

II. ARTYKUŁY PRZEGLĄDOWE

Anna Skorupska

Zakład Mikrobiologii Ogólnej

Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej

Lublin

Bakterie wpływające korzystnie na wzrost i rozwój roślin

Uzyskane w ostatnim dwudziestolecu zwiększenie produkcji roślinnej było wynikiem wprowadzenia nowych, ulepszonych odmian roślin uprawnych oraz zastosowania na szeroką skalę nawozów sztucznych i chemicznych środków ochrony roślin. Jednocześnie, prócz powszechnie znanych, pojawiło się szereg nowych przyczyn ograniczających produkcję rolną. Do nich należą przede wszystkim destrukcja gleby, skażenie środowiska zalegającymi substancjami chemicznymi, wysoki koszt produkcji nawozów oraz rozprzestrzenienie organizmów fitopatogennych w związku z prowadzoną gospodarką monokulturową. Konieczność stałego zwiększania produkcji roślinnej oraz potrzeba ochrony środowiska, zwróciły uwagę na naturalne systemy wpływające korzystnie na rośliny. Niektóre bakterie glebowe, żyjące w ryzosferze roślin uprawnych wpływają pozytywnie na wzrost i rozwój roślin.

Ryzosfera jest to warstwa gleby bezpośrednio przylegająca do korzeni roślin, zawierająca zwiększoną ilość składników odżywczych wydzielanych przez rośliny oraz obfitą mikroflorę korzystającą z wydzielin korzeniowych. Mikroflorę ryzosfery stanowią bakterie i grzyby rozwijające się w pobliżu korzeni roślin. Większość bakterii ryzosfery to nieszkodliwe dla roślin saprofity. Część populacji stanowią bakterie patogenne dla roślin. Trzecia grupa bakterii ryzosfery to organizmy wywierające korzystny wpływ na wzrost i rozwój roślin przez dostarczanie składników odżywczych i czynników wzrostowych lub przez produkcję antybiotyków i sideroforów, które działają antagonistycznie na fitopatogenne grzyby i bakterie (1,2).

Ta ostatnia grupa bakterii jest przedmiotem zainteresowania ośrodków biotechnologicznych na świecie, ze względu na możliwości zastosowania tych bakterii jako bionawozów lub czynników kontroli biologicznej chorób roślin, bez skażenia środowiska.

Bakterie ryzosfery dostarczające roślinie składników odżywczych (np. związanego azotu lub czynników wzrostowych) wywierają bezpośrednio korzystny wpływ na wzrost i rozwój roślin. Bakterie, które hamują rozwój fitopatogennych drobnoustrojów

lub usuwają związki chemiczne ograniczające wzrost roślin wywierają pośrednio korzystny wpływ na rośliny. Są one naturalnymi czynnikami biokontroli w glebie.

I. Bezpośredni, korzystny wpływ bakterii na rośliny

Przykładem bezpośredniego wpływu bakterii na rośliny jest wiązanie azotu atmosferycznego. Bakterie i sinice są jedynymi żywymi organizmami zdolnymi do redukcji azotu atmosferycznego do amoniaku, dzięki aktywności kompleksu enzymatycznego, zwanego nitrogenazą. Wiązanie azotu, zarówno przez bakterie wolnożyjące jak i żyjące w symbiozie z roślinami motylkowatymi jest procesem dosyć dobrze poznanym zarówno od strony fizjologicznej jak i genetycznej (3,4,5,6,7).

Biologiczne wiązanie azotu pozwala na wzbogacenie gleby w azot i zwiększenie ilości białka roślinnego bez stosowania nawozów i zagrożenia środowiska. Ilość biologicznie związanego azotu (90 mln ton/rok) znacznie przewyższa ilość azotu wprowadzonego do gleby w postaci nawozów azotowych (50 mln/rok). Bakterie wolnożyjące wiążące azot (*Klebsiella*, *Azotobacter*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Bacillus*) i bakterie asocjacyjne, żyjące w ryzosferze roślin uprawnych (*Azospirillum*) dostarczają rocznie około 10-20 kg azotu/ha. Niewątpliwie największe znaczenie mają bakterie żyjące w symbiozie z roślinami motylkowatymi (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*) lub niemotylkowatymi dostarczając rocznie średnio około 150 kg azotu/ha (8). Bakterie wiążące azot stanowią więc znaczny potencjał biotechnologiczny, a ulepszenie naturalnych systemów wiązania azotu jest ważnym problemem najbliższych lat (9,10).

Bakterie z rodzaju *Azospirillum* są to glebowe organizmy wiążące azot, które żyją w luźnych związkach asocjacyjnych z korzeniami traw m.in. takich jak pszenica, jęczmień, ryż i kukurydza. Korzystny wpływ *Azospirillum* na plony zbóż wynika nie tyle z dostarczania roślinom związanego azotu, co ze zdolności tych bakterii do syntezy czynników wzrostowych jak auksyny, gibereliny i cytokiny (11). Czynniki wzrostowe wydzielane do ryzosfery stymulują rozwój korzeni, pobieranie wody i soli mineralnych z gleby. Występowanie i aktywność biologiczna *Azospirillum* jest jednak w znacznym stopniu ograniczona do tropikalnej i umiarkowanej strefy klimatycznej oraz do gleb o odczynie alkalicznym (11).

Obserwowano wzmożony wzrost roślin i podwyższoną aktywność nitrogenazy w roślinach motylkowatych (lucerna, koniczyna) zakażonych *Azospirillum* i *Rhizobium* w porównaniu z roślinami zakażonymi tylko *Rhizobium*. Ostateczny efekt mieszanego zakażenia roślin motylkowatych zależał od wzajemnego stosunku *Azospirillum* i *Rhizobium* w inokulum. *Azospirillum* w optymalnym stężeniu (10^6 komórek/ml) stymulowało proliferację włośników korzeniowych, co ułatwiało zakażenie roślin przez *Rhizobium*. Wyższe stężenia *Azospirillum* (10^9 komórek/ml) hamowały tworzenie brodawek, lecz stymulowały wzrost roślin (12,13). W doświadczeniach polowych w Izraelu obserwowano wzrost brodawkowania i zwiększenie plonów wyki (*Vicia*) i ciecierzycy (*Cicer*) po zakażeniu *Azospirillum* (14).

II. Pośredni, korzystny wpływ bakterii na rośliny

W końcu lat siedemdziesiątych zauważono, że niektóre szczepy fluoryzujących *Pseudomonas* (*P. fluorescens* i *P. putida*) powszechnie zasiedlające korzenie roślin

uprawnych, zwiększają wzrost roślin w warunkach polowych (2,15). To indukowane przez bakterie zwiększenie plonów może wynikać z antagonistycznego stosunku do fitopatogennych grzybów i bakterii lub z produkcji roślinnych czynników wzrostowych.

1. Mechanizm antagonistycznego działania bakterii na organizmy fitopatogenne

U bakterii z rodzaju *Pseudomonas* antagonizm w stosunku do fitopatogenów wynika z produkcji sideroforów lub antybiotyków.

a. Działanie poprzez siderofory

Siderofory są niskocząsteczkowymi związkami o wysokim powinowactwie do Fe^{III} , które uczestniczą w aktywnym i swoistym transporcie żelaza do komórki (16,17).

Sprawny system pobierania Fe^{III} wykształcony przez *Pseudomonas*, powoduje zubożenie środowiska ryzosfery w ten pierwiastek, co ogranicza rozwój tych fitopatogennych grzybów i bakterii, których systemy pobierania żelaza są mniej efektywne (17,18). Fluoryzujące *Pseudomonas* swoją żółtozieloną fluorescencją zawdzięczają peptydowemu sideroforowi, pseudobaktynie (19). Jest ona jednym z kilku sideroforów tworzonych przez *Pseudomonas* (16,17), lecz właśnie temu związkowi przypisuje się korzystne oddziaływanie na rośliny. Geny biosyntezy pseudobaktyny zostały ostatnio sklonowane ze szczepu *Pseudomonas* sp.B10 oraz *P. putida*, który korzystnie wpływa na wzrost roślin (20,21).

Oczyszczone siderofory wyizolowane z fluoryzujących *Pseudomonas* hamowały na sztucznych podłożach wzrost fitopatogennych grzybów i bakterii, a dodane do gleby stymulowały wzrost roślin (22). *P. fluorescens* (Flu+) ochraniał kielki bawełny przed gniciem powodowanym przez *Pythium ultimum*, podczas gdy niefluoryzujący mutant tego szczepu (Flu-) uzyskany po mutageniezie transpozonomem Tn5, nie działał antagonistycznie na ten grzyb (23). W próbach polowych, w uprawie ziemniaka, *Pseudomonas* tworzący siderofor znacznie podwyższał plony tej rośliny, natomiast mutant transpozonowy tego szczepu, nie tworzący sideroforu, nie miał wpływu na plony (24). Należy zaznaczyć, że opisany mechanizm antagonizmu fitopatogenów przez *Pseudomonas* może funkcjonować tylko przy niskiej ilości przyswajalnego żelaza w glebie. Stężenie Fe^{III} w roztworze glebowym znacznie wzrasta wraz ze spadkiem pH gleby. W pH poniżej 6 wzrasta rozpuszczalność Fe^{III} i siderofory nie są syntetyzowane. Krytyczny poziom żelaza potrzebny dla zahamowania wzrostu patogennego grzyba *Fusarium oxysporum* przez szczep *P. putida* określono na 10^{-19} M (25).

b. Antybiotyczne działanie *Pseudomonas*

Fluoryzujące *Pseudomonas* obok sideroforów produkują również wtórne metabolity toksyczne dla bakterii i grzybów, czyli antybiotyki (26). Podczas gdy na glebach bogatych w żelazo siderofory nie są tworzone, to w tych warunkach synteza antybiotyków przebiega normalnie. Uważa się, że aktywność antybiotyczna *Pseudomonas* jest jednym z mechanizmów kontroli biologicznej chorób roślin. Wprawdzie nie ma metody, która pozwoliłaby na badanie produkcji antybiotyków w glebie, lecz istnieje

korelacja między tworzeniem antybiotyków poza glebą i ochronnym działaniem bakterii na rośliny. *P. fluorescens* Pf-5 produkuje dwa różne antybiotyki aktywne w stosunku do grzybów *Rhizoctonia solani*, *Thielavropsis basicola*, *Alternaria sp.*, *Verticillium dahliae* i *Pythium ultimum*. W testach polowych bakterie te skutecznie ochraniały siewki bawełny przed patogennymi *Rhizoctonia solani* i *Pythium ultimum* (27,28). Ten sam szczep *Pseudomonas* powodował zahamowanie wzrostu bakterii *Erwinia caratovora* na płytkach Petriego i w testach polowych ochraniał ziemniaki przed miękką zgnilizną (z j.ang. *soft rot*) indukowaną przez tę bakterię (29). Mutanty transpozonowe *P. fluorescens* HV37a nie tworzące antybiotyku w testach płytkowych, traciły również zdolność do biologicznej ochrony bawełny przed zakażeniem *Pythium ultimum* (30).

Choroba powodująca masowe usychanie wiązów (z j.ang. *Dutch elm disease*) zakażonych grzybem *Ceratocystis ulmi* jest skutecznie zwalczana przez *P. syringae*. Przypuszcza się, że nie zidentyfikowany antybiotyk tworzony przez tę bakterie jest czynnikiem ochraniającym wiązy przed grzybem (31).

Biologiczna kontrola roślinnych patogenów nie jest właściwością tylko szczepów *Pseudomonas*. Przed laty opisano również ochronne działanie niepatogennego szczepu *Agrobacterium radiobacter* var. *radiobacter* przeciwko chorobie guzowatości szyjki korzenia (z j.ang. *crown gall disease*) powodowanej przez patogenne szczepy *A. tumefaciens* (32). Jest to choroba o dużej ekonomicznej szkodliwości, szczególnie w stosunku do drzew owocowych jak brzoskwinie, jabłka, wiśnie, orzechy i winogrona. Czynnikiem patogenności *A. tumefaciens* jest plazmid Ti (ponad 200 kb), a właściwie jego 20 kb fragment tzw. T-DNA, który po wbudowaniu do chromosomu rośliny, powoduje tworzenie guzów na korzeniach lub łodygach (33). Stwierdzono, że, zaprawianie nasion lub spryskiwanie młodych roślin przez *A. radiobacter* zapobiega chorobie guzowatości korzeni i łodyg.

Mechanizm ochronnego działania *A. radiobacter* został wyjaśniony. Bakteria ta zawiera plazmid pAgK84 (48 kb), który kontroluje syntezę antybiotyku, agrocyny 84. Geny biosyntezy agrocyny i geny nadające bakterii odporność na ten antybiotyk zlokalizowano na 14 kb fragmencie plazmidu. Utrata plazmidu pAgK84 powoduje brak syntezy agrocyny oraz ochronnego działania bakterii na rośliny (34,35).

c. Inne mechanizmy korzystnego działania *Pseudomonas*

Ogólnie uważa się, że korzystny wpływ jaki wywiera *Pseudomonas* na rośliny wynika przede wszystkim z hamowania wzrostu natywnej mikroflory ryzosfery roślin. W glebie sterylnej, gnotobiotycznej lub na sztucznych podłożach nie obserwuje się zwykle tego efektu. Jednakże ostatnio wyizolowano szczep *P. putida*, który stymulował wzrost rzepaku na glebie gnotobiotycznej (36). Stymulował on wzrost korzenia i pędów rzepaku, przypuszczalnie przez produkcję roślinnych czynników wzrostowych, bezpośrednio wpływających na rośliny.

Mechanizm korzystnego działania fluoryzujących *Pseudomonas* na rośliny jest w wielu przypadkach nie wyjaśniony, np. zaobserwowano znaczną stymulację kiełkowania nasion soi i rzepaku po zaprawieniu nasion fluoryzującymi *Pseudomonas* (2). Również nie jest znany mechanizm powodujący wzrost efektywności brodaw-

kowania *Bradyrhizobium japonicum* na soi lub *Rhizobium phaseoli* na fasoli w obecności fluoryzujących *Pseudomonas* (2,33). Postuluje się nawet wzbogacenie szczepionek rizobiowych dla roślin motylkowatych, w wyselekcjonowane szczepy *Pseudomonas*.

Knight i Langston-Unkefer (38) opisali ponad dwukrotny przyrost zielonej masy, wiązania azotu i ilości brodawek na lucernie zakażonej *Rhizobium meliloti* w glebie w obecności *P. syringae* pv. *tabaci*. Ten znaczny wzrost plonów wynikał z działania toksyny (*tabtoxinine-β-lactam*) tworzonej przez *P. syringae* pv. *tabaci*. Toksyna ta swoiście blokowała jedną z form syntetazy glutaminowej, kluczowego enzymu metabolizmu azotowego rośliny, naruszając normalny metabolizm amoniaku, co z kolei prowadziło w nie wyjaśniony dotąd sposób, do obserwowanego efektu.

Fluoryzujące *Pseudomonas* wyizolowane z ryzosfery roślin uprawnych są konkurencyjne w stosunku do innych ryzobakterii. Są to szczepy ruchliwe, szybko rosnące, z wyraźną chemotaksją do wydzielin korzeniowych. Po wprowadzeniu do ryzosfery roślin uprawnych, szybko wchodzi w interakcje z gospodarzem roślinnym, a także z innymi mikroorganizmami ryzosfery i indukują szereg korzystnych zmian fizjologicznych w roślinach.

Przeprowadzone do tej pory doświadczenia polowe są bardzo obiecujące. Na przykład, plony pszenicy wzrosły o 27% po zaprawieniu nasion szczepami *Pseudomonas*, które kontrolowały rozwój grzyba *Gaeumannomyces graminis* (39). W innych doświadczeniach uzyskano wzrost plonów buraka cukrowego o 13% po 3-letnich uprawach; o 70% w porównaniu z kontrolną uprawą wzrosły plony ziemniaków po zaprawieniu sadzeniaków preparatem *Pseudomonas* (1).

Z drugiej strony, nie zawsze zaprawianie nasion wyselekcjonowanymi szczepami *Pseudomonas* prowadzi do istotnego zwiększenia plonów. Może być wiele przyczyn wpływających na brak pozytywnego efektu stosowania preparatów *Pseudomonas*. Do nich należą specyficzne warunki glebowe i klimatyczne (temperatura, wilgotność, pH, nawożenie gleby), ilość przyswajalnego żelaza w glebie, a także rodzaj mikroflory glebowej. Szczepy bakteryjne, które są konkurencyjne w określonej ryzosferze, nie muszą być tak samo konkurencyjne w innych warunkach. Należy zaznaczyć, że bakterie patogenne mogą działać antagonistycznie na szczepy korzystnie wpływające na rośliny, poprzez produkcję sideroforów i antybiotyków. Na przykład, *B. caryophylli*, bakteria patogenna dla goździków, produkuje antybiotyki o działaniu silniejszym niż kanamycyna A, na bakterie G⁺ i G⁻ (40). Warunkiem pozytywnego działania bakterii użytych do szczepionek jest ich zasiedlanie i utrzymywanie się w ryzosferze oraz synteza sideroforów lub antybiotyków, które hamują rozwój organizmów patogennych dla roślin.

III. Bakterie korzystne dla roślin uzyskane metodami inżynierii genetycznej

Inżynieria genetyczna stwarza możliwości ulepszenia naturalnie występujących bakterii o korzystnym wpływie na rośliny lub też skonstruowania nowych szczepów, o szczególnie pożytecznych cechach.

Wiele bakterii produkuje związki o działaniu owadobójczym. Jednym z najbardziej zbadanych jest δ -toksyna syntetyzowana przez *Bacillus thuringensis*, która działa na

wiele gatunków owadów. Ta endotoksyna jest białkiem tworzonym w formie krystalicznej w komórkach bakterii. W warunkach polowych δ -toksyna ulega szybkiej inaktywacji przez światło słoneczne i jej trwałość nie przekracza kilku dni.

Gen dla δ -toksyny sklonowano na transpozonie Tn5 i przeniesiono do *P. fluorescens* (41,42). W ten sposób szczepy *P. fluorescens* zdolne do zasiedlania korzeni kukurydzy, razem z transpozonomem nabyły zdolność do produkcji δ -toksyny, która ochrania kukurydzę przed owadami. Klonowanie w transpozonie w porównaniu z klonowaniem na plazmidzie daje podwójną korzyść, mianowicie zwiększa stabilność wprowadzonych genów i zmniejsza możliwość dalszego przenoszenia do innych bakterii glebowych.

Innym przykładem skonstruowania korzystnego dla roślin szczepu *P. syringae* jest projekt S. Lindowa z Uniwersytetu Kalifornijskiego. *P. syringae* powoduje przemazanie roślin poprzez produkcję białka powodującego krystalizację lodu w komórkach roślinnych, w temperaturze (-1 do -5°C), w której normalnie lód się nie tworzy. Technikami rekombinacji *in vitro*, wycięto ten gen z chromosomu *P. syringae*, uzyskując bakterie nie produkujące białka indukującego krystalizację lodu (*Ice*⁻). Bakterie *Ice*⁻ były konkurencyjne w stosunku do *P. syringae Ice*⁺, jeśli zostały wprowadzone na rośliny przed zasiedleniem ich przez patogeny. Stwierdzono, że spryskiwanie roślin (truskawki, grusze) *P. syringae Ice*⁻ znacznie zmniejszało florę patogennych *P. syringae Ice*⁺ i *Erwinia amyloza* (43).

Doświadczenia polowe, prowadzone w USA ze szczepem *P. syringae Ice*⁻ spotkały się z protestem ruchów ochrony środowiska. Kilkakrotnie niszczone uprawy, mimo uzyskanej zgody na przeprowadzenie testów polowych, a także pomimo faktu, że bakterie uwalniane do środowiska były pozbawione genu odpowiedzialnego za patogenność.

W doświadczeniach tego typu, gdzie bakteriom ryzosfery nadawane są nowe lub ulepszone cechy, dużą wagę przywiązuje się do konkurencyjności szczepu, czyli zdolności do zasiedlania ryzosfery roślin. Zjawisko to nie jest jeszcze poznane na poziomie molekularnym wiadomo jednak, że na zdolność zasiedlania wpływa szereg czynników takich jak: ruchliwość, chemotaksja, pektynazy, celulazy i zdolność do przeżywania w warunkach glebowych.

IV. Perspektywy rozwoju badań

Opisane przykłady bakterii wpływających korzystnie na wzrost i rozwój roślin wskazują na możliwości zastosowania ich jako bionawozów w rolnictwie oraz czynników kontroli biologicznej. Bakterie te mogą być użyte jako preparaty biotechnologiczne do zaprawiania nasion lub spryskiwania siewek roślin uprawnych. Te zabiegi pozwolą na zredukowanie zanieczyszczenia wód gruntowych poprzez zmniejszenie ilości stosowanych nawozów sztucznych lub pestycydów i uzyskanie wyższych plonów roślin uprawnych, mniejszymi nakładami finansowymi.

Przypuszcza się, że już w latach dziewięćdziesiątych w USA, Kanadzie i niektórych krajach Europy, fluoryzujące *Pseudomonas* będą w wielu uprawach polowych produktem powszechnego użytku.

Dla wyższej efektywności stosowania takich preparatów, potrzebne są jednak szerokie badania podstawowe zmierzające do wyjaśnienia złożonych mechanizmów korzystnego oddziaływania tej grupy bakterii na rośliny. Badania te powinny też

zmierzać do wyjaśnienia ekologicznych interakcji mikroorganizmów w ryzosferze, czynników wpływających na zasiedlanie korzeni roślin i utrzymywanie się bakterii wprowadzonych do ryzosfery.

Należy oczekiwać, że szybko rozwijające się techniki inżynierii genetycznej znacznie przyspieszą badania prowadzące zarówno do wyjaśnienia wielu problemów teoretycznych, jak też pozwolą na ulepszenie lub konstrukcję nowych szczepów bakterii o pozytywnym oddziaływaniu na rośliny.

Literatura

1. Davison J., (1988), *Biotechnology*, 6, 282-286.
2. Kloepper J. W., Lifshitz R., Schroth M. N., (1988), *ISI Atlas of Science: Animal and Plant Sciences*, 60-64.
3. Vance C. P., (1983), *Annu. Rev. Microbiol.*, 37, 399-424.
4. Long S. R., (1984), in: *Gene Manipulation in Plant Improvement*, 16th Stadler Genetics Symposium. Ed. J. P. Gustafson, Plenum Press, New York, London, 559-576.
5. Gussin G. N., Ronson C. W., Ausubel F. M., (1986), *Annu. Rev. Genet.*, 20, 567-591.
6. Rolfe B. G., Gresshoff P. M., (1988), *Annu. Rev. Plant Mol. Biol.*, 39, 297-319.
7. Skorupska A., (1988), *Postępy Mikrobiol.*, 27, 35-54.
8. Williams P. M., (1984), in: *Biological Nitrogen Fixation*. Ed. M. Alexander, Plenum Press, New York, London, 173-200.
9. Lorkiewicz Z., (1988), *Problemy Biotechnologii*, PAN, Zakład Narodowy im. Ossolińskich, 239-268.
10. Atkins C. A., (1986), *Outlook on Agriculture*, 15, 128-134.
11. Okon Y., (1985), *Trends in Biotechnol.*, 3, 223-228.
12. Płaziński J., Rolfe B. G., (1985), *Appl. Environ. Microbiol.*, 49, 984-989.
13. Yahalom E., Okon Y., Dovrat A., (1987), *Can. J. Microbiol.*, 33, 510-514.
14. Sarig S., Kapulnik Y., Okon Y., (1986), *Plant Soil*, 90, 335-342.
15. Schroth M. N., Hancock J. G., (1981), *Annu. Rev. Microbiol.*, 35, 453-476.
16. Chimiak A., (1984), *Postępy Bioch.*, 30, 435-461.
17. Neilands J. B., Leong S. A., (1986), 37, 187-208.
18. Kloepper J. W., Leong J., Teintze M., Schroth M. N., (1980), *Nature*, 286, 885-886.
19. Teintze M., Hossain M. B., Barnes C. L., Leong J., van der Helm D., (1981), *Biochem.*, 20, 6646-6657.
20. Moores J. C., Magazin M., Ditta G. S., Leong J., (1984), *J. Bacteriol.*, 157, 53-58.
21. Marugg J. D., van Spanje M., Hoekstra W. P. M., Schippers B., Weisbeek P. J., (1985), *J. Bacteriol.*, 164, 563-570.
22. Kloepper J. W., Leong J., Teintze M., Schroth M. N., (1980), *Curr. Microbiol.*, 4, 317-320.

23. Loper J. E., (1988), *Phytopathology*, 78, 166-172.
24. Bakker P. A. H. M., Bakker A. W., Marugg J. D., Weisbeek P. J., Schippers B., (1987), *Soil Biol. Biochem.*, 19, 443-450.
25. Simeoni L. A., Lindsay W. L., Baker R., (1987), *Phytopathology*, 77, 1057-1061.
26. Lesinger T., Margraff R., (1979), *Microbiol. Rev.*, 43, 422-442.
27. Howel C. R., Stipanovic R. D., (1979), *Phytopathology*, 69, 480-482.
28. Howel C. R., Stipanovic R. D., (1980), *Phytopathology*, 70, 712-715.
29. Xu W., Gross D. C., (1986), *Phytopathology*, 76, 414-422.
30. Howie W., Suslow T. V., (1986), *Phytopathology*, (1986), 76, 1069.
31. Lam B. S., Strobel G. A., Harrison L. A., Lam S. T., (1987), *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 84, 6447-6451.
32. Kerr A., Htay Khin., (1974), *Physiol. Pl. Pathol.*, 4, 37.
33. Nester E. W., Gordon M. P., Amasino R. M., Yanofsky M. F., (1984), *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 35, 387-413.
34. Thomson J. A., (1986), *Trends in Biotechnol.*, 4, 219-224.
35. Ryder M. H., Slota J. E., Scarim A., Farrand S. K., (1987), *Can. J. Microbiol.*, 169, 4184-4189.
36. Lifshitz R., Kloepper J. W., Kozlowski M., (1987), *Can. J. Microbiol.*, 33, 390-395.
37. Grimes H. D., Mount M. S., (1987), *Soil Biol. Biochem.*, 6, 27-30.
38. Knight T. J., Langston-Unkefer P. J., (1988), *Science*, 241, 951-954.
39. Burr T. J., Caesar A., (1984), *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2, 1-20.
40. Kusumi T., Ohtani I., Nishiyama K., Kakisawa H., (1987), *Tetrahedron Lett.*, 28, 3981-3984.
41. Obukowicz M. G., Perlak F. J., Kusano-Kretzmer K., Mayer E. J., Bolten S. L., Watrud L. S., (1986), *J. Bacteriol.*, 168, 982-989.
42. Obukowicz M. G., Perlak F. J., Kusano-Kretzmer K., Mayer E. J., Bolten S. L., Watrud L. S., (1987), *Gene*, 51, 91-96.
43. Lindow S. E., (1987), *Appl. Environ. Microbiol.*, 53, 2520-2527.

Summary

Plant beneficial bacteria

Bacteria associated with the plant rhizosphere may affect beneficially the growth and the development of plants. The effects fall into two categories according to whether the bacteria benefit the plant directly or indirectly. Direct beneficial effects arise when bacteria provide the plants with nutrients or growth factors. Indirect beneficial effects of rhizosphere colonizing bacteria may happen when they produce antibiotics and siderophores which antagonize phytopatogenic fungi and other bacteria. These plant growth promoting bacteria may be used as bio-fertilizers or biological disease control agents to increase agricultural yields.

**Anna Skorupska, Zakład Mikrobiologii Ogólnej,
Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej, ul. Akademicka 19, 20-033 Lublin.**