



HAL
open science

Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des *Pseudomonas* spp fluorescents

Philippe P. Lemanceau

► **To cite this version:**

Philippe P. Lemanceau. Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des *Pseudomonas* spp fluorescents. *Agronomie*, 1992, 12 (6), pp.413-437. hal-02716188

HAL Id: hal-02716188

<https://hal.inrae.fr/hal-02716188>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Effets bénéfiques de rhizobactéries sur les plantes : exemple des *Pseudomonas* spp fluorescents

P Lemanceau

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

INRA - DOCUMENTATION

17, Rue Sully - F.V. 1540

21034 DIJON CEDEX

Tél. 80.63.30.02

INRA, Laboratoire de recherches sur la flore pathogène et la faune du sol, 17, rue Sully, BV 1540-PF21034 Dijon Cedex, France

(Reçu le 4 novembre 1991; accepté le 17 mars 1992)

Résumé — Parmi les rhizobactéries non symbiotiques, les *Pseudomonas* spp fluorescents font l'objet d'une attention particulière. L'inoculation des plantes à l'aide de certaines souches de *Pseudomonas* spp s'accompagne en effet d'une augmentation significative du rendement de la culture. Celle-ci résulte de la stimulation de la croissance des plantes et de leur protection contre des microorganismes pathogènes. Deux types de mécanismes sont responsables de ces effets bénéfiques. L'un concerne la modification des équilibres microbiens au niveau de la rhizosphère, l'autre la modification du métabolisme et de la physiologie de la plante. Ainsi, la compétition et l'antibiose exercées par les *Pseudomonas* spp réduisent la densité et l'activité néfaste de microorganismes pathogènes. Les *Pseudomonas* spp affectent également la croissance des plantes en améliorant leur alimentation minérale et en synthétisant des substances de croissance. Ces bactéries peuvent enfin provoquer une augmentation du niveau de résistance des plantes aux maladies. Les effets bénéfiques de l'inoculation bactérienne ne se manifestent que si certaines conditions sont réunies. En premier lieu, il est nécessaire de sélectionner des souches efficaces. Cette efficacité repose sur la synthèse de métabolites particuliers (sidérophores, antibiotiques, substances de croissance, lipopolysaccharides, etc) et sur la bonne colonisation racinaire des *Pseudomonas* spp. Ces souches doivent, de plus, être introduites dans des sols qui présentent des caractéristiques physico-chimiques et biologiques favorables à l'expression des activités bactériennes intéressantes. La meilleure compréhension des mécanismes et des conditions d'expression des effets bénéfiques de l'inoculation bactérienne permet maintenant d'envisager d'améliorer l'efficacité de la bactérisation et surtout la reproductibilité des résultats obtenus.

plant growth promoting rhizobacteria / rhizosphère / lutte biologique / antagonisme microbien / sidérophore / antibiotique / substance de croissance / résistance induite / inoculation bactérienne

Summary — Beneficial effects of rhizobacteria on plants: example of fluorescent *Pseudomonas* spp. Among the non symbiotic rhizobacteria, much attention has been given to fluorescent *Pseudomonas* spp. As a matter of fact, inoculation of plants with specific *Pseudomonas* spp strains increases crop yields significantly. This increase is related to the promotion of plant growth and to the plant protection against pathogenic microorganisms. Two main mechanisms are responsible for these beneficial effects. One is due to the modification of the microbial balance at the rhizosphere level, the other is due to the modification of the metabolism and the physiology of the inoculated plant. So, competition and antibiosis performed by fluorescent *Pseudomonas* spp reduce the density and the deleterious activity of pathogenic microorganisms. Fluorescent *Pseudomonas* spp strains also promote plant growth by improving their mineral nutrition and by synthesizing growth substances. Lastly, these bacteria may enhance the resistance level of inoculated plants toward pathogenic microorganisms. These beneficial effects are only expressed in some specific conditions. Efficient strains must first be selected. The efficacy of these strains is related to the synthesis of specific metabolites (siderophores, antibiotics, growth substances, lipopolysaccharides, etc) and to their good root colonization. Furthermore, the beneficial strains must be introduced in soils showing some physico-chemical and biological characteristics favorable to the expression of the beneficial bacterial activities. As progress is being made in the understanding of the mechanisms and of the factors affecting the beneficial effects of bacterisation, it is now possible to improve the efficacy and consistency of the yield promotion.

plant growth promoting rhizobacteria / rhizosphere / biological control / microbial antagonism / siderophore / antibiotic / growth substance / induced resistance / bacterial inoculation

INTRODUCTION

Les rhizobactéries sont des bactéries qui présentent l'aptitude à coloniser les racines de façon intense (Schroth et Hancock, 1981, 1982). Les bactéries non symbiotiques répondant à cette définition appartiennent à différents genres et espèces dont les plus étudiés sont : *Agrobacterium radiobacter*, *Azospirillum* spp, *Bacillus* spp, *Pseudomonas* spp fluorescents (Kerr, 1972; Broadbent *et al*, 1977; Okon, 1985; Leong, 1986).

Les effets bénéfiques des rhizobactéries sont liés à leur position stratégique à l'interface sol-racine. En effet, le rhizoplan et la rhizosphère sont le siège d'échanges intenses entre la plante et le milieu environnant (Curl, 1982). Ces échanges sont réciproques.

La plante libère des exsudats racinaires qui sont constitués de substances organiques carbonées et azotées : polysaccharides, acides organiques et protéines (Mench, 1985). Ces exsudats favorisent le développement de la microflore pathogène ou non. Ainsi, en réponse à l'apport énergétique représenté par les exsudats racinaires, des propagules fongiques se développent de façon saprophytique jusqu'à la racine qu'elles peuvent infecter et éventuellement parasiter (Schroth et Hildenbrand, 1964). De même, la densité des bactéries est plus élevée dans la rhizosphère que dans le sol distant des racines : il s'agit de «l'effet rhizosphère» (Foster et Rovira, 1978). La quantité et la composition des exsudats racinaires conditionnent également la nature des activités bactériennes (Loper et Schroth, 1986a). Ces activités résultent de la synthèse de métabolites tels que les sidérophores, antibiotiques, substances de croissance, acide cyanhydrique, lipopolysaccharides (Brown, 1974; Neilands et Leong, 1986; Fravel, 1988; Voisard *et al*, 1989; Van Peer *et al*, 1991).

Si la plante libère des composés organiques, à l'inverse elle prélève de l'eau et des éléments minéraux indispensables à son métabolisme. Ce prélèvement est d'ailleurs associé à l'extrusion de protons qui contribue à abaisser la valeur du pH de la rhizosphère (Bienfait, 1986). Les racines sont également capables d'absorber certaines molécules organiques, produites par les microorganismes présents dans la rhizosphère (Dommergues et Mangenot, 1970). Les échanges entre la plante et le sol sont influencés par les rhizobactéries et ce d'autant plus que leur densité et leur activité sont élevées. Cette influence se manifeste par une modification de la

croissance de la plante et de la fréquence des infections fongiques de la racine. Selon les rhizobactéries présentes, ces modifications peuvent être positives ou négatives pour la plante. Leur étude a donc suscité l'intérêt de nombreux chercheurs.

L'étude des effets bénéfiques de la bactérisation, c'est-à-dire de l'apport de bactéries au sol ou en enrobage des semences, n'est pas récente puisque selon Cooper (1959) cette technique a été utilisée sur 10⁷ ha en Union Soviétique en 1958. Les bactéries utilisées appartenaient principalement aux espèces *Azotobacter chroococcum* et *Bacillus megaterium* var *phosphaticum*. Cependant, Mishutin et Naumova (1962) estimaient que ce traitement n'a engendré que des augmentations modestes de rendements et seulement sur 50 à 70% des surfaces. Malgré ces résultats, la bactérisation a ultérieurement fait l'objet d'expérimentations précises réalisées à petite échelle dans divers pays (Brown, 1974). En dépit de la rigueur de ces travaux, aucun résultat vraiment marquant n'a été obtenu, de telle sorte que Ecklund (1970) concluait sa thèse en ces termes : «*Les résultats de cette étude n'encouragent pas à poursuivre de nouveaux essais sur l'inoculation avec des bactéries saprophytes non symbiotiques du rhizoplan de plantes cultivées*».

Le manque d'effet bénéfique dû à la bactérisation pourrait être associé à la faible compétence rhizosphérique des bactéries introduites. En effet, Baker et Cook (1974) suggèrent que la microflore rhizosphérique est constituée d'un ensemble de microorganismes en équilibre. Si la souche introduite ne colonise pas la rhizosphère de façon agressive, son activité bénéfique ne peut s'exprimer, car l'équilibre microbien antérieur à l'inoculation se rétablit rapidement. Par contre, comme en atteste une série d'articles parus à partir de 1978 (Burr *et al*, 1978; Kloepper et Schroth, 1978; Kloepper *et al*, 1980abc; Stutz *et al*, 1986; Geels *et al*, 1986), l'utilisation de certaines souches de *Pseudomonas* spp fluorescents aptes à se maintenir et à se développer sur le système racinaire s'accompagne d'effets bénéfiques significatifs pour les plantes inoculées. À la suite de l'intérêt suscité par ces publications, une grande part du travail de recherche réalisé sur les rhizobactéries est maintenant effectuée sur des bactéries appartenant au groupe des *Pseudomonas* spp fluorescents qui inclut les espèces *P fluorescens* et *P putida*.

Au cours de cet article seront présentés les principaux effets bénéfiques induits par la bacté-

risation avec des *Pseudomonas* spp fluorescents, puis les mécanismes responsables de ces effets et enfin les conditions nécessaires à l'expression de ces effets bénéfiques.

PRÉSENTATION DES EFFETS BÉNÉFIQUES

La finalité de la bactérisation est d'augmenter le rendement des cultures. Seules certaines souches semblent présenter cette capacité (Weller, 1988). Elles ont été appelées «*Plant Growth Promoting Rhizobacteria*» (PGPR) par Kloepper et Schroth (1978).

L'augmentation de rendement d'une culture bactérisée résulte de 2 effets bénéfiques principaux : la stimulation de croissance des plantes et la protection des plantes contre les maladies d'origine tellurique. D'autres effets bénéfiques ont également été décrits. Ainsi certaines souches de *Pseudomonas* stimulent la germination des graines. D'autres influencent positivement les interactions entre les microorganismes symbiotiques (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*; champignons mycorhiziens) et la plante hôte.

Stimulation de la croissance des plantes

De nombreux travaux font état d'une stimulation de la croissance des plantes et du rendement des cultures après bactérisation. Comme en atteste le tableau I, ces études ont été réalisées avec des plantes hôtes et des conditions expérimentales variées. Il apparaît clairement que l'augmentation de rendement, observée en conditions normales de production, est toujours inférieure à l'augmentation de croissance des plantes cultivées en conditions contrôlées (culture en pots et en serre ou en chambre climatisée).

Protection des plantes contre les maladies d'origine tellurique

L'utilisation de bactéries pour lutter contre les maladies d'origine tellurique a fait l'objet de nombreuses synthèses bibliographiques (Schroth et Hancock, 1982; Leong, 1986; Neilands et Leong, 1986; Fravel, 1988) auxquelles le lecteur pourra se reporter pour plus de détails.

Les modèles biologiques utilisés mettent en jeu différentes souches de *Pseudomonas* et différentes maladies (tableau II). Les problèmes pa-

thologiques les plus étudiés sont : les fontes de semis, les fusarioses, le piétin échaudage et les pourritures racinaires.

Même si les travaux de lutte biologique sont très nombreux, il est regrettable de constater que seuls quelques uns évaluent l'efficacité de cette lutte en termes d'augmentation de rendement (Kloepper *et al*, 1980c; Suslow et Schroth, 1982b; Saktivel et Gnanamamickam, 1987; Weller et Cook, 1986; Xu et Gross, 1986b; Leeman *et al*, 1991; Lemanceau et Alabouvette, 1991). La plupart des essais sont en effets réalisés en conditions contrôlées ou sont arrêtés avant la récolte.

Autres effets bénéfiques

Stimulation de la germination

Une des composantes du rendement agronomique des grandes cultures est la densité du peuplement végétal. Or, cette densité est liée à la faculté et à l'énergie germinatives des semences. Certaines souches bactériennes, appartenant en particulier au groupe des *Pseudomonas* spp fluorescents, semblent améliorer la germination des graines lorsque les conditions d'environnement sont défavorables. Ainsi Kloepper *et al* (1986) ont montré que le taux de germination de graines de colza, semées dans un sol froid et battant, pouvait être significativement augmenté grâce à l'inoculation par certaines souches bactériennes. De même Höfte *et al* (1991) ont enregistré une augmentation significative du taux de germination de semences de maïs soumises au froid après inoculation de 2 souches de *Pseudomonas* fluorescents. L'une d'entre elles a, de plus, permis de maintenir le pourcentage de germination d'un lot de semences âgé de 2 ans au même niveau que celui uniquement âgé de 1 an. Ces souches sont appelées «*Emergence Promoting Rhizobacteria*» (EPR) (Kloepper *et al*, 1986).

Récemment, Digat *et al* (1990) ont montré que certaines souches de *Pseudomonas* peuvent stimuler significativement la germination de graines de tomate même lorsque les conditions d'environnement ne semblent pas défavorables.

Stimulation des interactions entre la microflore symbiotique et la plante hôte

Certaines souches de *Pseudomonas* spp fluorescents stimulent la nodulation des légumi-

Tableau I. Stimulation de la croissance des plantes et du rendement des cultures après inoculation de souches de *Pseudomonas* spp fluorescents.

Plante hôte	Conditions expérimentales		Augmentations (% du témoin)		Références
	contrôlées	production	croissance	rendement	
<i>Beta vulgaris</i>	X	X	20 à 69	21 à 77	Suslow et Schroth (1982b)
<i>Brassica campestris</i>	X	X	22 à 65	7 à 19	Lifshitz <i>et al</i> (1987) Kloepper <i>et al</i> (1988)
<i>Citrus</i> sp	X		—> 116		Gardner <i>et al</i> (1984)
<i>Cucumis sativus</i>	X		36 à 58		Van Peer et Schippers (1989)
Espèces florales	X		18 à 41		Yuen et Schroth (1986)
<i>Lactuca sativa</i>	X		38 à 86		Van Peer et Schippers (1989)
	X		20 à 37		Digat <i>et al</i> (1990)
<i>Lycopersicon esculentum</i>	X		25 à 93		Van Peer et Schippers (1989)
	X		26 à 30		Digat <i>et al</i> (1990)
<i>Malus</i> sp plantules porte-greffes	X		23 à 40		Caesar et Burr (1987)
	X	X	2 à 121		
fruits		X		10	Digat <i>et al</i> (1988)
<i>Oryza sativa</i>		X		3 à 160	Saktivel et Gnanamanikam (1987)
<i>Phaseolus vulgaris</i>	X		4 à 28		Lemanceau et Samson (1983)
<i>Raphanus sativus</i>	X			—> 567 —> 200	Kloepper et Schroth (1978)
	X		83 à 320		Bakker <i>et al</i> (1987)
	X	X		10–11	Bakker <i>et al</i> (1986)
	X		7 à 367		Burr <i>et al</i> (1978)
		X		2 à 24	
<i>Solanum tuberosum</i>	X		—> 550		Geels et Schippers (1983)
		X		10-15	Geels <i>et al</i> (1986)
	X		47 à 500		Kloepper <i>et al</i> (1980c)
		X		1 à 17	
		X		17 à 37	Xu et Gross (1986b)
<i>Triticum</i> sp		X		2 à 26	Weller et Cook (1986)

X indique le type de conditions expérimentales utilisé.

—> indique la valeur maximale de l'augmentation.

neuses. Ainsi, Grimes et Mount (1987) ont montré qu'une souche de *P putida* augmente de façon significative la nodulation du haricot par

Rhizobium. De même, Polonenko *et al* (1987) ont montré que certaines rhizobactéries pouvaient améliorer la nodulation du soja par *Brady-*

Tableau II. Protection des plantes contre différentes maladies d'origine tellurique, assurée par des souches de *Pseudomonas* spp fluorescents.

Maladies	Microorganismes pathogènes	Références
Chancre bactérien	<i>Xanthomonas citri</i>	Unnamalai et Gnanamanickam (1984)
Fonte de semis	<i>Pythium</i> spp <i>Rhizoctonia solani</i>	Elad et Chet (1987) Howell et Stipanovic (1980) Loper (1988) Walther et Gindrat (1988) Weller et Cook (1986) Howell et Stipanovic (1979)
Fusarioses * de pourriture * vasculaires	<i>Fusarium oxysporum</i> f sp <i>radicis lycopersici</i> <i>Fusarium solani</i> <i>Fusarium oxysporum</i> f spp	Lemanceau et Alabouvette (1991) Anderson et Guerra (1985) Duijff <i>et al</i> (1991) Kloepper <i>et al</i> (1980b) Leeman <i>et al</i> (1991) Lemanceau (1988) Park <i>et al</i> (1988) Scher et Baker (1982) Van Peer <i>et al</i> (1990b)
Jambe noire de la pomme de terre	<i>Erwinia carotovora</i>	Rhodes et Logan (1986) Xu et Gross (1986ab)
Pertes et pourritures racinaires pourriture du collet	<i>Pythium</i> spp <i>Sarocladium oryzae</i> <i>Sclerotium roffsii</i> <i>Rhizoctonia solani</i> <i>Thielaviopsis basicola</i>	Becker et Cook (1988) Suty <i>et al</i> (1992) Weller et Cook (1986) Sakhivel et Gnanamanickam (1987) Ganesan et Gnanamanickam (1987) Mew et Rosales (1986) Stuz <i>et al</i> (1986)
Piétin échaudage du blé	<i>Gaeumannomyces graminis</i> var <i>tritici</i>	Brisbane et Rovira (1988) Keel <i>et al</i> (1989) Kloepper <i>et al</i> (1980b) Weller et Cook (1983) Wong et Baker (1984)
Tache bactérienne du champignon	<i>Pseudomonas tolaasi</i>	Olivier et Guillaumès (1981)
Verticilliose	<i>Verticillium dahliae</i>	Leben <i>et al</i> (1987)

rhizobium. Ces souches sont appelées «*Nodulating Promoting Rhizobacteria*» (NPR). Toutes ces souches stimulent la croissance racinaires, produisent de l'acide indole acétique et sont pectinolytiques. Elles provoquent une augmentation de la masse de nodosités plutôt que de leur nombre (Zablutowicz, *in* Howell et Okon, 1987).

De même, certaines souches de bactéries influencent positivement la colonisation racinaire

de la plante hôte par des endomycorhizes (von Alten *et al*, 1991) ou par des ectomycorhizes (Garbaye et Bowen, 1987). Mamoun et Olivier (1992) ont montré que certaines souches de *Pseudomonas* spp fluorescents améliorent la pérennité de l'association symbiotique entre l'ectomycorhize *Tuber melanosporum* et le noisetier. Par ailleurs, l'effet bénéfique, de l'inoculation mycorhizienne sur la plante, pourrait être stimulée par certaines rhizobactéries produc-

trices de substances de croissance (Linderman et Paulitz, 1990) et par les rhizobactéries qui augmentent la solubilité des phosphates dans le sol (Raj *et al*, 1981). Ainsi l'association d'endomycorhizes et de *Pseudomonas* fluorescents s'accompagne d'une plus grande stimulation de la croissance de la plante que la seule inoculation bactérienne ou fongique (Meyer et Linderman, 1986; Oliveira *et al*, 1987).

MÉCANISMES RESPONSABLES DES EFFETS BÉNÉFIQUES

Il apparaît clairement que l'un des problèmes majeurs liés à l'utilisation des *Pseudomonas* spp fluorescents est le manque de reproductibilité dans le temps et dans l'espace des effets bénéfiques enregistrés (Weller, 1988). Afin d'améliorer l'efficacité de la bactérisation, il est nécessaire de comprendre les mécanismes responsables des effets bénéfiques. Deux types de mécanismes se dégagent de l'ensemble des travaux publiés : l'un concerne la modification des équilibres microbiens, l'autre la modification du métabolisme et de la physiologie de la plante.

Modification des équilibres microbiens

Kloepper et Schroth (1981b) ont été les premiers à mettre en évidence l'effet bénéfique indirect d'une souche de *Pseudomonas* fluorescent sur la croissance des plantes. Ainsi, en condition monoxénique, la bactérisation de graines de radis ne provoque pas d'augmentation de croissance des plantes; alors que la même inoculation bactérienne, en conditions non gnotobiotiques, s'accompagne d'une stimulation significative de la croissance des plantes. Ces résultats les conduisent à éliminer l'hypothèse de l'influence directe de la souche de *Pseudomonas* sur la croissance des radis; ils suggèrent que l'effet bénéfique pourrait être lié à une modification des équilibres microbiens en faveur de la plante. Effectivement, ces mêmes auteurs ont, par ailleurs, mis en évidence que seules les souches de *Pseudomonas*, ayant provoqué une réduction de la densité des champignons et des bactéries Gram +, ont déterminé une augmentation de croissance des pommes de terre (Kloepper et Schroth, 1981c).

À la suite de ces travaux, de nombreux auteurs ont montré que les effets bénéfiques des *Pseudomonas* spp fluorescents sont associés à

leur activité antagoniste à l'encontre de microorganismes qualifiés de pathogènes (Kloepper *et al*, 1980c; Suslow et Schroth, 1982b; Gardner *et al*, 1984; Bakker *et al*, 1986; Sakthivel *et al*, 1986; Cook *et al*, 1987; Elad *et al*, 1987). Ces microorganismes, qu'ils provoquent ou non des symptômes évidents, réduisent la croissance des plantes (Salt, 1979). La protection contre les microorganismes pathogènes par des *Pseudomonas* fluorescents antagonistes permet de soustraire la plante à leur activité néfaste. Selon l'efficacité de la protection biologique, la croissance des plantes bactérisées peut atteindre celle des plantes cultivées en absence de microorganismes pathogènes.

La relation entre cette protection et l'augmentation de croissance ou de rendement est très claire lorsque la plante est confrontée à des microorganismes qui déterminent des symptômes évidents et bien caractérisés (*Fusarium oxysporum* f spp, *Gaeumannomyces graminis* var *tritici*, *Thielaviopsis basicola*, etc). Ainsi il apparaît que la réduction de la gravité de la maladie s'accompagne d'une augmentation de rendement de la culture bactérisée (Weller et Cook, 1986; Lemanceau et Alabouvette, 1991).

Sans symptôme apparent, l'effet néfaste des microorganismes pathogènes est occulté. D'ailleurs Hoy et Schneider (1988) proposent d'appeler ces microorganismes «pathogènes cryptiques». Ce qualificatif paraît plus approprié que celui de «pathogène mineur» donné par Salt (1979). Ces microorganismes provoquent, en effet, des réductions de rendement importantes (Schippers *et al*, 1987) et représentent une part non négligeable de la microflore rhizosphérique (Suslow et Schroth, 1982a). Cependant, en l'absence de témoin indemne de ces microorganismes, la réduction de croissance peut passer inaperçue. Pour associer l'effet bénéfique de certains *Pseudomonas* à la protection biologique qu'ils assurent, il est donc nécessaire de mettre en évidence l'effet néfaste et de caractériser les microorganismes en cause.

Ces microorganismes peuvent être parasites, c'est le cas de Pythiacées dont certaines provoquent des réductions significatives du rendement de différentes cultures: blé (Cook *et al*, 1987), canne à sucre (Hoy et Schneider, 1988), pêcher (Mircetich, 1971), pommier (Caesar et Burr, 1987), tulipe (Weststeijn et Meijer, 1991), culture hors-sol de concombre (Favrin *et al*, 1988; Stanghellini *et al*, 1988; Suty *et al*, 1992), d'épinard (Bates et Stanghellini, 1984) et de laitue (Funck-Jensen et Hockenull, 1983; Stanghellini et Kron-

land, 1986). La mise en évidence du rôle des *Pythium* dans ces réductions de rendement a été établie en 3 temps :

– relation entre la forte densité de *Pythium* dans le sol et la faible croissance des plantes (Cook *et al*, 1980);

– réduction de la croissance de la culture après infestation avec *Pythium* comparée à un témoin (Suty *et al*, 1992);

– compensation de cette perte de croissance par application de fongicides antipythiacées (Cook *et al*, 1980).

Une fois établie la réduction insidieuse de rendement due aux Pythiacées, différents auteurs ont alors associé la stimulation de croissance assurée par certaines souches de *Pseudomonas* spp fluorescents à l'activité antagoniste qu'ils exercent à l'encontre de ces champignons. En effet, ces bactéries se révèlent inefficaces lorsque les *Pythium* sont détruits après désinfection du sol ou application de fongicide (Weller et Cook, 1986; Becker et Cook, 1988).

La croissance des plantes peut également être réduite par l'activité néfaste de microorganismes pathogènes qualifiés de déléteurs ou «*Deleterious Rhizo-Microorganisms*» (DRMO) par Suslow et Schroth (1982a) et Schippers *et al* (1987). Il peut s'agir de bactéries («*Deleterious Rhizobacteria*») (DRB) ou de champignons. Ainsi des *Pseudomonas* spp déléteurs, naturellement présents dans les cultures répétées de pomme de terre (Bakker *et al*, 1986a; Bakker et Schippers, 1987) ou artificiellement introduits lors de culture de blé (Elliott et Lynch, 1984) ou de betterave (Suslow et Schroth, 1982b), provoquent des réductions significatives de la croissance des plantes. Cette activité néfaste serait liée à la production de métabolites tels que l'acide cyanhydrique qui perturberait et inhiberait la croissance des plantes (Bakker et Schippers, 1987). La réduction de la densité de ces *Pseudomonas* déléteurs, soit par des techniques culturales appropriées – brûlage des pailles (Elliott et Lynch, 1984), rotation longue de pomme de terre (Bakker *et al*, 1987) – soit par l'utilisation de *Pseudomonas* fluorescents antagonistes (Suslow et Schroth, 1982b; Geels et Schippers, 1983; Schippers *et al*, 1985; Geels *et al*, 1986) s'accompagne d'une augmentation de la croissance des plantes et du rendement de la culture.

Il apparaît donc clairement qu'un des mécanismes responsables des effets bénéfiques de certaines souches de *Pseudomonas* spp fluorescents repose sur l'activité antagoniste qu'ils exer-

cent à l'encontre de microorganismes pathogènes inducteurs de maladies et de réductions de croissance. Parmi les modes d'action antagonistes de ces *Pseudomonas* fluorescents, la compétition et l'antibiose ont été particulièrement étudiées.

Compétition

Les interactions microbiennes sont conditionnées par la nature et l'intensité de la compétition entre microorganismes (Lockwood, 1981; Alabouvette, 1983). Cette compétition peut s'ins-taurer pour l'espace et pour les nutriments. Les *Pseudomonas* fluorescents antagonistes participent à ces 2 types de compétition.

Ainsi Suslow (1982) suggère que les PGPR seraient capables d'exclure les DRB de certaines niches écologiques où la production d'exsudats racinaires est importante. La répartition des bactéries n'est pas régulière le long de la racine, elle est plus dense aux endroits où la production d'exsudats est plus intense, comme par exemple aux sites d'émergence des racines secondaires et aux jonctions cellulaires (Bowen et Rovira, 1976). L'inoculation de PGPR réduirait l'installation de DRB à ces emplacements.

Même si le rôle de la compétition pour l'espace ne peut être complètement exclu, l'essentiel des travaux relatifs à la compétition, instaurée par les *Pseudomonas* fluorescents, porte sur la compétition trophique et, en particulier, sur la compétition pour le fer, comme en attestent les différentes synthèses bibliographiques relatives à ce sujet (Heming, 1986; Leong, 1986; Neilands et Leong, 1986; Loper et Buyer, 1991). Cet élément est en effet indispensable au métabolisme des microorganismes aérobies. Même s'il constitue le 4^e élément de l'écorce terrestre (Segalen, 1964), le fer est peu soluble et donc peu disponible dans les sols cultivés. En effet, dans les sols normalement aérés, le fer est surtout oxydé (Fe⁺⁺⁺). Aux valeurs de pH compatibles avec les cultures, le fer (Fe⁺⁺⁺) se présente essentiellement sous forme d'hydroxyde ferrique (Fe(OH)₃) peu soluble (Lindsay et Schwab, 1981). Le produit de solubilité de Fe(OH)₃ étant approximativement égal à 10⁻³⁸ mol.l⁻¹ la concentration calculée de Fe⁺⁺⁺, à pH = 7,7 par exemple, atteint seulement 10⁻¹⁹ mol.l⁻¹ (Lindsay, 1974). Cette concentration est insuffisante pour permettre la croissance optimale des microorganismes. Ainsi Simeoni *et al* (1987) ont montré que la concentration critique de fer (Fe⁺⁺⁺) pour la germination des chlamydo-spores

de *Fusarium* est comprise entre 10^{-19} et 10^{-22} mol.l⁻¹. Pour acquérir cet élément indispensable mais peu soluble, les microorganismes ont développé une stratégie d'acquisition du fer qui repose sur la synthèse de sidérophores et de protéines membranaires réceptrices (Neilands, 1973; Leong, 1986). Cette synthèse n'a lieu qu'en situation de carence en fer (de Weger *et al*, 1986). Les sidérophores sont des métabolites de faible poids moléculaire qui présentent une forte affinité pour le fer (Fe⁺⁺⁺) (Neilands, 1973). La structure de sidérophores produits par différentes souches de *Pseudomonas* spp fluorescents a été décrite (Teintze *et al*, 1981; Wendenbaum *et al*, 1983; Yang et Leong, 1984; Buyer *et al*, 1986; Van der Hofstad *et al*, 1986). Ils sont constitués d'une petite chaîne peptidique d'acides aminés L et D en alternance, liée à un groupe chromophore fluorescent jaune-vert et à un groupe succinamide. Une fois émis dans le milieu, ils chélatent le fer (Fe⁺⁺⁺). Ce complexe est reconnu de façon plus ou moins spécifique par des protéines membranaires réceptrices (Marugg *et al*, 1989; Bitter *et al*, 1991), traverse la membrane cellulaire, puis intègre la cellule où il est réduit (Leong, 1986). Cette stratégie est plus ou moins efficace selon les microorganismes. Tous les sidérophores ne présentent pas en effet la même affinité pour le fer (Fe⁺⁺⁺). Ainsi les *Pseudomonas* fluorescents produisent des sidérophores appelés pyoverdine (Meyer et Abdallah, 1978) ou pseudobactine (Teintze *et al*, 1981) qui forment avec le fer (Fe⁺⁺⁺) un complexe (ferripyoverdine ou ferripseudobactine) dont la constante de stabilité est égale environ à 10^{32} (Meyer et Abdallah, 1978). Le fer chélaté par les pyoverdines ne peut pas être utilisé par certains champignons. Les sidérophores fongiques forment en effet avec le fer (Fe⁺⁺⁺) un chélate dont la constante de stabilité est inférieure à celle des complexes ferripyoverdines. Ainsi les fusarinines, sidérophores produits par les *Fusarium* spp (Emery, 1965; Lemanceau *et al*, 1986), forment avec le fer (Fe⁺⁺⁺) un complexe dont la constante de stabilité est estimée à 10^{29} (Scher et Baker, 1982). De ce fait, les *Pseudomonas* fluorescents sont plus aptes à mobiliser le fer que les *Fusarium* (Lemanceau, 1988). La croissance de ces champignons en présence de *Pseudomonas* fluorescents ou de pyoverdine purifiée serait donc réduite du fait de la carence en fer. L'introduction de pyoverdine dans le sol détermine une diminution du taux de germination des chlamydospores de *Fusarium* (Elad et Baker, 1985) et de la gravité de la fusariose et du piétin (Kloepper *et al*, 1980b). Sneh *et al*

(1984) ont, de plus, établi une corrélation entre l'intensité de la synthèse de sidérophores par les *Pseudomonas* fluorescents *in vitro*, et leur aptitude à réduire la germination des chlamydospores de *Fusarium* dans le sol. Meyer *et al* (1987) ont également mis en évidence, *in vitro*, la réduction de la croissance d'une souche de *Pythium* consécutive à des apports croissants de pyoverdine purifiée. L'activité antagoniste exercée par la pyoverdine est effectivement liée à la compétition pour le fer puisqu'elle est annulée lors de l'apport de fer (Kloepper *et al*, 1980b; Meyer *et al*, 1987). De plus, la répression de la synthèse de sidérophore, consécutive à l'augmentation de la concentration en fer du milieu, peut s'accompagner de la levée de l'activité antagoniste exercée par différents *Pseudomonas* fluorescents (Misaghi *et al*, 1982; Lemanceau et Samson, 1983). D'une façon générale, l'apport de fer disponible pour les champignons pathogènes (*Fusarium oxysporum* f spp, *Gaeumannomyces graminis* var *tritici*) réduit l'intensité de la compétition pour cet élément et aggrave les maladies (Kloepper *et al*, 1980b; Scher et Baker, 1982; Wong et Baker, 1984; Lemanceau *et al*, 1988a). À l'inverse, l'activité antagoniste des *Pseudomonas* est accrue en abaissant la concentration en fer disponible à la suite de l'introduction d'un puissant ligand du fer : l'éthylène-diaminedi[(*o*-hydroxyphényl) acide acétique] (EDDHA) (Scher et Baker, 1982; Van Peer *et al*, 1990b).

L'activité antagoniste exercée par des *Pseudomonas* fluorescents à l'encontre de *Pseudomonas* délétères peut également être associée à la compétition pour le fer (Bakker *et al*, 1986a). Cependant cette compétition ne semble pas être liée à la plus ou moins grande affinité des pyoverdines pour le fer. Les différences de structure entre pyoverdines ne concernent en effet surtout les acides aminés qui ne participent pas directement à la chélation du fer. Par contre, la plus ou moins grande spécificité du système d'acquisition du complexe ferripyoverdine semble responsable de la compétition pour le fer exercée par certaines souches. Dans l'ensemble, ce système d'acquisition est très spécifique (Hohnadel et Meyer, 1988). Il repose sur la synthèse de protéines membranaires (Bitter *et al*, 1991). Contrairement aux autres souches de *Pseudomonas* fluorescents, les protéines membranaires des *Pseudomonas* fluorescents antagonistes seraient peu spécifiques. Ces *Pseudomonas* antagonistes seraient donc capables d'utiliser les complexes ferripyoverdines produits par d'autres

souches de *Pseudomonas*. À l'inverse, leurs pyoverdines associées au fer ne seraient reconnues que par un nombre limité de souches de *Pseudomonas*. Cette hypothèse a été formulée par les chercheurs hollandais à la suite de travaux portant sur 2 souches de *Pseudomonas*. L'une (WCS358) est antagoniste de l'autre (WCS374) sur milieu carencé en fer (Bakker *et al*, 1986a). Grâce à l'utilisation de mutants Tn5 non producteurs de sidérophores, de Weger *et al* (1988) ont montré que la souche antagoniste (WCS358) est capable d'utiliser sa propre pseudobactine ainsi que celle de la souche sensible (WCS374), alors que la souche sensible ne peut utiliser que sa propre pseudobactine. D'une façon plus générale, seul 1% des souches de *Pseudomonas* fluorescents isolées de la rhizosphère de pomme de terre serait capable de reconnaître la pseudobactine 358 (Bakker et Bakker, *in*: Bakker *et al*, 1990). Le même type de démonstration a été établi par Buyer et Leong (1986).

L'utilisation de mutants ayant perdu l'aptitude à synthétiser des sidérophores (Sid-) a permis de montrer que l'activité bénéfique de certaines souches de *Pseudomonas* fluorescents est bien due à la synthèse de pyoverdines (Bakker *et al*, 1986a, 1987; Becker et Cook, 1988; Loper, 1988). Ainsi ces différents auteurs ont établi que les mutants Sid-, bien qu'ils colonisent la racine avec la même efficacité que la souche sauvage, ne déterminent pas les effets bénéfiques enregistrés avec la souche sauvage. Il est donc possible d'associer directement ces effets bénéfiques à l'aptitude des *Pseudomonas* fluorescents à synthétiser des sidérophores *in situ*.

Pour être complète, la démonstration du rôle des sidérophores dans l'activité antagoniste de certains *Pseudomonas* fluorescents PGPR nécessite la mise en évidence de leur synthèse dans le sol et la rhizosphère. Compte tenu des conditions physico-chimiques du sol, pH en particulier, Misaghi *et al* (1988) mettent en effet en doute la capacité des *Pseudomonas* fluorescents à synthétiser des sidérophores à un niveau suffisamment élevé pour modifier les interactions microbiennes. La présence de sidérophores microbiens dans le sol a cependant été mise en évidence de façon indirecte. Ceci a été possible grâce à l'utilisation de microorganismes auxotrophes ne synthétisant pas de sidérophores (Powell *et al*, 1980, 1983; Akers, 1983; Reid *et al*, 1984; Bossier et Vestraete, 1986). Il a, en particulier, été montré que la concentration de sidérophores est plus élevée dans la rhizosphère que dans le sol. Plus récemment, Bakker *et al* (1990)

ont démontré que la synthèse de pseudobactine a effectivement lieu dans la rhizosphère de pomme de terre. La colonisation des racines de pomme de terre par des mutants Tn5 Sid- n'est en effet possible que lorsque ces souches sont co-inoculées avec les souches sauvages dont elles peuvent utiliser les ferripseudobactines. L'obtention récente d'anticorps monoclonaux antiferripseudobactine par Buyer *et al* (1990) devrait permettre la mise en évidence directe de la production de pseudobactine dans la rhizosphère.

La compétition pour le fer n'est cependant pas le seul mode d'action des *Pseudomonas*. Même lorsque la synthèse de sidérophores est réprimée à la suite de l'enrichissement en fer du milieu de culture, certaines souches de *Pseudomonas* fluorescents continuent à exercer leur activité antagoniste à l'encontre de divers microorganismes (Lemanceau et Samson, 1983; Weller *et al*, 1988). L'association entre l'enrichissement du milieu de culture en fer, la répression de la synthèse de sidérophores et la suppression de l'activité antagoniste de *Pseudomonas* spp fluorescents ne démontre pas nécessairement que la compétition pour le fer est le seul mode d'action antagoniste (Thomashow et Weller, 1990). En effet, la synthèse de certains antibiotiques, tout comme la synthèse de sidérophores, est régulée par la concentration en fer du milieu. Ceci a été démontré pour la souche de *Pseudomonas* fluorescent N2 130 antagoniste de *Pythium ultimum* (Gill et Warren, 1988) et pour la souche 2-79 antagoniste de *Gaeumannomyces graminis* var *tritici* (Hamdan *et al*, 1988).

Antibiose

L'importance de l'antibiose dans les interactions microbiennes responsables de la protection biologique contre les maladies a fait l'objet d'une récente synthèse bibliographique (Fravel, 1988).

L'antibiose exercée par certains *Pseudomonas* spp fluorescents a d'abord été mise en évidence *in vitro*. Ainsi Lindberg (1981) a établi le spectre d'activité d'un antibiotique, la tropolone, synthétisé par une souche de *Pseudomonas*. Cet antibiotique manifeste des propriétés antagonistes à l'encontre de différents champignons : *Alternaria*, *Cladosporium*, *Diplodia*, *Fusarium*, *Helminthosporium*, *Pyricularia*, *Pythium*, *Rhizoctonia*. Howell et Stipanovic (1979, 1980) ont caractérisé 2 antibiotiques : la pyolutéorine et la pyrrolnitrine synthétisés par la souche Pf5

de *Pseudomonas fluorescens*. Ces antibiotiques ont respectivement inhibé la croissance, *in vitro*, de *Pythium ultimum* et de *Rhizoctonia solani*. Ces auteurs ont ensuite montré que la souche bactérienne protège les plantes de coton contre ces pathogènes de manière analogue à celle des antibiotiques purifiés. Ils en concluent que la protection des plantes assurée par cette souche de *Pseudomonas* est liée à la synthèse de ces antibiotiques.

L'utilisation de mutants dont les gènes responsables de la synthèse d'antibiotique ont subi une délétion permet d'associer de façon plus directe la protection biologique à l'aptitude à produire l'antibiotique. C'est dans ce but que Kraus et Loper (1990) ont obtenu, par insertion du transposon Tn5, des mutants de la souche Pf5 ayant perdu l'aptitude à synthétiser l'un ou les 2 antibiotiques produits par la souche sauvage. De même, Gutterson *et al* (1986, 1988) ont mis en évidence l'effet antagoniste d'un antibiotique, synthétisé par la souche de *Pseudomonas fluorescens* HV37a, à l'encontre de *Pythium ultimum*. Puis Howie et Suslow (1986) ont montré qu'un mutant ne produisant pas cet antibiotique s'est révélé significativement moins apte à protéger le coton contre *Pythium ultimum* que la souche sauvage. Le même type de démonstration a été établi par Colyer et Mount (1984) pour expliquer la protection assurée par une souche de *Pseudomonas putida* contre *Erwinia carotovora*.

Le rôle de 3 autres composés (acide phénazine-1-carboxylique, 2-4 diacétylphloroglucinol, acide cyanhydrique) a été établi selon la même démarche expérimentale. Elle consiste à mettre en évidence successivement : la production *in vitro* du composé moins bonne que celle assurée par la souche sauvage, son efficacité *in vitro* à l'encontre du pathogène, la protection contre la maladie assurée par le mutant non producteur du composé moins bonne que celle assurée par la souche sauvage. Thomashow et Weller (1988) ont ainsi démontré que l'acide phénazine-1-carboxylique, synthétisé par la souche de *Pseudomonas fluorescens* 2-79, est en partie responsable de son activité antagoniste à l'encontre de *Gaeumannomyces graminis* var *tritici*. Cet antibiotique caractérisé *in vitro* par Gurusiddaiah *et al* (1986), produit également par d'autres souches de *Pseudomonas* (Haynes *et al*, 1956; Kanner *et al*, 1978; Flaishman *et al*, 1990) est efficace contre différents champignons (Brisbane *et al*, 1989). De même, Keel *et al* (1990, 1991) ont démontré que le 2-4 diacétylphloroglucinol synthétisé par la souche de *Pseu-*

domonas CHAO est en partie responsable de la protection du blé contre *Gaeumannomyces graminis* var *tritici* et du tabac contre *Thielaviopsis basicola*. Ce composé est extrêmement efficace *in vitro* contre *Gaeumannomyces graminis* var *tritici* (Keel *et al*, 1991). Enfin, Voisard *et al* (1989) ont démontré que la production d'acide cyanhydrique est également impliquée dans la protection du tabac et du blé assurée par la souche CHAO.

Bien que *Thielaviopsis basicola* soit sensible *in vitro* à l'acide cyanhydrique, la souche CHAO ne réduit pas de façon significative la densité de ce champignon dans le sol (Ahl *et al*, 1986). Selon ces auteurs, elle pourrait cependant être responsable d'une réduction de l'activité du champignon dans la rhizosphère. Les exsudats racinaires contiennent en effet de la glycine (Rovira et Darvey, 1971) connue pour être un précurseur de la synthèse bactérienne d'acide cyanhydrique (Voisard *et al*, 1989).

La démonstration du rôle de ces 3 composés a été confortée par l'utilisation de mutants pour lesquels la synthèse de ces produits a été rétablie grâce à leur complémentation avec le cosmide correspondant. Cette complémentation s'est en effet accompagnée de la restauration de l'efficacité de la souche bactérienne à protéger les plantes (Thomashow et Weller, 1988; Voisard *et al*, 1989; Keel *et al*, 1990, 1991).

Enfin des techniques de biologie moléculaire ont également permis de stimuler la production de 2-4 diacétylphloroglucinol par la souche CHAO ou même d'induire la production d'acide cyanhydrique (Voisard *et al*, 1989) et de phénazine (Thomashow, 1991), de 2-4 diacétylphloroglucinol et de pyolutéorine (Maurhofer *et al*, 1991) dans différentes souches de *Pseudomonas*.

La stimulation de la production d'acide cyanhydrique et de phénazine a amélioré l'efficacité des bactéries à réduire la gravité de la maladie (Voisard *et al*, 1989; Thomashow, 1991). Par contre, selon la plante hôte, la stimulation de la synthèse de 2-4 diacétylphloroglucinol et de pyolutéorine par la souche CHAO a déterminé soit une augmentation soit une réduction de la protection contre la maladie pouvant même s'accompagner d'un effet délétère sur la croissance de la plante bactérisée (Maurhofer *et al*, 1991).

Comme précédemment pour les sidérophores, la démonstration du rôle des antibiotiques, pour être entièrement satisfaisante, nécessite la mise en évidence de leur synthèse *in situ*. Or jusqu'à

un passé récent, il n'existait pas de preuve directe de la synthèse et du maintien des antibiotiques à un niveau suffisant, dans le sol, pour permettre l'expression de leur activité biologique (Williams et Wickers, 1986). Mais récemment, la synthèse de l'acide phénazine-1-carboxylique et du 2-4 diacétylphloroglucinol par les souches 2-79 et CHAO respectivement a été mise en évidence dans le sol (Defago *et al*, 1990; Thomasshow *et al*, 1990). La concentration de ces antibiotiques a été mesurée. L'efficacité des souches bactériennes étudiées a pu être directement corréliée à la présence des antibiotiques dans les extraits de racines, la rhizosphère et le sol.

Modification du métabolisme et de la physiologie de la plante

Au cours des années 1960 et 1970, les chercheurs se sont surtout intéressés aux effets directs des rhizobactéries sur la croissance des plantes. Puis, pendant les années 1980, leur attention a surtout été retenue par l'étude de l'activité antagoniste des *Pseudomonas* spp fluorescents à l'encontre des microorganismes pathogènes. Mais des publications récentes, traitant de l'alimentation minérale et de l'induction de résistance de la plante, attestent d'un regain d'intérêt en faveur des interactions directes entre la plante et les rhizobactéries.

Amélioration de l'alimentation minérale de la plante

L'amélioration de l'alimentation minérale de la plante en phosphore a été la première hypothèse proposée pour expliquer l'effet bénéfique enregistré à la suite de la bactérisation de plantes (Gerretsen, 1948). Les espèces, *Bacillus megaterium* var *phosphaticum* et *Pseudomonas* spp fluorescents, augmenteraient la concentration en phosphore soluble soit par minéralisation des phosphates organiques, grâce à des phosphatases, soit par solubilisation des phosphates inorganiques, sous l'effet d'acides (Krasilnikov, 1961). Ce mode d'action a fait l'objet de nombreuses controverses. Ainsi Mishutin et Naumova (1962) calculèrent que la quantité de phosphates solubilisés sous l'action des bactéries est négligeable par rapport à l'augmentation de rendement observée au champ. Benians et Barber (1974) ont même montré que des plantes, cultivées en sol stérile, prélèvent plus de phosphates et présentent un poids supérieur à celles culti-

vées en sol non stérile.

Rovira (1972) suggère, pour sa part, que l'amélioration de l'absorption de phosphates par la plante, grâce à l'activité de certains microorganismes, serait liée à la modification de la croissance et de la longévité du système racinaire.

Plus récemment, Lifshitz *et al* (1987) ont mis en évidence qu'une souche de *Pseudomonas putida* (G12-2) stimule la croissance du colza en absence de microorganisme pathogène. Cette souche améliore le prélèvement de phosphore marqué (^{32}P) par les plantes. Il existe une corrélation positive entre la longueur des racines et leur teneur en ^{32}P . Les auteurs associent donc l'effet bénéfique de la souche G12-2 à une meilleure alimentation de la plante en phosphore.

Lifshitz *et al* (1986) ont également isolé, de la rhizosphère de colza, des *Pseudomonas* spp fixateurs d'azote. Cependant, leur rôle positif n'a pas pu être démontré.

Enfin, les sidérophores microbiens et en particulier ceux des *Pseudomonas* fluorescents peuvent influencer directement l'alimentation de la plante en fer (Crowley *et al*, 1987). Ainsi le fer chélaté par les sidérophores peut être utilisé par les graminées. Powell *et al* (1982) ont par exemple mis en évidence, grâce à l'utilisation de ^{55}Fe , que l'avoine peut assimiler le fer lié aux sidérophores. De même, Duss *et al* (1986) ont observé que la tomate n'absorbe le fer de façon efficace que si elle est cultivée en présence de bactéries. Cependant tous les sidérophores n'améliorent pas l'alimentation en fer des plantes. Ainsi l'assimilation du fer par le maïs et le pois a été réduite en présence d'une pseudobactérie. Cette réduction s'est accompagnée d'une diminution de la concentration en fer de la chlorophylle (Becker *et al*, 1985).

Production microbienne de substances de croissance

La production de substances de croissance par les *Pseudomonas* fluorescents a été fréquemment mise en évidence *in vitro* (Brown, 1974; Lynch, 1976). Ces substances peuvent être absorbées par les racines. Ainsi Libbert *et al* (1969) ont montré que des auxines produites par des microorganismes telluriques pouvaient être assimilées par différentes plantes (maïs, pois, concombre).

Différents auteurs ont mis en relation l'aptitude de souches microbiennes à produire des

substances de croissance *in vitro* et leur aptitude à modifier, *in vivo*, la morphologie des plantes de manière analogue aux substances de croissance concernées. Ils en concluent que la stimulation de croissance des plantes bactérisées est due à la synthèse microbienne de substances de croissance (Brown, 1974).

La synthèse de ces substances n'a cependant pas été mise en évidence *in situ*. De plus, Rivière (1966) puis Strzelczyk *et al* (1973) signalent que les bactéries capables de dégrader l'acide indole acétique (AIA) sont au moins aussi fréquentes que celles capables de synthétiser cet acide. L'importance relative de ces 2 types de bactéries semble dépendre du stade de développement de la plante qui influence la composition des exsudats racinaires (Rivière, 1966; Rovira, 1972). Enfin les différences enregistrées entre plantes traitées avec bactéries ou substances de croissance et plantes témoin, ne sont significatives que sur jeunes plantes; elles disparaissent en cours de culture (Jackson *et al*, 1964; Ecklund, 1970; Brown, 1974).

Plus récemment, Loper et Schroth (1986b) ont même montré que l'effet délétère de certains *Pseudomonas* fluorescents pourrait être associé à l'intensité de la synthèse de AIA *in vitro*. Ainsi, ces auteurs ont établi une corrélation entre la concentration d'AIA produite *in vitro* et la réduction de l'élongation racinaire après bactérisation. Cette corrélation a été confirmée en comparant l'effet biologique de l'inoculation d'une souche de *Pseudomonas syringae* pv *savastanoi* productrice d'AIA et de son mutant non producteur d'AIA. La souche sauvage provoque une réduction de la croissance racinaire alors que le mutant demeure sans effet.

Induction de résistance de la plante

Des travaux récents portant sur des modèles d'étude différents ont mis en évidence la plus grande résistance naturelle des plantes bactérisées par certaines souches de *Pseudomonas*.

Ainsi, la souche bactérienne CHAO provoque une augmentation du chevelu racinaire et la résistance naturelle au *Thielaviopsis basicola* des plantes de tabac bactérisées (Voisard *et al*, 1989). Ces auteurs associent ces 2 effets bénéfiques à la synthèse bactérienne d'acide cyanhydrique (HCN) grâce aux techniques de génie génétique suivantes :

– obtention d'un mutant non producteur de HCN

issu de la souche CHAO,

– complémentation de ce mutant avec les gènes responsables de la synthèse de HCN,

– introduction de ces gènes dans une souche initialement non productrice de HCN.

Defago *et al* (1990) suggèrent donc que la production de HCN par la souche CHAO provoquerait sur la plante un stress auquel elle réagirait par une augmentation de son système racinaire et de sa résistance naturelle.

Pour Anderson et Guerra (1985), l'augmentation de la résistance des plantes de haricot au *Fusarium solani* grâce à l'inoculation d'une souche de *Pseudomonas putida* serait liée à leur plus grande teneur en lignine.

L'induction de résistance de l'œillet à la fusariose vasculaire par la souche de *Pseudomonas* WCS417r a été clairement établie par Van Peer *et al* (1991). En effet, le rôle de l'antagonisme direct, entre la souche de *Pseudomonas* et celle de *Fusarium* pathogène, dans la protection biologique a pu être exclu grâce à des inoculations séparées dans l'espace : inoculation racinaire pour la souche bactérienne, inoculation dans la tige pour le *Fusarium*. De plus, l'induction de résistance de plantes ainsi inoculées est associée à une augmentation de la synthèse de phytoalexines comparées à celle des plantes témoins inoculées avec le *Fusarium* pathogène. L'induction de résistance des plantes bactérisées serait due aux lipopolysaccharides de la souche WCS417r. En effet, l'apport à la plante de lipopolysaccharides partiellement purifiés issus de la souche WCS417r détermine un effet bénéfique analogue à celui de la souche bactérienne elle-même (Van Peer *et al*, résultats non publiés).

Enfin, suivant un dispositif expérimental inspiré de celui décrit par Kuc *et al* (1975), Wei *et al* (1991) ont également mis en évidence l'aptitude d'une souche de *Pseudomonas* fluorescent à induire la résistance de plantes de concombre à *Colletotrichum lagenarium*.

CONDITIONS NÉCESSAIRES À L'EXPRESSION DES EFFETS BÉNÉFIQUES

La connaissance, même partielle, des mécanismes responsables des effets bénéfiques des *Pseudomonas* spp fluorescents permet de préciser les conditions favorables à leur expression. Ces conditions sont liées aux souches de *Pseudomonas* utilisées mais également à l'environnement dans lequel l'inoculation bactérienne est pratiquée.

Caractéristiques des souches de *Pseudomonas*

Les effets bénéfiques de la bactérisation résultent à la fois des activités spécifiques des bactéries et de leur densité dans la rhizosphère de la plante hôte. Ainsi l'efficacité des souches de *Pseudomonas* fluorescents utilisées dépend de leur aptitude à produire certains métabolites. Comme décrit précédemment, les métabolites responsables d'activités spécifiques intéressantes sont variés : sidérophores, antibiotiques, substances de croissance, lipopolysaccharides, etc.

La sélection de souches de *Pseudomonas* fluorescents performantes ne doit cependant pas se limiter à ces seules activités qui seraient de peu d'utilité si les bactéries n'étaient pas aptes à se maintenir et à coloniser le système racinaire de la plante hôte.

La compétence rhizosphérique des *Pseudomonas* fluorescents varie d'une souche à l'autre. Cette compétence définit l'aptitude d'une souche à se distribuer le long des racines de la plante hôte, à se multiplier et survivre pendant plusieurs semaines en présence de la microflore rhizosphérique indigène (Bahme et Schroth, 1987; Weller, 1988).

Les caractéristiques bactériennes qui conditionnent la bonne compétence rhizosphérique des souches de *Pseudomonas* sont relativement méconnues. Ces caractéristiques semblent liées à l'aptitude des souches à :

- à s'attacher à la racine;
- se déplacer vers et le long de la racine;
- entrer en compétition de façon efficace avec la microflore résidente.

En effet la colonisation racinaire s'effectue en 2 temps. Les bactéries s'attachent d'abord à la racine et sont donc distribuées de façon passive. Puis elles se multiplient et colonisent de façon active la rhizosphère (Howie *et al*, 1987).

L'attachement des bactéries à la racine résulte d'interactions physico-chimiques et biologiques entre les bactéries et la racine. Ainsi l'adhésion des bactéries à la racine serait d'autant plus efficace que la surface de la cellule bactérienne est hydrophobe (Van Loosdrecht *et al*, 1987). Cette adhésion est également conditionnée par des phénomènes électrostatiques mettant en cause en particulier les charges de surface de la cellule bactérienne (James *et al*, 1985; Dickson et Koohmaraie, 1989). Cependant, les travaux de Weger

et al (1989a) tendraient à minimiser l'importance de la composante physico-chimique de l'adhésion. L'adhésion des *Pseudomonas* à la racine dépend plutôt de leur aptitude à s'agglutiner avec des glycoprotéines, appelées agglutinines, produites par la plante (Jasalavich et Anderson, 1981; Anderson, 1983). Ainsi la perte de cette aptitude, après mutation, chez une souche de *Pseudomonas putida*, s'est accompagnée d'une réduction de sa colonisation racinaire (Anderson *et al*, 1988). Le phénomène d'agglutination est relativement spécifique. Les bactéries rhizosphériques s'agglutinent plus fréquemment avec des agglutinines racinaires que les bactéries non rhizosphériques (Chao *et al*, 1988). De plus, les souches isolées de la rhizosphère de blé et de graminées sont plus souvent agglutinées avec des agglutinines de blé que ne le sont les isolats issus d'autres espèces végétales. Cette spécificité pourrait être associée à la nature des lipopolysaccharides et des protéines membranaires et varierait selon l'espèce végétale dont elles sont isolées (Glandorf *et al*, 1991).

Les lipopolysaccharides bactériens jouent effectivement un rôle déterminant dans la colonisation racinaire. Ainsi de Weger *et al* (1989b) ont montré que la suppression de la chaîne O-antigénique des lipopolysaccharides, sous l'action d'un bactériophage, s'accompagne d'une moins bonne colonisation de la partie inférieure du système racinaire. La chaîne O-antigénique ne semble cependant pas impliquée dans l'adhésion bactérienne à la racine (de Weger *et al*, 1989a). Il a, par ailleurs, été établi que les lipopolysaccharides contribuent à protéger la cellule bactérienne de la dessiccation (Fett *et al*, 1989).

Les pili et fimbriae présents sur certaines bactéries sont également responsables de l'adhésion des bactéries à la racine (Korhonen *et al*, 1983). Ainsi, l'attachement de la souche 2-79 est corrélé à la présence de pili (Vesper, 1987). La souche WCS358 présente également des pili (de Weger, 1988). Il est cependant difficile d'évaluer l'importance exacte des pili dans un environnement aussi complexe que celui de la rhizosphère (Bakker *et al*, 1991) : leur présence dépend en effet des conditions du milieu (Van Verseveld *et al*, 1985).

L'attraction des *Pseudomonas* vers la racine sous l'effet du chimiotactisme exercé par les exsudats et le déplacement de ces bactéries dans la rhizosphère sont également des composantes de la colonisation racinaire. À nouveau, leur importance est sujette à discussion. En effet, même si Scher *et al* (1985 et 1988) ont mis en

évidence le chimiotactisme exercé par les exsudats de graines de soja à l'égard de *Pseudomonas* fluorescents, cette attraction n'a pas pu être corrélée à une meilleure colonisation racinaire. Le rôle des flagelles bactériens dans la colonisation racinaire semble différer selon les souches et les conditions de croissance. Ainsi, de Weger *et al* (1987) ont démontré que la présence de flagelles permet, à la souche WCS374, de coloniser les racines profondes de façon efficace. Alors que ni Howie *et al* (1987), ni Scher *et al* (1988) n'ont observé de différence entre la colonisation de souches flagellées et de leurs mutants non flagellés.

Le maintien et le développement de la souche bactérienne introduite sont conditionnés par la capacité d'accueil de la rhizosphère. Certaines souches bactériennes présentent une aptitude compétitrice supérieure à d'autres. Les caractéristiques microbiennes responsables de cet avantage sont relativement méconnues. De façon assez surprenante, ces caractéristiques ne semblent liées ni à la production de sidérophores ni à la production d'antibiotiques; les mutants non producteurs de ces métabolites paraissent en effet coloniser la rhizosphère aussi bien que les souches sauvages (Bakker *et al*, 1986a; 1987; Keel *et al*, 1989; Thomashow et Weller, 1988). Cependant, lors d'essais de longue durée, Thomashow (1991) a récemment mis en évidence la meilleure survie de la souche sauvage comparée à celle de mutants non producteurs d'antibiotique. De même, Bakker *et al* (1991) ont clairement établi que l'aptitude d'une souche de *Pseudomonas* à utiliser le sidérophore produit par une autre souche lui confère un avantage sélectif. Ainsi l'introduction des gènes responsables de la synthèse des protéines membranaires réceptrices de la pseudobactine 358, dans le génome de la souche WCS374 améliore significativement la survie de cette souche lorsqu'elle est inoculée avec la souche WCS358.

La colonisation des *Pseudomonas* est également influencée par leur localisation au niveau de la racine. Ainsi les bactéries endophytes ou endorhizosphériques (McInroy et Kloepper, 1991; Van Peer *et al*, 1990a) seraient moins sujettes à la compétition que celles situées à l'extérieur de la racine. En effet, la densité des populations bactériennes, et donc l'intensité de la compétition, sont plus réduites à l'intérieur qu'à l'extérieur de la racine. L'aptitude de certaines souches à coloniser l'endorhizosphère est corrélée à leur aptitude à s'agglutiner sous l'action

d'agglutinines racinaires. Ces souches se caractérisent également par la nature de leurs lipopolysaccharides et de leurs protéines membranaires (Van Peer *et al*, 1990a).

Environnement

Pour déterminer les effets bénéfiques décrits dans le chapitre *Présentation des effets bénéfiques*, les souches de *Pseudomonas* doivent rencontrer un environnement favorable à l'expression de leurs activités spécifiques intéressantes et à leur survie.

Ainsi, Rosenweig et Stotzky (1979 et 1980) ont montré que l'antagonisme exercé dans le sol par des bactéries à l'encontre de champignons est influencé par les caractéristiques physico-chimiques du sol. L'exemple le mieux documenté dans ce domaine est celui décrit par Defago *et al* (1990). Stuz *et al* (1989) ont en effet établi que la souche CHAO se révèle être un agent de lutte biologique efficace uniquement si elle est introduite dans un sol ou un substrat comportant une argile particulière : la vermiculite. Cette argile semble présenter une concentration en fer disponible suffisamment élevée pour permettre la synthèse bactérienne d'acide cyanhydrique (Keel *et al*, 1989). Or, comme décrit ci-dessus, ce métabolite est en partie responsable de l'effet bénéfique de la souche CHAO. Par contre, lorsque la plante inoculée est cultivée dans un sol présentant une argile pauvre en fer (illite), cette souche demeure sans effet à moins que le sol ne soit amendé en fer (Keel *et al*, 1989). À l'inverse, Van Peer *et al* (1990b) ont montré que l'efficacité de la souche WSC417r, utilisée pour lutter contre la fusariose de l'œillet, est significativement améliorée lorsque la disponibilité en fer est réduite par l'utilisation de EDDHA dans la solution nutritive. L'efficacité de cette souche est en effet due en partie à la synthèse de sidérophore.

Les caractéristiques biologiques du sol sont également déterminantes. En absence de microorganisme pathogène, une souche de *Pseudomonas* dont le mode d'action est l'antagonisme microbien ne modifiera pas la croissance de la plante inoculée. Ainsi, la bactérisation de tubercules de pomme de terre cultivés dans un sol présentant une microflore délétère réduite avec la souche WCS358 ne s'accompagne pas d'une augmentation significative du rendement de la culture (Bakker *et al*, 1986a). Il faut donc que le facteur limitant sur lequel agit la bactérie soit effectif pour que l'effet de la bactérie soit visible.

Une souche de *Pseudomonas* demeure également sans effet lorsque la réduction de rendement des plantes témoins est due à un microorganisme pathogène insensible à l'activité antagoniste bactérienne (Weller, 1988).

L'espèce végétale à laquelle appartient la plante hôte joue probablement un rôle non négligeable sur l'activité des *Pseudomonas*. Il est en effet admis que le métabolisme des *Pseudomonas* est influencé par les nutriments mis à leur disposition (Leisinger et Margraff, 1979). La production d'acide cyanhydrique requiert par exemple la présence de glycine (Knowles, 1976). La nature des métabolites bactériens pourrait donc être influencée par la composition des exsudats racinaires. De plus, l'intensité du métabolisme microbien est conditionnée par la quantité de nutriments disponibles. Ainsi la production de sidérophores est plus élevée lorsque la concentration en carbone du milieu est plus importante (Elad et Baker, 1985).

La plus ou moins bonne survie d'une souche de *Pseudomonas* dans la rhizosphère dépend également du sol et de la plante hôte (Atkinson *et al*, 1975; Weller, 1986; Bahme et Schroth, 1987). Différents auteurs ont, par exemple, montré que l'humidité du sol est un facteur très important (Dupler et Baker, 1984; Howie *et al*, 1987). Selon la texture du sol, la meilleure colonisation racinaire a lieu à des valeurs de potentiel hydriques comprises entre $-0,01$ et $-1,4$ bar (Howie *et al*, 1987; Liddel et Parke, 1989). Bahme et Schroth (1987) ont également montré que la colonisation bactérienne est influencée par la texture du sol. Ainsi les argiles contribueraient à protéger les bactéries des stress hydriques (Dupler et Baker, 1984). La technique d'irrigation joue aussi un rôle déterminant. La percolation de l'eau contribue à améliorer la distribution des bactéries le long de la racine et à augmenter leur densité à l'extrémité des racines (Chao *et al*, 1986; Parke *et al*, 1986). La température affecte également la croissance bactérienne et la production de sidérophores *in vitro* ainsi que la colonisation racinaire (Loper *et al*, 1985; Digat et Mattar, 1990). Ces derniers auteurs ont montré que la sensibilité de différentes souches de *Pseudomonas* à la température du milieu environnant dépend de leur origine géographique.

Les caractéristiques microbiologiques du sol influencent directement la survie de la souche de *Pseudomonas* inoculée. Cette survie est d'autant meilleure que la biomasse microbienne est limitée (Compeau *et al*, 1988; Davies et Whitbread, 1989; Morel *et al*, 1989) et que la quantité de nutriments

est importante (Wessendorf et Lingens, 1989).

La plante hôte conditionne également l'efficacité de la colonisation racinaire. Ainsi, comme décrit précédemment, les travaux portant sur l'agglutination tendraient à montrer qu'il existe une certaine spécificité entre la bactérie et la plante hôte (Glandorf *et al*, 1991).

CONCLUSIONS

Les premières publications issues de l'université de Berkeley relatives aux «*Plant Growth Promoting Rhizobacteria*» ont suscité intérêt et enthousiasme au sein de la communauté scientifique des microbiologistes et pathologistes du sol.

Effectivement, le nombre de communications écrites et orales relatives à ces bactéries ne cesse de s'accroître. Mais en dépit de l'importance du travail fourni, la seule application commerciale qui ait vu le jour ne s'est pas poursuivie. Il s'agissait de l'utilisation d'une souche de *Pseudomonas fluorescens* pour protéger les plantes de coton contre la fonte du semis (Currier *et al*, 1988).

Outre les problèmes d'homologation inhérents à l'emploi d'organismes vivants en agriculture, cet état de fait est principalement dû au manque de reproductibilité des effets bénéfiques de la bactérisation (Weller, 1988).

Une grande partie de l'effort de recherche a consisté à évaluer, de façon empirique, l'effet bénéfique de souches de *Pseudomonas* éventuellement présélectionnées *in vitro*. Or, selon les conditions d'utilisation, ces souches peuvent se révéler efficaces lors d'un essai et inefficaces lors du suivant...

Ce problème majeur a incité quelques équipes à étudier de façon approfondie les mécanismes responsables des effets bénéfiques enregistrés. Ainsi, des progrès certains ont été accomplis dans la compréhension de ces mécanismes grâce à l'utilisation de techniques de biologie moléculaire, reposant en particulier sur l'utilisation de mutants (Defago et Haas, 1990). Il apparaît maintenant clairement que plusieurs mécanismes peuvent être impliqués. Ces mécanismes reposent sur la production de différents métabolites bactériens: sidérophores, antibiotiques, substances de croissance, lipopolysaccharides, etc.

La meilleure connaissance des mécanismes responsables des effets bénéfiques autorise maintenant à envisager d'améliorer l'efficacité

des souches bactériennes employées. Les techniques de génie génétique peuvent ainsi permettre d'amplifier la synthèse de métabolites intéressants. Il existe déjà 2 exemples de telle modification : l'un concerne la synthèse de 2,4-diacétylphloroglucinol et de pyolutéorine (Maurhofer *et al*, 1991), l'autre la synthèse de phénazine (Pierson et Thomashow, 1991). L'inactivation des gènes responsables de la répression de la synthèse de sidérophores a permis d'obtenir 2 souches, issues de la souche WCS358, dont la synthèse de pseudobactine n'est plus dépendante de la concentration en fer du milieu (Ottevanger *et al*, résultats non publiés).

Il faut cependant se garder de généraliser l'effet bénéfique d'un métabolite à l'ensemble des souches de *Pseudomonas* et des modèles d'étude. Ainsi, l'effet bénéfique des sidérophores, démontré pour de nombreuses souches : B10, A12, WCS358, etc (Kloepper *et al*, 1980c; Scher et Baker, 1982; Bakker *et al*, 1987), semble limité pour la souche 2-79 (Hamdam *et al*, 1988) voire inexistant pour la souche CHAO (Keel *et al*, 1989). De plus, selon la plante hôte utilisée et l'intensité de leur synthèse, certains métabolites peuvent se révéler bénéfiques ou néfastes. Ainsi la synthèse d'acide cyanhydrique par la souche CHAO est responsable, en partie au moins, de la protection du tabac et du blé respectivement contre *Thielaviopsis basicola* et *Gaeumannomyces graminis var tritici* (Voisard *et al*, 1989; Defago *et al*, 1990) alors que cette synthèse est à l'origine de l'effet délétère d'autres souches de *Pseudomonas* (Bakker et Schippers, 1987).

Compte tenu de la diversité et de la complexité des interactions entre la microflore, le sol et la plante, plus les mécanismes mis en œuvre seront variés, plus l'efficacité de l'inoculation microbienne sera assurée. Pour atteindre cet objectif, 2 stratégies peuvent être poursuivies : l'une consiste à utiliser une souche microbienne apte à synthétiser différents métabolites intéressants, l'autre consiste à utiliser en association des souches qui déterminent des mécanismes complémentaires.

Ainsi les souches CHAO, 2-79 et WCS417r synthétisent des métabolites variés responsables de mécanismes divers. Il est également possible d'augmenter le nombre de métabolites différents produits par une même souche en introduisant dans son génome des gènes issus d'une autre souche. Deux applications de cette technique ont été décrites : l'une concerne l'introduction des gènes responsables de la synthèse de HCN issus de la souche CHAO (Voisard *et al*,

1989), l'autre concerne l'introduction des gènes responsables de la synthèse d'une phénazine (Thomashow, 1991). Ce type de manipulation n'est possible que si le nombre de gènes impliqués est réduit. Ce n'est pas le cas pour la synthèse de sidérophores (Marugg *et al*, 1985). Par contre, les gènes responsables de la synthèse des protéines membranaires réceptrices du complexe ferripseudobactine, issus de la souche WCS358, ont pu être clônés (Marugg *et al*, 1989) puis transférés à la souche WCS374 lui conférant ainsi un avantage sélectif (Leong *et al*, 1991).

La co-inoculation de microorganismes différents permet également de diversifier les mécanismes responsables d'effets bénéfiques. Ainsi Weller et Cook (1983) puis Pierson et Weller (1990) ont montré que l'inoculation de 2 souches de *Pseudomonas* spp fluorescents permet de protéger le blé contre le piétin significativement mieux que l'inoculation d'une seule souche bactérienne. De même, la protection contre la fusariose de la tomate, assurée par l'association d'une souche de *Fusarium* non pathogène et d'une souche de *Pseudomonas* fluorescent, est plus efficace que la seule inoculation de l'un des 2 microorganismes antagonistes (Lemanceau et Alabouvette, 1991). Lors d'essais complémentaires, Lemanceau *et al* (résultats non publiés) ont montré que la plus grande efficacité de la co-inoculation de la souche de *Fusarium* non pathogène Fo47 avec la souche de *Pseudomonas* WCS358 est liée à la complémentarité des mécanismes : compétition pour le carbone pour la souche Fo47 et compétition pour le fer pour la souche WCS358.

Si des progrès importants ont été réalisés dans la connaissance et la gestion des mécanismes bénéfiques de l'inoculation microbienne, la compréhension des facteurs responsables de la compétence rhizosphérique d'une souche de *Pseudomonas* demeure par contre très fragmentaire. Pourtant, quelle que soit la diversité des métabolites synthétisés et quelle que soit l'intensité de cette synthèse, les effets bénéfiques de la bactérisation ne se manifesteront que si la densité bactérienne est suffisamment élevée. Il semble que l'adhésion des bactéries à la racine, en leur conférant un avantage sélectif, constitue une composante importante de la colonisation racinaire. Par ailleurs, l'utilisation de souches aptes à coloniser l'endorhizosphère de la plante pourrait permettre de maintenir la densité des bactéries pendant une période plus longue. Enfin, la colonisation racinaire est probablement aussi influencée de façon importante par la formulation de l'inoculum (Kloepper et Schroth, 1981a; Paau, 1989; Digtat, 1991).

L'étude des effets bénéfiques des *Pseudomonas* spp fait appel à des domaines de compétence très divers qui, associés, ont permis de réaliser des progrès substantiels dans la connaissance des mécanismes et des conditions d'expression des effets bénéfiques. Il est cependant regrettable de constater que la diversité phénotypique et génotypique des populations naturelles de *Pseudomonas* spp fluorescents telluriques ait jusqu'à présent peu été prise en compte (Lemanceau *et al*, 1986). Il est en effet possible que la caractérisation de cette diversité permette d'appréhender l'étude de l'adaptation des *Pseudomonas* fluorescents à la rhizosphère et à la racine de la plante hôte avec de nouvelles hypothèses. En dépit de cette lacune, force est de constater que les progrès, évoqués précédemment, permettent dès maintenant d'améliorer l'efficacité et la reproductibilité des augmentations de rendement des cultures bactérisées.

REMERCIEMENTS

J'exprime ma gratitude à R Bardin (université Claude Bernard, Lyon I) qui m'a incité à rédiger cette synthèse; C Alabouvette (INRA, Dijon) qui m'a encouragé et conseillé; P Bakker (université d'Utrecht, Pays-Bas) qui a relu le manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Ahl P, Voisard C, Defago G (1986) Iron bound-siderophores, cyanic acid, and antibiotics involved in suppression of *Thielaviopsis basicola* by a *Pseudomonas fluorescens* strain. *J Phytopathol* 116, 121-134
- Akers HA (1983) Multiple hydroxamic acid microbial chelators (siderophores) in soil. *Soil Sci* 135, 156-160
- Alten H (von), Lindermann A, Schon Beck F (1991) Increasing VA-mycorrhization with application of rhizosphere bacteria. In: *The rhizosphere and plant growth* (Kleister DL, Cregan PB, eds) Kluwer Acad Publ, 381
- Alabouvette C (1983) La réceptivité des sols aux fusarioses vasculaires. Rôle de la compétition nutritive entre microorganismes. Thèse dr es sci nat, univ Nancy, 158 p
- Anderson AJ (1983) Isolation from root and shoot surfaces of agglutinins that show specificity for saprophytic pseudomonads. *Can J Bot* 61, 3438-3443
- Anderson AJ, Guerra D (1985) Responses of bean to root colonization with *Pseudomonas putida* in hydroponic system. *Phytopathology* 75, 992-995
- Anderson AJ, Habibzadegah-Tari P, Tepper CS (1988) Molecular studies on the role of a root agglutinin in adherence and colonization by *Pseudomonas putida*. *Appl Environ Microbiol* 54, 375-380
- Atkinson TG, Neal LJJ, Larson RI (1975) Genetic control of the rhizosphere microflora of wheat. In: *Biology and control of soilborne pathogens* (GW Bruehl, ed) Am Phytopathol Soc, Saint Paul, MN, 116-122
- Bahme JB, Schroth MN (1987) Spatial temporal colonization patterns of rhizobacterium on underground organs of potato. *Phytopathology* 77, 1093-1100
- Baker KF, Cook RJ (1974) *Biological control of plant pathogens*. A Phytopathol Soc, St Paul, MN, 433 p
- Bakker AW, Schippers B (1987) Microbial cyanide production in the rhizosphere in relation to potato yield reduction and *Pseudomonas* spp mediated plant growth stimulation. *Soil Biol Biochem* 19, 451-457
- Bakker PAHM, Lammers JG, Bakker AW, Marugg JD, Weisbeek PJ, Schippers B (1986a) The role of siderophores in potato tuber yield increase by *Pseudomonas putida* in short rotation of potato. *Neth J Plant Pathol* 92, 249-256
- Bakker PAHM, Weisbeek PJ, Schippers B (1986b) The role of siderophore in plant growth stimulation by fluorescent *Pseudomonas* spp. *Meded Fac Landbouw Rijksuniv Gent* 51, 1357-1362
- Bakker PAHM, Bakker AW, Marugg JD, Weisbeek PJ, Schippers B (1987) Bioassay for studying the role of siderophores in potato growth stimulation by *Pseudomonas* spp in short potato rotations. *Soil Biol Biochem* 19, 443-449
- Bakker PAHM, Van Peer R, Schippers B (1990) Specificity of siderophores and siderophore receptors and biocontrol by *Pseudomonas* spp. In: *Biological control of soil-borne plant pathogens* (D Hornby, ed) CAB International, 131-142
- Bakker PAHM, Van Peer R, Schippers B (1991) Suppression of soil-borne plant pathogens by fluorescent pseudomonads: mechanisms and prospects. In: *Development in agriculturally managed-forest ecology* (Beemster ABR, Bollen GJ, Gerlagh M, Ruissen MA, Schippers B, Tempel A, eds) Elsevier, Amsterdam 23, 217-230
- Bates ML, Stanghellini ME (1984) Root rot of hydroponically grown spinach caused by *Pythium aphanidermatum* and *Pythium dissototum*. *Plant Dis* 68, 989-991
- Becker JO, Cook RJ (1988) Role of siderophores on suppression of *Pythium* species and production of increased-growth response of wheat by fluorescent pseudomonads. *Phytopathology* 78, 778-782
- Becker JO, Hedges RW, Messers E (1985) Inhibitory effect of pseudobactin on the uptake of iron by higher plants. *Appl Environ Microbiol* 49, 1090-1093
- Benians GJ, Barber DA (1974) The uptake of phosphate by barley plants from soil under aseptic and non-sterile conditions. *Soil Biol Biochem* 6, 195-200
- Bienfait HF (1986) Iron efficiency relations of monocotyledonous and dicotyledonous plants. In: *Iron, siderophores and plant diseases* (TR Swinburne, ed) Plenum Press, New York, 21-27

- Bitter W, Marugg JD, de Weger LA, Tommassen J, Weibeek PJ (1991) The ferric-pseudobactin receptor PupA of *Pseudomonas putida* WCS358: homology to TonB-dependent *Escherichia coli* receptors and specificity of the protein. *Mol Microbiol* 5, 647-655
- Bossier P, Vestraete W (1986) Detection of siderophores in soil by a direct bioassay. *Soil Biol Biochem* 18, 481-486
- Bowen GD, Rovira AD (1976) Microbial colonization of plant roots. *Annu Rev Phytopathol* 14, 121-144
- Brisbane PG, Rovira AD (1988) Mechanisms of inhibition of *Gaeumannomyces graminis* var *triciti* by fluorescent pseudomonads. *Plant Pathol* 37, 104-111
- Brisbane PG, Harris JR, Moen P (1989) Inhibition of fungi from wheat roots by *Pseudomonas fluorescens* 2-79 and fungicides. *Soil Biol Biochem* 21, 1019-1025
- Broadbent P, Baker KF, Franks N, Holland J (1977) Effect of *Bacillus* spp on increased growth of seedlings in steamed and in non-treated soil. *Phytopathology* 67, 1027-1034
- Brown ME (1974) Seed and root bacterization. *Annu Rev Phytopathol* 12, 181-197
- Burr TJ, Schroth MN, Suslow T (1978) Increased potato yields by treatment of seedpieces with specific strain of *Pseudomonas fluorescens* and *P putida*. *Phytopathology* 68, 1377-1383
- Buyer JJ, Leong J (1986) Iron transport-mediated antagonism between plant growth-promoting and plant-deleterious *Pseudomonas* strains. *J Biol Chem* 261, 791-794
- Buyer JS, Wright JM, Leong J (1986) Structure of pseudobactin A214, a siderophore from a bean-deleterious *Pseudomonas*. *Biochemistry* 25, 5492-5499
- Buyer JS, Sikora LJ, Kratzke M (1990) Monoclonal antibodies to ferric pseudobactin, the siderophore of plant growth-promoting *Pseudomonas putida* B10. *Appl Environ Microbiol* 56, 419-424
- Caesar AJ, Burr TJ (1987) Growth promotion of apple seedlings and rootstocks by specific strains of bacteria. *Phytopathology* 77, 1583-1588
- Chao WL, Nelson EB, Harman GE, Hoch HC (1986) Colonization of the rhizosphere by biological control agents applied to seeds. *Phytopathology* 76, 60-64
- Chao WL, Li KR, Chang WT (1988) Effect of root agglutinin on microbial activities in the rhizosphere. *Appl Environ Microbiol* 54, 1838-1841
- Colyer PD, Mount MS (1984) Bacterization of potato with *Pseudomonas putida* and its influence on post harvest soft rot diseases. *Plant Dis* 68, 703-706
- Compeau G, Al-Achi BJ, Platsouka E, Levy SB (1988) Survival of rifampin-resistant mutants of *Pseudomonas fluorescens* and *Pseudomonas putida* in soil systems. *Appl Environ Microbiol* 54, 2432-2438
- Cook RJ, Sitton JW, Waldher JT (1980) Evidence via *Pythium* as pathogen of direct-drilled wheat in the Pacific Northwest. *Plant Dis* 64, 102-103
- Cook RJ, Sitton JW, Haglund WA (1987) Increased growth and yield responses of wheat to reductions in the *Pythium* population by soil treatments. *Phytopathology* 77, 1192-1198
- Cooper R (1959) Bacterial fertilizers in the Soviet Union. *Soils Fertil* 22, 327-333
- Crowley E, Reid CPP, Szaniszlo PJ (1987) Microbial siderophores as iron sources for plants. In: *Iron transport in microbes plants and animals* (G Winkelmann, D Van der Helm, JB Neilands, eds) VCH, Weinheim, 375-385
- Curl EA (1982) The rhizosphere: relation to pathogen behaviour and root disease. *Plant Dis* 66, 624-630
- Currier TC, Szwara JE, McIntyre JL (1988) The development of a *Pseudomonas fluorescens* product (DagerTMG) for the control of *Pythium* and *Rhizoctonia* of cotton. In: *Proceedings beltwide cotton production research conferences*. National Cotton Council, Memphis, TN, 18-19
- Davies KG, Whitebread R (1989) Factors affecting the colonization of a root system by fluorescent pseudomonads: the effects of water, temperature and soil microflora. *Plant Soil* 116, 247-256
- Defago G, Haas D (1990) Pseudomonads as antagonists of soilborne plant pathogens: mode of action and genetic analysis. In: *Soil biochem* (JM Bollag, G Stotzky, eds) 6, 249-291
- Defago G, Haas D, Berling CH, Burger U, Keel C, Voisard C, Wirthner P, Wuthrich B (1990) Suppression of black root rot of tobacco and other root diseases by strains of *Pseudomonas fluorescens*: potential applications and mechanisms. In: *Biological control of soil-borne plant pathogens* (D Hornby, ed), CAB Int, 93-108
- Dickson JS, Koohamaraie M (1989) Cell surface charge characteristics and their relationship to bacterial attachment to meat surfaces. *Appl Environ Microbiol* 55, 832-836
- Digat B (1991) A new encapsulation technology for bacterial inoculants and seed bacterization. In: *Plant growth-promoting rhizobacteria-progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS, XIV/8, 383-391
- Digat B, Mattar J (1990) Effects of temperature on growth and siderophore production of *Pseudomonas fluorescens-putida* strains. *Symbiosis* 9, 307-313
- Digat B, Caille C, Guigneault P, Trillot M (1988) Pommer. Fertilisation bactériologique. *Infos-CTIFL* 41, 8-12
- Digat B, Gaudillat M, Labadie JM (1990) Susceptibility of various tomato and lettuce genotypes to plant-growth-promoting *Pseudomonas*. *Symbiosis* 9, 295-303
- Dommergues Y, Mangenot F (1990) *Écologie microbienne du sol*. Masson, Paris, 796 p
- Duijff BJ, Meijer JW, Bakker PAHM, Schippers B (1991) Suppression of *Fusarium* wilt of carnation of *Pseudomonas* in soil; mode of action. In: *Plant growth-promoting rhizobacteria-progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS, XIV/8, 152-156

- Dupler M, Baker R (1984) Survival of *Pseudomonas putida*, a biological control agent in soil. *Phytopathology* 75, 1047-1052
- Duss F, Mozafar A, Oertli JJ, Jaeggi W (1986) Effect of bacteria on the iron uptake by axenically cultured roots of Fe-efficient and Fe-inefficient tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill). *J Plant Nutr* 9, 587-598
- Ecklund E (1970) Secondary effects of pseudomonads in the rhizoplan of peat grown cucumber plants. *Acta Agric Scand suppl* 17, 1s-57s
- Elad Y, Baker R (1985) The role of competition for iron and carbon in suppression of chlamydospore germination of *Fusarium* spp by *Pseudomonas* spp. *Phytopathology* 75, 1053-1059
- Elad Y, Chet I (1987) Possible role of competition for nutrients in biocontrol of *Pythium* damping-off by bacteria. *Phytopathology* 77, 190-195
- Elad Y, Chet I, Baker R (1987) Increased growth response of plants induced by rhizobacteria antagonistic to soilborne fungi. *Plant Soil* 98, 325-330
- Elliott LF, Lynch JM (1984) Pseudomonads as a factor in the growth of winter wheat (*Triticum aestivum* L). *Soil Biol Biochem* 16, 69-71
- Emery T (1965) Isolation, characterization and properties of fusarinine a hydroxamic acid, derivate of ornithine. *Biochemistry* 4, 1410-1417
- Favrin RJ, Rahe JE, Mauza B (1988) *Pythium* spp associated with crown rot of cucumbers in British Columbia greenhouses. *Plant Dis* 72, 683-687
- Fett WF, Osman SF, Dunn MF (1989) Characterization of exopolysaccharides produced by a plant-associated fluorescent pseudomonad. *Appl Environ Microbiol* 55, 579-583
- Flaishman M, Eyal Z, Voisard C, Haas S (1990) Suppression of *Septoria tritici* by phenazine- or siderophore-deficient mutants of *Pseudomonas*. *Curr Microbiol* 20, 121-124
- Foster RC, Rovira AD (1978) The ultrastructure of the rhizosphere of *Trifolium subterraneum* L. In: *Microbial ecology* (MW Loutit, JAR Miles, eds) Springer-Verlag, Berlin, 278-290
- Fravel DR (1988) Role of antibiosis in the biocontrol of plant diseases. *Annu Rev Phytopathol* 26, 75-91
- Funck-Jensen D, Hockenull J (1983) The influence of some factors on the severity of *Pythium* root rot of lettuce in soilless (hydroponic) culture growing systems. *Acta Hort* 133, 129-136
- Ganesan P, Gnanamanickam JJ (1987) Biological control of *Sclerotium rolfsii* Sacc in peanut by inoculation with *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biol Biochem* 19, 35-38
- Garbaye J, Bowen GD (1987) Effect of different microflora on the success of ectomycorrhizal inoculation of *Pinus radiata*. *Can J For Res* 17, 941-943
- Gardner JM, Chandler JL, Feldman AW (1984) Growth promotion and inhibition by antibiotic producing fluorescent pseudomonads on citrus roots. *Plant Soil* 77, 103-119
- Geels FP, Schippers B (1983) Reduction of yield depressing in high frequency potato cropping soil after seed tuber treatment with antagonistic fluorescent *Pseudomonas* spp. *Phytopathol Z* 108, 207-214
- Geels FP, Lamers JG, Hoekstra O, Schippers B (1986) Potato plant response to seed tuber bacterization in the field in various rotations. *Neth J Plant Pathol* 92, 257-272
- Gerretsen FC (1948) The influence of microorganisms on the phosphate intake by the plant. *Plant Soil* 1, 51-81
- Gill PR, Warren GJ (1988) An iron-antagonized fungistatic agent that is not required for iron assimilation from a fluorescent rhizosphere pseudomonad. *J Bacteriol* 170, 163-170
- Glandorf DCM, Bakker PAHM, Schippers B (1991) Crop specificity of fluorescent pseudomonads and the involvement of root agglutinins. In: *Biotic interactions and soil-borne diseases* (ABR Beemster, M Gerlagh, MA Ruissen, B Schippers, A Tempel, eds) Dev Agric Managed For Ecol 23, Elsevier, Amsterdam, 365-369
- Grimes HD, Mount MS (1987) Influence of *Pseudomonas putida* on nodulation of *Phaseolus vulgaris*. *Soil Biol Biochem* 6, 27-30
- Gurusiddaiah S, Weller DM, Sarkar A, Cook RJ (1986) Characterization of an antibiotic produced by a strain of *Pseudomonas fluorescens* inhibitory to *Gaeumannomyces graminis* var *tritici* and *Pythium* spp. *Antimicrob Agents Chemother* 29, 488-495
- Gutterson NI, Layton TS, Ziegler JS, Warren GS (1986) Molecular cloning of genetic determinants for inhibition of fungal growth by a fluorescent pseudomonad. *J Bacteriol* 165, 696-703
- Gutterson NI, Ziegler JS, Warren GJ, Layton TJ (1988) Genetic determinants for catabolite induction for antibiotic biosynthesis in *Pseudomonas fluorescens* HV37a. *J Bacteriol* 170, 380-385
- Hamdan H, Thomashow LD, Weller DM (1988) Relative importance of fluorescent siderophore and phenazine antibiotic by *Pseudomonas fluorescens* 2-79 in suppression of take-all. *Phytopathology* 78, 1522
- Haynes WC, Stodola FH, Locke JM, Pridham TG, Conway HF, Sohns VE, Jackson RW (1956) *Pseudomonas aureofaciens* Kluyver and phenazine- α -carboxylic acid, its characteristic pigment. *J Bacteriol* 72, 412-417
- Heming BC (1986) Microbial-iron interactions in the plant rhizosphere. An overview. *J Plant Nutr* 9, 505-521
- Höfte M, Boelens J, Vestraete W (1991) Seed protection and promotion of seedling emergence by the plant growth beneficial *Pseudomonas* strain 7NSK2 and ANP15. *Soil Biol Biochem* 23, 407-410
- Hohnadel D, Meyer JM (1988) Specificity of pyoverdinin-mediated iron uptake among fluorescent *Pseudomonas* strains. *J Bacteriol* 70, 4865-4873

- Howell CR, Stipanovic RD (1979) Control of *Rhizoctonia solani* on cotton seedlings with *Pseudomonas fluorescens* and with an antibiotic produced by the bacteria. *Phytopathology* 69, 480-482
- Howell CR, Stipanovic RD (1980) Suppression of *Pythium ultimum* induced damping off of cotton seedlings by *Pseudomonas fluorescens* and its antibiotic, pyoluteorin. *Phytopathology* 70, 712-715
- Howell CR, Okon Y (1987) Recent results of greenhouse and field trials on bacterial-induced plant growth promotion with no obvious symptoms of plant disease. In: *Proc Int Workshop PGPR*. Ontario, Canada, 29-33
- Howie WJ, Suslow TV (1986) Effect of antifungal compound biosynthesis on cotton root colonization and *Pythium* suppression by a strain of *Pseudomonas fluorescens* and its antifungal minus isogenic mutant. *Phytopathology* 76, 1069 (abstract)
- Howie WJ, Cook RJ, Weller DM (1987) Effects of soil matric potential and cell mobility on wheat root colonization by fluorescent pseudomonads suppressive to take-all. *Phytopathology* 77, 286-292
- Hoy JW, Schneider RW (1988) Role of *Pythium* in sugar cane stubble decline: effects on plant growth in field soil. *Phytopathology* 78, 1692-1696
- Jackson RM, Brown ME, Burlingham SK (1964) Similar effects on tomato plants of *Azotobacter* inoculation and application of gibberelins. *Nature* 203, 851-852
- James DW, Suslow TV, Steinback KE (1985) Relationship between rapid, firm adhesion and long-term colonization of roots by bacteria. *Appl Environ Microbiol* 50, 392-397
- Jasalavich CA, Anderson AJ (1981) Isolation from legume tissue of an agglutinin of saprophytic pseudomonads. *Can J Bot* 59, 264-271
- Kanner D, Gerber NN, Bartha R (1978) Pattern of phenazine pigment production by a strain of *Pseudomonas aeruginosa*. *J Bacteriol* 134, 690-692
- Keel C, Voisard C, Berling CH, Kahr G, Defago G (1989) Iron sufficiency a prerequisite for the suppression of tobacco black root rot by *Pseudomonas fluorescens* CHAO in gnotobiotic conditions. *Phytopathology* 79, 584-589
- Keel C, Wirthner P, Oberhansli TH, Voisard C, Burger U, Haas D, Defago G (1990) Pseudomonads as antagonists of plant pathogens in the rhizosphere: role of the antibiotic 2,4-diacetylphloroglucinol in the suppression of black root rot of tobacco. *Symbiosis* 9, 327-341
- Keel C, Maurhofer M, Oberhansli TH, Voisard C, Haas D, Defago G (1991) Role of 2,4-diacetylphloroglucinol in the suppression of take-all of wheat by a strain of *Pseudomonas fluorescens*. In: *Biotic interactions and soil-borne diseases* (Beemster ABR, Bollen GJ, Gerlagh M, Ruissen MA, Schippers B, Tempel A) Dev Agric Managed Forest Ecol 23, Elsevier, Amsterdam, 335-338
- Kerr A (1972) Biological control of crown gall: seed inoculation. *J Appl Bacteriol* 35, 493-497
- Kloepper JW, Schroth MN (1978) Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes. In: *Proc Int Conf Plant Pathol Bact Angers*, 379-382
- Kloepper JW, Schroth MN (1981a) Development of a powder formulation of rhizobacteria for inoculation of potato seed pieces. *Phytopathology* 71, 590-592
- Kloepper JW, Schroth MN (1981b) Plant growth-promoting rhizobacteria and plant growth under gnotobiotic conditions. *Phytopathology* 71, 642-664
- Kloepper JW, Schroth MN (1981c) Relationship of *in vitro* antibiosis of plant growth-promoting rhizobacteria to plant growth and displacement of root microflora. *Phytopathology* 71, 1020-1023
- Kloepper JW, Leong J, Teintze M, Schroth MN (1980a) Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth promoting rhizobacteria. *Nature* 286, 885-886
- Kloepper JW, Leong J, Teintze M, Schroth MN (1980b) *Pseudomonas* siderophores: a mechanism explaining disease suppressive soils. *Curr Microbiol* 4, 317-320
- Kloepper JW, Schroth MN, Miller TD (1980c) Effects of rhizosphere colonization by plant growth promoting rhizobacteria on potato plant development and yield. *Phytopathology* 70, 1078-1082
- Kloepper JW, Scher FM, Laliberte M, Tipping B (1986) Emergence-promoting rhizobacteria: description and implications for agriculture. In: *Iron, siderophores and plant diseases* (TR Swinburne, ed) NATO ASI Series A, Life Sci, Plenum Press, New York, 351, 155-164
- Kloepper JW, Hume DJ, Scher FM, Singleton C, Tipping B, Laliberte M, Frauley K, Kutchaw T, Simonson C, Lifshitz R, Zaleska I, Lee L (1988) Plant growth-promoting rhizobacteria on canola (rape-seed). *Plant Dis* 72, 42-46
- Knowles CJ (1976) Microorganisms and cyanids. *Bacteriol Rev* 40, 652-680
- Korhonen TK, Tarkka E, Ranta H, Haahtela K (1983) Fimbriae of *Klebsiella* sp: molecular characterization and role in bacterial adhesion to plant root. *J Bacteriol* 155, 860-865
- Krasilnikov M (1961) On the role of soil bacteria in plant nutrition. *J Gen Appl Microbiol* 7, 128-144
- Kraus J, Loper JE (1991) Biocontrol of *Pythium* damping-off of cotton and cucumber by *Pseudomonas fluorescens* Pf-5: mechanistic studies. In: *Plant growth-promoting rhizobacteria—progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS XIV/8, 172-176
- Kuc J, Shockley G, Kearney K (1975) Protection of cucumber against *Colletotrichum lagenarium* by *Colletotrichum lagenarium*. *Physiol Plant Pathol* 7, 195-199
- Leben SD, Wadi JA, Easton GD (1987) Effects of *Pseudomonas fluorescens* on potato plant growth and control of *Verticillium dahliae*. *Phytopathology* 77, 1592-1595
- Leeman M, Scheffer RJ, Schippers B (1991) Control of fusarium wilt of radish by *Pseudomonas fluores-*

- cens* WCS374, in greenhouse trials. In: *Plant growth-promoting rhizobacteria—progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS, XIV/8, 34-38
- Leisinger T, Margraff R (1979) Secondary metabolites of pseudomonads. *Microbiol Rev* 43, 422-442
- Lemanceau P (1988) Réceptivité des sols aux fusarioses vasculaires : étude critique des théories proposées. Thèse de doctorat, univ Claude Bernard, Lyon, 99 p
- Lemanceau P, Samson R (1983) Relations entre quelques caractéristiques *in vitro* de 10 *Pseudomonas* fluorescents et leur effet sur la croissance du haricot (*Phaseolus vulgaris* L.). In : *Les antagonismes microbiens*, 24^e colloque SFP Bordeaux INRA, 327-328
- Lemanceau P, Alabouvette C (1991) Biological control of *Fusarium* diseases by fluorescent *Pseudomonas* and non-pathogenic *Fusarium*. *Crop Protec* 10, 279-286
- Lemanceau P, Alabouvette C, Meyer JM (1986) Production of fusarinine and iron assimilation by pathogenic and non-pathogenic *Fusarium*. In: *Iron siderophores and plant diseases* (TR Swinburne, ed) Plenum press, New York, 251-253
- Lemanceau P, Alabouvette C, Couteaudier Y (1988a) Recherches sur la résistance des sols aux maladies. XIV. Modification du niveau de réceptivité d'un sol résistant et d'un sol sensible aux fusarioses vasculaires en réponse à des apports de fer et de glucose. *Agronomie* 8, 155-162
- Lemanceau P, Samson R, Alabouvette C (1988b) Recherches sur la résistance des sols aux maladies. XV. Comparaison des populations de *Pseudomonas* fluorescents dans un sol résistant et un sol sensible aux fusarioses vasculaires. *Agronomie* 8, 243-249
- Leong J (1986) Siderophores: their biochemistry and possible role in the biocontrol of plant pathogens. *Annu Rev Phytopathol* 24, 187-208
- Leong J, Bitter W, Koster M, Marugg JD, Weisbeek PJ (1991) Genetics of iron transport in plant growth-promoting *Pseudomonas putida* WCS358. In: *The rhizosphere and plant growth* (DL Keister, PB Grogan, eds) Kluwer Acad Publ, 271-278
- Libbert E, Kaiser W, Kunert R (1969) Interactions between plants and epiphytic bacteria regarding their auxin metabolism. VI. The influence of the epiphytic bacteria on the component of extractable auxin in the plant. *Physiol Plant* 22, 432-439
- Liddel CM, Parke JL (1989) Enhanced colonization of pea taproots by a fluorescent pseudomonad biocontrol agent by water infiltration into soil. *Phytopathology* 79, 1327-1332
- Lifshitz R, Kloepper JW, Scher FM, Tipping EM, Laliberte M (1986) Nitrogen fixing pseudomonads isolated from roots of plant grown in the Canadian High Arctic. *Appl Environ Microbiol* 51, 251-255
- Lifshitz R, Kloepper JW, Kozlowski M, Simonson C, Carlson J, Tipping EM, Zaleska I (1987) Growth promotion of canola (rapeseed) seedlings by a strain of *Pseudomonas putida* under gnotobiotic conditions. *Can J Microbiol* 33, 390-395
- Linberg GO (1981) An antibiotic lethal to fungi. *Plant Dis* 65, 680-683
- Linderman RG, Paulitz TC (1990) Mycorrhizal-rhizobacterial interactions. In: *Biological control of soil-borne plant pathogens* (D Hornby, ed) CAB, Int, 261-283
- Lindsay WL (1974) Role of chelation in micronutrient availability. In: *The plant root and its environment* (EW Carson, ed) University Press, of Virginia, Charlottesville, 507-524
- Lindsay WL, Schwab B (1981) The chemistry of iron in soils and its availability to plants. *J Plant Nutr* 5, 821-840
- Lockwood JL (1981) Exploitation competition. In: *The fungal community. Its organisation and role in the ecosystem* (DT Wicklow, GC Carrol, eds) M Dekker, Inc, 833 p
- Loper JE (1988) Role of fluorescent siderophore production in biological control of *Pythium ultimum* by a *Pseudomonas fluorescens* strain. *Phytopathology* 78, 166-172
- Loper JE, Schroth MN (1986a) Importance of siderophores in microbial interactions in the rhizosphere. In: *Iron siderophores and plant disease* (TR Swinburne) Plenum Press, New York, 85-98
- Loper JE, Schroth MN (1986b) Influence of bacterial sources of indole-3-acetic acid on root elongation of sugar beet. *Phytopathology* 76, 386-389
- Loper JE, Buyer JS (1991) Siderophores in microbial interactions on plant surfaces. *Mol Plant-Microbe Interac* 4, 5-13
- Loper JE, Haack C, Schroth MN (1985) Populations dynamics of soil pseudomonads in the rhizosphere of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Appl Environ Microbiol* 49, 416-422
- Lynch JM (1976) Products of soil microorganisms in relation to plants growth. *CRC Crit Rev Microbiol* 5, 67-107
- Mamoun M, Olivier JM (1992) Effect of soil pseudomonads on colonisation of hazel roots by ectomycorrhizal species *Tuber melanosporum* and its competitors. *Plant Soil* 139, 265-273
- Marugg JD, Van Spanje M, Hoekstra WPM, Schippers B, Weisbeek JP (1985) Isolation and analysis of genes involved in siderophore biosynthesis in plant growth-stimulating *Pseudomonas putida* WCS358. *J Bacteriol* 164, 563-570
- Marugg JD, Weger LA (de), Neilander HB, Oorthuizen M, Recourt K, Lugtenberg B, Van der Hofstad GAHM, Weisbeek PJ (1989) Cloning and characterization of a gene encoding an outer membrane protein required for siderophore-mediated uptake of Fe³⁺ in *Pseudomonas putida* WCS358. *J Bacteriol* 171, 2819-2826
- Maurhofer M, Keel C, Schnider U, Haas D, Defago G (1991) Does enhanced antibiotic production in *Pseudomonas fluorescens* strain CHAO improve its dis-

- ease suppressive capacity? In: *Plant growth-promoting rhizobacteria—progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS, XIV/8, 201-202
- Mclnroy JA, Kloepper JW (1991) Analysis of populations densities and identification of endophytic bacteria of maize and cotton in the field. In: *Plant growth-promoting rhizobacteria—progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS, XIV/8, 328-331
- Mench M (1985) Influence des exsudats racinaires solubles sur la dynamique des métaux dans la rhizosphère du maïs (*Zea mays* L). Thèse de Dr de l'INPL, Univ Nancy, 109 p
- Mew TW, Rosales AM (1986) Bacterization of rice plants for control of sheath blight caused by *Rhizoctonia solani*. *Phytopathology* 76, 1260-1264
- Meyer JM, Abdallah MA (1978) The fluorescent pigment of *Pseudomonas fluorescens*: biosynthesis, purification and physico-chemical properties. *J Gen Microbiol* 107, 319-328
- Meyer JM, Halle F, Hohnadel D, Lemanceau P, Ratefariavelo H (1987) Siderophores of *Pseudomonas*: biological properties. In: *Iron transport in microbes, plants and animals* (D Van der Helm, J Neilands, G Winkelmann, eds) VCH, Weinheim, 189-205
- Meyer JR, Linderman RG (1986) Response of subterranean clover to dual inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and a plant growth-promoting bacteria, *Pseudomonas putida*. *Soil Biol Biochem* 18, 185-190
- Mircetich SM (1971) The role of *Pythium* in feeder roots of diseased and symptomless peach trees and in orchard soils in peach tree decline. *Phytopathology* 61, 357-361
- Misaghi IJ, Stowell LS, Grogan RG, Spearman LC (1982) Fungistatic activity of water-soluble fluorescent pigments of pseudomonads. *Phytopathology* 72, 33-36
- Misaghi IJ, Olsen MW, Cotty PJ, Donndelinger CR (1988) Fluorescent siderophore mediated iron deprivation. A contingent biological control mechanism. *Soil Biol Biochem* 20, 573-574
- Mishutin EM, Naumova AN (1962) Bacteria fertilizers, their effectiveness and mode of action. *Mikrobiologiya* 31, 543-555
- Morel JL, Bitton G, Chaudry GR, Awong J (1989) Fate of genetically modified microorganisms in the corn rhizosphere. *Curr Microbiol* 18, 355-360
- Neilands JB (1973) Microbial iron transport compounds (siderochromes). In: *Inorganic biochemistry* (GL Eichorn) Elsevier, Amsterdam, 167-202
- Neilands JB, Leong SA (1986) Siderophores in relation to plant growth and disease. *Annu Rev Plant Physiol* 37, 187-208
- Okon Y (1985) *Azospirillum* as a potential inoculant for agriculture. *Trends Biotechnol* 3, 223-228
- Oliveira E, Sieverding E, Toros (1987) Interaction between three species of VAM fungi and an isolate of *Pseudomonas putida* on cassava. In: *Proc 7th North Am Conf Mycorrhizae* (DM Sylvia, LL Hung, JH Graham, eds) Univ Florida, Gainesville, FL 216
- Olivier JM, Guillaumes J (1981) Essais de lutte biologique contre la tache bactérienne. *Mush Sci* XI, 353-367
- Paau AS (1989) Formulations useful in applying beneficial microorganisms to seeds. *Trends Biotechnol* 6, 276-279
- Park CS, Paulitz TC, Baker R (1988) Biocontrol of *Fusarium* wilt of cucumber resulting from interactions between *Pseudomonas putida* and non-pathogenic isolates of *Fusarium oxysporum*. *Phytopathology* 78, 190-194
- Parke JL, Moen R, Rovira AD, Bowen GD (1986) Soil water flow affects rhizosphere distributions of a seed born biological control agent, *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biol Biochem* 18, 583-588
- Pierson EA, Weller DM (1991) Recent work on control of take-all of wheat by fluorescent pseudomonads. In: *Plant growth-promoting rhizobacteria—progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS, XIV/8, 96-97
- Pierson III LS, Thomashow LS (1991) Analysis of phenazine antibiotic production by *Pseudomonas aureofaciens* strain 30-84. In: *Plant growth-promoting rhizobacteria—progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC-WPRS, XIV/8, 119-121
- Polonenko DR, Scher FM, Kloepper JW, Singleton CA, Laliberté EM, Zaleska I (1987) Effects of root colonizing bacteria on nodulation of soybean roots by *Bradyrhizobium japonicum*. *Can J Microbiol* 33, 498-503
- Powell PE, Cline GR, Reid CPP, Szaniszlo PJ (1980) Occurrence of hydroxamate siderophore iron chelators in soils. *Nature* 287, 833-834
- Powell PE, Szaniszlo PJ, Cline GR, Reid CPP (1982) Hydroxamate siderophores in the nutrition of plants. *J Plant Nutr* 5, 653-673
- Powell PE, Szaniszlo PJ, Reid CPP (1983) Confirmation of occurrence of hydroxamate siderophores in soil by a novel *Escherichia coli* bioassay. *Appl Environ Microbiol* 46, 1080-1083
- Raj J, Bagyaraj DJ, Manjunath A (1981) Influence of soil inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhiza and a phosphate-dissolving bacterium on plant growth and ³²P-uptake. *Soil Biol Biochem* 13, 105-108
- Reid RK, Reid CPP, Szaniszlo PJ (1984) Comparison of siderophore concentrations on aqueous extracts of rhizosphere and adjacent bulk soil. *Pedobiologia* 26, 263-266
- Rhodes DJ, Logan C (1986) Effects of fluorescent pseudomonads on potato blackleg syndrome. *Ann Appl Biol* 108, 511-518
- Rivière J (1966) Action des micro-organismes de la rhizosphère sur la croissance du blé. III. Isolement et identification des bactéries dégradant l'acide indole-3-acétique. *Ann Inst Pasteur* 111, 250-256

- Roseinweig WD, Stotzky G (1979) Influence of environmental factors on antagonism of fungi by bacteria in soil: clay minerals and pH. *Appl Environ Microbiol* 38, 1120-1126
- Rosenweig WD, Stotzky G (1980) Influence of environmental factors on antagonism of fungi by bacteria in soil: nutrient levels. *Appl Environ Microbiol* 39, 354-360
- Rovira AD (1972) Studies on the interactions between plant roots and micro-organisms. *J Aust Inst Agric Sci* 90-94
- Rovira AD, Davey CB (1971) Biology of the rhizosphere. In: *The plant root and its environment* (EW Carson, ed) Univ Press Virginia, Charlottesville, 153-204
- Sakthivel N, Gnanamanickam SS (1987) Evaluation of *Pseudomonas fluorescens* for suppression of sheath rot disease and for enhancement of grain yields in rice (*Oryza sativa* L). *Appl Environ Microbiol* 53, 2056-2059
- Sakthivel E, Sivamani E, Unnamalai N, Gnanamanickam SS (1986) Plant growth-promoting rhizobacteria in enhancing plant growth and suppressing plant pathogens. *Curr Sci (Bangalore)* 55, 22-25
- Salt GA (1979) The increasing interest in minor pathogens. In: *Soilborne plant pathogens* (B Schippers, W Gams, eds) Acad Press, Londres, 289-312
- Scher FM, Baker R (1982) Effect of *Pseudomonas putida* and a synthetic iron chelator on induction of suppressiveness to *Fusarium*-wilt pathogens. *Phytopathology* 72, 1567-1573
- Scher FM, Kloepper JW, Singleton CA (1985) Chemotaxis of fluorescent *Pseudomonas* spp to soybeans seed exsudates *in vitro* and in soil. *Can J Microbiol* 31, 570-574
- Scher FM, Kloepper JW, Singleton C, Zaleska I, Laliberte M (1988) Colonization of soybean roots by *Pseudomonas* and *Serratia* species: relationship to bacterial motility, chemotaxis, and generation time. *Phytopathology* 78, 1055-1059
- Schippers B, Geels FP, Hoekstra O, Lamers JG, Maenhout CAAA, Scholte K (1985) Yield depressions in narrow rotations caused by unknown microbial factors and their suppression by selected pseudomonads. In: *Ecology and management of soilborne plant pathogens* (CA Parker, AD Rovira, KJ Moore, PTW Wong, JF Kollmorgen eds) HPS, St Paul, 127-130
- Schippers B, Bakker AW, Bakker PAHM (1987) Interactions of deleterious and beneficial rhizosphere microorganisms and the effect of cropping practices. *Annu Rev Phytopathol* 25, 339-358
- Schroth MN, Hildenbrand DC (1964) Influence of plant exsudates on root-infecting fungi. *Annu Rev Phytopathol* 2, 101-132
- Schroth MN, Hancock JG (1981) Selected topics in biological control. *Annu Rev Microbiol* 34, 453-476
- Schroth MN, Hancock JG (1982) Disease suppressive soil and root colonizing bacteria. *Science* 216, 1376-1381
- Segalen P (1964) *Le fer dans les sols*. Orstom, Paris, 150 p
- Simeoni LA, Lindsay WL, Baker R (1987) Critical iron level associated with biological control of *Fusarium* wilt. *Phytopathology* 77, 1057-1061
- Sneh B, Dupler M, Elad Y, Baker R (1984) Chlamydospores germination of *Fusarium oxysporum* f sp *cucumerinum* as affected by fluorescent and lytic bacteria from *Fusarium*-suppressive soil. *Phytopathology* 74, 1115-1124
- Stanghellini ME, Kronland WC (1986) Yield loss in hydroponically grown lettuce attributed to subclinical infection of feeder rootlets by *Pythium dissocotum*. *Plant Dis* 70, 1053-1056
- Stanghellini ME, White JG, Tomlinson JA, Clay C (1988) Root rot of hydroponically grown cucumbers caused by zoospore producing isolates of *Pythium intermedium*. *Plant Dis* 72, 358-359
- Strzelczyk E, Kampert M, Dahm H (1973) Production and decomposition of indole acetic acid (IAA) by microorganisms isolated from the root zone of two crop plants. *Acta Microbiol Pol, Ser B5* (22), 71-79
- Stutz EW, Defago G, Kern H (1986) Naturally occurring fluorescent pseudomonads involved in suppression of black root rot of tobacco. *Phytopathology* 76, 181-185
- Stutz E, Kahr G, Defago G (1989) Clays involved in suppression of tobacco black root rot by a strain of *Pseudomonas fluorescens*. *Soil Biol Biochem* 21, 361-366
- Suslow TV (1982) Role of root colonizing bacteria in plant growth. In: *Phytopathogenic prokaryotes* (MS Mount, GH Lacy, eds) Acad Press, Londres, 187-223
- Suslow TV, Schroth MN (1982a) Role of deleterious rhizobacteria as minor pathogens in reducing crop growth. *Phytopathology* 72, 111-115
- Suslow TV, Schroth MN (1982b) Rhizobacteria of sugarbeet: effects of seed application and root colonization on yield. *Phytopathology* 72, 199-206
- Suty A, Lemanceau P, Alabouvette C (1992) Les *Pythium* spp agents de pertes de racines en culture hors-sol. In: *Integrated and biological control in protected crop* (R Cavalloro) OILB/OEPP, 6 p (sous presse)
- Teintze M, Hossain MB, Barnes CL, Leong J, Van der Helm D (1981) Structure of ferripseudobactin, a siderophore from plant growth promoting *Pseudomonas* B10. *Biochemistry* 20, 6446-6457
- Thomashow LS (1991) Molecular basis of antibiosis mediated by rhizosphere pseudomonads. In: *Plant growth-promoting rhizobacteria—progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS, XIV/8, 109-115
- Thomashow LS, Weller DM (1988) Role of a phenazine antibiotic from *Pseudomonas fluorescens* in biological control of *Gaeumannomyces graminis* var *tritici*. *J Bacteriol* 170, 3499-3508

- Thomashow LS, Weller DM (1990) Application of fluorescent pseudomonads to control root diseases of wheat and some mechanisms of disease suppression. In: *Biological control of soil-borne plant pathogens* (D Hornby, ed) CAB Int, 109-122
- Thomashow LS, Weller DM, Bonsall RF, Pierson III LS (1990) Production of antibiotic phenazine-1-carboxylic acid by fluorescent *Pseudomonas* species in the rhizosphere of wheat. *Appl Environ Microbiol* 56, 908-912
- Urnmalai N, Gnanamanickam SS (1984) *Pseudomonas fluorescens* in an antagonist to *Xanthomonas citri* (Hasse) Dye, the incitant of citrus canker. *Curr Sci (Bangalore)* 53, 703-704
- Van der Hofstad GAJM, Marugg JD, Verjans GMGM, Weisbeek PJ (1986) Characterization and structural analysis of the siderophore produced by the PGPR *Pseudomonas putida* strain WCS358. In: *Iron, siderophores and plant diseases* (TR Swinburne, ed) Plenum Press, New York, 71-75
- Van Loosdrecht MCM, Lykema J, Norden W, Schraa G, Zehnder A (1987) The role of bacterial cell wall hydrophobicity in adhesion. *Appl Environ Microbiol* 53, 1893-1897
- Van Peer R, Schippers B (1989) Plant growth responses to bacterization with selected *Pseudomonas* spp strains and rhizosphere microbial development in hydroponic cultures. *Can J Microbiol* 35, 456-463
- Van Peer, Punte HLM, Weger LA (de), Schippers B (1990a) Characterization of root surface and endorhizosphere pseudomonads in relation to their colonization of roots. *Appl Environ Microbiol* 56, 2462-2470
- Van Peer R, Van Kuik AJ, Rattink H, Schippers B (1990b) Control of *Fusarium* wilt in carnation grown on rockwool by *Pseudomonas* sp strain WCS417r and by Fe-EDDHA. *Neth J Plant Pathol* 96, 119-132
- Van Peer R, Niemann CJ, Schippers B (1991) Induced resistance and phytoalexin accumulation in biological control of *Fusarium* wilt of carnation by *Pseudomonas* sp strain WCS417r. *Phytopathology* 81, 728-734
- Van Verseveld HW, Bakker P, Van der Woude T, Van der Woude T, Terleth C, Graaf FK (de) (1985) Production of fimbrial adhesins K99 and F41 by enterotoxigenic *Escherichia coli* as a function of growth-rate domain. *Infect Immun* 49, 159-163
- Vesper SJ (1987) Production of pili (fimbriae) by *Pseudomonas fluorescens* and correlation with attachment to corn roots. *Appl Environ Microbiol* 53, 1397-1403
- Voisard C, Keel C, Haas D, Defago G (1989) Cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* helps suppress black root rot of tobacco under gnotobiotic conditions. *EMBO J* 8, 351-358
- Walther D, Gindrat D (1988) Biological control of damping off of sugar-beet and cotton with *Chaetomium globosum* and a fluorescent *Pseudomonas*. *Can J Microbiol* 34, 631-637
- Weger LA (de) (1988) Role of bacterial cell surface in potato growth stimulation by fluorescent *Pseudomonas* bacteria. PhD Thesis, State Univ Leiden, Pays-Bas, 91 p
- Weger LA (de), Van Boxtel R, Van der Burg B, Bruters RA, Geels FP, Schippers B, Lugtenberg B (1986) Siderophores and outer membrane proteins of antagonistic, plant growth stimulating, root colonizing *Pseudomonas* spp. *J Bacteriol* 165, 585-594
- Weger LA (de) Van Vlugt CIM, Wijffes AHM, Bakker PAHM, Schippers B, Lugtenberg B (1987) Flagella of a plant-growth-stimulating *Pseudomonas fluorescens* strain are required for colonization of potato roots. *J Bacteriol* 169, 2769-2773
- Weger LA (de), Van Arendonk JJCN, Recourt K, Van der Hofstad GAJM, Weisbeek PJ, Lugtenberg B (1988) Siderophore-mediated uptake of Fe³⁺ by the plant growth stimulating *Pseudomonas putida* strain WCS358 and by other rhizosphere microorganisms. *J Bacteriol* 170, 4693-4698
- Weger LA (de), Van Loosdrecht MCM, Klaasen HE, Lugtenberg B (1989a) Mutational changes in physicochemical cell surface properties of plant growth stimulating *Pseudomonas* spp do not influence the attachment properties. *J Bacteriol* 171, 2756-2761
- Weger LA (de), Bakker PAHM, Schippers B, Van Loosdrecht MCM, Lugtenberg B (1989b) *Pseudomonas* spp with mutational changes in the O-antigenic side chain of their lipopolysaccharids are affected in their ability to colonize potato roots. In: *Molecular signals in microbe-plant symbiotic and pathogenic systems* (B Lugtenberg, ed) Plenum Press, New York, 197-202
- Wei G, Kloeppe JW, Tuzun S (1991) Induction of systemic resistance with seed treatment by PGPR strains. In: *Plant growth-promoting-rhizobacteria-progress and prospects* (C Keel, B Koller, G Defago, eds) IOBC/WPRS, XIV/8, 191-194
- Weller DM (1986) Effects of wheat genotype on root colonization by a take-all suppressive strain of *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology* 76, 1059
- Weller DM (1988) Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria. *Annu Rev Phytopathol* 26, 379-407
- Weller DM, Cook RJ (1983) Suppression of take all of wheat by seed treatments with fluorescent pseudomonads. *Phytopathology* 73, 463-469
- Weller DM, Cook RJ (1986) Increased growth of wheat by seed treatments with fluorescent pseudomonads, and implications of *Pythium* control. *Can J Plant Pathol* 8, 328-334
- Weller DM, Howie WJ, Cook RJ (1988) Relationships between *in vitro* inhibition of *Gaeumannomyces graminis* var *tritici* and suppression of take all wheat by fluorescent pseudomonads. *Phytopathology* 78, 1094-1100
- Wendenbaum S, Demange R, Dell A, Meyer JM, Abdallah MA (1983) The structure of pyoverdine Pa, the siderophore of *Pseudomonas aeruginosa*. *Tetrahedron Lett* 24, 4877-4880

- Wessendorf J, Lingens F (1989) Effect of culture and soil conditions on survival of *Pseudomonas fluorescens* R1 in soil. *Appl Microbiol Biotech* 31, 97-102
- Weststeijn EA, Meijer JW (1991) Suppression of *Pythium* root rot in tulips by fluorescent pseudomonads. In: *Biotic interactions and soil-borne diseases* (ABR Beemster, GJ Bollen, M Gerlagh, MA Ruissen, B Schippers, A Tempel) Develop Agric Manage-For Ecol 23, Elsevier, Amsterdam, 281-283
- Willams ST, Vickers JC (1986) The ecology of antibiotic production. *Microb Ecol* 12, 43-52
- Wong PTW, Baker R (1984) Suppression of wheat take-all and *Ophiobolus* patch by fluorescent pseudomonads from a *Fusarium*-suppressive soil. *Soil Biol Biochem* 16, 397-403
- Xu GW, Gross DC (1986a) Selection of fluorescent pseudomonads antagonistic to *Erwinia carotovora* and suppressive of potato seed piece decay. *Phytopathology* 76, 414-422
- Xu GW, Gross DC (1986b) Field evaluations of the interactions among fluorescent pseudomonads, *Erwinia carotovora*, and potato yields. *Phytopathology* 76, 423-430
- Yang C, Leong J (1984) Structure of pseudobactin 7SR1, a siderophore from a plant-deleterious *Pseudomonas* strain. *Biochemistry* 23, 3534-3540
- Yuen GY, Schroth MN (1986) Interactions of *Pseudomonas fluorescens* strain E6 with ornamental plants and its effect on the composition of root-colonizing microflora. *Phytopathology* 76, 176-180