

Βιολογική δέσμευση ατμοσφαιρικού αζώτου

Το 80% περίπου του ατμοσφαιρικού αέρα είναι άζωτο σε μορφή διατομικού μορίου (N_2). Τα φυτά δεν μπορούν να δεσμεύσουν απευθείας το άζωτο της ατμόσφαιρας. Από την άλλη πλευρά, κατά κανόνα δεν υπάρχουν πετρώματα στα εδάφη τα οποία να περιέχουν άζωτο σε ανόργανη μορφή. Επομένως, οι απώλειες αζώτου από τα εδάφη λόγω της έκπλυσης των νιτρικών δεν μπορούν να αναπληρώνονται με βραδεία απελευθέρωση αζώτου από αποσάρθρωση πετρωμάτων, όπως γίνεται με όλα σχεδόν τα άλλα θρεπτικά στοιχεία. Η λύση που έχει δώσει η φύση σε αυτό το πρόβλημα είναι η μικροβιακή δέσμευσή του αερίου αζώτου της ατμόσφαιρας, το οποίο ανάγεται αρχικά σε αμμωνιακό άζωτο. Για την αναγωγή αυτή όμως απαιτείται ενέργεια, την οποία οι μικροοργανισμοί δεν διαθέτουν, γιατί δεν είναι αυτότροφοι. (δηλαδή δεν φωτοσυνθέτουν, ώστε να αξιοποιήσουν άμεσα την ηλιακή ενέργεια η οποία συνιστά την πρωταρχική πηγή ενέργειας για την ζωή πάνω στην γη). Η ενέργεια που απαιτείται για την αναγωγή του αζώτου από N_2 σε αφομοιώσιμη από τα φυτά NH_3 προέρχεται από τα ίδια τα φυτά, τα οποία συνεργάζονται αρμονικά με τους συγκεκριμένους μικροοργανισμούς για τον σκοπό αυτό. Κατά κανόνα οι μικροοργανισμοί αυτοί συνδέονται με τους φυτικούς ιστούς της ρίζας και συμβιώνουν μαζί τους χωρίς να βλάπτουν τα φυτά αλλά και χωρίς να υφίστανται ζημιά από αυτά. Αντίθετα, η συμβίωση αυτή αποβαίνει σε αμοιβαίο όφελος, αφού τα μεν φυτά προσπορίζονται από τους μικροοργανισμούς άζωτο σε αφομοιώσιμη μορφή, το οποίο είναι αναγκαίο για την θρέψη τους, οι δε μικροοργανισμοί λαμβάνουν από τα φυτά σάκχαρα προερχόμενα από την φωτοσύνθεση, τα οποία τους είναι αναγκαία ως πηγές ενέργειας.

Δυνατότητα βιολογικής δέσμευσης του ατμοσφαιρικού αζώτου έχουν μόνο ορισμένοι προκαρυωτικοί μικροοργανισμοί και ειδικότερα κάποια είδη βακτηρίων και κυανοφυκών. Συνολικά 11 από τις 47 οικογένειες βακτηρίων και όλες οι οικογένειες κυανοφυκών (8 συνολικά) περιέχουν είδη τα οποία έχουν την δυνατότητα βιολογικής δέσμευσης του N_2 . Από τα διάφορα είδη μικροοργανισμών που δεσμεύουν βιολογικά το N_2 , τα πιο σημαντικά για τα ανώτερα φυτά είναι τα βακτήρια του γένους *Rhizobium*, τα οποία εισέρχονται μέσα στις ρίζες διαφόρων ειδών της οικογένειας Papilionaceae (ψυχανθή) δημιουργώντας χαρακτηριστικά κομβοειδή εξογκώματα (φυμάτια) και συμβιώνουν μαζί τους. Εκτός από τα ψυχανθή, είδη του γένους *Rhizobium* συμβιώνουν και σχηματίζουν φυμάτια και σε φυτά του γένους *Parasponia* (Akkermans et al., 1978). Τα είδη του γένους *Rhizobium* που δεσμεύουν το ατμοσφαιρικό άζωτο καλούνται συμβιωτικά βακτήρια και χρησιμοποιούν κυρίως

σακχαρόζη (αλλά και άλλους υδατάνθρακες) ως πηγή ενέργειας την οποία προσλαμβάνουν κατευθείαν από τους ηθμοσωλήνες των φυτών – ξενιστών. Εκτός από τα είδη του γένους *Rhizobium*, συμβιωτική δέσμευση του αζώτου παρατηρείται και στους ακτινομύκητες με πιο σημαντικό γένος το *Frankia* sp.

Σύμφωνα με τους Evans and Barber (1977), στην φύση υφίστανται συνολικά 3 συστήματα βιολογικής δέσμευσης του αζώτου. Το πρώτο από αυτά είναι η συμβιωτική δέσμευση με χαρακτηριστικό παράδειγμα το γένος *Rhizobium*, για το οποίο έγινε λόγος παραπάνω. Στην ίδια ομάδα ανήκουν και οι ακτινομύκητες του γένους *Frankia*. Το δεύτερο από τα συστήματα βιολογικής δέσμευσης του αζώτου είναι ο αποικισμός της επιφάνειας των ριζών και των μεσοκυτταρίων χώρων του φλοιώδους παρεγχύματος από τους μικροοργανισμούς (π. χ. *Azospirillum* sp., *Azotobacter paspali*). Οι μικροοργανισμοί αυτοί όμως δεν εισέρχονται μέσα στα ζωντανά κύτταρα και δεν δημιουργούν φυμάτια στις ρίζες, ενώ τρέφονται από διάφορες οργανικές ουσίες που απεκκρίνονται από τις ρίζες και όχι απευθείας από τους χυμούς του φυτού. Τέλος, ένα ακόμη σύστημα βιολογικής δέσμευσης του αζώτου βασίζεται σε μικροοργανισμούς που διαβιούν ελεύθερα στο έδαφος, σε γειτνίαση με τις ρίζες των φυτών αλλά όχι σε επαφή μαζί τους (π. χ. *Rhodospirillum*, *Azotobacter klebsiella*). Στην περίπτωση αυτή, οι συγκεκριμένοι μικροοργανισμοί αξιοποιούν ως πηγή ενέργειας την αποσυντιθέμενη οργανική ουσία που υπάρχει στο έδαφος.

Όσον αφορά την πηγή της ενέργειας που δαπανάται κατά την συμβιωτική δέσμευση του N₂ από μικροοργανισμούς, μπορούν να διακριθούν οι εξής δύο κατηγορίες συστημάτων:

1. Συμβίωση με φυτά που σχηματίζουν φυμάτια στις ρίζες τους λόγω της συμβίωσής τους με τους μικροοργανισμούς. Στην κατηγορία αυτή ανήκει η συμβίωση των βακτηρίων του γένους *Rhizobium* με ψυχανθή και ακτινομυκήτων με διάφορα δασικά κυρίως δένδρα, όπως το *Alnus* sp., το *Casuarina* sp., το *Ceanothus* sp., κ.λπ. Οι μικροοργανισμοί της κατηγορίας αυτής τροφοδοτούνται με ενέργεια σε μορφή υδατανθράκων απευθείας από τα φυτά-ξενιστές.
2. Συμβίωση βακτηρίων, κυανοφυκών ή μυκήτων με φυτά χωρίς τον σχηματισμό φυματίων. Μέρος της ενέργειας που δαπανούν για την δέσμευση του N₂ οι μικροοργανισμοί που ανήκουν σε αυτή την κατηγορία, προέρχεται από φωτοσύνθεση την οποία είναι σε θέση να πραγματοποιήσουν οι ίδιοι. Στην κατηγορία αυτή ανήκουν οι λειχήνες καθώς και η συμβίωση της φτέρης *Azolla* με το κυανοφύκος *Anabaena azollae*.

1. Περιγραφή συμβιωτικών σχέσεων ψυχανθών με *Rhizobium*

Κάθε συγκεκριμένο είδος του γένους *Rhizobium* μπορεί να αποικίσει φυτά από 1 σπανιότερα 2-4 γένη ψυχανθών. Υπάρχει επομένως μία εξειδίκευση ως προς τα είδη αζωτοβακτηρίων που μπορούν να αποικίσουν ένα συγκεκριμένο είδος ψυχανθούς. Στον Πίνακα 7.1 δίνονται παραδείγματα αντιστοιχίας ειδών του γένους *Rhizobium* με ψυχανθή.

Όπως μπορεί κανείς να υποθέσει λαμβάνοντας υπόψη τα παραπάνω, το πρώτο βήμα για την δημιουργία συμβίωσης μεταξύ των βακτηρίων του γένους *Rhizobium* και των ψυχανθών συνίσταται στην αναγνώριση του συγκεκριμένου είδους φυτού από το συγκεκριμένο είδος βακτηρίου. Αυτό γίνεται πιθανότατα μέσω εναπόθεσης μίας συγκεκριμένης πρωτεΐνης στα ριζικά τριχίδια του ψυχανθούς, η οποία ανιχνεύεται από το βακτήριο. Η πρωτεΐνη αυτή, η οποία ονομάζεται λεκτίνη, έχει την ιδιότητα να αντιδρά με έναν συγκεκριμένο υδατάνθρακα που εκκρίνει το βακτήριο, με συνέπεια να επιτυγχάνεται προσκόλληση του βακτηρίου πάνω στα ριζικά τριχίδια (Quispel, 1983). Στη συνέχεια το βακτήριο διατρυπά το αντίστοιχο κύτταρο του ριζικού τριχιδίου και εισέρχεται μέσα στον πρωτοπλάστη του. Τα κύτταρα μέσα στα οποία εισέρχονται τα αζωτοβακτήρια ανήκουν στον φλοιό του ριζικού τριχιδίου. Ακολουθεί πολλαπλασιασμός των μολυσμένων κυττάρων με συνέπεια τον σχηματισμό των χαρακτηριστικών φυματίων πάνω στις ρίζες του ψυχανθούς. Κατά την διάρκεια του σχηματισμού των φυματίων, τα βακτήρια αυξάνουν και αυτά σε μέγεθος, λόγω κυρίως του σχηματισμού μεγάλων ποσοτήτων νιτρογενάσης, λεγκαιμοσφαιρίνης και άλλων ενζύμων που εμπλέκονται στην βιολογική αζωτοδέσμευση. Στην νέα τους αυτή μορφή με το διευρυμένο μέγεθος τα βακτήρια που περιέχονται μέσα στα φυμάτια των ριζών ονομάζονται «βακτηριοειδή». Τα ριζικά τριχίδια που έχουν αποικισθεί με *Rhizobium* έχουν σγουρόμορφη εμφάνιση, πιθανότατα λόγω έκκρισης αυξινών από τα αζωτοβακτήρια (Munns 1968).

Πίνακας 1. Αντιστοιχία μεταξύ ειδών ψυχανθών και ειδών αζωτοβακτηρίων (Quispel, 1983).

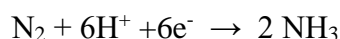
Είδος <i>Rhizobium</i>	Είδος ψυχανθούς με το οποίο συμβιώνει
<i>R. leguminosarum</i>	Μπιζέλι, κουκί, φακή, Cicer
<i>R. trifolii</i>	Τριφύλλι
<i>R. phaseoli</i>	Φασόλι
<i>R. meliloti</i>	Μηδική, μελίλωτος
<i>R. japonicum</i>	Σόγια
<i>R. lupini</i>	Λούπινο, λώτος, ορνιθόπους

Κατά το αρχικό στάδιο της δημιουργίας της συμβίωσης μεταξύ ψυχανθών και *Rhizobium*, τα βακτήρια δεν παράγουν ακόμη αφομοιώσιμο για τα φυτά άζωτο. Αντίθετα, καταναλώνουν σημαντικές ποσότητες ενέργειας, αμινοξέων και άλλων δομικών συστατικών για την βιοσύνθεση των απαραίτητων για την αζωτοδέσμευση ενζύμων, τα οποία προσπορίζονται από τα φυτικά κύτταρα. Κατά την περίοδο αυτή επομένως, η οποία διαρκεί περίπου 3-5 εβδομάδες, τα βακτήρια παρασιτούν το φυτό, χωρίς το τελευταίο να προσπορίζεται κάποιο όφελος από την παρουσία τους σε αυτή την φάση. Κατά συνέπεια, στην διάρκεια αυτού του αρχικού σταδίου τα φυτά έχουν ανάγκη από την ύπαρξη αζώτου στο έδαφος για να μπορέσουν να αναπτυχθούν και να δημιουργήσουν ώριμες σχέσεις συμβίωσης. Στα φυσικά οικοσυστήματα, το άζωτο αυτό προέρχεται από την αποσύνθεση προϋπάρχουσας οργανικής ουσίας στο έδαφος. Στα γεωργικά οικοσυστήματα όμως, όπου τα παραγόμενα φυτικά προϊόντα και τα υπολείμματα των καλλιεργειών απομακρύνονται από τα χωράφια, το άζωτο αυτό θα πρέπει να χορηγείται κατά την βασική λίπανση ή σε ανόργανη ή σε οργανική μορφή (συνήθως κοπριά). Προφανώς βέβαια, στις βιολογικές καλλιέργειες η αρχική αυτή δόση αζώτου θα πρέπει να προέρχεται από αποσυντιθέμενη οργανική ουσία (ενσωμάτωση υπολειμμάτων προηγούμενης καλλιέργειας στο έδαφος, κοπριά, κ.λπ.).

Είναι σημαντικό να τονισθεί ότι κατά την τεχνητή μόλυνση των εδαφών με αζωτοβακτήρια, ο αποικισμός των ριζικών τριχιδίων με αυτά και η επιτυχής εγκατάστασή τους δεν γίνεται ούτε εύκολα ούτε απρόσκοπτα. Για να μπορέσουν τα αζωτοβακτήρια να εγκατασταθούν στις ρίζες των φυτών, τα τελευταία θα πρέπει να έχουν κατ' αρχήν επαρκώς ανεπτυγμένα τα ριζικά τους τριχίδια (Nambiar et al., 1983). Έχει αποδειχθεί ότι όσο πιο μεγάλο είναι το μήκος των ριζικών τριχιδίων τόσο πιο πλούσιος είναι ο αποικισμός τους με αζωτοβακτήρια (Franco and Munns, 1982). Επιπλέον, έχει διαπιστωθεί ότι αυξημένη αλατότητα, χαμηλό pH και χαμηλές συγκεντρώσεις διαφόρων θρεπτικών στοιχείων και κυρίως ασβεστίου και φωσφόρου στο περιβάλλον των ριζών των φυτών δυσχεραίνουν σημαντικά την εγκατάσταση των αζωτοβακτηρίων στα ριζικά τους τριχίδια (Singleton et al., 1982, Marschner, 1995).

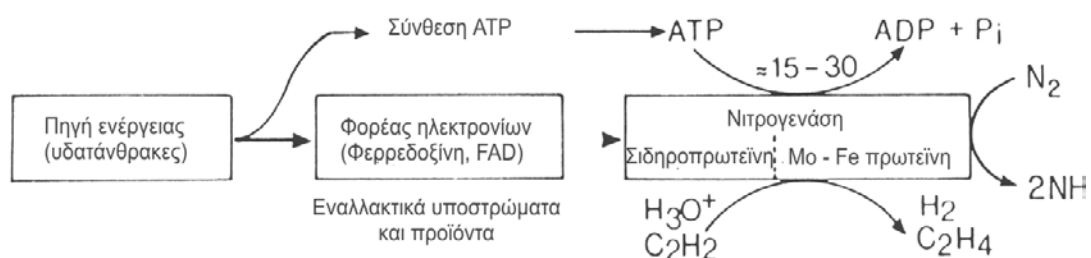
2. Βιοχημικές διεργασίες κατά την βιολογική δέσμευση του αζώτου

Η μετατροπή του N_2 σε NH_3 αντιστοιχεί στην παρακάτω αναγωγική αντίδραση:

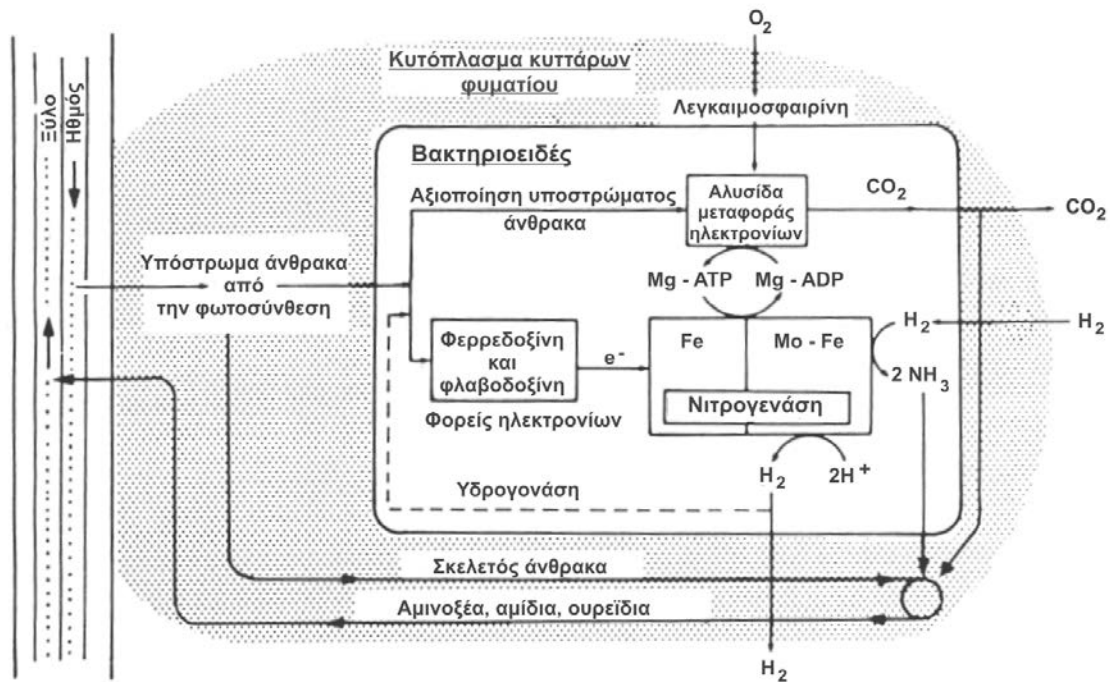


Για να πραγματοποιηθεί αυτή η αντίδραση αναγωγής σε βιομηχανικές συνθήκες (Haber-Bosch process) απαιτούνται υψηλά ποσά ενέργειας σε μορφή θερμότητας (400-600 °C) και πίεσης (200 atm). Μέσα στα κύτταρα όλων των μικροοργανισμών που δεσμεύουν το άζωτο της ατμόσφαιρας η παραπάνω αντίδραση πραγματοποιείται σε κανονικές θερμοκρασίες περιβάλλοντος και σε συνθήκες ατμοσφαιρικής πίεσης με την βοήθεια ενός ενζύμου το οποίο καλείται νιτρογενάση και με δαπάνη 84,8 kcal mol⁻¹ NH₃ χημικής ενέργειας.

Η νιτρογενάση είναι ένα σύμπλεγμα δύο θειούχων σιδηροπρωτεϊνών οι οποίες όμως δεν έχουν την αίμη ως προσθετική ομάδα, όπως οι περισσότερες σιδηροπρωτεΐνες που συναντώνται στα έμβια όντα. Η πρώτη από αυτές τις σιδηροπρωτεΐνες έχει μοριακό βάρος 222.000 και περιέχει σίδηρο, θείο και μολυβδαίνιο σε αναλογία που κυμαίνεται από 24:24:2 έως 36:36:2 ανά μόριο. Η δεύτερη σιδηροπρωτεΐνη της νιτρογενάσης δεν περιέχει μολυβδαίνιο αλλά σίδηρο και θείο σε αναλογία 4:4 (4Fe : 4S ανά μόριο) και έχει μοριακό βάρος 60.000. Το ενεργειακό έναυσμα για την αντίδραση δίνεται από την αναπνευστική αποδόμηση των υδατανθράκων, η οποία έχει σαν συνέπεια την απελευθέρωση ενέργειας σε μορφή ATP και ηλεκτρονίων. Τα παραγόμενα ηλεκτρόνια παραλαμβάνονται από έναν φορέα (φερρεδοξίνη ή FAD) ο οποίος τα διαβιβάζει στην μικρού μοριακού βάρους σιδηροπρωτεΐνη. Η τελευταία με τη σειρά της διαβιβάζει τα ηλεκτρόνια στην μεγάλη μοριακού βάρους σιδηροπρωτεΐνη, δηλαδή αυτή που περιέχει Fe και Mo, η οποία είναι ο τελικός δότης των ηλεκτρονίων στο N₂. Κατά την διαδικασία όμως της μεταφοράς των ηλεκτρονίων από την μικρού στην μεγάλη μοριακού βάρους πρωτεΐνη και από αυτή στο N₂, είναι απαραίτητη η κατανάλωση ATP σε αναλογία 15-30 ATP ανά μόριο αναγόμενου N₂ (Shanmugam et al., 1978). Η παραπάνω διαδικασία αποδίδεται σχηματικά στην Εικόνα 1.



Εικόνα 1. Σχηματική απεικόνιση της αλυσίδας βιοχημικών αντιδράσεων η οποία συνιστά το ενζυμικό σύστημα της νιτρογενάσης και οδηγεί στην αναγωγή του N₂ σε NH₃ (σύμφωνα με τους Evans and Barber, 1977).



Εικόνα 2. Διάγραμμα ανταλλαγής ύλης και μεταφοράς ενέργειας κατά την βιολογική δέσμευση του αζώτου της ατμόσφαιρας μέσω της νιτρογενάσης στα φυμάτια των ψυχανθών (σύμφωνα με τους Evans and Barber, 1977).

Οι δύο σιδηροπρωτεΐνες που συνιστούν την νιτρογενάση είναι ευαίσθητες στην παρουσία οξυγόνου, το οποίο τις οξειδώνει και τις αδρανοποιεί. Σε σχετικά μεγάλες μάλιστα συγκεντρώσεις O_2 , οι σιδηροπρωτεΐνες της νιτρογενάσης αποδιοργανώνονται μη αντιστρεπτά και καταστρέφονται. Για να αποφύγουν την αδρανοποίηση της νιτρογενάσης, τα διάφορα είδη των μικροοργανισμών που δεσμεύουν N_2 έχουν αναπτύξει διάφορους μηχανισμούς προστασίας. Έτσι, άλλα είναι αναερόβια (π.χ. *Clostridium*), άλλα παρουσιάζουν έντονη αναπνευστική δραστηριότητα, ώστε να εξαντλούν το οξυγόνο που διαχέεται προς την νιτρογενάση (π.χ. *Azotobacter*), άλλα ζουν σε αποικίες που περιβάλλονται από ειδική στρώση κάποιας μη διαπερατής από το οξυγόνο ουσίας, ενώ τέλος ορισμένα είδη έχουν αναπτύξει ειδικά ενζυμικά συστήματα δέσμευσης του διαχεόμενου μέσα στον πρωτοπλάστη οξυγόνου. Στην τελευταία αυτή κατηγορία υπάγονται και τα είδη του γένους *Rhizobium*, τα οποία διαθέτουν το ένζυμο λεγκαιμοσφαιρίνη. Η λεγκαιμοσφαιρίνη δεσμεύει το οξυγόνο με παρόμοιο τρόπο όπως η αιμοσφαιρίνη στους ζωικούς οργανισμούς Πρέπει να

σημειωθεί ότι για να βιοσυντεθεί η λεγκαιμοσφαιρίνη απαιτείται η παρουσία κοβαλτίου Η βιολογική σημασία του κοβαλτίου στην προκείμενη περίπτωση έγκειται στο γεγονός ότι είναι συστατικό της κοβαλαμίνης (βιταμίνη B₁₂). Η κοβαλαμίνη είναι μία προσθετική ομάδα η οποία συμμετέχει στο ενζυμικό σύστημα της μούτάσης του μεθυλ-μαλονυλο-συνενζύμου Α. Το ενζυμικό αυτό σύστημα εμπλέκεται στην σύνθεση της αίμης στα βακτηριοειδή και επομένως στην βιοσύνθεση της λεγκαιμοσφαιρίνης. Πρέπει όμως εδώ να διευκρινιστεί ότι η λεγκαιμοσφαιρίνη ελέγχει την διακίνηση του οξυγόνου προς τα βακτηριοειδή, τα οποία περιέχουν νιτρογενάση, και όχι προς τα μιτοχόνδρια που υπάρχουν μέσα στα κύτταρα των φυματίων, όπου είναι απαραίτητο για την αναπνοή και επομένως για την διάθεση της απαραίτητης για την αναγωγή του N₂ ενέργειας.

Κατά την διαδικασία της αναπνοής μέσα στα φυμάτια των ψυχανθών, η οποία παρέχει την απαραίτητη για την αναγωγή του N₂ ενέργεια στα βακτηριοειδή, παράγεται CO₂. Τα τελευταία χρόνια έχει αποδειχθεί ότι μεγάλο μέρος από το CO₂ που παράγεται κατά την διαδικασία της αναπνοής στα φυμάτια των ψυχανθών δεν διαφεύγει προς το περιβάλλον αλλά δεσμεύεται βιολογικά ξανά. Η δέσμευση αυτή πραγματοποιείται μέσω της μεταβολικής οδού η οποία ενεργοποιείται από την καρβοξυλάση του φωσφοροενολο-πυροσταφυλικού οξέως (PEP carboxylase), όπως γίνεται και κατά την φωτοσύνθεση, αλλά μόνο μέχρι το στάδιο του σχηματισμού οργανικών οξέων. Για τον λόγο αυτό, η ενζυμική δραστηριότητα της PEP carboxylase στα φυμάτια των ψυχανθών είναι περισσότερο από δέκα φορές υψηλότερη από την αντίστοιχη τιμή που έχει βρεθεί για το συγκεκριμένο ένζυμο στις ρίζες και τα φύλλα του φυτού (Deroche et al., 1983). Τα προκύπτοντα οργανικά οξέα αξιοποιούνται στην συνέχεια ως σκελετοί άνθρακα μέσα στο κυτόπλασμα των κυττάρων της ρίζας για την μετατροπή του NH₃ που παράγεται μέσω της νιτρογενάσης σε άζωτο αμινοξέων. Η ανακύκλωση του CO₂ στα φυμάτια των ψυχανθών δεν παρέχει άμεσο ενεργειακό όφελος, στο φυτό αφού για την δέσμευσή του απαιτείται και πάλι η δαπάνη ενέργειας. Ο επιτόπιος όμως σχηματισμός σκελετών άνθρακα απαλλάσσει το φυτό από την ανάγκη μεταφοράς τους από την κόμη του, η οποία θα είχε σημαντικό ενεργειακό κόστος και επομένως τελικά υπάρχει σημαντικό ενεργειακό όφελος για το φυτό (Vance et al., 1983).

Όπως φαίνεται και στην Εικόνα 1, τα πρωτόνια (H⁺) και το ακετυλένιο (C₂H₂) μπορούν να λειτουργήσουν ως εναλλακτικοί δέκτες ηλεκτρονίων από την μεγάλο μοριακού βάρους αιμοπρωτεΐνη με συνέπεια να ανταγωνίζονται το N₂. Επομένως, κάτω από συνθήκες σχετικά όξινου pH και αυξημένης συγκέντρωσης αιθυλενίου στην περιοχή των ριζών, η ενεργειακή αποδοτικότητα της βιολογικής δέσμευσης του ατμοσφαιρικού αζώτου μπορεί να ελαττωθεί σημαντικά. Έχει υπολογισθεί ότι ένα 30-60% της παρεχόμενης ενέργειας στα βακτήρια του

γένους *Rhizobium* στα πλαίσια της βιολογικής δέσμευσης του αζώτου δεν αξιοποιείται αλλά καταναλώνεται άσκοπα για την μετατροπή ιόντων υδρογόνου σε H_2 . (Schubert et al., 1978). Ορισμένες φυλές όμως του γένους *Rhizobium* είναι σε θέση να διασπών ξανά το H_2 με την επίδραση υδρογονασών, με συνέπεια να απελευθερώνονται και πάλι ηλεκτρόνια τα οποία ανακυκλώνονται και αξιοποιούνται από την νιτρογενάση για την βιολογική δέσμευση του N_2 . Αυτό έχει αξία κυρίως όταν γίνεται σε χρόνους που η τροφοδότηση των ριζών με σάκχαρα ελαττώνεται λόγω μείωσης ή και μηδενισμού του ρυθμού φωτοσύνθεσης (π.χ. την νύχτα), με συνέπεια η βιολογική δέσμευση του N_2 να συνεχίζεται αμείωτη ακόμη και κάτω από τέτοιες συνθήκες (Rainbird et al., 1983).

Η αμμωνία που παράγεται με την επίδραση της νιτρογενάσης μέσα στον πρωτοπλάστη του βακτηριοειδούς, εξάγεται αμέσως στον πρωτοπλάστη των κυττάρων του φυματίου. Εκεί δεσμεύεται αμέσως σε σκελετούς άνθρακα με την βοήθεια των ενζύμων συνθετάση της γλουταμίνης και συνθετάση του γλουταμινικού οξέως. Αφομοιώνεται δηλαδή και μετατρέπεται σε οργανικό άζωτο με τον ίδιο ακριβώς τρόπο όπως γίνεται και σε όλα τα υπόλοιπα μέρη του φυτού όταν μέσα στα κύτταρα εισέρχεται ανόργανο άζωτο (Meeks et al., 1978). Όπως όλες οι βιοχημικές αντιδράσεις, οι παραπάνω αντιδράσεις είναι αμφίδρομες και όχι ποσοτικές και επομένως η ταχύτητά τους προς την μία ή την άλλη κατεύθυνση καθορίζεται από τις συγκεντρώσεις αντιδρώντων και προϊόντων. Η αυξημένη ανόργανη λίπανση επομένως οδηγεί στον σχηματισμό αυξημένων ποσοτήτων γλουταμινικού οξέως και άλλων αμινοξέων και οργανικών αζωτούχων ενώσεων. Κάτω από τέτοιες συνθήκες όμως, η ενζυμική δραστηριότητα της νιτρογενάσης και επομένως ο ρυθμός βιολογικής δέσμευσης N_2 και βιοσύνθεσης αμμωνίας μειώνονται δραστικά.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Akkermans, A.D.L., Abdulkarid, S., Trinick, M.J., 1978. N_2 -fixing root nodules in Ulmaceae: *Parasponia* or (and) *Trema*? Plant Soil, 49: 711-715.
- Deroche, M.-E., Carrayol, E., Jovivet, E., 1983. Phosphoenolpyruvate carboxylase in legume nodules. Physiol. Veg., 21 : 1075-1081.
- Evans, H.J., and Barber, L.E., 1977. Biological nitrogen fixation for food and fiber production. Science, 197: 332-339.
- Franco, A.A. and Munns, D.N., 1982. Nodulation and growth of *Phaseolus vulgaris* in solution culture. Plant Soil, 66: 149-160.
- Marschner, H., 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants (2nd Edn). Academic Press, London.

- Meeks, J.C., Wolk, C.P., Schilling, N., Schaffer, P.W., Avissar, Y., and Chien, W.-S., 1978. Initial organic products of fixation of ^{13}N -dinitrogen by root nodules of soybean (*Glycine max*). *Plant Physiol.*, 61: 980-983.
- Munns, D.N., 1968. Nodulation of *Medicago sativa* in solution culture. IV. Effects of indole-3-acetate in relation to activity and nitrate. *Plant Soil*, 29: 257-262.
- Nambiar, P.T.C., Nigain, S.N., Dart, P.J., Gibbons, R.W., 1983. Absence of root hairs in non-nodulating groundnut, *Arachis hypogaea* L. *J. Exp. Bot.*, 34: 484-488.
- Quispel, A., 1983. Dinitrogen-fixing symbioses with legumes, non-legume angiosperms, and associative symbioses. In: Läuchli, A. and R.L. Bielinski (eds). *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series. Vol. 15A.* Springer Verlag, Berlin and New York, pp. 286-329.
- Rainbird, R.M., Atkins, C.A., and Pate, J.S., 1983. Diurnal variation in the functioning of cowpea nodules. *Plant Physiol.*, 72: 308-312.
- Singleton, P.W., El Swaify, S.A., and Bohlool, B.B., 1982. Effect of salinity on *Rhizobium* growth and survival. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44: 884-890.
- Shanmugam, K.T., O’Gara, F., Anderson, K., Valentine, R.C., 1978. Biological nitrogen fixation. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 29: 263-276.
- Schubert, K.R., Jennings, N.T., and Evans, H.J., 1978. Hydrogen reactions of nodulated leguminous plants. *Plant Physiol.*, 61: 398-401.
- Vance, C.P., Stade, S., Maxwell, C.A., 1983. Alfalfa root nodule carbon dioxide fixation. I. Association with nitrogen fixation and incorporation into aminoacids. *Plant Physiol.*, 72: 469-473.