

37

Đất và dinh dưỡng thực vật



▲ Hình 37.1 Tình trạng này liệu có tái diễn?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 37.1. Đất là tài nguyên sống có hạn
- 37.2. Thực vật cần các nguyên tố thiết yếu để hoàn thành chu trình sống của mình
- 37.2. Dinh dưỡng của thực vật thường liên quan đến các sinh vật khác

TỔNG QUAN

“Dân tộc nào tàn phá đất của mình thì tự huỷ diệt mình”

Tổng thống Franklin D. Roosevelt đã viết những lời này năm 1937 khi nói đến thảm họa về sinh thái và con người đã tàn phá vùng Đồng bằng Lớn Tây Nam, một vùng trở thành tên gọi là Chảo Bụi (Dust Bowl). Tình trạng hạn hán nặng nề và kỹ thuật canh tác không hợp lý trong hàng thập kỷ đã gây nên hàng loạt các trận bão bụi có sức phá huỷ nặng vùng đất này. Trước khi các chủ trang trại đến đây, thì vùng Đồng bằng Lớn được bao phủ bằng những bãi cỏ dày có tác dụng giữ đất chống lại các đợt hạn hán liên tiếp và những trận mưa như trút nước. Nhưng cuối những năm 1800 và đầu những năm 1900, nhiều chủ trại đã định cư ở vùng này, gieo trồng lúa mì và chăn nuôi gia súc. Bằng cách sử dụng đất kiểu này đã làm cho đất phải chịu sự xói mòn do gió gây ra. Một vài năm hạn hán làm cho vấn đề càng thêm nghiêm trọng. Trong những năm 1930, lượng lớn đất màu mỡ bị thổi bay đi trong những “trận bão tuyết đen” làm cho hàng triệu hectare đất canh tác không sử dụng được (Hình 37.1). Một trong những trận bão bụi tồi tệ nhất, những đám mây đầy bụi bị thổi về hướng đông đến Chicago nơi mà đất rơi giống như tuyết rơi và thậm chí đến vùng phía đông xa xôi như New York và Washington, D.C. Hàng trăm ngàn dân trong vùng Dust Bowl bị buộc phải từ bỏ nhà cửa và đất đai của mình, một cảnh ngộ khó khăn trở nên sống mãi trong tiểu thuyết của John Steinbeck - *The Grapes of Wrath* (Những chùm nho của trận đói).

Sự quản lý đất sai lầm theo các kiểu khác nhau luôn tái diễn trong suốt lịch sử của loài người và tiếp tục đến

hôm nay. Hơn 30% đất canh tác thế giới có sản lượng giảm sút bắt nguồn từ điều kiện đất trồng nghèo chất dinh dưỡng như sự ô nhiễm hoá chất, sự thiếu hụt chất khoáng, độ chua, độ mặn và hệ thống tưới tiêu yếu kém. Khi dân số thế giới tiếp tục tăng trưởng, yêu cầu về lương thực tăng lên. Do chất lượng đất là nhân tố quyết định chủ yếu của năng suất cây trồng, yêu cầu về quản lý tài nguyên đất một cách hợp lý chưa bao giờ gay gắt như hiện nay.

Đất tốt cải thiện sự sinh trưởng thực vật nhờ tăng cường sự dinh dưỡng của chúng. Dinh dưỡng chính là quá trình sinh vật hấp thụ và sử dụng các chất dinh dưỡng. Như đã thảo luận trong Chương 36, thực vật thu nhận chất dinh dưỡng từ cả khí quyển và đất. Dùng ánh sáng mặt trời như là một nguồn năng lượng, thực vật tạo các chất dinh dưỡng hữu cơ nhờ khử carbon dioxide thành đường qua quá trình quang hợp. Thực vật trên cạn cũng hấp thụ nước và các chất dinh dưỡng khoáng khác từ đất nhờ hệ rễ của chúng. Trong chương này, chúng ta thảo luận các tính chất vật lý cơ bản của đất và các nhân tố ảnh hưởng và chi phối chất lượng đất. Tiếp đó, chúng ta khảo sát tại sao các chất dinh dưỡng vô cơ nhất định là cần thiết cho hoạt động chức năng của cây. Cuối cùng, chúng ta xem xét một số đặc điểm thích nghi dinh dưỡng đã tiến hoá ở thực vật thường có liên quan với các sinh vật khác.

KHÁI NIỆM

37.1

Đất là tài nguyên sống có hạn

Các tầng đất mặt mà từ đó thực vật hấp thụ gần như tất cả nước và các chất khoáng chúng cần, chứa rất nhiều loài sinh vật sống tương tác với nhau và với môi trường vật lý. Hệ sinh thái phức tạp này có thể mất hàng thế kỷ để hình thành nhưng có thể bị huỷ hoại do sự quản lý tồi của con người chỉ trong một vài năm. Để hiểu tại sao đất phải được bảo vệ và tại sao các thực vật đặc thù sinh sống được tại những vùng đất của chúng, chúng ta phải đánh giá đúng các tính chất vật lý cơ bản của đất: kết cấu và thành phần của nó.

Kết cấu của đất

Kết cấu của đất phụ thuộc vào cỡ của hạt đất. Cỡ hạt đất có thể xếp dịch trong phạm vi từ đất cát thô (đường kính 0,02 - 2mm) tới đất phù sa (0,002 - 0,02mm) và đến hạt sét hiển vi (nhỏ hơn 0,002mm). Các hạt đất có cỡ khác nhau này chủ yếu bắt nguồn từ quá trình phong hoá đá. Nước đóng băng trong các đường nứt của đá gây ra sự đứt gãy cơ học và các acid yếu trong đất phân giải hoá học đá. Khi các sinh vật thâm nhập vào đá, chúng tăng cường biện pháp phân giải hoá học và cơ học. Ví dụ, rễ cây tiết ra các acid hoà tan đá và sự sinh trưởng của chúng trong các khe nứt dẫn đến sự đứt gãy cơ học. Các hạt khoáng được phóng thích nhờ quá trình phong hoá trộn lẫn với các sinh vật sống và mùn - di tích của sinh vật chết và chất hữu cơ khác hình thành nên lớp đất bề mặt. Lớp đất bề mặt và các lớp đất riêng biệt khác hay tầng đất trồng thường có thể nhìn thấy ở nơi có đường bộ cắt qua hoặc hố sâu (Hình 37.2). Lớp đất bề mặt hay tầng A (tầng mặt) có thể phân bố trong phạm vi chiều sâu từ vài mm đến hàng mét. Chúng ta tập trung chủ yếu vào tính chất của lớp đất bề mặt, bởi vì đó là tầng đất quan trọng nhất cho sự sinh trưởng của phần lớn thực vật.

Trong lớp đất bề mặt, cây được nuôi dưỡng bằng dung dịch đất, nước và các chất khoáng hoà tan trong các lỗ giữa các hạt đất. Các lỗ đó cũng chứa các túi không khí. Sau một trận mưa lớn, nước rút đi khỏi các khoảng lớn hơn trong đất, nhưng các khoảng bé hơn lại giữ nước do các phân tử nước bị hút vào các bề mặt tích điện âm của hạt đất sét và các hạt đất khác.

Các lớp đất bề mặt mà là màu mỡ nhất - hỗ trợ sinh trưởng phong phú nhất là đất nhiều mùn (đất thịt) với lượng đất cát, bùn và sét gần tương đương nhau. Các đất nhiều mùn có đủ hạt bùn nhỏ và hạt sét để tạo diện tích

bề mặt lớn cho sự dính bám, giữ chất khoáng và nước. Trong khi đó, các khoảng lớn hơn giữa các hạt cát cho phép khuếch tán hiệu quả oxygen đến rễ. Đất cát thường không giữ đủ nước để hỗ trợ cho sự sinh trưởng mạnh của cây, còn đất sét pha có khuynh hướng giữ quá nhiều nước. Khi đất không được tưới tiêu một cách hợp lý thì không khí bị nước thay thế, và rễ lâm vào tình trạng thiếu oxygen. Lớp đất bề mặt màu mỡ nhất điển hình có lỗ chứa một nửa nước và một nửa không khí, cung ứng sự cân bằng tốt giữa độ thông khí, khả năng lưu thông nước và khả năng dự trữ nước. Tính chất vật lý của đất có thể được điều chỉnh nhờ bổ sung vật liệu cải tạo đất như rêu nước hay thủy đài, phân ủ, phân chuồng hoặc cát.

Thành phần của lớp đất mặt

Thành phần hoá học của lớp đất này gồm thành phần vô cơ (chất khoáng) và thành phần hữu cơ. Thành phần hữu cơ gồm nhiều dạng sống định cư trong đất.

Các thành phần vô cơ

Điện tích bề mặt của các hạt đất quyết định khả năng liên kết của chúng với nhiều chất dinh dưỡng. Phần lớn các hạt đất tích điện âm. Các ion tích điện dương (cation) như kali (K^+), calcium (Ca^{2+}) và magnesium (Mg^{2+}) đều dính bám vào các hạt này và do đó không dễ bị mất đi do ngấm chiết theo nước ngấm qua đất. Song rễ không hấp thụ trực tiếp các cation khoáng từ hạt đất. Các cation trở nên dễ sử dụng khi chúng tan trong dung dịch đất nhờ sự trao đổi cation. Trong quá trình này, các cation khoáng được thay thế khỏi hạt đất bằng các cation khác đặc biệt là H^+ và đi vào dung dịch đất, sau đó được lông hút hấp thụ (Hình 37.3). Khả năng trao đổi cation của đất được

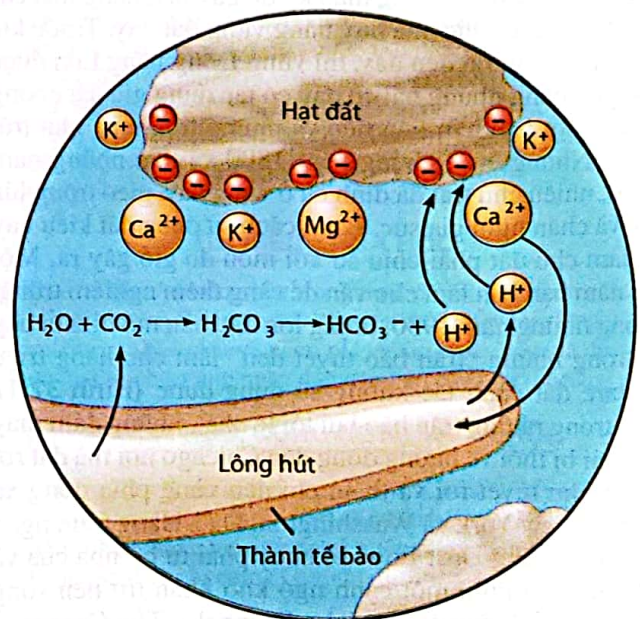


Tầng đất A là lớp đất tầng mặt, một hỗn hợp gồm đá bị phân giải có kết cấu khác nhau, các sinh vật sống và chất hữu cơ đang thối rữa.

Tầng đất B chứa chất hữu cơ ít hơn nhiều so với tầng đất A và bị phong hoá ít hơn.

Tầng đất C gồm chủ yếu đá bị phân giải một phần, đáp ứng như là nguyên liệu gốc (parent material) cho các tầng đất phía trên.

▲ Hình 37.2 Tầng đất trồng (tầng thổ nhưỡng).



▲ Hình 37.3 Sự trao đổi cation trong đất.

? Nguyên tố nào có thể dễ bị chiết ngấm khỏi đất do mưa to - cation hay anion? Giải thích.

xác định bằng số lượng các vị trí dính bám cation và bằng pH. Đất có khả năng trao đổi cation cao hơn thường có lượng dự trữ các chất dinh dưỡng khoáng lớn hơn.

Các ion tích điện âm (anions) như các chất dinh dưỡng thực vật là nitrate (NO_3^-), phosphate (H_2PO_4^-) và sulfate (SO_4^{2-}), không liên kết chặt với các hạt đất tích điện âm và do đó dễ bị rửa trôi. Trong trận mưa to hoặc sự tưới nước, chúng bị thấm vào nước ngầm nên rễ không hấp thụ được.

Các thành phần hữu cơ

Mùn là thành phần hữu cơ chủ yếu của lớp đất bề mặt. Mùn gồm nguyên liệu hữu cơ được tạo ra do vi khuẩn và nấm phân giải các sinh vật chết, phân, lá rụng và chất hữu cơ khác. Mùn ngăn chặn hạt đất khỏi xếp chặt với nhau và tạo ra đất bờ tơi xốp có khả năng giữ nước nhưng vẫn đủ xốp để thông khí một cách hợp lý cho rễ. Mùn cũng làm tăng khả năng trao đổi cation của đất và là kho chứa các chất dinh dưỡng khoáng vì các vi sinh vật phân giải dần chất hữu cơ và cung cấp dần các chất khoáng cho đất.

Lớp đất bề mặt cũng là chỗ sinh sống cho nhiều sinh vật. Một thìa cà phê lớp đất tầng mặt chứa khoảng 5 tỷ vi khuẩn sống chung với nấm, tảo và các nguyên sinh vật khác, các côn trùng, giun đất, giun tròn và rễ cây. Hoạt động của tất cả các sinh vật này có ảnh hưởng lên tính chất vật lý và hoá học của đất. Ví dụ, giun đất tiêu thụ chất hữu cơ và nhận chất dinh dưỡng từ vi khuẩn và nấm sinh sống trên nguyên liệu đó. Chúng tiết ra các chất thải và chuyển lượng lớn nguyên liệu đến bề mặt đất. Ngoài ra, chúng chuyển chất hữu cơ vào các tầng đất sâu hơn của đất. Thật ra, giun đất trộn và kết thành khối các hạt đất cho phép khuếch tán khí tốt hơn và giữ nước. Rễ cây cũng có ảnh hưởng lên kết cấu và thành phần đất. Ví dụ, nhờ liên kết với đất, rễ cây làm giảm sự rửa trôi, và do tiết ra các acid nên làm giảm pH đất.

Sự bảo vệ đất và nông nghiệp bền vững

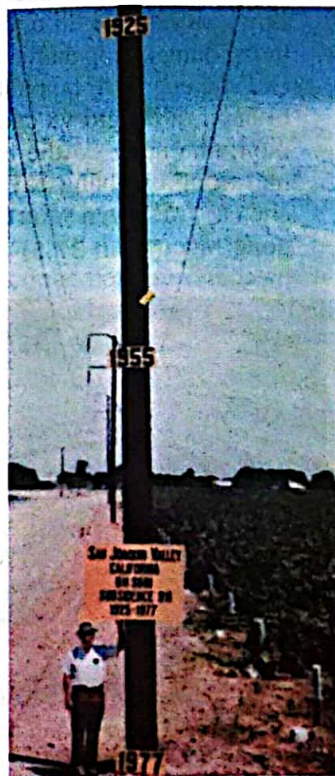
Người trồng trọt thời xa xưa đã biết rằng sản lượng trên một mảnh đất giảm sút theo năm. Chuyển đến vùng đất chưa được canh tác, họ cũng thấy kiểu giảm năng suất tương tự theo thời gian. Cuối cùng, họ tin rằng đất - nếu được bón phân - là nguồn tài nguyên được phục hồi có thể trồng được cây ở những mùa tiếp theo tại một địa điểm cố định. Từ đây xuất hiện loại hình nông nghiệp định cư và dẫn đến một phương thức sống mới. Con người bắt

đầu xây dựng nhà ở lâu dài - những làng xã đầu tiên. Họ cũng dự trữ lương thực để sử dụng giữa các vụ thu hoạch và với lượng lương thực dự thừa, một số thành viên của các quần xã ban đầu này chuyên dùng cho việc chiếm cứ vùng đất chưa trồng trọt. Tóm lại, việc quản lý đất nhờ bón phân và các biện pháp kỹ thuật khác giúp chuẩn bị phương thức cho việc xác lập đời sống xã hội hiện đại.

Trong phần này, chúng ta sẽ thảo luận về người nông dân tưới nước và cải tạo đất như thế nào để duy trì sản lượng cây trồng cao. Mục tiêu là một **nền nông nghiệp bền vững** - một phương án gồm nhiều biện pháp trồng trọt chú trọng bảo tồn, an toàn môi trường và mang lại lợi ích. Chúng ta cũng xem xét các vấn đề như sự rửa trôi, sự nén chặt đất và sự ô nhiễm đất đang gây ra sự suy thoái đất toàn cầu như thế nào.

Sự tưới nước

Do nước thường là nhân tố hạn chế sinh trưởng của cây, nên có lẽ không có biện pháp kỹ thuật nào làm tăng năng suất cây trồng nhiều như sự tưới nước. Song, tưới nước làm thất thoát lớn tài nguyên nước ngọt. Trên phạm vi toàn cầu, khoảng 75% tổng sử dụng nước ngọt được dành cho nông nghiệp. Nhiều sông ở vùng Tây Nam Hoa Kỳ biến thành những dòng nước nhỏ do chia nước cho thủy lợi. Song nguồn nước thủy lợi không phải là nước bề mặt như sông và hồ mà là nguồn nước ngầm dự trữ gọi là *tầng nước ngầm*. Trong một số phần đất của thế giới, tốc độ loại bỏ nước đang vượt quá sự phục hồi tự nhiên của tầng nước ngầm. Kết quả là **sự lún đất** - sự lún xuống từ từ hoặc sự hạ thấp đột ngột của bề mặt Trái Đất (**Hình 37.4**). Sự lún đất làm biến đổi kiểu tiêu thoát nước, gây thiệt hại cho các công trình kiến trúc do con người xây dựng, làm mất đi các mạch nước ngầm và gia tăng thảm họa của sự úng ngập.



◀ Để nhấn mạnh những tác động nguy hại của hiện tượng lún đất ở thung lũng San Joaquin, California, nhà địa lý Joseph F. Poland (chụp năm 1977) dựng cột báo hiệu độ cao gần đúng của bề mặt đất năm 1925 và 1955.



▲ Sự lún đất đột ngột là do việc sử dụng quá mức nước ngầm để tưới nước dẫn đến việc hình thành hố đất sụt này ở Florida.

▲ Hình 37.4 Sự lún đất do khai thác quá mức nước ngầm.

Sự tưới nước, đặc biệt từ nước ngầm, cũng có thể dẫn đến sự hoá mặn đất - sự hình thành đất quá mặn cho cây trồng. Các loại muối hoà tan trong nước tưới tích lũy trong đất khi nước bay hơi làm cho thể nước của dung dịch đất càng âm hơn. Gradient thế nước từ đất đến rễ giảm xuống, làm giảm sự hấp thụ nước của rễ cây (xem Chương 36).

Nhiều kiểu tưới nước, như tưới ngập đồng ruộng, là lãng phí do quá nhiều nước bị bay hơi. Để sử dụng nước một cách hiệu quả, nhà nông phải hiểu khả năng giữ nước của đất, các yêu cầu nước của cây trồng và kỹ thuật tưới nước hợp lý. Một kỹ thuật phổ biến là *tưới nhỏ giọt* - sự phun nước chậm vào đất và cây từ hệ ống dẫn bằng chất dẻo có đục lỗ được lắp đặt trực tiếp ở vùng rễ cây. Do sự tưới nhỏ giọt cần ít nước hơn và làm giảm sự hoá mặn đất nên nó được sử dụng trong nhiều vùng nông nghiệp khô hạn.

Sự bón phân

Trong các hệ sinh thái tự nhiên, các chất dinh dưỡng khoáng thường quay vòng nhờ quá trình phân giải các chất hữu cơ chết và nhờ sự bài tiết các chất thải của động vật. Song, nông nghiệp là không tự nhiên. Ví dụ, rau diếp trong món rau salad trộn của bạn chứa chất khoáng do rễ rau diếp hấp thụ từ cánh đồng của người chủ trại. Khi bạn bài tiết chất thải, các chất này lắng đọng ở nơi cách xa nơi chúng xâm nhập vào cây. Qua nhiều vụ thu hoạch, đồng ruộng của người chủ trại sẽ trở nên cạn kiệt dinh dưỡng nếu chúng không được phục hồi. Sự cạn kiệt chất dinh dưỡng là nguyên nhân chủ yếu của sự suy thoái đất toàn cầu. Các nhà nông phải làm đảo ngược tình trạng cạn kiệt chất dinh dưỡng nhờ **bón phân** bổ sung các chất dinh dưỡng khoáng cho đất.

Ngày nay, phần lớn chủ trại trong các quốc gia công nghiệp sử dụng các loại phân bón chứa chất khoáng hoặc được khai thác từ các hầm mỏ hoặc được sản xuất nhờ vào quá trình sử dụng nhiều năng lượng trong các nhà máy hoá chất. Các phân bón này thường giàu nitrogen (N), phosphorus (P) và kali (K) - các chất dinh dưỡng thường rất thiếu trong đất cần cỗi. Bạn có thể thấy các loại phân bón được ghi với mã ba thành phần gọi theo tỷ lệ N - P - K. Ví dụ phân được ghi mác "15 - 10 - 5" là 15% N (dưới dạng ammonium hoặc nitrate), 10% P (dạng acid phosphoric) và 5% K (dạng phân kali vô cơ).

Phân chuồng, bột cá, phân xanh ủ ngấu được gọi phân "hữu cơ" do chúng có nguồn gốc sinh học và chứa chất hữu cơ đang bị phân giải. Song, trước khi cây có thể dùng chất hữu cơ, nó phải được phân giải thành chất dinh dưỡng vô cơ mà rễ có thể hấp thụ. Hoặc từ phân hữu cơ hoặc phân từ nhà máy hoá chất sản xuất, chất khoáng mà cây hấp thụ được đều thuộc cùng một dạng. Song, phân hữu cơ giải phóng chất khoáng dần dần, trong khi các chất khoáng trong phân bán trên thị trường có thể dùng ngay nhưng không được đất duy trì lâu dài. Chất khoáng không được rễ hấp thụ thường bị rửa trôi khỏi đất do nước mưa hoặc tưới nước. Vấn đề càng trở nên nghiêm trọng khi chất khoáng tuôn chảy vào hồ có thể dẫn

đến việc "nở hoa" các quần thể tảo làm cạn kiệt oxygen và sát hại các quần thể cá.

Sự điều chỉnh pH đất

pH đất là nhân tố quan trọng khác có ảnh hưởng lên chất khoáng dễ tiêu do pH tác động lên sự trao đổi cation và dạng hoá học của chất khoáng. Tùy thuộc vào pH đất, một chất khoáng nhất định có thể liên kết rất chặt với các hạt sét hoặc có thể tồn tại ở dạng hoá học mà cây không thể hấp thụ. Phần lớn thực vật ưa thích đất acid nhẹ do nồng độ H^+ cao có thể thay thế các chất khoáng tích điện dương khỏi các hạt đất, làm cho chúng dễ được cây hấp thụ. Việc điều chỉnh pH đất để cây trồng sinh trưởng tối ưu phải rất khéo léo vì một biến đổi nhỏ về nồng độ H^+ có thể khiến cho một chất khoáng dễ hấp thụ hơn, trong khi chất khoáng khác lại trở nên khó hấp thụ. Ví dụ, ở pH 8, cây có thể hấp thụ calcium, nhưng sắt hầu như hoàn toàn không được hấp thụ. pH đất cần phải phù hợp cho yêu cầu khoáng của cây trồng. Nếu đất quá kiềm thì việc bổ sung sulfate sẽ làm giảm pH. Đất quá acid thì có thể điều chỉnh nhờ thêm vôi (calcium carbonate hoặc calcium hydroxide).

Khi pH đất hạ xuống 5 hoặc thấp hơn, các ion nhôm độc hại (Al^{3+}) trở lên dễ hoà tan hơn và được rễ hấp thụ, ngăn cản sự sinh trưởng của rễ và cản trở sự hấp thụ calcium - chất dinh dưỡng cần của thực vật. Một số thực vật có thể chống chịu với mức Al^{3+} cao nhờ tiết ra các anion hữu cơ liên kết với Al^{3+} và làm cho nó vô hại. Song, pH đất thấp và độ độc hại của Al^{3+} tiếp tục gây ra các vấn đề nghiêm trọng, đặc biệt ở vùng nhiệt đới, nơi mà sự tăng trưởng dân số và áp lực sản xuất lương thực thường sâu sắc nhất.

Sự chống xói mòn

Như đã xảy ra một cách bi thảm nhất trong vùng Dust Bowl, sự rửa trôi do nước và gió có thể làm mất đi một lượng đáng kể lớp đất bề mặt. Sự xói mòn là nguyên nhân chủ yếu của thoái hoá đất do các chất dinh dưỡng của đất bị cuốn đi do gió và các dòng chảy. Để hạn chế sự xói mòn, nhà nông có thể dùng các biện pháp phòng ngừa như trồng các hàng cây chắn gió, đắp ruộng bậc thang cho cây trồng trên sườn đồi và trồng cây theo kiểu đường đồng mức (**Hình 37.5**). Các cây trồng như linh lăng và



▲ **Hình 37.5 Sự làm đất theo đường đồng mức.** Ở Wisconsin, cây trồng được trồng theo hàng vòng quanh chứ không trồng theo chiều hướng lên và hướng xuống núi. Sự làm đất theo đường đồng mức giúp làm giảm dòng chảy của nước và chống xói mòn lớp đất tầng mặt sau trận mưa lớn.

lúa mỳ tạo độ che phủ đất tốt và bảo vệ đất tốt hơn ngô hoặc cây trồng khác thường được gieo trồng theo hàng có khoảng cách rộng hơn.

Sự xói mòn cũng có thể được hạn chế nhờ kỹ thuật cày đất được gọi là **nông nghiệp không cày lật**. Cày đất theo truyền thống, toàn bộ đồng ruộng được cày lên hay lật ngược lên. Mặc dù biện pháp này giúp không chế cỏ dại nhưng nó cũng phá vỡ mạng lưới rễ có tác dụng giữ đất dẫn đến là tăng chảy tràn bề mặt và xói mòn đất. Trong nông nghiệp không cày lật, cày chuyên hoá tạo ra các rãnh hẹp cho hạt và phân bón. Theo cách này, đồng ruộng có thể được gieo hạt với việc cày đảo đất tối thiểu, trong khi cũng đòi hỏi ít phân bón hơn.

Phòng ngừa sự nén chặt đất

Nông cụ lớn nặng gây ra vấn đề gọi là sự nén chặt đất. Các hạt đất bị ép vào nhau làm giảm khoảng trống giữa chúng. Đất bị nén chặt chứa ít lỗ lớn và làm giảm tốc độ hấp thụ nước và sự thoát nước do lỗ nhỏ có hiệu quả thấp trong việc truyền nước trong đất. Sự nén chặt cũng làm giảm sự trao đổi khí giữa rễ và đất. Ngoài ra, sự nén đất làm giảm sinh trưởng rễ, do đất cứng rễ khó xuyên vào đất, từ đó làm giảm khả năng hấp thụ nước và các chất dinh dưỡng. Biện pháp xử lý tốt nhất đối với hiện tượng nén chặt đất là tránh cày đất khi đất quá ẩm ướt, và nhờ thiết kế lại công cụ nông nghiệp với nhiều lớp xe hơn và rộng hơn để phân phối lại trọng lượng ép lên đất.

Chống ô nhiễm môi trường bằng thực vật

Một số vùng đất không phù hợp cho sự trồng trọt do các kim loại nặng độc hại hoặc chất thải hữu cơ gây ô nhiễm đất hoặc nước ngầm. Thông thường, sự khử độc đất bị ô nhiễm thường dựa vào các công nghệ không sinh học như loại bỏ và thu gom đất bị ô nhiễm vào trong khu xử lý đất ô nhiễm nhưng các biện pháp này rất tốn kém và thường phá vỡ cảnh quan môi trường. **Chống ô nhiễm môi trường bằng thực vật** là một biện pháp công nghệ sinh học vô hại lợi dụng một số khả năng của cây chiết rút các loại chất ô nhiễm từ đất và thu gom chúng vào trong các bộ phận của cây mà chúng ta có thể loại bỏ dễ dàng và giữ an toàn cho môi trường. Ví dụ, loài cải xoong núi cao (*Thlaspi caerulescens*) có thể tích lũy kẽm trong chồi của nó với nồng độ đến 300 lần lớn hơn so với phần lớn cây có thể chống chịu. Về sau có thể thu hoạch chồi và loại bỏ kẽm ô nhiễm. Thực vật này cho thấy triển vọng làm sạch các vùng đất bị ô nhiễm do các lò nấu chảy kim loại, các hoạt động khai thác hầm mỏ hoặc các vụ thử hạt nhân. Chống ô nhiễm môi trường bằng thực vật là một dạng của công nghệ phổ biến hơn của biện pháp chống ô nhiễm môi trường bằng sinh học bao gồm việc sử dụng các sinh vật nhân sơ và sinh vật nguyên sinh để khử độc các vị trí bị ô nhiễm (xem các Chương 27 và 56).

Trong phần này, chúng ta đã thảo luận tầm quan trọng của việc bảo toàn đất cho nông nghiệp bền vững. Các chất dinh dưỡng khoáng là nhân tố chủ yếu đóng góp cho độ màu mỡ của đất, nhưng chất khoáng nào là quan trọng nhất và tại sao thực vật cần chúng? Đó là các chủ đề của phần tiếp theo.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 37.1

1. Hãy giải thích chúng ta có thể sử dụng cụm từ “tốt quá cũng dở” đối với việc tưới nước và bón phân cho cây như thế nào.
2. Một số máy xén cỏ thu gom ngọn cỏ để dễ loại bỏ chúng và khiến chúng không ức chế quang hợp. Khuyết điểm nào của biện pháp này có liên quan tới sự dinh dưỡng của thực vật?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Việc bổ sung đất sét vào đất mùn có ảnh hưởng như thế nào lên khả năng trao đổi cation và giữ nước của đất? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 37.2

Thực vật cần các nguyên tố thiết yếu để hoàn thành chu trình sống

Quan sát một cây to sinh ra từ một hạt bé xíu và bạn không thể nào không kinh ngạc mà tự hỏi rằng tất cả khối lượng cây bắt nguồn từ đâu. Aristotle đã giả định rằng: cây “ăn” đất bởi vì thấy cây mọc ra từ đất. Trong những năm 1640, nhà sinh lý học người Bỉ Jan Baptista van Helmont đã thử nghiệm giả thuyết cho rằng thực vật sinh trưởng nhờ tiêu thụ đất. Ông đã trồng cây liễu nhỏ trong chậu chứa 90,9 kg đất. Sau 5 năm, cây cân nặng 76,8kg, nhưng chỉ 0,06 kg đất mất đi từ chậu. Ông kết luận rằng cây liễu đã sinh trưởng chủ yếu từ nước mà ông đã tưới. Một thế kỷ sau, nhà sinh lý người Anh Stephen Hales, được trang bị kiến thức từ các tiến bộ mới trong vật lý và hoá học rằng không khí là chất có khối lượng, đã giả định rằng thực vật được nuôi dưỡng chủ yếu nhờ không khí.

Có một phần sự thật cho cả ba giả thuyết trên vì đất, nước và không khí đều đóng góp cho sự sinh trưởng của cây. Hàm lượng nước của cây có thể xác định được nhờ so sánh khối lượng của nguyên liệu thực vật trước và sau khi sấy khô. Điển hình, có đến 80 - 90% trọng lượng tươi của cây là nước. Chúng ta cũng có thể phân tích thành phần hoá học của chất khô. Các chất hữu cơ thường chiếm đến 96% khối lượng khô. Do đó, các chất dinh dưỡng vô cơ từ đất, mặc dù cần thiết cho sự sống còn của cây, chỉ đóng góp rất bé nhỏ cho tổng khối lượng của cây. Phần lớn khối lượng khô của cây cũng không bắt nguồn từ nước cũng không từ các chất khoáng của đất nhưng từ CO₂ mà cây đồng hoá từ không khí trong quá trình quang hợp. Nước cũng cung cấp phần lớn nguyên tử hydrogen và một số nguyên tử oxygen kết hợp thành các hợp chất hữu cơ nhờ quang hợp (xem Hình 10.4). Phần lớn chất hữu cơ của cây là carbohydrate bao gồm cellulose của các thành tế bào. Do đó, thành phần của các carbohydrate - carbon, oxygen và hydrogen là các nguyên tố phong phú nhất trong cây khô. Do nhiều đại phân tử chứa nitrogen, lưu huỳnh hoặc phosphorus, các nguyên tố này cũng tương đối phong phú trong thực vật.

Chất dinh dưỡng đại lượng và chất dinh dưỡng vi lượng

Các chất vô cơ trong thực vật chứa hơn 50 nguyên tố hoá học. Trong nghiên cứu về thành phần hoá học của cây, chúng ta phải phân biệt các nguyên tố là thiết yếu với nguyên tố khác có trong cây. Một nguyên tố hoá học được coi là **nguyên tố thiết yếu** chỉ khi nó là cần thiết để thực vật hoàn thành chu trình sống và tạo ra thế hệ khác.

Để xác định nguyên tố hoá học nào là thiết yếu, các nhà nghiên cứu sử dụng biện pháp **thủy canh**, trong đó cây được nuôi trồng trong dung dịch khoáng thay vì đất (**Hình 37.6**). Các nghiên cứu này đã giúp xác định 17 nguyên tố thiết yếu cần cho mọi thực vật (**Bảng 37.1**). Thủy canh cũng được dùng trên phạm vi nhỏ để nuôi trồng một số cây trồng trong nhà kính.

Chín nguyên tố thiết yếu được gọi là **chất dinh dưỡng đại lượng** vì cây cần chúng với lượng tương đối lớn. Sáu trong số này là thành phần chủ yếu của các hợp chất hữu cơ tạo nên cấu trúc của cây: carbon, oxygen, hydrogen, nitrogen, phosphorus và lưu huỳnh. Ba chất dinh dưỡng đại lượng khác là kali, calcium và magnesium. Trong tất cả các chất dinh dưỡng khoáng, nitrogen góp phần lớn cho sinh trưởng cây và năng suất cây trồng. Thực vật cần nitrogen như là một thành phần của protein, các acid nucleic, chlorophyll và các phân tử hữu cơ quan trọng khác.

Tám nguyên tố thiết yếu còn lại được biết như là **chất dinh dưỡng vi lượng**, vì cây cần chúng với lượng nhỏ. Chúng là chlorine, sắt, manganese, boron, kẽm, đồng, nickel và molybdenum. Trong một số trường hợp, natri có thể là chất dinh dưỡng vi lượng cần thiết thứ chín. Thực vật sử dụng con đường C_4 và con đường CAM của quang hợp (xem Chương 10) cần Na^+ để tái sinh phosphoenolpyruvate là chất nhận CO_2 trong hai loại cố định carbon này.

Chất dinh dưỡng vi lượng hoạt động trong thực vật chủ yếu như là các cofactor, chất hỗ trợ không phải protein trong các phản ứng enzyme (xem Chương 8). Ví dụ, sắt là thành phần kim loại của các cytochrome - các protein trong chuỗi chuyển electron của lục lạp và ty thể. Vì là chất dinh dưỡng vi lượng nên nó thường đóng vai trò xúc tác mà cây chỉ cần lượng nhỏ. Ví dụ, yêu cầu đối với molybdenum khiêm tốn đến nỗi chỉ có một nguyên tử của nguyên tố hiếm này ứng với 60 triệu nguyên tử hydrogen trong chất khô của cây. Tuy nhiên, sự thiếu molybdenum hay bất kỳ chất dinh dưỡng vi lượng nào khác có thể làm suy yếu hoặc giết chết cây.

Các triệu chứng thiếu chất khoáng

Triệu chứng thiếu khoáng phụ thuộc một phần vào chức năng của chất khoáng dinh dưỡng. Ví dụ, thiếu magnesium - thành phần của chlorophyll gây ra **bệnh vàng lá** - sự hoá màu vàng của lá. Trong một số trường hợp, mối quan hệ giữa sự thiếu chất khoáng và triệu chứng của nó thì ít trực tiếp hơn. Ví dụ, thiếu sắt có thể gây ra bệnh vàng lá dù chlorophyll không chứa sắt, bởi vì ion sắt là một cofactor của một trong các bước enzyme tổng hợp chlorophyll.

Triệu chứng thiếu khoáng không chỉ phụ thuộc vào vai trò của chất dinh dưỡng mà còn vào khả năng di chuyển của nó trong cây. Nếu một chất dinh dưỡng di chuyển một cách tự do, thì triệu chứng thiếu khoáng

▼ Hình 37.6 Phương pháp nghiên cứu

Thủy canh

ỨNG DỤNG Trong thủy canh, cây được nuôi trồng trong các dung dịch khoáng mà không có đất. Một ứng dụng của thủy canh là xác định các nguyên tố thiết yếu trong cây.

KĨ THUẬT Rễ cây được ngâm trong dung dịch thông khí gồm thành phần khoáng đã biết. Thông khí cho nước để cung cấp oxygen cho rễ tiến hành hô hấp tế bào (Lưu ý: Bình thí nghiệm thường phải chắn sáng để ngăn chặn sinh trưởng của tảo). Chất khoáng như kali có thể không cho vào để thử nghiệm xem nó có là thiết yếu hay không.



Đối chứng: Dung dịch chứa tất cả các chất khoáng

Thí nghiệm: Dung dịch thiếu kali

KẾT QUẢ Nếu chất khoáng cố ý cho thiếu là thiết yếu thì xảy ra triệu chứng thiếu chất khoáng như sinh trưởng cây còi cọc và lá bạc màu. Theo định nghĩa, cây sẽ không thể hoàn thành chu trình sống. Sự thiếu hụt các nguyên tố khác nhau có thể có các triệu chứng khác nhau, nhờ đó có thể giúp chẩn đoán sự thiếu khoáng trong đất.

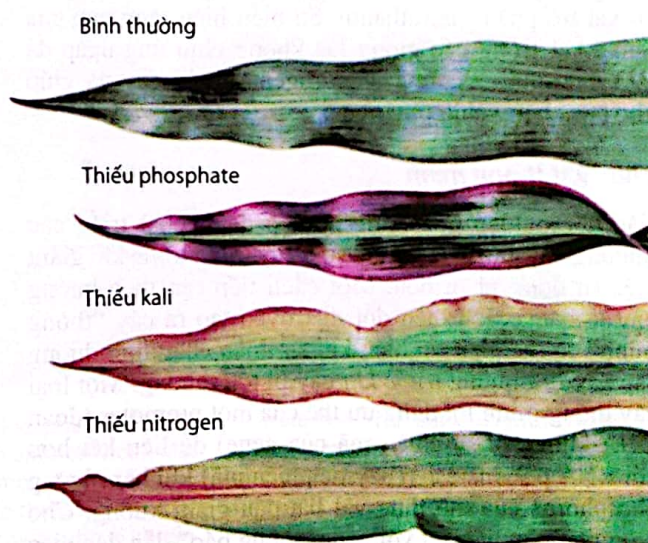
xuất hiện đầu tiên trong các cơ quan già do các mô non đang sinh trưởng có "lực lôi kéo" lớn hơn các chất dinh dưỡng đang khan hiếm. Ví dụ, magnesium tương đối linh động và được ưu tiên chuyển cho lá non. Do đó, cây thiếu magnesium đầu tiên biểu thị các dấu hiệu của bệnh úa vàng trong lá già. Cơ chế cho sự lôi kéo ưu tiên là sự dịch chuyển từ nơi-nguồn-đến-nơi-chứa trong phloem khi chất khoáng cùng với đường chuyển đến các mô đang sinh trưởng (xem Hình 36.20). Ngược lại sự thiếu hụt một chất khoáng ít di chuyển có tác động lên các phần non của cây. Các mô già có thể có lượng chất khoáng hợp lý giúp chúng tồn tại được trong các thời kỳ khan hiếm khoáng. Ví dụ, sắt không di động tự do trong cây và sự thiếu sắt làm úa vàng lá non trước khi bất kỳ tác động nào có thể thấy ở lá già. Nhu cầu chất khoáng của cây cũng có thể thay đổi theo thời gian của năm và tuổi của cây. Ví dụ, cây mạ non hiếm khi thể hiện các triệu chứng thiếu khoáng bởi vì yêu cầu khoáng của chúng được thoả mãn chủ yếu nhờ các chất khoáng được giải phóng từ nguồn dự trữ trong bản thân hạt.

Bảng 37.1 Các nguyên tố thiết yếu trong thực vật

Nguyên tố	Dạng thực vật dễ hấp thụ	% khối lượng trong mô khô	Các chức năng chủ yếu
Chất dinh dưỡng đại lượng			
Carbon	CO_2	45%	Thành phần chủ yếu của các hợp chất hữu cơ của cây
Oxygen	CO_2	45%	Thành phần chủ yếu của các hợp chất hữu cơ của cây
Hydrogen	H_2O	6%	Thành phần chủ yếu của các hợp chất hữu cơ của cây
Nitrogen	NO_3^- , NH_4^+	1,5%	Thành phần của acid nucleic, protein, hormone, chlorophyll, coenzyme
Kali	K^+	1,0%	Cofactor có chức năng trong tổng hợp protein, chất tan chủ yếu có chức năng cân bằng nước, điều khiển hoạt động của lỗ khí
Calcium	Ca^{2+}	0,5%	Có vai trò quan trọng trong sự hình thành và tính ổn định của thành tế bào và trong sự duy trì cấu trúc màng và tính thấm, hoạt hoá một số enzyme, điều chỉnh nhiều phản ứng của tế bào với các tác nhân kích thích
Magnesium	Mg^{2+}	0,2%	Thành phần của chlorophyll; hoạt hoá nhiều enzyme
Phosphorus	H_2PO_4^- , HPO_4^{2-}	0,2%	Thành phần của acid nucleic, phospholipid, ATP, một số coenzyme.
Lưu huỳnh	SO_4^{2-}	0,1%	Thành phần của protein, coenzyme
Chất dinh dưỡng vi lượng			
Chlorine	Cl^-	0,01%	Cần cho bước phân ly nước của quang hợp; có chức năng trong cân bằng nước
Sắt	Fe^{3+} , Fe^{2+}	0,01%	Thành phần của cytochrom; hoạt hoá một số enzyme
Manganese	Mn^{2+}	0,005%	Có chức năng trong hình thành các amino acid, hoạt hoá một số enzyme, cần cho bước phân ly nước của quang hợp
Boron	H_2BO_3^-	0,002%	Cofactor trong tổng hợp chlorophyll, có thể tham gia dẫn truyền carbohydrate và tổng hợp acid nucleic, vai trò trong chức năng của thành tế bào
Kẽm	Zn^{2+}	0,002%	Có chức năng trong hình thành chlorophyll, hoạt hoá một số enzyme
Đồng	Cu^+ , Cu^{2+}	0,001%	Thành phần của nhiều enzyme oxy hoá khử và enzyme sinh tổng hợp lignin
Nickel	Ni^{2+}	0,001%	Cofactor cho enzyme hoạt động trong chuyển hoá nitrogen
Molybdeum	MoO_4^{2-}	0,0001%	Cần cho mối quan hệ hỗ sinh với vi khuẩn cố định nitrogen, cofactor trong quá trình khử nitrate

Sự thiếu phosphorus, kali và đặc biệt nitrogen là phổ biến nhất. Sự thiếu chất dinh dưỡng vi lượng ít phổ biến hơn và có khuynh hướng xảy ra trong các vùng địa lý nhất định do sự khác nhau trong thành phần của đất. Triệu chứng của sự thiếu khoáng có thể thay đổi giữa các loài nhưng thường khá rõ để nhà sinh lý thực vật hoặc nhà nông có khả năng chẩn đoán nguyên nhân (**Hình 37.7**). Một cách để khẳng định sự chẩn đoán là phân tích hàm lượng khoáng của cây hoặc đất. Lượng chất dinh dưỡng vi lượng cần để sửa chữa sự thiếu khoáng thường rất nhỏ. Ví dụ, thiếu kẽm trong cây ăn quả thường có thể chữa trị nhờ đóng một vài cái đinh kẽm vào mỗi thân cây. Sự vừa phải là quan trọng bởi vì việc dùng quá liều lượng nhiều

► **Hình 37.7 Sự thiếu khoáng phổ biến nhất như đã thấy trong lá ngô.** Triệu chứng thiếu khoáng có thể thay đổi tùy theo loài. Ở ngô, cây thiếu phosphate có mép lá màu đỏ tía đặc biệt ở lá non. Cây ngô thiếu kali dọc chóp và mép lá già bị "cháy" và "khô". Sự thiếu nitrogen rõ ràng ở sự hoá vàng bắt đầu ở chóp lá và chuyển dọc theo trung tâm (gân giữa lá) của lá già.



chất dinh dưỡng có thể bất lợi hoặc độc hại đối với cây. Ví dụ, quá nhiều nitrogen có thể làm cây cà chua sinh trưởng leo quá tốt mà không dành chất dinh dưỡng cho việc tạo quả.

Cải tạo dinh dưỡng thực vật nhờ biến đổi di truyền: Một số ví dụ

Để khảo sát tỷ mỉ sự dinh dưỡng của thực vật, chúng ta đã thảo luận việc nhà nông tưới nước và bón phân như thế nào và các biện pháp khác làm sao để đất đáp ứng yêu cầu của cây trồng. Một cách tiếp cận khác là xử lý thực vật bằng kỹ thuật di truyền để cây thích hợp tốt hơn với đất. Ở đây chúng ta nêu bật một vài ví dụ về kỹ thuật di truyền giúp cây nâng cao khả năng dinh dưỡng và sử dụng phân bón ra sao.

Chống chịu độc tính của nhôm

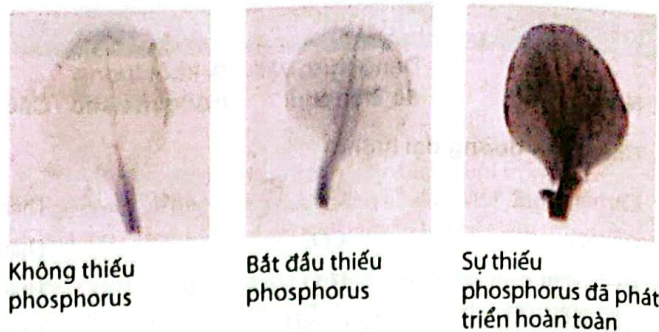
Như đã thảo luận ở phần trước, nhôm trong đất acid làm rễ tổn thương và làm giảm đáng kể sản lượng cây trồng. Cơ chế chủ yếu của sự chống chịu nhôm là sự bài tiết các acid hữu cơ (như acid malic và acid citric) ở rễ. Các acid này liên kết với các ion nhôm tự do và nhờ vậy làm giảm hàm lượng nhôm trong đất. Luis Herrera Estrella và đồng sự ở Trung tâm Nghiên cứu Phát triển của Mexico đã biến đổi thuốc lá và cây đu đủ nhờ chuyển gene citrate synthase từ vi khuẩn vào hệ gene thực vật. Kết quả là cây chuyển gene sản xuất nhiều acid citric làm tăng cường khả năng chống chịu nhôm trong hai cây trồng này.

Chống chịu ngập úng

Đất ngập nước không chỉ gây thiếu oxygen mà còn có thể làm tổn thương cây khi ethanol và các sản phẩm độc hại khác của lên men rượu do vi sinh vật đất tích lũy lại. Ở các nước Đông Nam Á, hiện tượng úng ngập trong mùa mưa thường tàn phá cây lúa. Mặc dù phần lớn các giống lúa bị chết sau một tuần bị úng ngập, nhưng một số loại có thể sống qua nhiều tuần ngập úng. Một gene mang tên chịu ngập - Submergence 1A-1 (Sub 1A-1), là nguồn chính giúp lúa chịu được sự ngập chìm dưới nước. Các protein của Sub 1A-1 có tác dụng điều chỉnh sự biểu hiện của gene mà thường được hoạt hoá trong điều kiện kỵ khí như gene mã hoá cho alcohol dehydrogenase - enzyme có vai trò phân giải ethanol. Sự biểu hiện tăng cao của Sub 1A-1 trong các giống lúa không chịu úng ngập đã làm tăng mức alcohol dehydrogenase của cây và giúp cho cây chống chịu úng ngập.

Thực vật thông minh

Các nhà nghiên cứu nông nghiệp đang phát triển các phương thức để duy trì năng suất cây trồng trong khi giảm việc sử dụng phân bón. Một cách tiếp cận theo hướng này là bằng cách biến đổi di truyền tạo ra cây “thông minh” có thể phát tín hiệu khi sự thiếu chất dinh dưỡng sắp xảy ra - nhưng trước khi cây bị tổn thương. Một loại cây thông minh lợi dụng ưu thế của một promoter (đoạn DNA khởi đầu sự phiên mã của gene) để liên kết hơn với RNA polymerase (enzyme phiên mã) khi hàm lượng phosphorus của mô thực vật bắt đầu giảm xuống. Cho promoter này liên kết với gene “thông báo” dẫn đến việc



▲ **Hình 37.8** Sự báo trước về sự thiếu khoáng từ cây “thông minh”. Một số thực vật đã biến đổi di truyền báo hiệu sự thiếu chất dinh dưỡng sắp xảy ra trước khi xảy ra sự tổn thương không thể vãn hồi được. Ví dụ, sau các xử lý phòng thí nghiệm, cây thí nghiệm *Arabidopsis* phát triển một màu xanh khi phản ứng với sự thiếu phosphate sắp xảy ra.

tạo ra một sắc tố xanh nhạt trong các tế bào lá (**Hình 37.8**). Khi lá của các cây thông minh này phát triển màu xanh nhạt, nhà nông biết đó là thời điểm cần bổ sung phân chứa phosphate.

Cho đến lúc này, bạn đã biết rằng để đất hỗ trợ cho sự phát triển mạnh mẽ của cây thì phải có sự bổ sung các chất dinh dưỡng khoáng thích hợp, thông khí hợp lý, khả năng giữ nước tốt, độ mặn thấp, và một pH gần trung tính. Đất cũng phải không có các chất khoáng độc và các hoá chất khác. Song, tính chất đặc trưng về vật lý và hoá học này của đất mới chỉ đề cập một nửa câu chuyện. Để hiểu đầy đủ về đất, chúng ta cũng phải xem xét các thành phần sống của đất.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 37.2

1. Giải thích bảng 37.1 ủng hộ giả thuyết của Stephen Hales ra sao.
2. Một số nguyên tố thiết yếu là quan trọng hơn nguyên tố khác phải không? Giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nguyên tố silicon (Si) được cây hấp thụ và làm tăng chất lượng và năng suất của cây trồng (cây nông nghiệp). Phải chăng đây là bằng chứng hợp lý để coi silicon là một chất dinh dưỡng cần thiết của cây?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 37.3

Dinh dưỡng của thực vật thường liên quan đến các sinh vật khác

Cho đến thời điểm này, chúng ta đã mô tả sinh động thực vật như là kẻ khai thác tài nguyên đất. Nhưng thực vật và đất có mối quan hệ hai chiều. Cây chết bổ sung nhiều năng lượng cần cho các vi sinh vật cư ngụ trong đất, trong khi đó các chất tiết từ rễ sống hỗ trợ nhiều loại vi sinh vật sống trong môi trường gần rễ. Ở đây chúng ta sẽ tập trung vào một số mối quan hệ hỗ sinh hay mối quan hệ tương hỗ có lợi giữa cây và các vi khuẩn hoặc nấm trong đất. Về sau chúng ta sẽ xem xét một số thực vật bất thường có khả năng tạo nên mối quan hệ không tương hỗ với các thực vật khác hoặc trong một vài trường hợp với các động vật.

Các vi khuẩn đất và sự dinh dưỡng của thực vật

Một số vi khuẩn có ích được tìm thấy chủ yếu trong vùng rễ, tầng đất bao quanh rễ cây. Thêm nữa là các sinh vật phân giải, nhận chất dinh dưỡng từ nguyên liệu hữu cơ đang phân giải (mùn) trong tầng đất mặt. Hãy còn nữa nhóm vi khuẩn khác bổ sung nitrogen quan trọng sinh trưởng bên trong rễ.

Vi khuẩn nốt sần (*Rhizobacteria*)

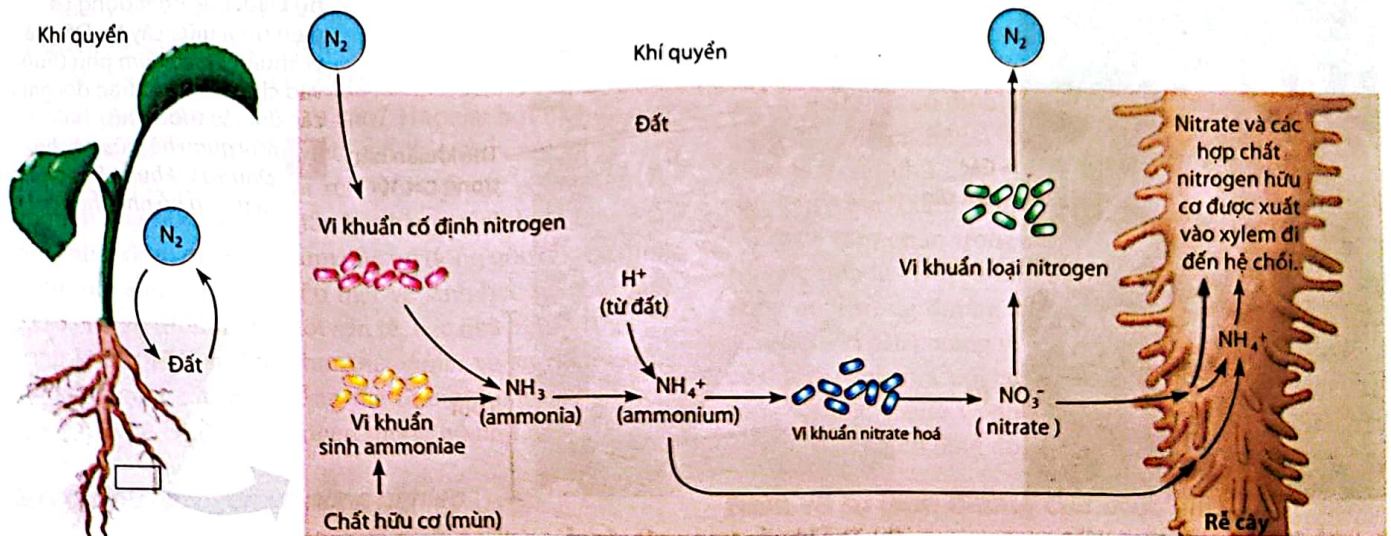
Rhizobacteria là vi khuẩn đất tồn tại với các quần thể rất lớn trong vùng rễ. Các loại đất khác nhau đáng kể về loại và số lượng vi khuẩn nốt sần. Hoạt động của vi sinh vật bên trong vùng rễ cây là từ 10 đến 100 lần lớn hơn so đất ở xa rễ vì rễ tiết ra các chất dinh dưỡng như đường, amino acid, acid hữu cơ. Đến 20% sản lượng quang hợp của cây nuôi dưỡng các sinh vật trong hệ sinh thái nhỏ bé này. Do có các kiểu tương tác vi khuẩn - cây là rất đa dạng nên thành phần của quần thể vi khuẩn này thường khác biệt đáng kể giữa đất bao quanh rễ và vùng rễ của các loài thực vật. Mỗi vùng rễ chứa một hỗn hợp độc đáo và phức tạp gồm các chất tiết của rễ và các sản phẩm vi sinh vật.

Một số vi khuẩn nốt sần như vi khuẩn nốt sần kích thích-sinh-trưởng thực vật giúp cây tăng cường sinh trưởng qua nhiều cơ chế. Một số tạo sản phẩm hoá học kích thích sinh trưởng cây. Một số khác sản sinh chất kháng sinh có tác dụng bảo vệ rễ khỏi bệnh. Một số loại khác hấp thụ các kim loại độc hại hoặc tạo ra các chất dinh dưỡng giúp rễ dễ hấp thụ hơn. Tầm hạt giống với vi khuẩn nốt sần kích thích sinh trưởng cây có thể làm tăng sản lượng cây trồng và làm giảm nhu cầu phân bón và thuốc trừ sâu. Vi khuẩn giúp ích như thế nào nhờ tương tác với thực vật? Các chất tiết của rễ cung cấp phần lớn năng lượng cho vùng rễ và sự thích nghi của vi khuẩn giúp cây phát triển mạnh và tiết ra các chất dinh dưỡng để hỗ trợ vi khuẩn.

Vi khuẩn trong chu trình nitrogen

Thực vật cũng có mối quan hệ tương hỗ với một số nhóm vi khuẩn mà chúng có được nitrogen ở dạng dễ hấp thụ. Từ một viễn cảnh toàn cầu, không có chất dinh dưỡng khoáng nào hạn chế sinh trưởng thực vật nhiều như nitrogen, và cây cần một lượng lớn nitrogen để cấu tạo nên protein và acid nucleic. Chu trình nitrogen được thảo luận trong Chương 55 mô tả các biến đổi của nitrogen và các hợp chất nitrogen trong tự nhiên. Ở đây chúng ta tập trung vào các quá trình trực tiếp dẫn đến sự đồng hoá nitrogen ở thực vật.

Khác với các chất khoáng khác của đất, ion ammonium (NH_4^+) và ion nitrate (NO_3^-) không bắt nguồn từ quá trình phong hoá đá. Mặc dù tia chớp tạo ra lượng nhỏ NO_3^- thấm vào đất theo cơn mưa, nhưng phần lớn nitrogen của đất bắt nguồn từ hoạt động của vi khuẩn (Hình 37.9). Vi khuẩn sinh ammoniac hoá thường là sinh vật phân giải sống trong đất giàu mùn, tạo ra ammonia (NH_3) nhờ phân giải protein và các hợp chất hữu cơ khác trong mùn. Vi khuẩn cố định nitrogen biến đổi nitrogen khí (N_2) thành NH_3 trong quá trình mà chúng ta sẽ thảo luận ngay sau đây. Trong cả hai trường hợp NH_3 được tạo ra nhận thêm H^+ từ dung dịch đất để thành NH_4^+ , dạng mà thực vật có thể hấp thụ. Song, thực vật thu nhận nitrogen chủ yếu dưới dạng NO_3^- . NO_3^- của đất được hình thành chủ yếu nhờ quá trình hai bước nitrat hoá gồm sự oxy hoá NH_3 thành nitrite (NO_2^-) tiếp theo nhờ oxy hoá nitrite thành nitrate (NO_3^-). Mỗi bước trung gian được thực hiện bởi các loại vi khuẩn khác nhau. Sau khi rễ hấp thụ NO_3^- , enzyme thực vật khử nó trở lại thành NH_4^+ , sau đó các enzyme khác tích hợp chúng vào trong các amino acid và các hợp chất hữu cơ khác. Phần lớn các loài thực vật vận chuyển nitrogen từ rễ đến chồi thông qua xylem dưới dạng NO_3^- hoặc các hợp chất hữu cơ được tổng hợp trong rễ. Một số nitrogen đất bị mất đi, đặc biệt trong đất kỵ khí khi vi khuẩn khử nitrate biến NO_3^- thành N_2 và khuếch tán vào khí quyển.



▲ Hình 37.9 Vai trò của các vi khuẩn đất trong dinh dưỡng nitrogen của thực vật. Ammonium là dạng cây có thể hấp thụ, được tạo ra nhờ hai loại vi khuẩn đất: loại cố định N_2 khí quyển (vi khuẩn

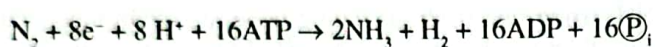
cố định nitrogen) và loại phân giải chất hữu cơ (vi khuẩn sinh ammoniac). Mặc dù thực vật hấp thụ một số ammonium từ đất, nhưng cây hấp thụ chủ yếu nitrate được tạo ra từ ammonium nhờ vi khuẩn

nitrate hoá. Thực vật khử nitrate trở lại thành ammonium trước khi kết hợp với nitrogen thành hợp chất hữu cơ.

Vì khuẩn cố định nitrogen: Xem xét chi tiết hơn

Mặc dù khí quyển Trái Đất chứa 79% nitrogen, nhưng thực vật không thể sử dụng khí nitrogen tự do (N_2) do nitrogen cố liên kết nối ba giữa hai nguyên tử nitrogen khiến cho phân tử hầu như trơ. Để cây sử dụng N_2 khí quyển, nitrogen phải bị khử thành NH_3 nhờ quá trình gọi là **sự cố định nitrogen**. Mọi sinh vật cố định N_2 đều là sinh vật nhân sơ, một số thực hiện quá trình này khi sống tự do (xem Hình 37.9). Trong trường hợp đặc biệt của cố định N_2 nhờ vi khuẩn *Rhizobium*, vi khuẩn tạo cộng sinh với rễ của cây họ Đậu (như đậu cô ve, đậu tương, linh lăng, cỏ ba lá) và biến đổi rõ ràng cấu trúc rễ. Mặc dù vi khuẩn *Rhizobium* có thể sống tự do trong đất, nhưng chúng không thể cố định N_2 trong trạng thái tự do, rễ cây họ Đậu cũng không thể cố định N_2 mà không có vi khuẩn.

Sự biến đổi của N_2 thành NH_3 là một quá trình phức tạp nhiều bước, nhưng các chất phản ứng và sản phẩm trong cố định nitrogen có thể được tóm tắt như sau:



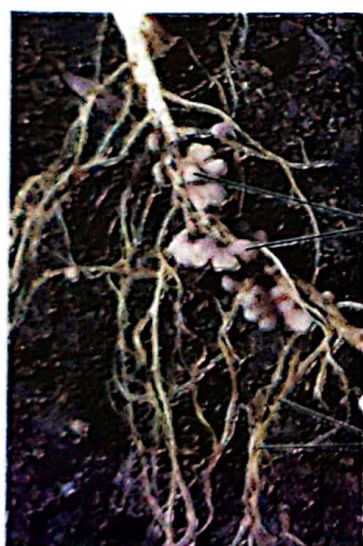
Phức hệ enzyme nitrogenase xúc tác toàn bộ chuỗi phản ứng khử N_2 thành NH_3 nhờ nhận thêm electron và H^+ . Do quá trình cố định nitrogen cần 8 phân tử ATP để tổng hợp mỗi phân tử NH_3 , nên vi khuẩn cố định nitrogen cần bổ sung nhiều carbohydrate từ nguyên liệu đang phân giải, các chất tiết của rễ hoặc (trong trường hợp của *Rhizobium*) từ mô mạch dẫn của rễ.

Hiện tượng hỗ sinh chuyên hoá giữa vi khuẩn *Rhizobium* và rễ cây họ Đậu kéo theo các biến đổi cơ bản trong cấu trúc của rễ. Dọc theo một rễ cây họ Đậu

là các nốt phồng gọi là **nốt sần** bao gồm các tế bào thực vật đã bị nhiễm vi khuẩn *Rhizobium* (rhizo là rễ, bio là sống; *rhizobium* là sống trong rễ) (**Hình 37.10a**). Bên trong nốt sần, vi khuẩn *Rhizobium* có dạng gọi là **thể khuẩn** nằm bên trong những cái túi tạo ra trong tế bào rễ (**Hình 37.10b**). Mỗi quan hệ cây họ Đậu- *Rhizobium* tạo ra nhiều nitrogen để sử dụng hơn cho cây so với tất cả các dạng phân bón công nghiệp đã dùng ngày nay, và hiện tượng hỗ sinh bổ sung lượng nitrogen thích hợp ở thời điểm thích hợp và thực sự không gây phí tổn cho nhà nông. Ngoài việc cung cấp nitrogen cho cây họ Đậu, quá trình cố định nitrogen này làm giảm đáng kể chi tiêu về phân bón cho cây trồng trong vụ kế tiếp.

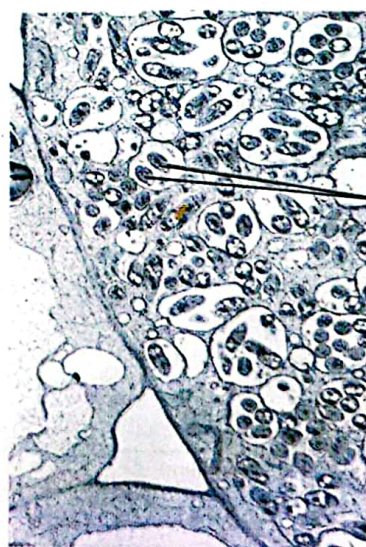
Vị trí của thể khuẩn bên trong các tế bào sống không quang hợp là cần thiết cho sự cố định nitrogen vì quá trình này đòi hỏi môi trường kỵ khí. Các tầng lignin hoá bên ngoài của nốt sần rễ cũng hạn chế sự trao đổi khí. Một số nốt sần rễ xuất hiện màu hơi đỏ do có một phân tử gọi leghemoglobin (leg-cho "legume – cây đậu") - một protein chứa sắt có thể liên kết thuận nghịch với oxygen (nó giống với hemoglobin trong tế bào hồng cầu người). Protein này là một "chất đệm" oxygen, làm giảm nồng độ của oxygen tự do và nhờ đó tạo môi trường kỵ khí cho cố định nitrogen, đồng thời lại điều chỉnh sự cung cấp oxygen cho các tế bào cần hô hấp mạnh để tạo ATP cho sự cố định nitrogen.

Mỗi loài cây họ Đậu cộng sinh với một nòi *Rhizobium* riêng biệt. **Hình 37.11** mô tả nốt sần rễ phát triển như thế nào sau khi vi khuẩn xâm nhập qua một "sợi nhiễm". Mỗi quan hệ cộng sinh giữa cây họ Đậu và vi khuẩn cố định nitrogen là hỗ sinh ở chỗ vi khuẩn cung cấp cho cây



Các nốt sần

Rễ



Thể khuẩn bên trong các túi

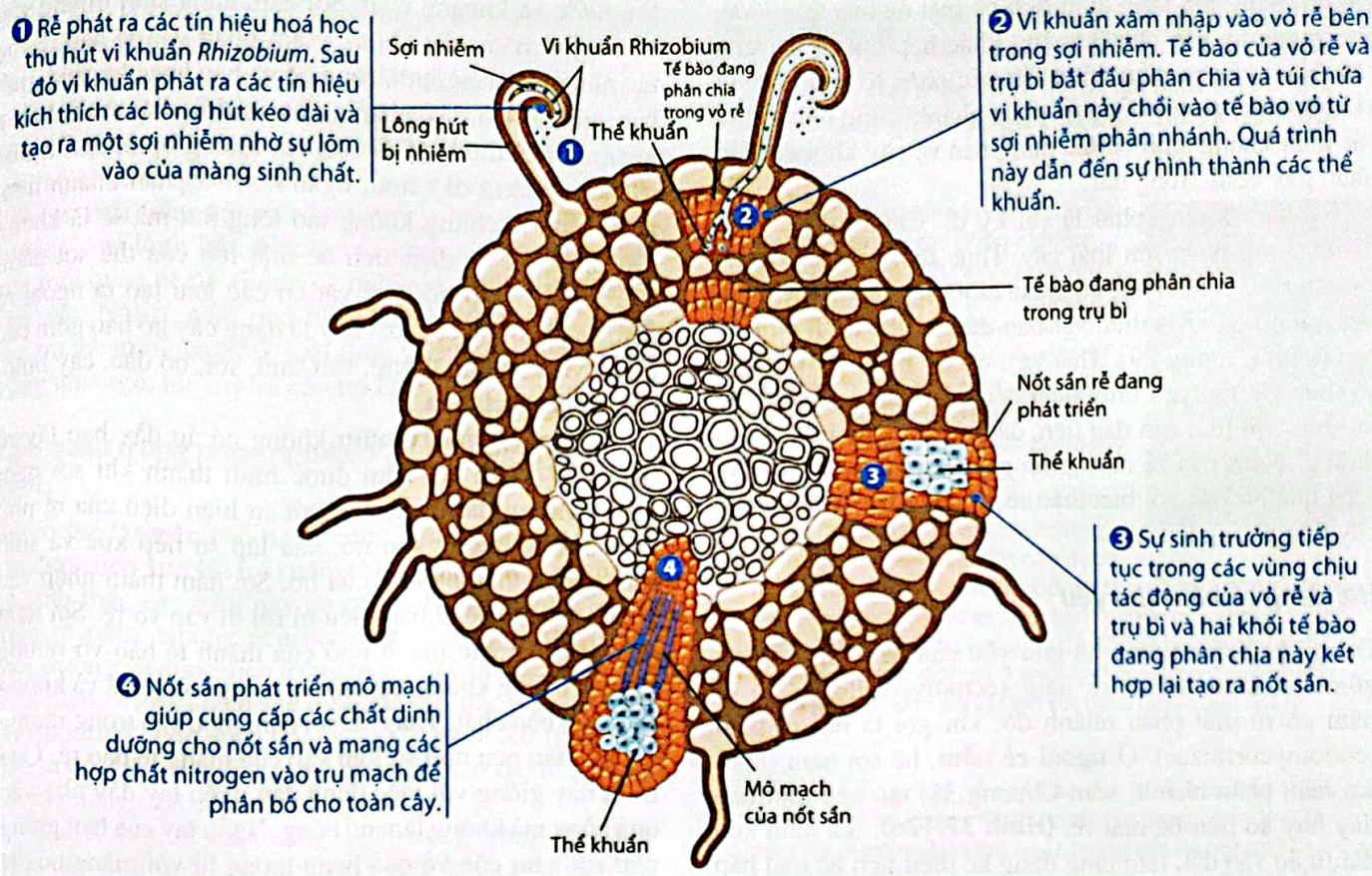
5 μm

(a) Rễ đậu. Các nốt sưng u lên trên rễ đậu này là các nốt sần chứa vi khuẩn *Rhizobium*. Vi khuẩn cố định nitrogen và nhận các sản phẩm quang hợp do cây cung cấp.

(b) Thể khuẩn trong nốt sần rễ đậu. Trong ảnh TEM này, một tế bào nốt sần của đậu tương chứa đầy các thể khuẩn trong túi. Các tế bào bên trái không nhiễm khuẩn.

◀ **Hình 37.10** Nốt sần ở cây họ Đậu. Các hoạt động có điều phối giữa cây họ Đậu và vi khuẩn *Rhizobium* phụ thuộc vào chất hoá học trao đổi giữa các đối tác tương hỗ.

? **Mối quan hệ giữa cây họ Đậu và vi khuẩn *Rhizobium* là tương hỗ như thế nào?**



▲ Hình 37.11 Sự phát triển của nốt sần rễ đậu tương

? Các hệ mô thực vật bị biến đổi như thế nào do sự tạo nốt sần?

chủ nitrogen đã cố định, và cây cung cấp cho vi khuẩn carbohydrate và các hợp chất hữu cơ khác. Các nốt sần rễ dùng phần lớn ammonium được tạo ra để tổng hợp các amino acid mà về sau được truyền lên chồi thông qua xylem.

Mỗi loài cây họ Đậu nhận ra một nòi nào đó của *Rhizobium* trong nhiều nòi vi khuẩn trong đất như thế nào? Và sự gặp gỡ với nòi *Rhizobium* đặc biệt đó dẫn đến sự phát triển của nốt sần ra sao? Hai câu hỏi này đã dẫn các nhà nghiên cứu đến việc phát hiện ra cuộc đối thoại hoá học giữa vi khuẩn và rễ. Mỗi đối tác phản ứng với tín hiệu hoá học của đối tác kia bằng cách biểu hiện các gene nhất định mà sản phẩm của nó đóng góp cho sự hình thành nốt sần. Nhờ sự hiểu biết về sinh học phân tử làm cơ sở cho sự hình thành nốt sần rễ, các nhà nghiên cứu hy vọng kích thích sự hấp thụ *Rhizobium* và sự hình thành nốt sần trong các cây trồng mà thông thường không có mối quan hệ cố định nitrogen tương hỗ như thế.

Sự cố định nitrogen và nông nghiệp

Lợi ích trong nông nghiệp của việc cố định nitrogen nhờ quan hệ cộng sinh là cơ sở cho phần lớn các loại luân canh cây trồng. Trong quy trình này, cây trồng không thuộc họ Đậu như ngô được gieo trồng một năm, năm tiếp theo cỏ linh lăng hoặc một số cây họ Đậu khác được

gieo trồng để khôi phục nồng độ nitrogen cố định trong đất. Để đảm bảo rằng cây họ Đậu gặp được nòi *Rhizobium* đặc hiệu của nó thì hạt được ngâm trong môi trường nuôi cấy vi khuẩn hoặc được rắc với bào tử vi khuẩn trước khi gieo. Thay vì phải thu hoạch, cây họ Đậu thường được cây lấp xuống sao cho nó sẽ bị phân giải như là “phân xanh”, nhờ đó làm giảm nhu cầu phân bón công nghiệp.

Nhiều họ thực vật không phải cây họ Đậu gồm các loài được lợi từ cố định nitrogen hồ sinh. Ví dụ cây tống quan sủi (alder trees) và các cây thân thảo nhiệt đới khác làm vật chủ cho vi khuẩn gram dương của nhóm actinomycete (xem Hình 27.18). Lúa nước, một cây trồng có tầm quan trọng lớn trên thương trường, hưởng lợi trực tiếp từ cố định nitrogen hồ sinh. Người trồng lúa nước nuôi trồng dương xỉ thủy sinh sống trôi nổi tự do *Azolla* (bèo dâu) mang vi khuẩn lam hồ sinh có khả năng cố định nitrogen. Cuối cùng lúa đang sinh trưởng che ánh sáng và giết *Azolla* và phân giải nguyên liệu hữu cơ giàu nitrogen này làm tăng độ màu mỡ của ruộng lúa.

Nấm và sự dinh dưỡng của thực vật

Các loài nấm đất nhất định cũng hình thành mối quan hệ hồ sinh với rễ và đóng vai trò chủ yếu trong dinh dưỡng thực vật. **Rễ nấm** (Mycorrhizae) là dạng kết hợp hồ sinh giữa rễ và nấm (xem các Hình 31.15 và 36.5). Cây chủ thường xuyên cung cấp đường cho nấm. Trong

khi đó, nấm làm tăng diện tích bề mặt để hấp thụ nước, phosphate và các chất khoáng khác hấp thụ từ đất cho cây. Nấm của rễ nấm cũng tiết các nhân tố sinh trưởng kích thích rễ sinh trưởng và phân nhánh, cũng như tiết ra các chất kháng sinh có tác dụng bảo vệ cây khỏi các tác nhân gây bệnh trong đất.

Rễ nấm không phải là vật kỳ dị. Chúng được hình thành trong phần lớn loài cây. Thực tế, hiện tượng hỗ sinh thực vật - nấm này có thể là một trong các dạng thích nghi tiến hoá giúp thực vật ban đầu có thể định cư trên cạn (xem Chương 29). Thật vậy, các rễ hoá thạch từ một số thực vật nguyên thủy nhất đều có rễ nấm. Trong các hệ sinh thái trên cạn đầu tiên, đất có thể nghèo chất dinh dưỡng. Nấm của rễ nấm giúp cây hấp thụ chất khoáng hiệu quả hơn so với bản thân rễ, sẽ giúp nuôi dưỡng các cây tiên phong lên cạn.

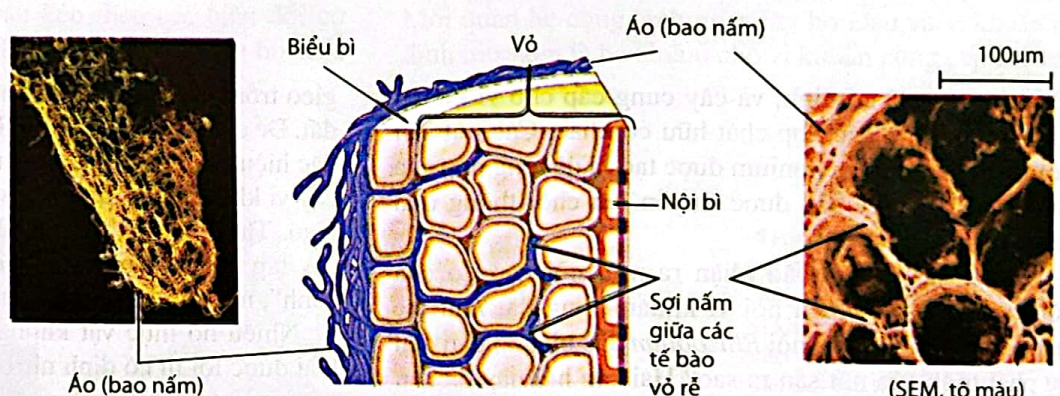
Hai dạng rễ nấm chủ yếu

Dạng cộng sinh tương hỗ chủ yếu của nấm và thực vật gồm hai kiểu: ngoại rễ nấm (ectomycorrhizae) và rễ nấm có rễ mút phân nhánh đôi khi gọi là nội rễ nấm (endomycorrhizae). Ở ngoại rễ nấm, hệ sợi nấm (khối sợi nấm phân nhánh, xem Chương 31) tạo nên một bao dày hay áo trên bề mặt rễ. (Hình 37.12a). Sợi nấm kéo dài từ áo vào đất, làm tăng đáng kể diện tích bề mặt hấp

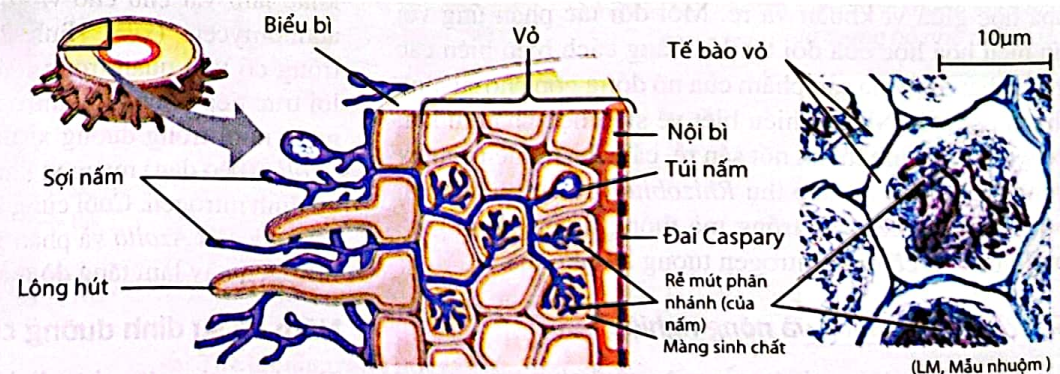
thụ nước và khoáng chất. Sợi nấm cũng sinh trưởng vào vỏ rễ. Sợi nấm này không xâm nhập vào tế bào rễ mà tạo nên một mạng lưới trong hệ vô bào hoặc khoảng gian bào, có vai trò đẩy nhanh sự trao đổi chất dinh dưỡng giữa nấm và thực vật. So với rễ “không bị nhiễm” ngoại rễ nấm thường dày hơn, ngắn hơn và phân nhánh hơn. Điển hình là chúng không tạo lông hút mà sẽ là không cần thiết khi có diện tích bề mặt lớn của thể sợi nấm. Khoảng 10% số họ thực vật có các loài tạo ra ngoại rễ nấm và phần lớn các loài này là dạng cây gỗ bao gồm các thành viên của họ thông, vân sam, sồi, bồ đào, cây bulô, liễu và họ Bạch đàn.

Ngược lại, nội rễ nấm không có áo dày bao lấy rễ (Hình 37.12b). Rễ nấm được hình thành khi sợi nấm hiển vi trong đất phản ứng với sự hiện diện của rễ nhờ sinh trưởng hướng vào nó, xác lập sự tiếp xúc và sinh trưởng dọc theo bề mặt của nó. Sợi nấm thâm nhập vào khoảng giữa các tế bào biểu bì rồi đi vào vỏ rễ. Sợi nấm này tiêu hoá các mảnh nhỏ của thành tế bào vỏ nhưng thực sự chúng không xuyên qua màng sinh chất và không đi vào tế bào chất. Thay vì, sợi nấm mọc vào trong những cái ống tạo nên nhờ sự lõm vào của màng tế bào rễ. Quá trình này giống với việc dùng đầu ngón tay đẩy nhẹ vào quả bóng mà không làm nổ bóng. Ngón tay của bạn giống như sợi nấm còn vỏ quả bóng tương tự với màng của tế

(a) Ngoại rễ nấm. Áo của hệ sợi nấm bao lấy rễ. Sợi nấm mở rộng từ áo vào đất, hấp thụ nước và chất khoáng, đặc biệt là phosphate. Sợi nấm cũng xuyên vào các khoảng ngoại bào của vỏ rễ tạo diện tích bề mặt rộng cho sự trao đổi chất dinh dưỡng giữa nấm và cây chủ của nó.



(b) Nội rễ nấm. Không tạo áo xung quanh rễ mà sợi nấm hiển vi xuyên vào rễ. Bên trong vỏ rễ, sợi nấm tạo sự tiếp xúc rộng với cây thông qua sự phân nhánh của sợi nấm tạo ra các rễ mút phân nhánh, cung ứng một diện tích bề mặt lớn cho sự trao đổi chất dinh dưỡng. Sợi nấm xâm nhập vào thành tế bào nhưng không vào màng sinh chất của tế bào bên trong vỏ.



▲ Hình 37.12 Rễ nấm

bào rễ. Sau khi sợi nấm đã xâm nhập vào theo cách này, một số sợi nấm phân nhánh dày đặc tạo nên cấu trúc gọi rễ mút phân nhánh ("các cây nhỏ") là vị trí quan trọng trong dẫn truyền chất dinh dưỡng giữa nấm và thực vật. Bên trong bản thân sợi nấm có thể tạo các túi có hình oval có chức năng như là vị trí dự trữ thức ăn cho nấm. Với con mắt trần, nội rễ nấm trông giống như rễ "bình thường" với lòng hút, nhưng với kính hiển vi cho thấy một mối quan hệ hỗ sinh có ý nghĩa lớn cho dinh dưỡng thực vật. Nội rễ nấm phổ biến hơn nhiều so với ngoại rễ nấm và có ở hơn 85% loài thực vật, bao gồm các cây trồng như ngô, lúa mì và cây họ Đậu.

Tầm quan trọng nông nghiệp và sinh thái của rễ nấm

Rễ có thể tạo nên các dạng cộng sinh kiểu rễ nấm chỉ khi được tiếp xúc với loài nấm thích hợp. Trong phần lớn hệ sinh thái, các nấm này có trong đất và cây con phát triển rễ nấm. Nhưng nếu hạt được thu thập trong một môi trường và được gieo trồng trong đất xa lạ, cây có thể biểu hiện các dấu hiệu suy dinh dưỡng (đặc biệt sự thiếu phosphorus) là do thiếu đối tác tạo rễ nấm. Xử lý hạt với bào tử của nấm đôi khi có thể giúp cây con tạo rễ nấm và cải tạo năng suất cây trồng.

Các tổ hợp rễ nấm cũng quan trọng trong việc tìm hiểu các mối quan hệ sinh thái. Đôi khi cây ngoại lai (từ nước ngoài du nhập vào) xâm lấn nhiều vùng do phá vỡ các tương tác giữa các sinh vật bản địa. Ví dụ, mù tạt tòi (*Alliaria petiolata*) từ châu Âu được nhập vào New England trong những năm 1800 đã mọc lấn các vùng rừng trong suốt vùng phía đông và trung của Hoa Kỳ, kìm hãm cây gỗ con và cây bản địa khác. Kristina Stinson và các đồng sự ở Đại học Harvard đã đưa ra bằng chứng hấp dẫn cho thấy tính xâm lấn của nó có thể liên quan tới khả năng làm chậm sự sinh trưởng của loài cây khác do ngăn cản sự sinh trưởng của các nấm nội rễ nấm (Hình 37.13).

Thực vật biểu sinh, thực vật ký sinh và cây ăn thịt

Hầu như mọi loài thực vật đều có mối quan hệ hỗ sinh với nấm đất hoặc vi khuẩn hoặc cả hai. Mặc dù hiếm hơn, nhưng cũng có loài thực vật có đặc điểm thích nghi dinh dưỡng bằng cách dùng các cơ thể khác theo cách không hỗ sinh. Hình 37.14, trong trang sau cung cấp một cái nhìn khái quát về ba kiểu thích nghi đặc biệt: thực vật biểu sinh, thực vật ký sinh và cây ăn thịt.

Kiểm tra khái niệm 37.3

1. Tại sao việc nghiên cứu về vùng rễ là có tính chất quyết định để hiểu dinh dưỡng thực vật?
2. Vi khuẩn đất và rễ nấm đóng góp như thế nào cho dinh dưỡng thực vật?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Một người trồng lạc thấy các lá già ở cây lạc của ông đang biến thành màu vàng sau một thời kỳ dài thời tiết ẩm ướt. Nếu lý do tại sao.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Hình 37.13 Tìm hiểu

Có phải cỏ dại mọc lấn mù tạt tòi phá vỡ sự kết hợp hỗ sinh giữa cây gỗ con bản địa và nấm nội rễ nấm?

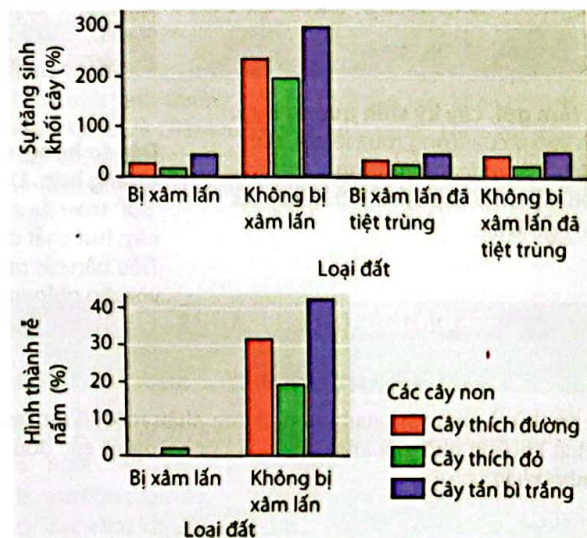
THÍ NGHIỆM

Kristina Stinson của Đại học Harvard và các đồng nghiệp đã nghiên cứu ảnh hưởng của mù tạt tòi mọc lấn át sự sinh trưởng của cây gỗ con bản địa và nấm cộng sinh với rễ cây. Trong một thí nghiệm, họ đã gieo trồng ba loại cây gỗ con của vùng Bắc Mỹ, đó là cây thích đường, cây thích đỏ và cây tán bì trắng trong bốn loại đất khác nhau. Hai mẫu đất được thu thập từ nơi mù tạt tòi đang sinh trưởng, và một trong hai mẫu đất này được tiệt trùng. Hai mẫu đất khác được thu từ nơi không có mù tạt tòi, và về sau một mẫu được khử trùng. Sau bốn tháng sinh trưởng, các nhà nghiên cứu đã thu hoạch phần chồi và rễ cây và xác định sinh khối khô. Rễ cũng được phân tích về phần trăm cộng sinh với nấm thuộc loại nội rễ nấm.



KẾT QUẢ

Các cây gỗ non bản địa đã sinh trưởng chậm hơn và ít có khả năng hình thành các dạng cộng sinh rễ nấm khi được nuôi trồng hoặc trong đất đã tiệt trùng hoặc trong đất không khử trùng được thu từ nơi mà đã bị lấn chiếm bởi mù tạt tòi.



KẾT LUẬN

Số liệu ủng hộ giả thuyết cho rằng mù tạt tòi ức chế sự sinh trưởng của cây gỗ non bản địa do tác động lên đất bằng cách phá vỡ sự cộng sinh tương hỗ, giữa cây gỗ và nấm thuộc loại nội rễ nấm.

NGUỒN

K.A. Stinson et al., Invasive plant suppresses the growth of native tree seedling by disrupting belowground mutualism, *PloS Biol (Public Library of Science: Biology)* 4 (5): e 140 (2006).

Thực hành tìm hiểu

Đọc và phân tích các bài báo nguyên bản trong *In inquiry in Action: Interpreting Scientific Papers*.

ĐIỀU GÌ NẾU?

Dùng phosphate vô cơ cho đất bị mù tạt tòi xâm lấn sẽ có tác động như thế nào lên khả năng cạnh tranh lấn át loài bản địa của cây?

Khảo sát Những kiểu thích nghi dinh dưỡng đặc biệt ở thực vật

Thực vật biểu sinh

Thực vật biểu sinh (epiphyte-từ gốc Hy Lạp *epi*: trên và *phyton*, cây) tự nuôi sống mình nhưng sinh trưởng trên cây khác, thường được neo giữ vào các cành hoặc thân cây gỗ sống. Thực vật biểu sinh hấp thụ nước và chất khoáng từ nước mưa, chủ yếu qua lá hơn là qua rễ. Một số ví dụ như dương xỉ sừng hươu, cây phượng lê và nhiều phong lan.



Dương xỉ sừng hươu, một loài thực vật biểu sinh. Loài dương xỉ nhiệt đới này (chi *Platycerium*) sinh trưởng trên tảng đá lớn, các vách đá, và cây gỗ. Nó có hai loại lá lược (lá dương xỉ): các lá lược phân nhánh tương tự các nhánh gạc và lá lược vòng tròn tạo vòng cổ áo bao quanh gốc của dương xỉ.

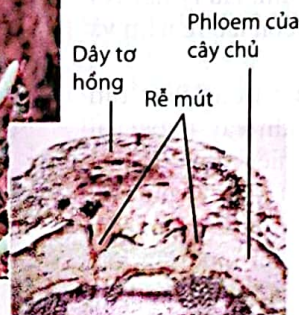
Thực vật ký sinh

Không như thực vật biểu sinh, thực vật ký sinh hấp thụ đường và chất khoáng từ vật chủ sống của mình, mặc dù một số loài ký sinh là có thể quang hợp. Nhiều loài có rễ hoạt động như

là các rễ mủt, các mấu lõi hấp thụ chất dinh dưỡng khi xâm nhập vào cây chủ.



Cây tầm gửi, cây ký sinh quang hợp. Đỉnh vào ô cửa trong mùa lễ hội, tầm gửi (chi *Phoradendron*) sống trong thiên nhiên như một cây ký sinh trên cây sồi và cây gỗ khác.



Dây tơ hồng, cây ký sinh không quang hợp. Dây tơ hồng (chi *Cuscuta*) "sợi" màu da cam trên cây pickleweed này, hút chất dinh dưỡng từ cây chủ. Tiêu bản cắt ngang cho thấy rễ mủt lấp vào vào phloem cây chủ (LM).



Cây Indian pipe, một loài cây ký sinh không quang hợp. Còn được gọi hoa ma, loài này (*Monotropa uniflora*) hấp thụ chất dinh dưỡng từ sợi nấm của rễ nấm của cây xanh.

Cây ăn thịt

Cây ăn thịt là sinh vật quang hợp nhưng nhận một số nitrogen và chất khoáng nhờ giết chết tiêu hoá côn trùng và các động vật nhỏ khác.

Cây ăn thịt sinh sống trong các đầm lầy acid và các nơi sống khác, ở đó đất nghèo nitrogen và các chất khoáng khác. Các loại bẫy côn trùng gồm lá biến thái thường được trang bị các tuyến tiết có thể tiết các enzyme tiêu hoá. May mắn cho động vật, các loại bẫy này thường khá hiếm gặp.



Cây bắt ruồi Thán ái tình. Các xung điện từ lông cảm giác khiến cho 2 thùy lá đóng lại trong giây lát. Ngoài tên phổ biến là cây bắt ruồi, *Dionaea muscipula* thường bắt kiến và châu chấu.



Cây nắp áp Nepenthes, Sarracenia và các giống khác có phễu đầy nước. Côn trùng rơi vào bị enzyme tiêu hoá.



Cây mao cao. Mao cao (chi *Drosera*) ứa giọt dịch dính lấp lánh như sương. Côn trùng đậu vào bị lông trên mặt lá quấn lấy con mồi.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 37.1

Đất là tài nguyên sống có hạn (tr. 785- 789)

- ▶ **Kết cấu của đất** Hạt đất có cỡ khác nhau là do sự vỡ vụn của đá có trong đất. Cỡ của hạt đất có ảnh hưởng đến lượng nước, oxygen và chất khoáng trong đất.
- ▶ **Thành phần của lớp đất mặt** Thành phần của đất gồm thành phần vô cơ và hữu cơ. Lớp đất mặt là một hệ sinh thái phức tạp có nhiều vi khuẩn, nấm, sinh vật nguyên sinh, động vật và rễ cây.
- ▶ **Sự bảo vệ đất và nông nghiệp bền vững** Một số biện pháp nông nghiệp có thể làm cạn kiệt hàm lượng chất khoáng của đất gây khó khăn cho sự trữ nước và kích thích sự rửa trôi đất. Mục đích của việc bảo vệ đất là giảm thiểu tác hại này.

KHÁI NIỆM 37.2

Thực vật cần các nguyên tố thiết yếu để hoàn thành chu trình sống (tr. 789-792)

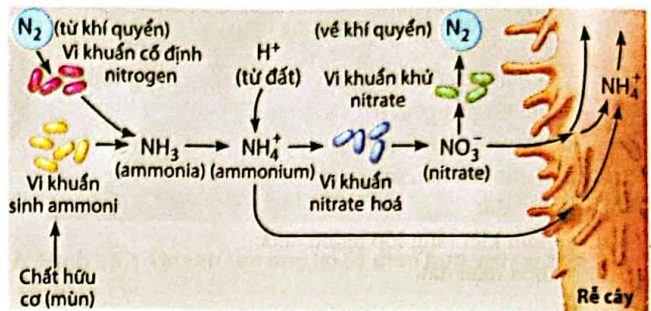
- ▶ **Chất dinh dưỡng đại lượng và chất dinh dưỡng vi lượng** Chất dinh dưỡng đại lượng - nguyên tố cần với lượng tương đối lớn gồm carbon, oxygen, hydrogen, nitrogen là các hợp phần chủ yếu khác của hợp chất hữu cơ. Chất dinh dưỡng vi lượng - nguyên tố cần với lượng tương đối nhỏ, thường có chức năng xúc tác như là cofactor của enzyme.
- ▶ **Các triệu chứng thiếu chất khoáng** Thiếu một chất dinh dưỡng có khả năng di chuyển thường có ảnh hưởng đến cơ quan già hơn là cơ quan non. Điều ngược lại xảy ra với các chất dinh dưỡng ít di chuyển trong cây. Thiếu chất dinh dưỡng đại lượng thường rất phổ biến, đặc biệt sự thiếu của nitrogen, phosphorus và kali.
- ▶ **Cải tạo dinh dưỡng thực vật nhờ biến đổi di truyền:** Một số ví dụ Thay vì làm cho đất phù hợp với cây, kỹ thuật di truyền có thể làm cho cây phù hợp với đất.

KHÁI NIỆM 37.3

Dinh dưỡng của thực vật thường liên quan đến các sinh vật khác (tr. 792-798)

- ▶ **Các vi khuẩn đất và dinh dưỡng của thực vật** Nhiều vi khuẩn đất là sinh vật phân giải sống trên chất hữu cơ đang phân giải. Vi khuẩn đất khác gọi là vi khuẩn nốt sần rễ (*Rhizobacteria*) nhận năng lượng từ vùng rễ - một hệ sinh thái giàu vi sinh vật cộng sinh mật thiết với rễ. Các chất tiết của cây hỗ trợ nhu cầu năng lượng của vùng rễ. Một số vi khuẩn nốt sần rễ tạo các chất kháng sinh, trong khi đó loại vi khuẩn khác lại sản xuất các chất dinh dưỡng để hấp thụ cho cây. Phần lớn vi sinh vật đất sống tự do, nhưng một số sống bên trong thực vật.

Thực vật có nhu cầu cao về nitrogen từ sự phân giải chất mùn nhờ vi khuẩn và sự cố định nitrogen khí quyển.



Vi khuẩn cố định nitrogen biến N_2 khí quyển thành nitrogen khoáng mà cây có thể hấp thụ làm nguồn nitrogen để tổng hợp các chất hữu cơ. Hiện tượng hỗ sinh hiệu quả nhất giữa thực vật và vi khuẩn cố định nitrogen xảy ra trong nốt sần được hình thành nhờ vi khuẩn *Rhizobium* sống trong rễ của cây họ Đậu. Vi khuẩn này nhận đường từ thực vật và bổ sung nitrogen đã cố định cho cây. Trong nông nghiệp, cây trồng thuộc họ Đậu được luân canh với cây trồng khác để dự trữ nitrogen cho đất.

- ▶ **Nấm và sự dinh dưỡng của thực vật** Rễ nấm là sự kết hợp hỗ sinh của nấm và rễ. Sợi nấm của cả ngoại rễ nấm và nội rễ nấm đều hấp thụ nước và chất khoáng để cung cấp cho cây chủ.
- ▶ **Thực vật biểu sinh, cây ký sinh và cây ăn thịt** Thực vật biểu sinh sinh trưởng trên bề mặt của cây khác nhưng thu nhận nước và chất khoáng từ nước mưa. Thực vật ký sinh hấp thụ chất dinh dưỡng từ cây chủ. Cây ăn thịt bổ sung dinh dưỡng khoáng nhờ tiêu hoá các động vật bé bị mắc bẫy.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

- Phần lớn sinh khối chất hữu cơ của thực vật bắt nguồn từ
 - nước.
 - carbon dioxide.
 - các chất khoáng của đất.
 - oxygen khí quyển.
 - nitrogen.
- Các chất dinh dưỡng vi lượng là cần với lượng rất nhỏ vì
 - phần lớn chúng đều có khả năng di chuyển trong cây.
 - phần lớn có vai trò chủ yếu như là các cofactor của enzyme.
 - phần lớn được cung cấp với lượng đủ lớn trong hạt.
 - chúng chỉ đóng một vai trò thứ yếu trong sinh trưởng và trong việc giúp cây khỏe mạnh.
 - chỉ các vùng đang sinh trưởng mạnh nhất của cây cần các chất dinh dưỡng vi lượng.

3. Vùng rễ được mô tả đúng nhất như là
 - a. nốt phình ở rễ cây họ Đậu tham gia trong cố định nitrogen.
 - b. phần của lớp đất bề mặt cung cấp carbohydrate cho cây.
 - c. đất bám quanh rễ và khác với đất xung quanh vì chứa nhiều vi sinh vật hơn.
 - d. tầng đất trông hình cầu trong đó rễ thường sinh trưởng.
 - e. toàn bộ sinh vật cư ngụ trong đất.

4. Một số vấn đề có liên quan với việc tăng cường tưới nước bao gồm tất cả ngoại trừ
 - a. sự rửa trôi chất khoáng.
 - b. làm cho đất quá màu mỡ.
 - c. sự lún đất.
 - d. sự làm kiệt tầng lớp ngầm nước.
 - e. sự hoá mặn đất.

5. Thiếu chất khoáng có thể có ảnh hưởng lên lá già nhiều hơn lá non nếu
 - a. chất khoáng là một chất dinh dưỡng vi lượng.
 - b. chất khoáng rất linh động bên trong cây.
 - c. chất khoáng là cần cho sự tổng hợp chlorophyll.
 - d. chất khoáng là nguyên tố đại lượng.
 - e. lá già tiếp xúc trực tiếp với ánh sáng mặt trời.

6. Hai nhóm cà chua được trồng trong điều kiện phòng thí nghiệm, một nhóm được bón thêm mùn vào đất và nhóm kia làm đối chứng không thêm mùn. Lá của cây sinh trưởng không có mùn bổ sung có màu hơi vàng (màu lục ít hơn) so với lá cây sinh trưởng trong đất giàu mùn. Giải thích tốt nhất cho sự khác nhau này là do
 - a. cây khỏe mạnh dùng thức ăn trong lá đang phân giải trong chất mùn để lấy năng lượng cho tổng hợp chlorophyll.
 - b. chất mùn làm đất tối xốp hơn nên nước xâm nhập vào đất dễ dàng hơn.
 - c. chất mùn chứa các khoáng chất như magnesium và sắt cần cho tổng hợp chlorophyll.
 - d. nhiệt được giải phóng nhờ lá phân giải mùn làm cho cây sinh trưởng và tổng hợp chlorophyll nhanh hơn.
 - e. cây có khỏe mạnh hấp thụ chlorophyll từ mùn.

7. Mối quan hệ đặc biệt giữa một cây họ Đậu và nòi *Rhizobium* hô sinh có thể phụ thuộc vào
 - a. mỗi cây họ Đậu có một kiểu đối thoại hoá học với nấm.
 - b. mỗi nòi *Rhizobium* có một dạng nitrogenase chỉ hoạt động ở cây chủ họ Đậu thích hợp.
 - c. mỗi loại cây họ Đậu được tìm thấy nơi mà đất chỉ có *Rhizobium* đặc hiệu cho cây họ Đậu đó.
 - d. sự nhận biết đặc hiệu giữa các tín hiệu hoá học và các thụ quan truyền tín hiệu của nòi *Rhizobium* và loài cây họ Đậu.
 - e. sự phá huỷ tất cả các nòi *Rhizobium* không tương hợp do enzyme tiết ra từ rễ cây họ Đậu.

8. Rễ nấm làm tăng sự dinh dưỡng của cây chủ yếu nhờ
 - a. hấp thụ nước và chất khoáng thông qua sợi nấm.
 - b. cung cấp đường cho tế bào rễ không có lục lạp riêng.
 - c. biến nitrogen khí quyển thành amonia.
 - d. cho phép rễ sống ký sinh với cây bên cạnh.
 - e. kích thích sự phát triển của lông hút.

9. Chúng ta hy vọng có sự khác biệt lớn về thể chất của thực vật giữa hai nhóm thực vật cùng loài nhưng một nhóm có rễ nấm và một nhóm không có rễ nấm, trong môi trường
 - a. nơi mà vi khuẩn cố định nitrogen là phong phú.
 - b. có đất với hệ tưới tiêu kém.
 - c. có mùa hè nóng và mùa đông lạnh lẽo.
 - d. trong đó đất tương đối thiếu chất dinh dưỡng khoáng.
 - e. gần nguồn nước như ao hồ hoặc sông.

10. Đặc điểm thích nghi ăn thịt của cây chủ yếu bù cho đất có hàm lượng tương đối thấp của
 - a. kali.
 - b. nitrogen.
 - c. calcium.
 - d. nước.
 - e. phosphate.

11. **HÃY VẼ** Vẽ bức phác hoạ đơn giản về sự trao đổi cation, thể hiện một lông hút, một hạt đất với các anion và một ion hydrogen thay thế một cation khoáng.

Đáp án cho câu hỏi trắc nghiệm có trong Phụ lục A.

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

12. Hãy tưởng tượng đưa cây ra khỏi bức tranh trong Hình 37.9. Hãy viết một đoạn văn giải thích vì khuẩn đất có thể duy trì sự tái sinh nitrogen như thế nào trước khi cây ở cạn được tiến hoá.

TÌM HIỂU KHOA HỌC

13. Mưa acid có nồng độ ion hydrogen (H^+) rất cao. Một tác động của mưa acid là làm cạn kiệt các chất dinh dưỡng đất như calcium (Ca^{2+}), kali (K^+) và magnesium (Mg^{2+}). Hãy nêu một giả thuyết để giải thích mưa acid rửa trôi các chất dinh dưỡng này khỏi đất như thế nào. Bạn có thể thí nghiệm giả thuyết của bạn như thế nào?

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

14. Khoảng 10% đất trồng của Hoa Kỳ được tưới nước. Nông nghiệp là ngành sử dụng nước lớn nhất trong các bang khô hạn phía tây bao gồm Colorado, Arizona và California. Khi dân số của các bang này tăng trưởng, xảy ra mâu thuẫn giữa thành phố và vùng sản xuất nông nghiệp về nguồn cung cấp nước. Để đảm bảo sự cung cấp nước thích hợp cho sự phát triển thành thị, thành phố mua nước từ chủ trang trại. Thường đây là cách rẻ nhất để nhận nhiều nước hơn và có thể là cách để một số chủ trang trại thu được nhiều tiền hơn nhờ bán nước so với việc chăm sóc cây trồng. Thảo luận hậu quả có thể xảy ra của khuynh hướng này. Có phải đây là cách tốt nhất để phân phối nước? Tại sao đúng hoặc tại sao không?