profiling of *Bacillus subtilis* OKB105 in response to rice seedlings. BMC Microbiol 2015; 15:21.

[86]. Yaryura PM, León M, Correa OS, Kerber NL, Pucheu NL, García AF. Assessment of the Role of Chemotaxis and Biofilm Formation as Requirements for Colonization of Roots and Seeds of Soybean Plants by *Bacillus amyloliquefaciens* BNM339. Curr Microbiol 2008; 56:625–32.

[87]. Feng H, Zhang N, Du W, Zhang H, Liu Y, Fu R, *et al.* Identification of Chemotaxis Compounds in Root Exudates and Their Sensing Chemoreceptors in Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. Mol Plant Microb Interact 2018; 31:995–1005.

[88]. Yuan J, Zhang N, Huang Q, Raza W, Li R, Vivanco JM, *et al.* Organic acids from root exudates of banana help root colonization of PGPR strain *Bacillus amyloliquefaciens* NJN-6. Sci Rep 2015; 5:13438.

[89]. Feng H, Zhang N, Fu R, Liu Y, Krell T, Du W, *et al.* Recognition of dominant attractants by key chemoreceptors mediates recruitment of plant growth-promoting rhizobacteria. Environ Microbiol 2019;

21:402–15.

[90]. Glekas GD, Mulhern BJ, Kroc A, Duelfer KA, Lei V, Rao CV, *et al.* The *Bacillus subtilis* Chemoreceptor McpC Senses Multiple Ligands Using Two Discrete Mechanisms. J Biol Chem 2012; 287:39412–8.

[91]. Glekas GD, Foster RM, Cates JR, Estrella JA, Wawrzyniak MJ, Rao CV, *et al.* A PAS Domain Binds Asparagine in the Chemotaxis Receptor McpB in *Bacillus subtilis*. J Biol Chem 2010; 285:1870–8.

[92]. Hanlon DW, Ordal GW. Cloning and characterization of genes encoding methyl-accepting chemotaxis proteins in *Bacillus subtilis*. J Biol Chem 1994; 269:14038–46.

[93]. Weimer A, Kohlstedt M, Volke DC, Nickel PI, Wittmann C. Industrial biotechnology of *Pseudomonas putida*: advances and prospects. Appl Microbiol Biotechnol 2020; 104:7745–66.

[94]. Roca A, Pizarro-Tobias P, Udaondo Z, Fernandez M, Matilla MA, Molina-Henares MA, *et al.* Analysis of the plant growth-promoting properties encoded by the genome of the rhizobacterium *Pseudomonas putida* BIRD-1. Environ Microbiol 2013; 15:780–94.

[95]. Matilla MA, Ramos JL, Bakker PAHM, Doornbos R, Badri DV, Vivanco JM, *et al.* *Pseudomonas putida* KT2440 causes induced systemic resistance and changes in *Arabidopsis*

root exudation. *Environ Microbiol Rep* 2010; 2:381–8.

[96]. Meziane H, VAN DER Sluis I, VAN Loon LC, Höfte M, Bakker PAHM. Determinants of *Pseudomonas putida* WCS358 involved in inducing systemic resistance in plants. *Mol Plant Pathol* 2005; 6:177–85.

[97]. Matilla MA, Krell T. Plant Growth Promotion and Biocontrol Mediated by Plant-Associated Bacteria. In: Egamberdieva D, Ahmad P, editors. *Plant Microbiome: Stress Response*. Singapore: Springer; 2018. p. 45–80.

[98]. Bernal P, Allsopp LP, Filloux A, Llamas MA. The *Pseudomonas putida* T6SS is a plant warden against phytopathogens. *ISME J*. 2017; 11:972–87.

[99]. Flaishman MA. Suppression of *Septoria tritici* blotch and leaf rust of wheat by recombinant cyanide-producing strains of *Pseudomonas putida*. *Mol Plant Microb Interact* 1996; 9:642–5.

[100]. Nascimento FX, Vicente CSL, Barbosa P, Espada M, Glick BR, Mota M, *et al.* Evidence for the involvement of ACC deaminase from *Pseudomonas putida* UW4 in the biocontrol of pine wilt disease caused by *Bursaphelenchus xylophilus*. *BioControl*. 2013; 58:427–33.

[101]. Oliver C, Hernández I, Caminal M, Lara JM, Fernández C. *Pseudomonas putida* strain

B2017 produced as technical grade active ingredient controls fungal and bacterial crop diseases. *Biocontrol Sci Technol* 2019; 29 (11): 1053-1068.

[102]. Sun D, Zhuo T, Hu X, Fan X, Zou H. Identification of a *Pseudomonas putida* as biocontrol agent for tomato bacterial wilt disease. *Biological Control* 2017; 114:45–50.

[103]. Kivisaar M. Narrative of a versatile and adept species *Pseudomonas putida*. *J Medical Microbiol* 2020; 69:324–38.

[104]. Matilla MA, Travieso ML, Ramos JL, Ramos-González MI. Cyclic diguanylate turnover mediated by the sole GGDEF/EAL response regulator in *Pseudomonas putida*: Its role in the rhizosphere and an analysis of its target processes. *Environ Microbiol* 2011; 13(7):1745-66.

[105]. Pizarro-Tobías P, Udaondo Z, Roca A, Ramos JL. Events in Root Colonization by *Pseudomonas putida*. In: Ramos J-L, Goldberg JB, Filloux A, editors. *Pseudomonas: Volume 7: New Aspects of Pseudomonas Biology*. Dordrecht: Springer Netherlands; 2015. p. 251–86.

[106]. García-Fontana C, Reyes-Darias JA, Muñoz-Martínez F, Alfonso C, Morel B, Ramos JL, *et al.* High Specificity in CheR Methyltransferase Function. *J Biol Chem* 2013; 288:18987–99.

- [107]. Lacal J, Alfonso C, Liu X, Parales RE, Morel B, Conejero-Lara F, *et al.* Identification of a Chemoreceptor for Tricarboxylic Acid Cycle Intermediates. *J Biol Chem* 2010; 285:23126–36.
- [108]. Martín-Mora D, Reyes-Darias J-A, Ortega Á, Corral-Lugo A, Matilla MA, Krell T. McpQ is a specific citrate chemoreceptor that responds preferentially to citrate/metal ion complexes. *Environ Microbiol* 2016; 18:3284–95.
- [109]. Gavira JA, Ortega Á, Martín-Mora D, Conejero-Muriel MT, Corral-Lugo A, Morel B, *et al.* Structural Basis for Polyamine Binding at the dCACHE Domain of the McpU Chemoreceptor from *Pseudomonas putida*. *J Mol Biol* 2018; 430:1950–63.
- [110]. Fernández M, Morel B, Corral-Lugo A, Krell T. Identification of a chemoreceptor that specifically mediates chemotaxis toward metabolizable purine derivatives. *Mol Microbiol* 2016; 99:34–42.
- [111]. Reyes-Darias JA, García V, Rico-Jiménez M, Corral-Lugo A, Lesouhaitier O, Juárez-Hernández D, *et al.* Specific gamma-aminobutyrate chemotaxis in pseudomonads with different lifestyle. *Mol Microbiol* 2015; 97:488–501.
- [112]. Fernández M, Matilla MA, Ortega Á, Krell T. Metabolic Value Chemoattractants Are Preferentially Recognized at Broad Ligand Range Chemoreceptor of *Pseudomonas putida* KT2440. *Front Microbiol* 2017; 8:990.
- [113]. Vives-Peris V, de Ollas C, Gómez-Cadenas A, Pérez-Clemente RM. Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Rep* 2020; 39:3–17.
- [114]. Neal AL, Ahmad S, Gordon-Weeks R, Ton J. Benzoxazinoids in Root Exudates of Maize Attract *Pseudomonas putida* to the Rhizosphere. *PLoS One* 2012; 7:e35498.
- [115]. López-Farfán D, Reyes-Darias JA, Krell T. The expression of many chemoreceptor genes depends on the cognate chemoeffector as well as on the growth medium and phase. *Curr Genet* 2017; 63:457–70.
- [116]. Dandurishvili N, Toklikishvili N, Ovadis M, Eliashvili P, Giorgobiani N, Keshelava R, *et al.* Broad-range antagonistic rhizobacteria *Pseudomonas fluorescens* and *Serratia plymuthica* suppress *Agrobacterium* crown gall tumours on tomato plants. *J Appl Microbiol* 2011; 110:341–52.
- [117]. Garbeva P, Silby MW, Raaijmakers JM, Levy SB, Boer W de. Transcriptional and antagonistic responses of *Pseudomonas fluorescens* Pf0-1 to phylogenetically different bacterial competitors. *ISME J* 2011; 5:973–85.
- [118]. Großkinsky DK, Tafner R, Moreno MV, Stenglein SA, García de Salamone IE, Nelson

LM, *et al.* Cytokinin production by *Pseudomonas fluorescens* G20-18 determines biocontrol activity against *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis*. *Sci Rep* 2016; 6:23310.

[119]. Iavicoli A, Boutet E, Buchala A, Métraux J-P. Induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* in response to root inoculation with *Pseudomonas fluorescens* CHA0. *Mol Plant Microbe Interact* 2003; 16:851–8.

[120]. Kwak Y-S, Han S, Thomashow LS, Rice JT, Paulitz TC, Kim D, *et al.* *Saccharomyces cerevisiae* genome-wide mutant screen for sensitivity to 2,4-diacetylphloroglucinol, an antibiotic produced by *Pseudomonas fluorescens*. *Appl Environ Microbiol* 2011; 77:1770–6.

[121]. Weller DM, Mavrodi DV, van Pelt JA, Pieterse CMJ, van Loon LC, Bakker PAHM. Induced Systemic Resistance in *Arabidopsis thaliana* Against *Pseudomonas syringae* pv. tomato by 2,4-Diacetylphloroglucinol-Producing *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathol* 2012; 102:403–12.

[122]. David BV, Chandrasehar G, Selvam PN. Chapter 10 - *Pseudomonas fluorescens*: A Plant-Growth-Promoting Rhizobacterium (PGPR) With Potential Role in Biocontrol of Pests of Crops. In: Prasad R, Gill SS, Tuteja N,

editors. *Crop Improvement Through Microbial Biotechnology*. Elsevier; 2018. p. 221–43.

[123]. Cazorla FM, Duckett SB, Bergström ET, Noreen S, Odijk R, Lugtenberg BJJ, *et al.* Biocontrol of avocado dematophora root rot by antagonistic *Pseudomonas fluorescens* PCL1606 correlates with the production of 2-hexyl 5-propyl resorcinol. *Mol Plant Microbe Interact* 2006; 19:418–28.

[124]. Paliwal D, Hamilton AJ, Barrett GA, Alberti F, van Emden H, Monteil CL, *et al.* Identification of novel aphid-killing bacteria to protect plants. *Microb Biotechnol* 2021. In press. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13902>.

[125]. Siddiqui IA, Haas D, Heeb S. Extracellular Protease of *Pseudomonas fluorescens* CHA0, a Biocontrol Factor with Activity against the Root-Knot Nematode *Meloidogyne incognita*. *Appl Environ Microbiol* 2005; 71:5646–9.

[126]. Stockwell VO, Johnson KB, Sugar D, Loper JE. Control of Fire Blight by *Pseudomonas fluorescens* A506 and *Pantoea vagans* C9-1 Applied as Single Strains and Mixed Inocula. *Phytopathol* 2010; 100:1330–9.

[127]. Wilson M, Campbell HL, Ji P, Jones JB, Cuppels DA. Biological Control of Bacterial Speck of Tomato Under Field Conditions at Several Locations in North America.

Phytopathol 2002; 92:1284–92.

[128]. de Weert S, Vermeiren H, Mulders IHM, Kuiper I, Hendrickx N, Bloemberg GV, *et al.* Flagella-driven chemotaxis towards exudate components is an important trait for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens*. Mol Plant Microbe Interact 2002; 15:1173–80.

[129]. Scher FM, Kloepper JW, Singleton CA. Chemotaxis of fluorescent *Pseudomonas* spp. to soybean seed exudates *in vitro* and *in soil*. Can J Microbiol 1985; 31:570–4.

[130]. Singh T, Arora DK. Motility and chemotactic response of *Pseudomonas fluorescens* toward chemoattractants present in the exudate of *Macrophomina phaseolina*. Microbiol Res 2001; 156:343–51.

[131]. Oku S, Komatsu A, Tajima T, Nakashimada Y, Kato J. Identification of Chemotaxis Sensory Proteins for Amino Acids in *Pseudomonas fluorescens* Pf0-1 and Their Involvement in Chemotaxis to Tomato Root Exudate and Root Colonization. Microb Environ 2012; 27:462–9.

[132]. Oku S, Komatsu A, Nakashimada Y, Tajima T, Kato J. Identification of *Pseudomonas fluorescens* Chemotaxis Sensory Proteins for Malate, Succinate, and Fumarate, and Their Involvement in Root Colonization. Microb Environ. 2014; 29:413–9.

[133]. Muriel C, Jalvo B, Redondo-Nieto M,

Rivilla R, Martín M. Chemotactic Motility of *Pseudomonas fluorescens* F113 under Aerobic and Denitrification Conditions. PLOS ONE. 2015; 10:e0132242.

[134]. Mansfield J, Genin S, Magori S, Citovsky V, Sriariyanum M, Ronald P, *et al.* Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. Mol Plant Pathology 2012; 13:614–29.

[135]. Ramos C, Matas IM, Bardaji L, Aragón IM, Murillo J. *Pseudomonas savastanoi* pv. *savastanoi*: some like it knot. Mol Plant Pathol. 2012; 13:998–1009.

[136]. Xin X-F, Kvitko B, He SY. *Pseudomonas syringae*: what it takes to be a pathogen. Nat Rev Microbiol 2018; 16:316–28.

[137]. Morris CE, Monteil CL, Berge O. The life history of *Pseudomonas syringae*: linking agriculture to earth system processes. Annu Rev Phytopathol 2013; 51:85–104.

[138]. Ichinose Y, Taguchi F, Mukaihara T. Pathogenicity and virulence factors of *Pseudomonas syringae*. J Gen Plant Pathol 2013; 79:285–96.

[139]. Cuppels DA. Chemotaxis by *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. Appl Environ Microbiol 1988; 54:629–32.

[140]. Yu X, Lund SP, Scott RA, Greenwald JW, Records AH, Nettleton D, *et al.* Transcriptional responses of *Pseudomonas*

*syringae* to growth in epiphytic versus apoplastic leaf sites. Proc Natl Acad Sci U S A 2013; 110:E425–34.

[141]. Melotto M, Underwood W, Koczan J, Nomura K, He SY. Plant stomata function in innate immunity against bacterial invasion. Cell 2006; 126:969–80.

[142]. Cerna-Vargas JP, Santamaría-Hernando S, Matilla MA, Rodríguez-Herva JJ, Daddaoua A, Rodríguez-Palenzuela P, *et al.* Chemoperception of Specific Amino Acids Controls Phytopathogenicity in *Pseudomonas syringae* pv. tomato. mBio 2019; 10:e01868-19.

[143]. Clarke CR, Hayes BW, Runde BJ, Markel E, Swingle BM, Vinatzer BA. Comparative genomics of *Pseudomonas syringae* pathovar tomato reveals novel chemotaxis pathways associated with motility and plant pathogenicity. PeerJ. 2016; 4:e2570.

[144]. Tumewu SA, Matsui H, Yamamoto M, Noutoshi Y, Toyoda K, Ichinose Y. Identification of chemoreceptor proteins for amino acids involved in host plant infection in *Pseudomonas syringae* pv. tabaci 6605. Microbiol Res 2021; 253:126869.

[145]. Matas IM, Lambertsen L, Rodríguez-Moreno L, Ramos C. Identification of novel virulence genes and metabolic pathways required for full fitness of *Pseudomonas*

*savastanoi* pv. *savastanoi* in olive (*Olea europaea*) knots. New Phytol 2012; 196:1182–96.

[146]. Scortichini M, Marcelletti S, Ferrante P, Petriccione M, Firrao G. *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*: a re-emerging, multifaceted, pandemic pathogen. Mol Plant Pathol 2012; 13:631–40.

[147]. McKellar JLO, Minnell JJ, Gerth ML. A high-throughput screen for ligand binding reveals the specificities of three amino acid chemoreceptors from *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*. Mol Microbiol. 2015; 96:694–707.

[148]. McAtee PA, Brian L, Curran B, van der Linden O, Nieuwenhuizen NJ, Chen X, *et al.* Re-programming of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* gene expression during early stages of infection of kiwifruit. BMC Genomics 2018; 19:822.

[149]. Yao J, Allen C. Chemotaxis is required for virulence and competitive fitness of the bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum*. J Bacteriol 2006; 188:3697–708.

[150]. Hasegawa T, Kato Y, Okabe A, Itoi C, Ooshiro A, Kawaide H, *et al.* Effect of Secondary Metabolites of Tomato (*Solanum lycopersicum*) on Chemotaxis of *Ralstonia solanacearum*, Pathogen of Bacterial Wilt

Disease. *J Agric Food Chem.* 2019; 67:1807–13.

[151]. Hida A, Oku S, Kawasaki T, Nakashimada Y, Tajima T, Kato J. Identification of the *mcpA* and *mcpM* Genes, Encoding Methyl-Accepting Proteins Involved in Amino Acid and l-Malate Chemotaxis, and Involvement of McpM-Mediated Chemotaxis in Plant Infection by *Ralstonia pseudosolanacearum* (Formerly *Ralstonia solanacearum* Phylotypes I and III). *App Environ Microbiol* 2015; 81:7420.

[152]. Tunchai M, Hida A, Oku S, Nakashimada Y, Tajima T, Kato J. Identification and characterization of chemosensors for d-malate, unnatural enantiomer of malate, in *Ralstonia pseudosolanacearum*. *Microbiology* 2017; 163:233–42.

[153]. Hida A, Tajima T, Kato J. Two citrate chemoreceptors involved in chemotaxis to

citrate and/or citrate-metal complexes in *Ralstonia pseudosolanacearum*. *J Biosci Bioeng* 2019; 127:169–75.

[154]. Tunchai M, Hida A, Oku S, Nakashimada Y, Nikata T, Tajima T, *et al.* Negative chemotaxis of *Ralstonia pseudosolanacearum* to maleate and identification of the maleate chemosensory protein. *J Biosci Bioeng* 2017; 124:647–52.

[155]. Yao J, Allen C. The Plant Pathogen *Ralstonia solanacearum* Needs Aerotaxis for Normal Biofilm Formation and Interactions with Its Tomato Host. *J Bacteriol* 2007; 189:6415–24.

[156]. Oku S, Komatsu A, Nakashimada Y, Tajima T, Kato J. Identification of *Pseudomonas fluorescens* chemotaxis sensory proteins for malate, succinate, and fumarate, and their involvement in root colonization. *Microbes Environ* 2014; 29:413–9.