

## **Chương 6. Vi khuẩn, cổ khuẩn và chu trình của các nguyên tố**

### **Mục lục**

6.1. Giới thiệu.....	2
6.2. Các nguyên tố chủ yếu cấu tạo nên tế bào prokaryote .....	2
6.3. Vi sinh vật và vai trò của chúng trong chu trình các nguyên tố .....	3
6.4. Chu trình tuần hoàn oxygen.....	5
6.5. Chu trình Carbon .....	6
6.6. Quá trình tổng thể của phân hủy sinh học .....	8
6.7. Chu trình nitrogen.....	9
6.7.1. Cố định đạm nitrogen .....	9
6.7.2. Hô hấp kỵ khí .....	9
6.7.3. Nitrate hóa .....	11
6.7.4. Quá trình tổng thể của nitrate hóa .....	11
6.8. Chu trình sulfur.....	11
6.9. Chu trình phospho .....	12
6.10. Sinh thái của hồ phân tầng.....	14

## 6.1. Giới thiệu

Prokaryote gồm Vi khuẩn và Cổ khuẩn là nhóm vi sinh vật có tác động đáng kể đến môi trường mà chúng sống. Chúng cũng có khả năng tái sử dụng các nguyên tố thiết yếu để xây dựng tế bào. Hành tinh mà chúng ta đang sống là một hệ thống đóng, nên một số nguyên tố có số lượng giới hạn và cũng được các tế bào vi sinh vật sử dụng một cách có giới hạn. Trước tiên các nguyên tố này thường được vi sinh vật sử dụng trong quá trình đồng hóa thành vật chất sống. Tổng sinh khối của tế bào vi sinh vật trong sinh quyển, sự đa dạng về biến dưỡng của chúng và khả năng tồn tại trong tất cả các môi trường sống đã hỗ trợ cho sự sống trên trái đất. Tất cả những điều trên cho thấy rằng vi sinh vật sẽ có vai trò cốt lõi trong biến đổi và tái chế các nguyên tố trong số tất cả các hình thức của sự sống.

## 6.2. Các nguyên tố chủ yếu cấu tạo nên tế bào prokaryote

Bảng 1 liệt kê các nguyên tố chủ yếu cấu tạo nên tế bào prokaryote điển hình mà đại diện là *E. coli*. Theo đó trên 90% phân tích các nguyên tố bao gồm carbon (C), hydrogen (H), oxygen (O), nitrogen (N), phospho (P) và sulfur (S). Những nguyên tố này kết hợp lại sẽ hình thành nên tất cả các phân tử sinh học và các đại phân tử trong các hệ thống sống. C, H, O, N, P và S là những thành phần cấu tạo của vật chất hữu cơ, là chất hóa học có chứa liên kết carbon với hydrogen. Chất hữu cơ trên trái đất là bằng chứng của sự sống. Chất hữu cơ được viết dưới dạng  $\text{CH}_2\text{O}$ , đây là công thức của đường như glucose chẳng hạn. H và O là thành phần cấu tạo của nước ( $\text{H}_2\text{O}$ ), chất này chiếm trên 95 thành phần tế bào. Các ion như calcium ( $\text{Ca}^{++}$ ), sắt ( $\text{Fe}^{++}$ ), magnesium ( $\text{Mg}^{++}$ ) và potassium ( $\text{K}^+$ ) hiện diện trong các muối vô cơ có trong nguyên sinh chất của tế bào.

Bảng 1 không đề cập đến các nguyên tố vi lượng trong tế bào. Các nguyên tố vi lượng là các ion kim loại cần thiết cho nhu cầu dinh dưỡng của tế bào như:  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Co}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Mo}^{2+}$ ...., nhưng tồn tại với hàm lượng rất nhỏ, khó xác định hay khó chứng minh sự hiện diện của chúng trong tế bào. Các nguyên tố vi lượng thường được gắn vào các vitamin và enzyme. Ví dụ vitamin  $\text{B}_{12}$  có chứa cobalt ( $\text{Co}^{2+}$ ), enzyme nitrogenase của vi khuẩn có molybdenum ( $\text{Mo}^{2+}$ ).

**Bảng 6.1. Các nguyên tố chính, nguồn gốc và chức năng trong tế bào.**

Nguyên tố	% chất khô	Nguồn gốc	Chức năng
Carbon	50	Từ các chất hữu cơ hoặc CO <sub>2</sub>	Thành phần cấu tạo chính của vật chất tế bào
Oxygen	20	Từ H <sub>2</sub> O, các chất hữu cơ, CO <sub>2</sub> và O <sub>2</sub>	Thành phần cấu tạo của vật liệu tế bào và tế bào nước; O <sub>2</sub> là chất nhận điện tử trong hô hấp hiếu khí
Nitrogen	14	Từ NH <sub>3</sub> , NO <sub>3</sub> , các chất hữu cơ, N <sub>2</sub>	Thành phần cấu tạo amino acid, nucleic acid nucleotide và các coenzyme
Hydrogen	8	Từ H <sub>2</sub> O, các chất hữu cơ, H <sub>2</sub>	Thành phần cấu tạo chính của các hợp chất hữu cơ và phân tử nước
Phosphorus	3	Phosphate vô cơ (PO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> )	Thành phần cấu tạo nucleic acid, nucleotide, phospholipid, LPS, teichoic acid
Sulfur	1	Các chất sulfur hữu cơ: SO <sub>4</sub> , H <sub>2</sub> S, S	Thành phần cấu tạo cysteine, methionine, glutathione, một số coenzyme
Potassium	1	Muối potassium	Cation hữu cơ chính trong tế bào và cofactor cho một số enzyme
Magnesium	0,5	Muối magnesium	Cation vô cơ của tế bào, cofactor cho một số phản ứng enzyme
Calcium	0,5	Muối calcium	Cation vô cơ của tế bào, cofactor cho một số enzyme và thành phần của nội bào tử
Sắt	0,2	Muối sắt	Thành phần của cytochrome và một số protein không có nhân heme sắt và cofactor cho một số phản ứng enzyme.

### 6.3. Vi sinh vật và vai trò của chúng trong chu trình các nguyên tố

Tất cả các sinh vật sống đều có vai trò nhất định trong chu trình các nguyên tố.

Tuy nhiên đối với hầu hết chu trình các nguyên tố thì prokaryote đóng vai trò quan trọng và đôi khi là duy nhất.

Nấm gồm nấm mốc và nấm men. Trong đó nấm mốc là vi sinh vật hiếu khí sử dụng chất hữu cơ cho sự tăng trưởng. Chúng có vai trò quan trọng trong phân hủy chất hữu cơ trong đất. Trong khi nấm men có thể phát triển một cách kỵ khí thông qua quá trình lên men. Chúng đóng vai trò trong lên men trong những môi trường có hàm lượng đường cao. Vai trò nổi bật dễ thấy nhất của nấm là trong chu trình phân giải carbon, nhất là carbon ở trong đất.

Tảo cũng có một phần quan trọng trong chu trình carbon. Chúng là những sinh vật chiếm ưu thế trong nhóm sinh vật quang tổng hợp, chúng có nhiều trong môi trường nước. Tảo là sinh vật tự dưỡng, sử dụng CO<sub>2</sub> làm nguồn carbon cho tăng trưởng. Vì thế sinh vật này có thể chuyển CO<sub>2</sub> từ khí quyển thành chất hữu cơ. Tảo cũng có vai trò trong chu trình oxygen (O<sub>2</sub>) vì chúng cũng là sinh vật quang tổng hợp tương tự như thực vật, sinh O<sub>2</sub> vào không khí. Vi khuẩn lam còn gọi là tảo lam (cyanobacteria) là một nhóm vi sinh vật thuộc prokaryote, mức độ phổ biến của nhóm này giống như tảo và có kiểu biến dưỡng tương tự. Tảo quang tổng hợp và tảo lam có thể tìm thấy trong hầu hết các môi trường nơi có độ ẩm và ánh sáng. Nhóm này là một thành phần chính của sinh vật phù du (plankton) ở biển, là một mắt xích cơ bản trong chuỗi thực phẩm ở đại dương.

Sinh vật đơn bào (protozoa) là sinh vật tự dưỡng, có khả năng bắt mồi và tạo bẫy nhằm tìm kiếm thức ăn. Vì vậy nhóm này phát triển cơ chế một cách công phu để di chuyển và tìm kiếm thức ăn hữu cơ mà chúng có thể tiêu hóa được. Thực phẩm của sinh vật đơn bào thường là những thực phẩm được vi khuẩn sử dụng. Vì vậy có ý kiến tranh luận rằng sinh vật đơn bào là những kẻ ăn thịt thuộc hệ sinh thái (ecological predator) nhằm giữ cho các quần thể vi khuẩn nằm dưới sự kiểm soát trong các môi trường đất, nước, tuyến tiêu hóa của động vật và nhiều môi trường khác.

Prokaryote gồm Vi khuẩn và Cổ khuẩn, là kết quả của sự đa dạng sinh học và đa dạng trong cách thức biến dưỡng. Các vi khuẩn này có liên quan đến chu trình tuần hoàn của hầu hết các nguyên tố quan trọng. Trong cả hai trường hợp, cổ khuẩn sinh khí methan (chuyển carbon dioxide thành khí methan) và vi khuẩn cố định đạm (biến nitrogen từ không khí thành nitrogen sinh học) là những vi khuẩn có vai trò thiết yếu trong các chu

trình tuần hoàn carbon và nitrogen.

Có những quá trình biến dưỡng là duy nhất hoặc gần như là duy nhất ở prokaryote đóng vai trò quan trọng trong chu trình của các nguyên tố. Ví dụ nhóm vi khuẩn vô cơ dưỡng (lithotrophs) sử dụng các hợp chất vô cơ như ammonia và hydrogen sulfide làm nguồn năng lượng. Vi khuẩn hô hấp khác sử dụng nitrate ( $\text{NO}_3$ ) hoặc sulfate ( $\text{SO}_4$ ) để thay thế cho oxy. Các vi khuẩn này gọi là vi khuẩn hô hấp tùy nghi vì chúng có thể hô hấp mà không cần oxy. Hầu hết cổ khuẩn thuộc nhóm vô cơ dưỡng, sử dụng hydrogen ( $\text{H}_2$ ) hoặc hydrogen sulfide ( $\text{H}_2\text{S}$ ) làm nguồn năng lượng. Cùng với đó nhiều vi khuẩn đất cũng thuộc nhóm hô hấp tùy nghi nhưng chúng có thể sử dụng cơ chế biến dưỡng hô hấp một cách hiệu quả trong điều kiện không có  $\text{O}_2$ .

Vi sinh vật dị dưỡng là vi sinh vật sống nhờ chất hữu cơ, sử dụng các phương cách biến dưỡng là hô hấp hoặc lên men. Những tiến trình cơ bản của nhóm dị dưỡng hiện diện rộng khắp ở vi khuẩn. Hầu hết các vi khuẩn trong đất và nước cũng như vi khuẩn liên quan đến động vật và thực vật đều là nhóm vi khuẩn dị dưỡng. Trong chuỗi carbon, vi khuẩn dị dưỡng có vai trò quan trọng trong quá trình phân hủy sinh học hay phân hủy dưới những điều kiện hiếu khí và kỵ khí.

Ở vi khuẩn, có một kiểu biến dưỡng độc đáo đó là quang tổng hợp nhưng lại không sử dụng  $\text{H}_2\text{O}$  hoặc tạo  $\text{O}_2$ . Kiểu biến dưỡng này tác động lên các chu trình carbon và sulfur.

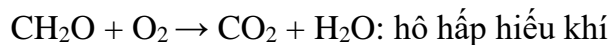
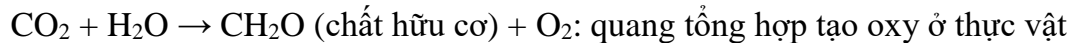
Trong khi đó tảo lam cố định  $\text{CO}_2$  và sinh  $\text{O}_2$  trong suốt quá trình quang tổng hợp. Nhóm này đóng góp rất lớn vào chu trình tuần hoàn carbon và oxy.

Các ví dụ liệt kê ở trên cho thấy mối liên quan của vi khuẩn trong chu trình các nguyên tố để hình thành nên các hệ thống sống là vô tận và có lẽ mỗi vi sinh vật trong mạng lưới này có liên quan mật thiết với nhau.

#### **6.4. Chu trình tuần hoàn oxygen**

Về cơ bản,  $\text{O}_2$  lấy được từ quang phân giải  $\text{H}_2\text{O}$  trong quá trình quang tổng hợp ở thực vật. Hai nhóm vi sinh vật chủ yếu có liên quan vào quá trình này là tảo eukaryote và tảo lam prokaryote. Tảo lam hay vi khuẩn lam và tảo là nguồn sinh nhiều  $\text{O}_2$  cho khí quyển của trái đất. Dĩ nhiên thực vật cũng tạo ra  $\text{O}_2$ , nhưng vi sinh vật ở môi trường biển chiếm ưu thế hơn vì đại dương chiếm phần lớn hành tinh chúng ta.

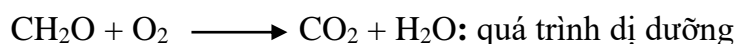
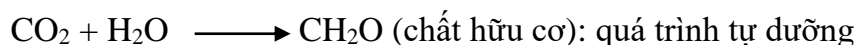
Do hầu hết các sinh vật là hiếu khí cần O<sub>2</sub>, chất này được sinh ra do quá trình quang tổng hợp từ thực vật, nên điều này thiết lập nên mối quan hệ giữa quang tổng hợp ở thực vật và hô hấp hiếu khí. Đây là kiểu biến dưỡng chiếm ưu thế trên trái đất. Quang tổng hợp sinh O<sub>2</sub> cần thiết cho hô hấp hiếu khí. Hô hấp tạo CO<sub>2</sub> cần thiết cho sự tăng trưởng của nhóm sinh vật tự dưỡng. Mối quan hệ giữa quang tổng hợp và hô hấp được biểu diễn như sau:



Do vi sinh vật quang tổng hợp cũng là sinh vật tự dưỡng (nhóm này biến CO<sub>2</sub> thành chất hữu cơ trong quá trình tăng trưởng) nên có tác động tương tự đối với chu trình carbon.

### 6.5. Chu trình Carbon

Carbon là khung sườn cho tất cả các phân tử hữu cơ và là yếu tố phổ biến nhất trong vật chất tế bào. Chúng xuất hiện phổ biến nhất ở dạng oxi hóa, CO<sub>2</sub>, có thể xem như là phân tử vô cơ vì không có liên kết C – H. Sinh vật tự dưỡng bao gồm thực vật, tảo, vi khuẩn quang tổng hợp, Sinh vật vô cơ dưỡng (lithotroph) và cổ khuẩn sinh methan (methanogen) sử dụng CO<sub>2</sub> như là nguồn carbon duy nhất cho tăng trưởng. Chúng khử phân tử CO<sub>2</sub> này để tạo vật chất hữu cơ cho tế bào (CH<sub>2</sub>O). Sinh vật dị dưỡng đòi hỏi nguồn carbon hữu cơ cho tăng trưởng và cuối cùng biến nguồn này trở lại CO<sub>2</sub>. Theo cách đó mối quan hệ giữa sinh vật tự dưỡng và dị dưỡng được thiết lập. Ở khía cạnh nào đó sinh vật tự dưỡng cố định carbon cần thiết cho sinh vật dị dưỡng và ngược lại sinh vật dị dưỡng tạo nguồn CO<sub>2</sub> để sinh vật tự dưỡng sử dụng.



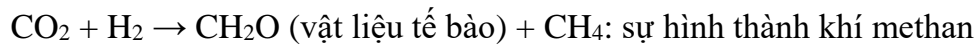
Do CO<sub>2</sub> là khí phổ biến và gây hiệu ứng nhà kính, vì vậy sẽ không tốt nếu hai quá trình này không cân bằng nhau. Ví dụ quá trình dị dưỡng chiếm ưu thế hơn tự dưỡng như trong trường hợp rừng mưa nhiệt đới bị phá hủy và thay thế bằng những đàn gia súc.

Sinh vật tự dưỡng được xem như là nguồn sản xuất ban đầu và nằm ở đáy của chuỗi thực phẩm vì nhóm này biến carbon thành chất hữu cơ cho sinh vật dị dưỡng. Trong số các prokaryote, vi khuẩn lam, sinh vật vô cơ dưỡng và cổ khuẩn sinh khí methan

chiếm sinh khối lớn kinh khủng trong nhóm sinh vật tự dưỡng. Các nhóm sinh vật này chịu trách nhiệm trong việc cố định CO<sub>2</sub> trong chu trình carbon của trái đất.

Vi khuẩn vô cơ dưỡng và cổ khuẩn oxi hóa khử hợp chất N và S có vai trò quan trọng trong chu trình N và S. Tất cả các vi khuẩn này hầu như là sinh vật tự dưỡng. Khuẩn này thường phổ biến trong các môi trường giàu sulfur như trầm tích ở biển, các lỗ thông nhiệt, suối nước nóng, nội cộng sinh (endosymbiont), ... . Có thể nói rằng các prokaryote này là những cơ sở sản xuất ban đầu các hợp chất carbon hữu cơ trên trái đất.

Cổ khuẩn sinh khí methan có vai trò kép trong chu trình carbon. Cổ khuẩn này thường thấy trong môi trường kỵ khí trong tự nhiên nơi mà CO<sub>2</sub> và H<sub>2</sub> xuất hiện. Vi khuẩn này sử dụng CO<sub>2</sub> để biến dưỡng theo hai cách. Thứ nhất, khoảng 5% CO<sub>2</sub> được hấp thu để khử thành vật liệu tế bào trong suốt quá trình tăng trưởng theo phương cách tự dưỡng; thứ hai, 95% CO<sub>2</sub> còn lại được khử thành CH<sub>4</sub> trong một quá trình tạo năng lượng cho tế bào. Vì thế khí methan được tích lũy trong đá như là nhiên liệu hóa thạch như là khí tự nhiên, trong dạ cỏ của bò và ruột của mối, có ở trầm tích, vùng đầm lầy, vùng đất thấp được trầm tích bao phủ ... . Do CH<sub>4</sub> là khí phổ biến đứng thứ hai gây hiệu ứng nhà kính. Vì vậy tốt nhất là nên ngăn chặn tiến trình tích lũy khí này trong khí quyển.



Trong điều kiện hiếu khí, methan và các dẫn xuất của nó như methanol, formaldehyde, ... có thể bị vi khuẩn thuộc nhóm dinh dưỡng methyl (methyloph) oxy hóa như là nguồn năng lượng. Sự biến dưỡng này dường như là một phiên bản của sự phân hủy sinh học trong chu trình carbon.

Phân hủy sinh học là sự phân hủy các chất hữu cơ (CH<sub>2</sub>O) để chuyển lại thành CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O và H<sub>2</sub>. Phân hủy sinh học là một quá trình trong chu trình carbon. Trong môi trường đất, nấm có vai trò quan trọng trong phân hủy sinh học, nhưng các prokaryote cũng đóng vai trò quan trọng như vậy. Sự phân hủy điển hình có liên quan đến sự phân hủy các polymer sinh học như: cellulose, lignin, protein, polysaccharide nhờ các enzyme ngoại bào, theo sau là sự oxi hóa (lên men hoặc hô hấp) của các tiểu đơn vị đơn phân (monomer). Sau cùng là các sản phẩm cuối như CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O và H<sub>2</sub>, có lẽ có một ít ammonia (NH<sub>3</sub>) và sulfide (H<sub>2</sub>S), tùy thuộc vào cách mà chúng ta xem xét quá trình tổng thể. Những sản phẩm này nhanh chóng được vi khuẩn vô cơ dưỡng và vi khuẩn tự dưỡng

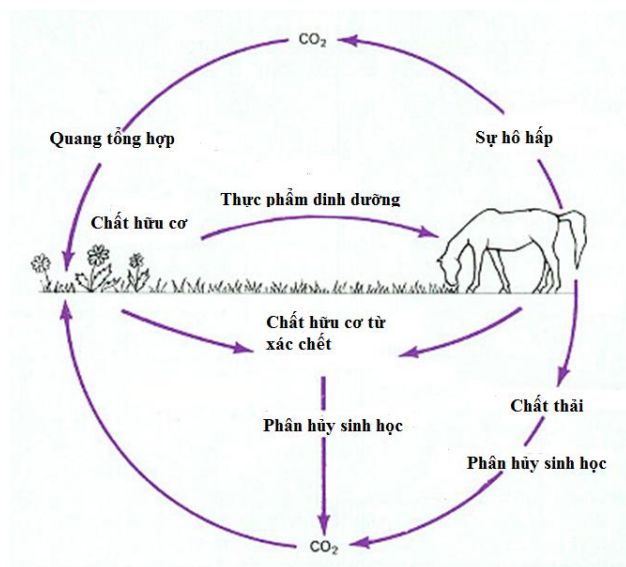
sử dụng để tái chế. Trong tự nhiên, các prokaryote có vai trò quan trọng trong phân hủy sinh học gồm: xạ khuẩn, clostridia, trực khuẩn, arthrobacter và pseudomonas.

### 6.6. Quá trình tổng thể của phân hủy sinh học

Cao phân tử (ví dụ cellulose) → đơn phân tử (ví dụ glucose): được gọi là quá trình phân hủy cao phân tử thành đơn phân tử.

Đơn phân tử → các acid hữu cơ (ví dụ lactic acid, acetic acid, propionic acid, ...) +  $\text{CO}_2$  +  $\text{H}_2$ : được gọi là quá trình lên men

Đơn phân tử +  $\text{O}_2$  →  $\text{CO}_2$  +  $\text{H}_2\text{O}$ : hô hấp hiếu khí



**Hình 6.1. Minh họa chu trình carbon (K.Todar). Chất hữu cơ ( $\text{CH}_2\text{O}$ ) có nguồn gốc từ quang tổng hợp cung cấp dinh dưỡng cho nhóm sinh vật dị dưỡng, chuyển thành  $\text{CO}_2$ . Chất thải hữu cơ như chất hữu cơ từ xác chết trong đất và nước, cuối cùng được bẻ gãy thành  $\text{CO}_2$  nhờ quá trình phân hủy sinh học của vi sinh vật.**

Vai trò quan trọng của vi sinh vật trong phân hủy sinh học được thể hiện qua câu châm ngôn đó là: "Sẽ không có hợp chất tự nhiên nếu không có sự phân hủy của vi sinh vật". Điều cốt lõi của câu châm ngôn này là chúng ta sẽ không có bất cứ thứ gì nếu trong khoảng gần 4 tỷ năm qua không diễn ra các quá trình phân hủy sinh học. Thực tế là chúng ta có nhiều thứ từ cellulose và lignin, những chất này tốt hơn cả bê tông, nhựa, thuốc trừ sâu và các chất độc là những thứ được vi sinh vật phân hủy rất chậm hoặc gần như không phân hủy.

Hình 6.1 ở trên minh họa cho chu trình carbon thường bỏ qua vai trò của vi khuẩn sinh khí methan trong chu trình này. Do vi khuẩn sinh khí methan có khả năng loại bỏ  $\text{CO}_2$  từ không khí, biến đổi khí này thành vật liệu tế bào và  $\text{CH}_4$  nên các prokaryote này không những chỉ ảnh hưởng đến chu trình carbon mà sự biến dưỡng của chúng còn tác động đến nồng độ của các khí gây hiệu ứng nhà kính trong khí quyển trái đất. Vấn đề đặt ra là khi vi khuẩn sinh khí methan sử dụng  $\text{CO}_2$  để tạo  $\text{CH}_4$  sẽ làm cho hiệu ứng nhà kính



trở nên tốt hơn hay xấu hơn (?). Câu trả lời là xấu tệ. Vì quá trình sinh khí methan có liên quan đến việc làm giảm CO<sub>2</sub>, hệ số tỷ lệ là  $4\text{H}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$ , vì vậy một phân tử khí gây hiệu ứng nhà kính được đổi thành một phân tử khác. Tuy nhiên mỗi phân tử methan có khả năng hấp thụ nhiệt cao hơn gấp 15 lần so với phân tử CO<sub>2</sub>, vì vậy sự ảnh hưởng rõ nhất chính là làm gia tăng hấp thụ nhiệt của khí quyển. Cũng nên nhớ rằng hầu hết trong các môi trường tự nhiên, khoảng hai phần ba khí methan được tạo ra từ acid acetic qua vi khuẩn sinh khí methan (methanogenesis) trong phản ứng được viết dưới dạng  $\text{CH}_3\text{COOH} \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2$ , đây là một tình huống ít được mong đợi vì cả hai sản phẩm này đều là khí gây hiệu ứng nhà kính.

Mặc dù hàm lượng methan trong khí quyển nhỏ gấp hai lần so với CO<sub>2</sub>, nhưng methan vẫn làm thay đổi khí hậu khoảng 15 % so với khoảng 60 % của CO<sub>2</sub>. Phần còn lại là sự đóng góp của nitrous oxide (N<sub>2</sub>O), là sản phẩm khử nitrate từ hô hấp có khả năng hấp thụ nhiệt gấp 300 lần so với CO<sub>2</sub> và chlorofluorocarbon (CFC), chất hấp thụ nhiệt mạnh hơn nhưng nguy hiểm hơn là phá thủng tầng ozone.

## 6.7. Chu trình nitrogen

Chu trình nitrogen là một trong những chu trình phức tạp trong chu trình của các nguyên tố hình thành nên các hệ thống sinh học. Điều này là do mức độ quan trọng và sự phổ biến của N trong biến dưỡng tế bào, sự đa dạng trong các kiểu biến dưỡng nitrogen và sự tồn tại của nguyên tố này ở quá nhiều hình thức khác nhau. Prokaryote có liên quan mật thiết trong chu trình sinh học nitrogen gồm ba quá trình chính độc đáo sau.

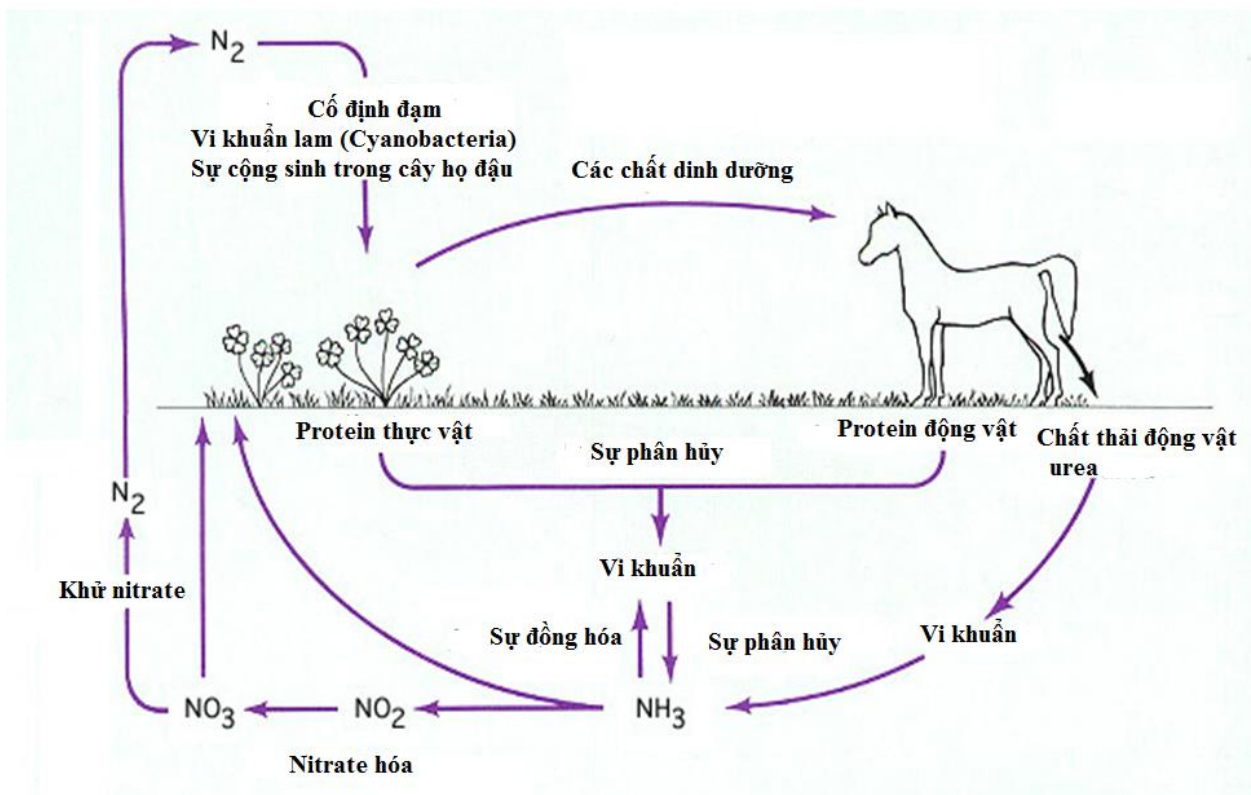
### 6.7.1. Cố định đạm nitrogen

Cố định đạm nitrogen là quá trình chuyển N<sub>2</sub> trong khí quyển thành NH<sub>3</sub>, chất ammonia này được đồng hóa thành các amino acid và protein. Cố định đạm nitrogen xảy ra trong nhiều vi khuẩn sống tự do như clostridia, azotobacter, cyanobacteria và ở những vi khuẩn sống cộng sinh như *Rhizobium* và *Frankia*. Các vi khuẩn này liên quan đến rễ thực vật và quá trình cố định đạm do vi khuẩn sẽ hình thành các nốt sần. Cố định đạm sinh học nitrogen là cách thức quan trọng nhất trong tự nhiên để chuyển N<sub>2</sub> từ không khí vào các hệ thống sinh học.

Quá trình cố định đạm nitrogen được viết tóm tắt như sau:  $\text{N}_2 \rightarrow 2 \text{NH}_3$ .

### 6.7.2. Hô hấp kỵ khí

Hô hấp kỵ khí là quá trình có liên quan đến việc sử dụng các dạng nitrogen bị oxy hóa như  $\text{NO}_3$  và  $\text{NO}_2$ . Các chất này đóng vai trò như là các chất nhận điện tử cuối trong quá trình hô hấp. Vi khuẩn hô hấp kỵ khí như *Bacillus* và *Pseudomonad* có phổ biến trong đất sẽ sử dụng nitrate ( $\text{NO}_3$ ) như là chất nhận điện tử cuối.  $\text{NO}_3$  bị khử thành  $\text{NO}_2$  (nitrite) và sau đó chuyển thành các dạng khí của nitrogen như  $\text{N}_2$  hoặc  $\text{N}_2\text{O}$  (nitrous oxide). Quá trình này gọi là khử nitrate (denitrification). Quá trình liên quan đến một số loài vi khuẩn *Bacillus* tiến hành được gọi là khử nitrate dị hóa (dissimilatory nitrate reduction), theo đó  $\text{NO}_3$  bị khử thành ammonia ( $\text{NH}_3$ ), tuy nhiên quá trình khử nitrate dị hóa không được xem như là quá trình khử nitrate (denitrification). Vi khuẩn khử nitrate là những vi sinh vật kỵ khí tùy nghi điển hình, chúng hô hấp hiếu khí khi có mặt oxy. Trong trường hợp không có  $\text{O}_2$ , nhóm vi khuẩn này sẽ chuyển sang sử dụng  $\text{NO}_3$  để hô hấp kỵ khí. Do  $\text{NO}_3$  là một dạng phân vô cơ trong đất phổ biến và đất đỏ nên quá trình khử nitrate này có thể không tốt cho nông nghiệp. Vì vậy điều quan trọng là làm sao giữ đất ở tình trạng thông khí nhằm bảo quản nguồn phân nitrate có trong đất.



Hình 6.2. Sơ đồ minh họa chu trình nitrogen (K.Todar).

Phản ứng chung của quá trình khử nitrate được biểu diễn:

$\text{NO}_3 \rightarrow \text{NO}_2 \rightarrow \text{N}_2$ : quá trình khử nitrogen

### 6.7.3. Nitrate hóa

Nitrate hóa là quá trình biến dưỡng vô cơ hóa. Về mặt hóa học đó là quá trình đối nghịch với quá trình khử nitrate. Vi khuẩn nitrate hóa như *Nitrosomonas* sử dụng  $\text{NH}_3$  làm nguồn năng lượng, oxi hóa  $\text{NO}_2$ , trong khi đó *Nitrobacter* sẽ oxi hóa  $\text{NO}_2$  thành  $\text{NO}_3$ . Các vi khuẩn này thường xuất hiện trong môi trường nước và chúng đóng vai trò tầm quan trọng trong việc làm phân bón cho đất và đóng vai trò quan trọng trong chu trình nitrogen toàn cầu.

### 6.7.4. Quá trình tổng thể của nitrate hóa

Phản ứng tổng thể của quá trình nitrate hóa do vi khuẩn thực hiện được viết như sau:

(a). Do *Nitrosomonas* thực hiện  $\text{NH}_3 \rightarrow \text{NO}_2$ ;

(b). Do *Nitrobacter*:  $\text{NO}_2 \rightarrow \text{NO}_3$ .

Một khía cạnh quan trọng cuối cùng của chu trình nitrogen có liên quan đến prokaryote, dù cho sự phân hủy các hợp chất chứa nitrogen không hoàn toàn thuộc nhóm này. Hầu hết nitrogen hữu cơ (ví dụ ở dạng protein) tạo ammonia ( $\text{NH}_3$ ) trong quá trình khử amin (deamination). Vi nấm cũng có vai trò liên quan đến quá trình phân hủy này.

Thực vật, động vật và protista cũng như prokaryote hoàn thành chu trình nitrogen trong quá trình hấp thu nguyên tố cho nhu cầu dinh dưỡng của chúng. Sự đồng hóa nitrogen thường hình thành nitrate, nhóm amino hoặc amonia.

## 6.8. Chu trình sulfur

Sulfur là thành phần của một vài vitamin và các chất biến dưỡng thiết yếu, chất này cũng có trong hai amino acid là cysteine và methionine. Mặc dù sulfur chiếm ít ỏi trong tế bào, nhưng nó lại là một nguyên tố rất cần thiết cho các hệ thống sống. Giống như nitrogen và carbon, vi sinh vật có thể chuyển sulfur từ dạng oxi hóa phổ biến nhất đó là sulfate ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) thành dạng khử sulfide ( $\text{H}_2\text{S}$ ). Cụ thể chu trình sulfur có liên quan đến một số nhóm prokaryote và các quá trình của prokaryote. Hai nhóm không liên quan của prokaryote đó là oxi hóa  $\text{H}_2\text{S}$  thành S và oxi hóa S thành  $\text{SO}_4$ . Thứ nhất, vi khuẩn sulfur xanh và tía quang hợp không sinh oxy sử dụng  $\text{H}_2\text{S}$  làm nguồn điện tử cho quá trình quang phosphoryl hóa vòng (cyclic photophosphorylation). Thứ hai, các vi khuẩn sulfur

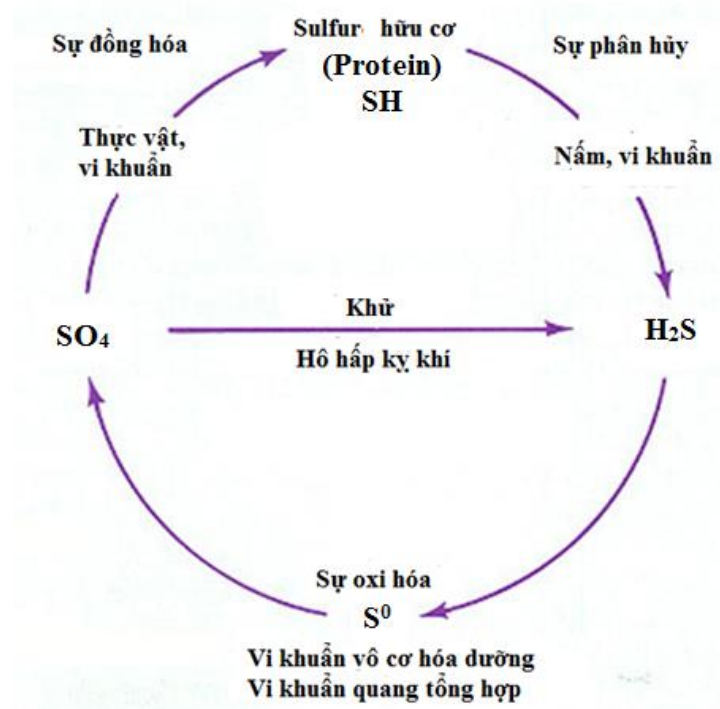
không có sắc tố (hiện nay gọi nhầm tên vì nhóm này có nhiều Cổ khuẩn) oxy hóa  $H_2S$  và S làm nguồn năng lượng. Trong cả hai trường hợp, các vi sinh vật này có thể chỉ là trung gian cho quá trình oxy hóa hoàn toàn  $H_2S$  thành  $SO_4$ .

$H_2S \rightarrow S \rightarrow SO_4$ : oxy hóa sulfur vô cơ dưỡng hay quang dưỡng.

Prokaryote oxy hóa sulfur thường là nhóm vi khuẩn ưa nhiệt được tìm thấy ở các suối nước nóng (núi lửa) và gần các lỗ thông nhiệt dưới biển sâu. Đó là những nơi giàu  $H_2S$ . Chúng cũng có thể là nhóm vi khuẩn ưa acid vì chúng acid hóa môi trường chúng đang sống bằng cách sản sinh ra sulfuric acid.

Do  $SO_4$  và S có thể được sử dụng làm chất nhận điện tử cho quá trình hô hấp, vì vậy vi khuẩn khử sulfate tạo ra  $H_2S$  trong quá trình hô hấp kỵ khí tương tự như quá trình khử nitrate. Việc sử dụng  $SO_4$  như là chất nhận điện tử cuối là một quá trình bắt buộc vì

nó chỉ diễn ra trong các môi trường kỵ khí. Quá trình này làm xuất hiện mùi đặc biệt do  $H_2S$  trong các đầm lầy than bùn kỵ khí, đất và trầm tích nơi chúng xuất hiện.



**Hình 6.3. Sơ đồ minh họa chu trình sulfur (K. Todar).**

Sulfur bị vi khuẩn và thực vật đồng hóa thành sulfate ( $SO_4$ ) để sử dụng và khử thành sulfide. Động vật và vi khuẩn có thể loại bỏ sulfide khỏi protein để thành nguồn S trong quá trình phân hủy. Các quá trình

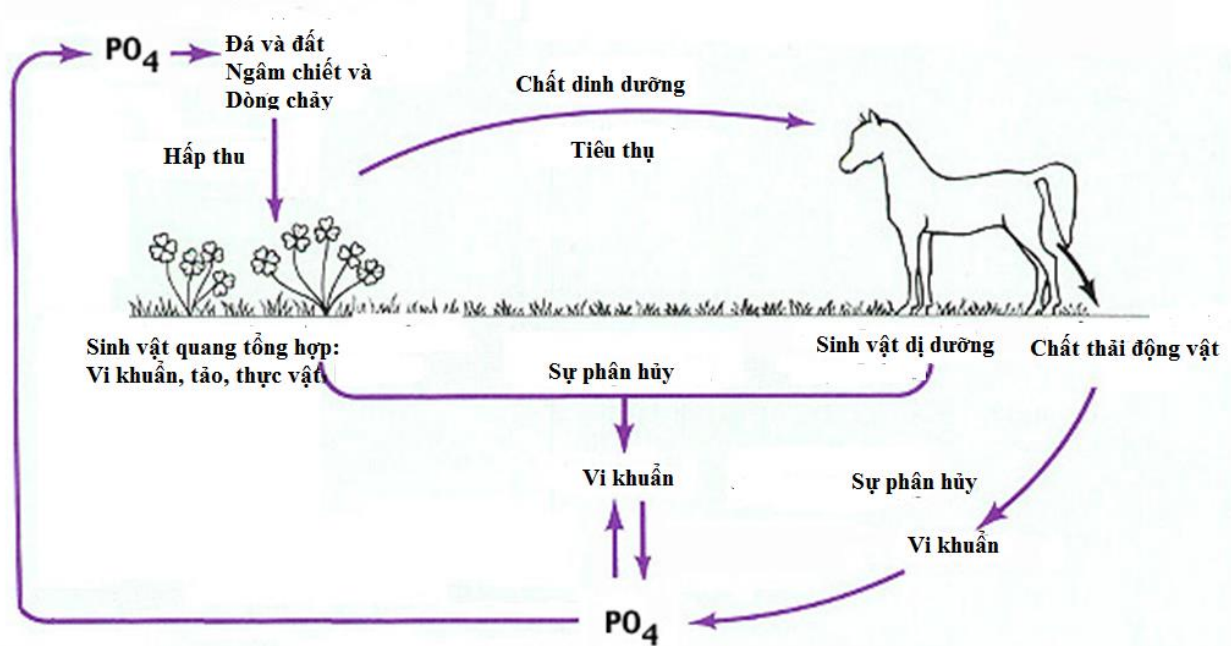
này được gọi là chu trình sulfur.

### 6.9. Chu trình phospho

Chu trình phospho thì tương đối đơn giản. Phosphate vô cơ chỉ tồn tại một hình thức. Nó được nội chuyển hóa từ dạng vô cơ sang dạng hữu cơ và chuyển ngược lại và quá trình này không có dạng trung gian là khí.

Phospho là nguyên tố thiết yếu trong các hệ thống sinh học vì nó là một cấu tử của

các acid nucleic như DNA và RNA. Chúng cũng xuất hiện trong các phospholipid của màng tế bào. Phosphate cũng là cấu tử của ADP và ATP là những chất liên quan phổ biến trong trao đổi năng lượng ở các hệ thống sinh học.



**Hình 6.4. Sơ đồ minh họa chu trình phospho (K.Todar). Thực vật, tảo và vi khuẩn quang tổng hợp có thể hấp thu phosphate ( $PO_4$ ) hòa tan trong nước hoặc phospho được rửa khỏi đá và đất. Các sinh vật này kết hợp  $PO_4$  vào nhiều chất hữu cơ như các phân tử DNA, RNA, ATP và phospholipid. Các thực vật bị động vật tiêu thụ nên phosphate hữu cơ trong thực vật sẽ trở thành phosphate hữu cơ trong động vật và trong vi khuẩn sống trong động vật. Chất thải động vật đưa  $PO_4$  vô cơ vào môi trường cũng như phosphate hữu cơ vào tế bào vi sinh vật. Thực vật, động vật chết cũng như chất thải động vật được vi sinh vật phân hủy trong đất. Thậm chí phosphate được khoáng hóa thành dạng  $PO_4$  hòa tan trong nước và đất để sinh vật quang tổng hợp sử dụng lại.**

Phosphate hoà tan ( $PO_4$ ) chắc chắn kết thúc ở đại dương. Nó sẽ trở lại đất liền nhờ các động vật dọc bờ biển và chim do các động vật này ăn các động vật biển có chứa phospho và sau đó thải phân ở đất liền. Phosphate hoà tan ( $PO_4$ ) cũng trở lại đất liền nhờ quá trình địa chất, nền đáy của đại dương dâng lên hình thành đất liền, nhưng quá trình này xảy ra rất chậm. Hình 6.4 diễn giải cách  $PO_4$  được tái chế giữa các nhóm sinh vật cơ

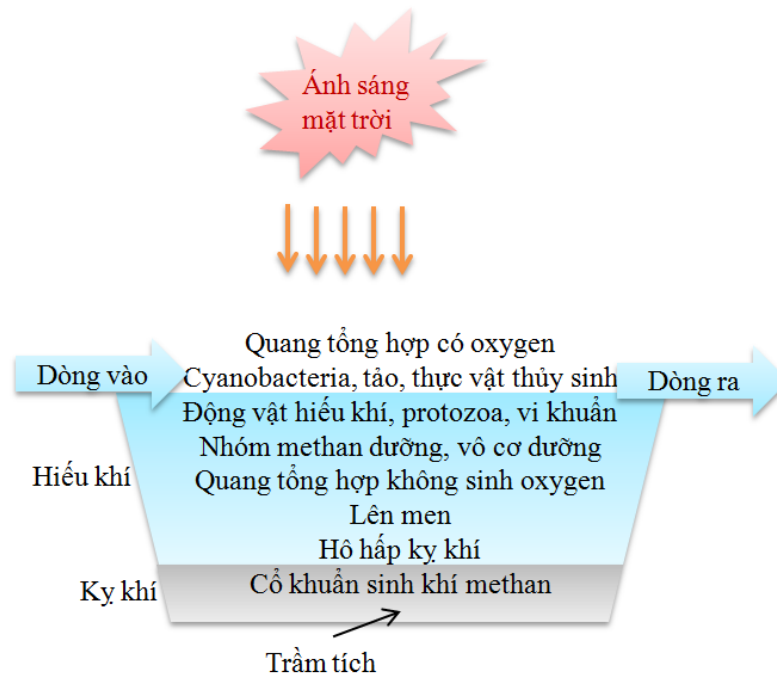
bản trên đất liền.

### 6.10. Sinh thái của hồ phân tầng

Vai trò của vi sinh vật trong chu trình toàn cầu của các nguyên tố như đã được mô tả ở trên có thể thấy được ở quy mô nhỏ hơn trong hồ chẳng hạn. Ví dụ hồ Mendota, có phân tầng như minh họa ở Hình 6.5 (K. Todar). Bề mặt của hồ có đủ ánh sáng mặt trời và hiếu khí. Đáy hồ là trầm tích, tối và kỵ khí. Nhìn chung tính theo cột nước từ bề mặt xuống dưới đáy thì càng xuống dưới thì càng ít O<sub>2</sub> và ánh sáng. Sự cung cấp dinh dưỡng là ổn định và không có sự xáo trộn giữa các lớp nước của hồ.

Ở bề mặt, ánh sáng và O<sub>2</sub> là đầy đủ, cố định CO<sub>2</sub> và O<sub>2</sub> được sinh ra. Thực vật quang tổng hợp, tảo và tảo lam sản sinh O<sub>2</sub>, thậm chí tảo lam có thể cố định N<sub>2</sub>; vi khuẩn hiếu khí, côn trùng, động vật và thực vật sống ở đây.

Ở đáy hồ và trong lớp trầm tích, các điều kiện tối và kỵ khí. Vi khuẩn lên men sản sinh acid béo, H<sub>2</sub> và CO<sub>2</sub>, những chất được vi khuẩn sinh khí methan sử dụng để tạo CH<sub>4</sub>. Các vi khuẩn hô hấp kỵ khí sử dụng NO<sub>3</sub> và SO<sub>4</sub> như là các chất nhận điện tử, sản sinh NH<sub>3</sub> và H<sub>2</sub>S. Một số khí tan được trong nước như: H<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, NH<sub>3</sub> và H<sub>2</sub>S.



**Hình 6.5. Sơ đồ minh họa hệ sinh thái hồ phân tầng.**

Hoạt động sinh học tại bề mặt hồ và tại đáy hồ có thể nhiều hoạt động với điều gì sẽ xảy ra ở tầng giữa cột nước, nhất là gần giao diện hiếu khí và vùng kỵ khí. Khu vực

này được gọi là khu vực khác biệt về nhiệt độ (thermocline), các hoạt động sinh học diễn ra rất sôi động. Quang tổng hợp của vi khuẩn ở đây diễn ra trong điều kiện kỵ khí, sử dụng các bước sóng dài hơn của ánh sáng xâm nhập vào tầng nước vì ánh sáng này không được tất cả diệp lục tố (chlorophyll) của thực vật lớp trên hấp thu hoàn toàn. Nhóm vi khuẩn methan dưỡng (methanotroph) sống trong vùng hiếu khí thu nhận  $\text{CH}_4$  từ trầm tích dùng làm nguồn carbon và biến chúng trở lại thành  $\text{CO}_2$ . Vi khuẩn vô cơ dưỡng nitrogen và vi khuẩn sử dụng sulfur đôi khi thực hiện tương tự nhau đó là: chúng là nhóm hiếu khí sử dụng  $\text{NH}_3$  và  $\text{H}_2\text{S}$  từ trầm tích, biến các khí này thành  $\text{NO}_3$  và  $\text{SO}_4$ .