

Συμβιωτικοί μικροοργανισμοί στην ριζόσφαιρα των φυτών

Στο πλαίσιο του προγράμματος:
«Ευφυής Γεωργία και Κυκλική Βιοοικονομία – SmartBIC»



Πακέτο Εργασίας 3: Ανάπτυξη ολοκληρωμένων παρεμβάσεων κυκλικής οικονομίας και αξιοποίησης των υποπροϊόντων του γεωργικού και αγροβιομηχανικού τομέα

Επιμορφωτές:

Δρ. Ιορδάνης Χατζηπαυλίδης¹, Δρ. Κωνσταντίνος Οιχαλιώτης², Δρ. Ηώ
Κεφαλογιάννη¹, Δρ. Βασιλική Τσάγκου¹, Δρ. Μυρτώ Τσικνιά², Δημήτρης Τσιγωνάκης¹,
Γιάννης Ζαφειρίου²

¹Εργαστήριο Γενικής & Γεωργικής Μικροβιολογίας, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών

²Εργαστήριο Εδαφολογίας, Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών



Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης

Συμβιωτικοί μικροοργανισμοί στην ριζόσφαιρα των φυτών

ΕΙΣΑΓΩΓΙΚΑ ΣΤΟΙΧΕΙΑ

Το έδαφος αποτελεί ένα πολύπλοκο φυσικό οικοσύστημα, όπου παρατηρείται η μεγαλύτερη ποικιλότητα μικρο-περιβαλλόντων και οργανισμών.

Οι οργανισμοί του εδάφους περιλαμβάνουν βακτήρια, μύκητες, άλγες, κυανοβακτήρια, πρωτόζωα, νηματώδεις, δακτυλιοσκώληκες, έντομα, αρθρόποδα, ακάρεα, μικρά σπονδυλωτά, αλλά και το υπόγειο μέρος των φυτών (το ριζικό τους σύστημα).

Οι οργανισμοί του εδάφους είναι υπεύθυνοι για την ανακύκλωση οργανικής ουσίας και θρεπτικών στοιχείων στο έδαφος. Με την δράση τους τεμαχίζουν, αποδομούν αλλά και ανασυνθέτουν οργανική ουσία. Οι καταβολικές τους διεργασίες οδηγούν στην παραγωγή οργανικών μεταβολιτών από τις οργανικές εισροές στο έδαφος (φυτικά υπολείμματα, κοπριάς, οργανικά απόβλητα), και στην απελευθέρωση ανόργανου άνθρακα (κυρίως ως CO₂ που επαναδεσμεύεται από τα φυτά κατά την φωτοσύνθεση) και θρεπτικών στοιχείων σε ανόργανη μορφή αφομοιώσιμη από τις ρίζες των φυτών. Πρόσφατα δεδομένα δείχνουν ότι απλές οργανικές ενώσεις (που περιλαμβάνουν οργανικές μορφές θρεπτικών στοιχείων αλλά και ρυπαντών όπως τα βαρέα μέταλλα) μπορούν επίσης να αφομοιωθούν απ' ευθείας από τις ρίζες των φυτών.

Επιπλέον, οι οργανισμοί του εδάφους, επιτελούν ένα πλήθος άλλων διεργασιών όπως βιοχημικές μετατροπές ανόργανων ενώσεων (νιτροποίηση, απονιτροποίηση, οξειδωση στοιχειακού θείου, διαλυτοποίηση φωσφορικών) διεργασίες αλληλεπίδρασης με τα φυτά (όπως πρόκληση αντίδρασης υπερευαισθησίας ή συστημικής ανθεκτικότητας) και διεργασίες διαμόρφωσης του εδαφικού μικροπεριβάλλοντος (διαμόρφωση συσσωματωμάτων μέσω ανάπτυξης υφών και έκκρισης πολυσακχαριτών, αλλαγή φυσικοχημικών παραμέτρων όπως του pH).

Ταξινομικές κατηγορίες εδαφικών οργανισμών και ο λειτουργικός τους ρόλος

Οι εδαφικοί οργανισμοί μπορούν να διακριθούν σε ευρείες κατηγορίες ως εξής:

1) η εδαφική **μικροχλωρίδα**, στην οποία συμπεριλαμβάνονται τα μέλη του φυτικού πληθυσμού που σε μεγάλο βαθμό μπορεί να εντοπισθούν μόνο με μικροσκοπική παρατήρηση (βακτήρια, ακτινομύκητες, κυανοβακτήρια, μύκητες και άλγες). Το 60 – 80 % της μεταβολικής δραστηριότητας στα εδάφη, επιτελείται από τη μικροχλωρίδα.

2) η εδαφική **μικροπανίδα**, η οποία περιλαμβάνει τα μικρότερα από τα εδαφικά όντα και ομοίως, δεν μπορεί να προσδιορισθεί χωρίς μικροσκοπική παρατήρηση (νηματώδεις και πρωτόζωα). Περιλαμβάνει αρκετούς θηρευτές που ελέγχουν τις πληθυσμιακές εκρήξεις των βακτηρίων, επιταχύνοντας έτσι την ανοργανοποίηση θρεπτικών στοιχείων κατά την αποδόμηση

3) τη **μεσοπανίδα** που περικλείει μία ετερότητα εδαφικών όντων (όπως γαιοσκώληκες, μυρμήγκια, ακάρεα, μυριάποδα, σκολόπενδρες, λείμακες και διάφορα έντομα). Η μεσοπανίδα επηρεάζει κυρίως τον θρυμματισμό, την προεργασία και την ανάδευση των οργανικών υλών στο έδαφος

Η εδαφική μικροχλωρίδα

Τα **βακτήρια** είναι μονοκυτταρικοί, προκαρυωτικοί οργανισμοί που κατοικούν το έδαφος σε πολυάριθμα σύνολα. Ο πληθυσμός τους στο έδαφος συνήθως κυμαίνεται μεταξύ 10^7 - 10^9 g^{-1} και αυξομειώνεται ταχέως. Έχουν τη δυνατότητα να ενεργούν ή να συμμετέχουν σχεδόν σε κάθε μορφής τροποποιήσεις οργανικής ύλης στο έδαφος. Τα στοιχεία για την αφθονία βακτηρίων σε εδάφη πάντως, πιθανώς να επηρεάζονται από την ευχέρεια κάποιων βακτηρίων να αναπτύσσονται και να ανταγωνίζονται άλλα, στα απλοποιημένα και ομοιογενή μέσα-υποστρώματα (συγκριτικά με αυτά του εδαφικού περιβάλλοντος) που τα χρησιμοποιούμε για να απομονώσουμε και να «καλλιεργήσουμε» τα βακτήρια στο εργαστήριο (*in vitro*). Επιπλέον μόνο ένα μικρό τμήμα των βακτηρίων του εδάφους μπορεί να καλλιεργηθεί *in vitro*. Με δεδομένες αυτές τις επιφυλάξεις οι σημαντικότερες και μαζικότερες ταξινομικές ομάδες στο έδαφος φαίνεται να είναι:

1) Τα *Arthrobacter* που συνιστούν το μεγαλύτερο σύνολο από όλα τα βακτήρια του εδάφους σύμφωνα με κλασσικές μικροβιολογικές μετρήσεις, αλλά είναι βραδυανάπτυκτα και υστερούν ως ανταγωνιστές στα πρώιμα στάδια της αποσύνθεσης των φυτικών υπολειμμάτων

2) Τα Ακτινοβακτήρια ή ακτινομύκητες (παλαιά ονομασία) που είναι νηματοειδή βακτήρια (σχηματίζουν λεπτεπίλεπτες νηματοειδείς υφές), αεροβίως και πρωτίστως σαπροφυτικά. Ωστόσο ένας μικρός αριθμός σημαντικών ειδών είναι μη σαπροφυτικός και ενεργούν ως φυτοπαθογόνα (ο *Streptomyces scabies* που προκαλεί την ψώρα της πατάτας) ή ως συμβιωτικοί δεσμευτές αζώτου με μη ψυχανθή φυτά (*Frankia sp.*). Οι ακτινομύκητες είναι ευαίσθητοι σε χαμηλό pH (όπως άλλωστε και όλα τα βακτήρια). Στο έδαφος αντιπροσωπεύονται κατ' εξοχήν από το γένος των στρεπτομυκήτων

3) Οι Ψευδομονάδες (*Pseudomonas sp.*) που είναι κυρίως ετεροτροφικά βακτήρια (χρησιμοποιούν ένα μεγάλο εύρος υποστρωμάτων) και αερόβια (με την αξιοσημείωτη εξαίρεση των απονιτροποιητικών Ψευδομονάδων

4) Βάκιλοι (*Bacillus sp.*) κυρίως ετεροτροφικά βακτήρια που μπορούν να σχηματίζουν σπόρια ανθεκτικά σε υψηλή θερμοκρασία και ξηρασία που διατηρούνται επί μακρόν στα εδάφη.

Πολλά βακτήρια διενεργούν ένα μοναδικό ρόλο στην αποδόμηση και το διατροφικό κύκλο στο σύστημα εδάφους-φυτού μέσω ελεύθερης (*Azotobacter*, *Azospirillum*) ή συμβιωτικής (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium*) δέσμευσης ατμοσφαιρικού N_2 , νιτροποίησης (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*), παραγωγής θεικών αλάτων από ανηγμένων μορφών θείου (χημοαυτοτροφικοί θειοβάκιλλοι), ή παραγωγής γαλακτικού οξέος (*Lactobacillus*).

Όπως ήδη αναφέρθηκε, οι αυτόχθονες μικροοργανισμοί επιδεικνύουν μία σταθερή αλλά μάλλον χαμηλή δραστηριότητα και κυριαρχούν σε εδάφη φτωχά σε διαθέσιμα

υποστρώματα, ενώ οι ζυμογενείς μικροοργανισμοί πολλαπλασιάζονται ταχέως και αξιοποιούν τα πρόσφατα προστεθέντα διαθέσιμα υποστρώματα (φυτικά υπολείμματα, κοπριές κλπ). Τα περισσότερα είδη *Arthrobacter* είναι συνήθως τυπικά αυτόχθονα, ενώ τα περισσότερα *Pseudomonas* και *Bacillus* ανήκουν στον εύκολα αυξομοιούμενο ζυμογενή πληθυσμό του εδάφους. Πάντως πολλοί μικροοργανισμοί έχουν δυνατότητα να προσαρμόζονται σε διαφορετικά περιβάλλοντα μεταβάλλοντας τις στρατηγικές τους ανάπτυξης, επιβίωσης και ανταγωνισμού. Αυτές οι διακρίσεις είναι άλλωστε περισσότερο χρήσιμες σε οικολογικό-λειτουργικό παρά σε ταξινομικό επίπεδο. Μετά την εφαρμογή νέων οργανικών εισροών πλούσιων σε βιολογικά αποδομήσιμο άνθρακα, προκαλείται εξάπλωση ζυμογενών βακτηρίων έναντι των βραδυαναπτυσσόμενων αυτοχθόνων, όμως κατά την εξέλιξη της αποδόμησης η διαθεσιμότητα άνθρακα (υποστρώματος) μειώνεται δραστικά και μπορεί να επανεπικρατήσουν τα αυτόχθονα βακτήρια.

Τα **κυανοβακτήρια** (ή κυανο-πράσινα φύκη) είναι φωτοσυνθετικά βακτήρια, τα οποία κατατάσσονταν παλαιότερα μαζί με τις ευκαρυωτικές άλγες διότι έχουν φωτοσυνθετικό σύστημα παρόμοιο με των φυτών. Εξαπλώνονται στην επιφάνεια του εδάφους ή εντός των άνω 5-10 cm, όπου διεισδύει το φως. Στην ικανότητα τους να φωτοσυνθέτουν και να δεσμεύουν άζωτο έγκειται η σημασία τους ως πρώιμων αποικιστών των αποσαθρούμενων μητρικών πετρωμάτων κατά τα πρώτα στάδια σχηματισμού των εδαφών. Ορισμένα κυανοβακτήρια μπορούν επίσης να δεσμεύουν βιολογικά N₂.

Οι **μύκητες** είναι ευκαρυωτικοί και στη συντριπτική πλειοψηφία τους αερόβιοι μικροοργανισμοί που σχηματίζουν μυκηλιακές υφές (με εξαίρεση τους ζυμομύκητες που παρουσιάζουν και μη μυκηλιακές μορφές). Θεωρούνται ως οι πρώτιστοι αποδομητές οργανικών υλικών, διότι κυρίως αυτοί παράγουν εξωκυτταρικά ένζυμα αποπολυμερισμού, όπως κυτταρινάσες (μύκητες φαιάς σήψης) και ένζυμα αποπολυμερισμού λιγνινών (μύκητες λευκής σήψης). Επίσης κατισχύουν γενικά σε όξινα περιβάλλοντα, αλλά τα βακτήρια αναδεικνύονται σε πρωταγωνιστικούς αποδομητές σε αεροβικά περιβάλλοντα. Οι μυκηλιακές υφές τους έχουν συνήθως διάμετρο 5-20 μm. Μικροβιακές διαδοχές αντίστοιχες αυτών που συναντάμε στα βακτηρία (όπου τα αυτόχθονα διαδέχονται τα ζυμογενή) δύναται να παρατηρηθούν και για τους μύκητες, όπου μετά από εφαρμογή φρέσκων φυτικών υπολειμμάτων, οι ταχυναπτυσσόμενοι «sugar-fungi» (που προσβάλλουν απλούς υδατάνθρακες· να μη συγχέονται με τους ζυμομύκητες) επικρατούν αρχικά κάνοντας χρήση απλών υποστρωμάτων, για να τους ακολουθήσουν σύντομα κυτταρινολυτικοί και λιγνινολυτικοί μύκητες. Επανεμφάνιση «δευτερογενών sugar-fungi» είναι πιθανή στα τελικά στάδια αποδόμησης.

Οι μύκητες μπορούν εύκολα, να διεισδύουν και να αξιοποιούν υποστρώματα σε μεγάλα οργανικά σωματίδια, ενώ τα βακτήρια τείνουν να εποικίζουν επιφάνειες και μικρές ρωγμές και πόρους στο έδαφος ή στις ίδιες τις οργανικές ύλες. Επομένως η εποικιστική τους ικανότητα ευνοείται σε σχέση με τα βακτήρια από μία μικρή αναλογία επιφάνειας/όγκου των αποδομούμενων σωματιδίων. Αυτό δίνει στους μύκητες ακόμα ένα πλεονέκτημα στα πρώιμα στάδια της αποδόμησης, ειδικά όταν πρόκειται για ανθεκτικά, χονδροτεμαχισμένα υλικά.

Η σύνθεση φαινολικών μεταβολικών ενώσεων από μύκητες και ακτινομύκητες κατά την αποδόμηση, (ενώσεις ανάλογες με τις εντοπιζόμενες σε κλάσματα εδαφικού

χούμου), υποδηλώνει ότι ενδέχεται να ενέχονται άμεσα στην παραγωγή του εδαφικού χούμου.

Τέλος μία σημαντική κατηγορία μυκήτων τόσο για τα γεωργικά όσο και για τα φυσικά εδαφικά οικοσυστήματα είναι οι μυκορριζικοί μύκητες, που σχηματίζουν συμβιωτικές σχέσεις με τα ριζικά συστήματα των περισσότερων φυτών.

Τα **φύκη** (ή *άλγες*) είναι ευκαρυωτικά και φωτοσυνθετικά. Περιορίζονται στην επιφάνεια, και ενίοτε στα πρώτα λίγα εκατοστά του εδάφους, και οι βασικές ανάγκες τους είναι σε ανόργανα άλατα, φως και υγρασία. Μολονότι μπορούν να συμπεριφέρονται ετεροτροφικά, όταν βρεθούν σε οργανικά υποστρώματα στο σκοτάδι, δεν δείχνουν σε θέση να ανταγωνιστούν ως προαιρετικοί ετερότροφοι μικροοργανισμοί στο εδαφικό περιβάλλον (χωρίς τη δυνατότητα φωτοσύνθεσης).

Τα φύκη (και κάποια κυανοβακτήρια) συναρτούν συμβιωτικούς δεσμούς με μύκητες (συχνά ασκομύκητες) σχηματίζοντας τους **λειχήνες**. Η ικανότητα των φυκών να παρέχουν άνθρακα (στην περίπτωση των κυανοβακτηρίων και άζωτο) και των εταιρικών μυκήτων να προσφέρουν ανόργανα θρεπτικά στοιχεία, προσκόλληση στις επιφάνειες και ίσως υδατική ρύθμιση, αναδεικνύουν τους λειχήνες σε ιδεώδεις αποικιστές των μητρικών υλικών του εδάφους. Ο ρόλος των φυκών και των λειχήνων στην αποδόμηση φυτικών καταλοίπων στα εδάφη δεν φαίνεται ωστόσο να έχει ιδιαίτερη σημασία.

Η εδαφική μικροπανίδα

Τα **πρωτόζωα** του εδάφους είναι μονοκύτταροι, κυρίως αεροβικοί, αρπακτικοί οργανισμοί (θηρευτές). Στο εδαφικό περιβάλλον επικρατούν οι αμοιβάδες. Μπορούν να εισδύουν σε υδάτινες μεμβράνες και ανάμεσα σε εδαφικά συσσωματώματα, τρέφονται κυρίως με βακτήρια και άλλα πρωτόζωα, και μπορούν να προσκολλώνται στις εδαφικές επιφάνειες και να διαβιούν στους εδαφικούς πόρους. Μικρές αμοιβάδες και μαστιγοφόρα μπορεί να εισχωρούν ακόμη και σε εδαφικούς πόρους μεγέθους 3-6 μm (διάμετρος λαιμού) που προστατεύουν τα βακτήρια από όλους τους άλλους αρπακτικούς οργανισμούς. Για την πλειονότητα των πρωτοζώων πάντως προσβάσιμοι είναι εδαφικοί πόροι > 6 μm διαμέτρου. Η θηρευτική λειτουργία των πρωτοζώων επί των βακτηρίων στο εδαφικό περιβάλλον δημιουργεί βακτηριακή αναγέννηση (που πραγματοποιείται υπό την πρωτοζωική «βόσκηση»), και οδηγεί σε ταχύτερη αποσύνθεση οργανικών ενώσεων και ταχύτερη αύξηση της διαθεσιμότητας ανόργανου αζώτου για τα φυτά

Οι εδαφικοί **νηματώδεις** είναι μονοκύτταροι, μικροσκοπικοί, ατρακτόσχημοι οργανισμοί, κατά κανόνα μικρότεροι των 0,05 mm πλάτους και 2 mm μήκους. Μπορούν να διακριθούν σε φυτοφάγα είδη (που επιφέρουν σοβαρά προβλήματα στα ριζικά συστήματα των φυτών) και ελευθεροβιούντα (τρεφόμενα κατά βάση με βακτήρια, πρωτόζωα και άλλους νηματώδεις). Στην πλειονότητα τους είναι αεροβικοί οργανισμοί και ζουν σε υδατικές μεμβράνες του εδάφους, αλλά μπορούν να επιβιώσουν και σε κατακλυσμένα με νερό εδάφη. Ενεργοποιούνται με την ξήρανση των επιφανειακών στρωμάτων των εδαφών το καλοκαίρι και μεταβαίνουν σε βαθύτερα στρώματα όπου και επιβιώνουν μέχρι την επόμενη επανύγρανση. Φαίνεται ότι σχετίζονται στενά με τα βακτήρια και τα πρωτόζωα στο σύστημα του τροφικού

ιστού του εδάφους. Η αύξηση των νηματώδων για παράδειγμα, σε συμπαγή και βαριά εδάφη μετά την εισαγωγή αμοιβάδων, ερμηνεύτηκε με την εκμετάλλευση από τις τελευταίες των εδαφικών πόρων που δεν ήταν προσβάσιμοι από τους νηματώδεις: Οι αμοιβάδες πολλαπλασιάστηκαν τρεφόμενες με τα βακτήρια των εδαφικών πόρων, και στη συνέχεια αποτέλεσαν τροφή για τους νηματώδεις.

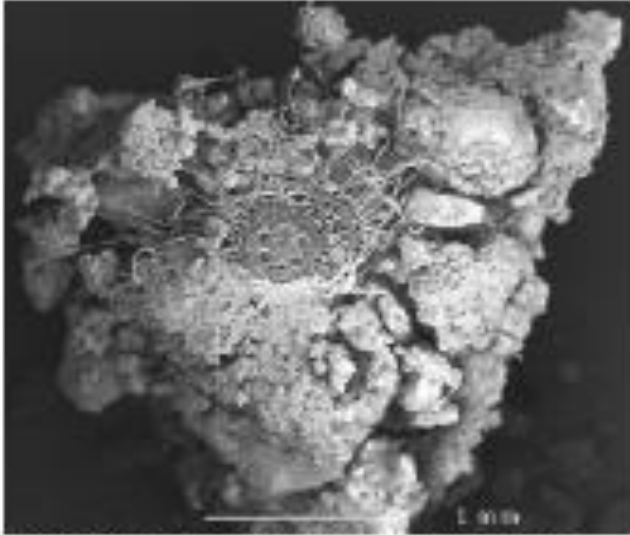
Η εδαφική μεσοπανίδα

Η μεσοπανίδα του εδάφους (ή τα εδαφικά μετάζωα, εάν συμπεριληφθούν οι νηματώδεις) περιλαμβάνει μία ποικιλία μικρών εδαφικών όντων, όπως είναι οι γαιοσκώληκες, τα μυρμήγκια, τα ακάρεα, τα έντομα (κολεόπτερα, λεπιδόπτερα, δίπτερα) κλπ. Τα περισσότερα ζώα του εδάφους δεν παράγουν ένζυμα ώστε να αποσυνθέτουν δομικούς φυτικούς υδατάνθρακες (κυτταρίνες, ημικυτταρίνες και λιγνίνες) και εξαρτώνται από τη μικροπανίδα του πεπτικού τους συστήματος για να διενεργήσει εν μέρει αυτή την αποδόμηση. Επίσης εκκρίνουν αναφομοίωτα σωματίδια οργανικών υλών.

Η εδαφική μεσοπανίδα μπορεί να επιδρά στην αποδόμηση των φυτικών υπολειμμάτων, ιδιαίτερα στην πρώιμη φάση, μετασχηματίζοντάς τα τόσο φυσικά (θρυμματισμός) όσο και βιοχημικά (πέψη). Συντελεί επίσης αποφασιστικά στην ανακατανομή τους μέσα στην εδαφική κατατομή. Επιπλέον τροποποιεί τη δομή του εδάφους αποδιαρθρώνοντας εδαφικά συσσωματώματα, αποθέτοντας επεξεργασμένες ύλες και διαμορφώνοντας ένα δίκτυο αλληλένδετων ορυγμάτων μέσα στην εδαφική κατατομή. Οι γαιοσκώληκες κυριαρχούν στα εύκρατα εδάφη, οι γαιοσκώληκες και οι τερμίτες στα υγρά, τροπικά εδάφη και οι τερμίτες στους ημιάνυδρους ή άνυδρους τροπικούς.

Η ΡΙΖΟΣΦΑΙΡΑ

Η ριζόσφαιρα των φυτών (ο εδαφικός όγκος όπου αναπτύσσεται το ριζικό τους σύστημα και επηρεάζεται φυσικοχημικά και βιοχημικά από την παρουσία των ριζών) αποτελεί ένα ιδιαίτερα πλούσιο και σύνθετο οικοσύστημα στο έδαφος.



Above: This electron micrograph shows a cross section of a wheat root and its rhizosphere, in which soil particles are held together by exudates from the root and root hairs. Photo: Michelle Watt et al. *Functional Plant Biology* (2016)

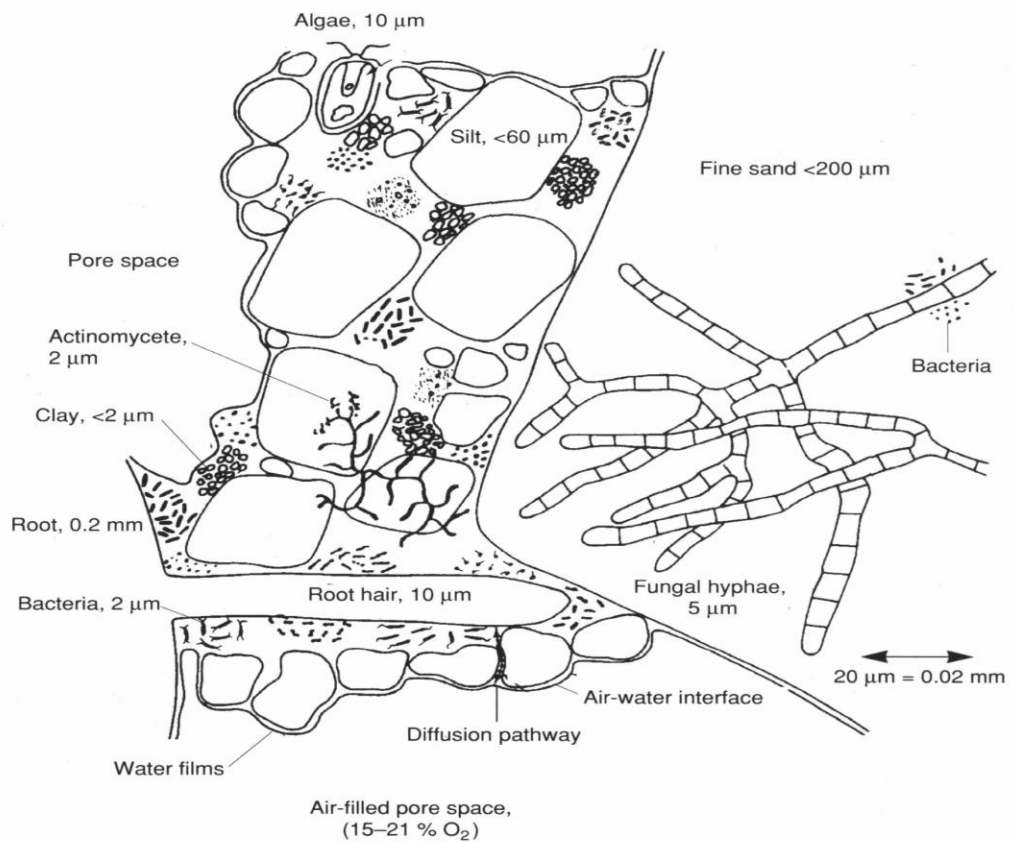


Figure 6.1 The relationship between active sites of respiration, mineral particles and water films in soil.

Οι μικροοργανισμοί του εδάφους παρουσιάζουν πολλαπλάσιους πληθυσμούς και δραστηριότητα στην περιοχή της ριζόσφαιρας των φυτών σε σύγκριση με το μη ριζοσφαιρικό έδαφος (Πίνακας 2).

Αυτό οφείλεται κυρίως στην αφθονία οργανικών υποστρωμάτων στην περιοχή της ριζόσφαιρας που προέρχονται από:

1. την παραγωγή νεκρών κυττάρων στην επιδερμίδα των ριζών και
2. την έκκριση ριζικών οργανικών ενώσεων και μεταβολιτών (root exudates).

Αυτές οι αποθέσεις άνθρακα από τα ριζικά σύστημα στο έδαφος αποτελούν το 5 - 40 % του άνθρακα που δεσμεύεται με τη φωτοσύνθεση

Πίνακας 2. Σύγκριση του αριθμού διαφόρων ομάδων μικροοργανισμών στη ριζόσφαιρα ανοιζιάτικου καλαμποκιού και στο υπόλοιπο έδαφος (μάρτυρας) (Rouatt et al., 1960). Οι μετρήσεις έγιναν κυρίως με καλλιέργεια σε τεχνητά υποστρώματα οπότε δεν αντικατοπτρίζουν άμεσα τις συνθήκες του εδαφικού περιβάλλοντος και με μεθόδους διαδοχικών αραιώσεων, οπότε αναμένεται μεγάλο εύρος στατιστικού λάθους. Παρά τους περιορισμούς αυτούς οι διαφορές είναι μεγάλες και ενδεικτικές.

Μικροοργανισμοί	Έδαφος ριζόσφαιρας	Υπόλοιπο έδαφος	Αναλογία R:S ^(*)
Βακτήρια	120×10^7	53×10^6	23 : 1
Ακτινομύκητες	46×10^6	7×10^6	7 : 1
Μύκητες	12×10^5	1×10^5	12 : 1
Φύκη (άλγες)	5×10^3	27×10^3	1 : 5
Πρωτόζωα	$2,4 \times 10^2$	10×10^2	0,2 : 1
Απονιτροποιητικά βακτ.	126×10^6	1×10^5	1260 : 1
Σποριοποιητικοί βάκιλοι	93×10^4	57×10^7	1 : 1
Ραβδοειδή βακτήρια	17×10^6	1×10^4	1700 : 1
Αερόβιοι διασπαστές κυτταρίνης	7×10^5	1×10^5	7 : 1
Αζωτοβακτήρια	< 1000	< 1000	1 : 1

(*) R = έδαφος ριζόσφαιρας, S = υπόλοιπο έδαφος

Οι πληθυσμιακές ισορροπίες μεταξύ των διαφόρων κατηγοριών μικροοργανισμών αλλάζουν επίσης στη ριζόσφαιρα. Επικρατούν συνήθως ωφέλιμοι μικροοργανισμοί (plant growth promoting rhizobacteria, PGPR) που ευνοούν την θρέψη

(ανοργανοποίηση θρεπτικών, σχηματισμός χηλικών ενώσεων) την ανάπτυξη (παραγωγή ορμονών ανάπτυξης και πολυσακχαριτών που ευνοούν τον πρόσκαιρο σχηματισμό συσσωματωμάτων) και την φυτοπροστασία (ανταγωνισμός με παθογόνα εδάφους, πιθανή πρόκληση συστημικής αντίστασης των φυτών σε παθογόνα). Πολλοί από αυτούς τους ευεργετικούς μικροοργανισμούς που αναπτύσσονται στη ριζόσφαιρα είναι ψευδομονάδες ή βάκιλλοι (ανήκουν στα γένη *Pseudomonas* και *Bacillus*).

Η εφαρμογή μοριακών τεχνικών έχει φέρει επανάσταση στη γνώση που είχαμε για τη ποικιλότητα των μικροοργανισμών (ιδιαίτερα των βακτηρίων και μυκήτων). Έχοντας τη δυνατότητα να καθορίσουμε τη μικροβιακή ποικιλότητα σε ένα μεγάλο βαθμό ανάλυσης, είναι δυνατός και ο καθορισμός της δομής και του λειτουργικού ρόλου των μικροβιακών κοινοτήτων.

Είναι αξιοπρόσεκτο όμως ότι η υπερβολική μοριακή πληροφορία (σε επίπεδο είδους) παρουσιάζει δυσκολίες στην ανάλυσή της και τελικά δεν αποδίδει τα αναμενόμενα αποτελέσματα σε επίπεδο και κατανόησης των εδαφικών λειτουργιών σε επίπεδο οικοσυστήματος. Οι νέα τάση λοιπόν ερευνητικά, είναι να στοχεύει κανείς σε βασικότερο φυλογενετικό επίπεδο (γένη οικογένειες).

ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΦΥΤΩΝ-ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ

Πολλές ομάδες μικροοργανισμών του εδάφους αλληλεπιδρούν με τα φυτά. Οι ομάδες αυτές είναι συχνά δύσκολο να κατηγοριοποιηθούν ταξινομικά. Αντίθετα η λειτουργική τους κατηγοριοποίηση είναι ιδιαίτερα χρήσιμη

Τύποι αλληλεπιδράσεων οργανισμών:

Αμοιβαιότητα – αμοιβαία συνεργασία- συμβίωση (Mutualism)

Επιβίωση (Commensalism)

Παραβίωση (Neutralism)

Ανταγωνισμός (antagonism)

Παρασιτισμός (Parasitism)

Κυριότερες λειτουργικές ομάδες μικροοργανισμών που αλληλεπιδρούν με τα φυτά:

Συμβιωτικοί:

Συμβιωτικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια

Μυκκόριζες

Άλλα ενδοφυτικά βακτήρια και μύκητες

Συνεργιστικοί:

Συνεργιστικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια

Μικροοργανισμοί ριζόσφαιρας

Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR)

Φυτοπροστατευτικοί:

Φυτοπροστατευτικοί βακτήρια και μύκητες και βακτήρια (συνήθως ικανοί για ενδοφυτική ανάπτυξη)

Δεν έχουν αυστηρή γενετική προέλευση αλλά συχνά τα βακτήρια αυτά ανήκουν στα γένη *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Serratia*, *Erwinia* και οι μύκητες στα γένη *Trichoderma*, *Gliocladium*, *Fusarium*, *Pythium*, *Penicillium*, *Cladosporium*

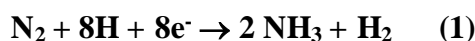
Εντοπίστηκαν για πρώτη φορά σε “κατασταλτικά εδαφή” (suppressive soils), νησίδες δηλαδή εδαφών μεγάλης ή μικρής έκτασης όπου δεν εκδηλώνονταν ασθένειες που ήταν έκδηλες σε όλη την υπόλοιπη εδαφική περιοχή. Η έλλειψη εκδήλωσης συγκεκριμένων ασθενειών στις εδαφικές αυτές νησίδες αποδόθηκε αρχικά σε φυσικοχημικούς και μικροκλιματικούς παράγοντες που θα εμπόδιζαν την εκδήλωση παθογένειες, στη συνέχεια όμως εντοπίστηκε η πραγματική αιτία του φαινομένου, η παρουσία και δράση φυτοπροστατευτικών μικροοργανισμών.

Παθογόνοι:

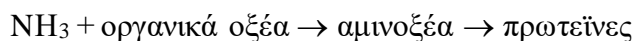
Παθογόνοι μύκητες και βακτήρια

ΣΥΜΒΙΩΤΙΚΟΙ ΑΖΩΤΟΔΕΣΜΕΥΤΙΚΟΙ ΜΙΚΡΟΡΓΑΝΙΣΜΟΙ

Ορισμένοι μικροοργανισμοί του εδάφους έχουν την ικανότητα να δεσμεύουν ατμοσφαιρικό άζωτο (N_2) και να το μετατρέπουν σε αμμωνία. Αυτή η ικανότητα τους δίνει πρόσβαση στη μεγαλύτερη δεξαμενή αζώτου του περιβάλλοντος, που είναι η γήινη ατμόσφαιρα. Η βιολογική δέσμευση του αζώτου, είναι ή βιοχημική διαδικασία μέσω της οποίας το στοιχειακό άζωτο ανάγεται σε αμμωνία και ο βασικός της μηχανισμός περιγράφεται με την αντίδραση:



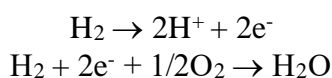
Η αμμωνία που προκύπτει από τη διαδικασία της αζωτοδέσμευσης θα ήταν τοξική για τα κύτταρα εάν παρέμενε στη μορφή αυτή. Μετατρέπεται όμως άμεσα στα κύτταρα των μικροβιακών και φυτικών ιστών σε πολύτιμα αμινοξέα και πρωτεΐνες



Βασική βιοχημική περιγραφή

Επειδή το μόριο του αζώτου είναι χημικά ιδιαίτερα σταθερό (σχηματίζεται από δύο άτομα αζώτου ενωμένα με τρεις ομοιοπολικούς δεσμούς, $N \equiv N$) η αντίδραση της αζωτοδέσμευσης έχει μεγάλο κόστος σε ενέργεια (ATP που μετατρέπεται κατά την αντίδραση σε ADP) και πιθανότατα, αυτός είναι ο λόγος που δεν έχει επιλεγεί εξελικτικά, ώστε να αποτελεί σήμερα μια ευρέως διαδεδομένη λειτουργία των διάφορων οργανισμών του πλανήτη. Η αντίστοιχη άλλωστε μη-βιολογική διαδικασία αζωτοδέσμευσης είναι η ενεργοβόρα χημική διαδικασία παραγωγής αμμωνίας από N_2 (αντίδραση Haber-Bosch) και απαιτεί $1200^\circ C$ και πίεση 500 atm!

Μερικοί από τους αζωτοδεσμευτικούς οργανισμούς πάντως, διαθέτουν ένζυμα υδρογονάσης που μπορούν να οξειδώσουν το υδρογόνο που εκλύεται από την αντίδραση της αζωτοδέσμευσης με τη βοήθεια κάποιου αποδέκτη ηλεκτρονίων (συνήθως του οξυγόνου):



Η αντίδραση αυτή επαναδεσμεύει ένα μέρος της ενέργειας που χάνεται επαναδημιουργώντας ATP.

Το ένζυμο που είναι υπεύθυνο για την βιοχημική αντίδραση της αζωτοδέσμευσης (1) είναι η **νιτρογενάση**. Η νιτρογενάση περιέχει σίδηρο και μολυβδαίνιο (ή εναλλακτικά βανάδιο) και απαιτεί την παρουσία κατιόντων Mg^{2+} για να λειτουργήσει.

Το ένζυμο αυτό αποτελείται από δύο συστατικά μέρη. Το πρώτο συστατικό μέρος είναι τετραμερές και αποτελείται από μια πρωτεΐνη με δύο άτομα Mo και 22 άτομα Fe. Αποτελεί τη θέση όπου γίνεται η αναγωγή του N_2 και ονομάζεται MoFe-πρωτεΐνη ή δινιτρογενάση. Το δεύτερο μέρος είναι διμερές, αποτελείται από μια πρωτεΐνη με τεσσερα άτομα σιδήρου και τέσσερα άτομα θείου και παρέχει μέσω αναγωγής υποστωμάτων σιδήρου τα ηλεκτρόνια που απαιτούνται για την αναγωγή του N_2 που γίνεται στη δινιτρογενάση. Γι' αυτό ονομάζεται αναγωγάση της δινιτρογενάσης, ή

απλά Fe-πρωτεΐνη. Αυτό είναι και το ενεργοβόρο στάδιο όπου το ATP μετατρέπεται σε ADP.

Κατηγορίες αζωτοδεσμευτικών οργανισμών

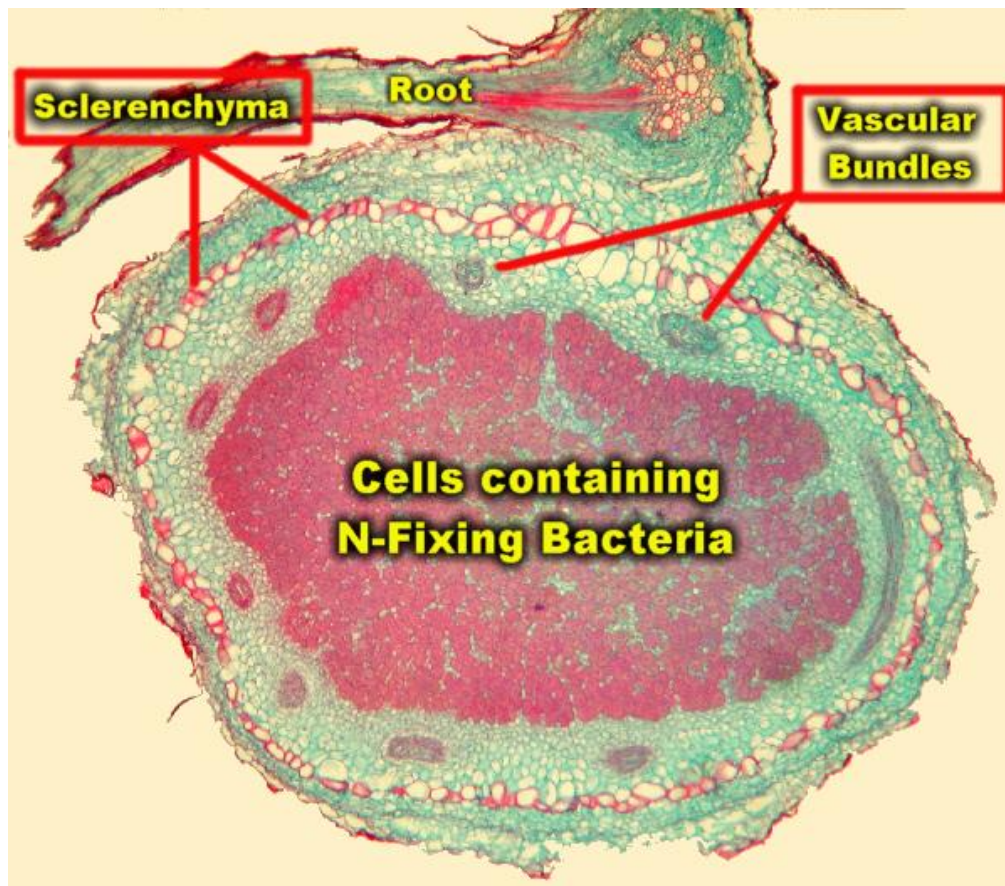
Διακρίνουμε δύο βασικές κατηγορίες αζωτοδεσμευτικών οργανισμών: Τους **συμβιωτικούς** και τους **ελεύθερους** οργανισμούς

Οι συμβιωτικοί αζωτοδεσμευτικοί οργανισμοί σχηματίζουν με τις ρίζες του φυτού ξενιστή, ειδικά διαμορφωροποιημένους ιστούς τα φυμάτια. Εκεί μέσα πολλαπλασιάζονται και με την ωρίμανση του φυματίου μετασχηματίζονται μορφολογικά στα «βακτηροειδή». Η αζωτοδέσμευση πραγματοποιείται μέσα στο φυμάτιο. Η παροχή άνθρακα είναι η σπουδαιότερη συμβολή του φυτού προς τα βακτήρια στη συμβιώτική αυτή σχέση.

Η παρουσία οξυγόνου εγγύς της νιτρογενάσης θα κατέστρεφε την αναγωγική διαδικασία και την ίδια την νιτρογενάση.

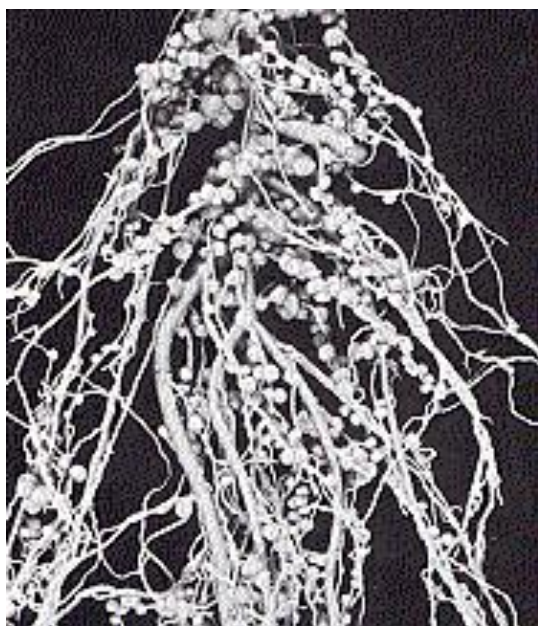
Από την άλλη πλευρά όμως, τόσο οι ρίζες των φυτών όσο και οι περισσότεροι αζωτοδεσμευτικοί μικροοργανισμοί χρειάζονται οξυγόνο για τις υπόλοιπες λειτουργίες τους

Για το λόγο αυτό, το ρόλο της μεταφοράς οξυγόνου στα βακτηροειδη του φυματίου και της παράλληλης διατήρησης αναεροβικών συνθηκών για την νιτρογενάση, αναλαμβάνει μια σιδηροπρωτεΐνη, η ψυχαιμογλοβίνη (leghemoglobin).

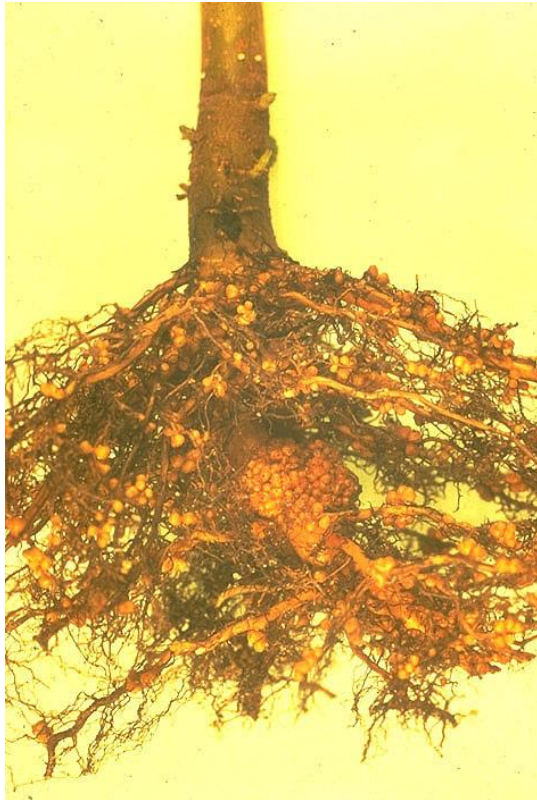


Οι Συμβιωτικοί αζωτοδεσμευτικοί οργανισμοί διαχωρίζονται σε δύο κατηγορίες ανάλογα με τα φυτά ξενιστές τους και το είδος της συμβιωτικής σχέσης:

(1) Συμβιωτικοί με ψυχανθή (*Rhizobium*, *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*). Είναι όλοι βακτήρια, γνωστά με το όνομα Rhizobia και αποτελούν τους σημαντικότερους γεωργικά εκπροσώπους των αζωτοδεσμευτικών οργανισμών. Σχηματίζουν ειδικές περίπλοκες μορφολογικά δομές με τις ρίζες του φυτού ξενιστή, **τα φυμάτια**. Εκεί μέσα πολλαπλασιάζονται και μετασχηματίζονται μορφολογικά στα λεγόμενα «βακτηροειδή» με την ωρίμανση του φυματίου. Η αζωτοδέσμευση πραγματοποιείται μέσα στο φυμάτιο, και η παροχή άνθρακα είναι η σπουδαιότερη συμβολή του φυτού προς τα βακτήρια στη συμβιωτική αυτή σχέση. Συνήθως τα ενεργά φυμάτια εάν κοπούν εγκάρσια εμφανίζουν κοκκινωπό χρώμα. Αυτό είναι όμως μια γενική και όχι πάντα ασφαλής ένδειξη ενεργού αζωτοδέσμευσης.



(2) Συμβιωτικοί με μή-ψυχανθή (*Frankia*). Είναι ακτινομύκητες του γένους Frankia που σχηματίζουν φυμάτια με αρκετά αγειόσπερμα, κυρίως δασικά φυτά. όπως *Alnus*, *Casuarina* και *Eleagnus*.



(3) Συνεργιστικοί (associative) με φυτά. Προκαλούν μορφολογικές διαφοροποιήσεις των φυτικών ιστών, αλλά δεν σχηματίζουν τυπικά, ενεργά φυμάτια. Τυπικό και σημαντικό παράδειγμα αποτελούν τα κυανοβακτήρια του γένους *Anabena* που σχηματίζουν ετεροκύστες και αζωτοδεσμεύουν σε κοιλότητες των φύλλων μιας μικρής υδροχαρούς φτέρης του γένους *Azolla*. Η *Azolla* καλύπτει μεγάλες επιφάνειες νερών με πυκνά στρώματα στη Νοτιοανατολική Ασία, και η αζωτοδέσμευση που πραγματοποιείται από τη συμβίωσή της με την *Anabena* αποτελεί πολύτιμη πηγή αζώτου για τις καλλιέργειες κατακλυσμένου ρυζιού των περιοχών αυτών.

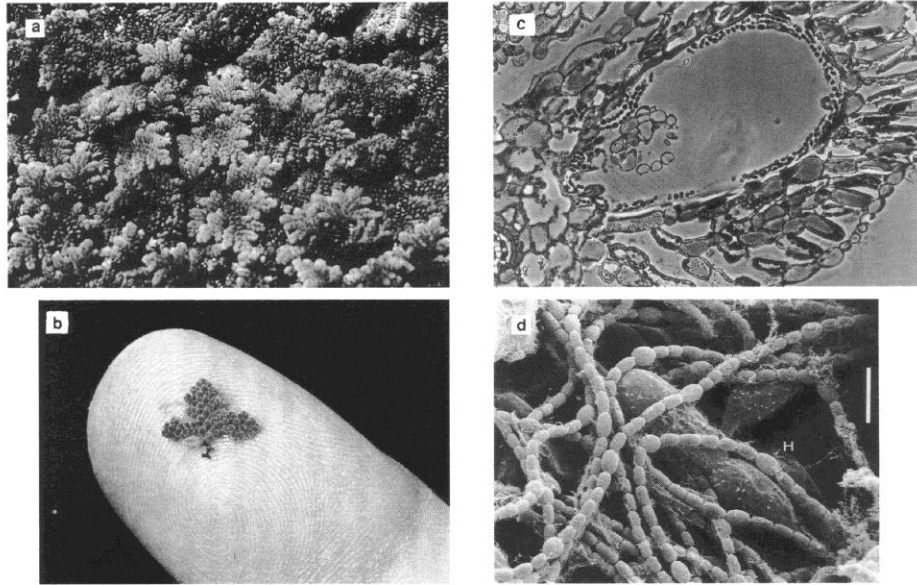


Figure 2.8 The *Azolla-Anabaena* symbiosis. a) A dense mat of *Azolla pinnata* fronds in Rwanda. b) A single *Azolla pinnata* frond. c) Transverse section through an *Azolla pinnata* frond showing symbiotic *Anabaena* in leaf cavity. d) Scanning electron micrograph of *Anabaena azollae* filaments with heterocysts in *Azolla* leaf cavity (photographs b,c,d J.H. Becking).

Υπάρχουν και δύο κατηγορίες αζωτοδεσμευτικών μικροοργανισμών που δεν έχουν συμβιωτική σχέση με τα φυτά:

(1) Μη μορφολογικά σχετιζόμενοι. Ανήκουν και επηρεάζονται από το περιβάλλον της ριζόσφαιρας ή της φυλλόσφαιρας του φυτού, αλλά δεν προκαλούν καμία μορφολογική διαφοροποίηση των ιστών του. Δεν διαφοροποιούνται εύκολα από τους ελεύθερους αζωτοδεσμευτικούς μικροοργανισμούς. Άλλωστε συχνά διαβιούν και αζωτοδεσμεύουν και εκτός ριζόσφαιρας-φυλλόσφαιρας

(2) Ελεύθεροι αζωτοδεσμευτικοί οργανισμοί. Σε αντίθεση με τους συμβιωτικούς ζουν και αζωτοδεσμεύουν ελεύθερα σε έδαφος και νερό χωρίς την ανάγκη άμεσων ή έμμεσων εξαρτήσεων από φυτό-συμβιωτή. Η κατηγορία αυτή περιλαμβάνει ένα μεγάλο αριθμό διαφορετικών ταξινομικά κυανοβακτηρίων και βακτηρίων με πιο γνωστούς εκπροσώπους τα γένη *Azotobacter*, και *Azospirillum*. Εκτός από τα φωτοτροφικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια και τα κυανοβακτήρια (που επίσης αντλούν ενέργεια από το φως), χρειάζονται μια ευαποδομήσιμη και άφθονη πηγή άνθρακα για να καλύψουν τις ενεργειακές τους ανάγκες που είναι ιδιαίτερα αυξημένες λόγω της αζωτοδεσμευτικής διαδικασίας που πραγματοποιούν. Αυτό δεν είναι εύκολο να βρεθεί στις ανταγωνιστικές συνθήκες του εδαφικού περιβάλλοντος.

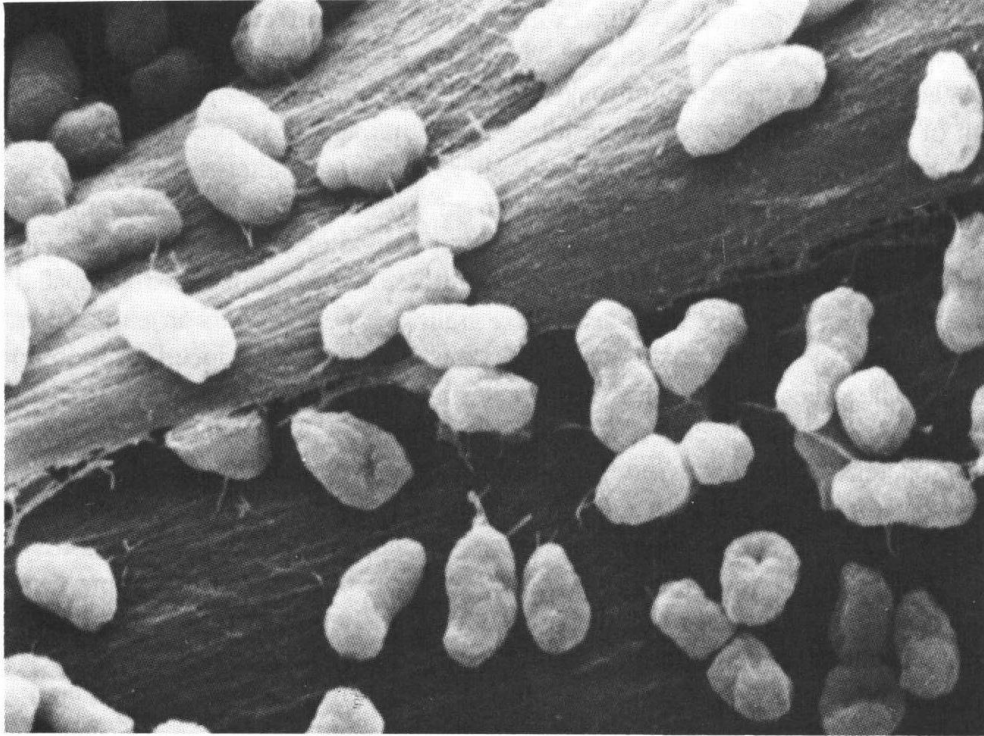


FIGURE 10.2 Scanning electron micrographs of *Azospirillum brasilense* adsorbed to root hairs of maize. (From Patriquin, 1982.)

Σημασία και περιορισμοί της βιολογικής αζωτοδέσμευσης

Το άζωτο που δεσμεύεται βιολογικά σε όλο τον πλανήτη με τη διαδικασία της αζωτοδέσμευσης εκτιμάται πως φτάνει στην τεράστια ποσότητα των 175 εκατομμυρίων τόνων ετησίως. Η ποσότητα αυτή ξεπερνά της ποσότητας αζωτούχων λιπασμάτων που εφαρμόζονται ετησίως.

Στα γεωργικά οικοσυστήματα κύριο ρόλο έχει η συμβιωτική αζωτοδέσμευση. Τα ψυχανθή που αζωτοδεσμεύουν αποτελεσματικά μπορούν να δεσμεύσουν 3 – 10 kg N ανά στρέμμα. Το άζωτο αυτό ενσωματώνεται στο έδαφος, κυρίως με την ενσωμάτωση ολόκληρου του φυτού. Όμως και κατά τη διάρκεια της αζωτοδέσμευσης σημαντικές ποσότητες αζώτου μεταφέρονται στο έδαφος (είτε μέσω απωλειών NH_3 , είτε με το θάνατο και την αποδόμηση ριζικών κυττάρων). Έτσι έχει διαπιστωθεί και πειραματικά ότι άζωτο προερχόμενο από αζωτοδέσμευση μπορεί να καταλήξει σε αγροστώδη φυτά που συγκαλλιεργούνται με τα αζωτοδεσμεύοντα ψυχανθή. Η τεχνική αυτή συγκαλλιέργειας γίνεται προσπάθεια να εφαρμοστεί στα εδάφη των τροπικών της Λατινικής Αμερικής, όπου τα εδάφη είναι φτωχά σε άζωτο και δεν μπορούν να συντηρήσουν εύκολα τους βοσκότοπους που απαιτεί η κτηνοτροφία. Αμειψισπορές με χρήση ψυχανθών συνιστώνται επίσης για τη βελτίωση της γονιμότητας των εδαφών και ιδιαίτερα της διαθεσιμότητας αζώτου σε όλες σχεδόν τις περιοχές του κόσμου. Τέλος η συμβιωτική αζωτοδέσμευση με ακτινομύκητες του γένους *Frankia* είναι σημαντική για ορισμένα δασικά αγγειόσπερμα.

Η μή συμβιωτική (ελεύθερη) αζωτοδέσμευση δεσμεύει σημαντικές ποσότητες αζώτου στα φυσικά οικοσυστήματα. Όμως η αποτελεσματικότητά της στα γεωργικά οικοσυστήματα είναι μάλλον οριακή και αμφισβητείται από αρκετούς ερευνητές. Στα

γεωργικά εδάφη γίνεται εδώ και δεκαετίες προσπάθεια να εφαρμοστούν μικροβιακά εμβόλια από επιλεγμένα ελεύθερα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια. Ακόμα όμως και όταν αυτά τα εμβόλια επιβιώνουν και είναι ανταγωνιστικά στο εδαφικό περιβάλλον μετά την εφαρμογή τους, η επίδρασή τους δεν είναι ιδιαίτερα σημαντική.

Εμβόλια έχουν χρησιμοποιηθεί και σε άγονες περιοχές κυρίως της κεντρικής Αφρικής, όπου τα εδάφη δεν διαθέτουν υψηλής αποδοτικότητας στελέχη αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων. Στις περιπτώσεις αυτές έχουν επιτευχθεί αξιόλογα αποτελέσματα μετά τον εμβολιασμό των εδαφών, ιδιαίτερα όσον αφορά και πάλι την συμβιωτική αζωτοδέσμευση.

Η αμμωνία δρα επισχετικά στην παραγωγή νέας νιτρογενάσης, ενώ τα νιτρικά παρεμποδίζουν τόσο το σχηματισμό φυματίων από τα συμβιωτικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια, όσο και την ίδια τη διαδικασία αζωτοδέσμευσης στα ήδη σχηματισμένα φυμάτια. Είναι επομένως κατανοητό, ότι η αζωτοδέσμευση παρεμποδίζεται στα εδάφη με την μεγάλη προσθήκη αζωτούχων λιπασμάτων ή γενικότερα με την παρουσία υψηλών συγκεντρώσεων ανόργανου αζώτου στο εδαφικό διάλυμα.

Η παρουσία οξυγόνου εγγύς της νιτρογενάσης θα κατέστρεφε την αναγωγική διαδικασία και την ίδια την νιτρογενάση. Από την άλλη πλευρά όμως, τόσο οι ρίζες των φυτών όσο και οι περισσότεροι αζωτοδεσμευτικοί μικροοργανισμοί χρειάζονται οξυγόνο για τις υπόλοιπες λειτουργίες τους (εξαίρεση αποτελούν οι αναερόβιοι αζωτοδεσμευτικοί οργανισμοί που όμως παρουσιάζουν πολύ μικρή ενεργειακή αποδοτικότητα αζωτοδέσμευσης. Άλλωστε η κατάκλυση εδαφών με νερό οδηγεί πολύ γρήγορα σε μείωση της αζωτοδέσμευσης. Για το σκοπό αυτό έχουν αναπτυχθεί διάφοροι μηχανισμοί για την εκλεκτική προστασία ειδικά της νιτρογενάσης από το οξυγόνο. Για παράδειγμα (όπως ήδη αναφέρθηκε) το ρόλο της μεταφοράς οξυγόνου στα βακτηροειδή του φυματίου και της παράλληλης διατήρησης αναεροβικών συνθηκών για την νιτρογενάση, αναλαμβάνει μια σιδηροπρωτεΐνη, η ψυχαιμογλοβίνη (leghemoglobin).

ΜΥΚΟΡΡΙΖΕΣ

Οι μύκητες αυτοί περιλαμβάνουν πολλά είδη, είναι ιδιαίτερα διαδεδομένοι στα εδάφη και ανήκουν στους ασκομήκητες, τους βασιδιομήκητες ή τους ζυγομήκητες. Έχουν ιδιαίτερα σημαντικό ρόλο στην απορρόφηση φωσφόρου από τα φυτά, στην ανοργανοποίηση οργανικών μορφών του και στην διαλυτοποίηση ανόργανων μορφών του στο έδαφος.

Το χαρακτηριστικό τους γνώρισμα είναι ότι σχηματίζουν συμβιωτική σχέση με τις ρίζες των περισσότερων φυτικών ειδών του πλανήτη που ονομάζονται **μυκόρριζες**.

Οι μυκορριζικοί μύκητες (**MM**) αποικούν με διάφορους τρόπους την εξωτερική επιφάνεια της ρίζας και το χώρο μεταξύ επιδερμίδας και ενδοδερμίδας.

Παρουσιάζουν εξελικτική ιστορία 310×10^6 ετών. και θεωρούνται πιθανοί εξελικτικοί πρόδρομοι των σημερινών ριζών των φυτών (υποκαθιστούσαν δηλαδή το ανύπαρκτο ριζικό σύστημα των πρώτων φυτών που εμφανίστηκαν στη γη). Οι **MM** δεν καλλιεργούνται εύκολα στο εργαστήριο (*in vitro*), παρά μόνο υπό την παρουσία ζωντανών ριζών και ειδικά διαμορφωμένης συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα στο μικροπεριβάλλον ανάπτυξης.

Αυξάνουν κατά μία τάξη μεγέθους (δεκαπλασιάζουν) την επιφάνεια επαφής εδάφους φυτού, καθώς οι υφές τους διαμορφώνονται ως συνέχιση των ριζικών τριχιδίων με υποδεκαπλάσια διάμετρο. Η μεγάλη διαθεσιμότητα φωσφόρου στο έδαφος εμποδίζει γενικά το σχηματισμό μυκορριζών, με αποτέλεσμα σε εδάφη εντατικής καλλιέργειας να παρατηρείται συχνά μειωμένος αποικισμός των ριζών των φυτών με μυκορριζικούς μύκητες. Το φαινόμενο είναι αντίστοιχο με τον μειωμένο σχηματισμό ενεργών φυματίων με συμβιωτικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια σε εδάφη πλούσια σε ανόργανο άζωτο.

Η βασική συμβιωτική σχέση των **MM** με τα φυτά είναι:

<i>C, οργανικά μόρια:</i>	από Φυτό → προς MM
<i>P, Zn, Cu:</i>	από MM → προς Φυτό

Βασικά ωφέλη για το σύστημα φυτό-έδαφος:

- Αποτελεσματικότερη απορρόφηση θρεπτικών στοιχείων (κυρίως P, Zn, Cu, και δευτερευόντως Ca, Mg, Mn, Fe, βλ. *πίνακα από Brady 1990*)
- Αντοχή φυτών σε χαμηλά υδατικά δυναμικά
- Φυτοπροστασία (από παθογόνα εδάφους και πιθανά νηματώδεις)
- Αποικισμός και εξάπλωση φυτών σε οριακά εδαφικά οικοσυστήματα
- Σταθεροποίηση συσσωματωμάτων εδάφους
- Έμμεση υποβοήθηση αζωτοδέσμευσης (μέσω της βελτιωμένης απορρόφησης P)
- Παροχή φυτοορμονών (;)

Τύποι μυκορριζών

Ενδομυκορριζες (Ζυγομύκητες *Glomales*):

Έχουν τη μεγαλύτερη σημασία για τα γεωργικά οικοσυστήματα. Περίπου 100 διαφορετικά είδη **MM** έχουν αναγνωριστεί από τους τροπικούς μέχρι τις αρκτικές ζώνες. Οι MM αυτοί σχηματίζουν ενδομυκορριζες σχεδόν με όλα τα αγγειόσπερμα, αλλά και με κωνοφόρα, πτεριδόφυτα και άλλα κατώτερα φυτά.

Οι ενδομυκορριζες σχηματίζονται στά περισσότερα φυτά μεγάλης καλλιέργειας, οπωροφόρα δένδρα και κηπευτικά. (εξαιρούνται αρκετά Brassicaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Urticaceae, Juncaceae και Cyperaceae)

Εισέρχονται στά εξωτερικά κύτταρα της ρίζας (cortex) και διαπερνούν τα κυτταρικά τοιχώματα αλλά όχι τις κυτταρικές μεμβράνες. Στις ρίζες σχηματίζουν αποθησαυριστικά κυστίδια (vesicles), δενδρόμορφα (arbuscules), σπείρες υφών και apresoria.

Σχηματική απεικόνιση ενδομυκορριζών:

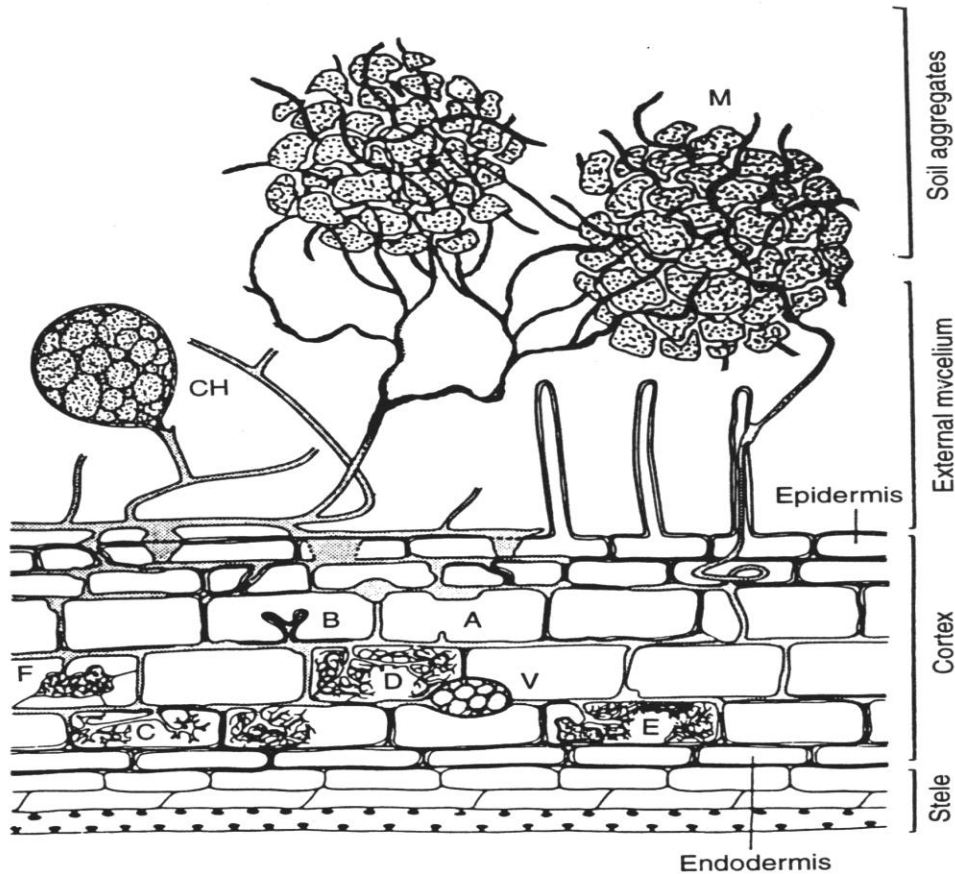


FIGURE 11.4 Schematic diagram of the association of arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregate of a plant root. The external mycelium bears large chlamydospores (CH). Infection of the plant can occur through root hairs or between epidermal cells. Arbusculae at progressive stages in development and senescence are shown (A–F) as is a vesicle (V), and macroaggregate (M). (Adapted from drawings by Sanders *et al.*, 1976 and Bethlenfalvay and Linderman, 1992.)

Απεικόνιση υφών, κυστιδίων και σπορίων ενδομυκορριζικών μυκήτων με ηλεκτρονική μικροσκοπία σάρωσης:

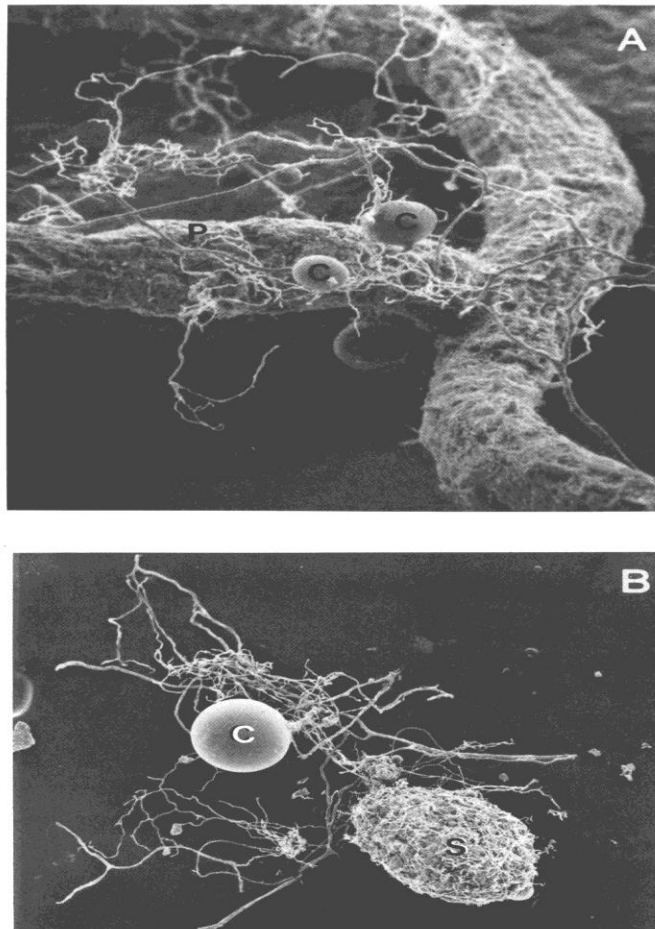


FIGURE 11.6 Scanning electron micrographs of *Glomus* spp. (A) Chlamydospores (C) and hyphae (P) of *G. fasciculatum* on a soybean root, (B) Sporocarp (S), probably containing a single spore and chlamydospore (C) of *G. mosseae*. (From Brown and King, 1982.)

Απεικόνιση υφών, δενδρόμορου ενδομυκορριζικού μύκητα με ηλεκτρονική μικροσκοπία σάρωσης:

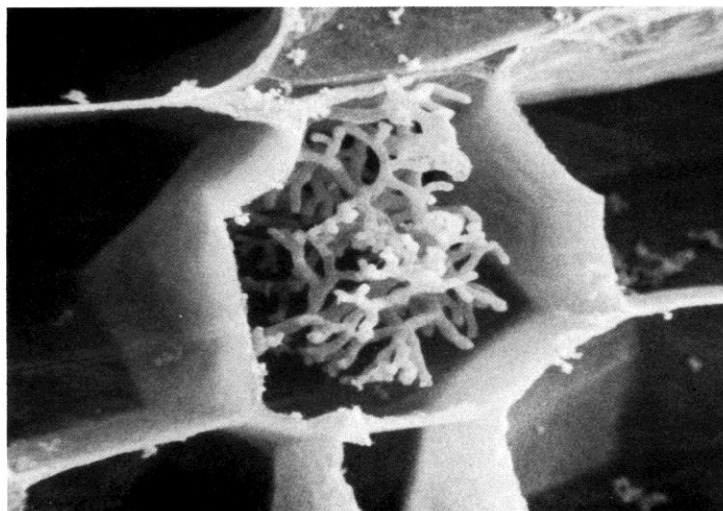
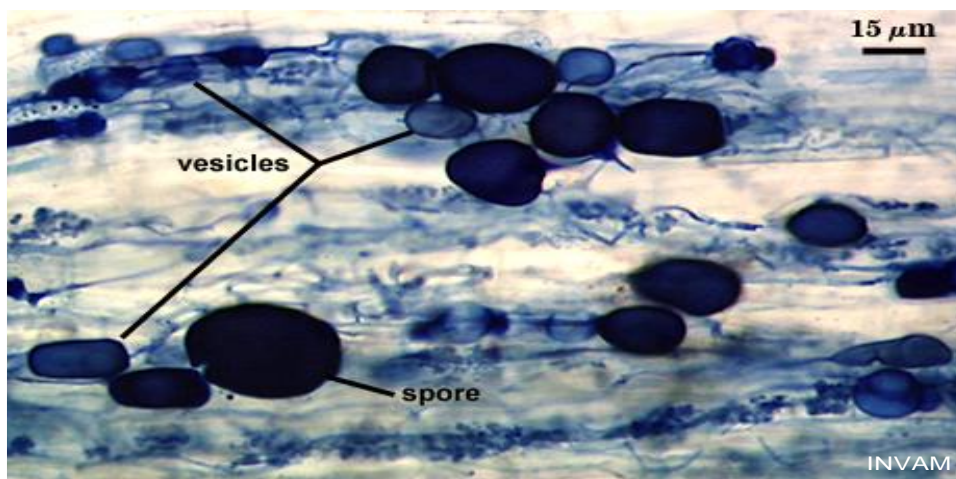
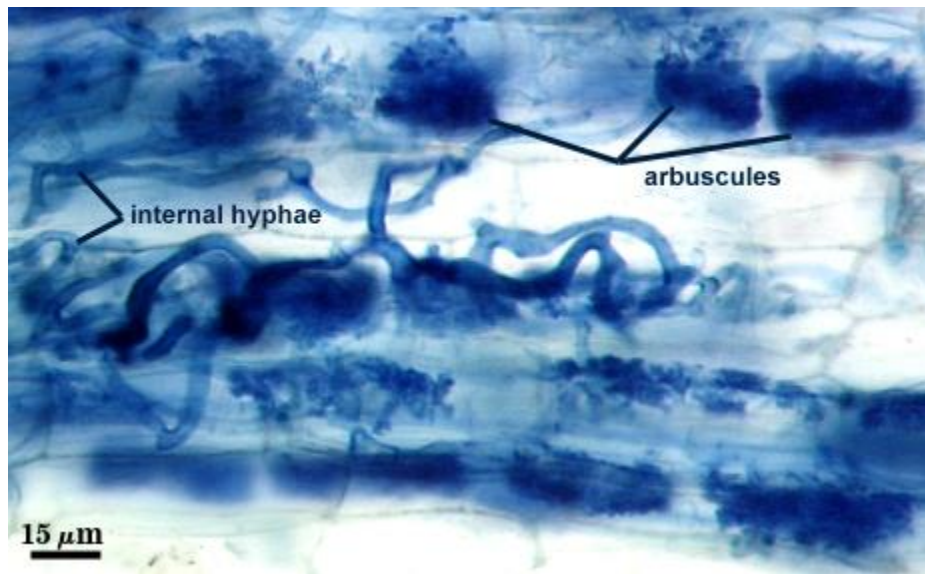


FIGURE 11.5 Arbuscule development, showing how the hyphal branches fill the cytoplasmic volume. (From Kinden and Brown, 1976.)



Χρώση ριζών και παρατήρηση σε απλό μικροσκόπιο: Δενδρόμορφα, υφές, κυστίδια και σπόρια μυκορριζών

Εκτομυκόρριζες (Βασιδιομύκητες, Ασκομύκητες, Ζυγομύκητες):

Έχουν τη μεγαλύτερη σημασία για τα φυσικά και ιδιαίτερα τα δασικά οικοσυστήματα. Οι εκτομυκορριζικοί μύκητες περιλαμβάνουν εκατοντάδες, ίσως και χιλιάδες είδη και σχηματίζουν συμβιωτική σχέση με δενδρώδη κυρίως φυτά (κωνοφόρα, βελανιδιές, οξυές, έλατα, σημύδες, ευκάλυπτους, κλήθρα, λεύκες κ. α.). Στις ρίζες των φυτών σχηματίζουν παχύ μυκητικό έλυτρο (κολεό, sheath), μυκητικό μανδύα (mantle) και το δικτύωμα του Harting. Οι μυκηλιακές υφές εξέρχονται από το μυκητικό μανδύα προς το έδαφος σχηματίζοντας «κορδόνια υφών (strands) που καταλήγουν σε ριζόμορφα (επιμήκεις σχηματισμούς πυκνά πλεγμένων υφών μελανού εξωτερικού χρωματισμού που εξειδικεύονται στην απορρόφηση και μεταφορά νερού, και βοηθούν στην επιμόλυνση νέων ξενιστών).

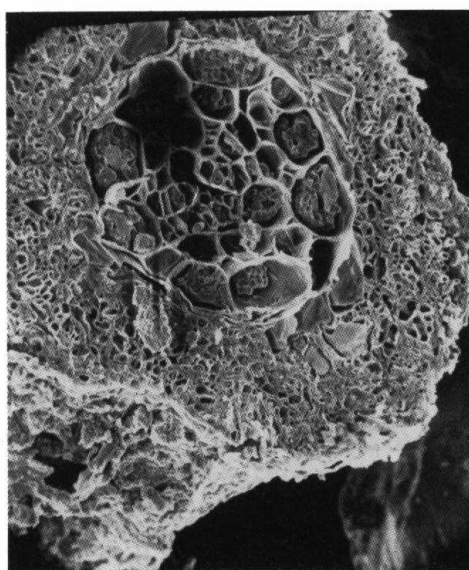
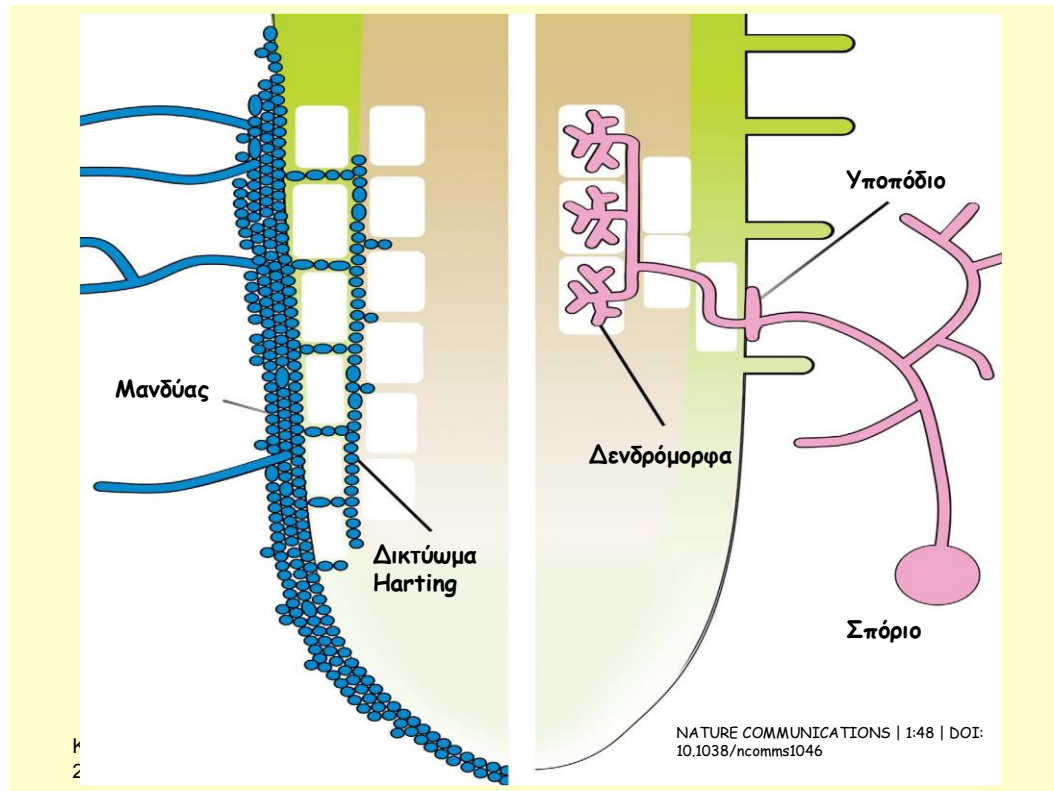


FIGURE 11.1 Scanning electron micrographs of cross section of pine root with mantle of ectomycorrhizal fungi, 300×.

Οι εκτομυκορριζικοί μύκητες εισέρχονται στους μεσοκυττάριους χώρους των εξωτερικών κυτταρικών στοιβάδων της ρίζας (cortex) αλλά, σε αντίθεση με τις ενδομυκόρριζες, δεν διαπερνούν τα κυτταρικά τοιχώματα. Αρκετοί παράγουν ένζυμα όπως φωσφατάσες, κυτταρινάσες και πρωτεάσες που συμμετέχουν στην απορρόφηση φωσφόρου και τη διάσπαση κυτταρινών και πρωτεϊνών αντίστοιχα. Δεν φαίνεται να παράγουν λιγνινάσες και να διασπούν τις λιγνίνες. Επειδή αρκετές εκτομυκόρριζες μπορούν να καλλιεργηθούν *in vitro*, παράγονται τεχνητά μικροβιακά εμβόλια που χρησιμοποιούνται εκτεταμένα στην αποκατάσταση δασικών οικοσυστημάτων.



Συγκριτική γραφικιστική απεικόνιση Ενδομυκορριζών (δεξιά) και Εκτομυκορριζών (αριστερά)

Μυκόρριζες των *Orchidaceae*

Αποικίζουν σε πολύ αρχικά στάδια του μικρούς σπόρους των ορχιδεοειδών που βλαστάνουν και τους παρέχουν άνθρακα και βιταμίνες. Στα μη φωτοσυνθέτοντα σπορόφυτα των *Orchidaceae* παρέχουν άνθρακα σε όλο το βιολογικό τους κύκλο. Σχηματίζουν σπειροειδείς υφές μέσα στα κύτταρα των ξενιστών τους που σύντομα αποσυντίθενται και ο ξενιστής (η ορχιδέα) απορροφά τα θρεπτικά τους στοιχεία. Περιλαμβάνουν αρκετά είδη από τα γένη *Rhizoctonia*, *Marasmius*, *Amanita*, *Fomes*

Μυκόρριζες των *Monotrophaceae*

Παρέχουν άνθρακα στα μη φωτοσυνθέτοντα φυτά των *Monotrophaceae*. Αντίθετα με τους ΜΜ των *Orchidaceae* σχηματίζουν μυκητικό έλυτρο και δικτύωμα του Harting. Επειδή οι ίδιοι μύκητες σχηματίζουν και εκτομυκόρριζες μπορούν να συνδέσουν μυκηλιακά δυο φυτά από τα οποία το φυτοσυνθετικό φυτό που σχηματίζει εκτομυκόρριζα μεταφέρει άνθρακά στο μη φυτοσυνθετικό (παρασιτικό) φυτό.

Δενδροειδείς μυκόρριζες (*Arbutoid*)

Σχηματίζονται από βασιδιομήκυτες (συχνά είναι είδη που σχηματίζουν και εκτομυκόρριζες) σε θάμνους των Μεσογειακών κλιμάτων. Σχηματίζουν μυκητικό μανδύα και μερικές φορές περιορισμένο δικτύωμα του Harting. Η βασική διαφορά

τους με τις εκτυμκόρριζες είναι ότι οι υφές των μυκήτων αυτών εισέρχονται στα κύτταρα του cortex (σε αντίθεση με τους εκτυμκορριζικούς μύκητες) και δημιουργούν σπειροειδείς σχηματισμούς.

Ερικοειδείς μυκόρριζες (Ericoid)

Συμβιώνουν με τις ρίζες των θάμνων (κυρίως ρείκια και βατομουριές) σε όξινα ή/και οργανικά εδάφη, συχνά εκπλυμένα και φτωχα σε N. Στά εδάφη αυτά παρατηρούνται συνήθως μικροί ρυθμοί αποδόμησης της οργανικής ουσίας και νιτροποίησης.

Διαθέτουν ένζυμα όπως χιτινάσες και λιγνινάσες και αποδομούν χιτίνη και λιγνίνουκυτταρινούχες ενώσεις και φωσφατάσες που βοηθούν στην απορρόφηση φωσφόρου