

土壤有益细菌在植物根际竞争定殖的影响因素^{*}

年洪娟 陈丽梅^{**}

(昆明理工大学生物工程技术研究中心, 昆明 650224)

摘要 在土壤有益微生物应用于生物肥料、生物杀虫剂、植物生长刺激剂和生物处理剂的过程中,根际定殖具有重要作用。细菌在植物根际定殖是一个比较复杂的过程,影响定殖能力的因素也是复杂多样的。本文综述了参与根部竞争定殖的生物因素,包括受细菌遗传控制的某些特性如鞭毛/运动性、趋化性、多糖、位点特异重组酶/菌落阶段变异、NADH脱氢酶,植物根的分泌物和植物种类等;影响微生物根际定殖的非生物因素如土壤类型、土壤特性和土壤温度等,探讨了影响微生物根际定殖的主要研究方向。

关键词 有益细菌;根部定殖;生物因素;非生物因素

中图分类号 K826.15; Q14 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)6-1235-05

Factors affecting the competitive colonization of beneficial bacteria in plant rhizosphere: A review. NIAN Hong-juan, CHEN Li-mei (*Biotechnology Research Center, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650224, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, **29**(6): 1235-1239.

Abstract: Rhizosphere competitive colonization is of significance in the applications of soil beneficial microbes as biofertilizer, biopesticide, phytoestimulator and bioremediator. The competitive colonization of bacteria in plant rhizosphere is a complicated process, and the factors affecting the colonization are complex and numerous. This paper reviewed the biotic factors involving in the competitive colonization, including the traits controlled by bacterial genes, *e. g.*, flagella/motility, chemotaxis, polysaccharide, site-specific recombinase/phase variation and NADH dehydrogenase, and the root exudates and plant species, as well as the abiotic factors affecting the colonization, such as soil type, soil property, and soil temperature. The future research directions on the competitive colonization of beneficial bacteria in plant rhizosphere were also discussed.

Key words: beneficial bacteria; rhizosphere colonization; biotic factor; abiotic factor.

定殖和竞争能力强是土壤有益微生物发挥作用的前提条件,因此研究影响定殖的因素对土壤有益细菌的应用具有重要作用。关于定殖,不同研究者有不同的概念,有的学者将细菌能在植物根际建立相对大的群体的能力称为该菌的定殖能力(Klopper & Schroth, 1981),另一些则认为定殖包括细菌在根际的移动、竞争力,也包括繁殖能力(Scher & Baker, 1982)。无论是何种概念,定殖都应该包括以下几个方面:一是能够在植物根际生存下来,二是能以植物根际作为细菌本身适合的环境而繁殖,随着植物根系的发达而增殖,通过与其他生物竞争而形成较大的群体。在农业微生物生物防治应用

中,能否在根部、叶部及其他部位有效竞争定殖是能否有效控制植物病害的关键,定殖能力差成为生防作用的限制因子。但是,细菌在根部定殖是一个比较复杂的过程,影响定殖能力的因素(包括生物的和非生物的)也是复杂多样的。在实验室条件下,可以用2种方法来研究参与根部定殖的性状。一种方法是推测哪个性状可能参与定殖,筛选这些性状的突变体,然后测定这些突变体的竞争定殖能力。另一种方法是利用转座子随机突变,在限菌条件下测定突变体的竞争能力,该方法可以让我们了解一些参与细菌定殖的未知性状。

1 影响根部定殖的生物因素

1.1 细菌基因及其本身的特性

1.1.1 鞭毛/运动性和趋化性在定殖中的作用 最

^{*} 云南省应用基础研究基金项目(2009ZC014X)和云南省教育厅科学研究基金资助项目(09C0106)。

^{**} 通讯作者 E-mail: chenlimeikm@yahoo.com.cn

收稿日期: 2009-12-17 接受日期: 2010-03-02

初,运动性在定殖中的作用一直是有争议的问题。Scher 等(1988)报道不运动的假单胞菌突变株并未影响在大豆根部的定殖,而不运动的荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) WCS365 (Dekkers *et al.*, 1998b)、恶臭假单胞菌(*P. putida*) WCS358 (Simons *et al.*, 1996) 和 *P. fluorescens* F113 (Capdevila *et al.*, 2004) 突变株在小麦、萝卜、番茄和苜蓿的根尖竞争定殖表现出明显的缺陷。据推测,运动性在根部定殖中的作用可能是菌株通过运动到达富含根分泌营养成分的部位 (Simons *et al.*, 1997; Lugtenberg *et al.*, 1999)。为研究鞭毛在根部定殖中所起的作用是否建立在趋化性运动的基础上,生防菌 *P. fluorescens* WCS365、*P. fluorescens* OE28.3、*P. fluorescens* SBW25 和 *P. fluorescens* F113 的趋化基因 *cheA* 突变株与失去运动能力的突变菌株一样在番茄根尖的竞争定殖能力降低 10 ~ 1000 倍,表明趋化性运动在根部定殖中也发挥了重要作用 (de Weert *et al.*, 2002)。*P. putida* 鞭毛基因插入突变菌株在种子表面的粘附能力下降 (Yousef-Coronado *et al.*, 2008)。顾金刚等(2004)发现,烟草根际促生细菌 RB-42、RB-89 在烟草根际的定殖受趋化剂影响很大,趋化剂处理可以增加菌株在根表的定殖量。

1.1.2 脂多糖及其他细胞表面多糖在定殖中的作用 大部分革兰氏阴性细菌都能产生脂多糖,脂多糖由脂 A、核心和 O-抗原组成,O-抗原又由许多重复单位组成。脂多糖进行 SDS-PAGE 电泳能够产生梯状条带,每一条带代表不同的 LPS 分子。缺失了 LPS ladder 的突变体,也就是缺失了 O-抗原侧链,无论是在粘土还是在无菌的石英砂中,其在马铃薯根部定殖能力均减弱 (Simons *et al.*, 1996)。最初解释缺失 O-抗原突变体在根部定殖受到损坏的现象比较困难,因为这些突变体在实验室条件下以及在根分泌物中培养时生长速度均严重受损。然而,从筛选到的根部竞争定殖能力缺失的 1300 个突变体中,定殖突变体 PCL1205 的脂多糖 Ladder 变短,其他 6 个突变体脂多糖 Ladder 完全丢失 (Dekkers *et al.*, 1998)。在根瘤菌 *Rhizobium tropici* CIAT899 中分离到影响脂多糖合成的转座子突变体,其中一个编码 O-抗原 ABC-2 型转运蛋白的 ATP 酶组分基因突变,另一个是 GDP-甘露糖产生双功能酶基因突变,这两个突变体都表现出光滑型 LPS 带缺失,即 O-抗原缺陷表型。GDP-甘露糖产生双功能酶基因突变体中,粗糙型 LPS 带迁移速度比野生型快,表

明 LPS 核心被截短了。这两个突变体在玉米根际的定殖下降,竞争能力也受到破坏 (Ormeño-Orrillo *et al.*, 2008)。在 *P. putida* 中,脂多糖合成改变的突变体在种子表面及根部的定殖都受到破坏 (Yousef-Coronado *et al.*, 2008)。说明 O-抗原的存在是竞争定殖所必需的,但 O-抗原在定殖中所起作用的机制还不清楚。

在许多植物与细菌的相互作用中,胞外多糖起着重要作用,它参与细菌粘附到根表面和在根部定殖的过程 (Matthysse *et al.*, 2005)。Matthysse 和 McMahan 在根部定殖试验中,将番茄根浸在 *Agrobacterium tumefaciens* 菌液中,然后让其生长 10 d,其间细菌在番茄根部的数量增加 10000 倍。而纤维素合成减少的突变菌株在番茄根部定殖的数目减少 10000 倍,在拟南芥根部定殖的数目减少 10 ~ 100 倍 (Matthysse & McMahan, 1998)。利用激光共聚焦扫描显微镜结合 *gfp* 标记技术,证明胞外多糖是根际细菌 *Rhizobium* sp. YAS34 在拟南芥和油菜根部定殖中所必需的 (Santaella *et al.*, 2008)。de Weger 等(1996)在 *P. putida* WCS358 中报道了一种多糖,具有与 *Escherichia coli* K-抗原相似的特点,缺失这种多糖的突变体在马铃薯根部定殖与野生菌株却没有差异。

1.1.3 NADH 脱氢酶在根部定殖中的作用 在 *E. coli* 中,发现存在两种类型的膜结合 NADH 脱氢酶,即由 14 个基因组成的 *nuo* 操纵子编码的 NADH 脱氢酶 I (NDH-I) 和由 *ndh* 编码的 NDH-II。Dekkers 等(1998b)发现 *P. fluorescens* WCS365 中 *nuoD* 基因突变后在根部竞争定殖受到破坏。Camacho-Carvajal 等(2002)构建了 *nuoD* 突变体,生化测定发现该突变株不具有 NDH-I 脱氢酶活性,从而证明了突变菌株定殖缺失是由 NDH-I 破坏引起的。他们还证明了由 *ndh* 编码的 NDH-II 在 *P. fluorescens* 中也是存在的,但是 *ndh* 基因突变后不影响根部的竞争定殖。

1.1.4 位点特异重组酶/菌落阶段变异与根部定殖的关系 位点特异重组酶催化多个相关过程的遗传重排,如质粒及染色体隔离、噬菌体整合和阶段变异等。*E. coli* 重组酶 XerC 是研究最清楚的酶之一,它与重组酶 XerD 形成异型四聚体。假单胞菌属也具有编码这些位点特异重组酶的同源基因,命名为 *sss*,*E. coli* 中的 *xerC* 和铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) 中的 *sss* 属于 λ -整合酶家族的位点特异重组酶。在 *P. fluorescens* WCS365 中,*sss* 突变影响

其在根际的竞争定殖,在许多植物根尖部位均被野生菌株所取代(Dekkers *et al.*, 1998a)。引入多拷贝 *sss* 基因可以提高不同假单胞菌在根际的竞争定殖和生防能力(Dekkers *et al.*, 2000)。

生防菌 *P. fluorescens* WCS365 较高的根部定殖能力的解释是,DNA 重排产生的亚群落能够在任何时候对环境变化做出反应。*P. fluorescens* WCS365 至少存在两个亚群落,*sss* 突变体被锁定在一个不适合根部定殖的遗传构象。观察发现,培养 5 d 的 *P. fluorescens* WCS365 菌落包含不同的扇形变异菌落,而这种变异菌落在 *sss* 突变体中观察到的频率就比较低(Dekkers *et al.*, 1998)。*P. fluorescens* F113 在根际定殖过程中会产生阶段变异,这种变异与由 *sss* 基因编码的位点特异重组酶相关,与由 *xerD* 基因编码的第二个位点特异重组酶也有关。*sss* 和 *xerD* 基因突变导致产生的阶段变异菌株的数量比野生菌株少,两个基因突变都会严重破坏在根部的竞争定殖能力(Martínez-Granero *et al.*, 2005)。

1.2 植物根的分泌物

1.2.1 碳源和氮源 通常,氨基酸、单糖、有机酸被认为是植物根分泌的主要化合物,但也发现有其他化合物的存在(Phillips & Streit, 1995)。假单胞菌编码 6-磷酸-葡萄糖脱氢酶基因 *zuf* 突变体 PCL1083 在葡萄糖、果糖、蔗糖和木糖中生长受损,但是该突变体在番茄根尖能够与野生菌株竞争定殖,表明对分泌糖的利用在根际定殖中并不占有重要地位(Lugtenberg *et al.*, 1999)。柠檬酸、苹果酸、乳酸和琥珀酸是根分泌物中主要的有机酸,*P. fluorescens* WCS365 突变菌株 PCL1085 的突变位点位于编码苹果酸脱氢酶单基因 *mdh* 操纵子的上游,该突变株在苹果酸和琥珀酸中生长较差,在柠檬酸中生长适中,在番茄根尖定殖较差甚至被野生菌株完全取代,说明番茄根系分泌的有机酸是假单胞菌能够在其根部定殖的营养基础(Lugtenberg *et al.*, 2001)。在分析番茄根分泌物时发现,天冬氨酸、谷氨酸、异亮氨酸、亮氨酸和赖氨酸是主要的氨基酸组分。为了验证根分泌物中的氨基酸水平是否足以维持营养缺陷型的生长,在无菌条件下发现分离得到的亮氨酸、精氨酸、异亮氨酸、组氨酸和缬氨酸、色氨酸合成突变体,无论是单独接种还是与野生菌株混合接种,任何一个突变体都不能在番茄根尖定殖。然而,在体系中加入适当的氨基酸后,突变体定殖能力一般都能够恢复到野生菌株的水平(Simons *et al.*, 1997)。在

P. fluorescens WCS365 竞争定殖突变体 PCL1218 中,*wbpN* 和 *tyrB* 2 个基因中都存在着转座子插入,在添加了酪氨酸、苯丙氨酸、天冬氨酸和亮氨酸后都能定殖和竞争生长,推断定殖能力缺失是由编码芳香族氨基酸氨基转移酶的 *tyrB* 突变引起的(Lugtenberg *et al.*, 1999)。因此,能否合成氨基酸也是影响菌株能否在根部成功定殖的一个重要特性。

P. fluorescens WCS365 突变体 PCL1202 在番茄根尖竞争定殖能力受到破坏,在根分泌物中竞争生长能力减弱,经分析发现转座子插入位点在编码嘧啶合成途径的调控蛋白基因 *pyrR* 中,其下游是嘧啶合成基因 *pyrB* 和 *pyrC*。单独构建的 *pyrR* 突变体也表现出竞争定殖能力的缺失,添加外源的尿嘧啶才能够恢复竞争定殖和生长。*PyrR* 对 *pyrB* 启动子的转录起正调控作用,这种转录增加对在根部的竞争力是有益的(Camacho-Carvajal, 2001)。在 *P. fluorescens* WCS365 的竞争定殖突变体 PCL1206 中,腐胺吸收系统 *pot* 操纵子上游处有一突变,这一发现表明根分泌物中有多胺即腐胺的存在。当腐胺作为唯一的 N 源时,突变体生长受到损害,说明腐胺是 *P. fluorescens* WCS365 在根部定殖很重要的 N 源。*pot* 操纵子包含 2 个编码腐胺结合蛋白基因 *potF*,其下游是 *potG*, *potH* 和 *potI*,在第 1 个 *potF* 基因内部构建的突变体 PCL1270,定殖能力并未受到损害。在突变体 PCL1206 中调控蛋白的结合位点发生了突变,引起了对腐胺的过量吸收,从而导致了瞬时的细菌抑制现象,这一现象可能是引起定殖缺陷的主要原因。而突变体 PCL1270 定殖未受影响的主要原因是 *potF* 突变造成无法吸收腐胺(Kuiper *et al.*, 2001)。在 *Agrobacterium tumefaciens* 中,*pot* 操纵子参与细菌细胞吸附到悬浮培养的胡萝卜的过程(Matthysse *et al.*, 1996)。

1.2.2 维生素 早在 1961 年就报道,维生素存在于 10 种被测试的植物根分泌物中,数量足以影响根际微生物的生长。水溶性维生素 H、维生素 B₁ 和核黄素可以促进菌株在根际的生长(Phillips & Streit, 1995; Streit & Phillips, 1997)。*Rhizobium meliloti* 的维生素 H 合成突变株在苜蓿根际定殖能力比较差(Streit & Phillips, 1997)。*P. fluorescens* WCS365 的维生素 B₁ 营养缺陷型突变株在番茄根部竞争能力也比较弱(Simons *et al.*, 1996)。因此,能否合成这些维生素是影响根部定殖特性的重要因素之一。

1.3 植物种类对细菌根际定殖的影响

研究表明,植物品种或栽培品种不同,则其根际的微生物群落和微生物种群具有一定的差异(Kuske *et al.*, 2002; Landa *et al.*, 2002)。Bergsma-Vlami 等(2005)研究能产生 2,4-二乙酰藤黄酚(2,4-diacetylphloroglucinol, 2,4-DAPG)的土著假单胞菌在小麦、甜菜、马铃薯和百合根际定殖情况时发现,除了百合外,其他 3 种植物根际该微生物种群密度都相对较高。对 492 株能产生 2,4-DAPG 的 7 个基因型的假单胞菌分离株研究发现,有些基因型只在某些特定植物的根际被发现,在百合根际发现的基因型种类比在小麦、甜菜和马铃薯根际发现的基因型种类少得多。de La Fuente 等(2006)研究了 9 种宿主植物基因型对产生 2,4-DAPG 的 *P. fluorescens* 根际定殖的影响,发现不同的作物品种根际的种群密度差异显著,首先是豆科植物根际该种群密度最大,其次是大麦和小麦,亚麻和燕麦根际该种群数量最小。因此,宿主植物种类对特定的土著拮抗假单胞菌种群动态、种类和活性具有很大的影响。

2 影响细菌根部定殖的非生物因素

2.1 土壤类型

土壤类型对土壤微生物根部定殖具有很大的影响。土壤类型不同,则其土壤质地、土壤中营养成分的种类和含量及土壤中的含水量等都不同,所以会影响土壤微生物的生存及生长。Lawrence 等(1987)发现,细菌在质地较重的土壤中比质地较轻的土壤中定殖能力差。van Elsas 等(1991)发现,携带 Tn5 转座子的荧光假单胞菌在沙壤土中定殖较差,在沙壤土中添加 10% 的粘土则使菌群的定殖能力大大提高。

2.2 土壤特性

Bergsma-Vlami 等(2005)研究产生 2,4-DAPG 的土著假单胞菌在 2 种类型土壤中生长的小麦、甜菜、马铃薯和百合根际定殖情况时发现,与小麦全蚀病发病土壤相比较,在抑制小麦全蚀病的土壤中该菌群密度更大。

2.3 土壤温度

Loper 等(1985)研究发现,尽管假单胞菌菌株 B4 和 B10 在马铃薯根际生长时,24 °C 条件下生长比在 12 °C 下生长要快,但它们的种群密度在 12 °C 或者 18 °C 更大,表明生长并不是决定根际种群密度的唯一因素,他们还发现在较低的土壤温度(12 °C)

才能使根际种群动态的稳定达到最大。

3 结 语

细菌在植物根际的生存定殖是受多种因素影响的,除了与细菌本身的遗传特性有关外,还受多种环境因素的影响。因此,揭示土壤有益细菌在植物根际定殖过程是一个复杂的工程。除了上述提到的诸多影响因素外,还需要进一步研究的内容还很多,例如,植物根际土著微生物的种类与数量,土壤有益细菌与其他微生物之间的竞争作用,土壤有益细菌对环境胁迫的适应能力也是影响其在根际定殖的主要生物因素。此外,土壤是一个复杂的生态系统,土壤性状(有机质含量、土壤含水量、pH 值等)也会影响有益细菌在植物根际的生存定殖能力,从而影响有益细菌在植物根际发挥作用。随着基因标记技术的建立和研究手段的完善,根部定殖的研究将会得到更进一步的发展。

参考文献

- 顾金刚, 方敦煌, 李天飞, 等. 2004. 荧光假单胞杆菌 RB-42, RB-89 的趋化性与烟草根部定殖研究. 土壤肥料, (4): 34-39.
- Bergsma-Vlami M, Prins ME, Raaijmakers JM. 2005. Influence of plant species on population dynamics, genotypic diversity and antibiotic production in the rhizosphere by indigenous *Pseudomonas* spp. *FEMS Microbiology Ecology*, **52**: 59-69.
- Camacho-Carvajal MM. 2001. Molecular characterization of the roles of type 4 pili, NDH-I and PyrR in rhizosphere colonization of *Pseudomonas fluorescens* WCS365 (PhD thesis). The Netherlands; University of Leiden.
- Camacho-Carvajal MM, Wijffes AH, Mulders IH, *et al.* 2002. Characterization of NADH dehydrogenases of *Pseudomonas fluorescens* WCS365 and their role in competitive root colonization. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **15**: 662-671.
- Capdevila S, Martínez-Granero FM, Sánchez-Contreras M, *et al.* 2004. Analysis of *Pseudomonas fluorescens* F113 genes implicated in flagellar filament synthesis and their role in competitive root colonization. *Microbiology*, **150**: 3889-3897.
- Dekkers LC, Bloemendaal CJ, de Weger LA, *et al.* 1998. A two-component system plays an important role in the root-colonizing ability of *Pseudomonas fluorescens* strain WCS365. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **11**: 45-56.
- Dekkers LC, Mulders IHM, Phoelelch CC, *et al.* 2000. The sss colonization gene of the tomato-*Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* WCS365 can improve root colonization of other wild type *Pseudomonas* bacteria. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **13**: 1177-1183.

- Dekkers LC, Phoelich CC, van der Fits L, *et al.* 1998a. A site specific recombinase is required for competitive root colonization by *Pseudomonas fluorescens* WCS365. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**: 7051–7056.
- Dekkers LC, van der Bij AJ, Mulders IH, *et al.* 1998b. Role of the O-antigen of lipopolysaccharide, and possible roles of growth rate and NADH: Ubiquinone oxidoreductase (*nuo*) in competitive tomato root-tip colonization by *Pseudomonas fluorescens* WCS365. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **11**: 763–771.
- de La Fuente L, Landa BB, Weller DM. 2006. Host crop affects rhizosphere colonization and competitiveness of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology*, **96**: 751–62.
- de Weert S, Vermeiren H, Mulders IH, *et al.* 2002. Flagella-driven chemotaxis towards exudate components is an important trait for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **15**: 1173–80.
- de Weger LA, Bloemberg GV, van Wezel T, *et al.* 1996. A novel cell surface polysaccharide in *Pseudomonas putida* WCS358, which shares characteristics with *Escherichia coli* K antigens, is not involved in root colonization. *The Journal of Bacteriology*, **178**: 1955–61.
- Kloepper JW, Schroth MN. 1981. Relationship of in vitro antibiosis of plant growth-promoting rhizobacteria to plant growth and the displacement of root microflora. *Phytopathology*, **71**: 1020–1024.
- Kuiper I, Bloemberg G, Noreen S, *et al.* 2001. Increased uptake of putrescine inhibits competitive root colonization by *Pseudomonas fluorescens* strain WCS365. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **14**: 1096–1104.
- Kuske CR, Ticknor LO, Miller ME, *et al.* 2002. Comparison of soil bacterial communities in rhizospheres of three plant species and the interspaces in an arid grassland. *Applied and Environmental Microbiology*, **68**: 1854–1863.
- Landa BB, Mavrodi OV, Raaijmakers JM, *et al.* 2002. Differential ability of genotypes of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas fluorescens* strains to colonize the roots of pea plants. *Applied and Environmental Microbiology*, **68**: 3226–37.
- Lawrence JR, Delaquis PJ, Korber DR, *et al.* 1987. Behavior of *Pseudomonas fluorescens* within the hydrodynamic boundary layers of surface microenvironments. *Microbial Ecology*, **14**: 1–14.
- Loper JE, Haack C, Schroth MN. 1985. Population dynamics of soil *Pseudomonads* in the rhizosphere of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Applied and Environmental Microbiology*, **49**: 416–422.
- Lugtenberg BJ, Dekkers L, Bloemberg GV. 2001. Molecular determinants of rhizosphere colonization by *Pseudomonas*. *Annual Review of Phytopathology*, **39**: 461–90.
- Lugtenberg BJ, Kravchenko LV, Simons M. 1999. Tomato seed and root exudate sugars: Composition, utilization by *Pseudomonas biocontrol* strains and role in rhizosphere colonization. *Environmental Microbiology*, **1**: 439–46.
- Martínez-Granero F, Capdevila S, Sánchez-Contreras M, *et al.* 2005. Two site-specific recombinases are implicated in phenotypic variation and competitive rhizosphere colonization in *Pseudomonas fluorescens*. *Microbiology*, **151**: 975–983.
- Matthysse AG, Marry M, Krall L, *et al.* 2005. The effect of cellulose overproduction on binding and biofilm formation on roots by *Agrobacterium tumefaciens*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **18**: 1002–1010.
- Matthysse AG, McMahan S. 1998. Root colonization by *Agrobacterium tumefaciens* is reduced in *cel*, *attB*, *attD*, and *attR* mutants. *Applied and Environmental Microbiology*, **64**: 2341–2345.
- Matthysse AG, Yarnall HA, Young N. 1996. Requirement for genes with homology to ABC transport systems for attachment and virulence of *Agrobacterium tumefaciens*. *The Journal of Bacteriology*, **178**: 5302–5308.
- Ormeño-Orrillo E, Rosenblueth M, Luyten E, *et al.* 2008. Mutations in lipopolysaccharide biosynthetic genes impair maize rhizosphere and root colonization of *Rhizobium tropici* CIAT899. *Environmental Microbiology*, **10**: 1271–84.
- Phillips DA, Streit W. 1995. Legume signals to rhizobial symbionts: A new approach for defining rhizosphere colonization// Stacey G, Keen NT, eds. *Plant-Microbe Interactions*. New York: Chapman & Hall: 236–271.
- Santaella C, Schue M, Berge O, *et al.* 2008. The exopolysaccharide of *Rhizobium* sp. YAS34 is not necessary for biofilm formation on *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* roots but contributes to root colonization. *Environmental Microbiology*, **10**: 2150–63.
- Scher FM, Baker R. 1982. Effect of *Pseudomonas putida* and a synthetic iron chelator on induction of soil suppressiveness to *Fusarium wilt* pathogens. *Phytopathology*, **72**: 1567–1573.
- Scher FM, Kloepper JW, Singleton C, *et al.* 1988. Colonization of soybean roots by *Pseudomonas* and *Serratia* species: Relationship to bacterial motility, chemotaxis and generation time. *Phytopathology*, **78**: 1055–1059.
- Simons M, Permentier HP, de Weger LA, *et al.* 1997. Amino acid synthesis is necessary for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens* strain WCS365. *Molecular plant-microbe Interactions*, **10**: 102–106.
- Simons M, van der Bij AJ, Brand J, *et al.* 1996. Gnotobiotic system for studying rhizosphere colonization by plant growth-promoting *Pseudomonas* bacteria. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **9**: 600–607.
- Streit WR, Phillips DA. 1997. A biotinregulated locus, *bioS*, in a possible survival operon of *Rhizobium meliloti*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **10**: 933–937.
- van Elsas JD, van Overbeek LS, Feldmann AM, *et al.* 1991. Survival of genetically engineered *Pseudomonas fluorescens* in soil competition with the parent strain. *FEMS Microbiology Ecology*, **85**: 53–64.
- Yousef-Coronado F, Travieso ML, Espinosa-Urgel M. 2008. Different, overlapping mechanisms for colonization of abiotic and plant surfaces by *Pseudomonas putida*. *FEMS Microbiology Letters*, **288**: 118–24.