

E. K. ALLEN i O. N. ALLEN

BIOCHEMICZNE I SYMBIOTYCZNE WŁAŚCIWOŚCI RHIZOBIUM

W przeglądzie badań nad biochemicznymi właściwościami bakterii *Rhizobium* znajdujemy całokształt badań z tego zakresu z ostatniego 20-lecia. Autorzy zastrzegają się jednak zaraz na wstępie, że nie będą poruszali w niniejszej pracy spraw związanych z praktyką rolniczą. Badacze ci powołują się na prace mikrobiologów i biochemików z całego świata, w szerokiej mierze uwzględniając badania radzieckie z Izrailem oraz amerykańskie z Wilsonem na czele, jako czołowymi reprezentantami tej gałęzi wiedzy. Bibliografia tej pracy liczy przeszło 400 pozycji.

Przegląd ten rozpoczynają autorzy od ogólnej charakterystyki drobnoustrojów z rodziny *Rhizobiaceae*. Są to bakterie tlenowe, heterotrofowe, gramoujemne, pałeczkowate i posiadające dwie główne cechy: 1) zdolność wnikania do tkanki korzeniowej roślin motylkowych i stymulowania produkcji brodawek korzeniowych oraz 2) zdolność wiązania atmosferycznego azotu przy ścisłej współpracy z właściwą im rośliną motylkową. Nie posiadamy bowiem, jak dotąd, żadnych dowodów, aby *Rhizobium*, bytujące w glebie, mogło wiązać wolny azot poza obrębem tkanki rośliny motylkowej. Nie ma też w literaturze mikrobiologicznej dostatecznie uzasadnionych danych stwierdzających, iż *Rhizobium* przyswaja wolny azot w sztucznej hodowli na pełnej pożywce mineralnej, choćby ją uzupełniono czynnikiem wzrostowym („bios“), wyodrębnionym z drożdży.

Biochemia Rhizobium

Omówiwszy pokrótce cytologiczne właściwości *Rhizobium*, autorzy więcej uwagi poświęcają ich biochemicznej charakterystyce. Drobnoustroje brodawkowe dzielimy na: 1) szybko rosnące (grupa lucerny, grochu, koniczyny, bobiku) oraz 2) wolno rosnące (soja, łubin). Pierwsze z nich wymagają do pełnego rozwoju 5—7 dni, drugie 9—12 dni. Niestety, dotychczas nie stwierdzono korelacji między fizjologicznymi właściwościami *Rhizobium* a ich zdolnością do „aktywnej“ symbiozy z roślinami motylkowymi. Nie znaleziono również wyraźnych różnic ani w składzie chemicznym *Rhizobium*, ani w ich aktywności oddechowej w zależności od tego, czy bakterie zostały świeżo pobrane z brodawek korzeniowych czy też je hodowano (te same szczepy) *in vitro*.

Sucha masa *Rhizobium* zawiera 52—55% C i 4—5% N. W miarę starzenia się *Rhizobium* stosunek węgla do azotu stopniowo się zwięża. Zawartość azotu w ko-

mórkach bakterii brodawkowych zależy od ilości azotu w pożywce, na której rosną i rozwijają się te drobnoustroje. *Rhizobium* lucerny, koniczyny i grochu charakteryzuje się szczególnie niską zawartością azotu zasadowego. Bakterie symbiotyczne odznaczają się również znacznie wyższą zawartością substancji tłuszczowych aniżeli jakiegokolwiek inne bakterie.

Tlenowy charakter bakterii *Rhizobium* uwarunkowany jest przede wszystkim potencjałem oksydoredukcyjnym środowiska, w którym te drobnoustroje bytują. Hodując bakterie brodawkowe w atmosferze zmniejszonego ciśnienia tlenu, stwierdzamy słabszy ich rozwój niż w warunkach normalnych. Jeżeli zmusimy *Rhizobium* do przebywania w atmosferze, w której ciśnienie tlenu zredukowano do 5% ciśnienia normalnego, to obserwujemy rozkład glukozy do dwutlenku węgla. *Rhizobium* zdolne jest do redukcji azotanów do azotynów oraz połączeń selenowych do metalicznego selenu. Zjawisko to przebiega w stopniu silniejszym w wypadku „szybko” rosnących *Rhizobium*.

Optimum rozwoju *Rhizobium* mieści się w granicach temperatury od 29—31°C, wyjątek stanowi *Rhizobium meliloti*, dla którego optimum wynosi 39°C. Wszystkie *Rhizobia* odznaczają się wysoką tolerancją dla środowiska alkalicznego, ale ich reakcja na środowisko kwaśne jest dość specyficzna. *Rhizobium meliloti* posiada najwyższą w tym kierunku czułość (pH 5). *Rhizobium lupini* i *Rhizobium japonicum* są najbardziej tolerancyjne (pH 3,2—4).

Od czasu odkryć Beijerincka zwracano uwagę na właściwości podłoża, na którym żyją i rozwijają się bakterie brodawkowe. Stwierdzono, że najlepszym podłożem jest wyciąg rośliny motylkowej. Jak uzasadnić ogólną używalność ekstraktu drożdżowego w pożywce *Rhizobium*? Najprawdopodobniej odgrywają tu rolę obecne w ekstrakcie następujące czynniki: 1) produkty degradacji proteinów, 2) inne substancje, które są niezbędne w procesie oddychania *Rhizobium*, 3) witaminy i czynniki wzrostowe, 4) mikroelementy. Stymulujące działanie ekstraktu drożdżowego jest proporcjonalne do jego stężenia w pożywce dla tych bakterii.

Najłatwiej przyswajalnym źródłem węgla dla drobnoustrojów brodawkowych są jedno- i dwucukry, w słabszym stopniu wielocukry, kwasy cukrowe i alkohole. Utlenianie węglowodanów zależne jest od konstytutywnych enzymów bakterii. Zdolność korzystania z różnych form cukrów może służyć jako cecha charakterystyczna w identyfikowaniu różnych gatunków bakterii symbiotycznych.

Wszystkie bakterie z rodziny *Rhizobiaceae* mogą żyć i rozwijać się w warunkach sztucznych na pożywce złożonej z soli mineralnych z dodatkiem związków azotowych lub bez nich, ale ich zdolność do rozmnażania się i stopień oddychania wzrasta w miarę większego stężenia przyswajalnego azotu w podłożu. Na ogół jednak badacze zgadzają się co do tego, że ani źródło węgla, ani źródło azotu nie odgrywają ważniejszej roli dla danego gatunku *Rhizobium*, jeżeli bakterie bytują w środowisku, którego pH jest dla nich nieodpowiednie.

Stwierdzono, że *Rhizobium* zdolne jest żyć w glebie poza obrębem tkanki korzeniowej, właściwej jemu rośliny motylkowej, nawet przez okres 12 lat. Wyjątek stanowi *Rhizobium leguminosarum*.

Jak wiadomo, gleba nie jest najodpowiedniejszym środowiskiem do gromadzenia się różnego typu antybiotyków. Być jednak może, że ich stężenie w glebie jest wystarczające, aby przeciwdziałać populacji *Rhizobium*. Dotychczasowe badania wykazały, że najsilniej działającymi antagonistami *Rhizobium* są promieniowce i że różne szczepy *Rhizobium* posiadają różną odporność na ich działanie. Sprawy te

trudne są do skontrolowania w warunkach badań laboratoryjnych i dlatego nasze wiadomości o nich są jeszcze bardzo skąpe. Stopień aktywności antybiotyków zależy od takich czynników, jak typ gleby, jej odczyn, obecność w glebie substancji organicznych; oddziałuje w tym kierunku także i przedplon. Nie stwierdzono dotychczas korelacji między aktywnością szczepów *Rhizobium* a ich odpornością na działanie czynników antybiotycznych.

Rhizobiofagi

Rhizobiofagi są to organizmy wszędobyłskie, najsilniej skoncentrowane wewnątrz brodawek korzeniowych roślin motylkowych. Różnorodne rasy tych fagów są specyficzne dla różnych gatunków *Rhizobium*. Ich cykl rozwojowy przedstawia się następująco:

- 1) okres spoczynkowy,
- 2) okres wnikania do brodawki korzeniowej, gdzie rosną i mnożą się,
- 3) powrót do gleby w okresie starzenia się i rozkładu masy brodawkowej u korzeni.

Fagi wrażliwe są w silnym stopniu na nasłonecznienie, suszę, niską temperaturę i na anaerobiozę. Szczególnie obfitują w *Rhizobiofagi* te pola i ogrody, na których często uprawiane są rośliny motylkowe. Znajdują się one w rizoferze starych korzeni roślin motylkowych: tuż przy korzeniach jest ich dużo, mniej znajdujemy ich w odległości 30 cm od korzeni, w odległości 50 cm od korzeni nie ma ich już zupełnie. Nie stwierdzono korelacji między typem gleby a nasileniem występowania *rhizobiofagów*. Fagi wnikają do brodawki rośliny motylkowej i wtedy *Rhizobium* traci zdolność poruszania się; mikrobiologowie zwracają uwagę na dużą ilość substancji „gumowych“ produkowanych przez *Rhizobia* jako na czynnik, który uodparnia komórkę przeciw fagom. Izraelski dowodzi, że bakteriofagi mogą zmieniać rasy *Rhizobium* i powodować przez to powstawanie nowych ras. Rasy te mogą rozmnażać się z form przesączalnych i różnią się od ras pierwotnych wyglądem kolonii.

Mikrobiologowie francuscy czynią fagi odpowiedzialnymi za zjawisko „wylucernienia“. Jako środki zaradcze zalecają: 1) czasową przerwę w uprawie lucerny, 2) wprowadzenie niemotylkowego płodozmianu, 3) siew lucerny odpornej na fagi. Nasze wiadomości o morfologii *rhizobiofagów* są jeszcze bardzo niedostateczne.

Rhizobium jako czynnik zakażający

Jeszcze wciąż ścierają się poglądy mikrobiologów, czy *Rhizobia* są symbiontami czy warunkowymi pasożytami. Według autorów niniejszej pracy, pasożytnictwo *Rhizobium* złagodzone jest tą okolicznością, że bakterie te dostarczają przecież roślinie azotu. *Rhizobium* staje się jednak wyraźnym pasożytem, gdy: 1) w pożywce, na której rozwija się roślina motylkowa, jest niedostatek b o r u lub wtedy, 2) gdy roślina cierpi na brak w ę g l o w o d a n ó w z powodu zahamowania fotosyntezy. Ponieważ jednak w przypadku braku węglowodanów w roślinie bakterie nie atakują tkanki rośliny gospodarza i nie ranią jej (co czyniłyby, gdyby były pasożytami), więc pogląd o symbiotycznym charakterze *Rhizobium* przeważa wśród mikrobiologów. Typowym argumentem na poparcie poglądu o symbiotycznym stosunku jest przykład koniczyny czy lucerny, na której korzeniach w drugim pokosie tworzą się dopiero brodawki, a więc wtedy gdy roślina na nowo zacznie się rozwijać.

Mikrobiologowie rozróżniają *Rhizobia*, które 1) skutecznie atakują tkankę korzeniową właściwej im rośliny motylkowej i *Rhizobia*, które są 2) skuteczne w samym zjawisku wiązania molekularnego azotu. Te dwa czynniki nie zawsze są korelatywne. Nie wiadomo jednak dotychczas, czy na występowanie tych czynników razem lub oddzielnie wpływa obecność roślinnego gospodarza bakterii czy też są to właściwości natury genetycznej. Czasem przechowywanie aktywnych szczepów *Rhizobium* w glebach sterylizowanych wpływa na utratę ich efektywności. Wiadomo również, że zabieg przepasażowania ich przez organizm roślinny na nowo przywraca im aktywność. Stwierdzono, że kultury bakterii *Rhizobium*, pobrane choćby z jednej brodawki, wykazują różny poziom zdolności wiązania wolnego azotu. Przeprowadzenie ich poprzez tkankę rośliny motylkowej wpływa na pewną w tym kierunku selekcję.

Podczas zakażenia i tworzenia się brodawki korzeniowej *Rhizobia* wyraźnie atakują roślinę; podczas zamierania brodawki role się zmieniają: bakterie są podporządkowane roślinie. Dokładny mechanizm wnikania *Rhizobium* do tkanki korzeniowej wciąż jeszcze nie jest całkowicie poznany. Niektórzy badacze łączą samą funkcję zakażenia rośliny z produkcją substancji stymulujących przez roślinę w jej korzeniach w okresie rozwoju pierwszych liści. Pewne jest jednak, że infekcja rośliny związana jest ściśle ze stosunkiem C do N w samych włóśnikach. Etiolowana wyka i albinotyczna soja nie są zdolne do wyprodukowania brodawek korzeniowych, dopóki nie dostarczymy im pod dostatkiem pokarmu węglowego. Jednakże samo zakażenie jest w swych rozmiarach procesem ograniczonym: tylko 4—5% włóśników korzeniowych bywa normalnie zakażonych. Migracja bakterii do wewnętrznych ścianek skórki wymaga 18—48 godzin. Nitka infekcyjna może być prosta lub rozgałęziona. Ściany tej nitki dają reakcje na celulozę, hemicelulozę i pektynę. Cała nitka infekcyjna okryta jest jeszcze specjalną otoczką. Po uwolnieniu się bakterii z nitki infekcyjnej *Rhizobia* skupiają się w warstwie peryferycznej cytoplazmy komórki roślinnego gospodarza. Komórki zaczynają się mnożyć, podziałowi ulegają również i te komórki, które bezpośrednio nie były zakażone. W miarę rozwoju brodawki stwierdzamy hipertrofię cytoplazmy, zwiększenie się przestrzeni międzykomórkowych, wreszcie zahamowanie podziału komórek i zanikanie jądra. Reasumując całe zjawisko powstawania brodawki można by utworzenie się jej uważać jako rezultat produkcji i akumulacji jednej lub więcej substancji, które by z kolei były wynikiem współdziałania cytoplazmy komórek roślinnego gospodarza i bakterii symbiotycznych. Nie wiadomo jednak, czy te substancje powstały na skutek metabolizmu mikrosymbionta w cytoplazmie rośliny czy też jako rezultat podrażnienia komórek rośliny, wywołanego inwazją bakterii.

O tym, że *Rhizobium* produkuje substancje stymulujące wzrost, wiadomo z szeregu prac przedwojennych. Nie znaleziono jednak dotychczas korelacji między energią wiązania wolnego azotu przez *Rhizobium* a ilością wyprodukowanej przez nie auksyny *in vitro*. Znaleziono jednak, że kwas β -indoloocetowy jest czynnikiem powodującym podrażnienie tkanki korzeniowej, która daje początek tworzenia się brodawki. Kwas ten powoduje takie samo skręcanie się włóśników korzeniowych, jakie sprawia zakażenie rośliny organizmami symbiotycznymi. Ponieważ jednak znaleziono, że *Radiobacter* zmienia tryptofan w kwas β -indoloocetowy, w stopniu silniejszym niż to czyni *Rhizobium*, przeto niektórzy badacze kwestionują znaczenie auksyny w funkcji zapoczątkowywania się brodawki korzeniowej. Jest jednak rzeczą stwierdzoną, że brodawki korzeniowe są centrami, które produkują auksyny i że te substancje

znajdują się tam w ilościach znacznie większych niż w ich macierzystych korzeniach. W dojrzałych brodawkach soi, grochu i lucerny stwierdzono obecność wolnego tryptofanu oraz niektórych aminokwasów zasadowych. Siedliskiem produkcji auksyn jest więc tkanka bakteroidalna brodawki korzeniowej.

Badacze zgodni są co do tego, że histologicznie brodawki różnych roślin motylkowych są do siebie bardzo podobne. Morfologicznie brodawki są ściśle związane z ich roślinnym gospodarzem. Wielkość brodawki jest z kolei uzależniona od potencjalnej możliwości wiązania wolnego azotu przez system bakterie-roślina.

Już w roku 1893 Nobbe i Hiltner zwrócili uwagę, że tylko nabrzmiałe i rozgałęzione formy bakterii symbiotycznych posiadają zdolność wiązania atmosferycznego azotu. Doniesienie jednak Thorntona o znalezieniu bakteroidów w nieczynnych brodawkach korzeniowych obalałoby powyższe twierdzenie. Być może, przypuszczają autorzy niniejszego referatu, pojawienie się ich w tkance bakteroidalnej jest tylko następstwem pewnych zmian w metabolizmie rośliny. Badania ostatnich lat wykazały, że przekształcanie się pałeczkowatych bakterii w bakteroidy jest też związane z obecnością w brodawkach witaminy C. Według obserwacji niektórych mikrobiologów, nie wszystkie „pałeczki“ bakteryjne ulegają przeobrażeniu w bakteroidy.

Brodawki czynne, słabo czynne i nieczynne różnią się od siebie przede wszystkim objętością. Brodawki „czynne“ są 3—5 razy większe niż „nieczynne“. Brodawki czynne grupują się w górnej części korzenia palowego; brodawki słabo czynne i nieczynne są rozproszone po całym systemie korzeniowym rośliny. Te dwa typy brodawek tylko w pierwszym okresie rozwoju są do siebie podobne. Okres pełnienia funkcji wiązania wolnego azotu jest około 5 razy dłuższy dla brodawek czynnych niż dla słabo czynnych. Być więc może, przypuszczają mikrobiologowie, że wewnątrz korzeni nieefektywnie ubrodawkowanych tworzy się jakaś substancja o właściwościach trujących dla samych *Rhizobiów*. Obecnie zwraca się więcej uwagi na inny czynnik, a mianowicie na barwnik czerwony, który jak stwierdzono jest nieodłączną cechą brodawek aktywnych. Obserwacji tej dokonał w 1899 r. A. Prazmowski, ale lekceważono je przez lat z górą 50. Trzy pigmenty zostały w ostatnich czasach zidentyfikowane w czynnych brodawkach korzeniowych:

1) barwnik czerwony, który — jak wykazano — jest h e m o g l o b i n ą identyczną z hemoglobina krwi zwierząt kręgowych.

2) barwnik zielony, który powstaje z czerwonego w okresie przekwitania rośliny motylkowej i który według Virtanena jest h o l e g l o b i n ą.

3) barwnik brązowy, prawdopodobnie m e t h e m o g l o b i n a.

Ciężar drobinowy hemoglobiny (nazwanej przez Virtanena l e g - h e m o g l o b i n ą) wynosi po oczyszczeniu jej ultracentryfużą 17 000. Leg-hemoglobina jest właściwa tylko systemowi *Rhizobium* — roślina motylkowa, jakkolwiek w świecie roślinnym znajdujemy szereg połączeń natury hematynowej. Stwierdzono, że hemoglobiny nie produkuje oddzielnie ani roślina motylkowa, ani *Rhizobium*. Nie znaleziono też hemoglobiny ani w *Nostoc muscorum*, ani w *Clostridium*, ani w azotobakterze. Znajdujemy ją tylko w dojrzałych, czynnych brodawkach w okresie ich aktywności symbiotycznej. Hemoglobina jest więc według wszelkiego prawdopodobieństwa nieodłącznym czynnikiem wiązania azotu atmosferycznego. Zjawienie się hemoglobiny zbiega się ze zróżnicowaniem tkanki bakteroidalnej, ale nigdy tego zróżnicowania nie wyprzedza. Obecność tego barwnika można stwierdzić tylko w komórkach zawierających *Rhizobium*, nie ma go w komórkach samego *Rhizobium*. Hemoglobina jest niewątpliwie produktem symbiozy. Stężenie jej w brodawkach

czynnych jest różne w zależności od rośliny motylkowej; istnieje jednak pozytywna korelacja między ilością hemoglobiny w brodawce korzeniowej a aktywnością szczepu *Rhizobium*. Ilości hemoglobiny w brodawce wahają się od 20—177 mikrogramów. Nie stwierdzono żadnej korelacji między produkcją hemoglobiny w aktywnych brodawkach a obecnością tamże nieregularnych form *Rhizobium*. Nie stwierdzono wiązania wolnego azotu przez bakterie brodawkowe bytujące poza tkanką roślinną nawet, jeśli do pożywki włączono barwnik czerwony wyodrębniony z czynnych brodawek.

Jaka jest rola hemoglobiny w brodawkach korzeniowych roślin motylkowych? Badacze proponują trzy możliwości:

1. Hemoglobina bierze udział we wczesnym okresie przyswajania wolnego azotu; rola tego barwnika polegałaby na zmianie wartościowości żelaza zawartego w drobinie barwnika i na utlenieniu molekularnego azotu kosztem redukcji tegoż żelaza:



2. Hemoglobina mogłaby być nosicielem tlenu dla bakterii symbiotycznych.

3. Mogłaby brać udział w późniejszych stadiach przemiany przyswajanego azotu.

Badania biochemików wykazały jednak, że:

1) w brodawkach czynnych obecne jest tylko żelazo hemoglobiny w stanie 2-wartościowym (hemo- i oksyhemoglobina);

2) hemoglobina brodawek nie wpływa na stopień pobierania tlenu zarówno w brodawkach odciętych jak i pozostających na korzeniach. Hipoteza trzecia doświadczalnie nie była jeszcze kontrolowana.

Starzenie się i degradacja brodawek korzeniowych

Jakie przyczyny składają się na to zjawisko? Na ogół tłumaczy się je ukończeniem cyklu wegetacyjnego rośliny, obcięciem rośliny, niedostatecznymi warunkami fotosyntezy, atakiem szkodników roślinnych i in. Badania ostatnich lat wykazały, że zmiana czerwonego barwnika w zielony jest wskaźnikiem ukończenia symbiotycznej działalności bakterii brodawkowych. Nie znamy jednak dokładnie przyczyny zmiany hemoglobiny w barwnik zielony. Virtanen twierdzi, że zmiana ta zachodzi dość gwałtownie, gdy zniknie z brodawek korzeniowych kwas szczawiowo-octowy. Jednakże przeczą tej koncepcji inni badacze, według których w brodawkach brak jest kwasu szczawiowo-octowego. Według Virtanena, zmianie barwnika czerwonego w zielony towarzyszy pęknięcie pierścienia porfirynowego i powstanie związku o charakterze „bilanowym“ na wzór rozpadu czerwonego barwnika krwi zwierząt kręgowych; badania Kluyvera wykazały jednak, że zarówno w czerwonym, jak i w zielonym barwniku brodawek znajduje się niezmienną porfiryna. Widzimy więc, że sprawy te czekają jeszcze na dokładne skontrolowanie. Pigment brązowy zjawia się w brodawce w końcowym okresie rozwoju rośliny i w końcowym stadium „życia“ brodawki. Miałby on być *m e t h e m o g l o b i n ą* (żelazo trójwartościowe), wydaje się jednak, że jest to raczej produkt utleniania substancji fenolowych zawartych w brodawce korzeniowej. Stwierdzono jedno niezbitie, że brodawki stare mają wyższe pH niż brodawki młode i czynne.

Długość życia brodawki jest ściśle związana z właściwościami rozwojowymi jej roślinnego gospodarza. Znalaziono rośliny, na których brodawki żyją do 6 lat. Rozkład brodawki objawia się jej brązowieniem. W tym to okresie *Rhizobium* zmienia się z symbionta w pasożyta, ponieważ atakuje samą roślinę, a to na skutek zahamowania dostawy składników pokarmowych z górnej części rośliny do korzeni.

Według innych badaczy, roślina w okresie starzenia się absorbuje treść organizmów symbiotycznych.

Roślina motylkowa jako gospodarz

Roślina motylkowa i bakterie *Rhizobium* są tak niepodzielnie ze sobą związane, że tworzą jakby nową formę życia o nowych i charakterystycznych właściwościach. Nie jest to już ani roślina, ani drobnoustroje, jest to raczej pewien roślinny kompleks. Dotychczas nie zostało wyjaśnione, dlaczego *Rhizobium* tylko na roślinach motylkowych tworzy brodawki i tylko w brodawkach wykonuje funkcje wiązania wolnego azotu. Być może chodzi tu o połączenia białkowe rośliny motylkowej i *Rhizobium*, które się wzajemnie uzupełniają, być może roślina motylkowa produkuje ten właściwy enzym, który pozwala jej na korzystanie z tych form azotu, który został przyswojony przez jej symbionta. Są badacze, którzy przypuszczają, że wysoka zawartość wapnia w roślinie motylkowej jest czynnikiem przyciągającym *Rhizobium*. Twierdzenie Freda, że *Rhizobia* mogą tworzyć brodawki także na roślinach niemotylkowych, zostało już dawno zdyskredytowane.

Czy zakażenie rośliny motylkowej jednym szczepem bakterii *Rhizobium* uodparnia ją przeciw atakowi innego szczepu? Nasze wiadomości z tego zakresu są jeszcze bardzo skąpe; sprawy te badano w ten sposób, że roślinę szczepiono szczepem aktywnym a potem nieaktywnym; przekonano się, że roślina została zaszczepiona obu powyższymi szczepami, jakkolwiek zakażenie późniejsze wywołało słabszy efekt. Być może, przypuszczają mikrobiologowie, że istnieje rywalizacja między zarażającymi szczepami, z których każdy posiada inną aktywność.

Czym są właściwie brodawki korzeniowe? Być może, przypuszczają badacze, jest to przybyszowy korzeń, któremu nie pozwolono się wydłużyć. Jaka może być przyczyna tego zjawiska? Byłaby nią auksyna, wyprodukowana przez *Rhizobium*, która powoduje podział i rozrost komórek tkanki korzeniowej, ale być może duże stężenie auksyny hamuje wydłużenie się tego bocznego korzenia. Według innych badaczy, o tworzeniu się brodawek korzeniowych decyduje czynnik genetyczny. Tego rodzaju tłumaczenia wymagały jednak jeszcze dokładniejszego oświetlenia. Inni natomiast dowodzą, że brodawki tworzą się niezależnie od korzeni przybyszowych jako hipertrofia tkanki korowej.

O kompleksie *Rhizobium* — roślina motylkowa, wiemy jeszcze właściwie niewiele. Sprawy te badamy od strony *Rhizobium* jako czynnika zakażającego roślinę, mniej od strony rośliny jako czynnika regulującego akcję bakterii. Dlatego w badaniu tego kompleksu potrzebna jest koniecznie współpraca i specjalisty zajmującego się drobnoustrojami typu *Rhizobium* i fizjologa roślin. Należałoby opracować dokładne metody badania współzależności obu współsymbiontów i taka współpraca pozwoliłaby dopiero na poznanie fizjologicznych i biochemicznych właściwości obu partnerów.

Opublikowano w czasopiśmie Bacteriological Reviews, 1950, Vol. 14, nr 4. Przetoczyła i streściła A. Nowotny - Mieczynska.