

Bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno

SERGIO CALVO GARCÍA¹

Universidad de Salamanca
sergiocalvo@usal.es

SUMARIO

Algunas plantas establecen simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno. Esta simbiosis proporciona beneficios durante la vida en común a ambos simbiosomas. Las bacterias pueden aprovechar directamente el nitrógeno del aire, originando compuestos absorbibles y susceptibles de incorporarse a la composición del suelo o de los seres vivos. Dicha fijación de nitrógeno se realiza en los nódulos radiculares, gracias a la catálisis del complejo enzimático nitrogenasa.

Palabras clave: bacterias fijadoras de nitrógeno, simbiosis, nódulos radiculares, complejo enzimático nitrogenasa.

SUMMARY

Some plants establish symbiosis with nitrogen-fixing bacteria. This symbiosis provides benefits throughout both symbionts' life in common. Bacteria can take the nitrogen directly from air, resulting absorbable compounds and capable of joining the soil or living being composition. This nitrogen fixing takes place in root nodules, through the enzyme complex nitrogenase catalysis.

Keywords: nitrogen-fixing bacteria, symbiosis, root nodules, enzyme complex nitrogenase.

¹ Sergio Calvo García es estudiante de segundo de Grado en Biología en la Universidad de Salamanca.

1. INTRODUCCIÓN

Comencemos apuntando las características generales del nitrógeno: masa atómica, 14,008; número atómico, 7; densidad, 1,2506; punto de ebullición, -195,8 °C; punto de fusión, -209,86 °C; símbolo N².

El nitrógeno es un elemento químico no metálico, que en condiciones normales aparece como un gas diatómico, incoloro e inodoro. El nitrógeno molecular está ampliamente distribuido en la naturaleza en forma sólida, disuelta y gaseosa. Pero es en la atmósfera donde se encuentra el mayor potencial biológico de reserva de nitrógeno. El nitrógeno que respiran los organismos no es utilizable directamente y sólo algunas plantas en simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno pueden originar compuestos susceptibles de incorporarse al suelo o a los seres vivos, es decir, que pueden originar compuestos aprovechables. Es aquí donde se evidencia el papel vital que tienen dichas plantas para la vida y los seres vivos.

Gran parte de las moléculas biológicas están compuestas por nitrógeno. La importancia de este elemento queda clara en las grandes cantidades de nitrógeno demandadas para formar parte de las moléculas biológicas. Aparece de forma muy abundante en la naturaleza, tanto libre como formando combinaciones; libre constituye 4/5 partes del aire en volumen, y combinado se encuentra en ácidos nucleicos, aminoglúcidos, urea, poliaminas, vitaminas, nitratos, nitritos, proteínas de todo tipo (tanto animales como vegetales), en los responsables de la disponibilidad de la energía (adenosina trifosfato y guanosina trifosfato) y del potencial reductor (NAD(P) y FAD)

La mayoría de los organismos son incapaces de metabolizar el nitrógeno, de modo que tiene que ser transformado en compuestos absorbibles y metabolizables por las plantas. Por lo tanto, la conversión de nitrógeno a formas susceptibles como el amoníaco es esencial para el desarrollo de todos los organismos.

El crecimiento de todas las plantas está determinado de forma directa o indirecta por la disponibilidad de nutrientes minerales, en especial del nitrógeno. Una vez cubiertas las necesidades de agua, el factor limitante más importante es el nitrógeno. Una planta con deficiencia de nitrógeno sufriría clorosis, manifestando una coloración amarillenta de tallos y hojas, falta de desarrollo y debilidad. Por el contrario, cuando la planta tiene suficiente nitrógeno, sus hojas y tallos crecen rápidamente. En agricultura el nitrógeno es el principal nutriente para el crecimiento de las plantas y, así, en suelos carentes de nitrógeno los rendimientos de los cultivos son bajos.

Los átomos de nitrógeno están en continuo movimiento; se desplazan lentamente entre el aire, la tierra, el agua y los organismos, vivos o muertos. A este ininterrumpido ciclo cerrado se le conoce como ciclo del nitrógeno³. La estabilidad del nitrógeno le dificulta la combinación con otros elementos y, por tanto, es difícil de asimilar por los organismos y necesita una gran cantidad de energía para combinarlo con otros elementos. Las bacterias que viven libres en el suelo o en simbiosis con plantas son esenciales para fijar el nitrógeno, tanto nitratos como amonio. Estas bacterias toman directamente el nitrógeno del aire, originando compuestos susceptibles de incorporarse a la composición del suelo o de los seres vivos. De esta forma el nitrógeno atmosférico empieza el ciclo, al ser incorporado a la planta. Los animales herbívoros continúan el ciclo; sintetizan sus proteínas a partir de los herbívoros, mientras que los carnívoros las obtienen a partir de los herbívoros. Posteriormente, mediante los excrementos o al descomponerse los cadáveres, el nitrógeno vuelve al suelo. Los animales forman iones amonio, que tienen una toxicidad elevada y deben ser eliminados (amoníaco, urea o ácido úrico). El ciclo finaliza con la intervención de ciertas bacterias denominadas bacterias desnitrificantes. Estas bacterias devuelven gran cantidad del nitrógeno inorgánico del suelo a la atmósfera.

2. FIJACIÓN ABIÓTICA O BIOLÓGICA DEL NITRÓGENO

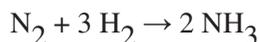
La fijación del nitrógeno se define como la oxidación o reducción del nitrógeno para dar amonio u óxidos. Consiste en la conversión del nitrógeno atmosférico a formas metabolizables, que puedan ser incorporadas por los seres vivos. Estas formas son el ion amonio (NH_4^+) o los iones nitrito (NO_2^-) o nitrato (NO_3^-). Otras sustancias como el dióxido de nitrógeno (NO_2) reaccionan fácilmente para originar algunas de las anteriores.

Existen dos tipos de fijación del nitrógeno: abiótica o biológica.

La *fijación abiótica* engloba aquellos procesos químicos espontáneos, en los cuales se forman óxidos como consecuencia de la combustión de compuestos orgánicos. Una forma de fijación abiótica se produce mediante descargas eléctricas, o mediante la oxidación producida por los rayos, que forman óxidos de nitrógeno. El ser humano también ha conseguido fijar el nitrógeno atmosférico de forma abiótica mediante el método de Haber- Bosch. En 1909 el químico alemán Fritz Haber descubrió un método para la síntesis del amoníaco. Este método supuso un gran avance para los alemanes y revolucionó la economía, ya que permitió obtener fertilizantes baratos y explosivos. Fritz Haber jugó un papel importante en la Primera

3 Cf. F. Castillo Rodríguez, *Bioteología ambiental*, Madrid 2005, 155.

Guerra Mundial, y gracias a su método Alemania no se quedó sin munición ni alimentos. Durante este conflicto bélico, Haber desarrolló gases de fosgeno, cloro o iperita, todos ellos venenosos. Su método consiste en la formación de dos moléculas de amoníaco combinando una molécula de nitrógeno y tres de hidrógeno. La reacción se produce a una temperatura de 500 °C y una presión de unas 200 atmósferas. Como fuente de hidrógeno se utiliza normalmente el metano (CH₄) del gas natural. Para que esta reacción se lleve a cabo se necesita la presencia de un catalizador, que generalmente es níquel.



El segundo paso del método de Haber-Bosch es oxidar el amoníaco hasta ácido nítrico (HNO₃), que al combinarse de nuevo con amoníaco rinde nitrato amónico. El nitrato amónico es el producto final y se utiliza como explosivo o fertilizante.

Otro proceso abiótico de fijación de nitrógeno es la producción de cianamida. La cianamida es empleada normalmente para elaborar cianuro y en ocasiones como fertilizante. Este proceso se realiza haciendo pasar nitrógeno atmosférico sobre cianuro de calcio caliente. Al igual que el método de Bosch, la elaboración de cianamida también necesita la presencia de un catalizador⁴.

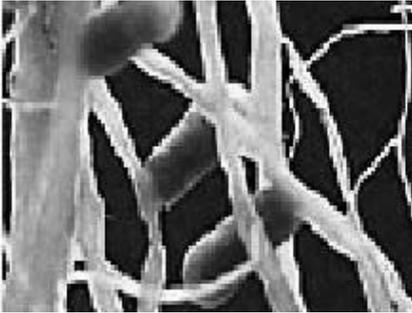
Por su parte, la *fijación biológica* de nitrógeno la realizan algunos organismos que pueden aprovechar directamente el nitrógeno del aire a través de bacterias, formando nódulos⁵. Los nódulos son unas estructuras radiculares resultantes de la simbiosis entre la planta y la bacteria. Estas bacterias forman parte de la denominada rizosfera, que es una zona de interacción única y dinámica entre raíces de plantas y microorganismos del suelo. La comunidad de la rizosfera consiste en una microbiota (bacterias, hongos y algas) y una microfauna (protozoos, nematodos, insectos y ácaros). Las bacterias en simbiosis con una planta hospedante fijan el nitrógeno del aire, es decir, originan compuestos solubles por las plantas, como amoníaco. Con posterioridad, el amoníaco entra en la cadena alimenticia mediante su incorporación a los aminoácidos y proteínas. El enlace que une los dos átomos de nitrógeno tiene un alto coste energético de rotura. Para romper este triple enlace son necesarias grandes cantidades de energía. La enzima nitrogenasa es la encargada de romper dicho enlace, para lo cual necesita 16 moléculas de ATP por N₂ reducido.



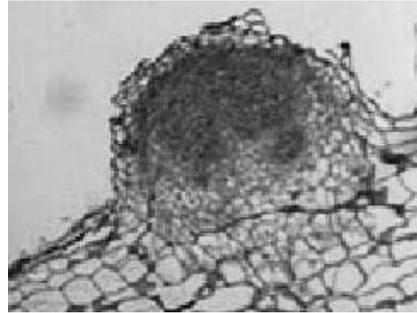
4 Cf. N. J. Fraume Restrepo, *Abecedario Ecológico. La más completa guía de términos ambientales*, Bogotá 2006, 147.

5 Cf. L. Taiz-E. Zeiger, *Filosofía vegetal*, Vol. I, Castellón de la Plana 2006, 121.

Algunas plantas establecen una relación estrecha y persistente con bacterias fijadoras de nitrógeno. Esta simbiosis, que proporciona beneficios durante la vida en común a ambos simbios, se realiza en nódulos radiculares, en los cuales el nitrógeno atmosférico se fija y se proporciona a la planta en forma de compuestos orgánicos nitrogenados. De esta simbiosis la planta obtiene nitrógeno y la bacteria ácido málico en su forma ionizada (malato) y refugio. El malato es un compuesto orgánico implicado en las principales rutas del metabolismo, como son el ciclo de Krebs y en las reacciones anapleróticas de éste.



*Simbiosis de Rhizobium
con una leguminosa.*



*Nódulo visto a través
de un microscopio.*

3. BACTERIAS FIJADORAS DE NITRÓGENO

Dentro de las *bacterias simbióticas* fijadoras de nitrógeno encontramos dos grupos de organismos. Al primer grupo pertenecen bacterias móviles del suelo, que son atraídas hacia la raíz por compuestos que ésta libera. Pertenecen al grupo de quimioorganotrofos aerobios. Se denominan Rizobios. A este grupo pertenecen *Rhizobium* (nodulan en raíces de leguminosas de climas templados y subtropicales), *Azorhizobium* (nódulos en tallos y raíces) y *Bradyrhizobium* (nodula raíces de soja). Existen otros formadores de nódulos de fijación dudosa de nitrógeno como son: *Phyllobacterium* (forma nódulos en tallos y hojas de mirsináceas y rubiáceas) y *Agrobacterium*⁶. El segundo grupo está formado por Actinomicetos (bacterias Gram positivas) que nodulan raíces de muchos árboles y arbustos. Son aquellas bacterias filamentosas que viven en simbiosis con plantas actinorricas (angiospermas capaces de formar nódulos) y son pertenecientes al género *Frankia*. No forma micelio aéreo y sus esporas son inmóviles. Nodula los géneros *Alnus*, *Myrica*,

Casuarina, etc. Esta nodulación es de gran importancia para plantas leñosas perennes, porque aporta nitrógeno al suelo en zonas pobres o repobladas.

Entre las *plantas simbiotes* destacaremos las leguminosas (Fabáceas) por su importante papel en la evolución humana, proporcionando alimento (lentejas, alubias y guisantes), forraje para la nutrición de animales (trébol, arveja, alfalfa...), obtención de madera (*Acacia*, *Leucaena*) o para colonizar suelos pobres faltos de nutrientes (retama, tojo, escoba...).

4. NÓDULOS RADICULARES

La fijación biológica del nitrógeno se realiza en los nódulos radiculares⁷. Los nódulos son el resultado de una perfecta relación de simbiosis entre la planta y las bacterias. Cuando ambos entran en contacto se produce un cambio de diferenciación en la bacteria. Ésta se modifica dando lugar a un bacteroide. El bacteroide con posterioridad expresa su actividad nitrogenasa y gracias al complejo enzima nitrogenasa va a ser capaz de fijar el nitrógeno. Un proceso en principio invasivo por parte de la bacteria, se transforma en un proceso beneficioso para ambos simbiotes.

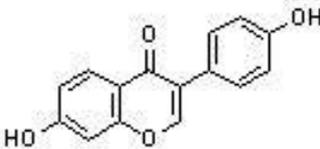
La formación del nódulo radicular es un proceso coordinado mediante una serie de etapas, que implican señalización por parte de la planta y por parte del microsimbionte. Una planta que demanda nitrógeno para satisfacer sus necesidades, va a pasar por una serie de fases o etapas. La primera etapa consiste en un proceso de reconocimiento celular por parte de la bacteria. La planta lanza señales, principalmente quimioattractantes, como son los flavonoides⁸. La bacteria actúa como receptor de estas señales y busca puntos de invasión en la raíz de la planta emisora. La segunda etapa consiste en la infección de la planta, es decir, la bacteria penetra en la raíz de la planta y forma un tubo de infección; ésta avanza por el tubo de infección hasta llegar a la corteza de la raíz. La tercera y última etapa consiste en el establecimiento del simbiosoma (simbiosis diatófa).

El primer paso en el establecimiento de la simbiosis es la liberación de productos fotosintéticos por parte de las plantas. Liberan materia orgánica como carbohidratos, ácidos orgánicos, vitaminas, aminoácidos o compuestos fenólicos. Dentro de los compuestos fenólicos se encuentran los flavonoides participando como quimioattractantes. Cada planta exuda un grupo característico de flavonoides que son detectados específicamente por los productos de los genes nodD de la bacteria. Los flavonoides (o bioflavonoides), también conocidos como Vitamina

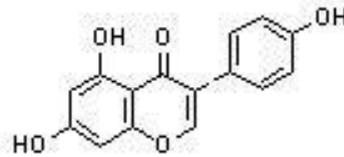
7 Cf. J. R. Peña, *Cuaderno de Histología vegetal*, Salamanca 2010, 167.

8 Cf. L. Taiz-E. Zeiger, *Fisiología Vegetal*, Vol. I, Castellón de la Plana 2006, 551.

P y citrina, son una clase de metabolitos secundarios de las plantas. Son sintetizados a partir de una molécula de fenilalanina y 3 de malonil-CoA. La estructura base presenta un esqueleto C6-C3-C6 y se cicla gracias a una enzima isomerasa. Los flavonoides constituyen una familia muy diversa de compuestos, debido a las modificaciones y adición de grupos funcionales a su estructura base. Un ejemplo de bioflavonoides son el eriodictiol y la apigenina-7-O-glucósido; estos inducen la nodulación de la agrobacteria *Rhizobium leguminosarum*. También los dos bioflavonoides: daidzeina y genisteina son inductores de los genes de la nodulación de varias cepas de *Bradyrhizobium japonicum*. La daidzeina se encuentra en exudados de soja. Además de flavonoides la planta también exuda compuestos tales como aminoácidos y ácidos dicarboxílicos, que actúan como atrayentes nutritivos.



Daidzeina.



Genisteina.

A continuación, se produce un proceso de adhesión por parte del microsimbionte, es decir, de la bacteria. La planta libera en la zona de infección glicoproteínas específicas como la ricadesina y las lectinas, con la finalidad de atraer al microsimbionte. Éste se acerca a la zona de infección de la raíz y libera un compuesto lipopolisacárido denominado factor NOD. El factor NOD induce una serie de deformaciones en los pelos radiculares. Acto seguido, la planta dispara la expresión de ciertas proteínas que facilitan en el microsimbionte la expresión de genes de fijación, también denominados genes FIX. Estos genes provocan que el microsimbionte sea capaz de reconocer las regiones de la planta donde se puede incorporar. Es en este momento cuando la bacteria penetra en el pelo radicular. Para que la bacteria colonice el pelo radicular, éste tiene que perder la pared celular y producirse una invaginación en la membrana celular del microsimbionte.

5. TUBO DE INFECCIÓN

Como respuesta a la infección del microsimbionte, la planta forma el llamado hilo o tubo de infección⁹. El tubo de infección es un depósito de pared celular que

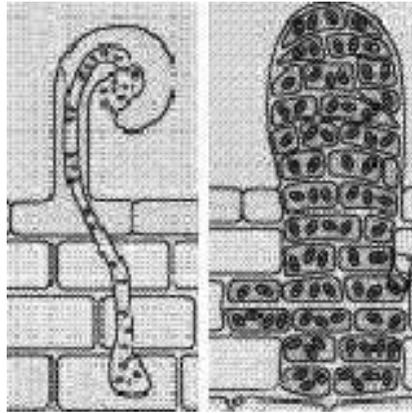
9 Cf. J. R. Peña, *Cuaderno de Histología vegetal*, Salamanca 2010, 167.

la planta deposita alrededor de la lesión producida por el microsimbionte al entrar en el pelo radicular. El tubo de infección avanza por el pelo radicular hasta alcanzar la corteza de la raíz. En la corteza las bacterias se liberan colonizando el citoplasma de la célula vegetal. En dichas bacterias se producen una serie de cambios en su morfología y se diferencian dando lugar a un bacteroide (usualmente son cambios quimiotácticos), de forma que va a ser incorporado como bacteroide, es decir, una bacteria modificada.

En su camino hasta el citoplasma de la célula vegetal, la bacteria queda envuelta de una membrana peribacteroidea. El origen de ésta son restos de membrana celular vegetal. Una vez dentro del citoplasma, las bacterias, mediante la liberación de factores Nod, inducen la división celular y estimulan un desarrollo anormal de las células corticales. Esto produce un crecimiento anormal que acaba rompiendo la superficie de la raíz y da lugar a unas estructuras capaces de fijar nitrógeno. La continua proliferación de las células corticales y de los bacteroides, rizobios desarrollados, forma unas estructuras tumorales denominadas nódulos radiculares.

Las bacterias que forman parte de estos nódulos radiculares se denominan rizobios. Los rizobios de forma independiente no pueden fijar nitrógeno, sino que requieren una planta hospedante. Ni la planta ni la bacteria pueden fijar nitrógeno de manera independiente. Las bacterias gram-negativas del género *Rhizobium* necesitan algo de oxígeno para fijar nitrógeno. Pero hay un inconveniente, la nitrogenasa, enzima que cataliza la reacción principal de la fijación de nitrógeno, es inactivada por el oxígeno. La acción de la leghemoglobina soluciona el problema planteado anteriormente. La leghemoglobina es una proteína reguladora que controla los niveles de concentración de oxígeno en el interior del nódulo radicular. Dicha proteína contiene hierro y actúa como un tampón; aumenta y disminuye la concentración de oxígeno en el interior del nódulo con la finalidad de mantenerlo constante.

Cuando los rizobios son liberados del tubo de infección y penetran en el citoplasma de las células radicales, quedan rodeados por una membrana propia. De esta forma evitan el contacto directo con el citoplasma de la célula, formando lo que se denomina un simbiosoma. El simbiosoma pasa a ser el elemento funcional, cuya única función es la de fijar nitrógeno. En el interior de los simbiosomas las bacterias pueden multiplicarse de forma proliferativa hasta que se inicia la fijación del nitrógeno. En este momento cesa la división celular, ya que son procesos incompatibles; cuando se inicia la fijación, la división celular finaliza.



Tubo de infección; Nódulo.

Los nódulos presentan dos regiones. La primera es una región central con células de gran tamaño invadidas por bacteroides¹⁰. En esta región, formada por células vegetales, las bacterias modificadas que se encuentran en el interior de sus citoplasmas se multiplican con rapidez. La segunda región es una zona meristemática externa. Aquí continuamente se agregan nuevas células permitiendo al nódulo crecer. El crecimiento del nódulo alargará la vida útil del mismo, lo que permite al nódulo fijar nitrógeno de forma indefinida. La zona meristemática presenta células más pequeñas, ricas en peroxisomas y retículo endoplasmático. Las células meristemáticas no están invadidas por bacteroides. El nódulo a través del floema de la raíz recibe fotosintatos originados en la planta a cambio del nitrógeno fijado. En su periferia el nódulo está rodeado por una endodermis que está conectada directamente con la endodermis radicular. El diámetro de estas estructuras es de pocos milímetros, varía de unas especies a otras entre 0,2 milímetros y 4 milímetros.

Existen dos *tipos de nódulos*. Por un lado, están los nódulos que presentan un crecimiento limitado, denominados nódulos de crecimiento determinado, que se caracterizan por presentar una estructura externa con apariencia esférica. Los nódulos de crecimiento limitado no presentan células de transferencia. El otro tipo son los denominados nódulos de crecimiento indeterminado o ilimitado. Estos nódulos siempre poseerán células meristemáticas en división que permitirán al nódulo crecer, sí presentan células de transferencia y las células presentan un elevado número de vacuolas, principalmente las células periféricas.

¹⁰ Cf. E. Villalobos Rodríguez, *Fijación simbiótica del Nitrógeno*, San José (Costa Rica) 2006, 5.

6. COMPLEJO ENZIMÁTICO NITROGENASA

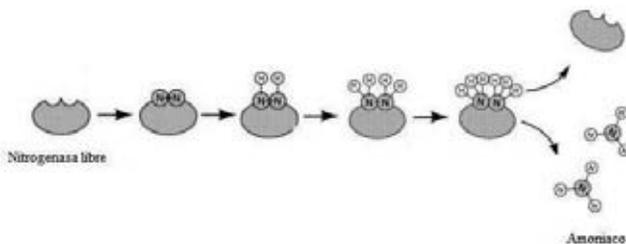
Las bacterias fijadoras de nitrógeno están equipadas con un complejo enzimático denominado nitrogenasa. La nitrogenasa es un enzima proteico, formado por dos metaloproteínas: la ferroproteína y la molibdoferroproteína. Este enzima produce la catálisis de la reacción primordial de la fijación del nitrógeno, es decir, la transformación en amoníaco del nitrógeno presente en la atmósfera. El complejo enzimático nitrogenasa se inactiva irreversiblemente en presencia de oxígeno. Por lo tanto, la presencia de grandes cantidades de oxígeno en el nódulo radicular restringe la fijación de nitrógeno. Para su máxima eficiencia la nitrogenasa debe trabajar a muy bajas tensiones de oxígeno. La leghemoglobina actúa como filtro de oxígeno; además este pigmento regula la tensión de oxígeno en el nódulo radicular. De esta forma permite que la nitrogenasa desarrolle su actividad eficientemente, para lo cual requiere gasto de ATP y es inhibida por ADP.

El complejo enzimático nitrogenasa tiene dos unidades. La primera unidad está formada por cuatro subunidades proteicas, que constituyen el cofactor conocido como cofactor hierro molibdeno. Es aquí donde se reduce el nitrógeno y hay que mencionar que esta unidad tiene actividad reductora. La segunda unidad está formada por un homodímero, es decir, dos unidades idénticas. Posee átomos de hierro acomplejados con azufre de determinadas proteínas¹¹.

La conversión de nitrógeno a amoníaco por el complejo enzima nitrogenasa ocurre mediante una sucesión de reacciones de transferencia hidronio-electrones.



Para transferir un par de electrones se requieren cuatro moléculas de ATP. Como es necesario transferir cuatro pares de electrones por cada molécula de nitrógeno reducido, el balance final de consumo es de dieciséis ATP. El elevado coste de ATP necesario para romper las moléculas se debe a la fuerza de unión $\text{N}\equiv\text{N}$. La energía necesaria para romper este triple enlace es muy elevada (225 kcal/mol).



Reducción de nitrógeno catalizada por la nitrogenasa.

11 www.rcbs.org (19/4/2011)

12 www.fisicanet.com (22/4/2011)

La fuente primaria de energía y de poder reductor es la sacarosa. La sacarosa es un disacárido formado por una molécula de glucosa y otra de fructosa, originada en el proceso fotosintético. El tejido vascular constituido por células que transportan savia elaborada en sentido descendente, denominado floema, es el encargado de transportar a la raíz sacarosa. Los electrones para la reducción llegan al complejo mediante unas proteínas hierro-azufre que intervienen en el transporte de electrones.

7. ASIMILACIÓN DE NITRATOS Y AMONIO

No todas las especies vegetales son capaces de establecer simbiosis con una bacteria. Esas especies que no establecen simbiosis absorben fuentes de nitrógeno disponibles en el suelo, debido a que no realizan el mecanismo de fijación biológica. Normalmente absorben nitratos y en ocasiones amonio¹³. El nitrato puede ser utilizado directamente, según entra en la célula, o acumularse en vacuolas, debido a que en determinadas concentraciones es tóxico. Una vez en la planta, el nitrato debe reducirse hasta amonio mediante una reacción en la cual no hay actividad nitrogenasa. Hay una primera reacción en la cual el nitrato se reduce a nitrito. Esta reacción está catalizada por el enzima nitrato reductasa. En la segunda reacción el nitrito se convierte en amonio mediante la catálisis del enzima nitrito reductasa. Finalmente, el amonio se transforma en los plastidios o en el citoplasma, en aminoácidos. El tejido vascular transportador de sabia bruta o xilema transporta posteriormente a los aminoácidos hasta los centros de consumo.



R1: Nitrato reductasa. R2: Nitrito reductasa.

Para formar elementos más complejos se realiza una reacción entre un aminoácido y un alfa-cetoácido, es decir, una transaminación. El nitrógeno reducido se asimila en una reacción catalizada por dos enzimas; la enzima glutamina sintetasa y glutamato sintasa. En un primer paso, se forma glutamina y posteriormente dos moléculas de glutamato. Una de las moléculas de glutamato se utiliza para incorporar amonio y la otra es transferida directamente al xilema para su posterior utilización como amida o ureidos. Entre las amidas destacan la asparagina y glutamina, mientras que en los ureidos, la alantoina y ácido alantoico¹⁴.

Una cantidad excesiva de amonio o nitrato puede ser nociva para la planta. Por esta razón la planta se ve sometida a un proceso de regulación génica y enzimática.

13 Cf. M. J. Bonete Pérez y R. M. Martínez-Espinosa (coords.), *Avances en el metabolismo del Nitrógeno*, Alicante 2009, 51.

14 www.fisicanet.com (22/4/2011)

Un ejemplo de ello es la glutamina, que inhibe la absorción de amonio o nitrato. La presencia o ausencia de luz y la disponibilidad de glucosa, actúan como reguladores génicos, de modo que la luz es un efector positivo.

8. BALANCE DE LA FIJACIÓN DEL NITRÓGENO ATMOSFÉRICO

El carbono asimilado por fotosíntesis nos proporciona una estimación de la cantidad de nitrógeno fijado por las plantas, en el periodo de un año:

“La cantidad global de carbono fijado es alrededor 70.000 Tg (Terragramos = 1 millón de toneladas métricas). Aunque no existe una relación única de carbono/nitrógeno para las plantas, un valor medio de 50:1 es una cantidad adecuada considerando la distribución de árboles, hierbas y cosechas. El valor de nitrógeno consumido calculado por esta relación es del orden de 1400 Tg. Por otro lado, las plantas utilizan solamente entre el 30% y el 60% del nitrógeno mineral asequible en el suelo. Por lo tanto, calculando la capacidad de mineralización global del suelo, el consumo de nitrógeno, para una eficacia del 40 %, es aproximadamente de 3.500 Tg., es decir, un 3% del nitrógeno total contenido en el suelo 105.000 Tg.”¹⁵

“La fijación simbiótica del nitrógeno, equivalente a 120Tg., es relativamente mas baja que la cantidad de nitrógeno asimilado de los minerales del suelo, pero representa el 8,5% del consumo total del nitrógeno de la planta debido a la alta eficacia de la transferencia de este nitrógeno fijado a la misma. Los fertilizantes aportan una cantidad de nitrógeno equivalente al 50 % del nitrógeno asimilado por la fijación biológica, y además, debido a la baja eficacia de la transferencia a la planta del nitrógeno contenido en los fertilizantes, el consumo total por la planta equivale solo al 2 %.”¹⁶

Hay varios factores ambientales que limitan la fijación del nitrógeno. La nodulación se ve afectada por el exceso o carencia en determinados elementos minerales. Un defecto de Molibdeno influye negativamente en la fijación del nitrógeno. Otro elemento mineral es el Hierro, que sin embargo cuando escasea no tiene un efecto directo sobre la fijación del nitrógeno. El Hierro y el Molibdeno son elementos constituyentes de la nitrogenasa¹⁷.

15 M. Megías Guijo- A. J. Palomares Díaz- F. Ruiz Berraquero (eds.), *Aportaciones a la Biología de la fijación del Nitrógeno atmosférico*, Sevilla 1991, 12.

16 *Ib.*, 12.

17 Cf. E. Villalobos Rodríguez, *Fijación simbiótica del Nitrógeno*, San José (Costa Rica) 2006, 9.

La temperatura también es un factor ambiental limitante que afecta de forma indirecta. La presencia de altas temperaturas incrementa la respiración; esto hace que el carbono disponible para la simbiosis sea menor. Con temperaturas inferiores a los 7 °C la nodulación es inexistente y en el caso extremo de altas temperaturas, la probabilidad de nodulación es menor, debido a la reducción de los pelos radiculares.

El agua y la luz afectan también a la simbiosis. Cuando la disponibilidad de agua es baja, la fijación del nitrógeno es menor; mientras que la luz influye indirectamente a través de la fotosíntesis. La fotosíntesis produce los carbohidratos necesarios para el desarrollo y funcionamiento del nódulo.

Otros factores limitantes que actúan en menor medida son las enfermedades como hongos o virus y la diferente concentración de gases que hay en el terreno. Algunos de los nutrientes esenciales necesarios para el desarrollo de la actividad nodular como son el Fósforo, Hierro, Calcio, Molibdeno, Cobalto y Zinc, son escasos. En lugares con elevadas precipitaciones los procesos de lixiviado producen su escasez, por lo tanto, la disponibilidad de elementos nutritivos y la actividad de los microorganismos fijadores son esenciales para la fijación biológica del nitrógeno.

9. BIBLIOGRAFÍA

- E. Villalobos Rodríguez, *Fijación simbiótica del Nitrógeno*, San José (Costa Rica) 2006.
- F. Castillo Rodríguez, *Biotecnología ambiental*, Madrid 2005.
- J. R. Peña, *Cuaderno de Histología vegetal*, Salamanca 2010.
- L. Taiz-E. Zeiger, *Fisiología Vegetal*, Vol. I, Castellón de la Plana 2006.
- M. J. Bonete Pérez y R. M. Martínez-Espinosa (coords.), *Avances en el metabolismo del Nitrógeno*, Alicante 2009.
- M. Javierre González (ed.), *Gran Enciclopedia Universal*, Vol. IX y XII, Madrid 2004.
- M. Megías Guijo- A. J. Palomares Díaz- F. Ruiz Berraquero (eds.), *Aportaciones a la Biología de la fijación del Nitrógeno atmosférico*, Sevilla 1991.
- N. J. Fraume Restrepo, *Abecedario Ecológico. La más completa guía de términos ambientales*, Bogotá 2006, 147.
- www.fisicanet.com (22/4/2011)
- www.rcbs.org (19/4/2011)
- www.unavarra.es (19/4/2011)

