

GS. TS HOÀNG MINH TẤN (Chủ biên)
PGS. TS VŨ QUANG SÁNG - TS NGUYỄN KIM THANH

Giáo trình
SINH LÝ THỰC VẬT

(Giáo trình Cao đẳng Sư phạm)

NHÀ XUẤT BẢN ĐẠI HỌC SƯ PHẠM

Chịu trách nhiệm xuất bản
Giám đốc ĐINH NGỌC BẢO
Tổng biên tập LÊ A

Người nhận xét:
PGS. TS NGUYỄN QUANG THẠCH
GS. TS VŨ VĂN VỤ

Biên tập nội dung:
PHẠM NGỌC BẮC

Trình bày bìa:
PHẠM VIỆT QUANG

Kỹ thuật vi tính:
TRỊNH CAO KHẢI

Mã số: 01.01. 25/191 ĐH – 2006

GIÁO TRÌNH SINH LÝ THỰC VẬT

In 1500 cuốn, khổ 17 x 24cm tại Công ty In Thanh Bình
Đăng kí KHXB số: 598-2006/CXB/25-56/ĐHSP ngày 07/08/06
In xong và nộp lưu chiểu tháng 12 năm 2006.

MỤC LỤC

	<i>Trang</i>
Mở đầu	11
Chương 1. SINH LÝ TẾ BÀO THỰC VẬT	15
1. <i>Đại cương về tế bào thực vật</i>	15
2. <i>Khái quát cấu trúc và chức năng sinh lý của tế bào thực vật</i>	16
2.1. Sơ đồ cấu trúc tế bào thực vật	16
2.2. Thành tế bào	17
2.3. Không bào	20
2.4. Chất nguyên sinh	21
3. <i>Thành phần hoá học của chất nguyên sinh</i>	27
3.1. Protein	27
3.2. Lipit	31
3.3. Nước	31
4. <i>Đặc tính vật lý của chất nguyên sinh</i>	34
4.1. Tính lỏng của chất nguyên sinh	34
4.2. Độ nhớt của chất nguyên sinh	34
4.3. Tính đàn hồi của chất nguyên sinh	36
5. <i>Đặc tính hoá keo của chất nguyên sinh</i>	36
5.1. Chất nguyên sinh là một dung dịch keo	36
5.2. Đặc điểm của dung dịch keo nguyên sinh chất	37
5.3. Các trạng thái keo nguyên sinh chất	37
6. <i>Sự trao đổi nước của tế bào thực vật</i>	39
6.1. Sự trao đổi nước của tế bào theo cơ chế thẩm thấu	39
6.2. Sự trao đổi nước của tế bào theo cơ chế hút trương	46
7. <i>Sự xâm nhập chất tan vào tế bào thực vật</i>	47
<i>Tóm tắt chương 1</i>	48
<i>Câu hỏi ôn tập</i>	50
<i>Câu hỏi trắc nghiệm kiến thức</i>	51
Chương 2. SỰ TRAO ĐỔI NƯỚC CỦA THỰC VẬT	54
1. <i>Nước trong cây và vai trò của nó đối với đời sống của cây</i>	54
1.1. Một vài số liệu về hàm lượng nước trong cây	54
1.2. Vai trò của nước đối với đời sống của cây	55

1.3. Sự cân bằng nước trong cây	56
2. <i>Sự hút nước của rễ cây</i>	57
2.1. Cơ quan hút nước	57
2.2. Các dạng nước trong đất và khả năng sử dụng của cây	58
2.3. Sự vận động của nước từ đất vào rễ	62
2.4. Nhân tố ngoại cảnh ảnh hưởng đến sự hút nước – Hạn sinh lí	64
3. <i>Quá trình vận chuyển nước trong cây</i>	68
3.1. Sự vận chuyển nước gần	69
3.2. Sự vận chuyển nước xa	69
4. <i>Sự thoát hơi nước của lá</i>	73
4.1. Ý nghĩa của sự thoát hơi nước	74
4.2. Các chỉ tiêu đánh giá sự thoát hơi nước	75
4.3. Sự thoát hơi nước qua cutin	77
4.4. Sự thoát hơi nước qua khí khổng	78
5. <i>Sự cân bằng nước và trạng thái héo của cây</i>	85
5.1. Khái niệm về cân bằng nước	85
5.2. Các loại cân bằng nước	85
5.3. Sự héo của thực vật	86
6. <i>Cơ sở sinh lí của việc tưới nước hợp lí cho cây trồng</i>	87
6.1. Xác định nhu cầu nước của cây trồng	88
6.2. Xác định thời điểm tưới nước thích hợp cho cây trồng	88
6.3. Xác định phương pháp tưới thích hợp	89
<i>Tóm tắt chương 2</i>	90
<i>Câu hỏi ôn tập</i>	92
<i>Câu hỏi trắc nghiệm kiến thức</i>	93
Chương 3. QUANG HỢP CỦA THỰC VẬT ✓	96
1. <i>Khái niệm chung về quang hợp</i>	96
1.1. Định nghĩa quang hợp	96
1.2. Phương trình tổng quát của quang hợp	97
1.3. Ý nghĩa của quang hợp	98
2. <i>Cơ quan làm nhiệm vụ quang hợp – Hệ sắc tố quang hợp</i>	99
2.1. Lá	99
2.2. Lục lạp	101
2.3. Các sắc tố quang hợp	104
3. <i>Bản chất của quá trình quang hợp</i>	110

3.1. Pha sáng và sự tham gia của diệp lục trong quang hợp	111
3.2. Pha tối và sự đồng hoá CO ₂ trong quang hợp	115
4. Quang hợp và các điều kiện ngoại cảnh	124
4.1. Ảnh hưởng của ánh sáng đến quang hợp	124
4.2. Quang hợp và nồng độ CO ₂	129
4.3. Quang hợp và nhiệt độ	131
4.4. Quang hợp và nước	133
4.5. Quang hợp và dinh dưỡng khoáng	135
5. Quang hợp và năng suất cây trồng	137
5.1. Hoạt động quang hợp quyết định 90 – 95% năng suất	137
5.2. Năng suất sinh vật học và biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học	138
5.3. Năng suất kinh tế	142
Tóm tắt chương 3	145
Câu hỏi ôn tập	147
Câu hỏi trắc nghiệm kiến thức	148
Chương 4. HÔ HẤP CỦA THỰC VẬT ✓	152
1. Khái niệm chung về hô hấp của thực vật	152
1.1. Định nghĩa và phương trình tổng quát của hô hấp	152
1.2. Vai trò của hô hấp đối với thực vật	154
2. Ti thể và bản chất của hô hấp ở thực vật	154
2.1. Ti thể	154
2.2. Bản chất hoá học của hô hấp	156
3. Cường độ hô hấp và hệ số hô hấp	164
3.1. Cường độ hô hấp	164
3.2. Hệ số hô hấp	165
4. Mối quan hệ giữa hô hấp và các hoạt động sinh lí trong cây	167
4.1. Hô hấp và quang hợp	167
4.2. Hô hấp và sự hấp thu nước và chất dinh dưỡng của cây	169
4.3. Hô hấp và tính chống chịu của cây đối với điều kiện bất thuận	170
5. Ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh đến hô hấp	172
5.1. Nhiệt độ	172
5.2. Hàm lượng nước trong mô	173

	5.3. Thành phần khí O ₂ và CO ₂ trong không khí	175
	5.4. Ảnh hưởng của dinh dưỡng khoáng	175
6.	Hô hấp và vấn đề bảo quản nông sản phẩm	176
	6.1. Quan hệ giữa hô hấp và bảo quản nông sản phẩm	176
	6.2. Hậu quả của hô hấp đối với bảo quản nông sản	177
	6.3. Các biện pháp khống chế hô hấp trong bảo quản nông phẩm	177
	Tóm tắt chương 4	180
	Câu hỏi ôn tập	182
	Câu hỏi trắc nghiệm kiến thức	183
Chương 5.	SỰ VẬN CHUYỂN VÀ PHÂN BỐ CÁC CHẤT ĐỒNG HOÁ TRONG CÂY	186
1.	Khái niệm chung	186
	1.1. Các dòng vận chuyển vật chất trong cây	186
	1.2. Ý nghĩa của sự vận chuyển và phân bố vật chất trong cây	188
2.	Sự vận chuyển các chất đồng hoá ở khoảng cách gần	189
	2.1. Sự vận chuyển các chất hữu cơ trong các tế bào đồng hoá	189
	2.2. Sự vận chuyển các chất đồng hoá trong tế bào nhu mô lá đến mạch libe	190
3.	Sự vận chuyển các chất đồng hoá ở khoảng cách xa	191
	3.1. Cấu trúc của hệ thống libe	192
	3.2. Các chất được vận chuyển trong floem	194
	3.3. Tốc độ của các chất đồng hoá trong mạch libe	196
4.	Phương hướng vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây	197
	4.1. Phương hướng vận chuyển và phân bố	197
	4.2. Các yếu tố chi phối hoạt động của nguồn và nơi chứa	199
5.	Ảnh hưởng của nhân tố ngoại cảnh lên sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây	202
	5.1. Ánh sáng	202
	5.2. Nhiệt độ	202
	5.3. Nước	203
	5.4. Dinh dưỡng khoáng	204
	Tóm tắt chương 5	205
	Câu hỏi ôn tập	207
	Câu hỏi trắc nghiệm kiến thức	208

Chương 6.	DINH DƯỠNG KHOÁNG CỦA THỰC VẬT	210
1.	<i>Khái niệm chung</i>	210
1.1.	Các nguyên tố thiết yếu	210
1.2.	Nguyên tố khoáng và phân loại chúng trong cây	111
1.3.	Kĩ thuật đặc biệt trong nghiên cứu dinh dưỡng khoáng	212
1.4.	Vai trò của nguyên tố khoáng đối với cây và năng suất cây trồng	213
2.	<i>Sự hấp thu và vận chuyển chất khoáng của cây</i>	214
2.1.	Sự trao đổi chất khoáng của rễ trong đất	214
2.2.	Sự xâm nhập chất khoáng vào tế bào	216
2.3.	Sự vận chuyển chất khoáng trong cây	221
2.4.	Sự dinh dưỡng khoáng ngoài rễ	222
3.	<i>Ảnh hưởng của các nhân tố ngoại cảnh đến sự xâm nhập chất khoáng vào cây</i>	223
3.1.	Nhiệt độ	223
3.2.	Nồng độ H ⁺ (pH) của dung dịch đất	224
3.3.	Nồng độ oxi trong đất	226
4.	<i>Vai trò sinh lí của các nguyên tố khoáng thiết yếu</i>	227
4.1.	Photpho	227
4.2.	Lưu huỳnh	229
4.3.	Kali	231
4.4.	Canxi	233
4.5.	Magie	234
4.6.	Các nguyên tố vi lượng	235
5.	<i>Vai trò của nitơ và sự đồng hoá nitơ của thực vật</i>	238
5.1.	Vai trò của nitơ đối với cây	238
5.2.	Thừa và thiếu nitơ	240
5.3.	Sự đồng hoá nitơ của cây	240
6.	<i>Cơ sở sinh lí của việc sử dụng phân bón cho cây trồng</i>	245
6.1.	Xác định lượng phân bón thích hợp	246
6.2.	Xác định tỉ lệ giữa các loại phân bón và thời kì bón phân	248
6.3.	Phương pháp bón phân thích hợp	249
	<i>Tóm tắt chương 6</i>	250
	<i>Câu hỏi ôn tập</i>	252
	<i>Câu hỏi trắc nghiệm kiến thức</i>	253

Chương 7.	SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN CỦA THỰC VẬT	257
1.	<i>Khái niệm chung về sinh trưởng và phát triển của thực vật</i>	258
2.	<i>Các chất điều hoà sinh trưởng và phát triển của thực vật</i>	260
	2.1. Auxin	261
	2.2. Giberelin	265
	2.3. Xytokinin	267
	2.4. Axit abxixic	269
	2.5. Etilen	271
	2.6. Các chất làm chậm sinh trưởng (retardant)	272
	2.7. Sự cân bằng hocmon trong cây	274
	2.8. Một số ứng dụng của chất điều hoà sinh trưởng trong sản xuất	276
3.	<i>Sự sinh trưởng và phân hoá tế bào. Nuôi cấy mô tế bào thực vật (nuôi cấy in vitro)</i>	280
	3.1. Giai đoạn phân chia tế bào	280
	3.2. Giai đoạn dẫn của tế bào	281
	3.3. Sự phân hoá, phản phân hoá và tính toàn năng của tế bào	282
4.	<i>Sự tương quan sinh trưởng trong cây</i>	286
	4.1. Tương quan kích thích – Tương quan giữa rễ và thân, lá	286
	4.2. Tương quan ức chế	287
5.	<i>Sự nảy mầm của hạt</i>	289
	5.1. Biến đổi hoá sinh	289
	5.2. Biến đổi sinh lí	290
	5.3. Ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh đến sự nảy mầm	290
6.	<i>Sự hình thành hoa</i>	292
	6.1. Sự cảm ứng hình thành hoa bởi nhiệt độ (Sự xuân hóa)	292
	6.2. Sự cảm ứng ra hoa bởi ánh sáng (Quang chu kì)	294
7.	<i>Sự hình thành quả và sự chín của quả</i>	298
	7.1. Sự hình thành quả	298
	7.2. Sự chín của quả	300
8.	<i>Sự rụng của cơ quan</i>	302
9.	<i>Trạng thái ngủ nghỉ của thực vật</i>	304
	Tóm tắt chương 7	309
	Câu hỏi ôn tập	312
	Câu hỏi trắc nghiệm kiến thức	314

Chương 8.	TÍNH CHỐNG CHỊU SINH LÝ CỦA THỰC VẬT VỚI CÁC ĐIỀU KIỆN NGOẠI CẢNH BẤT THUẬN	319
1.	<i>Khái niệm chung</i>	319
2.	<i>Tính chống chịu hạn của thực vật</i>	321
	2.1. Các loại hạn đối với thực vật	321
	2.2. Tác hại của hạn đối với cây	322
	2.3. Bản chất của những thực vật thích nghi và chống chịu khô hạn	324
	2.4. Vận dụng vào sản xuất	326
3.	<i>Tính chống chịu nóng của thực vật</i>	328
	3.1. Tác hại của nhiệt độ cao đối với cây	328
	3.2. Bản chất của các thực vật thích nghi và chống chịu nóng	329
	3.3. Vận dụng vào sản xuất	330
4.	<i>Tính chống chịu lạnh của thực vật</i>	331
	4.1. Tác hại của nhiệt độ thấp đối với cây	331
	4.2. Bản chất của thực vật thích nghi và chống chịu lạnh	333
	4.3. Vận dụng vào sản xuất	334
5.	<i>Tính chống chịu mặn của thực vật</i>	336
	5.1. Đất nhiễm mặn	336
	5.2. Tác hại của mặn đối với cây	336
	5.3. Bản chất của thực vật có khả năng thích nghi và chống chịu mặn	338
	5.4. Vận dụng vào thực tiễn sản xuất	339
6.	<i>Tính chống chịu úng của cây trồng</i>	341
	6.1. Tác hại của ngập nước đối với cây trồng	341
	6.2. Các đặc điểm thích nghi của thực vật chịu úng	342
	6.3. Vận dụng vào sản xuất	342
7.	<i>Tính chống chịu lóp đổ của cây trồng</i>	343
	7.1. Tác hại của lóp đổ	343
	7.2. Đặc điểm của các thực vật chống đổ	344
	7.3. Vận dụng vào sản xuất	344
	Tóm tắt chương 8	346
	Câu hỏi ôn tập	348
	Câu hỏi trắc nghiệm kiến thức	349

	THỰC TẬP SINH LÝ THỰC VẬT	353
Bài 1.	<i>Một số đặc điểm và hoạt động sinh lý của tế bào thực vật</i>	354
Bài 2.	<i>Xác định một số chỉ tiêu liên quan đến sự trao đổi nước của cây</i>	361
Bài 3.	<i>Sắc tố quang hợp và hoạt động quang hợp ở lá của thực vật</i>	371
Bài 4.	<i>Phương pháp nghiên cứu về dinh dưỡng khoáng</i>	380
Bài 5.	<i>Giới thiệu phương pháp nuôi cấy mô (Nuôi cấy in vitro) và tác động của một số chất điều hoà sinh trưởng</i>	386
	ĐÁP ÁN CÁC CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC	391
	TÀI LIỆU THAM KHẢO	392

MỞ ĐẦU

Nhìn những chiếc lá vàng rơi,
cậu bé đột nhiên hỏi mẹ:

– Kia, mẹ xem kia, đẹp không!

Mà tại sao lá lại rơi hả mẹ?

Bà mẹ trẻ miễn cưỡng trả lời con:

– Thì... già đi nó phải rụng...

... Ngay cả những câu hỏi ngây
ngồ đó cũng khó mà có câu trả lời
chính xác nếu như không học **Sinh
lí thực vật**.



■ Sinh lí thực vật là gì?

Sinh lí thực vật là một khoa học nghiên cứu về các hoạt động sinh lí xảy ra trong cơ thể thực vật, mối quan hệ giữa các điều kiện sinh thái với các hoạt động sinh lí của cây để cho ta khả năng điều chỉnh thực vật theo hướng có lợi cho con người.

■ Đối tượng và nhiệm vụ của môn học Sinh lí thực vật

* **Nghiên cứu các hoạt động sinh lí của cây.** Các hoạt động sinh lí trong cây rất phức tạp. Có 5 quá trình sinh lí riêng biệt xảy ra trong cây là:

1. **Quá trình trao đổi nước của thực vật** bao gồm quá trình hút nước của rễ cây, quá trình vận chuyển nước trong cây và quá trình thoát hơi nước trên bề mặt lá...

2. **Quá trình quang hợp**, chuyển hóa năng lượng ánh sáng mặt trời thành năng lượng hóa học tích lũy trong các hợp chất hữu cơ cung cấp cho các hoạt động sống của cây.

3. *Quá trình vận chuyển các chất hữu cơ* từ nơi sản xuất đầu tiên là lá đến tất cả các cơ quan cần thiết và tích lũy về các cơ quan dự trữ của cây.

4. *Quá trình hô hấp*, oxi hóa các chất hữu cơ để giải phóng năng lượng cung cấp cho các hoạt động sống của cây.

5. *Quá trình dinh dưỡng chất khoáng* gồm quá trình hút khoáng và đồng hóa chúng trong cây.

Kết quả hoạt động tổng hợp của 5 quá trình sinh lí đó trong cây làm cho cây lớn lên, đâm chồi, nảy lộc rồi ra hoa, kết quả, già đi và cuối cùng kết thúc chu kì sống của mình. Hoạt động tổng hợp đó gọi là *sinh trưởng và phát triển của cây*.

Sinh lí thực vật còn nghiên cứu phản ứng thích nghi của cây đối với điều kiện ngoại cảnh bất lợi – *sinh lí tính chống chịu của cây*.

* ***Sinh lí thực vật nghiên cứu ảnh hưởng của các điều kiện ngoại cảnh*** (điều kiện sinh thái) đến các hoạt động sinh lí của cây như nhiệt độ, ánh sáng, độ ẩm, các chất dinh dưỡng trong đất, sâu bệnh... Ảnh hưởng này có thể tác động lên từng quá trình sinh lí riêng rẽ, hoặc ảnh hưởng tổng hợp lên toàn cây.

* ***Các nghiên cứu về sinh lí thực vật giúp cho con người có khả năng điều chỉnh cây trồng theo hướng có lợi cho con người.***

Nhà sinh lí học thực vật nổi tiếng người Nga Timiriadep có nói: "*Sinh lí thực vật là cơ sở của trồng trọt hợp lí*".

Nói như vậy có nghĩa là Sinh lí thực vật nghiên cứu cơ sở lí luận để đề ra các biện pháp kĩ thuật trồng trọt hợp lí nhất nhằm nâng cao năng suất và chất lượng nông sản phẩm. Nói cách khác, tất cả các biện pháp kĩ thuật trồng trọt có hiệu quả đều phải dựa trên cơ sở lí luận của các nghiên cứu sinh lí thực vật. Ví dụ: Các nghiên cứu về sinh lí sự trao đổi nước của cây giúp tìm ra các phương pháp tưới nước hợp lí cho cây; nghiên cứu về quang hợp là cơ sở cho các biện pháp kĩ thuật bố trí cây trồng sao cho cây sử dụng ánh sáng mặt trời có hiệu quả nhất hoặc các biện pháp bón phân hợp lí và hiệu quả cho từng loại cây trồng nhất định phải dựa trên các nghiên cứu về nhu cầu dinh dưỡng khoáng của cây...

■ Vị trí của môn học Sinh lí thực vật

Trong chương trình học tập của ngành Nông học, *Sinh lí thực vật* được xem là môn học cơ sở nhất có quan hệ trực tiếp đến các kiến thức cơ sở và chuyên môn của ngành học. Các kiến thức của môn học Hóa sinh, Công nghệ sinh học, Sinh thái học, Di truyền, Tài nguyên khí hậu, Nông hóa, Thổ nhưỡng... làm nền tảng cho việc nghiên cứu và tiếp thu kiến thức môn học Sinh lí thực vật sâu sắc hơn. Ngược lại, các kiến thức Sinh lí thực vật có quan hệ hỗ trợ cho việc tiếp thu kiến thức của các môn học đó. Với các môn học chuyên môn của ngành thì Sinh lí thực vật có vai trò cực kì quan trọng. Các kiến thức Sinh lí thực vật chẳng những giúp cho việc tiếp thu môn học tốt mà còn làm cơ sở khoa học cho việc đề xuất các biện pháp kĩ thuật tác động lên cây trồng để tăng năng suất và chất lượng nông sản phẩm.

Việc hiểu biết sâu sắc bản chất của cây trồng – các hoạt động sinh lí diễn ra trong chúng – là công việc trước tiên của những ai muốn tác động lên đối tượng cây trồng, bắt chúng phục vụ cho lợi ích của con người.

■ Cơ sở biên soạn giáo trình

Cuốn giáo trình Sinh lí thực vật này được biên soạn một mặt dựa trên các giáo trình Sinh lí thực vật đã biên soạn và giảng dạy ở các trường Đại học trên thế giới và trong nước, mặt khác dựa trên kinh nghiệm giảng dạy môn Sinh lí thực vật nhiều năm ở trường Đại học Nông nghiệp Hà Nội. Mặc dù chưa thể gọi là giáo trình Sinh lí cây trồng, nhưng đối tượng tác động là cây trồng, do đó, các kiến thức có liên quan đến điều khiển các hoạt động sinh lí của cây trồng theo hướng có lợi cho con người luôn được quan tâm đặc biệt trong giáo trình này.

■ Kết cấu của chương trình: gồm 8 chương

Chương 1: Sinh lí tế bào thực vật

Chương 2: Sự trao đổi nước của thực vật

Chương 3: Quang hợp của thực vật

Chương 4: Hô hấp của thực vật

Chương 5: Sự vận chuyển và tích lũy các chất hữu cơ trong cây

Chương 6: Dinh dưỡng khoáng của thực vật

Chương 7: Sinh trưởng và phát triển của thực vật

Chương 8: Tính chống chịu sinh lí của cây với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận.

Với thời lượng có hạn (2 đơn vị học trình lí thuyết và 1 đơn vị học trình thực tập) nên *nội dung giáo trình* không đề cập sâu vào cơ chế và bản chất các quá trình sinh lí trong cây như các giáo trình Sinh lí thực vật của các trường Đại học, mà chúng tôi quan tâm nhiều hơn đến *sinh lí sinh thái và việc điều chỉnh cây trồng nhằm tăng năng suất và phẩm chất nông phẩm.*

■ Cách trình bày

Để giúp cho sinh viên học tốt môn này, trong từng chương có nêu lên *nục tiêu chung* của chương. Sau mỗi chương, có *tóm tắt lại nội dung cơ bản* của chương, *các câu hỏi* cần thiết để trao đổi và ôn tập. Phần cuối từng chương, có đưa *phần trắc nghiệm kiến thức* sau khi đã học xong. Phần trắc nghiệm này sẽ giúp cho sinh viên kiểm tra kiến thức của mình.

Chúng tôi hi vọng với các kiến thức và cách trình bày của chúng tôi, cuốn giáo trình này sẽ là tài liệu học tập tốt và rất bổ ích cho sinh viên ngành Cao đẳng Sư phạm Kỹ thuật Nông nghiệp, cũng như sinh viên các trường Đại học có liên quan. Đồng thời đây cũng là tài liệu tham khảo tốt cho các cán bộ giảng dạy và nghiên cứu có liên quan đến cây trồng.

■ **Tập thể tác giả biên soạn cuốn giáo trình này: GS.TS. Hoàng Minh Tấn**, chủ biên và biên soạn chính với sự trợ giúp có hiệu quả của GS.TS. *Vũ Quang Sáng* và TS. *Nguyễn Kim Thanh* rất mong nhận được nhiều ý kiến đóng góp bổ ích để có thể bổ sung cho cuốn Giáo trình sinh lí thực vật này càng hoàn chỉnh hơn, phục vụ có hiệu quả cho việc học tập và tham khảo của sinh viên ngành Nông học...

Xin chân thành cảm ơn.

Chương 1

SINH LÝ TẾ BÀO THỰC VẬT

- Hiểu biết tế bào thực vật là đơn vị cơ bản về cấu trúc và thực hiện các chức năng sinh lý của cơ thể thực vật.
- Tất cả các hoạt động sống diễn ra trong chất nguyên sinh đều có liên quan chặt chẽ đến các thành phần hóa học cấu tạo nên nó, đến các đặc tính vật lý và hóa keo của chất nguyên sinh.
- Cần nắm vững hoạt động sinh lý quan trọng nhất của tế bào là quá trình trao đổi nước và sự xâm nhập chất tan vào tế bào thực vật.

1. ĐẠI CƯƠNG VỀ TẾ BÀO THỰC VẬT

Ngày nay, ai cũng biết các cơ thể sống được xây dựng nên từ các tế bào. Tuy nhiên, cách đây vài thế kỉ, điều đó vẫn còn bí ẩn.

Người đặt nền móng cho việc phát hiện và nghiên cứu về tế bào là Robert Hooke (1635–1763). Ông là người đầu tiên phát hiện ra những cấu trúc nhỏ bé mà mắt thường không thể nhìn thấy nhờ kính hiển vi – dụng cụ cho phép nhìn một vật được phóng đại rất nhiều lần. Khi quan sát lát cắt mỏng lie dưới kính hiển vi, ông nhận thấy nó không đồng nhất mà được chia ra nhiều ngăn nhỏ mà ông gọi là "cell" – tức là tế bào. Sau phát minh của Robert Hooke, nhiều nhà khoa học đã đi sâu vào nghiên cứu cấu trúc hiển vi của tế bào như phát hiện ra chất nguyên sinh, nhân của tế bào...

Việc nghiên cứu tế bào học có bước nhảy vọt thực sự khi kính hiển vi điện tử có độ phân giải cao với vật liệu sinh học có kích thước vô cùng nhỏ (0,0015–0,002 μm), gấp 100 lần so kính hiển vi thường ra đời. Nhờ kính hiển vi điện tử mà người ta có thể quan sát thế giới nội tế bào có cấu trúc rất tinh vi, phát hiện ra rất nhiều cấu trúc siêu hiển vi mà kính hiển vi thường không nhìn thấy được.

Người ta phân ra hai mức độ tổ chức tế bào: *các tế bào nhân nguyên thủy* gọi là các thể procariota (vi khuẩn, tảo lam...) *chưa có nhân định hình* và *các tế bào có nhân thực* gọi là các thể eucariota (tế bào của thực vật, động vật và nấm).

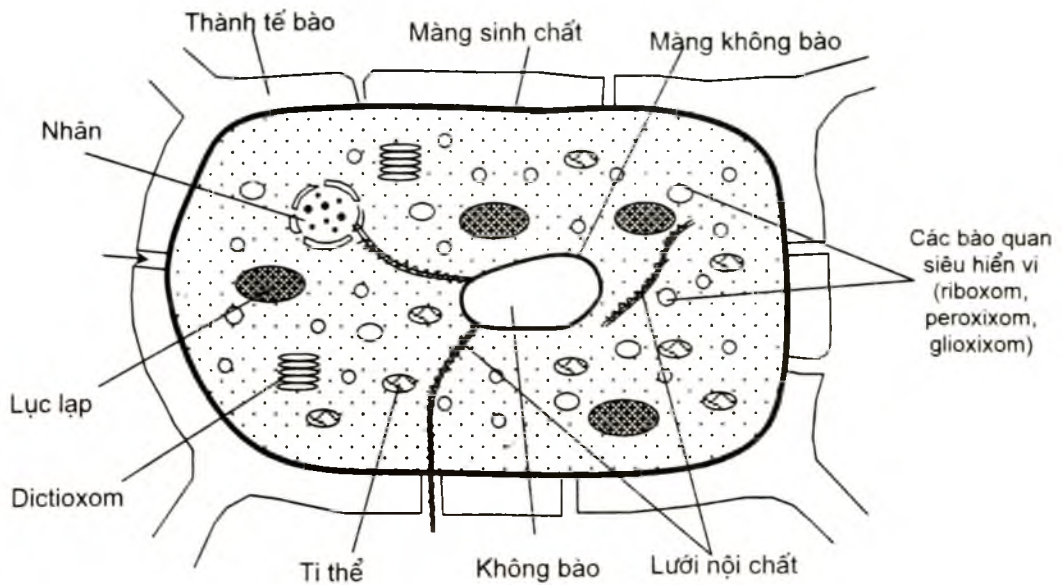
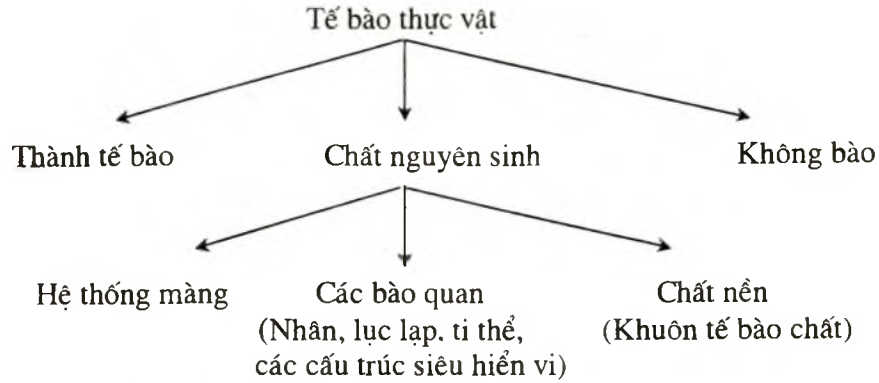
Học thuyết tế bào khẳng định rằng tế bào là đơn vị cấu trúc và chức năng của cơ thể sống. Sự sống của một cơ thể là sự kết hợp hài hòa giữa cấu trúc và chức năng của từng tế bào hợp thành. Theo quan niệm về tính toàn năng của tế bào thì mỗi một tế bào chứa một lượng thông tin di truyền tương đương với một cơ thể hoàn chỉnh. Mỗi tế bào tương đương với một cơ thể và có khả năng phát triển thành một cơ thể hoàn chỉnh. Sự khác nhau ở tế bào động vật và thực vật ở chỗ khả năng tái sinh của tế bào thực vật lớn hơn rất nhiều so với tế bào động vật. Vì vậy, đối với thực vật thì việc nuôi cấy tế bào in vitro để tái sinh cây, nhân bản chúng dễ dàng thành công với hầu hết tất cả đối tượng thực vật.

2. KHÁI QUÁT VỀ CẤU TRÚC VÀ CHỨC NĂNG SINH LÝ CỦA TẾ BÀO THỰC VẬT

2.1. Sơ đồ cấu trúc tế bào thực vật

Thế giới thực vật vô cùng đa dạng, vô cùng phức tạp, nhưng chúng cùng có một điểm chung nhất, đó là chúng đều xây dựng từ đơn vị cơ bản là tế bào. Với các loài thực vật khác nhau, các mô khác nhau thì các tế bào của chúng cũng khác nhau về hình dạng, kích thước và thực hiện các chức năng khác nhau. Tuy nhiên, *tất cả các tế bào thực vật* đều giống nhau về mô hình cấu trúc. Chúng được *cấu trúc từ ba bộ phận* là *thành tế bào, không bào và chất nguyên sinh*.

Chất nguyên sinh là thành phần sống thực hiện các chức năng cơ bản của tế bào. Nó bao gồm hệ thống màng, các bào quan và chất nền cơ bản.



Hình 1.1. Sơ đồ vẽ cấu trúc của tế bào thực vật

2.2. Thành tế bào

Đặc trưng khác nhau cơ bản giữa tế bào thực vật và động vật là cấu trúc thành tế bào. Tế bào thực vật có cấu trúc thành tế bào khá vững chắc bao bọc xung quanh.

2.2.1. Chức năng của thành tế bào

– Làm nhiệm vụ bao bọc, bảo vệ cho cho hệ thống chất nguyên sinh bên trong.

– Chống lại áp lực của áp suất thẩm thấu do không bào trung tâm gây nên. Không bào chứa dịch bào và tạo nên một áp suất thẩm thấu. Tế bào hút nước vào không bào và tạo nên áp lực trương hướng lên trên thành tế bào. Nếu không có thành tế bào bảo vệ thì tế bào dễ bị vỡ tung.

2.2.2. Đặc trưng cơ bản của thành tế bào

Để đảm nhiệm hai chức năng đó, thành tế bào cần phải bền vững về cơ học nhưng cũng phải mềm dẻo để có thể sinh trưởng được.

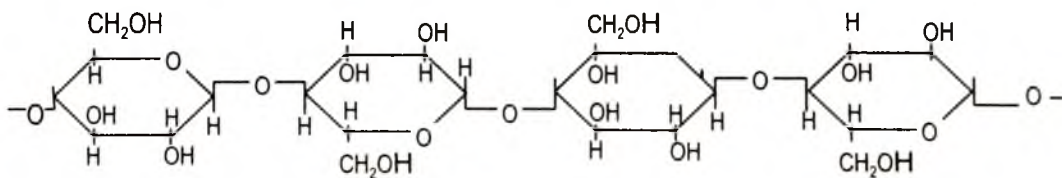
– Tính bền vững về cơ học có được là nhờ vật liệu cấu trúc có tính đàn hồi và ổn định của các phân tử xenlulozơ.

– Tính mềm dẻo của thành tế bào là do các vật liệu cấu trúc mềm mại dưới dạng khuôn vô định hình của các phân tử protopectin, hemixenlulozơ.

Hai loại vật liệu đó cùng cấu trúc nên thành tế bào ở một tỉ lệ nhất định tùy theo giai đoạn phát triển của tế bào.

2.2.3. Thành phần hóa học

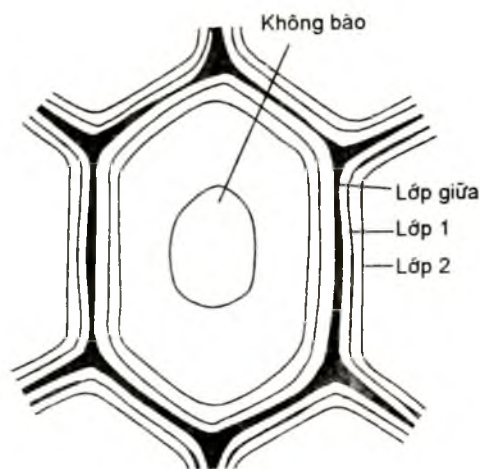
– *Xenlulozơ*: Đây là thành phần cơ bản cấu trúc nên thành tế bào thực vật. Thành phần cấu trúc nên phân tử xenlulozơ là các phân tử glucozơ. Mỗi phân tử xenlulozơ có khoảng 10000 gốc glucozơ. Các phân tử xenlulozơ liên kết với nhau tạo nên các sợi xenlulozơ là đơn vị cấu trúc nên thành tế bào.



Hình 1.2. Cấu tạo của phân tử xenlulozơ

– *Hemixenlulozơ*: Đây là các polisaccarit gồm các monosaccarit khác nhau liên kết với nhau tạo nên: galactozơ, manozơ, xylozơ, arabinozơ... (gồm 150–300 monome).

– *Các chất pectin* là thành phần quan trọng cấu trúc nên thành tế bào. Pectin kết dính các tế bào với nhau tạo nên một khối vững chắc của các mô. Đặc biệt quan trọng là các protopectin. Nó gồm chuỗi axit pectinic kết hợp với canxi tạo nên pectat canxi.



Hình 1.3. Sơ đồ các lớp khác nhau của thành tế bào

Khi thành tế bào phân hủy thì thành phần trước tiên bị phân giải là pectin. Các pectin bị phân giải làm cho các tế bào tách khỏi nhau, không dính kết với nhau, như khi quả chín, hoặc lúc xuất hiện tầng rời trước khi rụng.

2.2.4. Cấu trúc của thành tế bào

Thành tế bào có cấu trúc ba lớp chủ yếu: lớp giữa, lớp 1 và lớp 2. *Lớp giữa có nhiệm vụ gắn kết các tế bào với nhau* nên có cấu trúc chủ yếu là pectin dưới dạng pectat canxi.

Hai lớp còn lại rất quan trọng bảo đảm độ bền cơ học của thành tế bào. Thành phần cơ bản cấu trúc nên chúng là các sợi xenlulozơ. Tùy theo từng loại mô và tuổi của tế bào mà tỉ lệ của xenlulozơ khác nhau; càng nhiều xenlulozơ thì thành tế bào càng bền vững (cứng).

2.2.4. Những biến đổi của thành tế bào

Trong quá trình phát triển của tế bào, tùy theo chức năng đảm nhiệm mà thành tế bào có thể có những biến đổi sau:

– *Hóa gỗ*: Một số mô như mô dẫn truyền có thành tế bào bị hóa gỗ do các lớp xenlulozơ ngấm hợp chất lignin làm cho thành tế bào rất rắn

chắc. Ở mô dẫn, các tế bào hóa gỗ bị chết tạo nên hệ thống ống dẫn làm nhiệm vụ vận chuyển nước đi trong cây. Hệ thống mạch gỗ này thông suốt từ rễ đến lá tạo nên "mạch máu" lưu thông trong toàn cơ thể.

– *Hóa bản*: Một số mô làm nhiệm vụ bảo vệ như mô bì, lớp vỏ củ... thì các tế bào đều hóa bản, như lớp vỏ củ khoai tây, khoai lang... Thành tế bào của chúng bị ngấm các hợp chất suberin và sáp làm cho chúng nước và khí không thể thấm qua, ngăn cản quá trình trao đổi chất và vi sinh vật xâm nhập. Tạo lớp bản bao bọc cũng là một trong những nguyên nhân gây nên trạng thái ngủ nghỉ sâu của củ, hạt. Các củ, hạt này cần có thời gian ngủ nghỉ để làm tăng dần tính thấm của lớp bản của chúng thì mới nảy mầm được.

– *Hóa cutin*: Tế bào biểu bì của lá, quả, thân cây... thường được bao phủ bằng một lớp cutin mỏng. Thành tế bào của các tế bào biểu bì thấm thêm tổ hợp của cutin và sáp. Lớp cutin này không thấm nước và khí nên có thể làm nhiệm vụ che chở, hạn chế thoát hơi nước và ngăn cản vi sinh vật xâm nhập... Tuy nhiên, khi tế bào còn non, lớp cutin còn mỏng thì một phần hơi nước có thể thoát qua lớp cutin mỏng, nhưng ở tế bào trưởng thành, khi lớp cutin đã hình thành đủ thì thoát hơi nước qua cutin là không đáng kể.

2.3. Không bào

2.3.1. Quá trình hình thành không bào

– Động vật có hệ thống bài tiết nên tế bào của chúng không có không bào. Thực vật không có hệ thống bài tiết riêng nên trong quá trình trao đổi chất của tế bào, một số sản phẩm thừa được chứa và thải ra trong các túi nằm trong mỗi tế bào gọi là không bào.

– Không bào bắt đầu hình thành khi tế bào bước sang giai đoạn dần để tăng kích thước của chúng.

Ban đầu không bào xuất hiện dưới dạng các túi nhỏ rải rác trong chất nguyên sinh. Sau đó, các túi nhỏ liên kết với nhau tạo nên các túi lớn hơn và cuối cùng, chúng liên kết với nhau tạo nên một không bào trung tâm. Không bào trung tâm ngày càng lớn lên và khi tế bào già thì không bào trung tâm chiếm hầu hết thể tích của tế bào, đẩy nhân và chất nguyên sinh thành một lớp mỏng áp sát thành tế bào.

2.3.2. Vai trò sinh lí của không bào

– Không bào *chứa các chất bài tiết*. Chúng gồm các chất hữu cơ và vô cơ. *Các chất hữu cơ* bao gồm các axit hữu cơ, đường, vitamin, các sắc tố dịch bào như antoxian, các chất tanin, alcaloit, các muối của các axit hữu cơ như oxalat canxi. *Các chất vô cơ* gồm các muối của kim loại như Na, Ca, K... Các chất tan này tạo nên một dung dịch gọi là *dịch bào*. Dịch bào có độ pH trong khoảng 3,5 – 5,5, có khi thấp hơn do chúng chứa nhiều axit hữu cơ; trong khi đó pH của tế bào chất thường trung tính (pH = 7).

– Dịch bào là một dung dịch chất tan khác nhau có nồng độ thay đổi nhiều trong khoảng 0,2–0,8M. Dịch bào được tạo nên do quá trình trao đổi chất nên nồng độ của nó phụ thuộc vào cường độ trao đổi chất của tế bào, phụ thuộc vào loại tế bào và tuổi của chúng. Điều quan trọng là dịch bào sẽ gây nên một áp suất thẩm thấu. Chính nhờ áp suất thẩm thấu này mà tế bào có thể hút nước vào không bào (thẩm thấu). Nước đi vào không bào tạo nên sức trương nước ép lên thành tế bào. Nhờ lực trương này mà tế bào ở trạng thái bão hòa, trạng thái "trương" và do đó mà cây – nhất là bộ lá – thường ở trạng thái tươi, một tư thái thuận lợi cho các hoạt động sinh lí của cây. Nếu tế bào không hút đủ nước thì mất sức trương và tế bào ở trạng thái thiếu bão hòa nước, cây sẽ héo rũ hoàn toàn không thuận lợi cho các hoạt động sinh lí của cây và năng suất cây trồng giảm. Mức độ giảm năng suất tùy thuộc vào mức độ héo của cây.

– Ngoài ra, không bào có vai trò như một cái kho chứa chất bài tiết của tế bào. Lượng chất bài tiết và thể tích của không bào ngày càng tăng lên theo tuổi, cho đến khi chúng chiếm toàn bộ thể tích tế bào thì tế bào sẽ chết.

2.4. Chất nguyên sinh

Chất nguyên sinh giới hạn giữa không bào và thành tế bào, là thành phần sống cơ bản của tế bào. Chất nguyên sinh chứa các bào quan và mỗi bào quan thực hiện chức năng sinh lí đặc trưng của mình. Có thể nói rằng chất nguyên sinh tế bào là nơi thực hiện tất cả các hoạt động sinh lí của cây. Chất nguyên sinh gồm ba bộ phận hợp thành là hệ thống màng, các bào quan và chất nền (khuôn tế bào chất).

2.4.1. Hệ thống màng (membran)

Membran trong tế bào có nghĩa là màng sinh học, là tổ chức có cấu trúc đặc trưng bao bọc chất nguyên sinh, không bào, các bào quan và có thể xuyên sâu vào các cơ quan...

*** Chức năng của màng**

– Bao bọc, bảo vệ cho tế bào chất, các bào quan, ngăn cách các bào quan và các phần cấu trúc của tế bào với nhau, định hình cho các bào quan để tránh sự trộn lẫn nhau...

– Điều chỉnh tính thấm của các chất đi ra hoặc đi vào tế bào và các bào quan. Sự xâm nhập các chất tan vào tế bào và các bào quan được kiểm tra rất chặt chẽ; mỗi một màng có tính đặc hiệu riêng của mình đối với từng chất tan riêng biệt. Khi sự điều chỉnh tính thấm bị rối loạn, gây nên sự rò rỉ chất tan và ion ra ngoài tế bào làm rối loạn quá trình trao đổi chất, cây có thể chết. Chẳng hạn, khi gặp điều kiện ngoại cảnh bất thuận hoặc độc tố nấm bệnh... cấu trúc nguyên vẹn của màng bị ảnh hưởng và sẽ rối loạn tính thấm của màng...

– Tiến hành quá trình trao đổi chất và năng lượng. Các màng ăn sâu vào trong lục lạp (màng quang hợp) làm nhiệm vụ biến quang năng thành hóa năng trong quang hợp và màng trong của ti thể làm nhiệm vụ tổng hợp ATP để cung cấp năng lượng cho các hoạt động sống của cơ thể.

*** Phân loại màng**

Người ta phân thành ba loại màng là màng bao bọc, màng trong và màng lưới nội chất.

– Màng bao bọc: Vị trí của màng này là bao bọc các bào quan và tế bào chất... Chúng gồm: Màng sinh chất (plasmalemma) bao bọc quanh chất nguyên sinh và nằm sát thành tế bào; màng không bào (tonoplast) ngăn cách chất nguyên sinh và không bào và các màng bao bọc xung quanh các bào quan như màng nhân, lục lạp, ti thể và các bào quan siêu hiển vi... Các màng này thường làm chức năng bảo vệ và quyết định tính thấm.

– Màng trong: Đây là hệ thống màng ăn sâu vào trong một số cơ

quan. Có hai bào quan quan trọng có hệ thống màng trong là lục lạp và ti thể. Hệ thống màng trong của lục lạp gọi là màng quang hợp hay thylacoit; còn ở ti thể là hệ thống màng trong. Chức năng của màng trong là trao đổi chất và năng lượng.

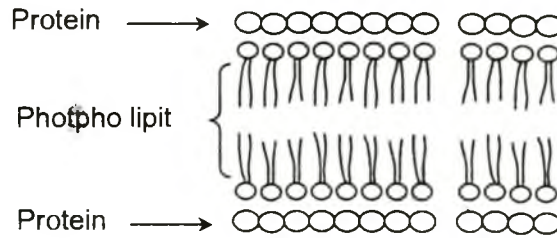
– Màng lưới nội chất: Đây là một hệ thống màng chằng chịt ăn sâu vào trong chất nguyên sinh ngăn cách chất nguyên sinh thành các khoang riêng biệt, nối liền không bào với nhân và các cơ quan, xuyên qua các sợi liên bào để nối liền các tế bào với nhau... Trên chúng có thể có nhiều riboxom – cơ quan tổng hợp protein. Chức năng của hệ thống màng này chưa hoàn toàn sáng tỏ, nhưng một trong những vai trò quan trọng là làm cầu nối lưu thông giữa các cơ quan và các tế bào với nhau và là nơi tổng hợp protein.

** Cấu trúc của màng*

Nhiều mô hình cấu trúc của các màng đã được các nhà khoa học đề xuất. Nói chung, mỗi loại màng, mỗi bào quan có cấu trúc màng khác nhau, nhưng có một điều được thống nhất là chúng đều được kiến tạo từ màng cơ sở.

– Màng cơ sở đơn giản nhất (hình 1.4) bao gồm hai lớp đơn phân tử protein và hai lớp lipid. Các phân tử protein có thể ở dạng hình cầu hay hình sợi; còn lipid thì chỉ có dạng photpholipit là hợp chất của lipid với axit photphoric. Photpholipit có một đầu ưa nước và một đầu kỵ nước. Thông thường thì đầu ưa nước quay về lớp phân tử protein còn đầu kỵ nước thì quay vào nhau. Tỷ lệ lipid thay đổi tùy theo chức năng của màng. Màng có chức năng bảo vệ và bao bọc thường có tỷ lệ lipid cao hơn (80%) so với màng đảm nhiệm chức năng trao đổi chất và năng lượng như của lục lạp và ti thể (70%). Hàm lượng và thành phần lipid cấu tạo nên màng quyết định tính bền vững và khả năng chống chịu của cây.

– Màng có thể là màng đơn chỉ bao gồm một màng cơ sở như màng bao bọc các bào quan siêu hiển vi như riboxom, peroxixom, lisoxom, glioxixom... Màng cũng có thể là màng kép bao gồm hai màng cơ sở hợp thành như màng nhân, lục lạp, ti thể...



Hình 1.4. Mô hình cấu trúc của màng cơ sở

– Các màng sinh học rất đa dạng, rất linh động về cấu trúc và thành phần hóa học giúp cho hệ thống màng đảm nhiệm các chức năng rất khác nhau: ranh giới, bảo vệ, ngăn chặn, thẩm thấu, trao đổi chất và năng lượng, điều chỉnh các thông tin từ bên ngoài...

2.4.2. Các bào quan

Các cơ quan nằm trong chất nguyên sinh tùy theo kích thước của chúng mà có thể chia ra các bào quan hiển vi gồm nhân, lục lạp và ti thể; còn các bào quan siêu hiển vi gồm các thể như riboxom, peroxixom, lisoxom, glioxixom... Mỗi một cơ quan đảm nhiệm chức năng sinh lí đặc trưng cho cơ thể. Có ba cơ quan chứa ADN, ARN và riboxom riêng nên có khả năng thực hiện di truyền độc lập là *nhân, lục lạp và ti thể* – di truyền nhân và di truyền tế bào chất (qua lục lạp và ti thể) – người ta gọi chúng là *các yếu tố cấu trúc*.

2.4.2.1. Nhân

* Hình thái, cấu trúc

– Mỗi tế bào có một nhân hình cầu hay hình trứng với kích thước 7–8 μ m.

– Nhân được bao bọc bằng một màng kép. Trên bề mặt của màng có rất nhiều lỗ để các thông tin di truyền được truyền ra ngoài dễ dàng. Trong nhân còn có hạch nhân và dịch nhân.

– Thành phần hóa học chủ yếu của nhân là ADN, ARN và protein. ADN chứa thông tin di truyền của cơ thể.

* Vai trò của nhân

– Duy trì thông tin di truyền đặc trưng cho mỗi loài. Thông tin di truyền chứa đựng trong cấu trúc của phân tử ADN.

– Truyền thông tin di truyền từ nhân đến tế bào chất thông qua việc tổng hợp các ARN thông tin mang toàn bộ thông tin di truyền của ADN của nhân.

– Truyền thông tin di truyền từ tế bào này sang tế bào khác bằng cơ chế nhân đôi ADN giống nhau một cách tuyệt đối và tiếp theo là cơ chế phân chia tế bào cũng giống hệt nhau.

2.4.2.2. Lạp thể

– Lạp thể là các bào quan làm nhiệm vụ tổng hợp và tích lũy chất hữu cơ. Chúng bao gồm *lục lạp* làm nhiệm vụ quang hợp, *sắc lạp* chứa các sắc tố tạo nên màu sắc của hoa, quả và *vô sắc lạp* là trung tâm tích lũy tinh bột và các chất khác.

– Trong ba bào quan đó thì *lục lạp là quan trọng nhất* vì nó thực hiện chức năng quang hợp tổng hợp nên các hợp chất hữu cơ cung cấp cho đời sống của tất cả sinh vật. Ngoài ra lục lạp còn chứa ADN, ARN và riboxom của riêng mình nên có khả năng thực hiện di truyền một số tính trạng đặc trưng ngoài nhân gọi là di truyền tế bào chất (Về hình thái, cấu trúc và chức năng của lục lạp sẽ được đề cập trong chương quang hợp).

2.4.2.3. Ti thể

– Ti thể là bào quan quan trọng vì nó gắn liền với hoạt động sống, hoạt động trao đổi chất của tế bào và cơ quan. *Ở đâu có hoạt động sống mạnh thì ở đó tập trung nhiều ti thể.*

– Chức năng cơ bản của ti thể là tiến hành quá trình hô hấp trong cây, tức là phân giải oxi hóa các chất hữu cơ để giải phóng năng lượng hữu ích cung cấp cho các hoạt động sống của cây. Có thể nói ti thể là các "trạm biến thế" năng lượng của tế bào.

– Ngoài ra, cũng giống như lục lạp, ti thể còn có chức năng thực hiện di truyền tế bào chất một số tính trạng đặc trưng vì chúng có ADN, ARN và riboxom độc lập của mình.

2.4.2.4. Các bào quan có cấu trúc siêu hiển vi

Các cơ quan này có đặc điểm chung là chúng có số lượng rất nhiều, có dạng hình cầu và có màng bao bọc là màng đơn... Mỗi một bào quan đảm nhiệm một chức năng đặc trưng của tế bào.

- Ribosom là địa điểm diễn ra quá trình tổng hợp protein của tế bào.
- Peroxisom đảm nhiệm chức năng quang hô hấp, tức quá trình thải CO₂ ở ngoài sáng, một chức năng làm tổn hại đến năng suất của cây.
- Glioxisom thực hiện chu trình glioxilic nhằm chuyển hóa axit béo thành đường ở các hạt dự trữ chất béo phục vụ cho nảy mầm của hạt.
- Lizosom thực hiện chức năng tiêu hóa trong tế bào. Chúng chứa nhiều enzym thủy phân như nucleaza, proteaza, lipaza để phân giải các vật lạ khi xâm nhập vào tế bào...

Ngoài ra còn rất nhiều các bào quan và các tổ chức khác nhau trong tế bào có nhiệm vụ thực hiện các biến đổi, các chức năng rất đa dạng và phức tạp của tế bào.

2.4.3. Khuôn tế bào chất

– *Khuôn tế bào chất là chất nền chứa tất cả các bào quan và sản phẩm của quá trình trao đổi chất trong tế bào.* Khuôn tế bào chất là một khối nửa lỏng, đồng nhất về quang học và có thể coi là một dung dịch keo protein trong nước. Các protein phân lớn là các enzym thực hiện các quá trình biến đổi trong tế bào như quá trình đường phân, chu trình pentozophotphat, lên men, các phản ứng thủy phân và tổng hợp... Khuôn tế bào chất còn chứa rất nhiều các sản phẩm của các phản ứng biến đổi chất xảy ra thường xuyên trong tế bào.

– Khuôn tế bào chất thường xuyên vận động, kéo theo các bào quan và các cấu trúc trong chúng cũng vận động theo. Sự vận động này làm cho các quá trình diễn ra trong tế bào được linh hoạt hơn. Ta có thể quan sát sự vận động của tế bào chất thông qua vận động của các hạt lục lạp dưới kính hiển vi.

Chất nguyên sinh là thành phần sống duy nhất của tế bào. Mọi hoạt động sinh lí đều diễn ra trong chất nguyên sinh. Chính vì vậy mà chúng

ta cần đề cập đến các đặc tính cơ bản của chất nguyên sinh gồm tính chất hóa học, hóa keo và vật lí...

3. THÀNH PHẦN HÓA HỌC CHỦ YẾU CỦA CHẤT NGUYÊN SINH

Khi phân tích thành phần hóa học tương đối của tế bào, người ta thu được các số liệu sau: nước chiếm 85%, protein 10%, lipit 2%, ADN 0,4%, ARN 0,7%, các chất hữu cơ khác 0,4%, các chất khoáng 1,5%. Axit nucleic sẽ nghiên cứu trong giáo trình di truyền, chất khoáng sẽ được đề cập đến trong chương dinh dưỡng khoáng của giáo trình này. Trong phần này, chúng ta sẽ nghiên cứu ba thành phần cơ bản và cũng rất quan trọng là protein, lipit và nước.

3.1. Protein

Theo quan điểm của Anghen thì sự sống chính là sự tồn tại và hoạt động của các thể protein. Vì vậy, *protein là cấu tử quan trọng nhất của chất nguyên sinh*. Chúng tham gia cấu tạo nên hệ thống chất nguyên sinh, cấu tạo nên màng sinh học; đồng thời là thành phần bắt buộc của tất cả các enzym xúc tác cho tất cả các phản ứng diễn ra trong cây. Có thể nói rằng protein vừa là yếu tố cấu trúc, vừa là yếu tố chức năng của tế bào.

Protein là các đại phân tử có phân tử lượng dao động rất lớn từ 10000 đến hàng triệu tùy thuộc vào loại protein và chức năng của chúng trong tế bào. Chúng có thể ở dạng đơn giản chỉ do các axit amin liên kết thành, cũng có thể ở dạng phức tạp khi chúng liên kết với các chất khác như với kim loại (metalloprotein), với lipit (lipoprotein), với glucit (glucoprotein), với axit nucleic (nucleoprotein)...

3.1.1. Cấu trúc của protein

Các axit amin liên kết với nhau bằng các liên kết peptit tạo nên các phân tử protein. Tuy nhiên, tùy theo chức năng trong tế bào mà các protein có cấu trúc rất khác nhau; cấu trúc quyết định hoạt tính sinh học của chúng.

Có bốn loại cấu trúc của protein:

* *Cấu trúc bậc một* được quy định bởi trình tự sắp xếp của các axit

amin trong phân tử protein bằng liên kết peptit. Nếu trật tự các axit amin thay đổi thì xuất hiện protein mới và hoạt tính cũng thay đổi. Do đó, có thể có vô số cấu trúc bậc một. Ví dụ một protein có 1000 gốc axit amin tạo nên mà trong đó chỉ có 20 axit amin cơ bản thì số kiểu cấu trúc bậc một có khả năng là 20^{1000} . Sự phong phú của các cấu trúc bậc một của protein làm cho thế giới sinh vật hết sức đa dạng. Cấu trúc bậc một phản ánh đặc tính di truyền của giống loài, nên có thể sử dụng tiêu chuẩn này để xác định mối quan hệ huyết thống giữa các giống cây trồng.

* *Cấu trúc bậc hai* là cấu trúc không gian của phân tử protein. Ngoài liên kết peptit còn bổ sung thêm các liên kết hiđro. Do các cầu nối hiđro mà các chuỗi polipeptit có dạng hình xoắn theo kiểu xoắn α (tương tự kiểu cấu trúc xoắn của ADN) và xoắn β có dạng gấp khúc. Các protein ở dạng sợi là điển hình cho cấu trúc bậc hai.

* *Cấu trúc bậc ba* là cấu trúc không gian của phân tử protein. Chuỗi polipeptit trong protein cuộn tròn lại gọn hơn nhờ các liên kết bổ sung như liên kết hiđro, liên kết ion giữa các nhóm mang điện tích, liên kết kỵ nước, liên kết disulfit giữa các nguyên tử S trong protein. Trừ liên kết disulfit có năng lượng liên kết lớn hơn, còn các liên kết khác có vai trò quan trọng trong ổn định cấu trúc của protein đều là các liên kết yếu, có năng lượng liên kết nhỏ nên rất dễ bị cắt đứt.

* *Cấu trúc bậc bốn* là cấu trúc không gian giữa một số phân tử protein có cấu trúc bậc hai và bậc ba tạo nên một thể protein có kích thước lớn hơn, công kênh hơn. Các lực liên kết duy trì ổn định cấu trúc bậc bốn đều là các liên kết yếu tương tự như cấu trúc bậc ba.

3.1.2. Sự biến tính của protein

* *Sự biến tính của phân tử protein* gây nên sự biến tính của chất nguyên sinh, phá vỡ cấu trúc của chất nguyên sinh và tế bào chết.

Khi bị biến tính, protein mất hoạt tính sinh học như mất sức trương, mất khả năng tích điện, giảm tính hòa tan và mất hoạt tính xúc tác... Sự biến tính của protein cũng làm thay đổi khả năng kết hợp của protein với các chất khác và giảm sút hoạt tính của chúng. Ở mức độ trầm trọng, sự biến tính của protein dẫn đến biến tính chất nguyên sinh

và đồng nghĩa với sự chết của tế bào và của cây.

* *Các điều kiện gây biến tính protein và chất nguyên sinh* thường là các điều kiện ngoại cảnh bất thuận có khả năng làm chết cây như nhiệt độ quá cao hoặc quá thấp, pH quá cao hay quá thấp, độc tố nấm bệnh, điện thế oxi hóa khử của đất quá cao...

* *Bản chất của sự biến tính protein*

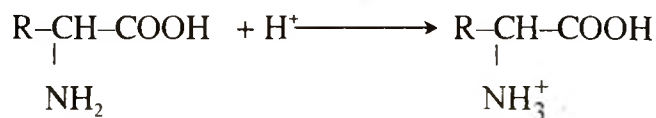
– Các liên kết vốn ổn định cấu trúc của phân tử protein là những liên kết yếu và chúng rất dễ dàng bị cắt đứt khi gặp tác nhân gây biến tính. Chẳng hạn, khi rễ cây gặp điện thế oxi hóa khử của đất thay đổi nhiều thì liên kết disulfit bị phá vỡ mặc dù năng lượng liên kết khá lớn. Nhiệt độ môi trường cao quá sẽ cắt cầu nối hiđro. Các dung môi hữu cơ như rượu, axeton sẽ phá huỷ các liên kết kị nước. Liên kết ion sẽ bị phá huỷ dưới tác dụng của pH môi trường thay đổi nhiều.

– Chính vì vậy mà khả năng chống chịu của cây đối với điều kiện ngoại cảnh bất thuận gắn liền với tính bền vững của phân tử protein chống lại sự biến tính. Đây là đặc trưng của các giống có khả năng chống chịu tốt với tác nhân "stress" của môi trường.

3.1.3. Tính lưỡng tính và điểm đẳng điện của protein

* *Tính lưỡng tính của phân tử protein*

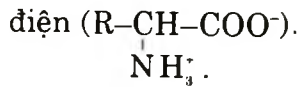
– Các phân tử axit amin cấu tạo nên protein có tính lưỡng tính: vừa có tính axit (phân tử của nó có nhóm –COOH) và vừa có tính kiềm (có nhóm –OH). Trong môi trường axit (H^+) thì nhóm –COOH bị ức chế nên axit amin phân li cho ion mang điện dương:



Ngược lại, trong môi trường kiềm (OH^-) thì nhóm –NH₂ bị ức chế nên axit amin phân li cho ion mang điện âm:



Tại một trị số pH nhất định thì phân tử axit amin sẽ trung hòa về



Trị số pH đó gọi là điểm đẳng điện của phân tử axit amin gọi là pI.

– Trong cấu trúc của phân tử protein thì các nhóm -COOH và -NH_2 được sử dụng vào việc hình thành nên các liên kết cơ bản peptit (-CO-NH-). Tuy nhiên, ở cuối cùng của mạch peptit và các mạch nhánh tồn tại rất nhiều các nhóm -COOH và -NH_2 tự do nên chúng cũng bị phân li trong môi trường có pH khác nhau. Nếu sau khi phân li mà số gốc COO^- nhiều hơn số gốc -NH_3^+ thì phân tử protein đó tích điện âm và ngược lại thì tích điện dương. Kết quả này hoàn toàn phụ thuộc vào độ pH của môi trường.

** Điểm đẳng điện của protein (pI) và của chất nguyên sinh*

– Tại trị số pH nào đó mà ta có số gốc mang điện dương bằng số gốc mang điện âm trong phân tử protein thì ta có điểm đẳng điện của phân tử protein đó (pI).

Như vậy thì người ta gọi trị số pH gây nên trung hòa về điện của phân tử protein nào đó là điểm đẳng điện của nó.

– Điểm đẳng điện phụ thuộc không những vào hằng số phân li của phân tử protein mà còn phụ thuộc rất nhiều đến số lượng các nhóm axit và kiềm có trong phân tử của chúng. Vì vậy, mỗi protein khác nhau thì có điểm đẳng điện khác nhau. Ví dụ pI của pepxin là 1, của globulin đại mạch là 4,9... Điểm đẳng điện của chất nguyên sinh là trị số trung bình của tất cả các điểm đẳng điện của các phân tử protein có trong chất nguyên sinh và thường bằng 5,5. Khi pH môi trường lớn hơn pI ($\text{pH} > 5,5$) thì tế bào thực vật tích điện âm. Ngược lại, $\text{pH} < \text{pI}$ thì cây tích điện dương. Vì vậy, trong môi trường trung tính ($\text{pH} = 7$), cây thường tích điện âm.

– Tại điểm đẳng điện, protein giảm độ trương, độ hòa tan và không bền, dễ dàng bị sa lắng. Keo nguyên sinh chất duy trì được cấu trúc bền vững của nó nhờ mang điện tích, nên nếu trung hòa về điện thì sẽ bị biến tính và sẽ chết. Thực vật gặp điểm đẳng điện thì cũng không tồn tại được. Tuy nhiên, thực vật có khả năng tự điều chỉnh để tránh điểm đẳng điện. Đó là một thuộc tính thích nghi của thực vật vì nó phải sống trong môi trường luôn có sự biến động về độ pH.

3.2. Lipit

Lipit trong nguyên sinh chất có hai dạng: dạng dự trữ và dạng tham gia cấu trúc.

* Thuộc về dạng dự trữ tham gia quá trình trao đổi chất để khai thác năng lượng phổ biến là các giọt dầu nằm trong chất nguyên sinh, các sản phẩm trao đổi chất béo như các axit béo...

* Sáp, cutin và suberin cũng là các chất béo tham gia kiến tạo nên lớp biểu bì, lớp vỏ củ, quả... có tác dụng bảo vệ, che chở cho các bộ phận bên trong cũng như giảm sự thoát hơi nước và xâm nhập của vi sinh vật.

* Dạng lipit có ý nghĩa quan trọng nhất là dạng lipit tham gia cấu tạo nên hệ thống màng sinh học trong chất nguyên sinh Lipit cấu tạo nên membran là photpholipit. Đây là hợp chất giữa lipit và axit photphoric. Sự có mặt của photpholipit làm tính chất màng trở nên bền vững hơn, kiểm tra tính thẩm chặt chẽ hơn và quyết định đến khả năng chống chịu của cây.

3.3. Nước

Nước được xem là thành phần quan trọng của chất nguyên sinh. Nó là vật chất đặc biệt đối với cơ thể sinh vật nói chung và thực vật nói riêng. Hàm lượng nước trong chất nguyên sinh của tế bào thực vật là rất lớn, khoảng 95% khối lượng chất nguyên sinh.

** Vai trò của nước trong tế bào thực vật*

– Nước là dung môi lí tưởng hòa tan các chất để thực hiện các phản ứng hóa sinh trong tế bào.

– Tạo nên màng nước thủy hóa bao bọc quanh các phân tử keo nguyên sinh chất, nhờ vậy mà duy trì được cấu trúc và hoạt tính của keo nguyên sinh chất.

– Nước tham gia vào các phản ứng hóa sinh trong tế bào, đặc biệt là các phản ứng trong quá trình quang hợp, hô hấp và các phản ứng thủy phân trong quá trình trao đổi chất của tế bào.

– Nước tạo nên dòng vận chuyển vật chất trong nội bộ tế bào và giữa các tế bào với nhau, tạo nên mạch lưu thông trong cây như tuần hoàn máu ở động vật.

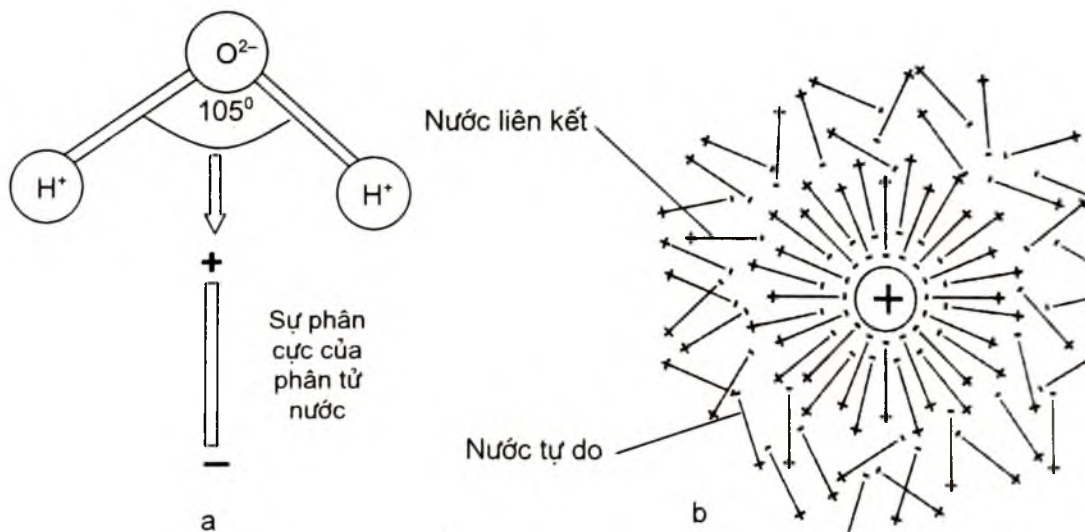
– Hàm lượng nước liên kết trong chất nguyên sinh quyết định tính chống chịu của keo nguyên sinh chất và của tế bào...

** Tính chất lí hoá của nước*

Vai trò quan trọng của nước trong tế bào được quyết định bởi các đặc tính lí hóa của phân tử nước.

– Phân tử nước có khả năng bay hơi ở bất cứ nhiệt độ nào; có khả năng cho ánh sáng xuyên qua nên thực vật thủy sinh có thể sống được; có khả năng giữ nhiệt cao...

– Một trong những đặc tính quan trọng nhất là tính phân cực của phân tử nước. Phân tử nước gồm hai nguyên tử hydro và một nguyên tử oxi nối với nhau nhờ liên kết cộng hóa trị. Góc liên kết giữa oxi và hai hydro là 105° nên trung tâm điện dương và điện âm không trùng nhau, hơn nữa oxi hút electron mạnh hơn nên hydro thường thiếu electron và tích điện dương. Kết quả là phân tử nước có mô men lưỡng cực, một đầu là điện dương và đầu kia là điện âm (hình 1.5a).



Hình 1.5. Cấu trúc của phân tử nước (a) và khả năng thủy hóa trong chất nguyên sinh (b)

** Sự thủy hóa trong chất nguyên sinh*

– Do phân tử nước phân cực nên khi gặp phân tử mang điện trong chất nguyên sinh, như các keo protein chẳng hạn, thì chúng bị hấp dẫn bằng lực tĩnh điện. Kết quả là các phân tử nước quay đầu trái dấu điện tích vào nhau tạo nên một màng nước bao xung quanh keo mang điện gọi là *hiện tượng thủy hóa* và *lớp nước thủy hóa*.

– Màng nước thủy hóa này có hai loại nước (hình 1.5b). Các phân tử nước gần với keo mang điện bị hấp dẫn một lực lớn có thể đến 1000atm nên chúng sắp xếp rất trật tự và rất khó có thể tách ra khỏi keo mang điện, tạo nên *dạng nước liên kết*. Nước liên kết không còn các tính chất thông thường như không bốc hơi ngay ở 100°C, không đóng băng ở 0°C, không tham gia vào các phản ứng hóa học... Chúng bảo vệ cho keo nguyên sinh chất khỏi kết dính nhau.

– Càng xa trung tâm mang điện thì lực hút yếu hơn nên các phân tử nước sắp xếp không có trật tự và rất linh động, có thể dễ dàng tách ra khỏi trung tâm mang điện khi có một lực nào đó tác động. Chúng tạo nên *dạng nước tự do*. Hàm lượng nước tự do trong chất nguyên sinh rất cao, có thể đạt trên 90% lượng nước trong cây.

** Vai trò của nước tự do và nước liên kết*

– *Nước liên kết* trong chất nguyên sinh tạo nên độ bền vững của keo nguyên sinh chất nên nó có vai trò quan trọng trong việc quyết định khả năng chống chịu. Hàm lượng nước liên kết trong cây phản ánh tính chống chịu của cây đối với điều kiện ngoại cảnh bất thuận. Mỗi cây có một tỉ lệ về hàm lượng nước liên kết nhất định. Tỉ lệ này càng cao thì cây càng chống chịu tốt. Chẳng hạn cây xương rồng sống được trong điều kiện rất nóng và khô hạn của sa mạc chủ yếu là do tỉ lệ hàm lượng nước liên kết rất cao, chiếm gần 2/3 hàm lượng nước trong chúng. Vì vậy, *hàm lượng nước liên kết trong cây là một chỉ tiêu đánh giá tính chống hạn và nóng của cây trồng*.

– *Dạng nước tự do* là dạng nước rất linh động. Nó tham gia vào các phản ứng sinh hóa trong cây. Ngoài ra nước tự do tham gia vào dòng vận chuyển, lưu thông phân phối trong cơ thể, vào quá trình thoát hơi nước... nên nó quyết định hoạt động sinh lí trong cây.

Vì vậy, các giai đoạn có hoạt động sống mạnh như lúc cây còn non. lúc ra hoa... thì cần có hàm lượng nước tự do cao. Hạt giống khi phơi khô thì nước tự do gần như bị tách khỏi hạt nên giảm hoạt động sống đến mức tối thiểu và chúng ngủ nghỉ. Nhưng khi ta cho hạt tiếp xúc với nước, nước tự do được bổ sung vào hạt và lập tức hoạt động sống của hạt tăng lên mạnh mẽ: chúng nảy mầm...

4. ĐẶC TÍNH VẬT LÝ CỦA CHẤT NGUYÊN SINH

4.1. Tính lỏng của chất nguyên sinh

Tính lỏng của chất nguyên sinh thể hiện ở hai đặc điểm:

– *Khả năng vận động như của chất lỏng*. Ta có thể quan sát sự vận động của chất nguyên sinh thông qua vận động của các hạt lục lạp dưới kính hiển vi. Tốc độ vận chuyển của chất nguyên sinh thay đổi rất nhiều tùy thuộc vào các loại tế bào, các cây khác nhau và điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, ánh sáng, pH của môi trường... Nhờ có sự vận động này mà vật chất trong tế bào có điều kiện lưu thông.

– Tính lỏng còn thể hiện ở *sức căng bề mặt đặc trưng cho chất lỏng*. Nhờ sức căng bề mặt mà chất lỏng có thể co tròn lại. Bằng kỹ thuật đặc biệt, người ta phá bỏ lớp vỏ tế bào tạo ra tế bào trần. Các tế bào trần cũng co tròn lại như giọt nước.

4.2. Độ nhớt của chất nguyên sinh

* *Định nghĩa độ nhớt*

Độ nhớt (độ quán, độ dính) là khả năng ngăn cản sự di chuyển, sự đổi chỗ của các ion, các phân tử, tập hợp phân tử hay các tiểu thể phân tán trong môi trường lỏng. Lực cản trở này phụ thuộc vào sức hấp dẫn tương hỗ giữa các phân tử và trạng thái cấu trúc của chúng. Nó là một đại lượng đặc trưng cho chất lỏng.

* *Độ nhớt của chất nguyên sinh*

Độ nhớt của chất nguyên sinh là khả năng cản trở sự vận động của các chất và các bào quan trong chất nguyên sinh. Chất nguyên sinh là một hệ keo, nên các đặc điểm cấu trúc của hệ keo và các điều kiện ảnh hưởng đến keo nguyên sinh chất đều ảnh hưởng đến độ nhớt

của chất nguyên sinh. Độ nhớt chất nguyên sinh của tế bào thường bằng 10 – 18 centipoi, nghĩa là bằng 10 – 20 lần độ nhớt nước, kém độ nhớt dầu thầu dầu 80 – 100 lần. Điều đó chứng tỏ chất nguyên sinh gần với chất lỏng hơn.

*** Độ nhớt cấu trúc**

Sự khác nhau giữa độ nhớt chất nguyên sinh và chất lỏng thông thường ở độ nhớt chất nguyên sinh, phụ thuộc nhiều đến cấu trúc rất phức tạp của chất nguyên sinh. Lực tương tác giữa các đại phân tử, các tiểu thể, các bào quan trong chất nguyên sinh là rất phức tạp, nên độ nhớt chất nguyên sinh mang tính cấu trúc.

*** Ý nghĩa của độ nhớt chất nguyên sinh**

– Độ nhớt chất nguyên sinh càng giảm thì hoạt động sống càng tăng, và ngược lại. Độ nhớt chất nguyên sinh thay đổi theo giống loài cây, tuổi cây và hoạt động sinh lí của cây. Quy luật biến đổi độ nhớt chất nguyên sinh là theo quá trình trưởng thành và hóa già thì độ nhớt của chất nguyên sinh tăng dần lên; tuy nhiên, vào giai đoạn ra hoa kết quả, do hoạt động sống đòi hỏi tăng lên mạnh nên độ nhớt giảm xuống đột ngột và sau giai đoạn ra hoa, độ nhớt lại tăng lên.

– Độ nhớt của cây càng cao thì chất nguyên sinh càng bền vững nên có khả năng chống chịu tốt hơn với các điều kiện bất thuận của môi trường như chịu nóng, hạn, bệnh...

– Độ nhớt của chất nguyên sinh còn thay đổi rất nhiều theo các điều kiện ngoại cảnh.

+ Nhiệt độ càng tăng thì độ nhớt càng giảm (chất nguyên sinh loãng ra) và ngược lại, khi gặp rét thì độ nhớt chất nguyên sinh tăng lên cản trở các hoạt động sống và cây dễ bị thương tổn.

+ Các ion có mặt trong môi trường cũng tác động đến thay đổi độ nhớt chất nguyên sinh. Các ion có hóa trị một như Na^+ , K^+ , NH_4^+ ... làm giảm độ nhớt và tăng hoạt động sinh lí; còn các ion có hóa trị cao như Ca^{2+} , Al^{3+} , Mg^{2+} ... làm đặc chất nguyên sinh và tăng độ nhớt, làm giảm hoạt động sống.

+ Một trong những nguyên nhân cây trồng chết rét là do độ nhớt

tăng lên, hoạt động sống giảm, không có khả năng chống rét. Trong trường hợp đó nếu ta tác động làm giảm độ nhớt về mức bình thường của nó thì cây có thể qua được rét, ví dụ người ta thường hay bón tro bếp cho mạ xuân để chống rét có lẽ do tro bếp chứa nhiều kali có khả năng làm giảm độ nhớt và có thể hấp thu cả nhiệt nữa...

4.3. Tính đàn hồi của chất nguyên sinh

*** *Tính đàn hồi của chất nguyên sinh***

Tính đàn hồi là đặc tính của chất rắn, là khả năng quay về trạng thái ban đầu của vật thể đã bị biến dạng khi ngừng lực tác dụng vào vật. Ví dụ như khi nén và ngừng nén cái lò xo. Nếu ta dùng một kim để kéo dài màng sinh chất ra khỏi trạng thái ban đầu, sau đó thôi tác động lực kéo thì chất nguyên sinh trở về vị trí như cũ. Điều đó chứng tỏ chất nguyên sinh của tế bào thực vật có tính đàn hồi. Nó mang đặc tính của một vật thể có cấu trúc.

*** *Ý nghĩa của tính đàn hồi***

– Nhờ có tính đàn hồi mà chất nguyên sinh của tế bào không tan và không trộn lẫn vào dung dịch nếu nó không có thành tế bào. Có thể sử dụng kỹ thuật enzym phân hủy thành tế bào thực vật để tạo ra các tế bào trần (protoplast) một cách nguyên vẹn. Sau đó có thể tiến hành dung hợp protoplast để tạo nên con lai soma.

– Tính đàn hồi của chất nguyên sinh tương quan thuận với tính chống chịu của cây và tương quan nghịch với cường độ quá trình trao đổi chất. Do vậy, tính đàn hồi càng cao thì cây càng có khả năng chống chịu với các điều kiện bất thuận.

5. ĐẶC TÍNH HÓA KEO CỦA CHẤT NGUYÊN SINH

5.1. Chất nguyên sinh là một dung dịch keo

– Tùy thuộc vào *kích thước của chất tan* mà người ta phân dung dịch thành ba loại: dung dịch thật, dung dịch keo và dung dịch huyền phù. Nếu kích thước chất tan nhỏ hơn 1nm – ta có *dung dịch thật*; lớn hơn 200nm là dung dịch huyền phù và kích thước chất tan từ 1 đến 200nm là dung dịch keo.

– Chất nguyên sinh được cấu tạo chủ yếu từ các đại phân tử như protein, axit nucleic hoặc lipoprotein, nucleoprotein... và rất nhiều các thể, các bào quan... Tất cả các phân tử này đều có kích thước của hạt keo (1 – 200nm), khi tan trong nước tạo nên một dung dịch keo.

5.2. Đặc điểm của dung dịch keo nguyên sinh chất

– Rất phức tạp vì có rất nhiều loại chất tan có kích thước khác nhau, mức độ phân tán khác nhau và hoạt tính cũng khác nhau.

– Là dung dịch keo ưa nước rất mạnh vì hầu hết các đại phân tử tan trong chất nguyên sinh đều rất ưa nước như protein, axit nucleic... Do đó, chất nguyên sinh có khả năng hút trương rất mạnh và đây là một nguyên nhân quan trọng để tế bào hút nước vào, nhất là đối với tế bào chưa xuất hiện không bào.

– Có bề mặt hấp phụ và phản hấp phụ lớn, tạo điều kiện thuận lợi cho quá trình trao đổi chất xảy ra trong tế bào. Các phản ứng đều diễn ra trên bề mặt của keo nguyên sinh chất.

5.3. Các trạng thái keo nguyên sinh chất

Tùy theo mức độ thủy hóa và khả năng hoạt động của chúng mà keo nguyên sinh chất có thể tồn tại dưới ba dạng: sol, coaxecva và gel (hình 1.6).

– Trạng thái sol

Khi các hạt keo phân tán đồng đều và liên tục trong nước, ta có dung dịch keo ở trạng thái sol. Ở trạng thái sol, keo nguyên sinh chất rất linh động và có hoạt động sống rất mạnh, các quá trình trao đổi chất xảy ra thuận lợi nhất. *Trong đời sống của cây, các mô, cơ quan và giai đoạn sinh trưởng nào có hoạt động sống mạnh nhất thì chất nguyên sinh ở trạng thái sol.* Chính vì vậy mà giai đoạn cây còn non, hoặc lúc ra hoa cần hoạt động sinh lý mạnh thì keo nguyên sinh ở trạng thái sol.

– Trạng thái coaxecva

Có thể xem coaxecva như là một dung dịch keo đậm đặc. Các hạt keo không mất nước hoàn toàn mà chúng còn một màng nước mỏng. Hạt keo không dính nhau thành khối mà tồn tại độc lập và rút ngắn khoảng

cách giữa chúng. Kết cấu hạt keo không thay đổi, chỉ giảm màng thủy hóa. Tuy nhiên, hoạt động sống và các quá trình trao đổi chất diễn ra trong keo nguyên sinh chất coaxecva giảm đi nhiều so với trạng thái sol. Do vậy, trạng thái coaxecva tương ứng với cây ở tuổi trưởng thành đến già, hoạt động sống của chúng giảm dần.

– *Trạng thái gel*

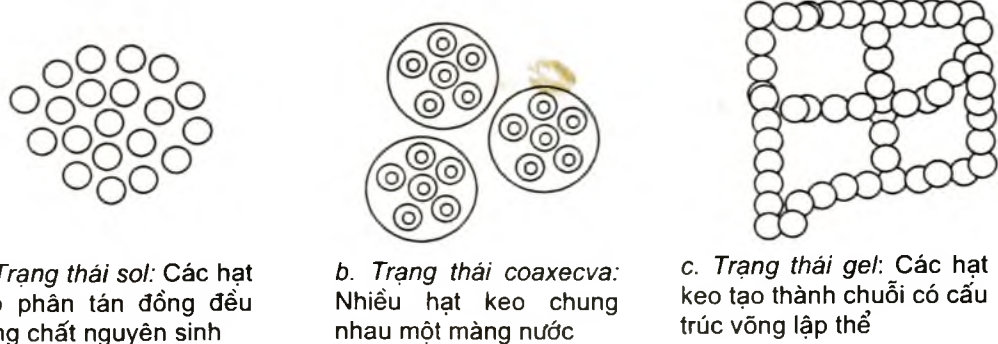
+ Đây là trạng thái rắn của dung dịch keo. Hạt keo ở trạng thái coaxecva có màng thủy hóa mỏng đi nhưng đồng đều, còn hạt keo ở trạng thái gel có màng nước mỏng đi không đều. Tại những điểm có màng thủy hóa mất đi thì hạt keo có cơ hội dính kết với nhau tạo thành chuỗi dài tạo nên kết cấu võng lập thể. Dung dịch được tập trung ở các khoảng trống của các mắt lưới và mất đi khả năng linh động của nó. Keo nguyên sinh chất chuyển sang trạng thái rắn.

+ Ở trạng thái gel, chất nguyên sinh giảm sút đến mức tối thiểu các hoạt động trao đổi chất và các hoạt động sinh lí của chúng. Có thể nói, tế bào, mô và cây ở trạng thái gel là trạng thái tiềm sinh, trạng thái ngủ nghỉ. Tương ứng với trạng thái gel trong cây là các cơ quan đang ngủ nghỉ như các hạt giống, củ giống, hay chồi ngủ đông...

+ Chất nguyên sinh ở trạng thái gel có khả năng hút nước rất mạnh. Lực trương nước ở hạt giống phơi khô có thể lên đến 1000atm. Khi hấp thu nước vào, nhất là khi có nhiệt độ tăng lên thì các hạt keo ở trạng thái gel có thể chuyển về trạng thái sol và hoạt động sống lại tăng lên, chẳng hạn như lúc hạt nảy mầm.

– Các trạng thái keo nguyên sinh chất phản ánh khả năng hoạt động sống của chúng và do đó chúng ứng với các giai đoạn sinh trưởng phát triển nhất định của cây. Tùy theo điều kiện và hoàn cảnh cụ thể mà ba trạng thái keo có thể chuyển biến cho nhau. Ví dụ, giai đoạn cần hoạt động sống rất mạnh thì keo nguyên sinh từ coaxecva và thậm chí cả gel cũng có thể chuyển sang trạng thái sol. Nếu cơ quan hay cây cần bước vào trạng thái ngủ nghỉ thì keo nguyên sinh từ trạng thái sol và coaxecva có thể chuyển sang trạng thái gel...

Sự linh hoạt trong biến đổi các trạng thái keo nguyên sinh chất làm cho cây có khả năng dễ dàng thích ứng hơn với điều kiện ngoại cảnh...



Hình 1.6. Các trạng thái của keo nguyên sinh chất

6. SỰ TRAO ĐỔI NƯỚC CỦA TẾ BÀO THỰC VẬT

Sự trao đổi nước của tế bào thực vật là một hoạt động sinh lí quan trọng nhất của tế bào. Có hai loại tế bào khác nhau có các cơ chế trao đổi nước khác nhau. Với các tế bào chưa có không bào thì sự xâm nhập của nước vào tế bào chủ yếu theo cơ chế hút trương của keo nguyên sinh chất; còn với tế bào đã xuất hiện không bào thì sự trao đổi nước chủ yếu theo cơ chế thẩm thấu.

6.1. Sự trao đổi nước của tế bào theo cơ chế thẩm thấu

6.1.1. Hiện tượng thẩm thấu

– *Khuếch tán*: Sự vận động của các phân tử từ nơi có nồng độ cao đến nơi nồng độ thấp cho đến khi cân bằng nồng độ trong toàn hệ thống gọi là hiện tượng khuếch tán. Ví dụ như ta hòa tan đường vào nước hay sự phân tán của các phân tử nước hoa trong phòng....

– *Thẩm thấu*: Hiện tượng thẩm thấu là một trường hợp đặc biệt của khuếch tán. Tính đặc biệt ở chỗ phân tử vật chất tham gia khuếch tán là nước và các phân tử nước phải vận động xuyên qua một màng bán thấm. Màng bán thấm là màng chỉ cho nước đi qua mà không cho chất tan đi qua. Vậy, *thẩm thấu là sự khuếch tán của các phân tử nước qua màng bán thấm.* Nước nguyên chất có nồng độ nước cao nhất (100%), còn dung dịch có nồng độ càng cao thì có hàm lượng nước càng thấp. Nếu có hai dung dịch cách nhau một màng bán thấm thì nước sẽ di chuyển từ dung

dịch loãng (hàm lượng nước cao hơn) đến dung dịch đặc hơn. Đây chính là quá trình thẩm thấu.

6.1.2. Áp suất thẩm thấu

*** Áp suất thẩm thấu của dung dịch**

Bất cứ một dung dịch nào cũng tiềm ẩn trong mình một áp suất – có khả năng gây ra hiện tượng thẩm thấu – gọi là áp suất thẩm thấu. Áp suất thẩm thấu của dung dịch được tính theo công thức của Vant Hoff:

$$\Pi = RTC_i$$

Trong đó: Π là áp suất thẩm thấu của dung dịch (atm)

T là nhiệt độ tuyệt đối ($T = t^\circ + 273$)

C là nồng độ dung dịch (mol/lít)

R là hằng số khí = 0,082

i là mức độ điện li và $i = 1 + \alpha(n - 1)$

α là hệ số điện li

n là số ion hình thành khi phân tử phân li, ví dụ NaCl có $n = 2$, còn dung dịch không điện li như saccarozơ thì $n = 1$.

*** Áp suất thẩm thấu của tế bào**

Tế bào có không bào thì xuất hiện dịch bào. Do đó áp suất thẩm thấu của tế bào chính là áp suất thẩm thấu của dịch bào. Vì nồng độ dịch bào thay đổi nhiều theo loại tế bào và hoạt động trao đổi chất nên áp suất thẩm thấu của tế bào cũng thay đổi rất nhiều.

6.1.3. Tế bào thực vật là một hệ thống thẩm thấu sinh học

*** Hệ thống thẩm thấu**

Nếu có hai dung dịch hay một dung dịch và nước ngăn cách với nhau bằng một màng bán thấm thì tạo nên một hệ thống thẩm thấu. Hệ thống thẩm thấu ngoài cơ thể là hệ thống thẩm thấu vật lí. Chẳng hạn như dụng cụ đo áp suất thẩm thấu, gọi là thẩm thấu kế, là một hệ thống thẩm thấu vật lí.

** Tế bào thực vật là một hệ thống thẩm thấu sinh học*

Tế bào trưởng thành có một không bào trung tâm và trong đó dịch bào của nó có áp suất thẩm thấu nhất định. Bao bọc xung quanh không bào là một lớp nguyên sinh chất mỏng như một màng bán thấm. Nếu so sánh tế bào với thẩm thấu kế thì thấy: Dịch bào tương đương với dung dịch trong thẩm thấu kế; Lớp nguyên sinh chất tương đương với màng bán thấm bao bọc dung dịch của thẩm thấu kế và dung dịch ngoài thẩm thấu kế (nước) tương đương với dung dịch bên ngoài tế bào (nếu ta nhúng tế bào vào nước hay tế bào rễ ngâm trong dung dịch đất).

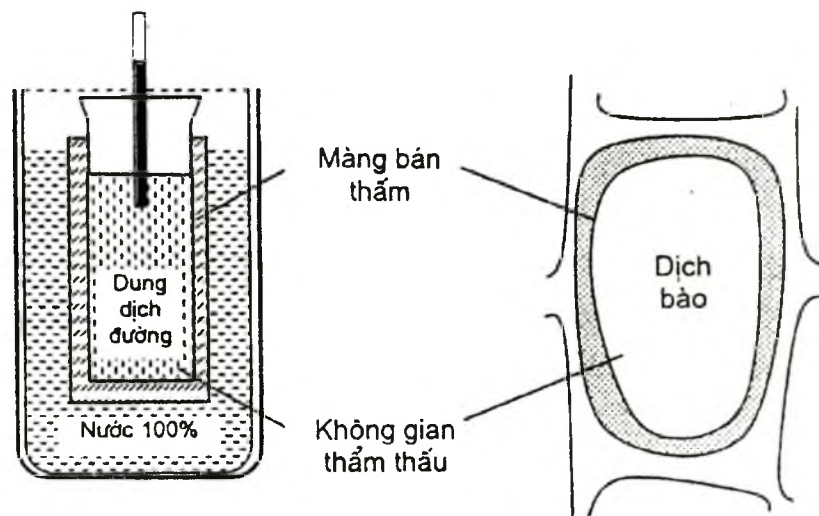
Do đó, có thể nói rằng tế bào thực vật cũng là một hệ thẩm thấu.

Tuy nhiên, tế bào thực vật có đặc tính sống nên nó là một hệ thống thẩm thấu sinh học:

+ Dịch bào là sản phẩm của quá trình trao đổi chất nên nồng độ của nó thay đổi tùy theo các loại cơ quan và thực vật khác nhau, tùy thuộc vào giai đoạn sinh trưởng và cường độ trao đổi chất. Tế bào càng trưởng thành thì càng tích lũy các sản phẩm trong dịch bào nhiều hơn... Trong khi đó, dung dịch trong thẩm thấu kế là dung dịch xác định.

+ Lớp chất nguyên sinh thực hiện các hoạt động sống của tế bào nên không những chỉ cho nước đi qua mà còn cho các chất tan cần thiết đi qua. Nó có tính thẩm chọn lọc, hay còn gọi là màng bán thấm sống. Nếu là màng bán thấm đơn thuần như thẩm thấu kế thì tế bào sẽ chết.

+ Hệ thống thẩm thấu trong tế bào là một hệ thống thẩm thấu kín hoàn toàn, không mở như hệ thống thẩm thấu vật lí. Nước qua chất nguyên sinh vào không bào sẽ làm cho thể tích tế bào tăng lên, gây áp lực trên thành tế bào, cản trở nước đi vào tế bào. Do đó quy luật thẩm thấu xảy ra trong tế bào phức tạp hơn nhiều so với hệ thống vật lí.



Hình 1. 7. So sánh tế bào thực vật với thẩm thấu kế
 A. Thẩm thấu kế B. Tế bào thực vật

6.1.4. Hoạt động thẩm thấu của tế bào thực vật

Khi tế bào thực vật nằm trong một dung dịch thì có ba trường hợp xảy ra:

* *Nồng độ dịch bào bằng nồng độ dung dịch ngoài tế bào (dung dịch đẳng trương)*

Hiện tượng thẩm thấu xảy ra theo hướng cân bằng động, tức là số phân tử nước xâm nhập vào tế bào cân bằng với số phân tử nước đi ra khỏi tế bào. Về hình thái thì tế bào không có thay đổi gì.

* *Nồng độ dịch bào nhỏ hơn nồng độ dung dịch (dung dịch nhược trương)*

Theo quy luật thẩm thấu, nước sẽ đi từ không bào ra ngoài dung dịch. Kết quả là thể tích của không bào co lại và kéo theo chất nguyên sinh cùng co theo, nhưng thành tế bào có tính đàn hồi cao nên nó không co theo mà dần dần chất nguyên sinh tách ra khỏi thành tế bào để co tròn lại, gọi là hiện tượng *co nguyên sinh* (hình 1.8). Lúc đầu mất nước còn ít nên chất nguyên sinh chỉ tách ra khỏi thành tế bào ở các góc, gọi

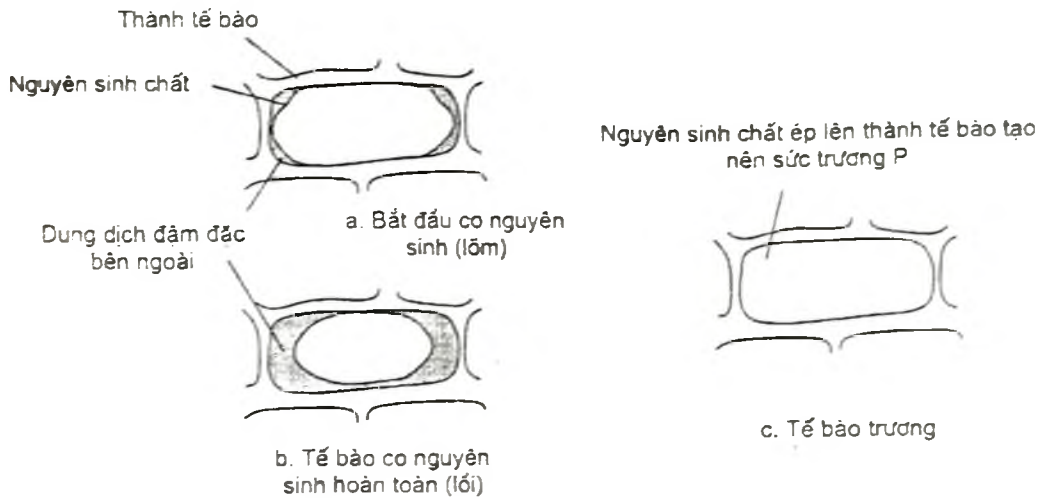
là *co nguyên sinh lờm*; nhưng về sau chất nguyên sinh tách hoàn toàn khỏi thành tế bào, gọi là *co nguyên sinh lồi*. Nếu ta đưa tế bào đã có nguyên sinh vào dung dịch loãng hơn hay nước thì nước lại xâm nhập vào không bào và tế bào dần quay lại trạng thái ban đầu, gọi là *phản co nguyên sinh*.

Ý nghĩa của co nguyên sinh

– Chỉ có tế bào sống mới có khả năng co nguyên sinh. Vì vậy muốn xác định tế bào còn sống hay đã chết, ta chỉ việc gây co nguyên sinh. Điều này rất có ý nghĩa trong việc xác định khả năng chống chịu của cây với các điều kiện bất thuận của môi trường. Ví dụ, muốn xác định tính chống chịu nóng của các giống cây trồng nào đó, ta lấy lá của chúng và ngâm trong nước nóng có nhiệt độ khác nhau (40–50°C) trong thời gian nhất định. Sau đó, ta gây co nguyên sinh và xác định tỉ lệ tế bào sống. Giống nào có tỉ lệ tế bào sống cao thì có khả năng chống nóng tốt hơn. Cũng với công việc tương tự như vậy, ta có thể xác định khả năng chống chịu mặn, hạn, độc tố nấm bệnh...

– Sử dụng co nguyên sinh để xác định nồng độ dịch bào và áp suất thẩm thấu của cây. Nồng độ của dung dịch bắt đầu gây co nguyên sinh sẽ tương đương với nồng độ của dịch bào. Khi biết nồng độ dịch bào, ta có thể tính được áp suất thẩm thấu của mô.

– Thời gian chuyển tiếp từ co nguyên sinh lờm sang co nguyên sinh lồi nhanh hay chậm là do độ nhớt chất nguyên sinh quyết định. Do vậy ta có thể sử dụng co nguyên sinh để xác định độ nhớt tương đối của tế bào (thời gian từ co nguyên sinh lờm sang co nguyên sinh lồi). Độ nhớt chất nguyên sinh cũng là một chỉ tiêu đánh giá mức độ chống chịu của cây.



Hình 1.8. Hiện tượng cơ nguyên sinh

* *Nồng độ dịch bào lớn hơn nồng độ của dung dịch bên ngoài*

– Phương trình thẩm thấu nước của tế bào thực vật

Theo quy luật thẩm thấu, dưới tác động của áp suất thẩm thấu của dịch bào (π), nước từ ngoài đi vào không bào qua chất nguyên sinh. Kết quả là làm cho thể tích không bào tăng lên, ép lên chất nguyên sinh và thành tế bào một lực chống lại dòng nước đi vào tế bào. Lực đó gọi là *sức trương của tế bào* (kí hiệu là P). Nước càng vào tế bào thì thể tích tế bào càng tăng và P cũng tăng lên. P càng tăng thì càng cản trở dòng nước vào tế bào, tốc độ xâm nhập nước càng chậm dần. Đến một thời điểm nào đó khi áp suất thẩm thấu Π phát triển hết thành sức trương P thì nước không thể xâm nhập vào tế bào được nữa, tế bào ở trạng thái cân bằng động. Đó là trạng thái no nước hay bão hòa nước của tế bào và ta có $\Pi = P$. Tuy nhiên, thực vật trên cạn luôn có quá trình bay và thoát hơi nước từ các bộ phận của cây, đặc biệt là bộ lá nên tế bào thực vật thường thiếu bão hòa nước ít nhiều. Do vậy ta có $\Pi > P$ tức $\Pi - P > 0$. Hiệu số giữa áp suất thẩm thấu và sức trương của tế bào quyết định sự xâm nhập của nước vào tế bào và người ta gọi là *sức hút nước của tế bào*. Sức hút nước của tế bào được kí hiệu là S (atm).

Phương trình thẩm thấu nước vào tế bào thực vật:

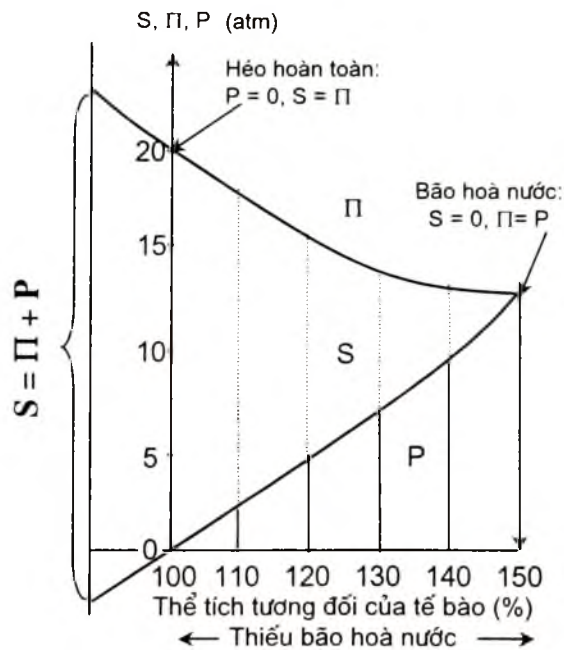
$$S = \Pi - P$$

– Các trạng thái nước của tế bào

Có bốn trạng thái khác nhau của tế bào:

- Tế bào bão hòa hoặc no nước hoàn toàn và lúc đó $\Pi = P$. Tế bào ở trạng thái rắn. Tuy nhiên cây bão hòa nước hoàn toàn chỉ xảy ra khi gặp mưa kéo dài và độ ẩm không khí bão hòa làm cây không thoát nước được.

- Tế bào héo hoàn toàn xảy ra khi dung dịch bên ngoài đậm đặc nên tế bào mất nhiều nước và tế bào không còn sức trương nước nữa, thành tế bào xẹp xuống. Lúc này tế bào có sức hút nước rất lớn và bằng áp suất thẩm thấu, tức $S = \Pi$ và $P = 0$. Đây là trường hợp rất hiếm, ví dụ khi ngập mặn, nồng độ dung dịch bên ngoài cây quá cao.



Hình 1.9. Mối quan hệ giữa S , Π và P khi tế bào ở các trạng thái nước khác nhau

- Tế bào thiếu bão hòa nước, tức là $S \geq 0$ và $\Pi \geq P$. Đây là trạng thái quan trọng nhất và thường xuyên xảy ra trong cây. Do thiếu bão hòa

nên tế bào hút nước để đạt bão hòa và đó là động lực để đưa nước vào tế bào và cây. Tùy theo mức độ thiếu bão hòa nước của tế bào mà cây hút nước nhiều hay ít.

- Khi sự mất nước của tế bào và của cây không phải bằng con đường thẩm thấu mà bằng con đường bay hơi nước, thì thành tế bào co lại và sức trương P hướng vào trong, ngược chiều với sức trương trong trường hợp thẩm thấu ($-P$) nên ta có phương trình thẩm thấu nước là: $S = \Pi - (-P) = \Pi + P$. Trong trường hợp này, tế bào có sức hút nước cực lớn nên nếu tế bào tiếp xúc với nước thì hút nước quá mạnh có thể gây nên thương tổn tế bào, tế bào có thể bị vỡ và cây chết. Trường hợp này thường xảy ra khi sự thoát hơi nước quá mạnh, cây mất cân bằng nước thường xuyên, lượng nước bay hơi nhiều hơn lượng nước hút vào, cây sẽ héo rũ thường xuyên. Ví dụ khi gặp nhiệt độ không khí quá cao, độ ẩm không khí quá thấp và gặp hạn đất thì hiện tượng héo lâu dài xảy ra. Gặp trường hợp này ta nên cung cấp nước từ từ để tránh làm thương tổn cho tế bào...

Mối quan hệ giữa các đại lượng trong phương trình thẩm thấu của tế bào được biểu thị bằng sơ đồ ở hình 1.9.

6.2. Sự trao đổi nước của tế bào thực vật theo phương thức hút trương

* *Khái niệm hút trương*

Hút trương là sự hút nước của các cao phân tử hoặc các mao quản chưa bão hòa nước cho đến khi đạt trạng thái bão hòa.

Chất nguyên sinh được cấu tạo bằng các cao phân tử ưa nước như protein, axit nucleic, nucleoprotein, photpholipit... Khi chúng chưa bão hòa nước thì lấy nước vào cho đạt trạng thái bão hòa. Chính nhờ vậy mà tạo nên một động lực thường xuyên đưa nước vào tế bào. Còn các mao quản thường có trong thành vách tế bào hút nước bằng lực mao quản.

* *Sự hút trương thường kèm theo hai hiệu ứng: hiệu ứng keo và hiệu ứng mao quản*

– *Hiệu ứng keo*: Các cao phân tử trong tế bào thường ở dạng keo ưa

nước. Vì vậy khi thiếu nước, các keo hút nước vào gây nên sự trương của các thể keo.

Trong chất nguyên sinh tồn tại chủ yếu là keo protein và axit nucleic. Còn trong thành tế bào thì hiệu ứng keo gây ra bởi các keo protopectin, hemixenlulozơ, pectin cấu tạo thành tế bào.

– *Hiệu ứng mao quản*: Thành tế bào được cấu tạo bằng các sợi xenlulozơ đan xen nhau tạo nên một mạng lưới các mao quản chằng chịt. Nhờ có lực mao quản mà chúng hút nước vào thành tế bào làm thành tế bào trương nước.

Như vậy, trong chất nguyên sinh chỉ có hiệu ứng keo mà thôi; còn trong thành tế bào tồn tại cả hai hiệu ứng keo và mao quản. Tất nhiên, không bào không có khả năng hút trương mà chỉ hút nước thẩm thấu.

*** Ý nghĩa của hút trương**

– Sự hút trương của keo và mao quản là một động lực thường xuyên đưa nước vào tế bào. Khi keo và mao quản thiếu bão hòa nước, chúng hút nước tới bão hòa và khi cho nước đi thì lại thiếu bão hòa. Hiện tượng bão hòa và thiếu bão hòa nước là hoạt động thường xuyên xảy ra trong tế bào.

– Với các tế bào chưa xuất hiện không bào như các tế bào của mô phân sinh và nằm cạnh mô phân sinh thì hút trương là phương thức hút nước đặc trưng và quan trọng nhất nếu không nói là duy nhất, vì các tế bào này không có khả năng hút nước thẩm thấu. Ngoài ra, các bào quan trong tế bào cũng lấy nước bằng cơ chế hút trương của các keo.

Tóm lại, các tế bào trưởng thành có không bào hút nước theo hai phương thức: thẩm thấu và hút trương, trong đó phương thức thẩm thấu là chủ yếu; còn với các tế bào chưa có không bào thì hút trương là phương thức hút nước duy nhất.

7. SỰ XÂM NHẬP CHẤT TAN VÀO TẾ BÀO THỰC VẬT

(Xem phần 2.2: “Sự xâm nhập chất khoáng vào tế bào” ở Chương 6 – trang 207)

TÓM TẮT CHƯƠNG 1

■ *Tế bào* là một đơn vị cấu trúc và chức năng của cơ thể thực vật mang đầy đủ các đặc tính và chức năng của một hệ thống sống. Chúng gồm ba hợp phần là *thành tế bào, không bào và chất nguyên sinh*. Chất nguyên sinh có tổ chức cấu trúc rất phức tạp gồm hệ thống màng, các bào quan và khuôn tế bào chất, đảm nhiệm toàn bộ các hoạt động sinh lí của tế bào và toàn cây.

■ *Thành phần hóa học cấu tạo nên chất nguyên sinh quan trọng nhất là protein và nước*. Protein rất dễ bị biến tính do các liên kết yếu ổn định cấu trúc của phân tử protein dễ bị phá vỡ dưới tác động của điều kiện bất thuận của môi trường và cũng gây nên sự biến tính của chất nguyên sinh. Protein có tính lưỡng tính do còn các gốc $-COOH$ và $-NH_2$ tự do và chúng có điểm đẳng điện đặc trưng cho từng protein và gây nên điểm đẳng điện của chất nguyên sinh. Phân tử nước có tính lưỡng cực nên trong chất nguyên sinh gây nên hiện tượng thủy hóa các keo mang điện tạo nên tính ổn định cho hệ thống keo nguyên sinh chất. Có hai dạng nước trong chất nguyên sinh: nước tự do linh động quyết định hoạt động sinh lí của cây và nước liên kết quyết định khả năng chống chịu của cây.

■ Chất nguyên sinh là một chất sữa lỏng. Đặc tính lỏng thể hiện ở khả năng vận động, sức căng bề mặt và độ nhớt thấp. Đặc tính của vật thể rắn thể hiện ở tính đàn hồi và độ nhớt cấu trúc của chất nguyên sinh. Các đặc tính vật lí gắn liền với các hoạt động sống của cây và khả năng chống chịu của cây.

■ Chất nguyên sinh là một dung dịch keo ưa nước. Tùy theo trạng thái tuổi và mức độ hoạt động sống của chúng mà nó có thể tồn tại ở dạng *sol*, dạng *coaxecva* hay dạng *gel*. Các trạng thái của keo nguyên sinh chất này có thể biến đổi linh động cho nhau tạo nên tính đa dạng thích nghi của cây.

■ *Tế bào thực vật trao đổi nước* nhờ hai phương thức: thẩm thấu và hút trương. Với các tế bào chưa xuất hiện không bào (mô phân sinh) thì

sự hút nước vào tế bào nhờ khả năng trương nước của các cao phân tử chưa bão hòa nước. Với các tế bào trưởng thành có không bào thì nước xâm nhập vào tế bào nhờ cả hai phương thức: hút trương của các cao phân tử, hút trương của các mao quản trong thành vách tế bào và hút nước bằng con đường thẩm thấu, trong đó phương thức thẩm thấu là chủ yếu. Hầu hết các mô thực vật đều có không bào (trừ mô phân sinh) nên phương thức hút nước thẩm thấu đối với thực vật là quan trọng nhất...

■ Hiểu biết về sinh lý tế bào có ý nghĩa quan trọng trong việc điều chỉnh cây trồng ở mức độ tế bào. Có thể chọn tạo giống cây trồng có khả năng chống chịu với ngoại cảnh bất thuận dựa trên các chỉ tiêu về sinh lý tế bào như tính bền vững của hệ thống màng, hệ thống keo nguyên sinh chất, độ nhớt và tính đàn hồi cao, hàm lượng nước liên kết lớn, khả năng điều chỉnh thẩm thấu cao... Có thể sử dụng tế bào vào việc nuôi cấy in vitro để nhân nhanh giống cây trồng hoặc có thể sử dụng tế bào trần cho mục đích lai giống vô tính bằng dung hợp protoplast để tạo con lai soma...

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Hãy khái quát cấu trúc và chức năng của thành tế bào, chất nguyên sinh và không bào.
2. Sự biến tính và điểm đẳng điện của protein là gì? Ý nghĩa của chúng đối với hoạt động sống của tế bào và của cây?
3. Sự thủy hóa trong chất nguyên sinh và ý nghĩa của nó đến cấu trúc của chất nguyên sinh? Vai trò sinh lí của nước tự do và nước liên kết đối với hoạt động sống của cây?
4. Tại sao có thể nói chất nguyên sinh là một dung dịch keo? Đặc tính của keo nguyên sinh chất? Đặc trưng của các trạng thái hóa keo của chất nguyên sinh và ý nghĩa của các trạng thái này đối với đời sống của cây?
5. Hãy trình bày sự xâm nhập nước của tế bào bằng phương thức hút trương và nêu ý nghĩa của nó trong sự trao đổi nước của tế bào.
6. Sự trao đổi nước của tế bào theo phương thức thẩm thấu:
 - Khái niệm và áp suất thẩm thấu.
 - Tế bào thực vật là một hệ thống thẩm thấu sinh học.
 - Phương trình thẩm thấu nước vào tế bào thực vật và minh họa bằng sơ đồ.
7. Hiện tượng co nguyên sinh và ý nghĩa của nó?

CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

- Thành phần hóa học quan trọng nhất cấu tạo nên thành tế bào là:
 - Pectin
 - Protopectin
 - Hemixenlulozơ
 - Xenlulozơ.
- Nhân, lục lạp và ti thể gọi là các yếu tố cấu trúc vì:
 - Có kích thước hiển vi
 - Có ADN và ARN riêng
 - Có cả riboxom
 - Có khả năng di truyền độc lập.
- Các cơ quan siêu hiển vi có đặc trưng chung là:
 - Kích thước siêu hiển vi
 - Có màng đơn bao bọc
 - Thực hiện chức năng sinh lí đặc trưng
 - Quan điểm khác.
- Thành phần hóa học cấu trúc nên màng cơ sở là:
 - Gluxit + Protein
 - Lipit + Protein
 - ARN + Protein
 - Photpholipit + Protein.
- Ý nghĩa quan trọng nhất của không bào là:
 - Chứa chất bài tiết
 - Tạo nên dịch bào
 - Chứa các sản phẩm trao đổi chất
 - Tạo nên áp suất thẩm thấu
- Không bào được hình thành khi:
 - Tế bào đang phân chia
 - Tế bào đang dẫn
 - Tế bào đang phân hóa
 - Tế bào đang hóa già.
- Nguyên nhân chính gây biến tính protein:
 - Tích điện
 - Mất màng thủy hóa
 - Phá vỡ liên kết yếu
 - Ý khác.
- Protein trong môi trường pH khác nhau thì:
 - Môi trường axit thì tích điện +, môi trường bazơ thì tích điện -
 - Môi trường axit thì tích điện -, môi trường bazơ thì tích điện +

- C. Môi trường axit thì tích điện $-$, môi trường bazơ thì tích điện $-$
D. Môi trường axit thì tích điện $+$, môi trường bazơ thì tích điện $+$.
9. Dạng lipit nào là quan trọng nhất trong tế bào thực vật?
A. Dầu dự trữ trong chất nguyên sinh
B. Photpholipit trong màng tế bào
C. Axit béo trong chất nguyên sinh
D. Sáp + suberin trong thành tế bào.
10. Đặc tính quan trọng nhất của phân tử nước đối với cấu trúc chất nguyên sinh là:
A. Trung hòa điện
B. Phân cực về điện
C. Bay hơi mọi nhiệt độ
D. Hòa tan tốt các chất.
11. Vai trò quan trọng của nước liên kết đối với cây là:
A. Tham gia phản ứng
B. Điều hòa nhiệt
C. Quyết định tính chống chịu
D. Quan điểm khác.
12. Vai trò quan trọng của nước tự do là:
A. Cấu tạo nên chất nguyên sinh
B. Tạo nên màng thủy hóa của keo
C. Tham gia hoạt động sinh lí
D. Tham gia vào khả năng chống chịu.
13. Độ nhớt chất nguyên sinh cao nhất lúc nào?
A. Giai đoạn non
B. Ra hoa
C. Trưởng thành
D. Già chín.
14. Mùa nào có độ nhớt của cây cao nhất (thấp nhất)?
A. Xuân
B. Hè
C. Thu
D. Đông.
15. Trạng thái hóa keo sol (Coaxecva, Gel) tương ứng với giai đoạn nào của cây:
A. Non
B. Trưởng thành
C. Già
D. Đang ngủ nghỉ.

- 16.** Tế bào thực vật là một hệ thống thẩm thấu sinh học vì:
- Chất nguyên sinh như một màng bán thấm
 - Dịch bào là sản phẩm trao đổi chất
 - Màng sinh chất có tính thẩm chọn lọc
 - Có ý kiến khác.
- 17.** Xác định cơ nguyên sinh của tế bào không có ý nghĩa trong việc:
- Biết tế bào sống hay chết
 - Xác định áp suất thẩm thấu của tế bào
 - Xác định nồng độ dịch bào
 - Xác định mức độ chống chịu của cây.
- 18.** Trạng thái nào của tế bào là quan trọng và chủ yếu trong cây?
- $S = 0$
 - $S > 0$
 - $S = \Pi$
 - $S = \Pi + P$
- 19.** Khi nào tế bào có sức hút nước lớn nhất?
- Tế bào héo hoàn toàn
 - Tế bào thiếu bão hòa nước
 - Tế bào không còn sức trương P
 - Tế bào có sức trương âm (-P).

Chương 2

SỰ TRAO ĐỔI NƯỚC CỦA THỰC VẬT

■ Sự trao đổi nước của thực vật là một quá trình sinh lí quan trọng của cây. Nó bao gồm ba quá trình xảy ra đồng thời và có quan hệ mật thiết với nhau: sự hút nước của rễ, sự vận chuyển nước trong mạch dẫn và sự thoát hơi nước ở lá.

■ Giữa các quá trình trao đổi nước trong cây có mối quan hệ mật thiết thông qua sự cân bằng nước trong cây. Nó được xác lập bởi tỉ lệ giữa lượng nước hút vào và thoát ra khỏi cây. Trường hợp mất cân bằng nước, cây sẽ héo ảnh hưởng đến hoạt động sinh lí và năng suất cây trồng.

■ Các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, độ ẩm, pH của đất, nồng độ dung dịch đất... ảnh hưởng mạnh đến sự hút, vận chuyển và thoát hơi nước.

■ Vận dụng những hiểu biết về trao đổi nước để có thể đề xuất biện pháp tưới nước dựa trên nhu cầu sinh lí của cây để tăng năng suất cây trồng.

1. NƯỚC TRONG CÂY VÀ VAI TRÒ CỦA NƯỚC ĐỐI VỚI ĐỜI SỐNG CỦA CÂY

1.1. Một vài số liệu về hàm lượng nước trong cây

Về nguồn gốc tiến hóa thì tổ tiên thực vật trên cạn bắt nguồn từ thực vật thủy sinh. Tuy thực vật ngày nay đã tiến hóa rất xa so với tổ tiên của nó, nhưng nước vẫn là nhân tố sinh thái quan trọng bậc nhất không những quyết định hoạt động sinh lí của cây mà còn quyết định cả sự phân bố của chúng trên hành tinh.

Để cho các hoạt động sống tiến hành bình thường thì các tế bào, mô và cây phải chứa một hàm lượng nước rất lớn. Nhìn chung thì hàm

lượng nước trong cây đạt khoảng 70 – 90% khối lượng của cây. Tuy nhiên, hàm lượng nước trong cây thay đổi rất nhiều tùy theo các loại thực vật và mô khác nhau (bảng 2.1).

Hàm lượng nước còn thay đổi tùy thuộc vào các giai đoạn sinh trưởng phát triển của cây và các điều kiện ngoại cảnh. Nói chung, các cơ quan, mô còn non đang sinh trưởng mạnh và hoạt động sống mạnh có hàm lượng nước cao hơn các cơ quan già, cơ quan đang ngủ nghỉ.

Bảng 2.1. Hàm lượng nước trong các mô, cơ quan của một số thực vật (tính theo % khối lượng tươi)

Đối tượng	Hàm lượng nước (%)	Đối tượng	Hàm lượng nước (%)
Thủy táo	90 – 98	Lá cây to, cây bụi	70 – 82
Lá xà lách, hành, quả cà chua, dưa chuột...	91 – 95	Củ khoai tây	74 – 82
Lá bắp cải, củ cải, quả dưa đỏ	92 – 93	Thân cây gỗ	40 – 55
Củ cà rốt, củ hành	87 – 91	Hạt hòa thảo (phơi khô)	12 – 14
Lá cây hòa thảo	83 – 86	Địa y	5 – 7

1.2. Vai trò của nước đối với đời sống của cây

– Nước được coi là một thành phần quan trọng cấu trúc nên chất nguyên sinh. Nước chiếm trên 90% khối lượng chất nguyên sinh và nó quyết định tính ổn định của cấu trúc keo nguyên sinh chất. Bình thường chất nguyên sinh ở trạng thái sol biểu hiện hoạt động sống mạnh. Nếu mất nước thì hệ keo nguyên sinh chất có thể chuyển sang trạng thái coaxecva hay gel làm giảm mức độ hoạt động sống của tế bào và cây.

– Nước tham gia vào các phản ứng sinh hóa, các biến đổi chất trong tế bào. Nước vừa là dung môi đặc hiệu cho các phản ứng, vừa tham gia trực tiếp vào các phản ứng trong cây. Chẳng hạn nước cung cấp electron và H⁺ cho việc khử CO₂ trong quang hợp, tham gia oxi hóa nguyên liệu hô hấp, tham gia vào các phản ứng thủy phân...

– Nước hòa tan các chất hữu cơ và các chất khoáng rồi vận chuyển đến tất cả các cơ quan cần thiết trong toàn cơ thể và tích lũy vào cơ quan dự trữ. Có thể nói nước là mạch máu lưu thông đảm bảo khâu điều hòa và phân phối vật chất trong cây, quyết định việc hình thành năng suất kinh tế của cây trồng.

– Nước là chất điều chỉnh nhiệt trong cây. Quá trình bay hơi nước sẽ làm giảm nhiệt độ đặc biệt là của bộ lá, đảm bảo hoạt động quang hợp và các chức năng sinh lí khác tiến hành thuận lợi. Quá trình thoát hơi nước ở lá làm động lực để hút nước và chất khoáng.

– Nước còn có chức năng dự trữ trong cây. Các loại thực vật chịu hạn như các thực vật mọng nước (CAM) có hàm lượng nước dự trữ lớn, khí khổng đóng ban ngày nên có thể sống trong điều kiện khô hạn ở sa mạc, các đồi cát, đồi trọc thiếu nước... Hàm lượng nước liên kết quyết định khả năng chống chịu của cây đối với điều kiện bất thuận.

– Tế bào thực vật duy trì một sức trương P nhất định nhờ hấp thu nước vào đảm bảo cho tế bào và cây ở trạng thái căng, luôn tươi, thuận lợi cho các hoạt động sinh lí và sinh trưởng phát triển của cây.

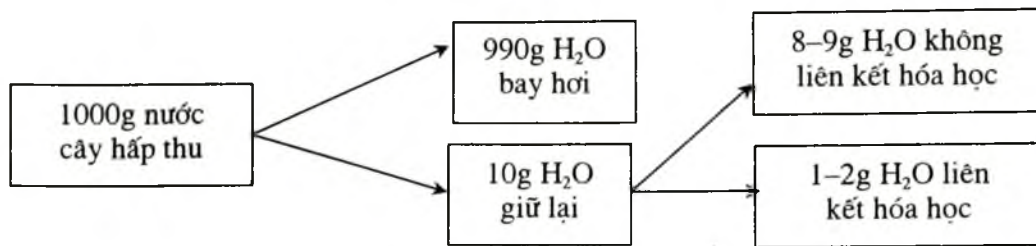
Như vậy, nước vừa tham gia cấu trúc nên cơ thể thực vật, vừa tham gia các biến đổi hóa sinh và các hoạt động sinh lí của cây, cũng như quyết định quá trình sinh trưởng phát triển, khả năng chống chịu của cây nên quyết định đến năng suất cây trồng.

Khi thiếu nước, tất cả các quá trình diễn ra trong cơ thể đều bị đảo lộn, quá trình sinh trưởng và phát triển của cây bị kìm hãm, làm giảm năng suất cây trồng.

1.3. Sự cân bằng về nước trong cây

Do nước có nhiều vai trò sinh lí quan trọng như vậy đối với cây, nên để tạo nên một đơn vị chất khô thì cây cần một lượng nước rất lớn. Để tạo nên 1kg chất khô, cây lúa cần 300kg nước, cây mía cần 200kg còn cây lạc thì cần 400kg nước... Như vậy, phần lớn lượng nước cây lấy vào cơ thể đều bị mất đi ngay qua quá trình thoát hơi nước diễn ra thường xuyên ở cây.

Có thể hình dung sự cân bằng về nước của cây một cách cụ thể như sau:



Nước không liên kết hóa học gây nên sự trương của keo nguyên sinh chất và thành tế bào, bảo đảm tính ổn định của keo sinh chất và biến đổi hóa sinh trong tế bào. Nước liên kết hóa học được sử dụng trong quá trình quang hợp để tổng hợp nên chất hữu cơ cho cơ thể.

Nước quyết định sự phân bố của thực vật. Dựa vào *mối quan hệ giữa thực vật và nước* mà người ta chia thực vật thành các nhóm sinh thái khác nhau: *nhóm thực vật thủy sinh* bao gồm các thực vật sống trong nước và *nhóm thực vật sống trên cạn*. Thực vật sống trên cạn bao gồm thực vật ẩm sinh sống ở nơi ẩm ướt, thực vật trung sinh sống ở nơi có độ ẩm trung bình như đa số cây trồng và thực vật hạn sinh thích ứng với những nơi khô hạn bao gồm cả thực vật mọng nước và thực vật chịu mặn.

2. SỰ HÚT NƯỚC CỦA RỄ CÂY

2.1. Cơ quan hút nước

Nhìn chung, tất cả các bộ phận của cây khi tiếp xúc với nước đều có khả năng hấp thu nước, nhưng hệ thống rễ là cơ quan chủ yếu thực hiện chức năng hút nước của cây. Tuy nhiên, không phải toàn bộ hệ thống rễ mà chỉ có các lông hút mới có khả năng hút nước. Lông hút là những tế bào biểu bì kéo dài ra thành sợi mảnh len lỏi vào các mao quản đất để tiếp xúc với nước trong đất làm tăng bề mặt hấp thụ nước lên rất nhiều. Đại bộ phận thực vật đều có lông hút. Một số thực vật không có lông hút thì có các sợi nấm rễ thay thế. Đời sống của sợi nấm rễ có thể kéo dài hơn một năm, còn lông hút chỉ vài ngày nên chúng thường xuyên được sinh ra và chết đi.

Để thỏa mãn nhu cầu nước của cây, hệ thống lông hút của rễ phát

triển với quy mô và tốc độ rất cao. Ví dụ bộ rễ của một cây lúa mì mùa đông của Potmitrop và Ditme như sau: tổng chiều dài của lông hút hơn 10000km, tổng diện tích bề mặt của nó lớn gấp 230 lần các bộ phận trên mặt đất, mỗi ngày có khoảng 110 triệu lông hút mới ra đời với chiều dài 80km. Đối với cây to, số lượng của lông hút càng lớn hơn nhiều. Ví dụ như trên 1mm² bề mặt rễ ngô có đến 400 lông hút, đậu Hà Lan có 230 lông hút và cây rừng có khoảng 700 đến 1200 lông hút. Các cây hòa thảo có bộ rễ ăn sâu 60 – 160cm, cây song tử diệp (như các cây họ Đậu) có thể ăn sâu đến 180 – 520cm, các cây ăn quả có rễ ăn sâu trên 5m.

Như vậy, hệ rễ phát triển rất nhanh và phân bố sâu, rộng như vậy mới có thể hút đủ nước cung cấp cho cây. Tuy nhiên, rễ cây có lấy được nước hay không là còn phụ thuộc vào khả năng giữ nước của đất nữa.

2.2. Các dạng nước trong đất và khả năng sử dụng của cây

2.2.1. Các dạng nước trong đất

Hàm lượng nước tổng số trong đất tại một thời điểm nhất định và điều kiện nhất định được gọi là *độ ẩm của đất*. Nhưng khi xét đến khả năng sử dụng nước trong đất của cây thì vấn đề quyết định không chỉ dựa vào lượng nước có mà còn phụ thuộc vào khả năng vận động của nước trong đất và lực liên kết của đất đối với nước. Đất có thể xem là một cơ chất có khả năng giữ nước. Sau khi mưa, nước mưa thấm tự do xuống đất do trọng lực đến tận mức nước ngầm. Một bộ phận của nước được giữ lại trong các khe mao quản của đất cho đến bão hòa hoàn toàn. Hàm lượng nước tự nhiên trong đất sau khi bão hòa hoàn toàn và chảy hết nước trọng lực linh động gọi là *ẩm dung đồng ruộng* và được tính bằng % so với đất khô tuyệt đối. Ẩm dung đồng ruộng phụ thuộc vào kích thước của hạt đất. Kích thước trung bình của hạt đất càng bé thì khả năng chứa ẩm đồng ruộng càng lớn. Như vậy khả năng chứa ẩm lớn nhất là đất sét và nhỏ nhất là đất cát. Khi độ ẩm của đất giảm xuống thì các lực liên kết giữa đất và nước càng tăng lên, độ linh động của nước trong đất giảm xuống, khả năng giữ nước của đất tăng lên và rễ cây hút nước khó khăn hơn.

Nước trong đất có những dạng nào và khả năng hấp thu của rễ với chúng như thế nào?

– *Nước trọng lực*

Một phần nước lấp đầy trong các khe hở của đất và rất linh động tạo nên nước trọng lực. Nước trọng lực sẽ chảy từ nơi cao đến nơi thấp do tác động của trọng lực. Rễ cây có thể hấp thu một phần khi nước này chảy qua. Nếu nước trọng lực chảy nhanh quá thì rễ cây khó hấp thu, còn chảy chậm quá có thể gây nên úng và tạo yếm khí cho rễ cây. Dạng nước này xuất hiện nhiều nhất lúc trời mưa và chúng chảy xuống sâu tạo nên nước ngầm.

– *Nước mao quản*

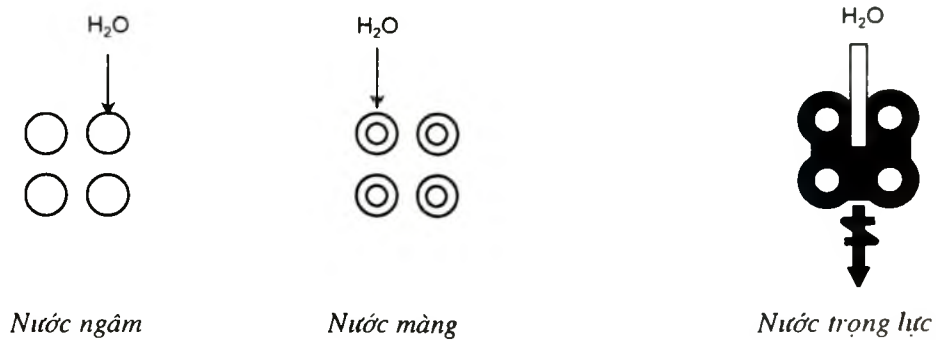
Đất có kết cấu hạt và tạo nên rất nhiều mao quản trong đất. Nhờ lực mao quản mà nước được lấp đầy trong các mao quản tạo nên nước mao quản. Nước mao quản là dạng nước chủ yếu rất có ý nghĩa sinh học đối với cây.

– *Nước màng và nước ngậm*

Các hạt đất thường tích điện nên có khả năng thủy hóa tạo nên một màng nước xung quanh gọi là nước màng. Trong dạng nước màng đó, lớp nước ở xa trung tâm mang điện do lực hấp dẫn nhỏ hơn nên rất linh động và rễ cây có thể lấy được dễ dàng.

Các phân tử nước phân bố sát bề mặt hạt đất bị lực hút mạnh hơn nên rễ cây không có khả năng hút được. Chính vì vậy mà khi phơi khô đất, trong chúng vẫn còn chứa một lượng nước nhất định mà cây không thể hút được gọi là nước ngậm.

Như vậy, theo lực liên kết của đất với nước mà rễ cây có thể sử dụng một phần nước trọng lực, toàn bộ nước mao quản và một phần nước màng. Nước trong đất hoàn toàn không sử dụng được là nước ngậm.



Hình 2.1. Các dạng nước trong đất

Tuy nhiên, sự phân chia trên đây cũng chỉ là tương đối vì giữa chúng không có ranh giới rõ rệt. Căn cứ vào ý nghĩa sinh học, người ta phân chia nước trong đất thành nước sử dụng được và nước không sử dụng được. Chẳng hạn, hàm lượng nước trong đất nào đó là 14,5% thì nước sử dụng được là 14% và không sử dụng được là 0,5%...

2.2.2. Hệ số héo của đất

Lượng nước còn lại trong đất mà cây không sử dụng được và cây bị héo thì gọi là hệ số héo của đất. Người ta trồng cây trong chậu đất không tưới nước cho đến khi héo hoàn toàn rồi xác định hàm lượng nước còn lại trong đất để tính hệ số héo của đất.

Bằng kết quả nghiên cứu của mình, Brigơ và Shan đã đề nghị công thức tính hệ số héo của đất là:

$$q = \frac{\% \text{ nước ngậm}}{0,68} = \frac{\% \text{ nước bão hòa hoàn toàn} - 21}{2,9}$$

Các loại đất khác nhau có hệ số héo khác nhau. Brigơ và Shan cũng tìm ra mối liên hệ giữa hệ số héo, lượng nước ngậm, độ ẩm hoàn toàn và lượng nước có khả năng hấp thu được của các loại đất khác nhau như bảng 2.2.

Bảng 2.2. Hệ số héo và nước trong các loại đất

LOẠI ĐẤT	HỆ SỐ HÉO (%)	NƯỚC NGÂM (%)	HÀM LƯỢNG NƯỚC BẢO HÒA HOÀN TOÀN (%)	NƯỚC SỬ DỤNG ĐƯỢC (%)
Cát khô	0,9	0,5	23,4	22,5
Cát mịn	2,6	1,5	28,0	25,4
Sét pha nhẹ	4,8	2,3	33,4	28,6
Sét pha nặng	9,7	6,5	47,2	37,5
Đất sét nặng	16,2	13,2	64,6	48,4

Như vậy, đất càng nhẹ thì hệ số héo càng thấp, lượng nước dùng được nhiều nhưng vì hàm lượng nước tổng số thấp nên lượng nước cây sử dụng được ít hơn đất nặng. Đất chặt tuy có hàm lượng nước vô hiệu nhiều nhưng nước tổng số nhiều nên nước cây sử dụng được cũng nhiều.

Mối quan hệ giữa hệ số héo của các loại đất khác nhau đối với các cây trồng khác nhau có thể tham khảo ở bảng 2.3.

Bảng 2.3. Hệ số héo của các cây trồng khác nhau trên các loại đất khác nhau

THỰC VẬT \ LOẠI ĐẤT	CÁT		SÉT PHA		ĐẤT SÉT NẶNG
	Cát khô	Cát mịn	Nhẹ	Nặng	
Ngô	1,07	3,1	6,5	9,9	15,5
Cao lương	0,94	3,6	5,9	10,0	14,1
Lúa mì	0,88	3,3	6,3	10,3	14,5
Đậu	1,02	3,3	6,9	12,4	16,6
Cà chua	1,11	3,3	6,9	11,7	15,3
Lúa	0,96	2,7	5,6	10,1	15,0

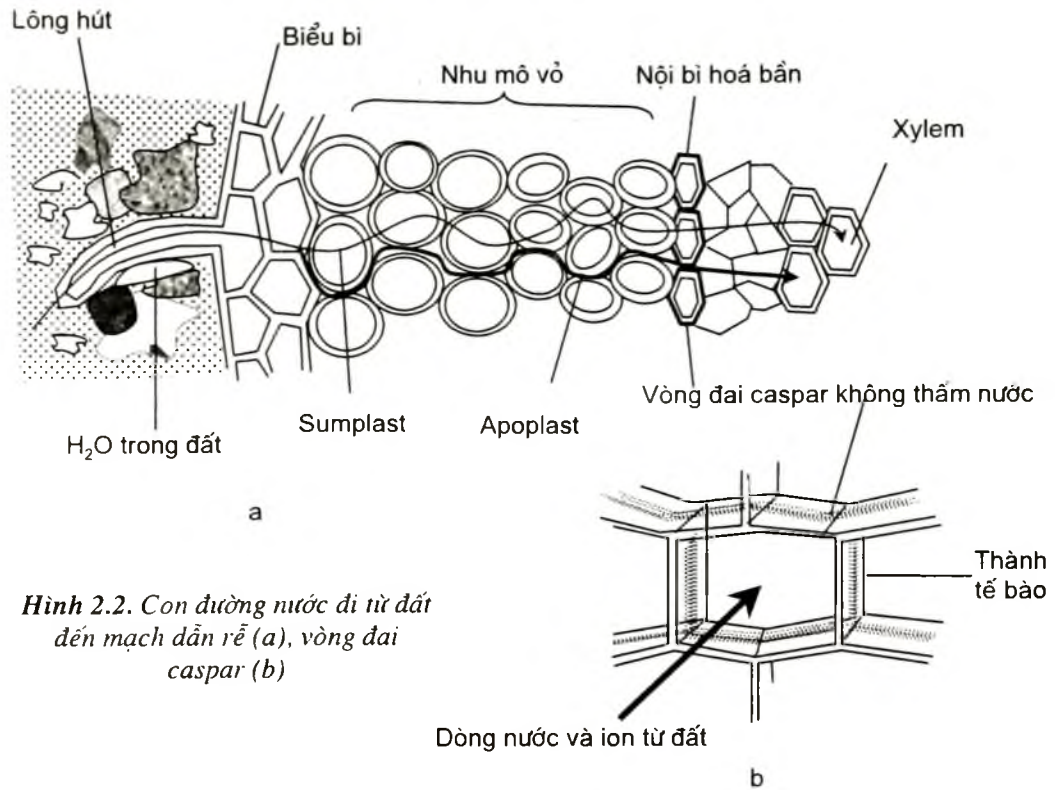
Như vậy, hệ số héo chỉ sai khác đáng kể giữa các loại đất khác nhau mà không sai khác mấy giữa các thực vật khác nhau trong cùng một loại đất vì khi lượng nước mao quản đã hết thì sức giữ nước của đất tăng lên mạnh nên dù các hệ rễ có khác nhau về sức hút nước cũng không có khả năng lấy được nước nữa.

2.3. Sự vận động của nước từ đất vào rễ

2.3.1. Con đường nước đi từ đất vào mạch dẫn

Sự hút nước được thực hiện trước tiên nhờ hệ thống lông hút. Lông hút là các tế bào biểu bì có thành rất mỏng kéo dài thành sợi len lỏi vào các mao quản đất để hút nước và chất khoáng. Lông hút rất nhạy cảm với môi trường. Khi gặp hạn, úng hay rét... thì chúng rất dễ bị chết, nhưng cũng dễ tái sinh để phục hồi chức năng sinh lí.

Con đường mà nước đi từ đất vào mạch dẫn rễ phải qua một số lớp tế bào sống có các đặc trưng về giải phẫu rất khác nhau. Khi sức hút nước của rễ thắng được sức giữ nước của đất thì nước đi qua lông hút đến các tế bào biểu bì rễ, sau đó qua nhiều lớp tế bào nhu mô vỏ. Trước khi đi vào mạch gỗ, nước phải đi qua lớp tế bào nội bì có thành tế bào hóa bền bốn mặt tạo nên vòng đai caspar ngăn cản nước đi trong thành vách tế bào, nhưng vẫn còn hai mặt không hóa bền nên nước xuyên qua hệ thống chất nguyên sinh được để đi đến các tế bào nhu mô ruột và đến mạch dẫn (hình 2.2.)



Hình 2.2. Con đường nước đi từ đất đến mạch dẫn rễ (a), vòng đai caspar (b)

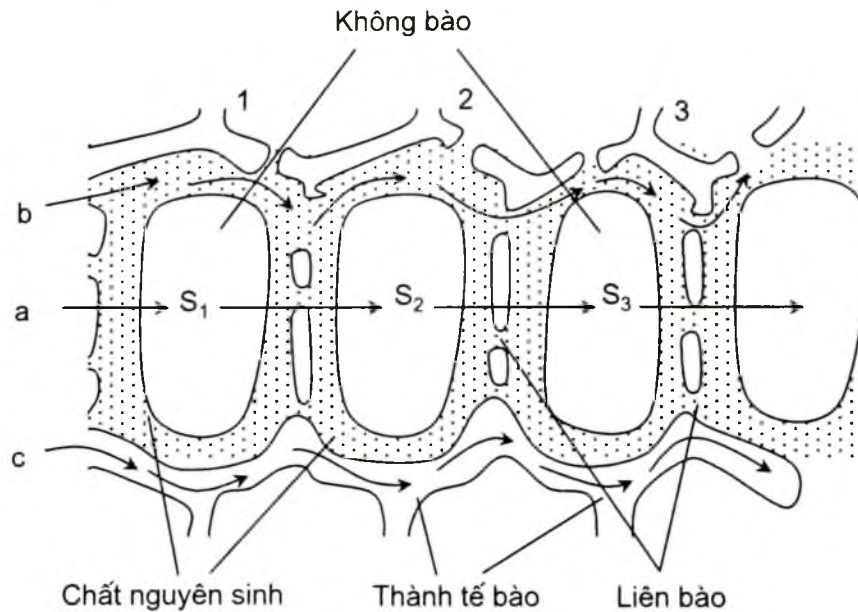
2.3.2. Các con đường nước đi trong tế bào (hình 2.3)

Nước đi qua hàng loạt các tế bào sống trước khi vào mạch gỗ bằng ba con đường:

- *Nước đi qua hệ thống không bào từ tế bào này sang tế bào khác* và tất nhiên phải xuyên qua các sợi liên bào nối liền các không bào thành một hệ thống từ lông hút đến tế bào biểu bì, nhu mô vỏ, nội bì, nhu mô ruột và cuối cùng là mạch dẫn. Động lực để nước đi trong hệ thống không bào là nhờ sức hút nước tăng dần từ lông hút đến mạch dẫn ($S_{\text{lông hút}} < S_{\text{nhu mô vỏ}} < S_{\text{nội bì}} \dots$).

- *Nước đi trong hệ thống chất nguyên sinh* gọi là symplast. Chất nguyên sinh của các tế bào nối với nhau nhờ các sợi liên bào thành một hệ thống liên tục, qua đó nước chảy từ ngoài vào trong. Nước đi trong hệ thống symplast chủ yếu nhờ lực hút trương của hệ thống keo nguyên sinh chất.

– *Nước đi trong hệ thống thành vách tế bào* gọi là *apoplast*. Trong thành vách tế bào có cả một hệ thống mao quản thông suốt với nhau, qua đó nước có thể chảy từ ngoài vào trong. Tuy nhiên đến vòng đai caspar thì nước bị chặn lại, nước phải xuyên qua tế bào nội bì nhờ hệ thống chất nguyên sinh (*symplast*) ở hai mặt thành chưa hóa bản, sau đó lại đi vào thành tế bào của tế bào nhu mô ruột để vào mạch dẫn. Động lực chi phối nước đi trong hệ thống *apoplast* là lực hút của các mao quản, lực trương của keo trong thành tế bào...



Hình 2.3. Sơ đồ về các con đường đi của nước trong các tế bào rễ
a. Con đường không bào b. Con đường symplast c. Con đường apoplast.

2.4. Nhân tố ngoại cảnh ảnh hưởng đến hấp thu nước – Hạn sinh lí

2.4.1. Nhân tố ngoại cảnh và sự hút nước

Sự hấp thu nước của rễ là một quá trình sinh lí phức tạp chịu ảnh hưởng trực tiếp của điều kiện ngoại cảnh. Có ba yếu tố ngoại cảnh quan trọng nhất ảnh hưởng đến sự hút nước của rễ là nhiệt độ, nồng độ dung dịch đất và nồng độ oxi trong đất.

** Nhiệt độ của đất*

Nhiệt độ của đất vừa ảnh hưởng đến hoạt động sống của rễ vừa ảnh hưởng đến sự vận động của nước vào rễ. Nhiệt độ hạ thấp sẽ cản trở sự hút nước của rễ và trong trường hợp nhiệt độ quá thấp thì rễ hoàn toàn không lấy được nước. Trong khi đó các bộ phận trên mặt đất vẫn tiếp tục bay hơi nước làm mất cân bằng nước và cây héo. Đây là biểu hiện của hạn sinh lí thường gặp khi nhiệt độ đất hạ thấp 0 – 10°C.

Nguyên nhân làm giảm sự hút nước khi nhiệt độ hạ thấp là:

– Độ nhớt của chất nguyên sinh và của nước đều tăng đồng thời tính thấm của chất nguyên sinh giảm khi nhiệt độ hạ thấp làm cản trở sự xâm nhập và vận động của nước vào rễ. Chẳng hạn, ở 0°C độ nhớt của chất nguyên sinh tăng lên 3 – 4 lần so với ở 20°C.

– Hồ hấp của rễ bị giảm nên thiếu năng lượng cho sự hút nước tích cực.

– Sự thoát hơi nước trên bề mặt lá bị giảm làm giảm động lực quan trọng cho dòng nước đi trong mạch dẫn.

– Giảm khả năng sinh trưởng của rễ, nếu nhiệt độ quá thấp thì hệ thống lông hút bị chết và rất chậm phục hồi...

Tùy theo từng loại thực vật mà khả năng thích nghi của chúng với nhiệt độ thấp khác nhau. Các thực vật xứ nóng như cà chua, dưa chuột, lúa, đậu, đỗ... ngừng hút nước ở nhiệt độ xung quanh 5°C. Trong khi đó các thực vật ở vùng ôn đới còn có thể hút được nước ở nhiệt độ dưới 0°C. Một số thực vật vào mùa đông thường trút lá để giảm thoát hơi nước khi rễ không lấy được nước và bước vào trạng thái ngủ đông.

Ở nước ta, về mùa đông khi nhiệt độ hạ thấp đến mức rét hại thì một số cây trồng như mạ xuân thường bị chết rét. Rễ cây một mặt bị tổn thương, mặt khác không thể lấy nước được nên mất cân bằng nước thường xuyên. Trong trường hợp đó ta cần có biện pháp chống rét như che chắn bằng polietilen, bón tro bếp; tốt hơn là tránh gieo vào các đợt có rét đậm...

Nhiệt độ tối thích cho sự hút nước ở các cây trồng nhiệt đới vào khoảng 25 – 30°C. Đây là nhiệt độ sinh lí tối thích nên kích thích sự hút nước.

Nhiệt độ của đất tăng lên trên giới hạn 30 – 40°C thì sự hút nước của các cây trồng bị ức chế. Sự ức chế này là do hoạt động sống của chất nguyên sinh bị rối loạn khi gặp nhiệt độ cao và có thể bị biến tính.

Hiểu biết trên có thể giúp chúng ta có biện pháp làm tăng sự hút nước cho cây và nhất là hạn chế trường hợp xảy ra hạn sinh lí có hại cho cây.

** Nồng độ oxi trong đất*

Sự hút nước của rễ cây là một quá trình sinh lí nên rất cần năng lượng của quá trình hô hấp của rễ. Vì vậy, nồng độ oxi trong đất có ảnh hưởng đáng kể đến sự hút nước. Do vậy, nếu thiếu oxi trong đất như đất bí, đất ngập nước... hệ rễ sẽ hô hấp yếm khí và thiếu năng lượng cho hút nước. Điều đó thường xảy ra với các cây trồng trên cạn. Một số cây có hệ rễ luôn ngập trong nước như lúa, sù vẹt, cói, sen súng... thường xuyên thiếu oxi trong đất, nhưng các thực vật này có hệ thống thông khí từ các cơ quan trên mặt đất xuống rễ để dẫn oxi xuống cung cấp cho hệ rễ.

Nồng độ oxi trong không khí là 21%, còn trong đất thì thấp hơn nhiều tùy thuộc vào các loại đất. Hàm lượng oxi trong đất khoảng 10 – 12% là thích hợp nhất cho sự hút nước của rễ. Hàm lượng oxi thấp hơn 10% sẽ ức chế sự hút nước, còn khi hàm lượng oxi trong đất giảm xuống dưới 5%, rễ sẽ hô hấp yếm khí có hại cho cây và gây ra hạn sinh lí.

Trong sản xuất cần hạn chế hiện tượng yếm khí cho đất bằng biện pháp cung cấp oxi cho đất như làm đất kĩ khi gieo, phá váng, làm cỏ sục bùn, sục khí trong thủy canh...

** Nồng độ dung dịch đất*

Sự xâm nhập nước từ đất vào rễ là một quá trình thẩm thấu. Vì vậy, khi nồng độ của dung dịch đất cao hơn nồng độ dịch bào hay áp suất thẩm thấu của đất lớn hơn áp suất thẩm thấu của rễ thì chẳng những rễ cây không thể hút được nước từ đất mà còn bị mất nước vào đất gây nên hạn sinh lí. Đó là trường hợp khi cây trồng gặp đất mặn, đất phèn hay bón phân khoáng nhiều một lúc. Vì vậy, rễ cây muốn hấp thu được nước thì nồng độ dung dịch trong đất phải loãng. Rễ cây hấp thu nước thuận lợi khi nồng độ dung dịch đất loãng trong khoảng 0,02 – 0,05%.

Một số thực vật có khả năng sống trong môi trường có nồng độ chất tan trong đất cao như sù, vẹt, cói hay một số giống lúa chịu mặn, phèn... Để thích nghi với điều kiện phèn, mặn, các cây này phải có áp suất thẩm thấu của rễ cao hơn áp suất thẩm thấu của đất để chúng có thể lấy được nước trong đất mặn. Người ta xem thực vật chịu mặn như là thực vật chịu hạn vì chúng có cơ chế chống chịu như nhau là đều có áp suất thẩm thấu cao.

Trong sản xuất, người ta chọn tạo các giống chống chịu mặn cho các vùng đất nhiễm phèn, mặn. Trong trường hợp gặp mặn, cần làm giảm nồng độ dung dịch đất bằng biện pháp thau chua, rửa mặn, đào rãnh hạ phèn xuống tầng đất sâu...

Ngoài ra trong đất phèn mặn tồn tại nhiều ion gây độc cho hệ rễ như nhôm, sắt, hidro...

2.4.2. Hạn sinh lí

Hạn là một trạng thái của cây khi chúng mất cân bằng nước: hút nước < thoát hơi nước. Có ba loại hạn: hạn đất do thiếu nước trong đất, hạn không khí do độ ẩm không khí quá thấp và hạn sinh lí do trạng thái sinh lí của cây không cho phép cây hút nước được trong đất. Cả ba loại hạn đều có điểm chung là cây mất cân bằng nước và biểu hiện về hình thái là cây bị héo.

** Các trường hợp hạn sinh lí*

– Nhiệt độ đất quá thấp: Rễ cây không lấy được nước mặc dù trong đất có nhiều nước sử dụng, trong lúc đó các bộ phận trên mặt đất vẫn bay hơi nước, cây mất cân bằng nước và bị héo. Trường hợp này thường xảy ra vào mùa đông khi nhiệt độ không khí và đất xuống quá thấp, một số cây trồng kém chịu rét thường héo và có thể chết.

– Nồng độ oxi trong đất quá thấp dẫn đến rễ cây thiếu oxi để hô hấp và cây không lấy được đủ nước mà vẫn bị héo. Ví dụ như các cây trồng cạn gặp mưa lâu, oxi bị đuổi khỏi mao quản đất làm cho rễ cây bị yếm khí và bị héo. Nếu sau mưa mà gặp nắng to thì quá trình thoát hơi nước mạnh hơn và hạn sinh lí càng trầm trọng hơn.

– Nồng độ dung dịch đất quá cao: Nếu nồng độ dung dịch đất cao

hơn nồng độ dịch bào của rễ thì sự mất cân bằng nước xảy ra gây hạn sinh lí. Đây là trường hợp thường gặp khi nước mặn tràn qua làm cho cây trồng bị héo hoặc bón phân khoáng tập trung đồng thời làm rễ cây không lấy nước được.

** Biện pháp khắc phục hạn sinh lí*

Nếu gặp hạn đất và hạn không khí thì biện pháp chống hạn là tưới nước vào đất hay phun lên cây. Trong trường hợp hạn sinh lí, để khắc phục hạn, không thể tưới nước mà cần có các biện pháp khắc phục nguyên nhân gây hạn sinh lí. Nếu thiếu oxi thì phải tìm cách cung cấp oxi cho rễ cây như các biện pháp làm đất, phá váng, sục bùn... Nếu gặp đất mặn thì tìm biện pháp giảm nồng độ dung dịch đất như cho nước vào pha loãng nồng độ muối, đào rãnh sâu ép phèn giảm nồng độ ion ở lớp đất mặt...

Ngoài ra, cần chọn giống chống chịu với các điều kiện gây hạn sinh lí như các giống chống chịu rét, các giống chống chịu mặn, chịu mức độ yếm khí... Đây cũng là một hướng nghiên cứu đặt ra cho các nhà chọn tạo giống cây trồng.

3. QUÁ TRÌNH VẬN CHUYỂN NƯỚC TRONG CÂY

Nước sẽ được vận chuyển từ lông hút của rễ đến các tế bào bề mặt lá để thoát ra ngoài không khí. Con đường đi của nước trong cây có thể chia ra thành ba chặng:

– *Chặng 1*: Nước đi từ tế bào lông hút qua các tế bào biểu bì rồi qua một số lớp tế bào nhu mô vỏ để đến lớp tế bào nội bì có thành tế bào hóa bền bốn mặt, sau đó nước qua một số tế bào nhu mô ruột trước khi vào mạch dẫn của rễ.

– *Chặng 2*: Nước đi từ mạch dẫn của rễ đến mạch dẫn của lá.

– *Chặng 3*: Nước đi từ mạch dẫn của lá qua một số lớp tế bào nhu mô lá (mô dậu và mô khuyết) đến các tế bào biểu bì rồi qua khí khổng để ra ngoài không khí.

Trong chặng thứ nhất và thứ ba, nước đi trong một vài lớp tế bào nên gọi là sự vận chuyển nước gần. Còn ở chặng thứ hai, nước đi trong hệ thống mạch dẫn với khoảng cách có khi đến hàng chục mét (với các

cây cao) hay trên trăm mét (với các cây dây leo trong rừng) nên gọi là sự vận chuyển nước xa.

3.1. Sự vận chuyển nước gần

*** Đặc trưng**

– Nước đi với khoảng cách rất ngắn chỉ qua một số lớp tế bào mà thôi. Chẳng hạn một số lớp tế bào từ lông hút đến mạch dẫn rễ hoặc từ mạch dẫn rễ qua một số lớp tế bào nhu mô lá.

– Nước đi trong các tế bào sống không có tổ chức chuyên hóa cho sự vận chuyển nước. Nước phải qua hệ thống chất nguyên sinh và bị lực cản của chất nguyên sinh làm cho sự di chuyển của nước khó khăn hơn.

*** Các con đường nước đi**

Nước đi trong các tế bào sống nên phải nhờ cả ba hệ thống: apoplast tức nước đi trong hệ thống mao quản của thành tế bào; symplast là nước qua hệ thống chất nguyên sinh và nước đi qua hệ thống không bào.

* *Động lực của sự vận chuyển nước gần* là do sức hút nước tăng dần từ tế bào lông hút đến tế bào mạch dẫn của rễ và từ mạch dẫn của lá đến các tế bào biểu bì và khí khổng. Chính nhờ có sức hút nước tăng dần mà nước đi một cách liên tục trong các hệ thống này.

3.2. Sự vận chuyển nước xa

3.2.1. Đặc trưng

– Nước đi với khoảng cách rất dài trong hệ thống mạch dẫn từ rễ đến lá.

– Điều quan trọng là nước được vận chuyển trong một hệ thống có cấu trúc chuyên hóa cho sự vận chuyển nước. Đó là hệ thống mạch dẫn nước gồm các quản bào và mạch gỗ.

3.2.2. Cấu trúc của hệ thống vận chuyển nước

Hệ thống mạch dẫn nước trong cây là một tổ chức có cấu trúc hoàn hảo cho sự vận chuyển nước một cách hiệu quả nhất. Tùy theo mức độ tiến hóa mà có hai loại cấu trúc: các quản bào phát triển mạnh nhất ở thực vật khỏa tử như thông, phi lao,...; còn cấu trúc mạch gỗ lại phát

triển mạnh ở thực vật bí tử như các cây trồng của chúng ta.

– *Hệ thống quản bào*

Chúng bao gồm các tế bào hẹp và dài đã mất hẳn chất nguyên sinh và chết. Chúng có thành tế bào dày, hóa gỗ và giữa các vách có nhiều lỗ cho nước đi từ tế bào này qua tế bào khác. Theo chiều thẳng đứng, giữa các tế bào cũng có vách ngăn nhưng có rất nhiều lỗ trên các vách ngăn đó tạo nên một hệ thống liên tục vận chuyển nước đi lên cao.

– *Hệ thống mạch gỗ (xylem)*

Cũng giống như quản bào, đây là những tế bào chết có thành tế bào dày và hóa gỗ. Khác nhau cơ bản với quản bào là giữa các tế bào của hệ thống mạch gỗ không có vách ngăn nên tạo nên các ống mao quản liên tục suốt hệ thống dẫn, qua đó nước chảy trong mao quản thông suốt. Vì vậy đây là hệ thống vận chuyển nước hoàn hảo nhất và tiến hóa nhất.

Cả hai hệ thống đều thuận lợi cho vận chuyển nước vì chúng là những ống dẫn thông nhau thành hệ thống. Các thành thứ cấp hóa gỗ tạo nên sức đàn hồi cần thiết chống lại sự chênh lệch lớn của áp suất tăng lên khi nước lên đỉnh cây cao. Tuy nhiên về tiến hóa thì hệ thống quản bào có trước mạch gỗ...

Các thực vật thủy sinh, các thực vật mọc nước và cả thực vật chịu hạn có hệ thống dẫn kém phát triển. Còn các thực vật trên cạn khác có hệ thống dẫn rất phát triển để đáp ứng nhu cầu nước rất cao kể cả trong điều kiện khó khăn về nước như gặp hạn.

3.2.3. Động lực của sự vận chuyển nước trong cây

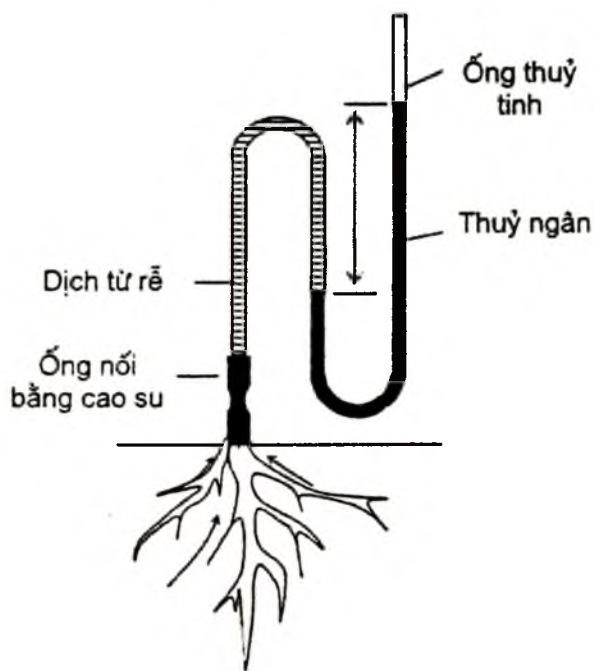
Khi nước vận chuyển trong hệ thống dẫn thì lực cản trở sự di chuyển nước không những là lực ma sát của dòng chảy qua mạch dẫn (lực động) mà còn cả trọng lực của nước khi nó chảy lên khỏi mặt đất (lực tĩnh). Vì vậy, nước muốn vận chuyển được trong mạch xylem thì sức hút nước của lá phải thắng được hai trở lực đó. Theo tính toán thì muốn vận chuyển nước lên cây cao 30 mét thì sức hút nước của lá phải lớn hơn sức hút nước của đất là 6atm, trong đó cần có 3atm để thắng trở lực tĩnh và 3atm thắng trở lực động.

Xylem là các ống mao quản không có không khí được lấp đầy nước

nên áp suất không khí có khả năng đẩy cột nước trong mao quản lên cao 10 mét, nhưng với các cây cao hơn 10 mét nhiều lần thì phải có các lực bổ sung thêm xấp xỉ 10 – 20atm. Vậy những lực bổ sung đó là gì?

– **Áp suất rễ:** Do quá trình trao đổi chất của rễ, đặc biệt là quá trình hô hấp của rễ, sẽ phát sinh một áp lực đẩy nước đi lên cao gọi là áp suất rễ. Đây là sự vận chuyển nước tích cực cần năng lượng. Do vậy, mọi tác nhân ức chế hoạt động sống của rễ, ức chế hô hấp của rễ đều ảnh hưởng đến vận chuyển nước trong cây, như trường hợp gặp úng thiếu oxi cho rễ hô hấp, hoặc chất độc với rễ...

Có hai hiện tượng minh chứng cho sự tồn tại áp suất rễ là hiện tượng chảy nhựa và hiện tượng ứ giọt.



Hình 2.4. Thí nghiệm chứng tỏ có áp lực rễ đẩy nước từ dưới lên.

Hiện tượng chảy nhựa được quan sát khi ta cắt ngang thân cây và để một thời gian thì trên bề mặt lát cắt có một chất dịch chảy ra và tràn ra. Điều đó chứng tỏ có một áp lực đẩy nước lên từ rễ vì khi đó không còn bộ lá nữa nên không còn lực kéo của thoát hơi nước.

Nếu ta dùng một chuông thủy tinh chụp lên cây lúa chẳng hạn thì một thời gian sau hơi nước trong chuông sẽ bão hòa và nước không bay hơi nữa. Ta thấy có những giọt nước ứ đọng lại đầu các lá như những giọt sương, đó là hiện tượng ứ giọt. Hiện tượng này cũng chứng tỏ có một áp suất rễ đẩy nước đi lên và chúng đi qua các thủy khổng trên đầu các lá tạo nên các giọt sương.

Tuy nhiên, áp lực rễ thường đạt trị số vài atm, nên không thể đưa nước lên khoảng cách cao được mà nó chỉ có tác dụng như là lực hỗ trợ. Động lực này rất quan trọng khi cây rụng hết lá, nhất là khi cây nghỉ đông và khi đó không còn lực kéo của thoát hơi nước ở lá nữa.

– *Sức kéo của thoát hơi nước*

Khi độ ẩm không khí thấp hơn 100% thì sức hút nước của không khí tăng lên rất mạnh, có thể đến hàng trăm atm. Sự chênh lệch về sức hút nước khá lớn giữa không khí và bề mặt lá làm cho quá trình thoát hơi nước của lá xảy ra mạnh. Các tế bào của lá thiếu bão hòa nước và hút nước của các tế bào ở dưới. Cứ như vậy mà phát sinh một lực hút từ bề mặt lá do bay hơi nước. Việc loại trừ các phân tử nước tận cùng của cột nước trong xylem làm cho cột nước đẩy dần lên để thay thế. Sự thoát hơi nước ở lá là liên tục và do đó mà sức kéo của thoát hơi nước cũng liên tục.

Sức kéo của thoát hơi nước phụ thuộc vào cường độ thoát hơi nước ở lá, mà cường độ thoát hơi nước của lá thì phụ thuộc rất nhiều vào biến đổi của điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, độ ẩm không khí...

Động lực này là khá lớn, có thể đạt trên 10atm và phụ thuộc vào quá trình thoát hơi nước. Động lực này có thể đưa cột nước lên rất cao trên cây. Do vậy, đây là động lực quan trọng nhất để đưa cột nước lên cao.

– *Động lực hỗ trợ khác*

Các mao quản nước trong mạch dẫn tạo nên các sợi nước rất mỏng manh. Các sợi nước này có đầu trên bị kéo một lực rất căng do thoát hơi nước, nhưng các sợi nước mỏng manh này không hề bị đứt đoạn tạo nên các bọt khí làm tắc nghẽn mạch. Có được điều đó là do có hai lực hỗ trợ

là lực liên kết giữa các phân tử nước (lực nội tụ) và lực bám giữa các phân tử nước với thành mạch dẫn. Giữa các phân tử nước tồn tại lực liên kết hiđro. Tuy đây là lực liên kết yếu, nhưng các phân tử nước đã tạo thành một chuỗi liên tục kéo theo nhau đi lên cao.

Có thể nói rằng sức kéo căng của sự thoát hơi nước ở lá cộng với lực nội tụ giữa các phân tử nước là quan điểm đúng đắn để giải thích dòng nước đi lên cây cao.

Nước đi trong hệ thống mạch dẫn của cây là một cấu phần quan trọng trong vòng tuần hoàn nước trong hệ thống sinh thái đất – cây – không khí. Vòng tuần hoàn đó được quyết định bởi sự chênh lệch khá lớn giữa sức hút nước (thế nước) giữa đất, cây và khí quyển. Đây cũng chính là động học của dòng nước đi liên tục trong cây.

Bảng 2.4. Sức hút nước (S) và chênh lệch sức hút nước (ΔS) trong hệ thống đất – cây – không khí (cây nhỏ, đất đủ nước, độ ẩm không khí 50% ở 20°C, S = 1000atm)

HỆ THỐNG SINH THÁI	S (atm)	ΔS (atm)
Đất	0,5	
Rễ cây	2,0	1,5
Thân cây	5,0	3,0
Lá cây	15,0	10
Không khí	1000	985

4. SỰ THOÁT HƠI NƯỚC CỦA LÁ

Tất cả các bộ phận của cây đều có khả năng bay hơi nước vào khí quyển, nhưng quan trọng và chủ yếu nhất là sự bay hơi nước qua bề mặt lá gọi là *sự thoát hơi nước*.

Hai quá trình bay hơi nước và thoát hơi nước có chung bản chất vật lý là nước từ thể lỏng chuyển thành thể hơi và khuếch tán vào môi trường xung quanh. Tuy nhiên, sự bay hơi nước chỉ sự khuếch tán của nước qua mặt thoáng có diện tích lớn như ao, hồ, biển hay vũng nước...

Còn sự thoát hơi nước là quá trình bay hơi nước qua các lỗ có kích thước rất bé như các lỗ khí khổng thông giữa gian bào thật lá và không khí xung quanh lá.

Sự thoát hơi nước của cây đã tỏa vào khí quyển một lượng nước khổng lồ vượt xa rất nhiều lần so với lượng nước mà cây cần cho các hoạt động sống và sinh lí trong cơ thể. Ví dụ như trên 1m^2 lá lúa mì trong suốt thời gian dinh dưỡng đã bay hơi mất 20 – 250 kg nước, còn với cây hublông thì có thể đến 500 – 700kg nước. Trong những ngày nắng to, cây gỗ mất 5 – 10g nước trên 1m^2 lá trong một giờ. Một ha rừng sồi có thể mất 25.000 – 30.000kg nước trong một giờ. Vì vậy, trong trường hợp hạn hán thì nhu cầu nước của cây tăng lên nhiều và thường dẫn đến mất cân bằng nước thường xuyên trong cây. Nếu hạn chế được sự thoát hơi nước của cây như sử dụng chất chống bay hơi nước thì sẽ tốt hơn cho sinh trưởng và hoạt động sinh lí của cây. Nhưng không thể hạn chế thoát hơi nước một cách tùy tiện vì đây là một quá trình sinh lí có ý nghĩa quan trọng đối với đời sống của cây. Vậy vai trò sinh lí của sự thoát hơi nước là gì?

4.1. Ý nghĩa của quá trình thoát hơi nước

* *Thoát hơi nước để cho khí khổng mở ra*, qua đó CO_2 xâm nhập vào lá để cung cấp cho quá trình quang hợp tổng hợp nên các chất hữu cơ cho cây. Như vậy, sự thoát hơi nước và quang hợp của lá có mối quan hệ mật thiết với nhau. Nhờ có thoát hơi nước mà khí khổng mới mở ra để cho CO_2 đi vào. Nếu hạn chế mất nước bằng cách đóng khí khổng thì CO_2 không thể vào lá và quang hợp bị ức chế. Chính vì vậy mà nhà sinh lí thực vật nổi tiếng người Nga Timiriazep đã nói: "*Cây phải chịu thoát hơi nước một cách bất hạnh để mà dinh dưỡng tốt...*". Stocker đã ví mối quan hệ giữa hai quá trình đó là sự mâu thuẫn giữa "*đói*" và "*khát*". Thực vậy, cây muốn hạn chế hạn nguy hiểm bằng cách đóng khí khổng lại để tránh cơn "*khát*" nước thì sẽ tự đưa mình vào chỗ "*đói*" không thể cứu vãn nổi...

Trong thực tế, chỉ có một cách để giải quyết mâu thuẫn đối kháng này là cung cấp đầy đủ nước cho cây trồng để cho cả hai quá trình đều diễn ra song song: thoát hơi nước mạnh mẽ và quang hợp cũng diễn ra mạnh mẽ.

** Thoát hơi nước sẽ tạo nên một động lực quan trọng nhất cho sự hút và vận chuyển của dòng nước đi trong cây.* Như phần trên đã trình bày, do sự chênh lệch quá lớn của sức hút nước giữa lá và khí quyển mà làm cho quá trình thoát hơi nước diễn ra thường xuyên, tạo nên động lực cho dòng nước đi lên. Sức kéo của thoát hơi nước ở lá là rất lớn, có thể vài chục atm và là động lực quan trọng nhất để đưa dòng nước đi lên cao.

** Sự thoát hơi nước làm giảm nhiệt độ bề mặt lá.* Lá xanh có khả năng hấp thu ánh sáng mặt trời. Một phần năng lượng ánh sáng được sử dụng vào quang hợp để tổng hợp nên chất hữu cơ, còn một phần lớn năng lượng ánh sáng biến thành nhiệt làm cho nhiệt độ của lá tăng lên, nhất là với những ngày nắng to, lá rất có nguy cơ bị chết. Chính quá trình thoát hơi nước đã sử dụng một phần nhiệt lượng từ ánh sáng nhờ đó nhiệt độ của lá có thể giảm xuống thuận lợi cho hoạt động quang hợp và các hoạt động sinh lí khác trong cây. Thực tế thì các lá héo thoát hơi nước ít hơn các lá tươi nên có nhiệt độ chênh lệch nhau đến 4 – 6°C.

** Sự thoát hơi nước và dinh dưỡng khoáng có quan hệ mật thiết.* Các chất khoáng tan trong dung dịch đất nhờ dòng thoát hơi nước mà được hút vào cây và vận chuyển lên phân phối cho các bộ phận có nhu cầu trên mặt đất. Nếu thoát hơi nước mạnh thì lượng chất khoáng đi vào cây và phân phối cho cây cũng nhiều hơn. Như vậy, quá trình thoát hơi nước sẽ tạo điều kiện cho sự tuần hoàn, lưu thông và phân phối vật chất trong cây.

4.2. Các chỉ tiêu đánh giá sự thoát hơi nước

Để đánh giá, so sánh khả năng thoát hơi nước của các thực vật khác nhau, ta có thể sử dụng các chỉ tiêu sinh lí sau đây:

** Cường độ thoát hơi nước*

Cường độ thoát hơi nước được tính bằng lượng nước bay hơi đi (gam hay kilogam) trên một đơn vị diện tích lá (dm^2 hay m^2) trong một đơn vị thời gian (phút hay giờ).

Cường độ thoát hơi nước là một chỉ tiêu biến động rất nhiều tùy theo các loài thực vật, các giai đoạn sinh trưởng khác nhau và điều kiện sinh thái khác nhau. Cường độ thoát hơi nước của các thực vật khác nhau

dao động nhiều trong phạm vi 15 – 250g/m² lá/ giờ.

Ý nghĩa của chỉ tiêu này

– Xác định cường độ thoát hơi nước cho ta biết khả năng thoát hơi nước khác nhau của các cây trồng khác nhau và cũng là đặc tính của giống.

– Vì hầu hết lượng nước hút vào đều bay hơi đi (99,2 – 99,9%) nên xác định cường độ thoát hơi nước cho ta biết nhu cầu nước của các cây trồng khác nhau. Dựa trên việc đo cường độ thoát hơi nước để ta có thể tính toán được lượng nước cây cần trong suốt đời sống của cây và trong các giai đoạn khác nhau để có chế độ tưới nước hợp lí cho từng loại cây trồng.

** Hệ số thoát hơi nước*

Hệ số thoát hơi nước được tính bằng lượng nước bay hơi đi để tạo nên một đơn vị chất khô. Chỉ tiêu này cũng thay đổi tùy thuộc vào giống và điều kiện ngoại cảnh. Trong cùng một cây, nó có thể biến động 2 – 3 lần. Ví dụ: hệ số thoát hơi nước của cây lúa trung bình là 680, tức để tạo nên 1g chất khô thì cây lúa phải bay mất 680g nước. Chỉ tiêu này với khoai tây là 640, dưa hấu là 580, ngô là 170, rau dền là 300...

Xác định chỉ tiêu này cho chúng ta biết nhu cầu nước của cây trồng trong việc hình thành nên năng suất và lượng nước cần cung cấp cho cây trồng để tạo nên năng suất cần thiết.

** Hiệu suất thoát hơi nước*

Hiệu suất thoát hơi nước được tính bằng số gam chất khô tạo nên khi bay hơi một kg nước bởi thực vật. Chỉ tiêu này dao động từ 1 đến 8 với các thực vật khác nhau, có nghĩa là cứ 1kg nước bay hơi qua bề mặt lá thì tạo nên được 1 – 8g chất khô. Như vậy, cây đã huy động đến 99,2 – 99,9% lượng nước hút vào cây cho mục đích bay hơi vào khí quyển mà chỉ giữ lại 0,1 – 0,8% cho mục tiêu tạo nên năng suất cây trồng mà thôi.

** Thoát hơi nước tương đối*

Thoát hơi nước tương đối là tỉ số so sánh giữa lượng nước thoát đi qua bề mặt lá so với lượng nước bay hơi qua mặt thoáng có cùng diện tích với lá trong cùng một thời gian bay hơi. Trị số này dao động từ

0,1 ÷ 1. Điều đó có nghĩa là tổng diện tích của các lỗ khí khổng trên bề mặt lá (diện tích bay hơi) chỉ bằng 1 – 2% diện tích lá, nhưng cường độ thoát hơi nước là rất mạnh, xấp xỉ bằng 10 – 100% so với mặt thoáng có cùng diện tích lá.

Sở dĩ có sự sai khác lớn đó là do sự thoát hơi nước của lá được chi phối bởi *quy luật thoát hơi nước qua lỗ nhỏ nhanh hơn nhiều so với lỗ lớn...*

4.3. Sự thoát hơi nước qua cutin

Trên bề mặt của lá và các phần còn non của thân, quả cây... ngoài thành tế bào biểu bì có bao phủ một lớp cutin mỏng để hạn chế thoát hơi nước và bảo vệ cho lá. Đây là một tổ hợp giữa cutin và sáp ngấm vào thành tế bào. Hơi nước có thể khuếch tán từ các khoảng gian bào của thịt lá qua lớp cutin để ra ngoài không khí. Có thể xem sự thoát hơi nước qua cutin như là sự khuếch tán nước qua môi trường kỵ nước, vì vậy trở lực khuếch tán qua cutin là rất lớn. Trở lực này hoàn toàn phụ thuộc vào độ dày và độ chặt của lớp cutin. Lớp cutin càng dày thì sự khuếch tán nước qua cutin càng nhỏ. Độ dày của lớp cutin phụ thuộc vào giống, loài và đặc biệt là vào tuổi của lá. Lá càng già thì lớp cutin càng dày. Ở các lá còn non, khi lớp cutin còn rất mỏng thì thoát hơi nước qua cutin là đáng kể, có thể đến 10% tổng lượng nước thoát ra. Tuy nhiên, theo độ tăng của tuổi thì lớp cutin càng dày thêm và thoát hơi nước qua cutin giảm dần. Các lá già thường có lớp cutin khá dày và chặt nên thoát hơi nước qua cutin của chúng không đáng kể.

Các loài thực vật khác nhau có sự thoát hơi nước qua cutin rất khác nhau. Với các thực vật ưa sáng, thoát hơi nước qua cutin có thể đạt tới 10 – 20% lượng nước bay hơi cực đại. Các thực vật trong bóng râm, các thực vật thủy sinh thoát hơi nước qua cutin xấp xỉ 10% lượng nước thoát đi. Ở các lá cứng như lim thoát hơi nước giảm xuống 0,5%, còn ở xương rồng chỉ còn 0,05%.

Khi khí khổng đóng lại thì thoát hơi nước được thực hiện qua cutin. Người ta có thể xác định hiệu quả của sự khép khí khổng bằng tỉ lệ giữa thoát hơi nước tổng số không hạn chế và thoát hơi nước qua cutin.

4.4. Sự thoát hơi nước qua khí khổng

Khí khổng là những khe hở nhỏ trên biểu bì của lá (cả mặt trên và dưới) thông giữa các khoảng gian bào của thịt lá với không khí bên ngoài, qua đó hơi nước từ bên trong các khoảng gian bào khuếch tán ra ngoài không khí và ngược lại CO₂ từ không khí đi vào lá.

Sự thoát hơi nước qua khí khổng bao gồm hai giai đoạn kế tiếp nhau:

– *Giai đoạn thứ nhất* là nước từ thể lỏng chuyển thành thể hơi trong các tế bào thịt lá và khuếch tán vào các khoảng gian bào thịt lá. Giai đoạn này phụ thuộc vào tổng diện tích các khoảng gian bào thịt lá. Nói chung, tổng diện tích các khoảng gian bào thịt lá rất lớn, có thể gấp 6 – 9 lần diện tích của lá. Như vậy, thể tích các gian bào trong lá rất lớn và hơi nước trong gian bào gần như luôn bão hòa.

Bảng 2.5. Sự thoát hơi nước cực đại và qua cutin trong điều kiện tự nhiên (mg nước/dm² lá/giờ trên cả hai mặt lá)

LOẠI THỰC VẬT	LƯỢNG HƠI NƯỚC THOÁT RA		
	TỔNG SỐ (khí khí khổng mở)	QUA CUTIN (khí khí khổng khép)	QUA CUTIN SO VỚI TỔNG SỐ (%)
Cỏ hai lá mầm ưa sáng	1700 – 2500	200 – 300	10 – 20
Cỏ hai lá mầm ưa tối	500 – 1000	50 – 250	10 – 25
Cây thảo chịu hạn	1500 – 3000	250 – 300	15 – 25
Cây lá cứng thường xanh	500 – 1100	50 – 100	7 – 15
Cây lá kim thường xanh	450 – 550	12 – 15	3
Cây rừng ưa sáng	800 – 1200	90 – 110	10 – 20
Cây rừng chịu bóng	400 – 700	80 – 110	15 – 18
Cây ăn quả	400 – 1000	80 – 160	10 – 20
Nho	400 – 500	80 – 90	17 – 24

– *Giai đoạn thứ hai* là sự khuếch tán của hơi nước trong các khoảng gian bào qua khí khổng để ra ngoài không khí. Khi khí khổng hé mở, quá trình này diễn ra ngay lập tức.

Đây là giai đoạn quan trọng nhất quyết định cho toàn bộ quá trình thoát hơi nước của cây.

Đây cũng là đặc điểm khác nhau cơ bản giữa quá trình bay hơi nước vật lí và quá trình thoát hơi nước mang bản chất sinh học. Bản chất sinh học của thoát hơi nước chính là sự điều chỉnh của khí khổng, bao gồm hình thái của khí khổng, sự phân bố và nhất là sự đóng mở của khí khổng.

4.4.1. Hình thái và phân bố của khí khổng

– Khí khổng là do tế bào biểu bì lá tạo nên để làm chức năng thoát hơi nước và cho khí CO₂ xâm nhập. Nó phân bố ở hai mặt của lá và các phần non của thân, cành, quả... Thông thường thì mặt dưới lá có số khí khổng nhiều hơn mặt trên, nhưng các thực vật có lá phân bố thẳng đứng như lúa thì khí khổng hai mặt gần bằng nhau, còn thực vật nằm trên mặt nước như lá sen thì khí khổng chỉ có mặt trên mà thôi.

– Kích thước và số lượng khí khổng thay đổi tùy theo loài thực vật và các giai đoạn phát triển khác nhau. Nhìn chung, trên 1cm² bề mặt lá số lượng khí khổng dao động từ vài nghìn đến vài chục vạn cái.

Bảng 2.6 chỉ ra số lượng và kích thước khí khổng của một số thực vật. Rõ ràng kích thước và diện tích của khí khổng vô cùng nhỏ. Số lượng khí khổng càng nhiều thì diện tích của khí khổng càng nhỏ. Nhìn chung tổng diện tích của khí khổng trung bình bằng khoảng 1 – 2% so diện tích của lá. Tuy nhiên sự thoát hơi nước tương đối của thực vật có thể đạt tới 0,5 – 1 tức bằng 50 – 100% so với sự bay hơi nước qua mặt thoáng cùng diện tích lá. Có được hiệu quả đó là do thoát hơi nước qua khí khổng tuân theo quy luật bay hơi nước qua lỗ nhỏ: *vận tốc bay hơi nước qua lỗ nhỏ tỉ lệ thuận với chu vi lỗ, còn qua lỗ lớn thì tỉ lệ với diện tích lỗ*. Vì vậy, nếu cùng một diện tích bay hơi nước, bề mặt bay hơi nào có lỗ càng nhỏ thì tổng chu vi của các lỗ càng lớn, nên thoát hơi nước càng mạnh hơn.

Bảng 2.6. Sự phân bố và kích thước của khí khổng ở một số cây trồng

LOẠI THỰC VẬT	SỐ KHÍ KHỔNG/mm ²		KÍCH THƯỚC KHÍ KHỔNG (DÀI × RỘNG) (μm)	DIỆN TÍCH KHÍ KHỔNG MỞ TO NHẤT (μm ²)	TỔNG DIỆN TÍCH KHÍ KHỔNG SO DIỆN TÍCH LÁ (%)
	Biểu bì trên	Biểu bì dưới			
Lúa mì	33	14	38 × 7	209	0,52
Ngô	52	68	19 × 5	75	0,82
Kiểu mạch	25	23	38 × 8	239	0,98
Hướng dương	85	156	22 × 8	136	3,13
Đầu dũa	40	281	7 × 3	17	0,54
Khoai tây	51	161	13 × 6	61	0,85
Cà chua	12	130	–	–	–
Táo	–	400	14 × 12	132	3,28
Sen	46	–			

4.4.2. Cấu tạo của khí khổng

Khí khổng được cấu tạo từ hai tế bào bảo vệ có hình bầu dục như quả thận hay hạt đậu quay vào nhau để một khe hở nhỏ liên thông giữa khoảng gian bào thịt lá với không khí xung quanh gọi là *vi khẩu*. Các tế bào khí khổng có đặc điểm sau:

– Có mép trong rất dày và mép ngoài rất mỏng, nên khi tế bào trương nước thì mép ngoài của tế bào dãn nhanh hơn làm cho tế bào khí khổng uốn cong hơn và khe vi khẩu mở ra để cho nước thoát ra ngoài. Ngược lại khi mất nước thì tế bào xẹp nhanh, mép ngoài co về nhanh hơn và khí khổng khép lại để hạn chế bay hơi nước.

– Tế bào khí khổng có chứa nhiều lục lạp và các hạt tinh bột. Đây là đặc điểm mà các tế bào biểu bì khác không có. Đặc điểm cấu tạo này giúp cho sự điều chỉnh tế bào khí khổng đóng mở nhờ tế bào khí khổng hoạt động quang hợp và làm tăng áp suất thẩm thấu của tế bào khí khổng.

Kiểu cấu trúc như vậy là đặc trưng cho tế bào khí khổng. Lục lạp và tinh bột có nhiệm vụ làm tăng áp suất thẩm thấu để tế bào khí khổng hút nước vào. Khi sức trương nước của tế bào khí khổng tăng lên thì cấu trúc mép ngoài mỏng hơn mép trong giúp khí khổng mở ra. Đây có thể coi là sự kết hợp hài hòa giữa cấu trúc và chức năng.

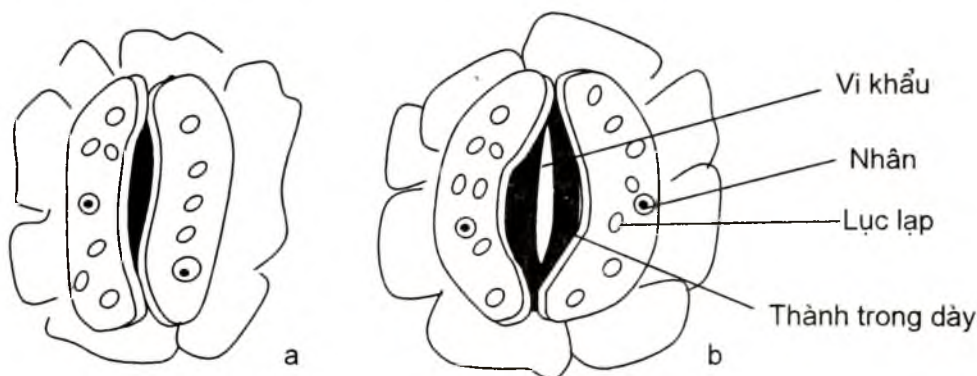
4.4.3. Quy luật vận động của khí khổng

Đại đa số thực vật, khi vừa có ánh sáng bình minh thì khí khổng bắt đầu hé mở ra. Theo cường độ ánh sáng tăng dần, khí khổng mở to dần và đạt cực đại vào những giờ ban trưa. Buổi chiều khi cường độ ánh sáng giảm dần thì khí khổng cũng khép dần và đóng hẳn vào lúc hoàng hôn. Ban đêm, khí khổng hoàn toàn khép lại. Sự thoát hơi nước vào ban đêm chỉ thực hiện qua cutin.

Các thực vật mọng nước (CAM) sống ở sa mạc khô nóng có sự thích nghi bằng cách đóng khí khổng vào ban ngày để hạn chế thoát hơi nước còn ban đêm thì mở ra để đồng hóa CO_2 .

Cũng có một số ít thực vật, như cây cà chua, khí khổng có thể mở cả ban ngày và ban đêm.

Lúc mưa to và thời gian mưa kéo dài thì khí khổng có thể bị đóng lại do các tế bào xung quanh trương nước và ép lên tế bào khí khổng.



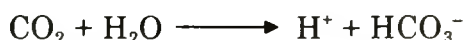
Hình 2.5. Cấu tạo của tế bào khí khổng điển hình
a. Khí khổng đóng; b. Khí khổng mở.

4.4.4. Cơ chế điều chỉnh sự vận động của khí khổng

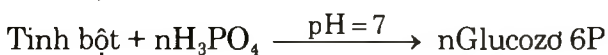
Lí thuyết giải thích cơ chế điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng dựa trên sự thay đổi sức trương P của tế bào khí khổng và cấu trúc khác nhau của mép ngoài và trong của tế bào khí khổng. Khi tế bào khí khổng hút nước vào thì sức trương P tăng lên, tế bào khí khổng no nước và do cấu tạo của tế bào khí khổng mà nó tự mở ra. Ngược lại, khi tế bào khí khổng mất nước thì P giảm và khí khổng đóng lại.

Nguyên nhân nào gây nên sự biến đổi của P? Có nhiều quan điểm giải thích, nhưng quan điểm được sử dụng lâu nay dựa trên hoạt động quang hợp của tế bào khí khổng.

Ngoài sáng, do có lực lạp nên tế bào khí khổng làm nhiệm vụ quang hợp, dẫn đến giảm hàm lượng CO₂ trong tế bào khí khổng. Do hàm lượng CO₂ giảm mà pH tăng lên từ 4 đến 7 vì CO₂ trong môi trường thể hiện là axit yếu:



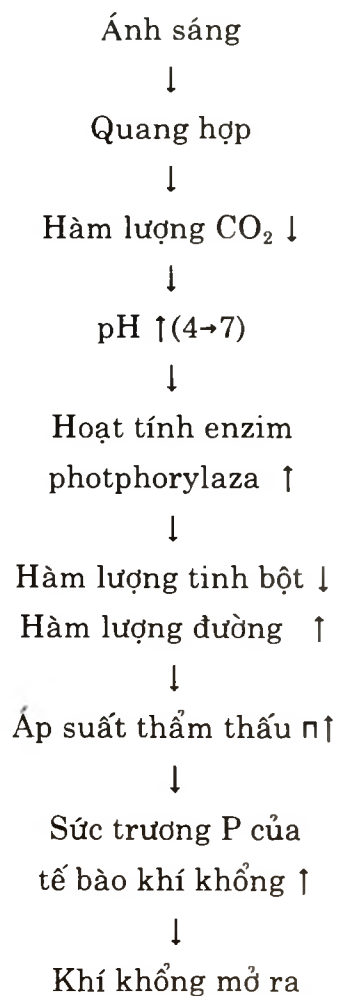
pH tối thích cho hoạt động của photphorylaza là 7. Phản ứng thủy phân tinh bột diễn ra:



Hàm lượng tinh bột trong tế bào khí khổng giảm còn hàm lượng đường tan tăng lên làm cho áp suất thẩm thấu trong tế bào khí khổng tăng lên. Tế bào khí khổng hút nước của các tế bào xung quanh làm tăng sức trương P và kết quả cuối cùng là khí khổng mở ra.

Trong tối thì quá trình diễn ra ngược lại theo hướng giảm áp suất thẩm thấu và sức trương P và khí khổng đóng lại.

Ngày nay, có một số quan điểm khác giải thích cơ chế đóng mở của khí khổng, trong đó có hai quan điểm được thừa nhận là sự tham gia của ion kali được tích lũy nhiều trong tế bào khí khổng và vai trò điều chỉnh của hormone axit abxixic trong sự đóng mở của khí khổng. Tuy nhiên, sự điều chỉnh của kali hay ABA đều phải thông qua việc thay đổi sức trương của tế bào khí khổng.



Hình 2.6. Sơ đồ các giai đoạn cơ bản dẫn đến sự mở của khí khổng

4.4.5. Ảnh hưởng của các điều kiện ngoại cảnh đến thoát hơi nước

Ngoài các yếu tố nội tại như diện tích lá, tuổi lá, số lượng, phân bố và sự đóng mở của khí khổng ảnh hưởng đến thoát hơi nước thì các yếu tố ngoại cảnh cũng có vai trò quan trọng.

Thoát hơi nước là một quá trình bay hơi nước mang bản chất vật lí nên nó tuân theo công thức bay hơi nước của Dalton:

$$V = \frac{K(F - f) \cdot 760 \cdot S}{P}$$

Trong đó: V: tốc độ thoát hơi nước

K: hằng số thoát hơi nước (phụ thuộc vào nhiệt độ)

F: áp suất hơi nước bão hòa ở bề mặt bay hơi

f: áp suất hơi nước của khí quyển

S: diện tích bay hơi nước

P: áp suất không khí nơi thí nghiệm.

Trong cùng một thời gian, cùng địa điểm và cùng diện tích bay hơi thì V tỉ lệ thuận với hiệu số (F – f) (gọi là độ thiếu hụt bão hòa hơi nước). Độ thiếu hụt bão hòa phụ thuộc vào nhiệt độ, ẩm độ không khí, ánh sáng, gió...

* Ảnh hưởng của nhiệt độ

Nhiệt độ ảnh hưởng trực tiếp đến áp suất hơi nước bão hòa F mà ít ảnh hưởng đến f. Nhiệt độ tăng thì F tăng do đó (F – f) tăng lên và vận tốc thoát hơi nước của lá cũng tăng lên. Ngược lại, nhiệt độ giảm thì F giảm và thoát hơi nước chậm lại. Tuy nhiên nếu nhiệt độ cao quá thì khí khổng buộc phải đóng lại nên thoát hơi nước cũng giảm. Đây là trường hợp giảm sút thoát hơi nước vào các buổi trưa hè.

* Ảnh hưởng của ẩm độ không khí

Ẩm độ không khí f càng thấp thì (F – f) càng tăng và cường độ thoát hơi nước càng mạnh. Nếu ẩm độ không khí giảm từ 95% xuống 50% thì cường độ thoát hơi nước tăng lên đến 5 – 6 lần. Ở nước ta, miền Bắc có gió mùa đông – bắc, miền Trung có gió tây – nam hoặc mùa khô ở Tây

Nguyên thường có độ ẩm không khí rất thấp và sự thoát hơi nước sẽ diễn ra rất mạnh. Nếu kết hợp với nhiệt độ cao thì có thể gây ra hạn không khí.

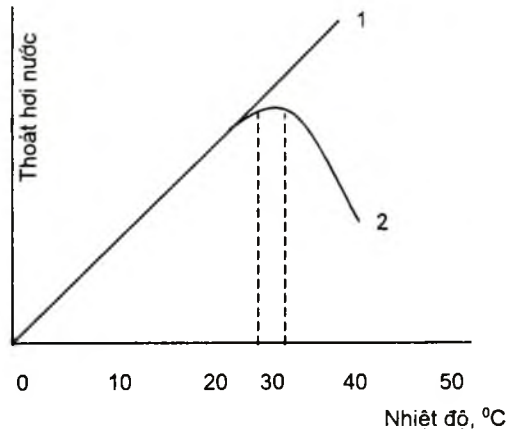
** Ảnh hưởng của ánh sáng*

Ảnh hưởng của ánh sáng đến thoát hơi nước của lá thông qua hiệu quả làm mở khí khổng và hiệu quả tăng nhiệt độ của ánh sáng. Vì vậy, cường độ ánh sáng càng mạnh thì thoát hơi nước càng mạnh.

** Ảnh hưởng của gió*

Gió càng mạnh thì thoát hơi nước càng mạnh. Gió đã cuốn đi lớp không khí đã làm ẩm trên bề mặt lá và thay vào đó lớp không khí kém bão hòa ẩm, nên làm tăng $(F - f)$ và tăng thoát hơi nước.

Như vậy, thoát hơi nước là quá trình mang bản chất vật lý nên nó tuân theo các quy luật của quá trình bay hơi nước. Tuy nhiên, lá cây là một thực thể sống nên nó phải có sự điều chỉnh sinh học mà nếu không tự điều chỉnh thì cơ thể thực vật sẽ chết. Sự điều chỉnh đó chính là sự điều chỉnh đóng mở của khí khổng. Chẳng hạn như mối quan hệ giữa bay hơi nước qua mặt thoáng, thoát hơi nước qua khí khổng và nhiệt độ là một ví dụ điển hình về mối quan hệ đó. Sự phụ thuộc giữa quá trình bay hơi nước và nhiệt độ là sự phụ thuộc tuyến tính, không có giới hạn (hình 2.7). Còn sự phụ thuộc giữa thoát hơi nước qua khí khổng là có giới hạn. Trong phạm vi nhiệt độ từ 0 đến 30–35°C thì cả hai quá trình là như nhau, nhưng nếu nhiệt độ tăng lên nữa thì thực vật buộc đóng khí khổng lại để làm giảm thoát hơi nước. Nếu khí khổng không tự điều chỉnh để đóng lại thì thực vật có nguy cơ mất nước nhiều và chết.



Hình 2.7. Quan hệ giữa bay hơi nước (1) và thoát hơi nước (2) với nhiệt độ không khí

5. SỰ CÂN BẰNG NƯỚC VÀ TRẠNG THÁI HÉO CỦA CÂY

5.1. Khái niệm về cân bằng nước

Các quá trình trao đổi nước trong cây – sự hút nước, sự vận chuyển nước và sự thoát hơi nước – có mối quan hệ mật thiết với nhau được biểu thị bằng trạng thái cân bằng nước trong cây. Sự cân bằng nước của thực vật được xác định bằng sự so sánh giữa lượng nước hút vào và lượng nước thoát ra khỏi cây.

Nếu ta gọi lượng nước thoát đi là T và lượng nước hút vào là A thì tỉ số T/A biểu thị các trạng thái cân bằng nước ở trong cây. Nếu tỉ số $T/A < 1$, ta có cây ở trạng thái cân bằng nước; còn $T/A > 1$ thì cây ở trạng thái mất cân bằng nước.

5.2. Các loại cân bằng nước

* Sự cân bằng nước dương

Đây là một trạng thái của cây khi độ thiếu hụt bão hòa nước trong cây thấp, cây dễ dàng hút nước vào bù đắp lượng nước thiếu hụt đó để luôn có tỉ số T/A xấp xỉ 1. Trong trường hợp này, sự thoát hơi nước và hút nước phù hợp với nhau và phối hợp với nhau một cách nhịp nhàng. Cây cũng có thể điều chỉnh mối quan hệ này để đạt trạng thái cân bằng nước dương bằng cách khép khí khổng để giảm sự thoát hơi nước qua bề mặt lá.

Sự cân bằng nước tối thích khi cây hoàn toàn đầy đủ nước. Lúc đó, hệ thống lông hút phát triển mạnh, cây lấy nước thỏa mãn và cũng thoát hơi nước mạnh. Về hình thái thì cây luôn ở trạng thái tươi vì các tế bào luôn trương nước. Cây ở trạng thái cân bằng nước thuận lợi cho các hoạt động sinh lí và hình thành năng suất.

** Sự cân bằng nước âm*

Sự cân bằng nước âm xảy ra khi có độ thiếu hụt bão hòa nước trong cây lớn, cây thoát hơi nước quá mạnh vượt quá khả năng cung cấp nước của rễ. Chính vì vậy mà tỉ số T/A luôn luôn nhỏ hơn 1. Về hình thái thì các tế bào lá giảm sức trương P và cây sẽ bị héo không thuận lợi cho các hoạt động sinh lí và giảm năng suất.

Sự cân bằng nước trong cây luôn dao động, khi thì dương, khi thì âm. Có dao động ngắn hạn, tức thời do sự điều chỉnh đóng mở khí khổng; nhưng có những dao động dài hơn, theo ngày đêm vì vào ban ngày mất cân bằng nước, còn ban đêm khôi phục cân bằng nước; và cũng có thể theo mùa: mùa khô và mùa mưa...

Các cây trồng khác nhau cũng phản ứng khác nhau về trạng thái cân bằng nước. Có những cây trồng chịu được thiếu nước, nhưng có những cây trồng không có khả năng chịu được cân bằng nước âm.

5.3. Sự héo của thực vật

** Héo* là dấu hiệu về hình thái của cây biểu hiện sự cân bằng nước bình thường trong cây bị phá hủy. Sự hấp thu nước của rễ không đủ bù đắp cho lượng nước thoát đi, các tế bào lá giảm sức trương, xẹp xuống gây nên sự héo rũ. Tuy nhiên, tùy theo mức độ mất cân bằng nước và thời gian tác động mà có các trạng thái héo khác nhau: héo tạm thời hay héo lâu dài.

** Héo tạm thời* xảy ra vào những giờ ban trưa khi nhiệt độ không khí quá cao hoặc ẩm độ không khí thấp, sự thoát hơi nước nhiều nhưng rễ không có khả năng cung cấp đủ nước cho các bộ phận trên mặt đất, cây mất cân bằng nước và bị héo. Nhưng vào buổi chiều và ban đêm khi nhiệt độ giảm, thoát hơi nước giảm và cây khôi phục được trạng thái cân bằng nước và lấy lại trạng thái tươi. Ví dụ như vào buổi trưa mùa hè có

nhiệt độ cao, với các cây trồng có lá rộng như bầu, bí, hướng dương, củ cải... lá của chúng héo tạm thời, còn chiều và đêm thì hết héo. Đây là quá trình thuận nghịch.

* *Héo lâu dài* xảy ra thường do hạn đất gây nên. Vì đất thiếu nước thường xuyên nên hệ thống rễ không thể hút đủ nước cho cây cả ngày lẫn đêm nên cây mất cân bằng nước thường xuyên và cây héo lâu dài. Nếu thiếu nước ở mức trầm trọng thì héo lâu dài không thể khắc phục được, tức là không thuận nghịch mặc dù ban đêm quá trình thoát hơi nước không đáng kể.

* *Tác hại của héo*

Héo, đặc biệt héo lâu dài có tác hại rất lớn đối với cây trồng.

– Hoạt động sinh lí bị rối loạn: ngừng quang hợp, hô hấp vô hiệu tăng, rối loạn trao đổi chất, ngừng sinh trưởng và phát triển...

– Hệ thống lông hút bị chết vì chúng rất nhạy cảm với thiếu nước và khó có thể tái tạo được hệ lông hút mới.

– Do thiếu nước nên quá trình thụ phấn, thụ tinh không thực hiện được, quả không hình thành, hạt lép và quả bị rụng.

– Hệ thống vận chuyển và phân phối vật chất trong cây bị tắc nghẽn nên giảm năng suất kinh tế. Mức độ giảm năng suất tùy thuộc vào mức độ héo của cây trồng.

Do đó cần hạn chế trường hợp cây trồng bị héo bằng xác định chế độ tưới tiêu hợp lí cho từng loại cây trồng. Khi bị héo, phải tìm nguyên nhân gây héo để có biện pháp khắc phục.

6. CƠ SỞ SINH LÍ CỦA VIỆC TƯỚI NƯỚC HỢP LÍ CHO CÂY TRỒNG

Những người làm nghề nông luôn ghi nhớ câu: “Nhất nước, nhì phân, tam cần, tứ giống”.

Tưới nước là biện pháp kĩ thuật hàng đầu trong việc thâm canh tăng năng suất cây trồng. Tuy nhiên, việc tưới nước cho cây trồng như thế nào là hợp lí nhất? *Tưới nước hợp lí là hoàn toàn dựa vào yêu cầu sinh lí của các cây trồng đối với nước.* Nói như vậy có nghĩa là cần thỏa mãn các

yêu cầu: khi nào cây cần nước, cần bao nhiêu và cung cấp bằng cách nào. Cần phải xác định được nhu cầu nước của các cây trồng, thời điểm tưới nước hợp lý nhất và phương pháp tưới thích hợp.

6.1. Xác định nhu cầu nước của cây trồng

Nhu cầu nước của cây trồng là lượng nước cây trồng đó cần tổng số và từng thời kì để tạo nên một năng suất tối ưu. Chính vì vậy mà nhu cầu nước thay đổi rất nhiều đối với từng loại cây trồng và các giai đoạn khác nhau.

Ta có thể đo cường độ thoát hơi nước của cây để tính được lượng nước tổng số và từng giai đoạn của từng cây trồng, vì trên 99% lượng nước hút vào đều bay hơi đi. Xác định cường độ thoát hơi nước cho từng giai đoạn rồi tính ra lượng nước mất đi trong từng giai đoạn và trong suốt đời sống của cây trồng. Đây chính là nhu cầu nước của cây. Dựa trên nhu cầu nước của cây trồng mà ta dự tính được tổng lượng nước cần tưới trên một diện tích gieo trồng của một cây trồng nào đó.

6.2. Xác định thời điểm tưới nước thích hợp cho cây trồng

Việc cung cấp nước cho cây phải dựa vào yêu cầu sinh lí của cây. Khi nào cây đòi hỏi nước thì ta cung cấp, còn cây không yêu cầu mà ta tưới là thừa. Có nhiều cách xác định thời điểm tưới nước.

– *Dựa vào kinh nghiệm:* Người nông dân nhìn đất, nhìn cây để chẩn đoán cây thiếu nước và quyết định tưới. Chẳng hạn nhìn thấy cây có dấu hiệu héo hay màu sắc của cây trồng biểu hiện lúc thiếu nước.

– *Xác định hệ số héo của đất,* tức lượng nước còn lại trong đất mà cây không có khả năng hút được.

Cả hai cách trên đều không thích hợp vì vào lúc đó cây đã thiếu nước và đã bắt đầu tác động đến các hoạt động sinh lí của cây rồi.

– Dựa trên các chỉ tiêu sinh lí của cây trồng phản ánh trạng thái nước trong cây. Ví dụ như độ mở của khí khổng, nồng độ dịch bào, áp suất thẩm thấu và sức hút nước của lá cây.

Độ mở của khí khổng phụ thuộc vào hàm lượng nước trong tế bào khí khổng và trong lá. Khí khổng mở càng to thì càng đủ nước và ngược

lại. Tại thời điểm khi cây bắt đầu đòi hỏi tưới nước tương ứng với độ mở khí khổng nhất định gọi là ngưỡng tưới. Nếu độ mở khí khổng tại thời điểm xác định mà lớn hơn trị số ngưỡng thì không cần phải tưới và ngược lại.

– Các chỉ tiêu về nồng độ dịch bào, áp suất thẩm thấu và sức hút nước biến động theo hàm lượng nước trong lá, trong đó, chỉ tiêu sức hút nước S là tin cậy nhất vì nó biến đổi mạnh nhất: từ 0 đến tối đa bằng áp suất thẩm thấu.

Người ta phải xác định trị số ngưỡng tưới để căn cứ vào đó mà xác định thời điểm cần tưới. Ta xác định nhanh S trên đồng ruộng và nếu S xác định mà lớn hơn S ngưỡng tưới thì phải tưới ngay.

Tưới nước như vậy thì hoàn toàn đáp ứng nhu cầu của cây và chắc chắn năng suất sẽ tăng. Đây là cách tưới nước tiên tiến mà các nước có nền nông nghiệp tiên tiến sử dụng. Trong tương lai chúng ta cũng cần tưới theo cách này.

6.3. Xác định phương pháp tưới thích hợp

Tùy theo từng loại cây trồng mà ta cần xác định phương pháp tưới thích hợp nhất. Có nhiều phương pháp tưới.

* *Phương pháp tưới ngập, tưới tràn* thường sử dụng với cây lúa và một số cây trồng cần nhiều nước và chủ động về thủy lợi.

* *Phương pháp tưới rãnh* thường sử dụng với các cây màu.

* *Phương pháp tưới phun mưa, phun sương* thường sử dụng với các loại rau, hoa và một số cây trồng khác khi có điều kiện về thiết bị tưới.

* *Phương pháp tưới nhỏ giọt* thường sử dụng với các vùng thiếu nước cho các cây công nghiệp, cây ăn quả. Phương pháp này tiết kiệm nước nhưng phải có thiết bị nhỏ giọt đến tận gốc từng cây.

Tùy theo các loại cây trồng khác nhau, các điều kiện cung cấp nước và thiết bị tưới và tùy theo giai đoạn sinh trưởng mà chọn ra phương pháp tưới thích hợp.

TÓM TẮT CHƯƠNG 2

■ Nước là một nhân tố sinh thái rất quan trọng đối với các hoạt động sinh lí xảy ra trong cây. Sự trao đổi nước là một chức năng sinh lí quan trọng của cây, bao gồm quá trình hút nước của rễ, quá trình vận chuyển nước trong cây và quá trình thoát hơi nước ở bề mặt lá. Mối quan hệ giữa các quá trình trao đổi nước được thể hiện bằng sự cân bằng nước trong cây...

■ Nước sẽ đi từ dung dịch đất qua hệ thống lông hút rồi qua một số lớp tế bào sống để đi vào mạch dẫn của rễ. Sự xâm nhập của nước vào rễ quyết định bởi sự phát triển và phân bố của bộ rễ, đặc biệt là hệ thống lông hút và các yếu tố ngoại cảnh như nhiệt độ, nồng độ dung dịch đất và hàm lượng oxi trong đất. Khi các yếu tố ngoại cảnh đó quá bất thuận thì rễ không hút nước được, mất cân bằng nước và gây nên hạn sinh lí. Muốn khắc phục hạn sinh lí thì phải tác động vào nguyên nhân gây ra hạn sinh lí.

■ *Sự vận chuyển nước trong cây từ rễ đến lá* bao gồm *sự vận chuyển nước gần* trong các tế bào sống không có cấu trúc chuyên hóa cho vận chuyển nước và *sự vận chuyển xa* trong hệ thống mạch dẫn có cấu trúc chuyên hóa gồm các quản bào và các ống mạch gỗ, trong đó hệ thống mạch gỗ hoàn hảo và tiến hóa hơn. Động lực để cho cột nước đi lên cao và xa như vậy trong cây ngoài áp lực rễ là động lực chủ động do hô hấp của rễ tạo nên lực đẩy nước đi lên thì động lực quan trọng nhất là sức kéo của thoát hơi nước phát sinh do quá trình thoát hơi nước ở bề mặt lá kết hợp với lực liên kết nội tụ giữa các phân tử nước (liên kết hiđro). Hệ thống dẫn nước là cấu trúc hoàn hảo tạo nên các mao quản thông suốt từ rễ đến lá làm cho dòng nước đi trong cây không có lực cản lớn.

■ *Trên 99% lượng nước cây hút vào để thoát hơi nước qua bề mặt lá.* Tuy nhiên đây là một quá trình sinh lí rất quan trọng nên thực vật buộc phải tiến hành. Sự thoát hơi nước là một quá trình mang bản chất vật lí như quá trình bay hơi nước qua mặt thoáng và tuân theo công thức bay hơi vật lí của Dalton; nhưng nó được điều chỉnh bằng các quy luật sinh học thông qua khí khổng. Sự thoát hơi nước phụ thuộc vào số lượng, kích

thước, phân bố, cấu tạo của khí khổng, đặc biệt quan trọng là hoạt động đóng mở của khí khổng. Cơ chế điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng phụ thuộc vào cấu tạo khác nhau của hai mép tế bào khí khổng và hoạt động thẩm thấu dẫn đến biến đổi sức trương trong tế bào khí khổng. Thoát hơi nước còn phụ thuộc vào điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, ẩm độ không khí, ánh sáng và gió. Xác định cường độ thoát hơi nước qua lá cho chúng ta biết nhu cầu nước của cây trồng.

■ *Sự cân bằng nước trong cây được biểu thị bằng tỉ lệ giữa lượng nước thoát đi T /lượng nước hút vào A . Tỉ lệ $T/A \approx 1$ tương ứng với trạng thái cân bằng nước của cây (cân bằng nước dương), khi đó các tế bào gần bão hòa nước và cây tươi thuận lợi cho hoạt động sinh lí và sinh trưởng, phát triển. Còn tỉ lệ $T/A > 1$ là cây mất cân bằng nước (cân bằng nước âm), thể hiện bằng hình thái héo. Sự héo của cây là do cây mất cân bằng nước và có hai mức độ: héo tạm thời và héo lâu dài. Héo có tác hại rất lớn đến các hoạt động sinh lí, quá trình sinh trưởng và hình thành năng suất kinh tế của cây trồng, nên cần hạn chế hiện tượng héo đối với cây trồng.*

■ *Hiểu biết về sinh lí quá trình trao đổi nước của cây giúp ta đề xuất biện pháp tưới nước hợp lí cho cây trồng. *Tưới nước hợp lí là phải dựa trên yêu cầu sinh lí của từng loại cây trồng.* Phải xác định được nhu cầu nước của cây trồng, thời điểm tưới nước thích hợp nhất và chọn phương pháp tưới hợp lí cho từng loại cây trồng. Thực hiện một chế độ tưới nước hợp lí cho cây trồng sẽ thỏa mãn nhu cầu nước của cây trồng, tiết kiệm được nước và tăng năng suất cho cây trồng.*

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Hãy trình bày các biến động về hàm lượng nước trong cây và nêu vai trò của nước đối với đời sống của cây và năng suất cây trồng.
2. Hãy vẽ sơ đồ nước đi từ đất vào mạch dẫn của rễ và trình bày các con đường đi của nước trong các tế bào sống.
3. Trình bày ảnh hưởng của các nhân tố ngoại cảnh đến sự hút nước của rễ. Hạn sinh lí và biện pháp khắc phục?
4. Trình bày cấu trúc của hệ thống vận chuyển nước trong cây và các động lực chi phối dòng nước đi trong cây. Tại sao nước có thể lên cây rất cao mà không bị ngát quăng?
5. Vai trò của sự thoát hơi nước đối với đời sống của cây? Vai trò nào có ý nghĩa quyết định nhất và vì sao?
6. Những điểm nào thể hiện quá trình thoát hơi nước mang bản chất vật lí và đặc điểm nào thể hiện quá trình thoát hơi nước mang bản chất sinh học?
7. Ngoại cảnh và sự thoát hơi nước của cây và liên hệ với thực tiễn sản xuất.
8. Cân bằng nước là gì? Các loại cân bằng nước và ý nghĩa?
9. Hiện tượng héo, nguyên nhân, tác hại và biện pháp phòng ngừa?
10. Muốn tưới nước dựa trên cơ sở sinh lí của cây thì cần xác định các nội dung gì?
11. Trình bày phương pháp xác định các chỉ tiêu sinh lí sử dụng cho tưới nước hợp lí: cường độ thoát hơi nước, áp suất thẩm thấu và sức hút nước của lá, trạng thái mở của khí khổng...

CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

1. Giai đoạn nào của cây có hàm lượng nước cao nhất?
A. Non
B. Ra hoa
C. Già
D. Chín.
2. Vai trò quan trọng nhất của nước đối với cây là:
A. Cấu trúc chất nguyên sinh
B. Vận chuyển vật chất
C. Hoạt động sinh lí
D. Có ý kiến khác.
3. Nước đi từ lông hút vào mạch dẫn rễ bằng con đường nào?
A. Apoplast
B. Symplast
C. Không bào
D. Có ý khác.
4. Trường hợp nào không gây nên hạn sinh lí?
A. Đất ngập úng
B. Nhiệt độ đất hạ thấp
C. Đất phèn mặn
D. Dùng thuốc sâu quá liều.
5. Biện pháp nào không có ý nghĩa khi khắc phục hạn sinh lí?
A. Tưới nước lên cây
B. Tháo nước thêm vào ruộng
C. Sục bùn, xới xáo
D. Ép phèn mặn.
6. Động lực quan trọng nhất đưa dòng nước lên cao trong cây là :
A. Áp lực rễ
B. Sức kéo của thoát hơi nước
C. Lực liên kết hiđro
D. Lực liên kết giữa nước với thành mạch dẫn.
7. Nước vận chuyển trong các tế bào sống là nhờ:
A. Thoát hơi nước
B. Áp lực rễ
C. Sức hút nước tăng dần
D. Liên kết hiđro.

8. Sự khác nhau giữa bay hơi nước qua mặt thoáng và thoát hơi nước qua mặt lá là:
- A. Nước từ thể lỏng chuyển thành hơi
 - B. Chịu ảnh hưởng của nhiệt độ
 - C. Chịu ảnh hưởng của độ ẩm
 - D. Chịu sự điều chỉnh của khí khổng.
9. Cấu trúc nào của tế bào khí khổng không liên quan đến điều chỉnh đóng mở của nó?
- A. Có lục lạp
 - B. Có các hạt tinh bột
 - C. Có nhân to
 - D. Độ dày của 2 mép khí khổng khác nhau.
10. Khí khổng phân bố ở:
- A. Mặt dưới lá
 - B. Mặt trên
 - C. Hai mặt
 - D. Không tán thành với A, B, C.
11. Nguyên nhân trực tiếp điều chỉnh đóng mở khí khổng:
- A. Tế bào khí khổng quang hợp
 - B. Tế bào khí khổng thay đổi sức trương P
 - C. Tế bào khí khổng mất nước
 - D. Tế bào khí khổng hút nước.
12. Cây mất cân bằng nước khi nào?
- A. Hút nước quá ít
 - B. Thoát nước quá mạnh
 - C. Hút nước nhiều hơn thoát nước
 - D. Hút nước ít hơn thoát hơi nước.
13. Cây đạt trạng thái cân bằng nước khi:
- A. Hút nước bằng thoát hơi nước
 - B. Hút nước nhiều hơn thoát hơi nước

C. Hút nước ít hơn thoát hơi nước

D. Có quan điểm khác.

14. Nguyên nhân quyết định hiện tượng héo:

A. Giảm sức trương P

B. Mất cân bằng nước trong cây

C. Hút nước quá ít

D. Thoát nước quá nhiều.

15. Nhân tố nội tại nào quyết định nhất đến thoát hơi nước?

A. Số lượng khí khổng

B. Kích thước khí khổng

C. Phân bố của khí khổng ở lá

D. Sự đóng mở của khí khổng.

16. Biện pháp nào khắc phục hiện tượng héo quan trọng nhất?

A. Tưới nước vào đất

B. Khắc phục nguyên nhân gây héo

C. Tưới nước lên cây

D. Cung cấp oxi cho rễ cây.

17. Tác hại nào của héo ảnh hưởng nghiêm trọng đến năng suất kinh tế?

A. Giảm hoạt động sinh lí

B. Khí khổng đóng

C. Vận chuyển vật chất ngừng trệ

D. Giảm khả năng thụ phấn, thụ tinh.

18. Chỉ tiêu sinh lí nào sử dụng để xác định nhu cầu nước của cây trồng?

A. Cường độ thoát hơi nước

B. Hệ số thoát hơi nước

C. Hiệu suất thoát hơi nước

D. Thoát hơi nước tương đối.

19. Chỉ tiêu sinh lí đáng tin cậy nhất dùng để xác định thời điểm tưới nước thích hợp:

A. Áp suất thẩm thấu

B. Sức hút nước

C. Độ mở khí khổng

D. Nồng độ dịch bào.

Chương 3

QUANG HỢP CỦA THỰC VẬT

■ Hiểu biết rằng quang hợp của thực vật là một quá trình sinh lí quan trọng nhất không những quyết định đến hoạt động sống của thực vật mà cả mọi sinh vật trên Trái Đất. Đây là quá trình biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học tích luỹ trong các chất hữu cơ để hình thành nên năng suất cây trồng.

■ Nắm được cấu trúc và đặc tính của cơ quan làm nhiệm vụ quang hợp là lá, lục lạp và các sắc tố quang hợp, trong đó diệp lục là tác nhân hấp thu và biến đổi năng lượng ánh sáng Mặt Trời.

■ Hiểu được một cách khái quát bản chất của quá trình quang hợp diễn ra trong cây: nội dung cơ bản của pha sáng và pha tối.

■ Các nhân tố sinh thái như ánh sáng, nhiệt độ, nước, hàm lượng CO_2 , các chất khoáng... ảnh hưởng đến hoạt động quang hợp của cây và hình thành năng suất cây trồng.

■ Trên cơ sở những hiểu biết về quang hợp mà con người có thể đề ra các biện pháp để điều chỉnh hoạt động quang hợp để tăng năng suất và phẩm chất nông phẩm.

1. KHÁI NIỆM CHUNG VỀ QUANG HỢP

1.1. Định nghĩa quang hợp

– Có thể định nghĩa quang hợp một cách đơn giản như sau:

Quang hợp là quá trình tổng hợp các chất hữu cơ từ các chất vô cơ đơn giản là CO_2 và H_2O dưới tác dụng của năng lượng ánh sáng Mặt Trời và sự tham gia của sắc tố diệp lục.

Sản phẩm quan trọng nhất của quang hợp là đường.

– Xét về bản chất của quá trình biến đổi năng lượng trong quang

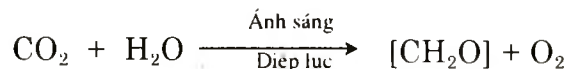
hợp có thể định nghĩa: *Quang hợp là quá trình biến đổi quang năng thành hoá năng xảy ra ở thực vật.*

Thực vậy, chỉ có những cơ thể chứa sắc tố quang hợp mới có khả năng biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng của các liên kết hoá học tích luỹ trong các hợp chất hữu cơ để cung cấp cho các hoạt động sống của tất cả sinh vật.

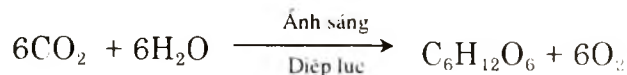
– Xét về bản chất hoá học thì quang hợp là quá trình oxi hoá khử, trong đó CO_2 được khử thành sản phẩm quang hợp.

1.2. Phương trình tổng quát của quang hợp

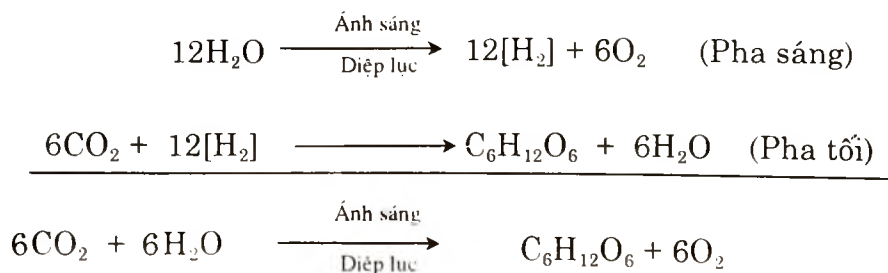
Đối với tất cả thực vật và hầu hết vi sinh vật quang hợp thì nguồn hiđrô để tổng hợp chất hữu cơ là H_2O . Vì vậy phản ứng tổng quát chung của quang hợp được viết như sau:



Sản phẩm quan trọng nhất của quang hợp là đường glucozơ. Để tổng hợp một phân tử glucozơ phải cần 6 phân tử CO_2 và 6 phân tử H_2O nên ta có phương trình tổng quát của quang hợp là:



Khi nghiên cứu bản chất của quá trình quang hợp, người ta chia quá trình này thành hai pha: pha sáng (các phản ứng cần ánh sáng) và pha tối (các phản ứng hoá học). Có thể biểu diễn phương trình tổng quát của từng giai đoạn như sau:



1.3. Ý nghĩa của quang hợp

Quang hợp của cây xanh có một vai trò vô cùng to lớn đối với hoạt động sống của mọi sinh vật trên Trái Đất, trong đó có con người.

* *Hoạt động quang hợp cung cấp một nguồn các chất hữu cơ vô cùng đa dạng và phong phú thoả mãn mọi nhu cầu về dinh dưỡng của mọi sinh vật trên trái đất.* Thực vật quang hợp sản xuất ra các chất hữu cơ đáp ứng cho nhu cầu của chính mình và còn cung cấp cho các sinh vật khác không có khả năng quang hợp như động vật, con người... Năng lượng ánh sáng được tích lũy vào các chất hữu cơ lại được các sinh vật sử dụng cho các hoạt động sống của mình.

* *Hoạt động quang hợp bảo đảm sự cân bằng tỉ lệ O_2/CO_2 trong khí quyển thuận lợi cho các hoạt động sống của mọi sinh vật.* Tất cả sinh vật đều hấp thu O_2 để hô hấp và lại thải CO_2 vào khí quyển. Ngoài ra, hoạt động phân huỷ chất hữu cơ của vi sinh vật, sự đốt cháy nhiên liệu trong các nhà máy, các phương tiện giao thông cũng thải một lượng CO_2 đáng kể vào môi trường. Ngược lại thế giới thực vật do hoạt động quang hợp hấp thu CO_2 trong khí quyển và nhả O_2 ra khí quyển. Sự trao đổi khí O_2 và CO_2 ngược chiều nhau giữa hai quá trình đó đã bảo đảm một sự cân bằng khá ổn định về nồng độ oxi và cacbonic trong khí quyển: nồng độ O_2 ổn định ở mức 21% và CO_2 là 0,03%. Nếu hoạt động quang hợp giảm sút thì nồng độ trong khí quyển CO_2 tăng lên rất nguy hiểm cho sự sống của các sinh vật.

Chính vì vậy, cây xanh có vai trò quan trọng là *làm trong sạch không khí.*

* *Đối với con người quang hợp có vai trò vô cùng to lớn nữa là:*

+ *Cung cấp một nguồn năng lượng rất phong phú cho mọi nhu cầu của con người trên trái đất.* Hiện tại, nguồn năng lượng con người sử dụng chủ yếu lấy từ than đá, dầu mỏ, củi, than bùn... Hoạt động quang hợp của các sinh vật ngày xưa đã tích lũy năng lượng vào trong than đá, dầu mỏ để cho chúng ta khai thác và sử dụng hiện nay. Hiện nay, con người có sử dụng nguồn năng lượng nguyên tử hoặc ánh sáng, gió... nhưng chưa thể thay thế được than đá và dầu mỏ.

+ Hoạt động quang hợp của thực vật đã cung cấp cho con người một nguồn nguyên liệu vô cùng phong phú và đa dạng cho công nghiệp như công nghiệp gỗ, công nghiệp dệt, công nghiệp giấy, công nghiệp thuốc lá, công nghiệp đường... Sự phát triển của các ngành công nghiệp này hoàn toàn phụ thuộc vào sản phẩm của thực vật, tức là sản phẩm quang hợp.

+ Với sản xuất nông nghiệp thì hoạt động quang hợp quyết định 90 – 95% năng suất cây trồng. Do vậy, muốn cây trồng đạt năng suất cao thì phải điều chỉnh hoạt động quang hợp của chúng bằng các biện pháp kĩ thuật canh tác hợp lí.

Như vậy, thực vật có một sứ mạng vô cùng to lớn đối với sự sống của sinh vật trên Trái Đất nhờ vào hoạt động quang hợp của mình. Ngày nay, các nhà khoa học đang nghiên cứu để thực hiện quang hợp nhân tạo ngoài cây xanh, nhưng vai trò của cây xanh trên hành tinh mãi mãi vẫn quan trọng. Con người luôn luôn cải tiến cây trồng sao cho chúng đạt được hiệu suất quang hợp cao nhất. Mục tiêu đó không bao giờ dừng lại.

2. CƠ QUAN LÀM NHIỆM VỤ QUANG HỢP – HỆ SẮC TỐ QUANG HỢP

2.1. Lá

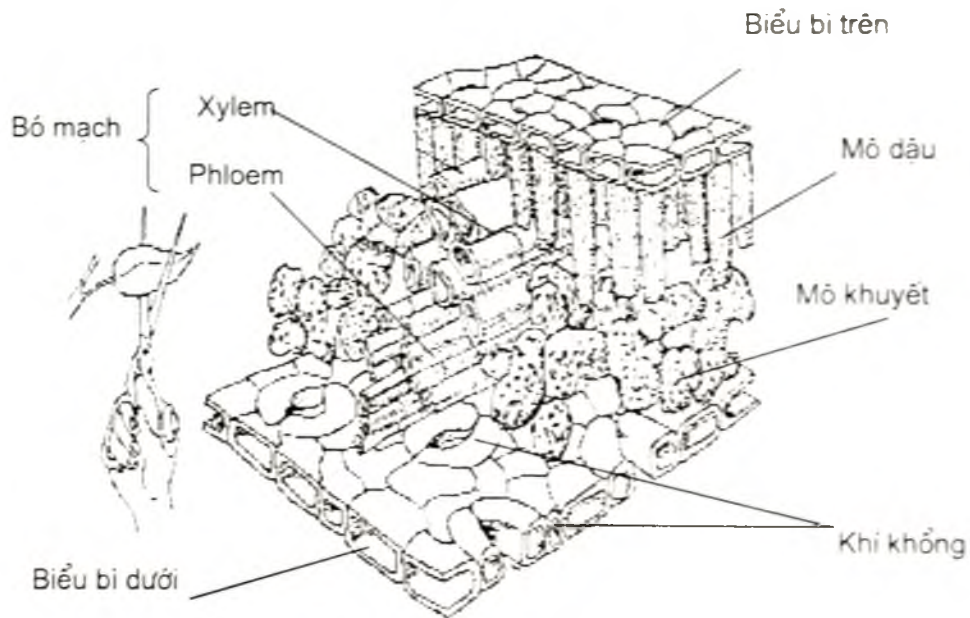
Ngày nay, chúng ta đã biết cơ quan làm nhiệm vụ quang hợp ở thực vật chủ yếu là lá; các phần xanh khác như bông lúa còn xanh, bẹ lá, phần xanh của thân cây, rễ cây, quả xanh... cũng có khả năng quang hợp. Lá có những đặc điểm đặc biệt về hình thái, cấu tạo giải phẫu thích hợp với chức năng quang hợp.

2.1.1. Hình thái của lá

Lá thường có dạng bản và mang đặc tính hướng sáng rõ rệt, nên chúng có khả năng vận động sao cho mặt phẳng của lá vuông góc với tia sáng mặt trời để nhận được nhiều nhất năng lượng ánh sáng. Cũng có một số thực vật chịu nhiệt khi gặp cường độ ánh sáng mạnh thì có khả năng vận động bản lá theo hướng song song với tia sáng để giảm sự đốt nóng...

2.1.2. Giải phẫu lá

Mô đồng hoá, nơi xảy ra quá trình quang hợp là mô dậu và mô khuyết. Mô dậu nằm dưới lớp biểu bì trên của lá và chứa nhiều hạt lục lạp (hình 3.1). Mô dậu gồm một số lớp tế bào xếp sát nhau theo từng lớp gần như song song với nhau, nhằm hấp thu được nhiều năng lượng ánh sáng. Các tế bào mô dậu chứa rất nhiều hạt lục lạp, là cơ quan thực hiện quang hợp.



Hình 3.1. Sơ đồ giải phẫu của lá

Nằm sát ngay dưới các lớp tế bào mô dậu là các tế bào mô khuyết. Đặc trưng của lớp mô khuyết là giữa các tế bào có rất nhiều các khoang trống gọi là gian bào. Gian bào thường thông với không khí bằng các lỗ khí khổng. Các khoang gian bào của lá chứa CO_2 và hơi nước để cung cấp cho quá trình quang hợp. Trong các tế bào mô khuyết cũng có chứa lục lạp nhưng số lượng ít hơn của mô dậu và cũng có khả năng thực hiện quang hợp cùng với mô dậu.

- Trong lá còn có mạng lưới mạch dẫn dày đặc làm nhiệm vụ dẫn

nước và muối khoáng phục vụ cho các hoạt động quang hợp cũng như dẫn các sản phẩm quang hợp ra khỏi lá đến các cơ quan khác trong cây. Nếu ta phân huỷ thịt lá thì còn lại là một mạng chằng chịt các gân lá. Đó là hệ thống mạch dẫn trong lá.

– Biểu bì trên và biểu bì dưới của lá gồm một lớp tế bào. Biểu bì lá thường phủ một lớp cutin và sáp – có nhiệm vụ bảo vệ lá và giảm sự thoát hơi nước.

Trên biểu bì mặt dưới và cả mặt trên của lá có rất nhiều khí khổng thông giữa các gian bào thịt lá và không khí xung quanh, qua đó, CO_2 xâm nhập từ ngoài vào lá còn hơi nước thoát từ lá ra ngoài. Tuy diện tích khí khổng chỉ chiếm khoảng 1% diện tích lá nhưng CO_2 đi qua khí khổng rất nhanh. Ví dụ: 1cm^2 bề mặt lá cây thầu dầu hấp thu $0,07\text{cm}^3 \text{CO}_2$ / giờ. Trong khi đó cùng diện tích 1cm^2 của dung dịch kiềm chỉ hấp thu $0,015\text{cm}^3 \text{CO}_2$ / giờ. Nhờ có quá trình đóng mở của khí khổng mà cây có khả năng điều chỉnh sự xâm nhập của CO_2 vào lá và hơi nước đi ra ngoài.

2.2. Lục lạp (chloroplast)

Như trên đã nói, lá là cơ quan làm nhiệm vụ quang hợp. Nhưng bào quan thực hiện chức năng quang hợp của lá xanh là lục lạp.

2.2.1. Hình thái, số lượng, kích thước của lục lạp

– *Hình thái*: Lục lạp có hình thái rất đa dạng. Ở các loài thực vật thủy sinh như các loại rong, tảo... do không bị ánh sáng trực tiếp đốt nóng nên lục lạp có hình dạng rất khác nhau như hình cốc, hình vuông, hình sao, hình bản... Còn ở những thực vật bậc cao và sống trên cạn thì lục lạp thường có hình bầu dục. Với hình bầu dục, lục lạp có thể xoay bề mặt để có thể tiếp xúc với ánh sáng nhiều hay ít tùy theo cường độ ánh sáng chiếu tới lá.

Ví dụ: Nếu cường độ ánh sáng vừa phải hay yếu thì lục lạp xoay bề mặt có tiết diện lớn nhất vuông góc với tia sáng chiếu tới để nhận ánh sáng nhiều nhất. Còn nếu cường độ ánh sáng quá mạnh, lục lạp sẽ xoay bề mặt có tiết diện nhỏ nhất về phía chiếu sáng để tránh sự phá huỷ.

Sự lựa chọn hình dạng bầu dục với sự vận động linh hoạt đó của lục lạp nhằm mục đích sử dụng ánh sáng hiệu quả nhất cho quang hợp là một sự tiến hoá của thế giới thực vật.

– *Số lượng*: Số lượng lục lạp trong tế bào rất khác nhau ở các loài thực vật khác nhau. Đối với tảo, mỗi tế bào chỉ có một lục lạp. Đối với thực vật bậc cao, mỗi tế bào của mô đồng hoá có nhiều lục lạp, khoảng 20 – 100 lục lạp.

Ví dụ: Trên 1mm^2 của lá thầu dầu có $3.10^7 - 5.10^7$ lục lạp với tổng diện tích bề mặt của chúng lớn hơn diện tích lá. Do đó, diện tích tiếp nhận ánh sáng bên trong lá rất lớn, tạo điều kiện cho hoạt động quang hợp xảy ra mạnh.

– *Kích thước lục lạp*: Kích thước trung bình của 1 lục lạp có hình bầu dục dao động từ 4 đến $6\mu\text{m}$ về bề mặt lớn nhất và từ 2 – $3\mu\text{m}$ về bề dày. Những cây ưa bóng thường có số lượng, kích thước và hàm lượng sắc tố trong lục lạp lớn hơn những cây ưa sáng.

2.2.2. Cấu trúc của lục lạp

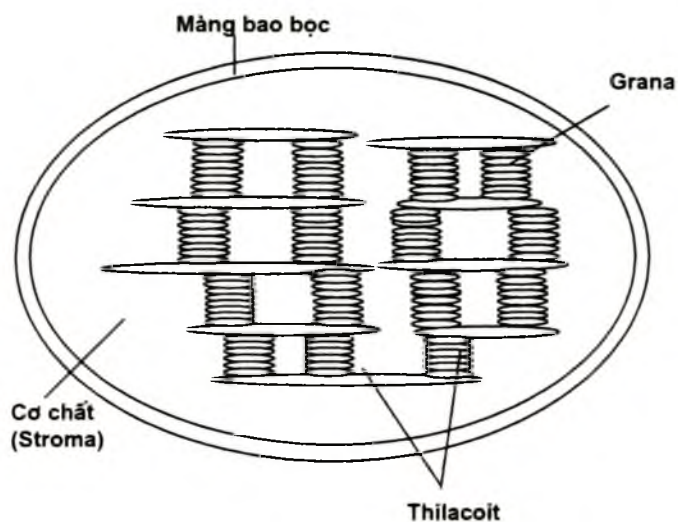
Nhìn dưới kính hiển vi, ta thấy lục lạp của cây xanh có ba bộ phận cấu trúc nên:

– *Màng (membran) lục lạp bao bọc xung quanh lục lạp*. Đây là một màng kép gồm hai màng cơ sở tạo thành. Màng lục lạp ngoài nhiệm vụ bao bọc, bảo vệ phần cấu trúc bên trong, còn có một chức năng rất quan trọng là kiểm tra tính thấm của các chất đi vào hoặc đi ra khỏi lục lạp.

– *Hệ thống màng quang hợp hay gọi là thylacoit*. Chúng bao gồm một tập hợp màng có chứa sắc tố quang hợp nên có màu xanh. Màng thylacoit có cấu tạo như các màng khác, gồm protein và photpholipit sắp xếp gần như màng cơ sở. Các tập hợp màng như các chồng đĩa chồng lên nhau tạo ra cấu trúc dạng hạt (grana). Ngoài protein và lipit, các sắc tố quang hợp gồm diệp lục và carotenoit cũng được sắp xếp một cách có định hướng trên màng thylacoit.

Chức năng của thylacoit là thực hiện biến đổi quang năng thành hoá năng tức thực hiện pha sáng của quang hợp.

– *Cơ chất (stroma)* là không gian còn lại trong lục lạp. Nó không chứa sắc tố nên không mang màu. Đây là chất nền nửa lỏng mà thành phần chính là protein, các enzym của quang hợp và các sản phẩm trung gian của quá trình quang hợp. Tại đây, xảy ra các chu trình quang hợp tức thực hiện pha tối của quang hợp (hình 3.2).



Hình 3.2. Sơ đồ cấu trúc của lục lạp thực vật bậc cao

2.2.3. Các loại lục lạp

Ở thực vật bậc cao có hai loại lục lạp có cấu trúc và chức năng khác nhau.

– Trong các thực vật C_4 như ngô, mía, cao lương... tồn tại hai loại lục lạp là lục lạp của tế bào thịt lá (mesophil) và lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch. Lục lạp của tế bào thịt lá chứa trong các tế bào mô dậu và mô khuyết của lá và có cấu trúc grana (màng thylacoit) rất phát triển. Chúng có nhiệm vụ thực hiện chu trình C_4 (cố định CO_2) của quang hợp.

Lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch chỉ ở trong các tế bào nằm cạnh bó mạch dẫn. Chúng có cấu trúc thylacoit kém phát triển, nhưng lại chứa rất nhiều hạt tinh bột. Lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch thực hiện chu trình C_3 (khử CO_2) của quang hợp.

– Thực vật C_3 gồm đa số cây trồng như lúa, đậu đỗ, cam, chanh, khoai tây... chỉ có một loại lục lạp chứa trong mô đậu và mô khuyết tương tự như lục lạp của tế bào thịt lá của thực vật C_4 . Lục lạp này thực hiện chu trình C_3 của quang hợp.

2.2.4. Thành phần hoá học của lục lạp

– Thành phần hoá học của lục lạp rất phức tạp. H_2O chiếm 75%, còn lại là chất khô mà chủ yếu là chất hữu cơ (70 – 72%).

– Thành phần hoá học quan trọng nhất trong lục lạp là protein (chiếm 30 – 45% khối lượng chất hữu cơ), rồi đến lipit (20 – 40%).

– Trong lục lạp, có rất nhiều nguyên tố khoáng, thường gặp nhất là Fe (có đến 80% Fe trong mô lá nằm trong lục lạp), ngoài ra còn có Zn, Cu, K, Mg, Mn ...

– Lục lạp còn chứa nhiều loại vitamin như A, D, K, E và có trên 30 loại enzym khác nhau tham gia các phản ứng của quang hợp.

– Thành phần có chức năng quan trọng nhất là các sắc tố quang hợp bao gồm nhóm sắc tố xanh (diệp lục) và nhóm sắc tố vàng, da cam (carotenoid).

– Lục lạp là bào quan có chứa axit nucleic (ADN và ARN). Cùng với các riboxom chứa trong lục lạp, ADN và ARN tạo nên tổ hợp có khả năng tổng hợp protein riêng. Nhiều đặc tính di truyền được di truyền qua lục lạp gọi là di truyền tế bào chất.

2.2.5. Chức năng của lục lạp

– Thực hiện quá trình quang hợp tức là biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học tích lũy trong các chất hữu cơ. Pha sáng được thực hiện trong thilacoit, còn pha tối được thực hiện trong cơ chất của lục lạp.

– Thực hiện di truyền tế bào chất, di truyền một số tính trạng ngoài nhân vì nó có ADN và ARN riêng cho lục lạp.

2.3. Các sắc tố quang hợp

Thực vật thượng đẳng có hai nhóm sắc tố tham gia quang hợp là

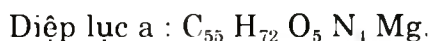
diệp lục (chlorophyl) và carotenoid, trong đó diệp lục là sắc tố chính có vai trò quan trọng nhất trong quang hợp.

2.3.1. Nhóm sắc tố xanh – diệp lục

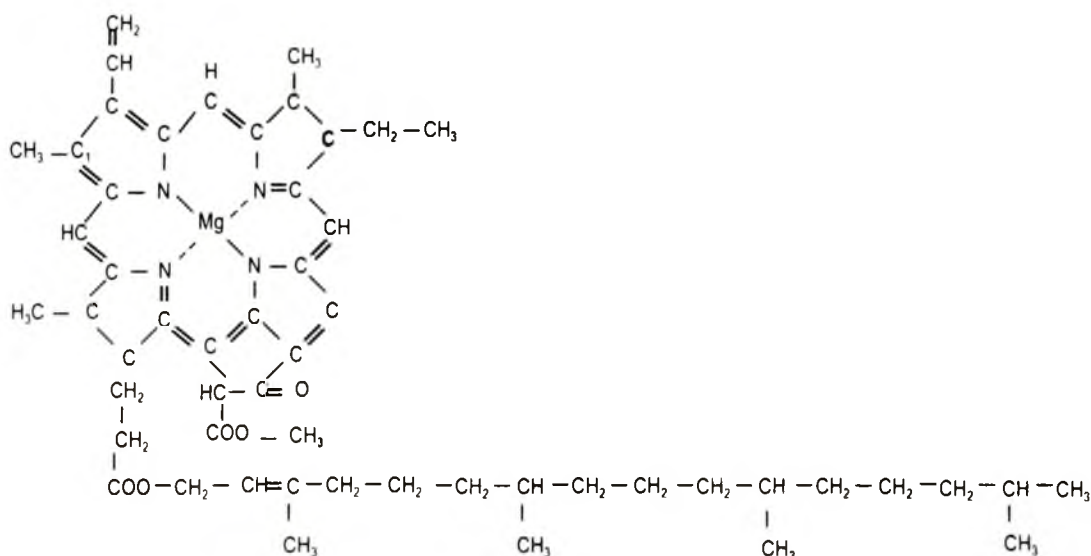
a. Bản chất hoá học của diệp lục

– Có 5 loại diệp lục: a, b, c, d, e. Ở thực vật thượng đẳng chỉ có hai loại diệp lục a và b; còn diệp lục c, d, e có trong vi sinh vật, rong, tảo.

– Công thức phân tử của diệp lục a và b:



– Về công thức cấu tạo. phân tử diệp lục chia ra hai phần: nhân diệp lục (vòng Mg–pocphirin) và đuôi diệp lục (hình 3.3).



Hình 3.3. Công thức cấu tạo của diệp lục a

+ Nhân diệp lục là phần quan trọng nhất trong phân tử diệp lục, gồm 1 nguyên tử Mg ở trung tâm liên kết với 4 nguyên tử N của 4 vòng pyrrol tạo nên vòng Mg–pocphirin rất linh hoạt.

Điều quan trọng nhất của phần này là nó có một hệ thống nối đôi đơn cách đều tạo nên phân tử diệp lục có hoạt tính quang hoá mạnh. Khả năng hấp thu ánh sáng phụ thuộc số lượng liên kết đôi trong phân tử.

tử. Trong hệ thống liên kết đó tồn tại một đám mây electron π rất linh động, có năng lượng liên kết rất nhỏ nên dễ dàng bị kích động khi tiếp nhận năng lượng ánh sáng để bật ra khỏi quỹ đạo cơ bản của mình. Đây là trạng thái kích thích của phân tử diệp lục khi nhận năng lượng ánh sáng.

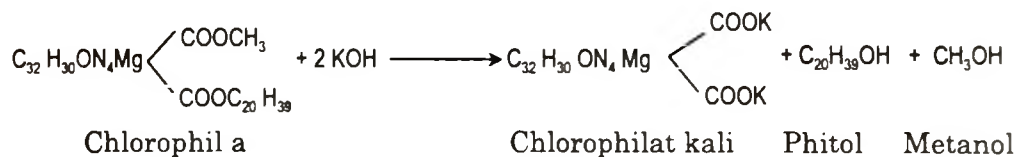
+ Đuôi phân tử diệp lục

Diệp lục có đuôi rất dài gồm gốc rượu phitol có 20 nguyên tử cacbon. Đuôi diệp lục có tính ưa lipid nên nó có vai trò định vị phân tử diệp lục trên màng thilacoit vì màng quang hợp có tính lipid.

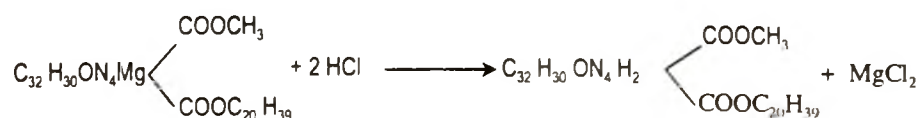
b. Đặc tính hoá học của chlorophil

– Chlorophil không tan trong nước, chỉ tan trong các dung môi hữu cơ. Khi muốn chiết xuất diệp lục ra khỏi lá xanh phải dùng các dung môi hữu cơ như este, axeton, rượu, benzen...

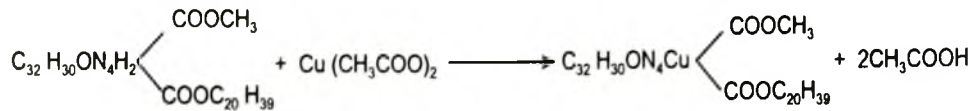
– Chlorophil là este của axit chlorophylic với hai rượu là phitol ($C_{20}H_{39}OH$) và metanol (CH_3OH) nên chúng có các phản ứng đặc trưng của một este là phản ứng xà phòng hoá khi tác dụng với kiềm để tạo nên muối chlorophilat vẫn có màu xanh:



– Tác dụng với axit để tạo nên hợp chất pheophitin có kết tủa màu nâu, trong đó nhân Mg bị thay thế bởi H_2 . Pheophitin không có khả năng huỳnh quang như diệp lục. Điều đó chứng tỏ nguyên tử Mg có vai trò rất quan trọng quyết định tính chất của diệp lục



– Pheophitin có thể tác dụng với một kim loại khác và kim loại này sẽ đẩy H_2 để thay thế vào vị trí của Mg trong phân tử diệp lục tạo nên hợp chất cơ kim có màu xanh rất bền



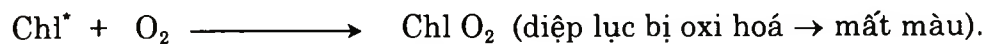
Pheophitin

Axetat đồng

Hợp chất cơ kim

– Sự mất màu của diệp lục

Diệp lục ở trong tế bào khó bị mất màu vì nằm trong phức hệ với protein và lipid. Song dung dịch chứa diệp lục ngoài ánh sáng khi có mặt của O_2 sẽ mất màu vì nó bị quang oxi hoá theo phản ứng:



c. Đặc tính quang học của diệp lục

* Tính huỳnh quang của diệp lục

Khi quan sát ánh sáng phản xạ từ dung dịch diệp lục thấy dung dịch có màu huyết dụ; nếu tắt nguồn sáng tới thấy dung dịch có màu xanh như cũ.

Huỳnh quang là biểu hiện bước hấp thu ánh sáng đầu tiên của phân tử diệp lục, là trạng thái kích thích sơ cấp (singlet) của diệp lục.

* Tính lân quang của diệp lục

Lân quang cũng gần tương tự như huỳnh quang nhưng chỉ khác là khi tắt nguồn sáng thì ánh sáng màu huyết dụ còn lưu lại một thời gian ngắn nữa. Đây là trạng thái kích thích thứ cấp (triplet) của phân tử diệp lục.

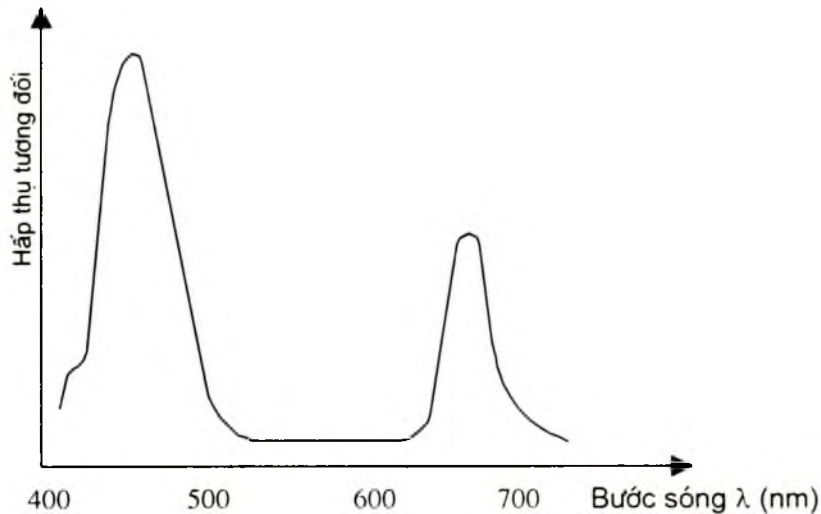
Cả hai hiện tượng huỳnh quang và lân quang là biểu hiện hoạt tính quang hoá của phân tử diệp lục và là giai đoạn đầu tiên của quá trình hấp thu năng lượng ánh sáng của phân tử diệp lục trong quang hợp.

* Quang phổ hấp thụ của diệp lục (hình 3.4)

– Nếu quan sát khả năng hấp thu ánh sáng của dung dịch diệp lục bằng quang phổ kế thì ta thấy có vùng ánh sáng đơn sắc được diệp lục hấp thụ mạnh nhất, một số vùng bị hấp thụ ít hơn và có vùng hầu như không bị hấp thụ. Sự hấp thụ ánh sáng có tính chọn lọc đó tạo nên

quang phổ hấp thụ của diệp lục.

– Đáng chú ý là trong quang phổ hấp thụ của diệp lục có hai vùng ánh sáng mà diệp lục hấp thụ mạnh nhất tạo nên 2 đỉnh hấp thụ cực đại. Đó là vùng ánh sáng đỏ với cực đại là 662nm và vùng ánh sáng xanh tím với cực đại là 430nm. Ánh sáng xanh lá cây không được diệp lục hấp thụ mà phản xạ toàn bộ nên ta thấy cây có màu xanh lá cây.



Hình 3.4. Quang phổ hấp thụ của diệp lục

– Trong lá cây, do phân tử diệp lục liên kết với các phân tử protein khác nhau nên chúng có cực đại hấp thụ sai khác nhau ít nhiều tạo nên các phân tử diệp lục P_{700} , P_{680} , P_{685} ...

– Ý nghĩa của quang phổ hấp thụ của diệp lục: Có thể nói rằng chỉ có ánh sáng được diệp lục hấp thụ mới có khả năng quang hợp. Do vậy, trong ánh sáng mặt trời chiếu đến lá cây thì chỉ có ánh sáng đỏ và ánh sáng lam tím mới có khả năng biến đổi năng lượng trong quang hợp mà thôi.

d. Vai trò của diệp lục trong quang hợp

Diệp lục trong lá cây có thể tham gia vào quang hợp nhờ 3 vai trò quan trọng sau:

– Hấp thụ năng lượng ánh sáng mặt trời. Nhờ cấu trúc đặc trưng của phân tử diệp lục mà nó có thể hấp thụ năng lượng ánh sáng và chuyển thành dạng kích thích của diệp lục.

– Di trú năng lượng (vận chuyển năng lượng) vào trung tâm phản ứng. Từ phân tử diệp lục hấp thụ ánh sáng đầu tiên cho đến trung tâm phản ứng của quang hợp phải qua một hệ thống cấu trúc trong màng thylacoit gồm rất nhiều phân tử diệp lục khác nhau. Năng lượng ánh sáng phải truyền qua các phân tử diệp lục để đến được trung tâm phản ứng.

– Tham gia biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học tại trung tâm phản ứng.

2.3.2. Nhóm sắc tố vàng – carotenoit

Đây là nhóm sắc tố có màu vàng, da cam. Chúng là các sắc tố luôn luôn đi kèm với diệp lục nên gọi là sắc tố "vệ tinh" của diệp lục và tỉ lệ diệp lục/carotenoit thường bằng 3/1.

* Các carotenoit được chia thành 2 nhóm theo cấu tạo hoá học: caroten và xantophil.

– *Caroten* ($C_{40}H_{56}$) là một loại hidrocarbon chưa bão hoà, chỉ tan trong dung môi hữu cơ.

Trong thực vật thường có 3 loại: β , α , δ caroten. Nếu cắt đôi phân tử caroten ta có 2 phân tử vitamin A, nên caroten được xem là tiền vitamin A. Có rất nhiều cơ quan thực vật có hàm lượng caroten (vitamin A) rất cao như quả gấc, đu đủ chín, củ cà rốt... Đây là nguồn vitamin A quan trọng cung cấp cho con người.

– *Xantophil*: Đây là nhóm sắc tố có màu vàng sẫm, công thức hoá học là $C_{40}H_{56}O_n$ (n từ 1 → 6). Vì lượng nguyên tử oxi có thể từ 1 đến 6 nên có nhiều loại xantophil: kriptoxantin ($C_{40}H_{56}O$), lutein ($C_{40}H_{56}O_2$) và violaxantin ($C_{40}H_{56}O_4$).

Quang phổ hấp thụ của nhóm sắc tố carotenoit ở vùng ánh sáng xanh có bước sóng 451 – 481nm. Khả năng hấp thụ ánh sáng của carotenoit là do hệ thống liên kết đôi, đơn quyết định.

Nhóm carotenoit được chia thành hai nhóm nhỏ theo tính chất sinh lí của chúng:

+ Carotenoit sơ cấp là các sắc tố có tham gia quang hợp và bảo vệ cho diệp lục.

+ Carotenoit thứ cấp gồm các sắc tố có trong các cơ quan tạo màu sắc của hoa, quả, cơ quan già, cơ quan khi bị bệnh hoặc thiếu dinh dưỡng. Chúng không tham gia quang hợp.

* Vai trò của carotenoit

– Lọc ánh sáng và bảo vệ cho diệp lục khỏi bị phá huỷ khi cường độ ánh sáng cao. Vì vậy, chúng bao giờ cũng nằm cạnh diệp lục.

– Vai trò quan trọng nhất của carotenoit là tham gia vào quá trình quang hợp. Carotenoit không có khả năng biến đổi năng lượng ánh sáng hấp thu mà chúng chỉ hấp thu năng lượng ánh sáng mặt trời rồi truyền năng lượng ánh sáng này cho diệp lục để phân tử diệp lục biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học. Trong lục lạp, carotenoit nằm sát cạnh diệp lục nên hiệu suất truyền năng lượng là rất cao, có thể đạt gần 100%.



Diệp lục ở trạng thái kích thích (*) sẽ tham gia vào quang hợp.

– Người ta còn cho rằng xantophil tham gia vào quá trình quang phân li H_2O để giải phóng O_2 vào không khí và cung cấp electron và H^+ cho quá trình khử CO_2 trong quang hợp.

3. BẢN CHẤT CỦA QUÁ TRÌNH QUANG HỢP

Làm thế nào để năng lượng ánh sáng Mặt Trời chuyển thành năng lượng của các liên kết hoá học trong các chất hữu cơ được? Bằng cách nào mà CO_2 và H_2O nghèo năng lượng có thể trở thành các chất hữu cơ giàu năng lượng?

Các nhà khoa học đã mất rất nhiều thời gian và công sức để tìm câu trả lời đó và đến nay, bản chất của quá trình quang hợp cũng dần được sáng tỏ.

Quang hợp là một quá trình diễn ra vô cùng phức tạp. Ánh sáng

không trực tiếp ảnh hưởng đến toàn bộ các phản ứng diễn ra trong quá trình quang hợp mà chỉ có vai trò quyết định ở giai đoạn đầu của quá trình, sau đó có giai đoạn không trực tiếp ảnh hưởng của ánh sáng mà gồm các phản ứng hoá học (hoá sinh) thuần túy cần xúc tác của các enzym.

Vì vậy, người ta chia quá trình quang hợp thành hai giai đoạn. Giai đoạn cần ánh sáng trực tiếp bao gồm các phản ứng quang hoá gọi là *pha sáng*. Giai đoạn tiếp theo không cần ánh sáng trực tiếp mà gồm các phản ứng hoá sinh có sự tham gia của hệ thống enzym gọi là *pha tối*.

3.1. Pha sáng và sự tham gia của diệp lục trong quang hợp

Pha sáng của quang hợp xảy ra trong hệ thống thylacoit, nơi chứa các sắc tố quang hợp.

Nội dung của pha sáng: Hấp thu năng lượng ánh sáng bởi diệp lục, vận chuyển năng lượng hấp thu vào trung tâm phản ứng và tại đây, năng lượng ánh sáng được biến đổi thành năng lượng hóa học của các liên kết cao năng của phân tử ATP (Adenosin Triphosphat) và tạo nên hợp chất khử mạnh NADPH₂ (Nicotinamid Adenin Dinucleotitphosphat).

Pha sáng gồm hai giai đoạn kế tiếp nhau: Giai đoạn quang vật lý và giai đoạn quang hoá học.

3.1.1. Giai đoạn quang vật lý

Giai đoạn này mang bản chất vật lý thuần túy. Nó bao gồm quá trình hấp thu năng lượng ánh sáng của phân tử diệp lục và quá trình vận chuyển năng lượng vào trung tâm phản ứng.

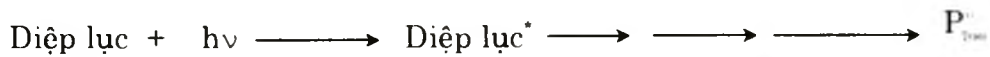
*** Sự hấp thu năng lượng ánh sáng của diệp lục**

Bản chất sự hấp thu năng lượng ánh sáng của diệp lục cũng tương tự như của các chất khác. Phân tử diệp lục có hệ thống liên kết đôi của carbon trong mạch cách đều nên nó có khả năng hấp thu ánh sáng rất mạnh. Khi hấp thu năng lượng của lượng tử ánh sáng, phân tử diệp lục chuyển sang trạng thái kích thích electron. Thực chất là khi nhận ánh sáng đỏ hay xanh tím thì một electron rất linh động trong phân tử diệp lục sẽ vượt ra ngoài quỹ đạo cơ bản của mình để đến một quỹ đạo xa hơn, tức là đã nâng mức năng lượng của nó cao hơn trạng thái cũ. Có thể

nói rằng năng lượng ánh sáng đã chuyển thành năng lượng của electron được kích thích của phân tử diệp lục.

* Giai đoạn tiếp theo là quá trình vận chuyển năng lượng từ phân tử diệp lục đã được hoạt hoá bởi ánh sáng dưới dạng năng lượng của electron được kích thích vào trung tâm phản ứng. Hàng loạt các phân tử diệp lục được sắp xếp một cách có trật tự trên màng thylacoit làm phương tiện để chuyển năng lượng vào phân tử diệp lục ở trung tâm phản ứng là phân tử diệp lục P_{700} (phân tử diệp lục hấp thu ánh sáng đỏ có $\lambda = 700\text{nm}$). Quá trình vận chuyển năng lượng này cũng mang bản chất vật lý thuần túy theo cơ chế cộng hưởng cảm ứng.

Giai đoạn quang vật lý có thể biểu diễn vắn tắt như sau:



Giai đoạn hấp thu ánh sáng

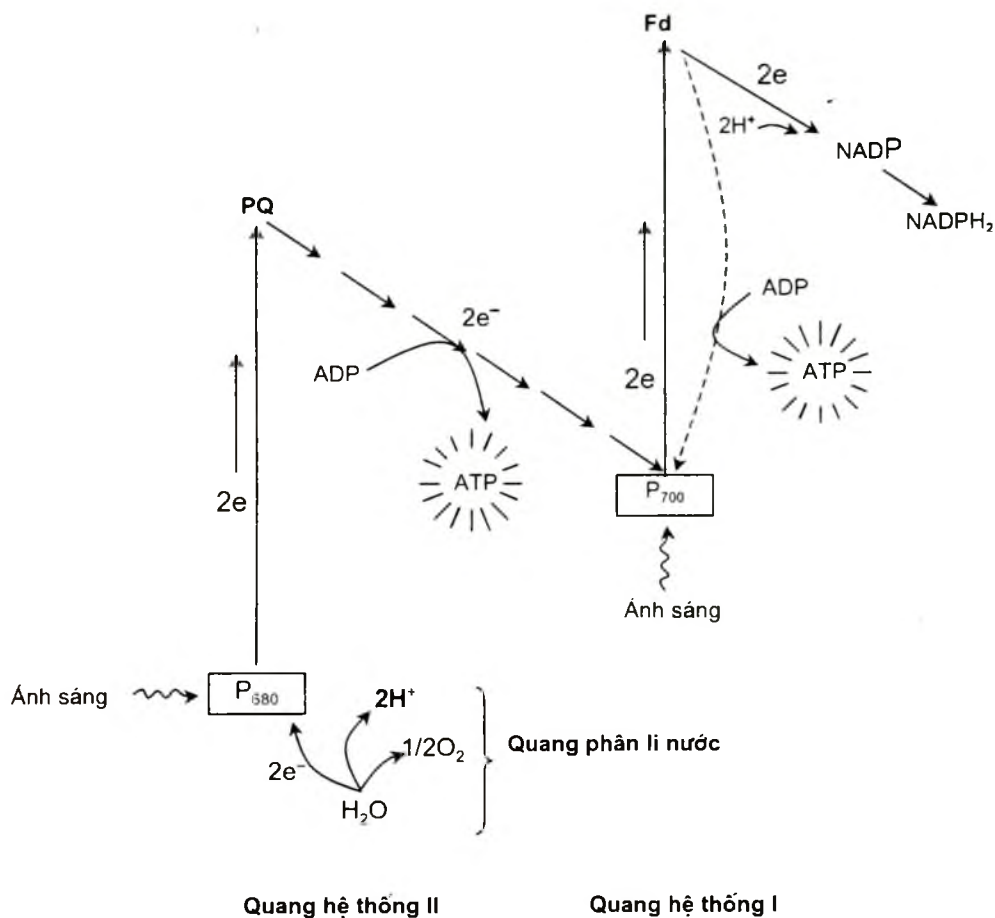
Giai đoạn vận chuyển năng lượng vào trung tâm phản ứng

Trạng thái kích thích sơ cấp (*) và trạng thái kích thích thứ cấp (ν) của phân tử diệp lục.

Kết thúc giai đoạn quang vật lý là năng lượng ánh sáng dưới dạng các dao động điện từ của các hạt photon đã chuyển thành năng lượng kích thích electron của phân tử diệp lục ở trung tâm phản ứng (P_{700}^*). Đây là quá trình mang bản chất vật lý.

3.1.2. Giai đoạn quang hoá học

Giai đoạn này gồm hàng loạt các phản ứng quang hoá học. Nội dung cơ bản của giai đoạn này là phân tử diệp lục P_{700} trong trung tâm phản ứng ở trạng thái kích thích sẽ tham gia vào các phản ứng quang hoá để chuyển năng lượng của electron kích thích vào liên kết cao năng của phân tử ATP và một phần năng lượng được sử dụng tạo nên chất khử NADPH_2 . Quá trình này gọi là quá trình quang phosphoryl hoá. Quang phosphoryl hoá có thể được hình dung theo sơ đồ ở hình 3.5 (sơ đồ Z):



Hình 3.5. Sơ đồ quang phosphoryl hoá trong quang hợp
 PQ: Plastoquynon; Fd: Ferredoxin

Có thể giải thích sơ đồ của quá trình quang phosphoryl hoá như sau:

– Quá trình chuyển vận electron

Electron sẽ được chuyển vận từ H₂O (có thế oxi hoá khử là +0,8V) đến NADP (-0,32V), electron chuyển vận ngược chiều điện trường (từ + đến -) nên cần hoạt hoá bởi năng lượng ánh sáng do diệp lục hấp thu. Để hướng dẫn đường đi của electron, có một loạt các chất sắp xếp một cách có trật tự trên màng thylacoit tạo nên chuỗi chuyển vận electron (CVĐT). Chuỗi CVĐT có nhiệm vụ chuyển electron từ phân tử H₂O đến chất nhận cuối cùng là NADP để khử nó thành NADPH₂ (cùng với H⁺).

Các thành viên chủ yếu của chuỗi CVĐT gồm: plastoquynon (PQ), cytocrom f, plastocyanin (PC), ferredoxin, NADP.

– Quá trình quang photphoryl hoá

Trên đường đi của electron qua nhiều chất CVĐT, năng lượng thừa được giải phóng ra lập tức liên kết vào liên kết cao năng photphat của phân tử ATP nhờ phản ứng photphoryl hoá:

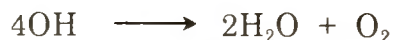


Như vậy, hai quá trình chuyển vận electron và photphoryl hoá xảy ra song song với nhau. Nếu như hai quá trình đó liên kết với nhau thì ATP được hình thành, còn nếu không tiếp hợp nhau thì năng lượng được giải phóng dưới dạng nhiệt vô ích. Ví dụ trong trường hợp gặp điều kiện "stress", màng thilacoit bị thương tổn thì hai quá trình đó bị tách rời và ATP không được hình thành.

– Có hai hệ thống sắc tố tham gia vào quá trình photphoryl hoá quang hoá: Hệ thống I có trung tâm phản ứng là P₇₀₀ (phân tử diệp lục có cực đại hấp thu là 700nm), còn hệ thống II có trung tâm phản ứng là P₆₈₀ (phân tử diệp lục có cực đại hấp thu là 680nm). Chúng hấp thu 2 quang tử để chuyển sang trạng thái kích thích. Năng lượng hấp thu này sẽ sử dụng cho quá trình photphoryl hoá để tạo nên ATP và NADPH₂.

– Quang phân li nước

Quang phân li nước là quá trình khởi nguồn cho quá trình photphoryl hoá này. Quá trình quang phân li nước diễn ra như sau:



Như vậy, 1 phân tử H₂O sẽ được phân li cho:

+ Electron (2e⁻) đưa vào chuỗi CVĐT quang hợp.

+ H⁺ (2H⁺) để khử NADP thành NADPH₂.

+ Giải phóng $1/2O_2$ vào không khí để điều hoà nồng độ oxi trong không khí.

Khi kết thúc pha sáng, có 3 sản phẩm sẽ được tạo thành là ATP, $NADPH_2$ và O_2 . Oxi sẽ bay vào không khí, còn năng lượng ATP và chất khử $NADPH_2$ sẽ được sử dụng để khử CO_2 trong pha tối của quang hợp để tạo nên các chất hữu cơ cho cây.

3.2. Pha tối và sự đồng hoá CO_2 trong quang hợp

Như đã nói ở trên pha sáng trong quang hợp tạo ra nguồn năng lượng ATP và hợp chất khử $NADPH_2$ để khử CO_2 thành glucit và các chất hữu cơ khác trong pha tối.

Nơi xảy ra pha tối là phần cơ chất trong lục lạp.

Pha tối diễn ra với hai nội dung cơ bản: cố định CO_2 và khử CO_2 .

Tuỳ thuộc vào con đường đồng hoá CO_2 trong quang hợp khác nhau mà người ta chia thế giới thực vật thành 3 nhóm:

– *Nhóm thực vật C_3* bao gồm các thực vật mà con đường quang hợp của chúng chỉ thực hiện duy nhất một chu trình quang hợp là C_3 (chu trình Calvin). Hầu hết cây trồng của chúng ta thuộc thực vật C_3 như lúa, đậu đỗ, khoai, sắn, cam, chanh, nhãn, vải....

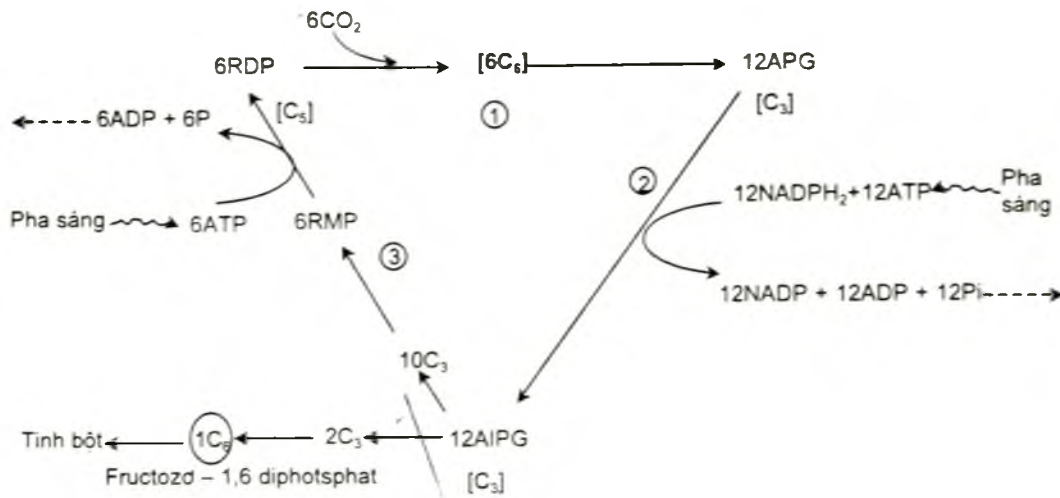
– *Nhóm thực vật C_4* gồm các thực vật mà con đường quang hợp của chúng là sự liên hợp giữa 2 chu trình quang hợp là chu trình C_4 và chu trình C_3 . Một số cây trồng thuộc nhóm này như mía, ngô, kê, cao lương...

– *Nhóm thực vật CAM* (Crassulacean Acid Metabolism) bao gồm các thực vật mọng nước như các loại xương rồng, dứa, hành, tỏi... Chúng thực hiện con đường quang hợp thích nghi với điều kiện khô hạn, bắt buộc phải đóng khí khổng vào ban ngày và chỉ mở khí khổng vào ban đêm.

3.2.1. Con đường quang hợp của thực vật C_3

Các thực vật C_3 chỉ tiến hành một chu trình quang hợp là chu trình C_3 hay còn gọi là chu trình Calvin, tên nhà bác học Mỹ đầu tiên phát hiện ra chu trình này. Người ta gọi tên chu trình C_3 vì sản phẩm đầu tiên tạo nên trong chu trình này là một hợp chất có 3C là axit photphoglixeric (APG).

Chu trình C_3 có thể trình bày vắn tắt như sau (hình 3.6)



Hình 3.6. Sơ đồ đơn giản của chu trình C_3 (chu trình Calvin)

Ghi chú: ① Giai đoạn cố định CO_2 ; ② Giai đoạn khử CO_2 ;

③ Giai đoạn tái tạo chất nhận CO_2

RDP: Ribulozơ-1,5 - diphotphat (C_5)

APG: Axit 3 photphoglixeric (C_3)

ALPG: Andêhit 3 photphoglixeric (C_3)

*** Giai đoạn cố định CO_2**

– Chất nhận CO_2 đầu tiên và cũng là duy nhất của chu trình là một hợp chất có 5C: Ribulozơ-1,5 - diphotphat (RDP).

– Sản phẩm đầu tiên ổn định của chu trình là hợp chất 3C: Axit photphoglixeric (APG).

– Phản ứng cacboxil hoá được xúc tác bởi enzym rất đặc trưng và phổ biến nhất cho cây C_3 là RDP-cacboxilaza.

*** Giai đoạn khử CO_2**

– Sản phẩm đầu tiên là APG sẽ bị khử ngay để hình thành nên ALPG, tức có sự khử từ chức axit thành chức andêhit.

– Pha sáng cung cấp năng lượng ATP và lực khử $NADPH_2$ cho phản ứng khử này. Để tạo nên 1 phân tử glucozơ thì pha sáng cần cung cấp cho phản ứng khử này $12 ATP + 12 NADPH_2$.

Như vậy, CO_2 vừa được cố định trong APG đã bị khử. Đây có thể xem là phản ứng quan trọng nhất trong pha tối.

** Giai đoạn tái tạo chất nhận CO_2 (RDP)*

– Một bộ phận AIPG (C_3) tách ra khỏi chu trình (2C_3) để đi theo hướng tổng hợp nên đường, tinh bột và các sản phẩm khác của quang hợp. Các sản phẩm này sau đó được vận chuyển ra khỏi lá để đến các cơ quan khác.

– Đại bộ phận AIPG (10C_3) trải qua hàng loạt các phản ứng phức tạp để cuối cùng tái tạo lại chất nhận CO_2 là RDP để khép kín chu trình.

– Giai đoạn tái tạo chất nhận CO_2 cũng cần năng lượng ATP của pha sáng đưa đến. Giai đoạn này cần 6ATP để tạo đủ chất nhận CO_2 cho việc hình thành nên 1 phân tử glucozơ. $\text{1} \text{ ATP}$.

Vậy thì để tạo nên 1 phân tử glucozơ, pha sáng cần cung cấp 18 ATP và 12 NADPH_2 . Đây là một lượng năng lượng lớn mà pha sáng phải bảo đảm đủ. Nếu vì lí do nào đó mà thiếu năng lượng thì quá trình khử CO_2 sẽ bị ức chế.

** Ý nghĩa của chu trình C_3*

– Chu trình C_3 là chu trình quang hợp cơ bản nhất của thế giới thực vật xảy ra trong tất cả thực vật, dù là thực vật thượng đẳng hay hạ đẳng, dù thực vật C_3 , C_4 hay thực vật CAM. Đây là chu trình khử CO_2 duy nhất để tạo nên các sản phẩm quang hợp trong thế giới thực vật.

– Trong chu trình tạo ra nhiều sản phẩm sơ cấp của quang hợp. Đó là các hợp chất C_3 , C_5 , C_6 ... Các hợp chất này là các nguyên liệu để tổng hợp nên các sản phẩm quang hợp thứ cấp như đường, tinh bột, axit amin, protein, lipit... Tùy theo bản chất của sản phẩm thu hoạch mà con đường đi ra của các sản phẩm thứ cấp khác nhau, nhưng chúng đều xuất phát từ các sản phẩm sơ cấp của quang hợp.

3.2.2. Con đường quang hợp của thực vật C_4

** Xuất xứ*

– Sau khi phát hiện ra chu trình Calvin (C_3) (Calvin được nhận giải thưởng Nobel năm 1961), người ta cho đây là chu trình quang hợp duy

nhất của thực vật. Tuy nhiên, sau đó một số nhà khoa học mà đứng đầu là Hatch và Slack đã phát hiện ra rằng ở một số cây trồng có nguồn gốc nhiệt đới như mía, ngô, cao lương, rau dền, cỏ gấu... có một con đường quang hợp rất đặc trưng mà sản phẩm tạo ra đầu tiên không phải là một hợp chất có 3C mà là một hợp chất có 4C. Chúng hoạt động quang hợp theo một con đường riêng gọi là con đường quang hợp của thực vật C₄.

– Thực ra những thực vật C₄ thực hiện đồng thời hai chu trình quang hợp liên hợp với nhau: chu trình C₄ (Chu trình Hatch–Slack) và chu trình C₃ (Chu trình Calvin). Chu trình C₄ có nhiệm vụ cố định CO₂, còn chu trình C₃ thì khử CO₂ để tạo nên các sản phẩm quang hợp.

** Đặc điểm của thực vật C₄*

– Về giải phẫu, lá của cây C₄ có hai loại tế bào đồng hoá và hai loại lục lạp có cấu trúc và chức năng khác nhau.

+ Tế bào thịt lá (mesophyll) chứa lục lạp của tế bào thịt lá. Lục lạp tế bào thịt lá có cấu trúc grana (màng thylacoit) rất phát triển. Chức năng của chúng là thực hiện chu trình C₄ tức là cố định CO₂.

+ Tế bào bao quanh bó mạch nằm sát cạnh các bó mạch dẫn. Tế bào này chứa lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch với cấu trúc grana rất kém phát triển. Trong các lục lạp này chứa rất nhiều hạt tinh bột. Chức năng của chúng là thực hiện chu trình C₃ để khử CO₂ tạo nên các sản phẩm quang hợp.

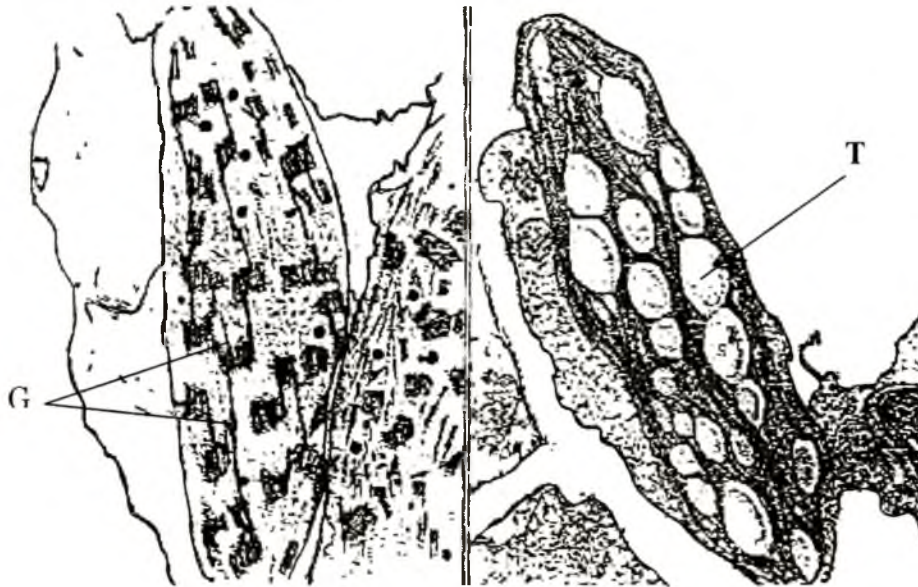
Kiểu cấu trúc của lá thực vật C₄ như trên gọi là *cấu trúc Kranz*.

– Chất nhận CO₂ đầu tiên không phải là hợp chất 5C (RDP) mà một hợp chất 3C là photphoenol pyruvic (PEP). Do vậy sản phẩm đầu tiên trong quang hợp của thực vật này là một hợp chất có 4C là axit oxaloaxetic (AOA).

– Enzim cố định CO₂ đầu tiên là PEP–cacboxylaza. Đây là một enzim có hoạt tính cực mạnh, có ái lực với CO₂ gấp 100 lần so với enzim RDP–cacboxylaza. Do vậy, năng lực cố định CO₂ của thực vật C₄ là rất lớn và rất hiệu quả. Nó có thể cố định CO₂ ở nồng độ cực kì thấp. Chính vì vậy mà chu trình C₄ được chuyên hoá cho việc cố định CO₂ có hiệu

quả nhất.

– Ngoài ra thực vật C_4 có một số đặc tính nổi bật khác như điểm bù CO_2 rất thấp vì khả năng cố định CO_2 rất cao, không có quang hô hấp hoặc rất yếu nên giảm thiểu sự phân huỷ chất hữu cơ giải phóng CO_2 ngoài sáng, năng suất cây trồng không bị giảm, cường độ quang hợp thường cao và năng suất sinh vật học rất cao...



Hình 3.7. Hai loại lục lạp trong lá ngô (ảnh kính hiển vi điện tử)

Lục lạp của tế bào thịt lá (bên trái) có cấu trúc grana (G) rất phát triển. Lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch (bên phải) không có grana và rất nhiều tinh bột (T).

** Chu trình quang hợp của cây C_4*

Con đường quang hợp của cây C_4 là sự liên hợp giữa hai chu trình C_4 và C_3 .

– Chu trình C_4 được tiến hành trong lục lạp của tế bào thịt lá. Nội dung của nó là cố định CO_2 để tạo nên sản phẩm đầu tiên của quang hợp.

+ Chất nhận CO_2 đầu tiên là photphoenol pyruvic (PEP) và sản phẩm tạo nên đầu tiên là một hợp chất có 4C là axit oxaloaxetic (AOA). Vì vậy mà ta gọi chu trình này là chu trình C_4 . Phản ứng cacboxil hoá

được xúc tác bằng enzym PEP–cacboxylaza, là enzym có hoạt tính cực kì mạnh, hơn hoạt tính của RDP–cacboxylaza đến 100 lần. Đây chính là mấu chốt làm cho hoạt động quang hợp của cây C_4 mạnh mẽ và có hiệu quả hơn so với thực vật khác.

+ AOA có thể biến đổi thành malat hoặc aspartat (cũng là C_4) tùy theo cây. Các C_4 di chuyển vào tế bào bao quanh bó mạch và lập tức bị phân huỷ để giải phóng CO_2 cung cấp cho chu trình C_3 và hình thành nên axit pyruvic (C_3). Axit pyruvic được quay trở lại tế bào thịt lá và biến đổi thành PEP để khép kín chu trình.

– Chu trình C_3 được tiến hành trong lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch bằng việc tiếp nhận CO_2 do chu trình C_4 cố định được cung cấp cho để khử thành các chất hữu cơ khác nhau cho cây.

Đường hướng của chu trình C_3 trong cây C_4 và C_3 là như nhau.

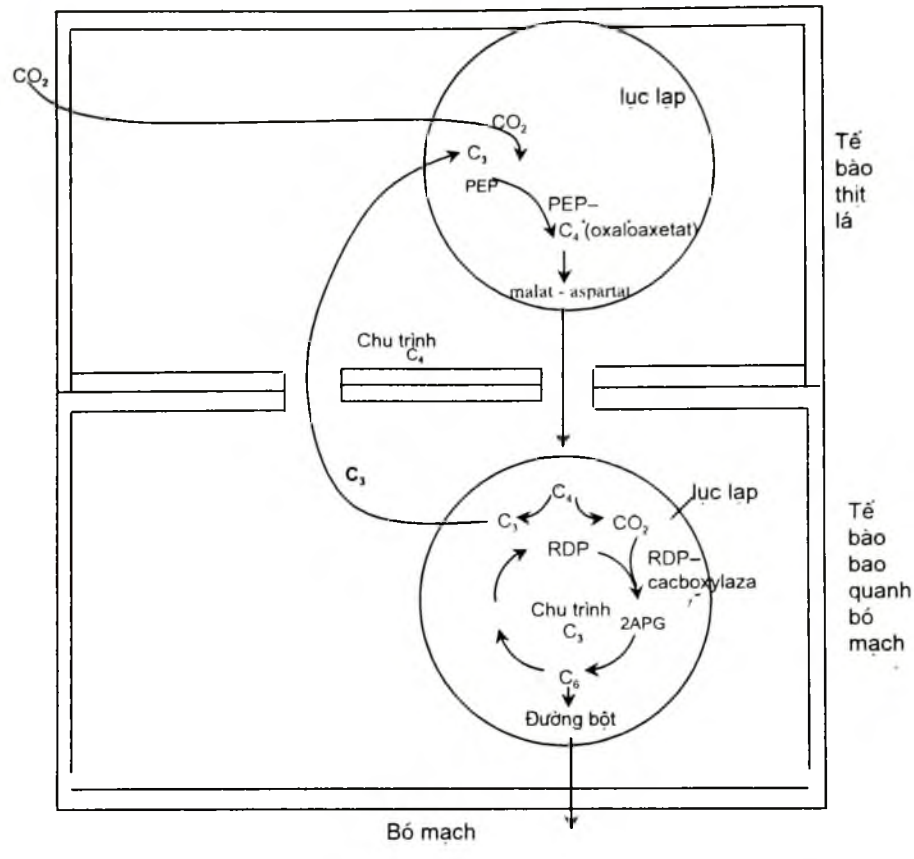
– Các sản phẩm quang hợp được tạo nên trong chu trình C_3 được đưa ngay vào bó mạch dẫn nằm cận kề tế bào bao quanh bó mạch để đưa ra khỏi lá. Nếu sản phẩm quang hợp ứ đọng thì quang hợp sẽ bị ngừng.

Vì vậy, cơ chế giảm nhanh nồng độ của sản phẩm quang hợp trong lá cũng là một ưu việt của thực vật C_4 .

** Ý nghĩa của con đường quang hợp của thực vật C_4*

– Đã có sự phân công trách nhiệm rõ ràng trong việc thực hiện chức năng quang hợp của cây C_4 . Một loại lục lạp chuyên trách cố định CO_2 một cách hiệu quả nhất còn một loại lục lạp chuyên khử CO_2 thành các chất hữu cơ cho cây. Do vậy mà hoạt động quang hợp của các cây C_4 mạnh hơn và có hiệu quả hơn các thực vật khác. Kết quả là năng suất sinh vật học của các cây C_4 thường rất cao.

– Xét về tiến hoá thì các cây C_4 có con đường quang hợp tiến hoá hơn thực vật C_3 và CAM.



Hình 3.8. Sơ đồ con đường quang hợp của thực vật C₄

3.2.3. Con đường quang hợp của thực vật CAM (Crassulacean Axit Metabolism)

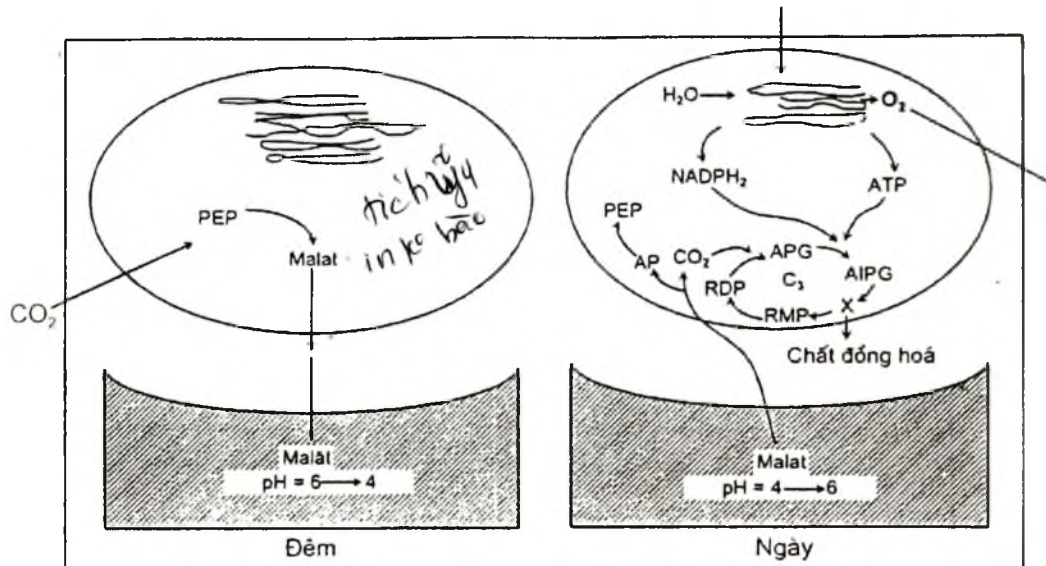
* Một số thực vật thường là các cây mọng nước sống trong điều kiện khô hạn, nhất là sống nơi hoang mạc thường xuyên thiếu nước. Chúng không được phép mở khí khổng vào ban ngày mà chỉ mở vào ban đêm, khi nhiệt độ không khí giảm xuống. Do vậy, CO₂ chỉ được xâm nhập vào lá vào ban đêm mà thôi.

Để thích nghi với điều kiện khó khăn như vậy, các cây mọng nước chọn lọc một con đường quang hợp đặc trưng riêng cho mình trong điều kiện khô hạn. Đó là sự cố định CO₂ vào ban đêm và khử CO₂ vào ban ngày.

Sơ đồ về con đường quang hợp của thực vật CAM được minh họa ở hình 3.9.

Điều khác biệt của thực vật CAM so với thực vật khác là sự phân định về thời gian của quá trình cố định CO_2 và khử CO_2 .

– Quá trình cố định CO_2 được thực hiện vào ban đêm. Ban đêm, khi nhiệt độ không khí giảm xuống thì khí khổng mở ra để thoát hơi nước và CO_2 sẽ xâm nhập vào lá qua khí khổng mở.



Hình 3.9. Sơ đồ vận tất con đường quang hợp của thực vật CAM

PEP: photphoenolpyruvic, AP: axit pyruvic, RMP: ribulozomonophotphat, RDP: ribulozodiphotphat, APG: axit photphoglixeric, AIPG: andêhit photphoglixeric

+ Chất nhận CO_2 đầu tiên cũng là PEP và sản phẩm đầu tiên cũng là AOA như cây C_4 . Quá trình này diễn ra trong lục lạp.

+ AOA sẽ chuyển hoá thành malat (cũng là C_4). Malat sẽ được vận chuyển đến dự trữ ở dịch bào và cả tế bào chất. Do đó mà pH của tế bào chuyển từ 6 đến 4 (axit hoá).

– Quá trình khử CO_2 diễn ra ban ngày khi có ánh sáng hoạt hoá hệ thống quang hoá và khí khổng đóng lại. Có 3 hoạt động diễn ra đồng thời vào ban ngày:

+ Hệ thống quang hoá hoạt động. Khi có ánh sáng thì pha sáng của quang hợp diễn ra và kết quả là hình thành nên ATP và NADPH_2 và giải phóng oxi. ATP và NADPH_2 sẽ được sử dụng cho khử CO_2 trong pha tối.

+ Malat lập tức bị phân huỷ để giải phóng CO₂ cung cấp cho chu trình C₃, còn axit pyruvic biến đổi thành chất nhận CO₂ là PEP.

+ Thực hiện chu trình C₃ như các thực vật khác để tổng hợp nên các chất hữu cơ cho cây.

** Ý nghĩa của con đường quang hợp của thực vật CAM*

– Đây là con đường quang hợp thích nghi với điều kiện khô hạn của các thực vật mọng nước. Nhờ con đường quang hợp này mà khả năng chịu hạn của chúng rất cao, hơn hẳn các thực vật chịu hạn khác.

– Do quang hợp trong điều kiện quá khô khản nên cường độ quang hợp của các thực vật mọng nước thường thấp, năng suất sinh vật học cũng vào loại thấp và sinh trưởng chậm hơn các thực vật khác.

Ba nhóm thực vật C₃, C₄ và CAM có nhiều đặc điểm khác nhau về quang hợp (bảng 3.1).

Bảng 3.1. So sánh đặc điểm quang hợp của ba nhóm thực vật

ĐẶC ĐIỂM	THỰC VẬT C ₃	THỰC VẬT C ₄	THỰC VẬT CAM
Giải phẫu Kranz	Không	Có	Không
Chất nhận CO ₂ đầu tiên	RDP	PEP	PEP
Sản phẩm đầu tiên	APG (C ₃)	AOA (C ₄)	AOA (C ₄)
Enzim cacboxyl hoá	RDP-cacboxylaza	PEP-cacboxylaza RDP-cacboxylaza	PEP-cacboxylaza RDP-cacboxylaza
Thời gian cố định CO ₂	Ngoài sáng	Ngoài sáng	Trong tối
Quang hô hấp	Cao	Rất thấp	Rất thấp
Ức chế quang hợp bởi O ₂	Có	Không	Có
Hiệu ứng nhiệt độ cao lên quang hợp (30–40°C)	Kìm hãm	Kích thích	Kích thích
Điểm bù CO ₂	Cao (25–100ppm)	Thấp (0–10ppm)	Thấp (0–5ppm)
Năng suất sinh vật học	Thấp đến cao	Cao	Thấp
Sự thoát hơi nước	Cao	Thấp	Rất thấp

3.2.4. Quang hô hấp (hô hấp sáng)

* Rất nhiều thực vật, đặc biệt là các cây C₃ có quá trình thải CO₂ ở ngoài sáng gọi là hô hấp sáng (quang hô hấp) để phân biệt với hô hấp tối

là quá trình hô hấp diễn ra bình thường trong cây. Hô hấp sáng và hô hấp tối giống nhau là cùng phân giải chất hữu cơ, có hấp thu O_2 và thải CO_2 . Nhưng chúng khác nhau cơ bản là quá trình hô hấp tối có giải phóng năng lượng mà hô hấp sáng không tạo ra năng lượng.

** Điều kiện để xảy ra hô hấp sáng là*

– Chỉ xảy ra ở thực vật C_3 , còn thực vật C_4 và CAM thì không xảy ra hoặc rất yếu.

– Có 3 bào quan tham gia vào quang hô hấp là lục lạp, ti thể và peroxisom.

– Quang hô hấp xảy ra mạnh trong điều kiện cường độ ánh sáng cao, nhiệt độ cao và nồng độ oxi cao.

** Ý nghĩa của quang hô hấp*

– Quang hô hấp là quá trình phân giải chất hữu cơ nên làm giảm năng suất cây trồng. Với các cây C_3 quang hô hấp có thể làm giảm từ 30 đến 50% năng suất cây trồng. Do vậy mà phương hướng chọn tạo giống cây trồng là chọn tạo các giống có quang hô hấp thấp sẽ làm tăng năng suất.

– Tuy vậy, có thể xem đây là một hướng biến đổi sản phẩm quang hợp có tính chất thích nghi của một số thực vật. Trong các điều kiện đặc biệt như nhiệt độ, ánh sáng và nồng độ oxi cao ức chế quang hợp thì cây buộc phải dành một lượng sản phẩm nhất định để chuyển hoá theo hướng hình thành nên 2 axit amin quan trọng là glixin và serin và từ đó tổng hợp protein. Ngoài ra, khi cường độ ánh sáng mạnh thì quá trình tổng hợp $NADPH_2$ tăng cường nên nồng độ $NADPH_2$ tăng gây ức chế quang hợp. Quang hô hấp sử dụng $NADPH_2$ nên làm giảm nồng độ của nó xuống và quang hợp tiến hành bình thường...

4. QUANG HỢP VÀ CÁC ĐIỀU KIỆN NGOẠI CẢNH

4.1. Ảnh hưởng của ánh sáng đến quang hợp

Ánh sáng là điều kiện cơ bản để tiến hành quang hợp. Cường độ ánh sáng và cả thành phần quang phổ ánh sáng đều ảnh hưởng đến hoạt động quang hợp của cây.

4.4.1. Cường độ ánh sáng

Khi nghiên cứu ảnh hưởng của cường độ ánh sáng đến quang hợp, ta lưu ý đến hai chỉ tiêu quan trọng là *điểm bù* và *điểm bão hoà ánh sáng* của quang hợp.

*** Điểm bù ánh sáng của quang hợp**

+ Khái niệm: Cường độ ánh sáng tối thiểu để cây bắt đầu quang hợp là rất thấp (cây có thể quang hợp ở ánh sáng buổi hoàng hôn, đèn điện yếu...), nhưng lúc này cường độ quang hợp (I_{qh}) rất thấp và luôn nhỏ hơn cường độ hô hấp (I_{hh}) và có sự thải CO_2 ra không khí. Khi cường độ ánh sáng tăng dần thì I_{qh} cũng tăng theo nhưng cường độ hô hấp tối không phụ thuộc vào ánh sáng nên không tăng. Đến một lúc nào đấy thì ta có $I_{qh} = I_{hh}$. *Cường độ ánh sáng mà tại đó $I_{qh} = I_{hh}$ gọi là điểm bù ánh sáng của quang hợp.*

Cường độ ánh sáng lớn hơn điểm bù thì $I_{qh} > I_{hh}$ và cây có tích lũy; và ngược lại.

+ Ý nghĩa của điểm bù ánh sáng

Dựa vào điểm bù ánh sáng, người ta chia thực vật thành cây ưa sáng và cây ưa bóng. Cây ưa sáng luôn có điểm bù ánh sáng cao hơn cây ưa bóng. Cây ưa bóng có điểm bù ánh sáng khoảng 0,2 – 0,5 klux, còn cây ưa sáng có điểm bù ánh sáng là 1 – 3 klux.

Do đó, nguyên tắc của chọn một tổ hợp cây trồng để trồng xen là chọn cây có điểm bù thấp trồng xen với cây có điểm bù cao. Chẳng hạn như người ta thường trồng xen giữa ngô có điểm bù cao với đậu đỗ có điểm bù thấp. Trong kĩ thuật canh tác đa tầng thì các cây trồng tầng trên luôn có điểm bù cao hơn cây trồng dưới. Khi ánh sáng xuyên qua các tầng lá trên thì các tầng lá ở dưới vẫn nhận được ánh sáng trên điểm bù và vẫn có tích lũy cho quần thể.

Trong một quần thể có diện tích lá quá cao (lớp) thì các tầng lá trên che khuất sáng các tầng lá dưới nên có thể chúng nhận được cường độ ánh sáng dưới điểm bù. Như vậy các tầng lá trên làm nhiệm vụ sản xuất chất hữu cơ, còn các tầng lá ở dưới chỉ có tiêu thụ sản phẩm quang hợp. Nếu các tầng lá nhận ánh sáng dưới điểm bù mà lớn hơn các tầng lá

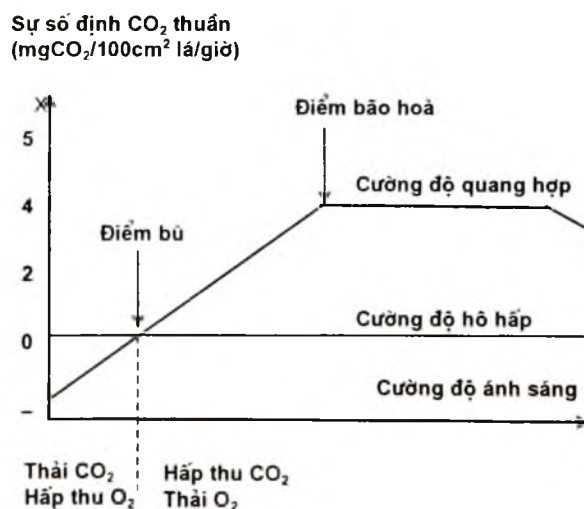
nhận ánh sáng trên điểm bù thì quần thể đó không có tích lũy và không tồn tại. Do đó khi tăng diện tích lá để tăng năng suất cây trồng ta phải luôn quan tâm đến mối quan hệ này trong một quần thể cây trồng.

** Điểm bão hoà ánh sáng*

+ Sau điểm bù ánh sáng, nếu cường độ ánh sáng tiếp tục tăng lên thì I_{qh} cũng tăng theo (gần như tăng tuyến tính), nhưng đến lúc nào đó thì I_{qh} tăng chậm và đạt cực đại. *Cường độ ánh sáng mà tại đó cường độ quang hợp đạt cực đại gọi là điểm bão hoà ánh sáng của quang hợp.*

Sau điểm bão hoà, nếu cường độ ánh sáng tiếp tục tăng thì I_{qh} vẫn đạt điểm bão hoà một giới hạn nữa. Khi cường độ ánh sáng quá mạnh thì quang hợp bị ức chế và đường biểu diễn cường độ quang hợp có xu hướng đi xuống.

+ Sự giảm quang hợp khi cường độ ánh sáng quá mạnh là do cấu trúc bộ máy quang hợp bị thương tổn, hệ thống sắc tố bị phá huỷ khi cường độ chiếu sáng quá mạnh nên phản ứng sáng và quá trình photphoryl hoá quang hoá bị ức chế, đồng thời các phản ứng tối cũng bị ức chế do protein bị biến tính...



Hình 3.10. Mối quan hệ giữa ánh sáng và quang hợp

+ Điểm bão hoà ánh sáng thay đổi tùy theo loại thực vật. Cây ưa bóng có điểm bão hoà ánh sáng thấp hơn cây ưa sáng. Ví dụ các cây họ đậu có điểm bão hoà ánh sáng khoảng 10 klux, trong khi đó các cây C_4 có điểm bão hoà ánh sáng là > 80 klux. Những thực vật có điểm bão hoà ánh sáng cao mà điểm bù ánh sáng lại thấp thì thường có năng suất sinh vật học rất cao như các cây C_4 (ngô, mía, cao lương).

4.1.2. Thành phần quang phổ của ánh sáng

Như đã trình bày ở trên, quang hợp chỉ xảy ra ở những vùng ánh sáng đơn sắc mà diệp lục hấp thu mà thôi. Do đó, có hai vùng ánh sáng mà cây có khả năng quang hợp là ánh sáng đỏ và ánh sáng xanh tím.

– Nếu cùng cường độ ánh sáng của ánh sáng đỏ (600–700nm) và ánh sáng xanh (420–470nm) chiếu đến lá thì tia đỏ có lợi cho quang hợp hơn ánh sáng xanh. Theo định luật quang hoá, tốc độ của phản ứng quang hoá không phụ thuộc vào độ lớn của năng lượng quang tử mà chỉ phụ thuộc vào số quang tử nhận được. Năng lượng của lượng tử ánh sáng đỏ nhỏ hơn nhiều so với ánh sáng xanh vì bước sóng ánh sáng đỏ dài hơn ánh sáng xanh. Vì vậy, khi có một cường độ ánh sáng như nhau, số quang tử của ánh sáng đỏ luôn nhiều hơn ánh sáng xanh tím. Do đó, phản ứng do ánh sáng đỏ kích thích nhiều hơn so với ánh sáng xanh.

– Nếu cùng có số lượng tử ánh sáng như nhau thì ánh sáng xanh có tác dụng hoạt hoá quang hợp mạnh hơn ánh sáng đỏ vì ánh sáng xanh làm tăng quang khử NADP lên 2 lần so với ánh sáng đỏ, kích thích enzym RDP - cacboxylaza và kích thích sự hình thành lục lạp...

-- Thành phần bức xạ Mặt Trời chiếu xuống Trái Đất thay đổi nhiều trong ngày và theo mùa. Buổi sáng và buổi chiều ánh sáng giàu tia đỏ, ban trưa ánh sáng có nhiều tia bước sóng ngắn.

Mặt khác, ánh sáng Mặt Trời chiếu xuyên qua lớp khí quyển gặp hơi nước và bụi làm khuếch tán gọi là ánh sáng khuếch tán, còn ánh sáng chiếu thẳng xuống mặt đất gọi là ánh sáng trực xạ. Có khoảng 60% ánh sáng trực xạ (trong đó 30 – 40% là tia sáng có lợi cho quang hợp), còn 40% là ánh sáng khuếch tán (50 – 90% trong chúng là tia sáng có lợi cho quang hợp). Cây hấp thụ ánh sáng khuếch tán mạnh hơn ánh sáng trực xạ.

Tóm lại, chất lượng ánh sáng (thành phần quang phổ ánh sáng) ảnh hưởng không những đến cường độ quang hợp (I_{qh}) mà còn ảnh hưởng đến chất lượng của quá trình quang hợp nữa.

4.1.3. Vận dụng vào sản xuất

– Để nâng cao năng suất cây trồng trên đồng ruộng, chúng ta cần bố trí thời vụ, mật độ thích hợp, trồng cây che bóng, xen gói vụ để có cường độ ánh sáng và thành phần quang phổ thích hợp cho từng loại cây và tăng hệ số sử dụng năng lượng ánh sáng mặt trời của các quần thể cây trồng.

– Cây trồng có thể sinh trưởng tốt và cho năng suất cao, chất lượng tốt khi chúng được trồng trong các nhà kính lớn được chiếu sáng nhân tạo bằng đèn điện. Ở các nước tiên tiến, hệ thống nhà kính được xây dựng rất nhiều ở vùng ven đô của các thành phố, thị trấn... để sản xuất rau ăn lá và rau quả cũng như các cây trồng khác. Tuy nhiên, khi chiếu sáng nhân tạo cho cây trong nhà kính cần quan tâm đến cường độ chiếu sáng và thành phần quang phổ để cây sinh trưởng, phát triển bình thường, cho năng suất cao và chất lượng tốt.

+ Đối với một số cây trồng, cường độ chiếu sáng tối thích như sau: các loại rau ăn lá, ăn quả thì cường độ chiếu sáng trên 1000lux; đậu Hà Lan: 1100lux; đậu tương: 2400lux; ngô: 1400 – 8000lux...

+ Ánh sáng của đèn điện có dây tóc rất nghèo ánh sáng xanh-tím nhưng nhiều tia ánh sáng đỏ-vàng và đặc biệt là giàu tia hồng ngoại. Hầu hết các cây hoà thảo có hạt, đậu tương, dưa chuột, cà chua... sinh trưởng, phát triển tốt trong điều kiện ánh sáng đèn điện có dây tóc.

Các đèn huỳnh quang (ánh sáng tương tự ánh sáng ban ngày) là nguồn sáng nhân tạo rất tốt cho cây sinh trưởng và phát triển, cho năng suất, chất lượng sản phẩm cao.

+ Ngoài ra các nhà khoa học còn quan sát thấy các bức xạ tử ngoại gần với bước sóng $\lambda = 300 - 400\text{nm}$ có lợi cho việc xây dựng cấu trúc của bộ máy quang hợp và tăng cường độ quang hợp, còn các bức xạ tử ngoại với $\lambda = 120 - 300\text{nm}$ ảnh hưởng không tốt cho quang hợp.

4.2. Quang hợp và nồng độ CO₂

CO₂ trong không khí là nguồn cung cấp cacbon cho quang hợp. Do đó nồng độ CO₂ trong không khí sẽ ảnh hưởng trực tiếp đến cường độ quang hợp.

Cũng tương tự như ánh sáng, hai chỉ tiêu quan trọng đánh giá mối quan hệ giữa nồng độ CO₂ trong không khí và hoạt động quang hợp của cây là điểm bù CO₂ và điểm bão hoà CO₂ của quang hợp.

4.2.1. Điểm bù CO₂ của quang hợp

** Khái niệm điểm bù CO₂*

Nồng độ CO₂ thấp nhất để cây bắt đầu quang hợp là 0,008 đến 0,01%. Khi nồng độ CO₂ tăng nhưng ở mức thấp thì $I_{qh} < I_{hh}$. Nếu tiếp tục tăng nồng độ CO₂ lên thì I_{qh} tăng lên nhưng I_{hh} không tăng và do đó đến một lúc nào đó ta có sự cân bằng giữa quang hợp và hô hấp, tức là $I_{qh} = I_{hh}$.

Nồng độ CO₂ trong không khí mà cây đạt được sự cân bằng giữa quang hợp và hô hấp gọi là điểm bù CO₂ của quang hợp.

– Điểm bù CO₂ thay đổi tùy theo từng loại cây. Các thực vật C₄ và CAM có điểm bù thấp hơn nhiều so với các cây C₃: cây C₃ có điểm bù CO₂ khoảng 0,005% (40 – 60ppm) và cây C₄ khoảng 0,0005% (5ppm).

4.2.2. Điểm bão hoà CO₂ của quang hợp

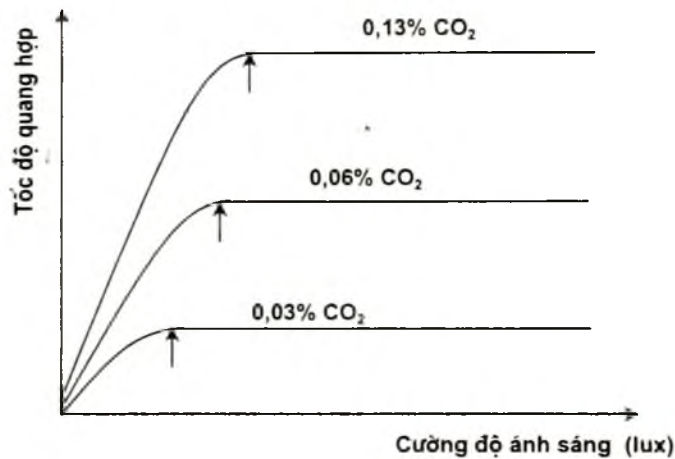
– Sau điểm bù nếu nồng độ CO₂ tiếp tục tăng thì cường độ quang hợp cũng tăng lên nhưng về sau thì tăng chậm dần và đến lúc nào đó I_{qh} không tăng nữa mặc dù nồng độ CO₂ vẫn tăng. *Nồng độ CO₂ trong không khí ứng với lúc quang hợp đạt cực đại gọi là điểm bão hoà CO₂ của quang hợp.*

Sau điểm bão hoà, nếu tiếp tục tăng hàm lượng CO₂ thì I_{qh} không tăng nữa mà có xu hướng giảm.

– Nhìn chung các cây trồng có điểm bão hoà CO₂ dao động từ 0,06 – 0,1%. Ở nồng độ CO₂ bão hoà này, I_{qh} của các cây lấy hạt có thể tăng gấp 2 lần, còn của các cây như cà chua, dưa chuột và cây rau có thể tăng 4 lần. Nồng độ CO₂ trong khí quyển là 0,03%. Như vậy từ nồng độ CO₂ trong không khí đến điểm bão hoà còn một khoảng cách xa (2 – 3 lần).

Do đó con người có thể điều chỉnh nồng độ CO_2 trong môi trường quang hợp để tăng năng suất cho các cây trồng.

– Điểm bù và bão hoà CO_2 của quang hợp ở thực vật còn phụ thuộc vào cường độ ánh sáng. Ở cùng một cường độ chiếu sáng, điểm bù và điểm bão hoà CO_2 của cây C_4 thấp hơn cây C_3 . Nếu đồng thời tăng nồng độ CO_2 và cường độ ánh sáng, điểm bão hoà CO_2 cũng tăng lên và có thể đạt đến 0,3 – 0,4%. Khi nồng độ CO_2 trong không khí lớn hơn 1% thì quá trình quang hợp bị ức chế (hình 3.11).



Hình 3.11. Ảnh hưởng của cường độ ánh sáng đến quang hợp ở nồng độ CO_2 khác nhau.

Nồng độ CO_2 tăng, điểm bão hoà ánh sáng cũng tăng.

4.2.3. Sự cân bằng CO_2 trong khí quyển

– Theo tính toán thì hàm lượng tuyệt đối của cacbon trong bầu không khí của Trái Đất khoảng 650 tỉ tấn tạo ra nồng độ CO_2 là 320ppm ($\approx 0,03\%$ – nghĩa là khoảng $0,16\text{g CO}_2/\text{m}^3$ không khí). Như vậy, nồng độ CO_2 này không đáp ứng nhu cầu tối thích cho quang hợp của cây. Đây chính là một trong những yếu tố hạn chế quang hợp và năng suất cây trồng.

– Hàng năm, do hoạt động của nền công nghiệp phát triển bổ sung khoảng trên 5 tỉ tấn CO_2 vào khí quyển. Đến năm 2002 nồng độ CO_2

trong không khí lên tới 400ppm. Lượng CO_2 này chỉ cung cấp từ 10 – 20kg/ ha/ ngày. Nhờ sự phân giải chất hữu cơ liên tục do vi sinh vật, hô hấp của hệ thống rễ cây... trong đất mà đất có khả năng cung cấp từ 30 – 70kg CO_2 / ha/ ngày. Đất càng nhiều chất hữu cơ thì khả năng cung cấp khí CO_2 càng lớn (10 – 25kg CO_2 / ha/ giờ).

– Trong điều kiện sinh trưởng bình thường, cây đồng hoá trung bình từ 120 – 250kg CO_2 / ha/ ngày làm cho hàm lượng khí CO_2 trong không khí bao quanh cây giảm. Nhưng nhờ có dòng khí lưu thông liên tục trong không khí với tốc độ dòng khí lưu chuyển khoảng 0,5m/ phút mà lớp không khí 1 mét trên thảm thực vật trong 1 ngày đã được đổi chỗ 350 lần. Nhờ vậy, trên 1ha trong 1 ngày có sự đổi chỗ của 3,6 triệu m^3 không khí và có thể cung cấp cho cây 1800kg CO_2 / ha, đảm bảo cho sự tạo thành 500kg chất khô/ ha/ ngày. Chính vì vậy, việc tăng nồng độ CO_2 trong lớp khí quyển bao quanh thực vật là rất cần thiết để tạo năng suất cao hơn.

4.2.4. Biện pháp tăng hàm lượng CO_2

– Trong sản xuất nông nghiệp, việc bón phân hữu cơ, tăng cường xới xáo đất cũng như bón vôi tạo pH thích hợp... để thúc đẩy hoạt động của vi sinh vật phân giải các chất hữu cơ giải phóng CO_2 vào khí quyển là những biện pháp hữu hiệu làm tăng lượng CO_2 cho quang hợp.

– Người ta có thể hình thành các hệ thống dẫn khí CO_2 từ các khu công nghiệp ra các cánh đồng để "bón" CO_2 cho cây.

– Có thể điều chỉnh nồng độ CO_2 trong hệ thống trồng cây trong nhà kính theo ý muốn để tăng hoạt động quang hợp và tăng năng suất rất nhiều.

4.3. Quang hợp và nhiệt độ

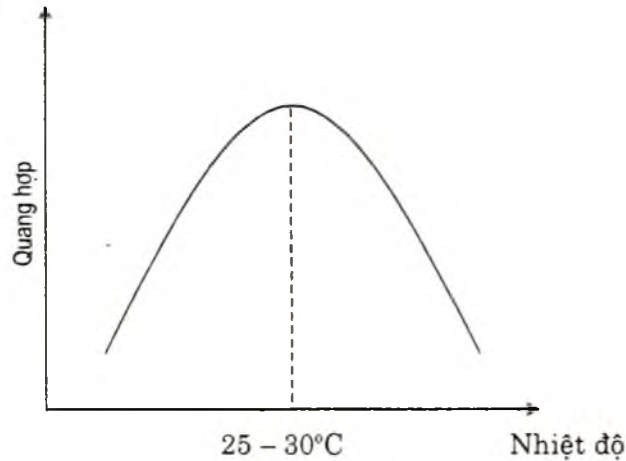
4.3.1. Nhiệt độ ảnh hưởng đến pha sáng và pha tối của quang hợp

– *Pha sáng*: Nhiệt độ ảnh hưởng đến tốc độ vận chuyển của electron trên chuỗi chuyển vận electron quang hợp. Phản ứng photphoryl hoá hình thành ATP và NADPH_2 rất nhạy cảm với nhiệt độ. Ngoài ra, nhiệt độ còn ảnh hưởng đến quá trình hình thành diệp lục và phân huỷ của diệp lục.

– *Pha tối*: Pha tối bao gồm các phản ứng hoá sinh nên chịu ảnh hưởng của nhiệt độ. Hệ số nhiệt độ Q_{10} của quang hợp trùng với Q_{10} của các phản ứng hoá học ($Q_{10} = 2 - 2,5$).

4.3.2. Giới hạn nhiệt độ của quang hợp

Mối quan hệ giữa nhiệt độ và quang hợp của cây có thể biểu diễn trên đồ thị 3.12.



Hình 3.12. Quan hệ giữa quang hợp và nhiệt độ

* Nhiệt độ tối thấp

Các cây nhiệt đới bắt đầu quang hợp ở nhiệt độ từ $5 - 7^{\circ}\text{C}$. Các cây vùng lạnh và vùng ôn đới bắt đầu quang hợp từ nhiệt độ dưới 0°C một ít. Đối với thực vật bậc cao, sự đồng hoá CO_2 bị đình chỉ khi cơ quan đồng hoá bị đóng băng. Nhiều thực vật ôn đới có thể quang hợp được ở nhiệt độ rất thấp ($-5 \div 7^{\circ}\text{C}$ và có khi đến -25°C . Rất ít loài có khả năng đồng hoá CO_2 ở nhiệt độ $< -25^{\circ}\text{C}$).

* Nhiệt độ tối ưu

+ Nhiệt độ tối ưu của quang hợp là khoảng nhiệt độ mà ở đó cường độ quang hợp của cây có thể đạt $\geq 90\%$ I_{qh} cực đại. Nhiệt độ tối ưu cũng thay đổi theo loại thực vật.

+ Đa số thực vật vùng nhiệt đới có nhiệt độ tối ưu cho quang hợp là $25^{\circ}\text{C} - 30^{\circ}\text{C}$. Với các cây vùng ôn đới, nhiệt độ tối thích cho quang hợp

vào khoảng $8^{\circ}\text{C} - 15^{\circ}\text{C}$; còn thực vật vùng sa mạc và thảo nguyên nóng thì quang hợp tối thích ở nhiệt độ cao hơn 40°C .

+ Nhiệt độ tối thích cũng có thể thay đổi tùy nhóm thực vật. Với thực vật C_3 , nhiệt độ tối thích khoảng $25-30^{\circ}\text{C}$; với thực vật C_4 , hiệu suất quang hợp tối ưu ở $35-40^{\circ}\text{C}$.

Từ nhiệt độ tối thấp đến nhiệt độ tối ưu, cường độ quang hợp tăng gần như tuyến tính.

* *Nhiệt độ tối cao*

+ Vượt quá nhiệt độ tối ưu thì quang hợp giảm dần và đến lúc nào đó cường độ quang hợp sẽ bằng cường độ hô hấp vì hô hấp không giảm mà tăng theo nhiệt độ. Nhiệt độ tại đó cường độ quang hợp bằng cường độ hô hấp gọi là *điểm bù nhiệt độ của quang hợp* và được xem là nhiệt độ tối cao của quang hợp (T_{\max}). Tại nhiệt độ tối cao, cây vẫn quang hợp nhưng không có tích lũy và nếu duy trì lâu thì cây sẽ chết.

+ Phần lớn cây trồng có T_{\max} vào khoảng $40-50^{\circ}\text{C}$. Một số cây hoà thảo nhiệt đới có T_{\max} khoảng $50-60^{\circ}\text{C}$. Với thực vật ôn đới thì T_{\max} thấp hơn.

Khi nhiệt độ vượt quá T_{\max} , hệ thống nguyên sinh chất hoàn toàn bị phá huỷ.

– Tóm lại, nhiệt độ ảnh hưởng đến quang hợp phụ thuộc vào các loài cây khác nhau, vào trạng thái sinh lý của cây, thời gian tác dụng, giới hạn nhiệt độ tác động và các điều kiện khác. Nhiệt độ không những làm thay đổi vận tốc của quá trình quang hợp mà còn gây ra những biến đổi sâu sắc về quá trình trao đổi chất và hình thành các sản phẩm trong quang hợp. Trong sản xuất ta cần bố trí thời vụ thích hợp cho từng loại cây trồng theo nhu cầu nhiệt độ của chúng đối với quang hợp để chúng có hoạt động quang hợp tối ưu và tích lũy cũng tối ưu.

4.4. Quang hợp và nước

4.4.1. Vai trò của nước đối với quang hợp

– Hàm lượng nước trong lá liên quan trực tiếp đến sự đóng mở của khí khổng, nên ảnh hưởng đến khả năng xâm nhập CO_2 vào tế bào lá để

thực hiện các phản ứng của quang hợp. Khi gặp hạn, khí khổng đóng lại để giảm thoát hơi nước và kèm theo CO₂ không vào lá được. Ngược lại, khi tế bào bão hoà nước thì khí khổng mở to nhất...

– Nước trong lá và trong tế bào cây nói chung ảnh hưởng đến tốc độ sinh trưởng của cây, đến sự hình thành của bộ máy quang hợp. Thiếu nước gây ra sự phân huỷ bộ máy quang hợp, làm suy thoái lục lạp, phá huỷ mối liên kết giữa diệp lục và protein...

– Hàm lượng nước trong lá quyết định tốc độ vận chuyển các sản phẩm ra khỏi lá làm cho quang hợp tiếp tục diễn ra. Thiếu nước, sản phẩm quang hợp bị tắc nghẽn, ức chế quang hợp.

– Nước là nguồn nguyên liệu trực tiếp của phản ứng quang hợp. Nó cung cấp electron và H⁺ để khử CO₂ thành các sản phẩm quang hợp.

4.4.2. Nước ảnh hưởng cả pha sáng và pha tối của quang hợp

– Trong pha sáng, nước bị quang phân li cung cấp electron và H⁺ để khử CO₂ trong pha tối.

– Trong pha tối, nước là dung môi cho các phản ứng hoá sinh và bảo đảm trạng thái keo nguyên sinh ổn định cho các phản ứng enzym xảy ra.

4.4.3. Hàm lượng nước trong lá và quang hợp

– Hàm lượng nước trong lá đạt trạng thái bão hoà và thiếu bão hoà một ít (5–10%) thì quang hợp đạt cực đại. Nếu độ thiếu bão hoà nước tăng lên trên 10% thì quang hợp bị giảm sút. Quang hợp ngừng khi độ thiếu bão hoà nước trong lá tăng trên 30%.

– Tuy nhiên tùy theo khả năng chống chịu hạn của cây mà mức độ giảm sút quang hợp là rất khác nhau. Thực vật càng chống chịu hạn tốt thì quang hợp giảm ít hơn khi thiếu nước.

– Khi thiếu nước thì khí khổng đóng lại, hoạt tính của enzym RDP-cacboxylaza bị giảm sút, sản phẩm quang hợp không được vận chuyển ra khỏi lá... làm giảm sút nhanh hoạt động quang hợp của lá.

– Trong sản xuất, ta cần có chế độ tưới nước hợp lí cho cây trồng để chúng có hoạt động quang hợp tối ưu và tránh hạn xảy ra.

4.5. Quang hợp và dinh dưỡng khoáng

4.5.1. Vai trò chung của chất khoáng đến quang hợp

Dinh dưỡng khoáng và quang hợp là hai quá trình liên quan mật thiết với nhau. Dinh dưỡng khoáng có thể ảnh hưởng trực tiếp và gián tiếp đến quang hợp và năng suất cây trồng trên 3 cơ sở chính sau đây:

– Tham gia xây dựng cấu trúc của bộ máy quang hợp (các protein cấu trúc, protein enzym, hệ thống sắc tố, các cấu phần của chuỗi vận chuyển electron trong lục lạp...).

– Tham gia vào các quá trình chuyển hoá năng lượng ánh sáng (quang năng) thành năng lượng hoá học (ATP).

– Tham gia vào sự điều tiết các hoạt động của hệ enzym quang hợp ở lục lạp.

– Ngoài ra, các nguyên tố khoáng còn ảnh hưởng đến tính thấm thấu của màng tế bào, thay đổi cấu tạo và điều chỉnh hoạt động của khí khổng, thay đổi độ lớn và số lượng lá cũng như cấu tạo giải phẫu của nó, ảnh hưởng đến thời gian sống của cơ quan đồng hoá ...

4.5.2. Vai trò của nitơ (N)

Vai trò đặc biệt quan trọng của nitơ (N) đối với quang hợp được thể hiện là hàm lượng N khá cao trong lục lạp (chiếm 75% tổng số N trong tế bào).

– N tham gia vào hình thành nên protein, axit nucleic và diệp lục có vai trò trong việc cấu trúc nên bộ máy quang hợp, bao gồm hệ thống màng thylacoit, màng lục lạp, chất nguyên sinh và sắc tố diệp lục...

– N tham gia vào thành phần của tất cả các enzym quang hợp vì nó ở trong thành phần protein của enzym, nhóm hoạt động của enzym và thành phần của ATP... nên N có vai trò quan trọng trong biến đổi chất và năng lượng trong quang hợp...

– Vì vậy, khi bón phân đạm, diệp lục nhanh chóng được hình thành làm cho lá xanh đậm, diện tích lá tăng lên rất nhanh và hoạt động quang hợp cũng tăng lên. Ngược lại, khi thiếu N thì lá vàng vì diệp lục thiếu, lá sẽ khô và rụng, giảm sút quang hợp... Do đó, việc sử dụng phân

đạm để tăng năng suất chủ yếu là tăng diện tích lá và khả năng quang hợp của chúng.

4.5.3. Vai trò của photpho (P)

– P có trong thành phần của photpholipit có vai trò kiến tạo nên hệ thống màng trong lục lạp, bao gồm màng thilacoit và màng bao bọc lục lạp.

– P tham gia vào các nhóm hoạt động của các enzym quang hợp như NADP và trong thành phần của hệ thống ADP – ATP. Do đó P đóng vai trò trong quá trình photphoryl hoá để hình thành ATP và NADPH₂. Đây là hai sản phẩm quan trọng của pha sáng được sử dụng để khử CO₂ trong pha tối.

– Vì vậy, sử dụng phân lân sẽ tăng cường hình thành bộ máy quang hợp và tăng cường hoạt động quang hợp của cây. Nếu thiếu P, lục lạp không được hình thành, phản ứng sáng và phản ứng tối đều bị ức chế...

4.5.4. Vai trò của kali (K)

– Có mặt với hàm lượng cao trong tế bào khí khổng, K có vai trò trong việc điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng, quyết định sự xâm nhập của CO₂ vào lá.

– K có mặt nhiều trong mô libe để làm nhiệm vụ vận chuyển các sản phẩm quang hợp từ lá đến các cơ quan tiêu thụ, giúp cho quá trình quang hợp diễn ra bình thường.

– K làm tăng khả năng thuỷ hoá của keo nguyên sinh chất, tăng khả năng giữ nước, giảm độ nhớt của chất nguyên sinh thuận lợi cho hoạt động quang hợp.

– Ngoài ra, K có khả năng hoạt hoá một số enzym tham gia vào quang hợp như RDP–cacboxylaza, ATP–aza...

– Vì vậy, bón phân K sẽ tăng cường độ quang hợp của cây trồng. Khi hàm lượng K trong mô giảm thấp xuống 0,2 – 0,6% khối lượng khô thì ức chế tổng hợp diệp lục, khí khổng đóng, phá huỷ trao đổi glucit trong tế bào, tích lũy nhiều monosaccarit và axit amin trong lá... nên quang hợp đình trệ.

4.5.5. Vai trò của nguyên tố trung và vi lượng

– Tham gia hình thành diệp lục như Mg có mặt trong phân tử diệp lục, Fe tham gia vào tổng hợp diệp lục... Thiếu Mg và Fe, lá lập tức bị vàng, quang hợp giảm sút.

– Các nguyên tố vi lượng hoạt hoá các enzym tham gia vào các phản ứng của quang hợp (Fe, Mn, Cu, Zn, Cl, B...).

– Phun phân vi lượng qua lá sẽ xúc tiến tổng hợp diệp lục, xúc tiến hoạt động quang hợp và vận chuyển các sản phẩm quang hợp...

5. QUANG HỢP VÀ NĂNG SUẤT CÂY TRỒNG

5.1. Hoạt động quang hợp quyết định 90 – 95% năng suất cây trồng

* Sản phẩm nông nghiệp chúng ta thu hoạch là đường, tinh bột, protein, chất béo... Nếu phân tích thành phần hoá học của sản phẩm thu hoạch thì thu được các số liệu sau: C chiếm 45% chất khô, O khoảng 42–45%, H khoảng 6,5%; tổng cộng 3 nguyên tố này trong sản phẩm là 93 – 95% khối lượng chất khô. Phần còn lại, chiếm khoảng dưới 10% là các nguyên tố khoáng. Như vậy, khoảng 90–95% sản phẩm thu hoạch cây lấy từ khí CO₂ và H₂O thông qua hoạt động quang hợp của lá cây. Chính vì vậy mà ta nói rằng quang hợp quyết định khoảng 90–95% năng suất cây trồng.

* Ở giai đoạn sinh trưởng mạnh nhất, cây tích lũy trung bình từ 80 – 150kg/ ha/ ngày đêm, cao nhất có thể đạt được 300 – 500kg/ ha/ ngày đêm. Cũng trong thời gian này, rễ cây lấy được từ đất từ 1 – 2kg nitơ, 0,25 – 0,5kg photpho, 2 – 4kg kali và 2 – 4kg các nguyên tố khác, tổng cộng từ 5 – 10kg chất khoáng. Nhờ bộ lá mà cây đồng hoá được từ 150 – 300kg, cũng có thể đạt tới 1000 – 1500kg CO₂ để chuyển hoá thành chất hữu cơ tích lũy trong cây nhờ quá trình quang hợp.

* Các nguyên tố khoáng (chỉ chiếm dưới 10% trong sản phẩm) có nhiệm vụ cấu tạo nên bộ máy quang hợp và kích thích hoạt động quang hợp để tổng hợp nên các chất hữu cơ tích lũy vào các sản phẩm thu hoạch. Vì hoạt động của bộ máy quang hợp quyết định 90–95% năng suất cây trồng nên tất cả các biện pháp điều chỉnh năng suất cây trồng đều phải thông qua điều chỉnh hoạt động của bộ máy quang hợp.

* Năng suất cây trồng gồm hai loại: năng suất sinh vật học được quyết định bởi quá trình quang hợp và năng suất kinh tế; ngoài quang hợp ra, còn được quyết định bởi quá trình vận chuyển và tích lũy chất hữu cơ về cơ quan kinh tế.

5.2. Năng suất sinh vật học và biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học

5.2.1. Định nghĩa

Tổng lượng chất khô mà cây trồng tích lũy được trên một đơn vị diện tích đất trồng trọt trong một thời gian nhất định (vụ, năm, hay chu trình sinh trưởng) gọi là năng suất sinh vật học (NSsvh).

Năng suất sinh vật học của cây chủ yếu do hoạt động quang hợp tích lũy lại trong tất cả các cơ quan bộ phận của cây.

5.2.2. Biểu thức tính NSsvh

Nếu gọi lượng CO₂ cây trồng đồng hoá được trên một đơn vị diện tích lá 1m²/ ngày đêm là F_{CO₂} (gam) và lượng chất khô cây tạo thành cũng trên diện tích lá 1m²/ ngày đêm đó là F_k (gam) thì tỉ số F_k/ F_{CO₂} = K_e (K_e được gọi là hệ số hiệu quả của quang hợp). Thông thường giá trị của K_e từ 0,3 – 0,5, trong điều kiện bất lợi thì K_e có thể = 0.

Do vậy lượng chất khô mà cây trồng tích lũy được/ ha/ ngày đêm được tính theo công thức:

$$C \text{ (chất khô)} = \frac{F_{CO_2} \cdot K_e \cdot L}{1000} \text{ (kg/ ha/ ngày đêm)}$$

Trong đó: L: m² lá/ha

1000: hệ số quy đổi từ gam ra kg.

Nếu cây trồng có thời gian sinh trưởng n ngày thì năng suất sinh vật học (NSsvh) được tính theo phương trình:

$$\sum_{i=1}^n = \frac{F_{CO_2} \cdot K_e \cdot L}{100000}$$

(Tạ/ ha)(100000 : hệ số quy đổi từ kg ra tạ)

5.2.3. Biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học

Theo vào biểu thức tính năng suất sinh vật học của cây trồng, NSsvh phụ thuộc vào ba nhóm chỉ tiêu :

- L: Diện tích lá tức là bề mặt công tác của quần thể cây trồng
- Hoạt động quang hợp của quần thể bao gồm: F_{CO_2} xem như tương đương với cường độ quang hợp, còn K_e phản ánh khả năng tích lũy nên tương đương với hiệu suất quang hợp của quần thể.
- n là thời gian sinh trưởng của cây trồng tính từ lúc cây mọc (xuất hiện lá có khả năng quang hợp) đến khi thu hoạch.

Do vậy, các biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học bao gồm: nâng cao diện tích lá, tăng cường hoạt động quang hợp và điều chỉnh thời gian quang hợp.

1) Biện pháp nâng cao diện tích lá

- Cơ sở khoa học

+ Bề mặt lá chính là cơ quan quang hợp để tạo ra các chất hữu cơ tích lũy vào các cơ quan kinh tế tạo nên năng suất cây trồng. Vì vậy, về nguyên tắc thì tăng diện tích lá là biện pháp quan trọng để tăng năng suất cây trồng.

+ Tuy nhiên, tăng diện tích lá bao nhiêu là tốt nhất?

- Nếu một quần thể có diện tích lá quá cao thì các tầng lá trên sẽ che khuất sáng các tầng lá ở dưới và các tầng lá ở dưới có thể nhận ánh sáng dưới điểm bù, tức là chất hữu cơ tạo ra trong quang hợp không bù đắp được chất hữu cơ tiêu hao trong hô hấp. Trong quần thể như vậy (lớp) xuất hiện mâu thuẫn sâu sắc giữa quang hợp và hô hấp: các tầng lá ở trên đóng vai trò sản xuất, còn các tầng lá dưới chuyên tiêu thụ sản phẩm. Nếu số tầng lá sản xuất bằng hay ít hơn tầng lá tiêu thụ thì quần thể không có tích lũy, không cho năng suất và nếu duy trì lâu cây sẽ chết.

- Nếu diện tích lá quá thấp sẽ lãng phí năng lượng ánh sáng và năng suất của quần thể sẽ thấp.

- Diện tích lá tối ưu của một quần thể là diện tích lá cho khả năng tích lũy cao nhất hay nói cách khác là có hiệu suất quang hợp cao nhất.

Cần xác định diện tích lá tối ưu để làm cơ sở cho việc điều chỉnh diện tích lá của quần thể. Diện tích lá tối ưu thay đổi tùy theo giống. Ví dụ các giống lúa cũ có diện tích lá tối ưu thấp ($2-3\text{m}^2$ lá/ 1m^2 đất), trong khi đó các giống lúa mới có loại hình thâm canh thì diện tích lá tối ưu rất cao ($6-8\text{m}^2$ lá/ 1m^2 đất).

+ Động thái phát triển diện tích lá của một quần thể cây trồng hàng năm có dạng đường cong 1 đỉnh mà cực đại trùng với giai đoạn ra hoa kết hạt. Vì vậy cần điều khiển sao cho diện tích lá sớm đạt cực đại tối ưu và duy trì trạng thái tối ưu càng lâu càng tốt.

– *Các chỉ tiêu xác định diện tích lá của quần thể cây trồng*

+ Chỉ số diện tích lá (hệ số lá) được đo bằng số m^2 lá/ 1m^2 đất trồng. Đây là chỉ tiêu quan trọng làm cơ sở cho việc tăng diện tích lá.

+ Thế năng quang hợp được đo bằng tổng số m^2 lá của quần thể tính theo từng ngày trong suốt đời sống của cây. Chỉ tiêu này đánh giá khả năng làm việc của một quần thể trong suốt chu kỳ sinh trưởng của mình. Thế năng quang hợp có thể đạt hàng triệu m^2/ha .

– *Biện pháp nâng cao diện tích lá*

+ Chọn giống có hệ số lá tối ưu cao là một hướng quan trọng của các nhà chọn tạo giống. Ví dụ như với giống lúa, tiêu chuẩn chọn lọc là: thấp cây, góc lá nhỏ, lá đứng và cứng... Với giống lúa đó, ta có thể cấy dày và bón đạm để tăng diện tích lá mà không bị lốp đổ.

+ Sử dụng phân bón, đặc biệt là phân đạm, để tăng nhanh chóng diện tích lá. Tuy nhiên không nên lạm dụng quá nhiều phân đạm mà nên bón cân đối với P và K.

+ Điều chỉnh mật độ là biện pháp đơn giản nhất để tăng diện tích lá. Tùy theo giống, mức độ thâm canh, độ màu mỡ của đất... mà ta xác định mật độ thích hợp, sao cho khi phát triển tối đa, quần thể có diện tích lá tối ưu.

+ Ngoài ra, cần phòng trừ sâu bệnh tấn công vào bộ lá và có biện pháp kéo dài tuổi thọ của lá.

2) Điều chỉnh hoạt động quang hợp

– Cường độ quang hợp được tính bằng lượng CO₂ cây hấp thu hoặc lượng O₂ cây thải ra hay lượng chất hữu cơ cây tích lũy trên một đơn vị diện tích lá trong một đơn vị thời gian. Ví dụ số mg CO₂/1dm² lá/1 giờ.

Cường độ quang hợp đánh giá khả năng hoạt động quang hợp của các quần thể cây trồng khác nhau. Nó là một chỉ tiêu thay đổi rất nhiều tùy thuộc vào giống, các cơ quan khác nhau, giai đoạn sinh trưởng, điều kiện ngoại cảnh...

– Hiệu suất quang hợp (HSQH)

+ HSQH là lượng chất khô cây trồng tích lũy được trên 1m² lá trong thời gian 1 ngày đêm. HSQH được tính theo công thức:

$$HSQH = \frac{P_2 - P_1}{1/2(L_2 + L_1) \cdot T}$$

Trong đó: P₁ và P₂ là khối lượng chất khô ban đầu và sau T ngày (g);

L₁ và L₂ là diện tích lá ban đầu và sau T ngày thí nghiệm (m²).

Nếu tính trong toàn bộ chu kỳ sinh trưởng của cây, hiệu suất quang hợp trung bình (HSQH_{TB}) được tính bằng:

$$HSQH_{TB} = \frac{NS_{svh}}{\text{Thế năng quang hợp}}$$

+ Hiệu suất quang hợp đánh giá khả năng tích lũy của quần thể cây trồng (lượng chất hữu cơ tạo ra trong quang hợp – lượng chất hữu cơ tiêu hao trong hô hấp) nên nó phản ánh năng suất cây trồng.

+ Hiệu suất quang hợp cũng thay đổi theo các giai đoạn sinh trưởng của cây. Thường thì giai đoạn nào có hoạt động quang hợp mạnh nhất, như giai đoạn làm đòng – trỗ bông, thì có hiệu suất quang hợp cao nhất.

– Biện pháp nâng cao cường độ và hiệu suất quang hợp

+ Chọn giống có hoạt động quang hợp tối ưu: cường độ và hiệu suất quang hợp cao. Đây là một hướng chọn tạo giống dựa trên hoạt động sinh lí của cây cần được quan tâm nhiều hơn.

+ Tạo mọi điều kiện để cho cây trồng hoạt động quang hợp tốt nhất,

nhất là vào giai đoạn hình thành năng suất kinh tế. Các biện pháp được áp dụng như là bố trí thời vụ tốt nhất, bón phân cân đối và hợp lí, bảo đảm đầy đủ nước nhất là giai đoạn ra hoa, kết quả và hình thành cơ quan dự trữ, phòng trừ sâu bệnh hại cây trồng...

3) Điều chỉnh thời gian quang hợp

Thời gian quang hợp của cây bao gồm thời gian quang hợp trong ngày, trong năm và tuổi thọ của cơ quan quang hợp, chủ yếu là tuổi thọ của lá.

+ *Thời gian quang hợp* trong ngày của các nước nhiệt đới thường ngắn hơn các nước ôn đới, nên năng suất cây trồng của ta thường thấp hơn các nước ôn đới. Ví dụ như năng suất khoai tây của các nước ôn đới rất cao (40–60 tấn/ha), còn của ta khoảng 10–20 tấn/ha.

Tuy nhiên thời gian quang hợp trong năm của các nước nhiệt đới dài hơn nhiều. Các nước ôn đới thường có 1 vụ trồng trọt trong năm. Các nước nhiệt đới có thể tận dụng thời gian quang hợp suốt quanh năm, bằng cách bố trí nhiều vụ trồng trọt trong năm và có thể xen canh gối vụ để tận dụng năng lượng ánh sáng rất phong phú...

+ *Tuổi thọ của lá* cũng được xem là thời gian quang hợp của cây trồng. Trong các lá thì các lá cuối cùng như lá đòng có ý nghĩa rất quan trọng vì gần như toàn bộ sản phẩm quang hợp của chúng được vận chuyển tích lũy vào các cơ quan kinh tế. Vì vậy, nhìn hình thái của lá đòng ta có thể dự đoán được năng suất của ruộng lúa.

Biện pháp kéo dài tuổi thọ của lá chủ yếu là bón phân đầy đủ và cân đối giữa N : P : K, bảo đảm đầy đủ nước và phòng trừ sâu bệnh hại lá...

5.3. Năng suất kinh tế (NSkt)

5.3.1. Định nghĩa

Năng suất kinh tế là lượng chất khô mà cây trồng tích lũy ở các bộ phận có giá trị kinh tế lớn nhất đối với con người trên một đơn vị diện tích trồng trọt trong một khoảng thời gian (vụ, mùa, năm...).

5.3.2. Biểu thức tính

$$NSkt = NSvsh \times Kkt \text{ (Kkt: Hệ số kinh tế)}$$

Từ đây suy ra: $Kkt = \frac{NSkt}{NSsvh}$

Tuỳ theo cây trồng khác nhau mà Kkt cũng khác nhau. Các cây sử dụng thân lá (rau thơm, rau cải, cây phân xanh...) thì Kkt = 1 hoặc ≈ 1 . Các cây lấy củ, hạt, quả... thì Kkt < 1.

NSkt là mục đích trồng trọt chính của con người, vì thế chúng ta phải sử dụng mọi biện pháp kĩ thuật thâm canh để nâng cao NSkt.

5.3.3. Biện pháp nhằm nâng cao NSkt của cây trồng

Từ công thức: $NSkt = NSsvh \times Kkt$ cho thấy, muốn nâng cao năng suất kinh tế thì phải nâng cao năng suất sinh vật học (NSsvh) và hệ số kinh tế (Kkt).

Năng suất kinh tế được quyết định chủ yếu bởi quá trình vận chuyển và tích lũy các chất hữu cơ về cơ quan kinh tế. Trong phần trên đã đề cập đến biện pháp nâng cao năng suất sinh vật. Tiếp đây là các biện pháp nâng cao hệ số kinh tế (Kkt) của cây trồng.

– Chọn tạo giống có hệ số kinh tế cao (Kkt)

Kkt là một chỉ tiêu phản ảnh đặc tính của giống. Chọn giống có Kkt cao là một hướng quan trọng của các nhà chọn tạo giống cây trồng. Ngày nay, có rất nhiều giống có hệ số kinh tế khá cao, tỉ lệ bông hạt, củ, quả... rất lớn nên năng suất của chúng thường cao. Ví dụ các giống lúa có Kkt dao động 0,3 – 0,5 nên năng suất chênh lệch rất nhiều.

– Tạo mọi điều kiện thuận lợi để huy động tối đa dòng chất hữu cơ vận chuyển về tích lũy ở các cơ quan kinh tế. Các biện pháp bao gồm tưới nước, phân bón, bố trí thời vụ, phòng trừ sâu bệnh...

+ Nước là yếu tố rất quan trọng đối với sự sinh trưởng và đặc biệt là sự vận chuyển các chất hữu cơ từ thân, lá về các cơ quan dự trữ (hạt, củ, quả, bắp...). Do đó trong giai đoạn hình thành cơ quan kinh tế nếu thiếu nước chẳng những quá trình thụ tinh, kết hạt kém mà quan trọng là kìm hãm tốc độ vận chuyển vật chất về cơ quan kinh tế nên hạt lép, lửng, khối lượng hạt nhỏ và NSkt giảm. Nếu gặp hạn sẽ làm ngừng sự vận chuyển chất hữu cơ cũng như có thể làm thay đổi chiều hướng dòng vận chuyển. Hiện tượng "chảy ngược dòng" các chất hữu cơ

từ cơ quan dự trữ về các cơ quan dinh dưỡng ảnh hưởng nghiêm trọng đến NSkt. Do đó, việc bảo đảm đủ nước, nhất là trong thời gian hình thành cơ quan kinh tế có ý nghĩa quyết định trong việc tăng năng suất kinh tế của cây trồng.

+ Phân bón cũng có tác dụng tăng cường dòng vận chuyển vật chất về cơ quan dự trữ. Trong các loại phân bón, phân kali có ý nghĩa quan trọng trong việc huy động dòng chất hữu cơ chảy về cơ quan dự trữ. Vì vậy K có mặt rất nhiều trong mô libe. Kali là nguyên tố mang lại hiệu quả cao đối với tất cả các loại cây trồng, nhưng đặc biệt là cây lấy bột, đường (khoai tây, khoai lang, mía, củ cải đường...). K làm tăng hàm lượng đường, tinh bột, làm củ mẩy, hạt chắc, cây mía và quả ngọt hơn...

Đối với các cây họ Đậu (lạc, đậu tương, đậu cove, đậu đũa...) không thể thiếu photpho. Vì vậy trong sản xuất nông nghiệp, bón phân lân mang lại hiệu quả cao đối với các cây họ Đậu.

Các nguyên tố vi lượng khác như: Cu, Zn, B, Mo, Mn... tham gia vào cấu trúc và kích thích hoạt động của hầu hết các enzym trong quang hợp cũng như ảnh hưởng tốt đến sự vận chuyển các sản phẩm quang hợp về cơ quan kinh tế, làm tăng NSkt của cây trồng.

Việc sử dụng phân bón lá chứa các nguyên tố vi lượng và các chất điều hoà sinh trưởng là biện pháp kích thích dòng vận chuyển chất hữu cơ về tích lũy trong các cơ quan dự trữ...

+ Ngoài ra, việc bố trí thời vụ một cách hợp lí cho từng loại cây trồng để lúc hình thành cơ quan kinh tế có các điều kiện sinh thái thuận lợi nhất (nhiệt độ, ẩm độ, ánh sáng...) cho quá trình thụ phấn, thụ tinh và tích lũy vào cơ quan dự trữ.

Việc phòng trừ sâu bệnh kịp thời sẽ tạo điều kiện cho cây tích lũy tốt, góp phần tăng năng suất kinh tế...

TÓM TẮT CHƯƠNG 3

■ Quang hợp là quá trình biến đổi quang năng thành hoá năng xảy ra ở thế giới thực vật. Nó có ý nghĩa quyết định cho sự sống của mọi sinh vật và con người trên hành tinh. Với sản xuất nông nghiệp, hoạt động quang hợp quyết định 90–95% năng suất cây trồng.

■ Cơ quan chính của cây thực hiện quang hợp là lá. Trong lá, lục lạp là bào quan trực tiếp tham gia quang hợp. Hình thái, số lượng và đặc biệt cấu trúc của lục lạp có ý nghĩa quan trọng. Trong lục lạp, hệ thống màng thylacoit có nhiệm vụ thực hiện pha sáng và cơ chất thực hiện pha tối của quang hợp.

■ Trong các sắc tố quang hợp, diệp lục đóng vai trò trung tâm trong việc hấp thụ và biến đổi quang năng thành hoá năng. Về cấu tạo, phân tử diệp lục có nhân trung tâm là vòng Mg–pocphirin có hệ thống nối đôi đơn cách đều (liên hợp) rất hoạt động về quang hoá nên có nhiệm vụ hấp thụ năng lượng ánh sáng. Phần đuôi có nhiệm vụ định hướng phân tử diệp lục vào màng thylacoit. Quang phổ hấp thụ của diệp lục ở vùng ánh sáng đỏ và xanh tím; và quang hợp chỉ xảy ra ở 2 vùng ánh sáng đó.

■ Pha sáng của quang hợp gồm giai đoạn quang vật lí và giai đoạn quang hoá học. Trong giai đoạn quang vật lí, phân tử diệp lục tiếp nhận ánh sáng và chuyển sang trạng thái kích thích electron và tiếp theo năng lượng kích thích electron đó sẽ được chuyển vào trung tâm phản ứng cũng dưới dạng kích thích electron ở trạng thái thứ cấp (P^*_{700}). Trong giai đoạn quang hoá học, năng lượng của phân tử diệp lục kích thích ở trung tâm phản ứng tham gia vào quá trình chuyển vận electron trên chuỗi CVĐT quang hợp và năng lượng giải phóng ra được liên kết với quá trình photphoryl hoá để hình thành nên ATP và $NADPH_2$, đồng thời giải phóng O_2 vào không khí...

■ Tùy theo loại thực vật mà pha tối của quang hợp diễn ra theo các con đường khác nhau. Ở thực vật C_3 , con đường quang hợp chỉ bằng chu trình quang hợp duy nhất là chu trình C_3 mà sản phẩm đầu tiên là 1 hợp chất 3 C là APG. Thực vật C_4 có con đường quang hợp là sự liên hợp giữa chu trình C_4 (cố định CO_2) xảy ra trong lục lạp của tế bào thịt lá và chu trình C_3 (khử CO_2) xảy ra trong lục lạp của tế bào bao quanh bó

mạch. Con đường quang hợp của các thực vật mọng nước (CAM) là một con đường quang hợp thích nghi trong điều kiện khô hạn. Quá trình cố định CO_2 xảy ra vào ban đêm khi khí khổng mở, còn quá trình khử CO_2 thành các sản phẩm quang hợp lại diễn ra vào ban ngày khi khí khổng hoàn toàn khép lại để tránh mất nước nguy hiểm. Sự đa dạng của các con đường quang hợp thể hiện tính đa dạng và thích ứng về sinh lí của thế giới thực vật.

■ Quang hợp chịu ảnh hưởng rất rõ rệt của các điều kiện ngoại cảnh bao gồm ánh sáng, nhiệt độ, CO_2 , nước, chất khoáng...

Ánh sáng cung cấp nguồn năng lượng vô tận cho quang hợp; cường độ và chất lượng ánh sáng đều ảnh hưởng lên hoạt động quang hợp.

Nước bị quang phân li để cung cấp electron và H^+ cho việc khử CO_2 nên hàm lượng nước trong lá quyết định cường độ quang hợp.

CO_2 sẽ bị khử trong lá thành các chất hữu cơ nên hàm lượng CO_2 trong khí quyển có ảnh hưởng đến hoạt động quang hợp.

Nhiệt độ ảnh hưởng đến pha sáng và cả pha tối quang hợp. Bảo đảm nhiệt độ tối ưu cho quang hợp của cây trồng là rất cần thiết.

Các chất khoáng tham gia cấu tạo bộ máy quang hợp và hoạt hoá các enzym tham gia vào quang hợp đồng thời xúc tiến vận chuyển sản phẩm quang hợp...

■ Hoạt động quang hợp quyết định 90–95% năng suất cây trồng nên cần có các biện pháp điều chỉnh quang hợp để tăng năng suất cây trồng.

Năng suất sinh vật học do quá trình quang hợp quyết định. Để nâng cao năng suất sinh vật học, ta có các biện pháp tác động như tăng diện tích lá đến mức độ tối thích, tăng cường độ và hiệu suất quang hợp, điều chỉnh thời gian quang hợp bằng cách tăng vụ, xen canh, gối vụ để tăng hệ số sử dụng quang năng và phải kéo dài tuổi thọ và khả năng làm việc của lá.

Năng suất kinh tế phụ thuộc chủ yếu vào quá trình vận chuyển và tích lũy chất hữu cơ về cơ quan kinh tế. Do vậy, ngoài việc chọn tạo giống có Kkt cao thì phải tạo mọi điều kiện thuận lợi nhất để huy động tối đa các chất hữu cơ về tích lũy ở cơ quan kinh tế như biện pháp tưới nước, bón phân, bố trí thời vụ hợp lí...

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Hãy định nghĩa và viết phương trình tổng quát chung của 2 pha quang hợp?
2. Nêu ý nghĩa của quang hợp đối với thực vật, các sinh vật khác và con người? Vai trò của cây xanh và sản xuất nông nghiệp trong tương lai?
3. Vẽ sơ đồ cấu tạo của lá và chỉ ra vai trò của các thành phần cấu tạo đó trong quang hợp?
4. Vẽ khái quát của một lục lạp điển hình và nêu vai trò của các thành phần cấu tạo nên lục lạp?
5. Nêu các đặc điểm về hoá học của phân tử diệp lục và ý nghĩa trong hoạt động quang hợp?
6. Trình bày quang phổ hấp thụ của diệp lục và ý nghĩa của nó trong quang hợp?
7. Đặc tính của nhóm sắc tố carotenoit và vai trò của chúng trong quang hợp?
8. Hãy trình bày khái quát nội dung của giai đoạn quang vật lí và nêu ý nghĩa của giai đoạn này?
9. Hãy trình bày khái quát giai đoạn quang hoá học của quang hợp và ý nghĩa của giai đoạn này?
10. Đặc điểm quang hợp của nhóm thực vật C_3 và ý nghĩa?
11. Đặc điểm quang hợp của nhóm thực vật C_4 và ý nghĩa?
12. Đặc điểm quang hợp của nhóm thực vật CAM và ý nghĩa?
13. Hãy trình bày ảnh hưởng của các điều kiện ngoại cảnh (ánh sáng, nhiệt độ, nước, CO_2 , chất khoáng) đến quang hợp. Những hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong sản xuất?
14. Năng suất sinh vật học và biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học?
15. Năng suất kinh tế và biện pháp nâng cao?

CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

- Vai trò quan trọng nhất của quang hợp với sự sống là:
A. Cung cấp thức ăn
B. Cung cấp năng lượng
C. Làm trong lành không khí
D. Quan điểm khác.
- Cơ quan nào không thể quang hợp được?
A. Lá
B. Hoa
C. Củ
D. Quả.
- Hình dạng bầu dục của lục lạp có ý nghĩa gì? (ý nào chính xác nhất)
A. Dễ dàng vận động
B. Tránh phá huỷ diệp lục
C. Hấp thu năng lượng nhiều nhất
D. Hấp thu năng lượng hiệu quả nhất.
- Diệp lục a so với diệp lục b bằng:
A. Bằng nhau
B. Hai lần
C. Ba lần
D. Bốn lần.
- Màng bao bọc lục lạp không có vai trò:
A. Bảo vệ
B. Điều chỉnh thẩm thấu
C. Điều chỉnh tính thấm
D. Ngăn cách.
- Màng thylacoit của lục lạp có vai trò:
A. Di truyền tế bào chất
B. Thực hiện pha sáng
C. Thực hiện pha tối
D. Tổng hợp protein.
- Cơ chất của lục lạp có nhiệm vụ:
A. Di truyền tế bào chất
B. Thực hiện pha sáng
C. Thực hiện pha tối
D. Tổng hợp protein.
- Diệp lục không tham gia vào quá trình này:
A. Hấp thu năng lượng ánh sáng
B. Vận chuyển năng lượng
C. Tham gia biến đổi năng lượng
D. Tham gia khử CO_2 .
- Vai trò nào có ý nghĩa quyết định với nhóm carotenoid?

- A. Bảo vệ diệp lục
 - B. Truyền năng lượng cho diệp lục
 - C. Tham gia quang phân li nước
 - D. Tham gia quang hợp.
- 10.** Pha sáng (pha tối) xảy ra ở đâu?
- A. Màng lục lạp
 - B. Màng thylacoit
 - C. Cơ chất
 - D. Grana (hạt).
- 11.** Quá trình nào không xảy ra trong giai đoạn quang vật lí?
- A. Hấp thu năng lượng ánh sáng
 - B. Vận chuyển năng lượng
 - C. Kích thích electron
 - D. Biến đổi năng lượng thành năng lượng hoá học.
- 12.** Sản phẩm pha sáng dùng để khử CO_2 trong pha tối gồm:
- A. ATP
 - B. NADPH_2
 - C. $\text{ATP} + \text{NADPH}_2$
 - D. $\text{C} + \text{O}_2$
- 13.** Để tạo nên 1 phân tử glucozơ, pha sáng cần cung cấp:
- A. $12\text{ATP} + 12\text{NADPH}_2$
 - B. $12\text{ATP} + 18\text{NADPH}_2$
 - C. $18\text{ATP} + 12\text{NADPH}_2$
 - D. $18\text{ATP} + 18\text{NADPH}_2$.
- 14.** Sự giống nhau giữa cây C_3 và cây C_4 là:
- A. Chất nhận CO_2
 - B. Sản phẩm đầu tiên của quang hợp
 - C. Enzim cố định CO_2
 - D. Thời gian cố định CO_2 .
- 15.** Sự khác nhau giữa cây C_3 và cây C_4 là:
- A. Sản phẩm pha sáng
 - B. Sản phẩm pha tối
 - C. Sản phẩm đầu tiên của quang hợp
 - D. Sản phẩm photphoryl hoá.

16. Thực vật C_4 và CAM khác nhau ở chỗ:
- A. Sự cố định CO_2
 - B. Thời gian cố định CO_2
 - C. Sản phẩm đầu tiên
 - D. Chu trình khử CO_2 .
17. Sự khác nhau giữa hô hấp sáng và hô hấp tối là:
- A. Tạo ra năng lượng ATP
 - B. Phân giải chất hữu cơ
 - C. Giảm năng suất cây trồng
 - D. Hấp thu O_2 và thải CO_2 .
18. Cây nào thuộc nhóm cây C_3 (C_4 , CAM)?
- A. Mía
 - B. Thanh long
 - C. Lúa.
19. Vai trò mấu chốt nhất của nước đối với quang hợp là:
- A. Cung cấp electron và H^+
 - B. Giải phóng O_2 cho không khí
 - C. Vận chuyển sản phẩm quang hợp
 - D. Dung môi cho các phản ứng.
20. Tại điểm bù quang hợp:
- A. $I_{qh} = I_{hh}$
 - B. $I_{qh} < I_{hh}$
 - C. $I_{qh} > I_{hh}$
 - D. $I_{qh} = 0$.
21. Điểm bão hoà ánh sáng của cây C_3 so với cây C_4 :
- A. Bằng
 - B. Nhỏ hơn
 - C. Lớn hơn
 - D. Ý kiến khác.
22. Nhiệt độ ảnh hưởng đến pha nào của quang hợp?
- A. Pha sáng
 - B. Pha tối
 - C. A+B
 - D. Pha sáng > pha tối.
23. Điểm bù CO_2 của quang hợp:
- A. $TVC_3 = TVC_4$
 - B. $TVC_3 > TVC_4$
 - C. $TVC_3 < TVC_4$
 - D. Ý khác.
24. Nồng độ CO_2 bão hoà của quang hợp so với nồng độ CO_2 trong khí quyển (0,03%):
- A. Lớn hơn
 - B. Nhỏ hơn
 - C. Bằng
 - D. Không tán thành.
25. Vai trò nào của N đối với quang hợp là quan trọng nhất?
- A. Tăng diện tích
 - B. Tăng diện tích lá
 - C. Thành phần enzim
 - D. Quan điểm khác.

- 26.** Hoạt động nào có tổn hại đến năng suất?
- | | |
|----------------------------|------------------------------|
| A. Cố định CO ₂ | B. Thải CO ₂ |
| C. Khử CO ₂ | D. Hấp thu CO ₂ . |
- 27.** Biện pháp điều khiển quang hợp để tăng NSsvh kém chính xác nhất?
- | | |
|----------------------|----------------------------|
| A. Tăng diện tích lá | B. Tăng cường độ quang hợp |
| C. Tăng hiệu suất QH | D. Tăng thời gian QH. |
- 28.** Năng suất kinh tế quyết định chủ yếu do:
- | | |
|------------------------|----------------------|
| A. Quang hợp | B. Dinh dưỡng khoáng |
| C. Vận chuyển tích lũy | D. Chế độ nước. |
- 29.** Biện pháp kĩ thuật hiệu quả nhất để tăng diện tích lá?
- | | |
|--------------|------------------|
| A. Mật độ | B. Phân bón |
| C. Tưới nước | D. Trừ sâu bệnh. |

Chương 4

HÔ HẤP CỦA THỰC VẬT

■ Hô hấp là một chức năng sinh lí quan trọng, là trung tâm của quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lí xảy ra trong cây. Nó cung cấp năng lượng cho tất cả các hoạt động sống của thực vật và ảnh hưởng đến năng suất cây trồng.

■ Nắm được cấu trúc liên quan đến chức năng của ti thể, vai trò của các yếu tố cấu trúc của ti thể. Quá trình phân giải oxi hoá chất hữu cơ bắt nguồn từ tế bào chất, sau đó là ở khoang ti thể và kết thúc ở màng trong của ti thể với kết quả cuối cùng là tạo ra các phân tử ATP.

■ Cần hiểu biết mối quan hệ giữa các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, ẩm độ, nồng độ O₂ và CO₂ trong không khí... với hoạt động hô hấp của cây. Trên cơ sở đó, có biện pháp điều chỉnh hô hấp của cây trồng trên đồng ruộng cũng như trong kho nông sản phẩm theo hướng có lợi cho con người...

1. KHÁI NIỆM CHUNG VỀ HÔ HẤP CỦA THỰC VẬT

1.1. Định nghĩa và phương trình tổng quát của hô hấp

1.1.1. Định nghĩa

Hô hấp của thực vật là quá trình phân giải oxi hoá các chất hữu cơ, trước hết là glucit với sự tham gia của oxi không khí cho đến sản phẩm cuối cùng là CO₂ và H₂O đồng thời giải phóng năng lượng cung cấp cho tất cả các hoạt động sống của cây và tạo ra các sản phẩm trung gian cho các quá trình sinh tổng hợp các chất khác nhau trong cây.

Như vậy thì cần hiểu hô hấp không chỉ là quá trình phân giải thuần túy mà kèm theo là cả quá trình tổng hợp nữa (vừa mang ý nghĩa dị hoá, vừa mang ý nghĩa đồng hoá).

1.1.2. Phương trình tổng quát

– Phương trình đơn giản nhất của hô hấp:

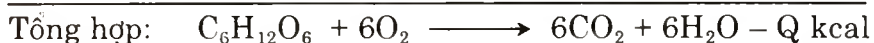
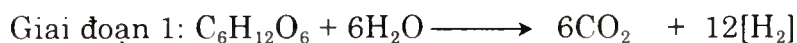


– Tuy nhiên, hô hấp là một quá trình oxi hoá khử xảy ra rất phức tạp bao gồm hàng loạt các phản ứng hoá sinh liên tục dưới sự xúc tác của một hệ thống enzym đặc hiệu. Quá trình chia hô hấp thành hai giai đoạn:

Giai đoạn 1 gồm quá trình phân giải oxi hoá chất hữu cơ với sự tách $[\text{H}_2]$ ra khỏi cơ chất hô hấp và giải phóng CO_2 .

Giai đoạn 2 gồm quá trình oxi hoá liên tục $[\text{H}_2]$ liên kết với các coenzim oxi hoá khử là NADH_2 , FADH_2 , NADPH_2 để giải phóng năng lượng tích luỹ trong các liên kết cao năng của ATP.

Có thể viết phương trình tổng quát theo hai giai đoạn của hô hấp như sau:



– Năng lượng giải phóng khi oxi hoá hết 1 mol glucozơ là 686kcal/mol. Phản ứng toả nhiệt này xảy ra ngoài cơ thể thì năng lượng giải phóng ra là nhiệt, còn trong cơ thể, một bộ phận lớn năng lượng chuyển hoá vào liên kết cao năng của ATP và phần còn lại là nhiệt. Đây là đặc điểm của sự sống.

– $[\text{H}_2]$ chỉ cặp nguyên tử hydro được hoạt hoá liên kết với các coenzim oxi hoá khử là NADH_2 , FADH_2 , NADPH_2 . Các chất này có chứa năng lượng của quá trình oxi hoá chất hữu cơ và có khả năng khử rất mạnh.

– Cơ chất hô hấp có thể là các chất hữu cơ khác nhau, nhưng chủ yếu là gluxit và trực tiếp là glucozơ. Các chất khác phải được chuyển hoá thành đường trước khi tham gia hô hấp.

1.2. Vai trò của hô hấp đối với thực vật

* Hô hấp cung cấp tất cả năng lượng cho các hoạt động của cây. Nếu như trong quang hợp, năng lượng ánh sáng mặt trời được tích lũy vào trong các chất hữu cơ thì trong quá trình hô hấp, năng lượng đó được giải phóng ra để lại cung cấp cho các hoạt động sống của cây như quá trình phân chia và sinh trưởng của tế bào, của cây; quá trình hút và vận chuyển nước, vận chuyển chất trong cây; quá trình vận động...

* Quá trình hô hấp sản sinh ra nhiều hợp chất trung gian mà chúng lại là nguyên liệu khởi đầu cho việc tổng hợp nên các chất hữu cơ khác nhau trong cơ thể. Do đó, không nên xem hô hấp như là quá trình phân giải đơn thuần mà nó còn mang ý nghĩa tổng hợp vật chất nữa.

* Hô hấp tạo nên cơ sở năng lượng và nguyên liệu giúp cây chống chịu với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận như chịu bệnh, chịu nóng, chịu phân đạm, chịu rét...

* Trong sản xuất, việc hiểu biết về hô hấp giúp ta đề xuất các biện pháp điều chỉnh hô hấp theo hướng có lợi cho con người như giảm thiểu hô hấp vô hiệu, tránh hô hấp yếm khí và không chế hô hấp trong việc bảo quản nông sản phẩm để giảm thiểu sự hao hụt chất hữu cơ do hô hấp của các nông sản phẩm.

2. TI THỂ VÀ BẢN CHẤT CỦA HÔ HẤP Ở THỰC VẬT

2.1. Ti thể

Ti thể là bào quan làm nhiệm vụ hô hấp của tế bào. Nó được xem là "trạm biến thế năng lượng" của tế bào.

2.1.1. Hình thái, số lượng, kích thước của ti thể thay đổi rất nhiều phụ thuộc vào loài, các cơ quan khác nhau, các loại tế bào khác nhau và mức độ hoạt động trao đổi chất của chúng.

– Ti thể có dạng hình que, hình hạt, hình bầu dục, hình cầu...

– Kích thước dao động từ 0.2 – 1 μ m.

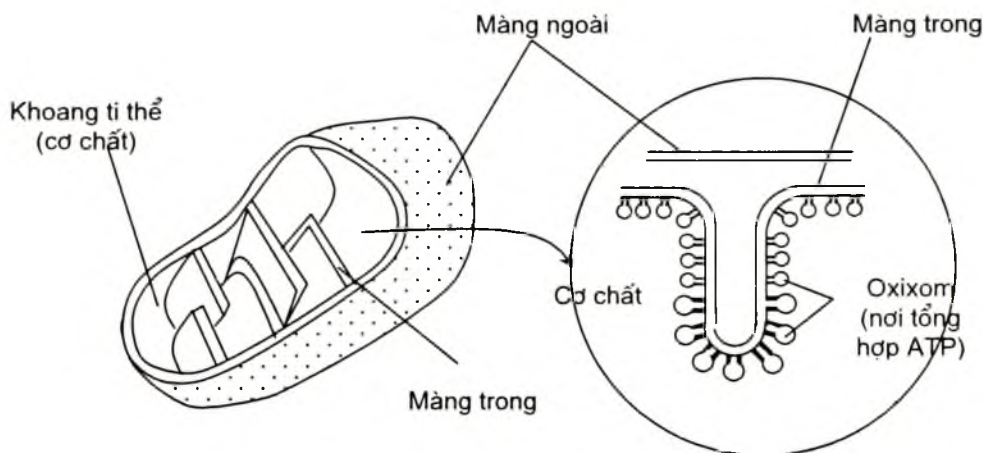
– Số lượng ti thể rất nhiều và dao động từ vài trăm đến vài nghìn ti thể trong một tế bào. Cơ quan nào có hoạt động trao đổi chất mạnh thì có số lượng ti thể nhiều hơn.

2.1.2. Thành phần hoá học

Thành phần chủ yếu của ti thể là protein, chiếm 70% khối lượng khô, lipid chiếm khoảng 27%, thành phần còn lại là ADN và ARN khoảng 0,5 – 2%.

2.1.3. Cấu trúc của ti thể

Sơ đồ cấu trúc của ti thể được biểu diễn ở hình 4.1.



Hình 4.1. Sơ đồ cấu trúc điển hình của ti thể tế bào thực vật

Ti thể điển hình có ba yếu tố cấu trúc hợp thành: màng bao bọc, khoang ti thể và hệ thống màng trong của ti thể. Mỗi bộ phận có chức năng riêng trong hô hấp.

– *Màng bao bọc xung quanh ti thể* (màng ngoài) là một màng kép gồm hai màng cơ sở hợp thành. Nó có bề dày khoảng 5 – 7nm. Tỷ lệ photpholipit/protein = 0,82.

Màng ngoài có nhiệm vụ bao bọc, bảo vệ và quyết định tính thấm đối với các chất đi ra, đi vào ti thể.

– *Màng trong của ti thể* gồm một hệ thống màng ăn sâu vào không gian bên trong ti thể. Hệ màng trong tạo nên các nếp gấp ăn sâu vào khoang ti thể như những răng lược. Trên bề mặt có rất nhiều hạt hình cầu có chân gọi là các thể hình nấm (oxixom). Đây chính là nơi xảy ra quá trình photphoryl hoá để tổng hợp nên ATP.

Tỉ lệ photpholipit/protein = 0,27. Màng trong chứa nhiều enzym tham gia vào chuỗi chuyển vận electron và photphoryl hoá.

Vai trò của màng trong là thực hiện quá trình photphoryl hoá để tổng hợp nên ATP cho tế bào.

– *Khoang ti thể* là khoảng không gian còn lại trong ti thể chứa đầy chất nền cơ bản gọi là cơ chất.

Thành phần hoá học chủ yếu của nó là protein chiếm 50% mà chủ yếu là các enzym của chu trình Krebs và các enzym khác.

Chức năng của khoang ti thể là thực hiện oxi hoá chất hữu cơ triệt để thông qua chu trình Krebs.

2.1.4. Chức năng của ti thể

– Thực hiện oxi hoá các chất hữu cơ để giải phóng năng lượng tích lũy trong các phân tử ATP. Người ta gọi ti thể là các "trạm biến thế năng lượng" của cơ thể.

– Ngoài ra, ti thể có chứa riboxom, ADN và ARN riêng của mình nên có khả năng tổng hợp protein riêng và thực hiện di truyền tế bào chất – một số tính trạng không di truyền qua nhân mà qua ti thể.

2.2. Bản chất hoá học của hô hấp

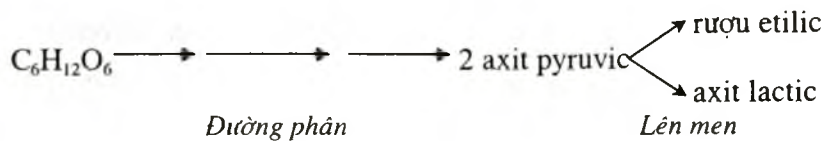
Khác với quá trình đốt cháy chất hữu cơ ngoài cơ thể, quá trình oxi hoá trong cơ thể phải trải qua nhiều chặng, bao gồm nhiều phản ứng hoá sinh để cuối cùng giải phóng CO₂, H₂O và năng lượng dưới dạng ATP. Có thể phân quá trình này thành hai giai đoạn.

2.2.1. Giai đoạn 1: Tách hidro [H₂] ra khỏi cơ chất hô hấp

Giai đoạn này được thực hiện bằng ba con đường khác nhau: Đường phân và lên men; Đường phân và chu trình Krebs; Oxi hoá trực tiếp đường qua chu trình pentozơphotphat.

*** Đường phân và lên men – Hô hấp yếm khí**

– Hô hấp yếm khí hoàn toàn xảy ra trong tế bào chất (ngoài ti thể). Ở con đường này, chất hữu cơ không được oxi hoá triệt để mà cắt thành các chất có mạch cacbon ngắn hơn như rượu etilic, axit lactic...

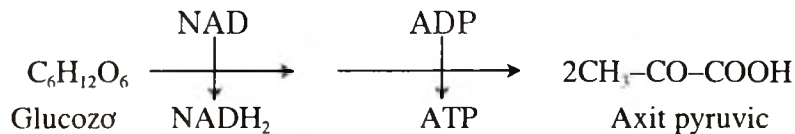


Hô hấp yếm khí được chia thành hai giai đoạn kế tiếp nhau: đường phân và lên men.

– Đường phân

+ Phân tử đường glucozơ trước hết bị phân giải oxi hoá thành axit pyruvic gọi là đường phân. Đây cũng là quá trình oxi hoá khử đường với sự tham gia của enzym oxi hoá khử mà nhóm hoạt động là NAD (Nicotinamid adenin dinucleotit).

+ Kết quả của giai đoạn đường phân là tạo ra 2 phân tử axit pyruvic ($\text{CH}_3\text{-CO-COOH}$), một số NADH_2 và ATP tự do

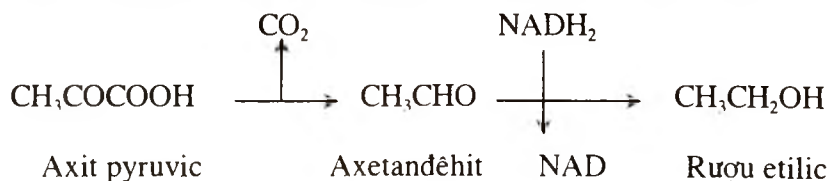


+ Hiệu quả năng lượng của đường phân: Giai đoạn này tạo ra 2ATP tự do và 2 NADH_2 , mà 1 NADH_2 có mức năng lượng tương đương 3ATP. Do vậy, giai đoạn đường phân ngoài 2 phân tử axit pyruvic thì còn tạo ra năng lượng tương đương 8ATP.

– Lên men

Axit pyruvic tiếp tục biến đổi khi không có oxi theo hướng lên men. Có hai con đường lên men có thể xảy ra trong cây là:

+ Lên men rượu: Đây là quá trình lên men chủ yếu thực vật. Khi không có oxi thì axit pyruvic biến đổi yếm khí thành rượu etilic

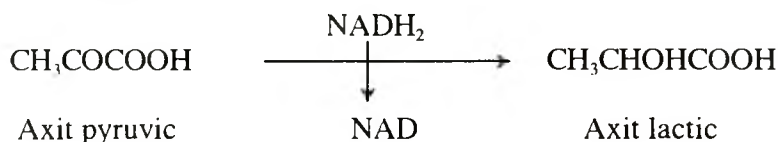


Trong quá trình lên men có sử dụng 2 NADH_2 được tạo nên trong giai đoạn đường phân cho 2 phân tử axit pyruvic. Vậy hiệu quả năng lượng của lên men rượu chỉ còn 2ATP.

Quá trình lên men rượu là đặc trưng cho nấm men. Trong cơ thể, khi yếm khí có thể xảy ra quá trình lên men rượu do xúc tác của enzym.

+ Lên men lactic

Quá trình lên men lactic cũng có thể xảy ra như khi bảo quản khoai tây trong khí nitơ



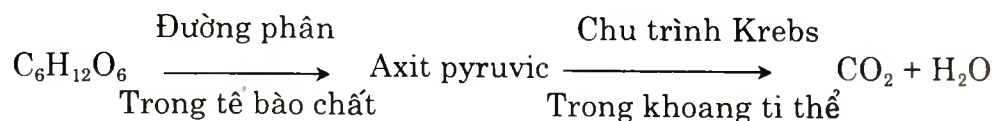
– Ý nghĩa của quá trình hô hấp yếm khí

+ Hô hấp yếm khí là một quá trình bắt buộc trong điều kiện thiếu oxi cho hô hấp hiếu khí. Nếu duy trì lâu trong điều kiện yếm khí thì cây sẽ chết vì năng lượng rất ít và sản sinh một số sản phẩm như rượu, axit nếu tích lũy nhiều sẽ gây độc. Vì vậy, trong thực tế ta cần hạn chế các trường hợp có thể gây ra yếm khí cho cây trồng như gập úng, đất chặt và bí... Trong trường hợp thiếu oxi cho bộ rễ, phải tìm cách cung cấp oxi cho rễ như làm đất tơi xốp, làm cỏ sục bùn, xới xáo đất khi gặp mưa...

+ Hô hấp yếm khí cũng là một phản ứng thích nghi của cây giúp cây tồn tại tạm thời trong điều kiện thiếu oxi. Một số thực vật có khả năng sống trong môi trường thường xuyên thiếu oxi vì chúng có các cơ chế thích nghi và chống chịu với yếm khí (Xem chương 8, phần tính chống chịu úng).

* Đường phân và chu trình Krebs – Hô hấp hiếu khí

– Đường hướng này xảy ra bắt đầu trong tế bào chất (giai đoạn đường phân) và kết thúc ở khoang ti thể (chu trình Krebs). Chất hữu cơ bị oxi hoá triệt để và giải phóng CO₂ và H₂O



Giai đoạn đường phân đã được xem xét ở trên. Trong phần này ta đề cập đến chu trình Krebs một cách vắn tắt.

– *Chu trình Krebs*

+ Axit pyruvic có thể thấm qua màng ti thể để vào trong khoang ti thể. Tại đây, nó bị oxi hoá triệt để với sự xúc tác của một hệ thống enzym đặc hiệu để giải phóng CO_2 và H_2O ; đồng thời tạo ra một số sản phẩm rất quan trọng là: NADH_2 , FADH_2 (Flavin adenin dinucleotit khử) và ATP tự do.

+ Quá trình xảy ra trong khoang ti thể có tính chất chu kì và người ta gọi là chu trình axit di, tri cacboxylic, chu trình axit xitric hay thường gọi là chu trình Krebs (mang tên nhà khoa học phát hiện ra chu trình) (hình 4.2).

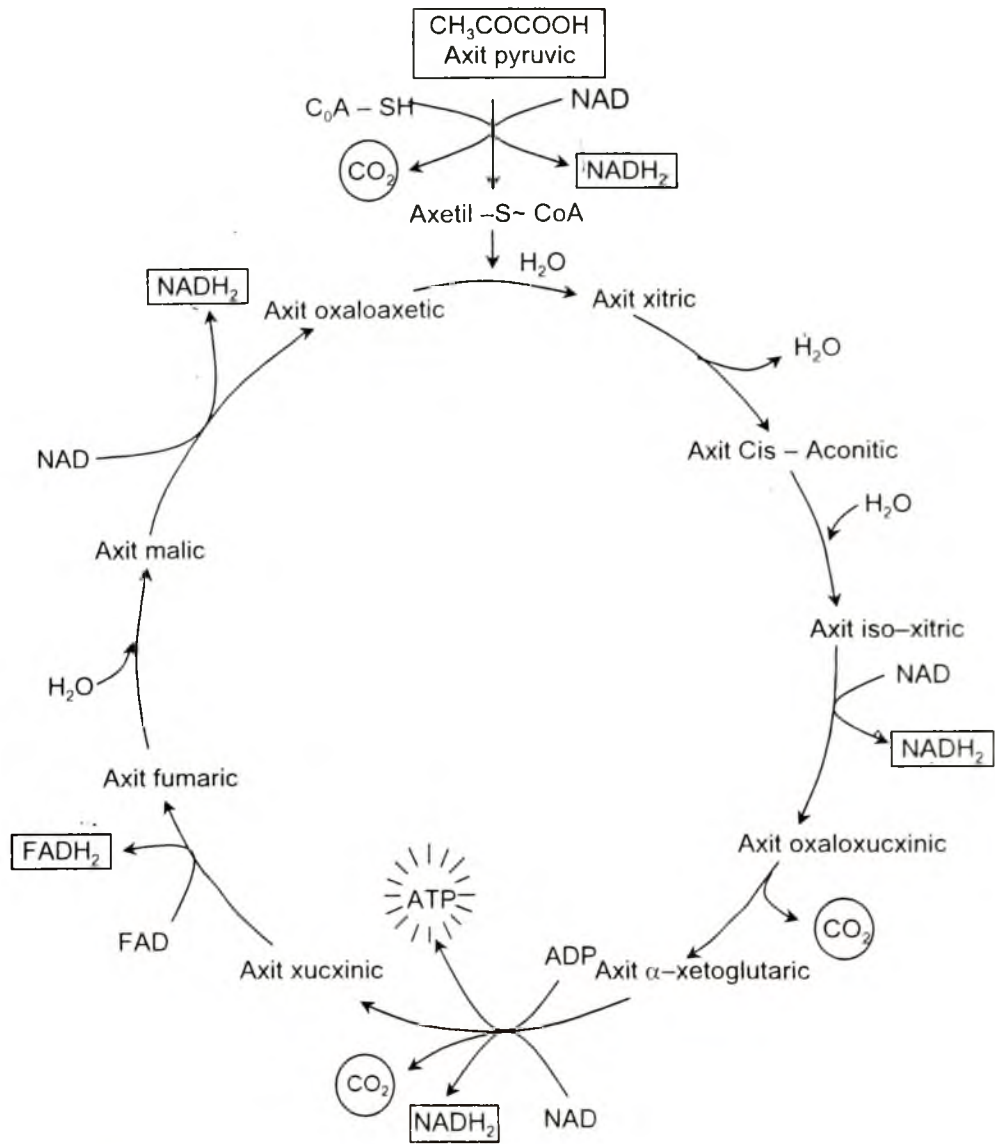
+ Ý nghĩa của chu trình

- Chu trình này là chu trình hô hấp hiếu khí vì axit pyruvic đã bị oxi hoá triệt để, cả 3 C trong axit pyruvic đã bị loại ra dưới dạng 3CO_2 bay vào không khí. Đây là chu trình cơ bản nhất cho tất cả thế giới sinh vật.

- Chu trình hình thành nên 4NADH_2 (tương đương 12ATP), 1FADH_2 (khoảng 2ATP) và 1ATP tự do. Như vậy khi oxi hoá hết 1 phân tử glucôzơ qua 2 chu trình Krebs tạo ra năng lượng tương đương $15\text{ATP} \times 2 = 30\text{ATP}$. Nếu cộng với năng lượng sản sinh trong quá trình đường phân (8ATP) thì có năng lượng là 38ATP . Đây là một lượng năng lượng khá lớn, có thể cung cấp cho tất cả các hoạt động sống xảy ra trong cây.

- Chu trình này tạo ra rất nhiều sản phẩm trung gian. Các sản phẩm này là nguyên liệu quan trọng cho việc tổng hợp các chất hữu cơ khác nhau trong cây, ví dụ như các xetoaxit bị amin hoá khử để hình thành nên các axit amin và từ đó tổng hợp nên protein, hoặc axetil-CoA là trung tâm trao đổi chất béo...

- Ngoài ra, khả năng chịu phân đạm, chịu nóng của cây liên quan đến chu trình Krebs vì chu trình này giúp cây giải độc amon khi dư thừa nitơ dưới dạng NH_3 ...



Hình 4.2. Chu trình Krebs (Chu trình axit xitric)

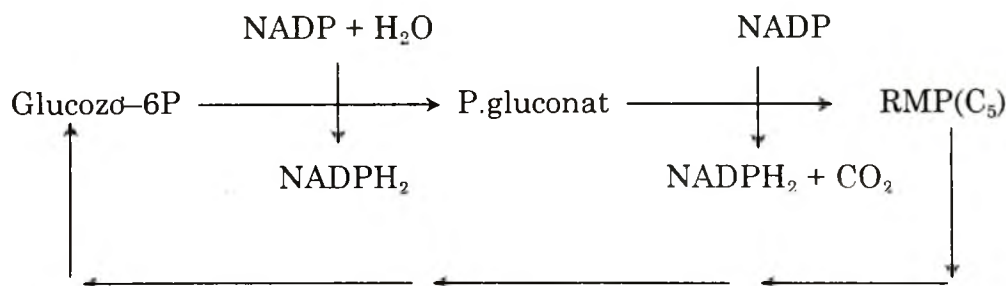
* Con đường oxi hoá trực tiếp đường qua chu trình pentozơphosphat

– Con đường oxi hoá này hoàn toàn xảy ra trong tế bào chất. Đây là quá trình phân giải triệt để glucozơ không qua giai đoạn đường phân mà oxi hoá trực tiếp đường.

Điều khác biệt là enzym tham gia oxi hoá khử là NADP (Nicotinamid adenin dinucleotit photphat). Sản phẩm quan trọng của chu trình là NADPH_2 và kèm theo giải phóng CO_2 .

Đây cũng là chu trình hô hấp hiếu khí vì đường bị oxi hoá triệt để và năng lượng sản sinh ra khá lớn gần bằng con đường qua chu trình Krebs. Khi oxi hoá hết 1 phân tử glucozơ qua chu trình này tạo ra 12NADPH_2 tương đương với 36ATP .

Chu trình vẫn tắt được biểu diễn theo hình 4.3.



Hình 4.3. Sơ đồ tắt của chu trình pentozophotphat
RMP: Ribulozơ monophotphat (C_5)

– Ý nghĩa của chu trình

+ Chu trình này sẽ tạo ra một nguồn năng lượng lớn cung cấp cho các hoạt động sống của cây. Sản phẩm quan trọng tạo ra là 12NADPH_2 . Chất này có thể tạo ra ATP cho cây hoặc có thể sử dụng trực tiếp cho các phản ứng khử trong tế bào.

+ Chu trình tạo ra một số sản phẩm trung gian mà quan trọng nhất là đường 5C (pentozophotphat). C_5 sẽ là xuất phát điểm để tổng hợp nên nhiều hợp chất rất quan trọng trong cây như axit nucleic (ADN và ARN)...

* Tổng hợp giai đoạn 1

Mục tiêu của giai đoạn 1 là tách được $[\text{H}_2]$ ra khỏi cơ chất hô hấp với việc tạo nên các cofecment khử: NADH_2 , FADH_2 , NADPH_2 và tạo nên một số ATP tự do, đồng thời giải phóng CO_2 .

– Con đường hô hấp yếm khí xảy ra ở tế bào chất và tạo ra $\text{NADH}_2 + \text{ATP}$.

– Con đường qua chu trình Krebs bắt đầu trong tế bào chất (đường phân) và kết thúc trong khoang ti thể (chu trình Krebs) và tạo ra NADH_2 , FADH_2 và ATP.

– Con đường qua chu trình pentozơphosphat xảy ra ở tế bào chất và tạo ra NADPH_2 .

Cả ba con đường đều giải phóng CO_2 vào không khí.

NADH_2 , FADH_2 và NADPH_2 sẽ tiếp tục bị oxi hoá trong giai đoạn 2 để tạo nên ATP.

2.2.2. Giai đoạn 2: Oxi hoá các cofecment khử để tổng hợp ATP

Giai đoạn này xảy ra trên màng trong của ti thể, bao gồm 2 quá trình diễn ra đồng thời và song song nhau: quá trình chuyển vận electron trên chuỗi chuyển vận electron (CCVĐT) và quá trình photphoryl hoá.

* Sự chuyển vận electron

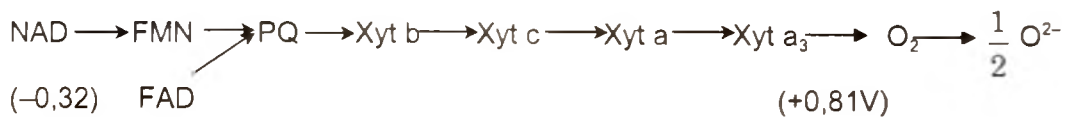
– NADH_2 , FADH_2 và có thể NADPH_2 được hình thành trong giai đoạn 1 sẽ tập trung trên màng trong ti thể để tiếp tục oxi hoá.

– Chuỗi chuyển vận electron

+ Electron sẽ được chuyển vận từ NADH_2 (có thế oxi hoá khử là $-0,32\text{V}$) sẽ được vận chuyển đến O_2 của không khí ($+0,81\text{V}$) để tạo nên O^{2-} rồi kết hợp với 2H^+ để tạo nên H_2O .

Electron chuyển vận thuận chiều điện trường (từ âm đến dương) nên quá trình này tự diễn ra mà không cần cung cấp thêm năng lượng.

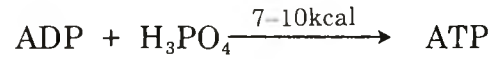
+ Tuy nhiên để cho electron đi đúng hướng đến oxi không khí, phải có các chất hướng dẫn đường đi của electron. Các chất này được sắp xếp một cách có trật tự trên màng trong của ti thể để làm cầu cho electron trượt qua. Chúng tạo nên CCVĐT trong hô hấp nên gọi là chuỗi hô hấp. Các thành viên của CCVĐT như sau:



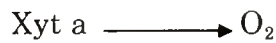
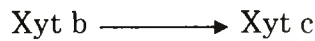
Trong đó: FMN: Flavin mononucleotit ; Xyt: Xytocrom; PQ: Plastoquynon

- Photphoryl hoá oxi hoá

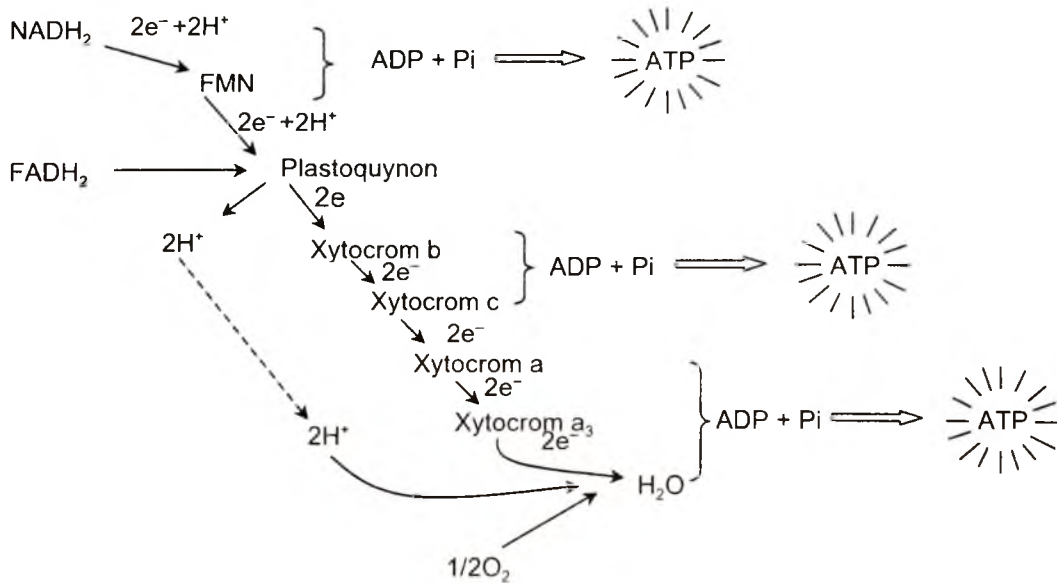
+ Electron đi qua các chặng trên CCVĐT thì toả ra năng lượng. Năng lượng đó lập tức được liên kết vào liên kết cao năng photphat (~P) của ATP nhờ phản ứng photphoryl hoá:



+ Người ta nhận thấy rằng, có ba chặng mà electron đi qua có năng lượng toả ra đủ để tổng hợp nên 1 phân tử ATP (7 – 10kcal) là:



Chính vì vậy mà $1\text{NADH}_2 \approx 3\text{ATP}$,
còn 1FADH_2 (hoặc FMNH_2) $\approx 2\text{ATP}$.



Hình 4.4. Sơ đồ CCVĐT và photphoryl hoá trên chuỗi hô hấp

– Sự liên hợp giữa CCVĐT và photphoryl hoá

Hai quá trình luôn diễn ra song song với nhau nhưng không phải bao giờ cũng tiếp hợp với nhau được. Có hai trường hợp xảy ra:

+ Trong trường hợp bình thường, chúng liên kết chặt chẽ với nhau. Năng lượng sản sinh ra trên con đường electron chuyển vận lập tức được liên kết vào ATP để dự trữ năng lượng cho cơ thể. Trường hợp đó người ta gọi là *hô hấp hữu hiệu*.

+ Trong trường hợp không bình thường như gặp các điều kiện stress của môi trường như nhiệt độ quá cao hay quá thấp, hạn hán, sâu bệnh... thì cấu trúc của màng trong bị thương tổn dẫn đến tách biệt giữa hai quá trình đó và kết quả là năng lượng không được tổng hợp thành ATP mà sản sinh dưới dạng nhiệt vô ích. Trường hợp này được gọi là *hô hấp vô hiệu*.

Tuỳ theo điều kiện cụ thể mà tỉ lệ hô hấp hữu hiệu cao hay thấp. Trong sản xuất thì cần hạn chế hô hấp vô hiệu xuống đến mức tối thiểu. Ví dụ như các biện pháp tránh hạn, nóng, úng, sâu bệnh... đều có ý nghĩa giảm hô hấp vô hiệu cho cây trồng.

3. CƯỜNG ĐỘ HÔ HẤP VÀ HỆ SỐ HÔ HẤP

Để đánh giá khả năng hô hấp của các nguyên liệu thực vật và của các giống cây trồng khác nhau, người ta thường sử dụng hai chỉ tiêu quan trọng là cường độ và hệ số hô hấp.

3.1. Cường độ hô hấp

3.1.1. Khái niệm

Cường độ hô hấp (I_{hh}) được xác định bằng lượng O_2 cây hút vào hoặc lượng CO_2 thải ra hay bằng lượng chất hữu cơ tiêu hao trên một đơn vị khối lượng (hoặc diện tích) nguyên liệu hô hấp trong một đơn vị thời gian.

Ví dụ: mg CO_2 bay ra, hay mg O_2 hút vào hoặc mg chất hữu cơ tiêu hao/kg hạt/1 giờ là cường độ hô hấp của loại hạt đó.

3.1.2. Biến đổi của cường độ hô hấp

Cường độ hô hấp thay đổi nhiều theo các loài khác nhau. Trên cùng một cây, cường độ hô hấp thay đổi theo từng bộ phận, cơ quan khác nhau. Cơ quan non, đang sinh trưởng mạnh có hoạt động sống mạnh thì có I_{hh} cao. Giai đoạn nảy mầm, giai đoạn ra hoa có cường độ hô hấp cao nhất, còn giai đoạn đang ngủ nghỉ có I_{hh} thấp nhất. Nói chung, các mô già có I_{hh} nhỏ hơn mô non 10 – 20 lần. Cường độ hô hấp giảm dần theo tuổi cây. Ví dụ như lá hướng dương 22 ngày tuổi có I_{hh} = 3mg CO₂/1g chất khô/ 1 giờ, đến lúc 36 ngày tuổi I_{hh} chỉ còn 0,8mg CO₂/1g chất khô/1 giờ.

Bảng 4.1. Cường độ hô hấp ở một số đối tượng thực vật (mg CO₂/1g chất khô/ 24 giờ)

ĐỐI TƯỢNG	CƯỜNG ĐỘ HÔ HẤP
Lá lúa mì	138
Củ khoai tây	2,45
Rễ củ cải	6,70
Quả chanh	12,40
Hạt hướng dương nảy mầm	43,70

3.1.3. Ý nghĩa của cường độ hô hấp

Xác định cường độ hô hấp cho chúng ta đánh giá, so sánh hoạt động hô hấp của các giống khác nhau hay các giai đoạn sinh trưởng khác nhau để có biện pháp điều chỉnh hô hấp của chúng có lợi cho con người.

Trong quá trình ngâm ủ hạt giống cho nảy mầm thì ta phải có các biện pháp kích thích hô hấp để tạo điều kiện thuận lợi cho hạt nảy mầm.

Ngược lại, ta cần có các biện pháp khống chế hô hấp, giảm cường độ hô hấp xuống mức tối thiểu để giảm tiêu hao chất hữu cơ trong quá trình bảo quản nông phẩm.

3.2. Hệ số hô hấp (Respiration quotient – RQ)

3.2.1. Khái niệm

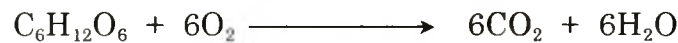
RQ được đo bằng tỉ số giữa số phân tử (hay thể tích) của CO₂ mà cây

thải ra so với số phân tử (hay thể tích) của O_2 hút vào trong quá trình hô hấp ở điều kiện và thời gian nhất định.

3.2.2. Biến đổi của RQ

RQ thay đổi tùy theo bản chất của nguyên liệu hô hấp và tình trạng hô hấp (yếm khí hay hiếu khí) của chúng. Có một số trường hợp biến đổi sau đây:

– RQ = 1 khi nguyên liệu hô hấp là các chất glucit và quá trình oxi hoá là triệt để (hiếu khí). Ví dụ:



$$RQ = \frac{6CO_2}{6O_2} = 1$$

– RQ < 1 khi nguyên liệu hô hấp là các axit amin, axit béo hoặc protein, lipid...

Ví dụ: Oxi hoá triệt để axit stearic ta có:



$$RQ = \frac{18CO_2}{26O_2} = 0,69$$

Các protein khi bị oxi hoá triệt để (giải phóng CO_2 , H_2O và NH_3) thì RQ luôn nhỏ hơn 1 (RQ \approx 0,8).

– RQ > 1 khi nguyên liệu hô hấp là các axit hữu cơ và oxi hoá triệt để.

Ví dụ: Oxi hoá axit oxalic:



$$RQ = \frac{4CO_2}{O_2} = 4$$

3.2.3. Tình trạng hô hấp

Khi cây hô hấp yếm khí (thiếu O_2) hoặc hô hấp kết hợp lên men thì RQ tăng lên và thường thì lớn hơn 1 ở tất cả nguyên liệu hô hấp.

3.2.4. Ý nghĩa của RQ

– Xác định RQ cho ta khả năng chẩn đoán được cây đang hô hấp loại chất nào. Nếu $RQ = 1$ thì chắc chắn nguyên liệu hô hấp là glucit. Nếu $RQ = 0,7 - 0,8$ thì cơ chất là glixerit hay protein. Nếu $RQ > 1$ thì có thể cây đang sử dụng axit hữu cơ để hô hấp hay cây đang thiếu oxi. Ví dụ, RQ của hạt thóc, ngô... thường bằng 1. Khi ta xác định RQ của chúng mà lớn hơn 1 thì chứng tỏ chúng hô hấp trong điều kiện thiếu oxi.

– Trong bảo quản nông phẩm, việc xác định RQ cho nguyên liệu hô hấp giúp ta đề xuất các biện pháp bảo quản thích hợp. Theo nguyên tắc thì nguyên liệu hô hấp nào có RQ càng nhỏ thì cần nhiều oxi hơn để hô hấp và vì vậy mà biện pháp bảo quản càng chặt chẽ hơn để ngăn chặn oxi tiếp xúc với nguyên liệu hô hấp. Ví dụ biện pháp bảo quản với hạt đậu đỗ thì đòi hỏi cẩn thận và chặt chẽ hơn hạt ngũ cốc... như sử dụng phương pháp bảo quản kín (trong túi polietilen hay chum vại) cho các hạt đậu đỗ.

– Trong sản xuất, việc xác định RQ giúp ta đề xuất các biện pháp gieo và chăm sóc cây trồng hợp lý hơn. Khi gieo hạt hay chăm sóc cây trồng ta cần cung cấp nhiều oxi để tăng cường độ hô hấp. Vì vậy với các hạt hoặc cây trồng có RQ càng nhỏ thì càng cần nhiều oxi hơn nên biện pháp làm đất kỹ hơn... Ví dụ như đất trồng đậu tương thì phải xới xáo tơi xốp hơn đất trồng ngô. Khi gặp mưa cần phá váng để cung cấp oxi cho rễ cây, ruộng nào có RQ càng nhỏ phải ưu tiên xới xáo trước...

4. MỐI QUAN HỆ GIỮA HÔ HẤP VÀ HOẠT ĐỘNG SINH LÝ TRONG CÂY

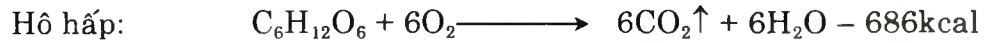
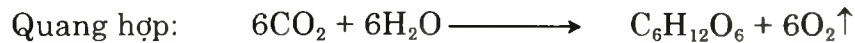
4.1. Hô hấp và quang hợp

* **Hô hấp và quang hợp** là hai chức năng sinh lý quan trọng quyết định quá trình trao đổi chất và năng lượng trong cây. Mối quan hệ giữa hai quá trình này quyết định sự tích lũy trong cây nên quyết định năng suất cây trồng.

*** Quan hệ đối kháng**

Hai quá trình này diễn ra trong cây gần như theo chiều hướng trái ngược nhau.

– Về phương trình hoá học tổng quát



– Trao đổi khí

Quang hợp là quá trình hấp thu CO_2 và thải O_2 ; còn hô hấp thì ngược lại, thải CO_2 và hấp thu O_2 .

– Trao đổi chất và năng lượng

Quang hợp tổng hợp chất hữu cơ và tích lũy năng lượng, còn hô hấp phân giải chất hữu cơ và giải phóng năng lượng mà chính quang hợp đã tích lũy.

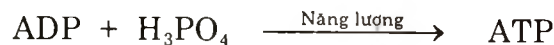
*** Quan hệ thống nhất**

– Về đường hướng hoá học giữa hai quá trình, giữa chúng có những sản phẩm chung nhau và rất khó phân biệt được xuất phát từ quá trình nào, nhất là hai quá trình cùng xảy ra trong một tế bào.

+ Sản phẩm trung gian giống nhau: các đường triozơphosphat (APG, ALPG...), các hexozơphosphat (glucozơphosphat, fructozơphosphat...), các pentozơphosphat (5C)...

+ Các enzym giống nhau: NAD (NADH_2), FAD (FADH_2), NADP (NADPH_2)...

+ Cả hai quá trình đều tiến hành photphoryl hoá để tổng hợp nên ATP từ ADP và P vô cơ bằng phản ứng photphoryl hoá, chỉ khác nhau về nguồn gốc năng lượng được tích lũy là từ ánh sáng hay từ liên kết hoá học trong các chất hữu cơ:



– Trong một quần thể cây trồng, mối quan hệ giữa hai quá trình được biểu thị bằng khả năng tích lũy của chúng, tức là năng suất sinh vật học. Năng suất sinh vật học là kết quả của lượng chất hữu cơ được tạo ra trong quang hợp trừ đi lượng chất hữu cơ tiêu hao trong hô hấp. Có thể hiểu nôm na là: $\text{NSsvh} = \text{Quang hợp} - \text{Hô hấp}$.

*** Điều chỉnh mối quan hệ giữa quang hợp và hô hấp trong quần thể cây trồng**

– Để một quần thể có năng suất cao, một mặt cần nâng cao hoạt động quang hợp tạo ra chất hữu cơ, mặt khác cần giảm hô hấp vô hiệu xuống mức tối thiểu (vì hô hấp là trung tâm hoạt động sống nên không thể giảm hô hấp được mà chỉ giảm hô hấp vô hiệu thôi).

– Khi một quần thể có diện tích lá quá cao (lớp) thì mối quan hệ giữa quang hợp và hô hấp trở nên rất xấu. Các tầng lá phía dưới bị che khuất sáng nên nhận ánh sáng dưới điểm bù, chúng chỉ tiêu hao chất hữu cơ mà không tạo ra chất hữu cơ. Các tầng lá trên có nhiệm vụ sản xuất chất hữu cơ để nuôi các tầng lá dưới và toàn cây. Nếu tầng lá nhận ánh sáng dưới điểm bù vượt trội tầng lá trên điểm bù thì quần thể đó chẳng những không có tích lũy mà sẽ không duy trì được lâu.

Vì vậy, trong quần thể phải điều chỉnh mối quan hệ này bằng cách điều chỉnh diện tích lá đạt được mức độ tối ưu, tức quần thể có tích lũy cao nhất, có mối quan hệ giữa quang hợp và hô hấp được điều hoà ở mức tối ưu.

4.2. Hô hấp và sự hấp thu nước và chất dinh dưỡng của cây

*** Hô hấp và hút nước**

– Sự hấp thu nước và vận chuyển nước đi lên các bộ phận trên mặt đất rất cần năng lượng được cung cấp từ quá trình hô hấp của cây, đặc biệt là hệ thống rễ. Nếu hô hấp của rễ bị ức chế thì sự xâm nhập nước vào rễ bị chậm và có thể bị ngừng.

Ta có thể quan sát hiện tượng đó khi cây bị ngập úng, do thiếu oxi mà rễ cây hô hấp yếm khí, không đủ năng lượng cho hút nước, cây bị héo.

– Hạn sinh lí có thể xảy ra khi thiếu oxi trong đất, cây không hút đủ nước bù đắp cho lượng nước thoát đi và chúng mất cân bằng nước. Để khắc phục hạn sinh lí, ta phải tìm cách đưa oxi vào đất cho hệ rễ hô hấp như chống úng, sục bùn, phá váng, làm đất tơi xốp khi gieo...

*** Hô hấp và hút khoáng**

– Trong trường hợp sự xâm nhập chất khoáng vào rễ ngược với

gradient nồng độ thì nhất thiết phải cung cấp năng lượng. Vì vậy, hô hấp của hệ rễ là rất cần thiết để cho quá trình xâm nhập chất khoáng chủ động. Nếu hô hấp của rễ bị giảm và ngừng thì hút khoáng cũng ngừng. Do vậy, việc bón phân kết hợp với cung cấp oxi cho đất như làm cỏ, sục bùn, xới xáo, vun luống... thì sẽ tăng hiệu quả của việc sử dụng phân bón...

– Hô hấp tạo ra các nguyên liệu cho sự trao đổi các ion khoáng trong dung dịch đất và trên keo đất. Hô hấp của rễ tạo ra CO_2 . Chất này tác dụng với H_2O để tạo ra H_2CO_3 rồi phân li:



Ion H^+ sẽ làm nguyên liệu để trao đổi với các cation (K^+ , Ca^{2+} , NH_4^+ ...) còn HCO_3^- sẽ trao đổi với các anion (NO_3^- , PO_4^{3-} ...) để các ion được trao đổi hút bám trên bề mặt rễ và sau đó vận chuyển vào bên trong rễ.

– Hô hấp tạo ra các chất nhận để kết hợp với ion khoáng rồi đưa vào trong cây.

+ Quá trình hô hấp tạo ra nhiều các xetoaxit (trong chu trình Krebs). Chúng kết hợp với NH_3 để tạo nên các axit amin trong rễ và đưa nitơ vào quá trình trao đổi chất. Vì vậy, khi bón phân đạm thì hô hấp của cây tăng để đồng hoá và giải độc amon. Bón phân đạm kết hợp làm cỏ, xới xáo là hiệu quả nhất.

+ Photpho muốn được đồng hoá thì trước hết phải kết hợp với ADP để tạo nên ATP và sau đó photpho sẽ đi vào các hợp chất khác nhau trong quá trình trao đổi chất của cây. Vì vậy, quá trình photphoryl hoá trong hô hấp là điều kiện cần thiết cho việc đồng hoá photpho.

4.3. Hô hấp và tính chống chịu của cây đối với điều kiện bất thuận

4.3.1. Hô hấp và tính chịu nóng và chịu phân đạm

* Nhiệt độ cao và thừa đạm có thể làm cho cây trồng chết. Trong điều kiện nhiệt độ cao, protein bị phân huỷ và giải phóng NH_3 tích lũy gây độc cho cây. Như vậy, nguyên nhân chủ yếu làm cây chết nóng cũng tương tự như sự dư thừa NH_3 khi thừa đạm trong cây, gây độc amon cho cây trồng.

* Vai trò của hô hấp là tạo ra các xetoaxit để đồng hoá NH_3 làm giảm nồng độ của nó trong cây và cây chịu được nóng cũng như thừa phân đạm. Vì vậy, sự tăng hô hấp khi gặp nóng cũng như bón nhiều phân đạm ở những thực vật chịu nóng và chịu phân đạm có ý nghĩa quan trọng giúp cây chống chịu được điều kiện bất thuận đó.

4.3.2. Hô hấp và tính chống chịu sâu bệnh – tính miễn dịch thực vật

Tính miễn dịch của cây thuộc về phạm trù bệnh cây. Với góc độ sinh lí thực vật, ta cần nêu lên vai trò của hô hấp đối với tính chống chịu bệnh của cây.

+ Tăng cường độ hô hấp khi bị bệnh là một phản ứng thích nghi của cây chống lại bệnh. Sự tăng hô hấp là kết quả của tăng hô hấp của cây chủ và cả vi sinh vật.

Khi bị bệnh thì tồn tại hiệu ứng tách rời giữa hô hấp và photphoryl hoá làm giảm ATP, tăng P vô cơ và đặc biệt năng lượng sản sinh dưới dạng nhiệt làm tăng nhiệt độ cơ thể.

Các giống chống chịu bệnh khác cơ bản với các giống kém chống chịu bệnh là sự tách rời giữa hai quá trình này ít hơn và ATP vẫn được hình thành bình thường.

+ Hô hấp của cây chủ có tác dụng làm yếu độc tố do vi sinh vật tiết ra bằng cách oxi hoá chúng và làm giảm hoạt tính của các enzym thủy phân của các vi sinh vật.

Các sản phẩm do oxi hoá trong hô hấp tạo ra như các phenol, quynol, tanin, axit clorogenic... có thể xem là các chất có tác dụng sát trùng và chúng được hình thành mạnh khi bị bệnh.

+ Hô hấp cung cấp năng lượng để cây có thể chống chịu với sự xâm nhập và hoạt động của các vi sinh vật trong cơ thể...

Do vậy, hô hấp của cây có ý nghĩa quan trọng trong tính miễn dịch của thực vật. *Việc tăng cường độ hô hấp trong cây bị bệnh là phản ứng tự vệ của cơ thể chống lại các vi sinh vật gây bệnh.*

5. ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC ĐIỀU KIỆN NGOẠI CẢNH ĐẾN HÔ HẤP

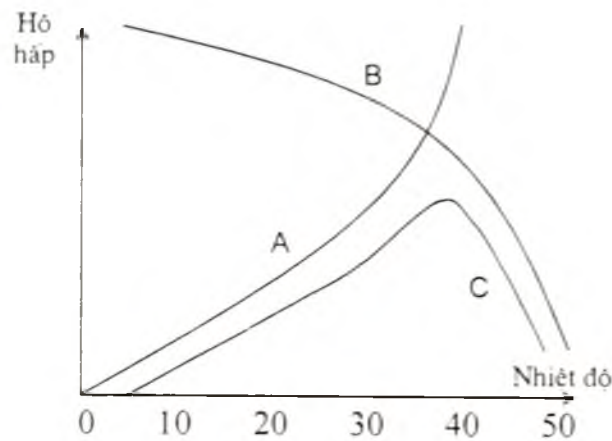
5.1. Nhiệt độ

* Cơ sở ảnh hưởng của nhiệt độ đến hô hấp

Hô hấp bao gồm các phản ứng hoá sinh dưới sự xúc tác của các enzym. Vì vậy hô hấp cũng tuân theo quy tắc của Vant Hoff là hệ số nhiệt độ của phản ứng bằng 2, tức khi tăng lên 10°C thì tốc độ phản ứng tăng lên 2 lần (Q_{10} của hô hấp ≈ 2). Tuy nhiên, thực vật là cơ thể sống nên quy tắc Vant Hoff chỉ đúng trong một giới hạn nhất định ($0 - 40^{\circ}\text{C}$). Vượt quá giới hạn đó thì hô hấp không bình thường nữa, vì nguyên sinh chất dễ bị biến tính...

* Giới hạn nhiệt độ của hô hấp

Sự phụ thuộc của cường độ hô hấp với nhiệt độ có thể biểu diễn bằng đường cong có 1 đỉnh cực đại (hình 4.5).



Hình 4.5. Quan hệ giữa nhiệt độ và hô hấp

- A. Tác dụng kích thích của nhiệt độ
- B. Tác dụng phá huỷ nguyên sinh chất của nhiệt độ
- C. Đường cong thực nghiệm của cường độ hô hấp phụ thuộc nhiệt độ (T° tối ưu = 40°C)
Từ nhiệt độ tối thấp đến nhiệt độ tối ưu, hô hấp tăng tuyến tính.

- Nhiệt độ tối thấp

Nhiệt độ thấp nhất mà cây bắt đầu có biểu hiện hô hấp khoảng -10°C đến 0°C tùy theo loài và vùng sinh thái mà nó sống. Thậm chí một số thực vật vùng hàn đới như thông lá nhọn có thể hô hấp ở nhiệt độ -25°C .

– *Nhiệt độ tối ưu*

Nhiệt độ tối ưu ngắn hạn thực nghiệm là khoảng 40°C. Trong thí nghiệm dài ngày thì nhiệt độ tối ưu là 35°C. Nên nhiệt độ 40°C là nhiệt độ tối ưu giả tạo vì duy trì lâu cây sẽ suy kiệt vì bị thương tổn.

– *Nhiệt độ tối cao* cho hô hấp ở đa số thực vật khoảng 45 – 55°C. Ở nhiệt độ tối cao thì protein bị biến tính, cấu trúc chất nguyên sinh bị phá hủy và cây chết. Tuy nhiên, các thực vật chống chịu nóng có thể thích nghi được khi nhiệt độ tăng cao, như một số vi khuẩn và tảo chịu nóng có thể sống ở suối nước nóng 60 – 80°C.

5.2. Hàm lượng nước trong mô

*** Vai trò của nước**

– Nước là dung môi, là môi trường cho các phản ứng hoá sinh xảy ra trong hô hấp.

– Nước tham gia trực tiếp vào việc oxi hoá nguyên liệu hô hấp. Theo chu trình Krebs, có 3 phân tử nước tham gia vào việc oxi hoá axit pyruvic.

Vì vậy, hàm lượng nước trong mô ảnh hưởng trực tiếp đến hô hấp của chúng.

*** Hàm lượng nước trong mô và cường độ hô hấp**

Tùy theo loại thực vật và loại mô mà ảnh hưởng của hàm lượng nước lên hô hấp là rất khác nhau.

Có thể chia thành hai loại mô để xem xét ảnh hưởng của nước đến hô hấp là các loại hạt và các mô tươi sống.

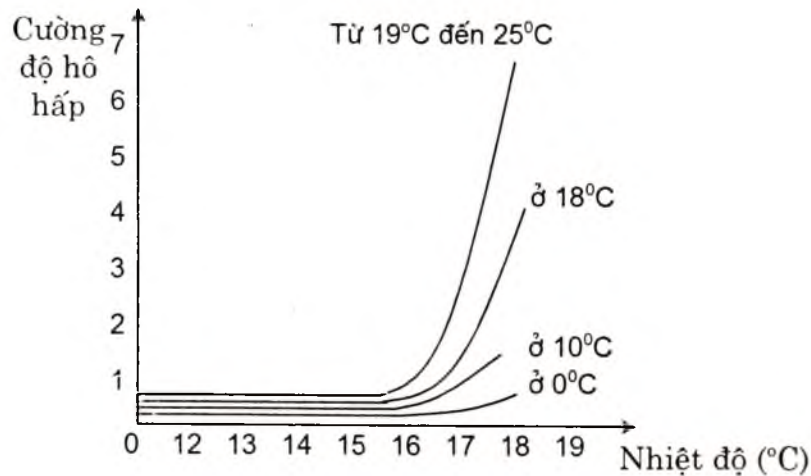
– Với các loại hạt như hạt hoà thảo và các loại hạt giống khác thì hàm lượng nước trong mô càng giảm thì hô hấp càng giảm và ngược lại. Khi hạt lúa, lúa mì... phơi khô trong không khí với hàm lượng nước trong hạt khoảng 12% thì cường độ hô hấp rất thấp ($I_{hh} = 1,5 \text{ mg CO}_2 / 1 \text{ kg hạt} / 1 \text{ giờ}$). Khi tăng độ ẩm hạt lên 14 – 15% thì I_{hh} tăng lên 4 – 5 lần. Khi tăng hàm lượng nước trong hạt lên 30 – 35% thì I_{hh} tăng lên hàng nghìn lần. Hô hấp tăng chủ yếu là hô hấp vô hiệu làm khối hạt nóng lên, gọi là hiện tượng "tự nhiệt". Ví dụ như khi ta thu hoạch về chưa phơi được mà ủ đống thì nhiệt độ trong khối hạt tăng lên rất nhanh.

Người ta xác định độ ẩm tới hạn của hạt là độ ẩm mà trong chúng bắt đầu xuất hiện nước tự do và tham gia hoạt hoá các phản ứng hoá sinh, bắt đầu tăng cường độ hô hấp trong hạt. Độ ẩm tới hạn của nhiều hạt là 12 – 15%. Độ ẩm thấp hơn độ ẩm tới hạn thì nước tồn tại dưới dạng liên kết keo và không tham gia phản ứng. Vì vậy ta phải phơi khô hạt để có độ ẩm dưới độ ẩm tới hạn trước khi đưa đi bảo quản. Trong trường hợp cần kích thích nảy mầm, chỉ cần ngâm hạt vào nước, lập tức hô hấp tăng nhanh và phơi hạt được phát động sinh trưởng ngay.

– Với các mô tươi sống như quả, rau, hoa... thì ảnh hưởng của nước đến hô hấp phức tạp hơn. Thông thường thì khi độ ẩm bão hoà hay gần bão hoà thì I_{hh} là nhỏ nhất. Khi độ ẩm trong chúng giảm thì ban đầu cường độ hô hấp tăng lên nhưng khi mất nước quá nhiều thì hô hấp lại giảm xuống. Hô hấp của chúng trong trường hợp thiếu nước thường có tỉ lệ hô hấp vô hiệu cao.

Vì vậy, biện pháp bảo quản các loại rau, hoa, quả là giữ độ ẩm bão hoà, tránh bị héo. Nếu bảo quản trong kho lạnh, tủ lạnh thì cần đựng trong túi polietilen để tránh mất nước.

* Mối quan hệ giữa hàm lượng nước trong mô và hô hấp còn phụ thuộc vào nhiệt độ nữa (hình 4.6).



Hình 4.6. Ảnh hưởng của hàm lượng nước đến cường độ hô hấp của hạt lúa trong các nhiệt độ khác nhau

5.3. Thành phần khí O₂ và CO₂ trong không khí

*** Cơ sở khoa học**

– Oxi sẽ tham gia trực tiếp vào oxi hoá các chất hữu cơ trong hô hấp, nên hàm lượng oxi trong không khí ảnh hưởng quan trọng đến hô hấp của thực vật. O₂ là chất nhận electron cuối cùng trong chuỗi chuyển vận electron để sau đó hình thành nước trong hô hấp.

– CO₂ là sản phẩm của quá trình hô hấp. Các phản ứng decarboxyl hoá để giải phóng CO₂ vào không khí là các phản ứng thuận nghịch. Nếu hàm lượng CO₂ cao trong môi trường thì phản ứng chuyển dịch theo chiều nghịch và hô hấp bị ức chế.

*** Ảnh hưởng của O₂**

Nồng độ oxi trong khí quyển là 21%. Nếu nồng độ oxi giảm đến 10% thì chưa ảnh hưởng đến hô hấp; giảm dưới 10% đã ảnh hưởng đến hô hấp; giảm xuống dưới 5% thì cây chuyển sang hô hấp yếm khí – rất bất lợi cho cây. Nếu duy trì lâu tình trạng yếm khí, cây sẽ chết.

Vì vậy, cần tránh tình trạng hô hấp yếm khí cho cây trồng bằng các biện pháp cung cấp oxi cho rễ cây hô hấp như biện pháp làm đất, vun luống, làm cỏ, sục bùn...

*** Ảnh hưởng của CO₂**

Hàm lượng CO₂ trong không khí là 0,03%. Hàm lượng này là thấp. Hàm lượng CO₂ trong các mô tăng lên nhiều, khoảng 1 – 7,5%. Nếu hàm lượng CO₂ tăng lên cao sẽ ức chế hô hấp. Chính vì vậy mà người ta thường bảo quản kín để làm tăng nồng độ CO₂ trong túi nông phẩm có thể gây ức chế hô hấp, làm tăng hiệu quả của bảo quản nông phẩm. Nhưng nếu tăng hàm lượng CO₂, cây sẽ hô hấp yếm khí rất có hại.

Trong bảo quản, người ta có thể sử dụng khí CO₂ và cả N₂ để không chế hô hấp làm tăng hiệu quả của việc bảo quản nông phẩm.

5.4. Ảnh hưởng của dinh dưỡng khoáng

Các nguyên tố khoáng ảnh hưởng đến hô hấp khá phức tạp. Chúng có thể ảnh hưởng trực tiếp hay gián tiếp, ảnh hưởng riêng rẽ hay tổng hợp.

* Một số nguyên tố khoáng tham gia vào hình thành bộ máy hô hấp tức ti thể. N và S tham gia vào thành phần của protein cấu tạo nên ti thể. P tham gia vào photpholipit cấu tạo nên màng ngoài và màng trong của ti thể.

* Nhiều nguyên tố tham gia vào hoạt hoá các enzym hô hấp. N là thành phần của protein trong enzym; Fe trong thành phần của hệ xytocrom, feredoxin, catalaza...; P trong thành phần của NAD, FAD, NADP; S trong axetil-S~CoA và rất nhiều nguyên tố vi lượng hoạt hoá nhiều enzym hô hấp...

* Các ion khoáng có ảnh hưởng gián tiếp đến hô hấp qua việc làm thay đổi tính thấm của màng, thay đổi điện thế oxi hoá khử... từ đấy ảnh hưởng đến tốc độ và chiều hướng của các phản ứng trong hô hấp.

6. HÔ HẤP VÀ VẤN ĐỀ BẢO QUẢN NÔNG SẢN PHẨM

6.1. Quan hệ giữa hô hấp và bảo quản nông sản phẩm

* **Mục tiêu** của bảo quản nông sản phẩm là bảo tồn được nông phẩm về cả lượng và chất trong quá trình bảo quản. Bất cứ nguyên nhân nào dẫn đến làm giảm về mặt khối lượng và chất lượng nông phẩm thì đều là kẻ thù của bảo quản.

* **Có hai loại nguyên nhân** (bệnh) xuất hiện trong quá trình bảo quản làm ảnh hưởng đến nông phẩm là các *vi sinh vật* và các *sinh vật* tấn công nông phẩm và một nguyên nhân về sinh lí quan trọng nữa là *hoạt động hô hấp* của nông phẩm.

Trong phần này, ta chỉ đề cập đến nguyên nhân sinh lí – quan hệ giữa hô hấp và bảo quản nông sản phẩm.

* **Nguyên tắc chung** của bảo quản nông sản phẩm dựa trên hô hấp là giảm hô hấp, đặc biệt là hô hấp vô hiệu đến mức độ tối thiểu. Vì nông sản là các cơ quan, bộ phận còn sống nên rất cần hô hấp. Nhưng hô hấp lại tiêu hao chất hữu cơ, giảm khối lượng và chất lượng nông sản phẩm. Vậy, cần khống chế hô hấp như thế nào trong quá trình bảo quản để thu được hiệu quả bảo quản tốt nhất? Trước hết ta cần hiểu hô hấp gây ra những hậu quả gì cho công tác bảo quản nông phẩm.

6.2. Hậu quả của hô hấp đối với bảo quản nông sản

* **Hô hấp tiêu hao chất hữu cơ của nông sản.** Trong thời kì dinh dưỡng, tiêu hao chất hữu cơ trong hô hấp được bù đắp bằng hoạt động quang hợp. Còn trong bảo quản, hô hấp chỉ làm giảm khối lượng và chất lượng nông phẩm. Do vậy, nếu cường độ hô hấp mà mạnh thì nông phẩm phân huỷ rất nhanh.

* **Hô hấp làm tăng độ ẩm của nông phẩm.** Hô hấp sản sinh ra nước. Nước được tích tụ lại làm tăng độ ẩm của nông phẩm. Khi độ ẩm tăng thì hô hấp lại tăng và vi sinh vật hoạt động mạnh hơn.

* **Hô hấp làm tăng nhiệt độ trong nông sản phẩm.** Hô hấp sản sinh ra nhiệt tự do làm tăng nhiệt độ trong khối nông sản, gọi là hiện tượng tự nhiệt. Nhiệt độ tăng kích thích hô hấp và hoạt động phân huỷ của vi sinh vật tăng, là nguyên nhân "tự thiêu" của nông phẩm.

* **Hô hấp làm thay đổi thành phần khí trong môi trường bảo quản.** Hàm lượng oxi thì giảm đi còn CO₂ thì được tích tụ lại trong quá trình hô hấp. Nếu hàm lượng oxi giảm quá mức và CO₂ tăng lên nhiều trong môi trường bảo quản thì hô hấp có thể chuyển sang hô hấp yếm khí. Hô hấp yếm khí sẽ phân huỷ nhanh chóng các chất hữu cơ trong nông sản phẩm...

Do vậy, để tăng hiệu quả của công tác bảo quản nông sản phẩm thì phải có các biện pháp khống chế hô hấp của nông sản phẩm ngay sau khi thu hoạch.

6.3. Các biện pháp khống chế hô hấp trong bảo quản nông phẩm

Để giảm hô hấp của nông sản phẩm đến mức tối thiểu, ta có các biện pháp khống chế các nhân tố ngoại cảnh ảnh hưởng đến hô hấp.

*** Khống chế độ ẩm của nông phẩm**

– Với các loại hạt: phải phơi khô hạt đạt độ ẩm của hạt nhỏ hơn độ ẩm tới hạn, khoảng 10 – 13%. Với độ ẩm đó, cường độ hô hấp không đáng kể và có thể bảo quản khá an toàn trong kho nông phẩm.

Vì hô hấp sản sinh nước làm độ ẩm của hạt tăng lên, nên thỉnh thoảng phải phơi lại hạt để đưa độ ẩm về độ ẩm an toàn.

– Với các loại rau, hoa quả luôn giữ trong điều kiện độ ẩm gần bão hoà bằng tưới và phun nước. Nếu độ ẩm giảm thì hô hấp vô hiệu của chúng lại tăng lên. Đối với rau hoa quả thì cần hạn chế bị héo.

*** *Khống chế nhiệt độ***

– Khi giảm nhiệt độ thì hô hấp giảm, nên người ta sử dụng nhiệt độ thấp để bảo quản nông sản phẩm.

Hiện nay, bảo quản trong kho lạnh (tủ lạnh) là biện pháp bảo quản tiên tiến và ngày càng được ứng dụng nhiều hơn. Ở trong kho lạnh, nông sản có thể bảo quản thời gian dài vì hô hấp giảm và hoạt động của vi sinh vật cũng giảm.

Tuy nhiên tùy từng loại nông phẩm mà ta bảo quản ở nhiệt độ thấp khác nhau. Ví dụ nhiệt độ tối ưu cho bảo quản khoai tây là 4°C, bắp cải là 1°C, các quả cam, chanh... ở 6°C,... Cần có các nghiên cứu cơ bản cho từng loại nông phẩm để xác định nhiệt độ tối ưu cho việc bảo quản chúng.

– Với các loại hạt, củ để giống thì việc bảo quản trong điều kiện nhiệt độ thấp còn có hiệu ứng thứ hai rất quan trọng là chúng được xuân hoá. Khi đem gieo trồng vụ sau, chúng rút ngắn thời gian sinh trưởng, ra hoa sớm, sinh trưởng tốt... Ví dụ như việc xử lí lạnh cho củ giống hoa loa kèn thì có thể rút ngắn thời gian sinh trưởng, ra hoa sớm và trái vụ (vào dịp Tết Âm lịch và Dương lịch) làm tăng hiệu quả kinh tế rất nhiều. Củ giống khoai tây bảo quản ở nhiệt độ thấp sẽ có sức sống mạnh hơn, trẻ sinh lí hơn và vụ sau cho khả năng sinh trưởng tốt và năng suất cao hơn...

*** *Khống chế thành phần khí trong môi trường bảo quản***

– Trong quá trình bảo quản nông phẩm, hô hấp sản sinh CO₂ và hấp thu O₂. Khi tăng nồng độ CO₂ và giảm nồng độ O₂ trong môi trường bảo quản thì ức chế hô hấp. Với các loại hạt khô, việc ức chế hô hấp không gây tác hại vì cường độ hô hấp của chúng rất thấp. Nhưng nếu thiếu oxi trong điều kiện độ ẩm của hạt tăng thì sự hô hấp yếm khí sẽ làm giảm nhanh chóng sức sống và khả năng nảy mầm của hạt.

Với các mô tươi sống như rau, hoa, quả, khi tăng nồng độ CO₂ và

giảm hàm lượng oxi thì làm giảm đáng kể hô hấp của chúng, đồng thời ngăn ngừa vi sinh vật xâm nhập và phát triển nên thuận lợi cho quá trình bảo quản chúng.

– Giới hạn ảnh hưởng của nồng độ CO_2 và O_2 thay đổi theo đối tượng bảo quản. Ví dụ như trường hợp thiếu O_2 và thừa CO_2 thì tốt cho bảo quản cà rốt; còn bắp cải, khoai tây thì tốt nhất là để O_2 xâm nhập tự do. Quả chưa chín nếu thiếu oxi thì ảnh hưởng đến sự chín sau khi thu hoạch...

– Biện pháp khống chế thành phần khí trong môi trường bảo quản

Có 3 phương pháp bảo quản có thể khống chế thành phần khí là bảo quản kín, bảo quản mở và bảo quản trong khí biến.

+ Bảo quản kín trong túi polietilen hay trong chum, vại sành, sứ... có hiệu quả rất tốt vì sự tăng CO_2 và giảm O_2 được khống chế trong thể tích bảo quản nên làm giảm hô hấp và tiêu hao chất hữu cơ. Bảo quản kín thường sử dụng nhiều trong bảo quản các loại nông phẩm giàu protein và chất béo, có hệ số hô hấp < 1 như bảo quản hạt đậu đỗ... Việc bảo quản kín cũng được sử dụng trong bảo quản và vận chuyển hoa quả xuất khẩu như chuối...

+ Bảo quản mở trong kho nông phẩm với sự xâm nhập tự do của không khí thường được áp dụng cho các loại hạt có hệ số hô hấp $= 1$ như các hạt ngũ cốc... mà không cần phải khống chế O_2 .

+ Phương pháp bảo quản tiên tiến là bảo quản nông phẩm trong môi trường khí biến, trong đó sử dụng khí CO_2 , N_2 và O_2 với tỉ lệ nhất định tùy theo loại nông phẩm. Phương pháp bảo quản này cho hiệu quả rất cao, giảm tối thiểu hao hụt khối lượng và bảo tồn chất lượng của nông phẩm...

TÓM TẮT CHƯƠNG 4

■ Hô hấp là một chức năng sinh lí quan trọng, nó tạo ra cơ sở năng lượng và vật chất cho các hoạt động sống và hoạt động sinh lí. Việc điều chỉnh hô hấp một cách hợp lí sẽ tăng tích lũy và năng suất kinh tế và tăng hiệu quả của việc bảo quản nông sản phẩm.

■ Ti thể là bào quan chủ yếu thực hiện chức năng hô hấp của tế bào, trong đó khoang ti thể thực hiện chu trình Krebs, còn hệ thống màng trong có nhiệm vụ tổng hợp ATP.

Quá trình phân giải oxi hoá glucôzơ trong hô hấp trải qua 2 giai đoạn. Giai đoạn thứ nhất tách hidro ra khỏi cơ chất để hình thành các cofecment khử là NADH_2 , NADPH_2 , FADH_2 và giải phóng CO_2 . Giai đoạn này được thực hiện nhờ ba con đường: đường phân và lên men (ở tế bào chất), đường phân và chu trình Krebs (ở tế bào chất và khoang ti thể) và oxi hoá trực tiếp glucôzơ qua chu trình pentozơphosphat (ở tế bào chất).

Giai đoạn hai là oxi hoá liên tục các cofecment khử trên màng trong của ti thể liên kết với quá trình photphoryl hoá để tổng hợp ATP và hình thành nước. Năng lượng sản sinh khi oxi hoá hết 1 phân tử gam glucôzơ có thể đạt 38ATP.

■ Cường độ hô hấp và hệ số hô hấp là hai chỉ tiêu đánh giá hô hấp của cây. Cường độ hô hấp đánh giá mức độ hô hấp của các giống khác nhau và thay đổi theo giai đoạn sinh trưởng và điều kiện ngoại cảnh. Hệ số hô hấp liên quan đến bản chất nguyên liệu hô hấp và tình trạng hô hấp nên có thể sử dụng để điều chỉnh hô hấp trong bảo quản nông sản phẩm.

■ Giữa hô hấp và các hoạt động sinh lí trong cây có mối liên hệ mật thiết với nhau. Quang hợp và hô hấp là hai chức năng sinh lí quan trọng nhất quyết định năng suất cây trồng. Hai quá trình này vừa mâu thuẫn và vừa thống nhất nhau. Hô hấp còn có ý nghĩa quan trọng đối với sự hút nước, hút khoáng và tính miễn dịch của cây trồng.

■ Các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến hô hấp chủ yếu là nhiệt độ, hàm lượng nước trong mô và hàm lượng oxi trong không khí. Để điều chỉnh hô hấp của cây trồng và của nông sản phẩm, ta phải điều chỉnh các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến hô hấp.

■ Hô hấp gây ra nhiều bất lợi đối với việc bảo quản dẫn đến làm giảm khối lượng và chất lượng nông sản khi bảo quản. Vì vậy phải khống chế hô hấp trong quá trình bảo quản đối với các nông phẩm khác nhau bằng việc khống chế các điều kiện ngoại cảnh như bảo quản ở nhiệt độ thấp, phơi khô hạt hoặc điều chỉnh thành phần khí O_2 , CO_2 và N_2 trong môi trường bảo quản...

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Định nghĩa và viết phương trình tổng quát của hô hấp. Ý nghĩa của hô hấp?
2. Vẽ đồ đơn giản của ti thể điển hình và nêu chức năng của các thành phần cấu tạo của ti thể trong hô hấp?
3. Khái quát các đường hướng xảy ra trong giai đoạn 1: giai đoạn tách hidro ra khỏi cơ chất? Sản phẩm của giai đoạn này là gì?
4. Trình bày nội dung vắn tắt của giai đoạn 2: giai đoạn oxi hoá các cofecment khử trên màng trong ti thể? Sản phẩm tạo ra?
5. Cường độ hô hấp là gì? Ý nghĩa của chỉ tiêu này?
6. Hệ số hô hấp – Những biến đổi của RQ và ý nghĩa của chỉ tiêu này?
7. Mối quan hệ giữa hô hấp và quang hợp? Mối quan hệ này được thể hiện trong quần thể cây trồng và trong hình thành năng suất như thế nào?
8. Vai trò của hô hấp với sự hút nước và hút khoáng của cây? Hiểu biết đó có ý nghĩa gì?
9. Ảnh hưởng của nhiệt độ, hàm lượng nước trong mô và hàm lượng oxi đến hô hấp của cây? Hiểu biết đó có ảnh hưởng gì trong sản xuất?
10. Tại sao lại phải điều chỉnh hô hấp trong bảo quản nông phẩm? Các biện pháp khống chế hô hấp trong bảo quản nông phẩm?

CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

- Vai trò quan trọng nhất của hô hấp đối với cây là:
A. Cung cấp năng lượng B. Tạo các sản phẩm trung gian
C. Tăng khả năng chống chịu D. Miễn dịch cho cây.
- Cơ quan nào của tế bào đảm nhiệm chức năng hô hấp?
A. Lục lạp B. Ti thể C. Vi thể D. Lạp thể.
- Quá trình oxi hóa chất hữu cơ trong hô hấp xảy ra ở đâu?
A. Tế bào chất
B. Màng trong
C. Khoang ti thể
D. Quan điểm khác.
- Chu trình Krebs xảy ra ở đâu?
A. Ti thể B. Màng ngoài C. Màng trong D. Khoang ti thể.
- Sự tổng hợp ATP chủ yếu xảy ra ở đâu?
A. Tế bào chất
B. Màng ngoài
C. Màng trong
D. Khoang ti thể.
- Quá trình hô hấp yếm khí xảy ra ở đâu?
A. Tế bào chất
B. Màng ngoài
C. Màng trong
D. Khoang ti thể.
- Khi oxi hoá hết 1 phân tử gam glucozơ, năng lượng sản sinh tối đa là:
A. 30ATP B. 32ATP C. 36ATP D. 38ATP.

8. Khi so sánh cường độ hô hấp giữa các cơ quan, trường hợp nào là không đúng?
- A. Hạt nảy mầm > Hạt khô B. Hoa > Quả
C. Thân > Rễ D. Lá non > Lá già.
9. Xác định hệ số hô hấp RQ không có ý nghĩa trong việc:
- A. Chẩn đoán nguyên liệu hô hấp
B. Đề xuất biện pháp chăm sóc hợp lí
C. Đề xuất biện pháp bảo quản hợp lí
D. Bố trí thời vụ hợp lí.
10. Khi giảm hàm lượng nước trong mô, cơ quan nào giảm hô hấp mạnh nhất?
- A. Lá B. Hoa C. Quả D. Hạt.
11. Khi tăng nhiệt độ từ 0 đến 40°C, hô hấp tăng chủ yếu do:
- A. Độ nhớt giảm B. Tốc độ phản ứng hoá sinh tăng
C. Ti thể linh hoạt hơn D. Sinh trưởng mạnh hơn.
12. Hô hấp yếm khí gây tác hại nhất là gì?
- A. Thiếu năng lượng B. Thiếu sản phẩm trung gian
C. Tích lũy chất gây độc D. Phân giải chất hữu cơ.
13. Hậu quả nào của hô hấp không có ý nghĩa với bảo quản nông sản phẩm?
- A. Phân giải chất hữu cơ B. Tăng nhiệt độ
C. Thiếu năng lượng D. Tăng độ ẩm.
14. Nguyên tắc khống chế độ ẩm trong bảo quản hạt:
- A. Độ ẩm hạt > Độ ẩm tới hạn B. Độ ẩm hạt < Độ ẩm tới hạn
C. Độ ẩm hạt = Độ ẩm tới hạn D. Không nhất thiết.
15. Khi bảo quản hạt giống ở nhiệt độ thấp, mục tiêu nào là không có ý nghĩa?
- A. Giảm hô hấp B. Giảm hoạt động của vi sinh vật
C. Giảm bay hơi nước D. Giảm phân huỷ chất hữu cơ.

- 16.** Biện pháp điều chỉnh thành phần khí trong bảo quản nhằm mục đích cơ bản là:
- A. Điều hoà về chất lượng nông phẩm
 - B. Điều hoà về số lượng
 - C. Điều hoà hoạt động của vi sinh vật
 - D. Điều hoà hô hấp thích hợp.

Chương 5

SỰ VẬN CHUYỂN VÀ PHÂN BỐ CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA TRONG CÂY

■ Sự vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ trong cây là một chức năng sinh lí có vai trò bảo đảm khâu lưu thông phân phối vật chất và quyết định việc hình thành năng suất kinh tế.

■ Mối quan hệ mật thiết giữa cấu trúc và chức năng của hệ thống vận chuyển chất đồng hóa trong mạch libe. Hệ thống vận chuyển này đảm bảo vận chuyển chất hữu cơ có hiệu quả nhất.

■ Nắm được phương hướng phân bố và tích lũy chất đồng hoá trong quá trình sinh trưởng và phát triển của cây và sơ đồ vận chuyển từ nguồn (lá) đến nơi chứa (cơ quan tiêu thụ và dự trữ) và các yếu tố ảnh hưởng đến quá trình này.

■ Để tăng năng suất kinh tế của cây trồng, cần có các biện pháp kĩ thuật điều chỉnh các nhân tố nội tại và ngoại cảnh ảnh hưởng đến dòng vận chuyển và phân bố chất hữu cơ trong cây.

1. KHÁI NIỆM CHUNG

1.1. Các dòng vận chuyển vật chất trong cây

Trong cây có hai loại vật chất vận chuyển: các chất vô cơ gồm nước, các chất khoáng... và các chất hữu cơ bao gồm các sản phẩm của quang hợp và các chất hữu cơ khác do quá trình trao đổi chất tạo ra. Đến thế kỉ XVII người ta vẫn có quan niệm là các vật chất đều được vận chuyển chung một con đường trong cây mà thôi.

Năm 1837, Hartier là người đầu tiên nghiên cứu về hình thái, cấu tạo của các mô tham gia sự vận chuyển vật chất trong cây. Ông đã phát hiện ra mạch rây và chức năng của chúng trong sự vận chuyển chất hữu cơ.

Người ta đã tiến hành thí nghiệm khoanh vỏ cây quanh thân cây gỗ

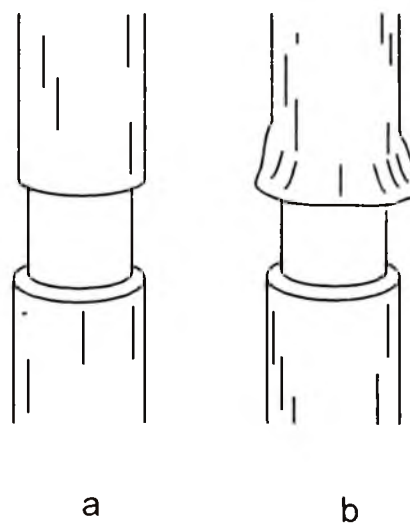
sát đến phần gỗ. Lá cây và các bộ phận trên khoanh vỏ vẫn tồn tại bình thường vì nhận đầy đủ nước và chất khoáng từ rễ đưa lên. Phần trên khoanh vỏ bị phình ra vì các chất hữu cơ phía trên bị chặn lại ở phần vỏ mà không xuống dưới được. Rễ tồn tại một thời gian rồi chết dần vì thiếu chất hữu cơ trên lá vận chuyển xuống. Kết quả thí nghiệm cho thấy nước và chất khoáng được vận chuyển trong phần gỗ, còn các sản phẩm quang hợp được vận chuyển từ lá xuống đi trong phần libe ở vỏ cây.

Như vậy thì các chất vô cơ và hữu cơ được vận chuyển trong hai con đường khác nhau:

– Dòng thoát hơi nước đưa nước hòa tan các chất khoáng từ đất vào rễ rồi lên các bộ phận trên mặt đất và cuối cùng đến lá cây. Dòng vô cơ này được vận chuyển trong mạch gỗ (mạch xylem) (Chương 2: Sự trao đổi nước của thực vật).

– Dòng chất hữu cơ được vận chuyển từ cơ quan sản xuất (chủ yếu là lá) đến các cơ quan tiêu thụ và một bộ phận đáng kể được vận chuyển và tích lũy trong các cơ quan dự trữ (cơ quan kinh tế). Dòng chất hữu cơ được vận chuyển trong hệ thống mạch libe (mạch floem).

Cũng tương tự như sự vận chuyển nước và chất khoáng trong xylem, sự vận chuyển chất hữu cơ được thực hiện trong tổ chức chuyên hóa cho vận chuyển là floem và được tiến hành trong khoảng cách xa gọi là *sự vận chuyển xa các chất đồng hóa*. Bên cạnh đó các chất hữu cơ cũng được vận chuyển trong các tế bào sống không chuyên hóa cho vận chuyển và thường có khoảng cách gần nên gọi là *sự vận chuyển gần*. Tuy có khoảng cách gần nhưng sự vận chuyển chất hữu cơ trong tế bào



Hình 5.1. Thí nghiệm khoanh vỏ cây
a. Vòng khoanh vỏ đến phần gỗ
b. Các sản phẩm quang hợp từ lá vận chuyển xuống rễ được tích lũy phần trên của khoanh vỏ.

sống gặp trở lực rất nhiều so với vận chuyển trong hệ thống dẫn và cũng được đi theo hệ thống apoplast (trong thành vách tế bào) và hệ thống symplast (qua hệ thống nguyên sinh chất) như sự vận chuyển nước gân trong cây.

1.2. Ý nghĩa của sự vận chuyển và phân bố vật chất trong cây

– Sự vận chuyển vật chất trong cây như là mạch máu lưu thông trong cơ thể thực vật, bảo đảm mối liên hệ mật thiết giữa các cơ quan, các bộ phận trong cơ thể và bảo đảm khâu lưu thông phân phối vật chất trong cây.

– Sự vận chuyển và phân bố vật chất trong cây có ý nghĩa quyết định đến việc hình thành năng suất kinh tế của cây trồng, đặc biệt trong giai đoạn hình thành cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ. Vì vậy, muốn nâng cao năng suất kinh tế thì ngoài tăng cường hoạt động của bộ máy quang hợp thì cần có biện pháp hữu hiệu để huy động tối đa các sản phẩm đồng hóa tích lũy về cơ quan kinh tế. Chẳng hạn, khi cây hình thành cơ quan kinh tế cần phải đảm bảo các điều kiện tối ưu cho sự vận chuyển các chất hữu cơ tích lũy về cơ quan kinh tế. Nếu không đáp ứng các điều kiện cần thiết cho giai đoạn này thì chẳng những ức chế tốc độ vận chuyển mà có thể thay đổi chiều hướng vận chuyển làm giảm năng suất kinh tế.

– Ngoài ra, việc hiểu biết về vận chuyển và phân bố các chất đồng hóa trong cây giúp ích cho việc sử dụng thuốc bảo vệ thực vật một cách hợp lí. Các thuốc phòng trừ sâu, nấm bệnh có thể vận chuyển trong xylem, hoặc floem hay cả hai hệ thống. Với các thuốc chỉ vận chuyển trong xylem thì không thể phun qua lá mà nên tưới vào đất để rễ cây hút lên. Với các loại thuốc được vận chuyển trong floem thì phải phun qua lá và chúng cùng với sản phẩm quang hợp đi vào mạch floem để đến các bộ phận của cây, côn trùng chích hút hay ăn lá đều bị chết. Một số thuốc khác và thuốc trừ cỏ có thể vận chuyển trong cả xylem và floem thì phun lên lá hay bón vào đất đều có hiệu quả.

2. SỰ VẬN CHUYỂN CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA Ở KHOẢNG CÁCH GẦN

Các chất hữu cơ được tạo nên trong quang hợp được bắt nguồn từ nơi sản xuất ra nó là lục lạp của lá, sau đó được vận chuyển ra khỏi lục lạp để vào tế bào đồng hóa (mô dậu hay mô khuyết). Tiếp theo, chúng được vận chuyển qua các tế bào nhu mô lá để cuối cùng đến mạch dẫn của lá.

2.1. Sự vận chuyển chất hữu cơ trong tế bào đồng hóa

Các tế bào đồng hóa chủ yếu là các tế bào mô dậu và mô khuyết, nơi xảy ra quá trình quang hợp. Các tế bào đồng hóa chứa rất nhiều lục lạp là cơ quan quang hợp để tạo ra các chất hữu cơ tham gia vào quá trình vận chuyển. Để cho quá trình quang hợp xảy ra bình thường mà không bị ức chế thì các chất hữu cơ được tạo ra phải lần lượt đi ra khỏi lá ngay để giảm nồng độ của chúng trong lục lạp.

2.1.1. Vận chuyển ra khỏi lục lạp

Giai đoạn đầu tiên của sự vận chuyển chất đồng hóa trong cây là vận chuyển chúng ra khỏi lục lạp, nơi chúng thường xuyên được tổng hợp nhờ hoạt động quang hợp.

– Khả năng sản xuất chất đồng hóa của lục lạp

Số lượng của lục lạp trong tế bào đồng hóa rất lớn. Chẳng hạn, trung bình ở cây đậu *Phaseolus vulgaris* có khoảng 30 – 40 lục lạp trong một tế bào. Nếu tính toán tương đối thì trên 100cm² bề mặt lá có khoảng $3,5 \times 10^9$ lục lạp. Với số lượng lục lạp đó, chúng có khả năng đồng hóa được 16mg CO₂ trong một giờ, tương đương với 11,2mg glucozơ và trong 10 giờ (quang hợp trong một ngày) là 112mg glucozơ/ 100cm² lá. Do lượng chất hữu cơ nhiều như vậy nếu không vận chuyển tích cực qua màng lục lạp ra ngoài thì quang hợp sẽ bị ngừng trệ.

– Sản phẩm quang hợp xuất hiện sớm nhất trong lục lạp là các sản phẩm sơ cấp của chu trình quang hợp như các triozơphosphat, hexozơphosphat... rồi sau đó đến các sản phẩm thứ cấp của quang hợp như các axit amin, protein...

– Khả năng vận chuyển qua màng lục lạp

Giai đoạn vận chuyển các chất này qua màng lục lạp quyết định trước hết do tính thấm của màng lục lạp với các sản phẩm quang hợp đó. Tính thấm của màng lục lạp lớn nhất đối với các triozơphosphat như axit photphoglixeric (APG), andêhit photphoglixeric (AIPG)..., sau đó đến một vài axit amin. Các sản phẩm này thấm rất nhanh qua màng lục lạp và chỉ sau 1 – 2 phút quang hợp, hàm lượng của chúng trong và ngoài lục lạp cân bằng nhau. Các sản phẩm xuất hiện muộn hơn một chút như fructozơ 1,6-diphosphat và saccarozơ. Chúng thấm qua màng lục lạp chậm hơn rất nhiều. Người ta chưa chứng minh được liệu protein có qua màng lục lạp hay chỉ các axit amin đi qua thôi.

– *Điều kiện cần thiết* cho quá trình vận chuyển qua màng lục lạp là ánh sáng, nồng độ CO₂ và cần nhiều năng lượng cho sự vận chuyển tích cực các chất hữu cơ qua màng lục lạp.

2.1.2. Vận chuyển ngoài lục lạp (trong tế bào đồng hóa)

– Các chất hữu cơ ra khỏi lục lạp sẽ được vận chuyển trong nội bộ tế bào đồng hóa trước khi ra khỏi tế bào tạo ra nó để sang các tế bào nhu mô khác. Một bộ phận các sản phẩm quang hợp này sẽ được chính tế bào đồng hóa sử dụng. Khoảng 8 – 18% được ti thể sử dụng cho hô hấp của tế bào để tạo ra năng lượng cung cấp cho hoạt động sống, trong đó có quá trình vận chuyển tích cực; một phần được peroxisom sử dụng cho quang hô hấp để lại giải phóng ra CO₂ và một phần dùng tổng hợp nên protein và polisaccarit cần cho cấu tạo nên tế bào... Đại bộ phận chất đồng hóa được đi vào mạch rây để tham gia vào quá trình vận chuyển xa các chất hữu cơ.

– Các chất đồng hóa vận chuyển trong nội bộ tế bào là do sự vận động của chính chất nguyên sinh trong tế bào quyết định. Vì chất nguyên sinh có tính lỏng nên nó vận động rất linh hoạt và không ngừng trong tế bào.

2.2. Sự vận chuyển các chất đồng hóa qua các tế bào nhu mô lá đến mạch libe

2.2.1. Con đường vận chuyển

Các chất đồng hóa từ tế bào quang hợp trước khi đi vào mạch libe

phải đi qua một số lớp tế bào nhu mô lá. Sự vận chuyển các chất hữu cơ trong các tế bào này được thực hiện theo phương thức *symplast* (qua hệ thống chất nguyên sinh xuyên qua các sợi liên bào) và *apoplast* (qua hệ thống mao quản trong thành vách tế bào) tương tự như sự vận chuyển của các ion khoáng trong các tế bào sống.

2.2.2. Điều kiện cần thiết cho sự vận chuyển các chất đồng hóa trong nhu mô

– *Điều quan trọng là ngăn chặn* các chất được vận chuyển khỏi sự trao đổi chất của chính các tế bào đó để bảo toàn dòng vận chuyển. Điều đó được thực hiện do việc rút ngắn thời gian tiếp xúc giữa các chất vận chuyển và các trung tâm trao đổi chất của các tế bào nhu mô.

– *Năng lượng*: Sự vận chuyển các chất đồng hóa qua các tế bào nhu mô rất cần năng lượng của quá trình trao đổi chất cung cấp. Do vậy, nếu thiếu oxi thì ức chế hô hấp và ức chế sự vận chuyển.

– *Tuổi của lá và của các tế bào nhu mô lá* cũng ảnh hưởng đến tốc độ vận chuyển. Tốc độ vận chuyển giảm dần theo tuổi của lá. Lá càng già thì tốc độ vận chuyển càng chậm.

– *Các loại thực vật khác nhau*: Tốc độ vận chuyển các chất đồng hóa trong các tế bào nhu mô lá rất khác nhau tùy theo loại cây trồng khác nhau. Ví dụ như với cây nho, chất hữu cơ đi từ nhu mô lá đến mạch libe của lá chỉ mất 2 – 3 phút, ở cây ngô là 10 phút. Với cây thuốc lá, khoảng 3 giờ đã có 46% chất đồng hóa ra khỏi lá, còn ở lúa mì trong 24 giờ đã có 20 – 80% sản phẩm quang hợp đi ra khỏi lá.

Tốc độ vận chuyển các chất đồng hóa ngoài việc *phụ thuộc vào loại cây và tuổi lá* còn phụ thuộc vào *nhu cầu và khả năng sử dụng* của các mô lân cận...

3. SỰ VẬN CHUYỂN CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA Ở KHOẢNG CÁCH XA

Sự vận chuyển các chất hữu cơ ở khoảng cách xa cũng tương tự như sự vận chuyển nước xa được tiến hành với khoảng cách rất xa đến hàng chục mét và được thực hiện trong mô chuyên hóa cho sự vận chuyển các chất hữu cơ. Đó là hệ thống libe (floem). Sự xuất hiện mô dẫn libe đánh

dấu sự tiến hóa của thế giới thực vật. Nó chỉ được xuất hiện trong thực vật có mô dẫn như dương xỉ, khỏa tử và bí tử.

3.1. Cấu trúc của hệ thống libe

Hệ thống libe bao gồm nhiều loại tế bào khác nhau về hình thái, cấu trúc và chức năng. Đó là các tế bào rây, tế bào kèm và tế bào nhu mô libe; trong đó, tế bào rây đóng vai trò chủ yếu trong sự vận chuyển các chất đồng hóa.

3.1.1. Cấu tạo hệ thống mạch rây

– Các tế bào rây

Tế bào rây là đơn vị cơ sở cấu tạo nên mạch rây. Chúng là các tế bào chuyên hóa cao có cấu tạo rất đơn giản: không có chất nguyên sinh thực thụ, không nhân, không ti thể và rất ít các cơ quan khác. Có các sợi protein chạy dọc theo tế bào để làm cầu cho các chất hữu cơ chạy qua... (hình 5.2).

– Ống rây

Các tế bào rây nối với nhau theo chiều dọc liên tục suốt chiều dài của bó mạch. Giữa các tế bào có vách ngăn và trên vách ngăn có nhiều lỗ rây. Các lỗ rây có đường kính 0,1 – 5 μ m và chiếm khoảng 50% diện tích của vách ngăn. Các tế bào rây nối nhau thành hệ thống thông suốt tạo nên đơn vị vận chuyển cơ bản là *ống rây*. Đường kính ống rây ở thực vật bí tử khoảng 20 – 30 μ m. Số lượng ống rây trong mạch libe rất lớn. Các ống rây chiếm 20% mạch libe và trên 1cm² bản rây có khoảng 3.10⁴ – 7.10⁴ ống rây.

– Các sợi protein xuyên qua các lỗ rây trên bản rây nối liền các tế bào rây thành một chuỗi thông suốt dọc theo ống rây làm phương tiện cho các chất hữu cơ vận chuyển qua ống rây... Cấu trúc đặc biệt này tạo điều kiện cho các chất hữu cơ vận chuyển dễ dàng trong mạch rây.

3.1.2. Tế bào kèm

– Đặc điểm tế bào kèm

Tế bào kèm là những tế bào có kích thước nhỏ tiếp xúc với tế bào rây và cũng đóng góp một phần quan trọng trong vận chuyển chất hữu cơ.

Khác với tế bào rây, các tế bào kèm có nguyên sinh chất đậm đặc, có nhân to, giàu các bào quan, đặc biệt có nhiều ti thể, không bào rất nhỏ...

– *Nguồn gốc và chức năng của tế bào kèm*

Tế bào rây và tế bào kèm được sinh ra từ tế bào mẹ tương tâng, sau đó chúng phân hóa theo hai hướng có cấu trúc và chức năng khác nhau nhưng luôn đi kèm nhau và hỗ trợ cho nhau. Tế bào rây đảm nhiệm chức năng vận chuyển chất đồng hóa nhanh nhất, còn tế bào kèm đảm bảo năng lượng cho tế bào rây vận chuyển, gây ảnh hưởng của nhân lên quá trình vận chuyển trong mạch rây và ngăn chặn sự tiêu hao chất hữu cơ trong quá trình vận chuyển.

3.1.3. Tế bào nhu mô libe

Đây cũng là một trong những thành viên của hệ thống dẫn. Chúng nằm cạnh tế bào kèm và liên hệ với tế bào kèm bằng các sợi liên bào. Nhu mô libe là nơi chuyển tiếp của các chất đồng hóa trước khi đi vào mạch dẫn...

3.1.4. Tính chất chuyên hóa của hệ thống libe

Nhìn vào cấu trúc, chúng ta có cảm giác như các tế bào rây là những tế bào đã thoái hóa (không nhân, ít bào quan, chất nguyên sinh còn lại các sợi mảnh...); nhưng thực chất chúng là những tế bào đã chuyên hóa cao cho sự vận chuyển đạt hiệu quả cao nhất. Sự chuyên hóa đó được minh chứng như sau:

– Không có nhân tức là không có quá trình tổng hợp protein nên không huy động các axit amin trong dịch vận chuyển, nồng độ axit amin được ổn định.

– Không có ti thể tức là không có khả năng sử dụng đường vào hô hấp để bảo toàn nồng độ đường trong dịch vận chuyển.

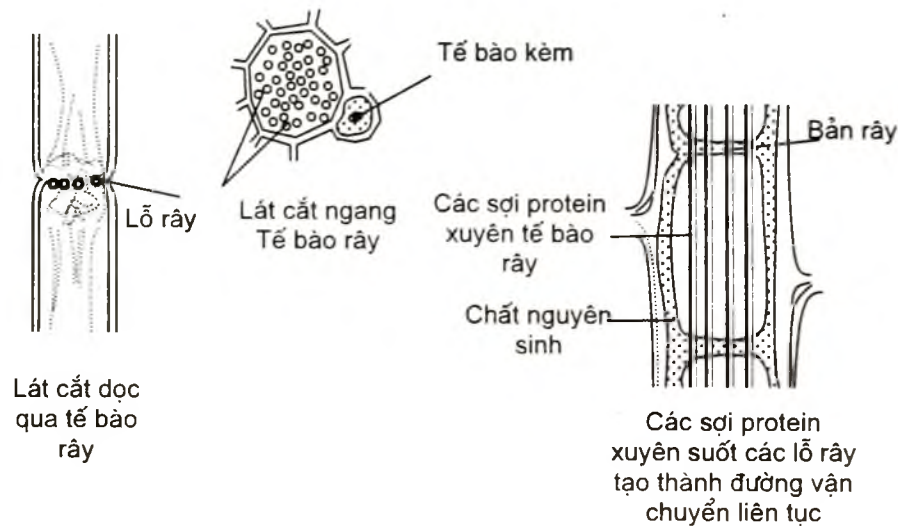
– Các sợi protein xuyên suốt tạo ra kênh vận chuyển vật chất nhanh nhất và hiệu quả nhất.

– Tế bào kèm nằm cạnh tế bào rây để gây ảnh hưởng của nhân lên tế bào rây và cung cấp năng lượng cho sự vận chuyển tích cực trong tế bào rây (chúng có nhân to và nhiều ti thể).

– Sản phẩm vận chuyển chủ yếu là đường saccarozơ mà không phải là đường khử (glucozơ) để tránh sự sử dụng đường khử vào quá trình oxi hóa trong quá trình vận chuyển có thể làm giảm nồng độ đường...

– Tế bào rây có hàm lượng ion K^+ rất cao gây ra sự chênh lệch điện thế giữa hai phía của bản rây giúp cho sự vận chuyển dễ dàng...

Tất cả những đặc điểm cấu trúc của hệ thống libe đó đã chứng minh rằng cấu trúc hệ thống mạch rây là một cấu trúc hoàn chỉnh và tiến hóa để đảm bảo cho sự vận chuyển chất hữu cơ một cách nhanh nhất và hiệu quả nhất, giảm thiểu sự tiêu hao chất hữu cơ trong quá trình vận chuyển, bảo toàn được dòng vận chuyển chất hữu cơ trong mạch floem.



Hình 5.2. Cấu trúc các yếu tố của mạch rây

3.2. Các chất được vận chuyển trong floem

Các tài liệu hiện nay về thành phần và bản chất các chất tham gia vào vận chuyển trong mạch rây thu được bằng hai phương pháp:

– Phân tích dịch chảy của mạch rây.

– Sử dụng đồng vị phóng xạ (3H và ^{14}C) để theo dõi sự vận chuyển của các sản phẩm quang hợp.

3.2.1. Phương pháp lấy nhựa cây

Để thu dịch nhựa cây trong floem cho việc phân tích hóa học, người ta thường sử dụng một loại *rệp chích hút nhựa cây*. Loại rệp này có khả năng xuyên vôi của nó qua vỏ cây đến tận mạch rây để hút nhựa cây. Cơ thể của chúng bị loại bỏ còn vôi của chúng được giữ nguyên trên cành cây. Dưới tác dụng của áp suất trong mạch rây mà dịch nhựa cây được ép chảy tràn ra ngoài.

3.2.2. Thành phần hoá học của dịch vận chuyển

Khi phân tích hóa học dịch nhựa cây, ta thu được các dẫn liệu sau:

– Gluxit

Có khoảng 90% các chất tham gia vận chuyển là gluxit, trong đó đường saccarozơ chiếm đến 95 – 98% tổng số đường vận chuyển. Saccarozơ không phải đường khử nên không tham gia vào oxi hóa trên con đường vận chuyển, bảo toàn hàm lượng đường trong mạch floem.

Ngoài ra còn một lượng nhỏ đường glucozơ và fructozơ. Nồng độ đường trong dịch floem khá đậm đặc, khoảng 7 – 25% (tương đương 0,2 – 0,7M).

– Các chất hữu cơ khác

Ngoài gluxit là thành phần chính thì còn có một số chất khác cũng tham gia vào vận chuyển như một số axit amin (axit glutaric, axit asparagic), một số amit (glutamin, asparagin), một số axit hữu cơ (axit xitric, axit α – xetoglutaric), các nguyên tố khoáng (P, K, Mg, Ca, Na, Fe, Zn, Mn, Cu, Mo...), các phitohocmon (IAA, GA, ABA, xytokinin...), một số protein, axit nucleic, các vitamin, enzym và các virus...

Bảng 5.1. Thành phần và hàm lượng một số chất trong dịch floem của cây đậu *Ricinus communis* (Hall và Baker, 1972)

CÁC CHẤT VẬN CHUYỂN	HÀM LƯỢNG (MG.ML ⁻¹)
Đường	80,0 – 106,0
Axit amin	5,2
Axit hữu cơ	2,0 – 3,2
Protein	1,45 – 2,20
Cl	0,355 – 0,675
P	0,350 – 0,550
K	2,3 – 4,4
Mg	0,009 – 0,122

3.3. Tốc độ của các chất đồng hóa trong mạch libe

* **Tốc độ vận chuyển:** Năm 1928, Masson và Haskell đã công bố tốc độ vận chuyển của các chất trong mạch libe ở cây bông là 60cm/giờ, xấp xỉ 40000 lần tốc độ khuếch tán của đường tự do trong dung dịch nước.

Về sau người ta sử dụng phương pháp đồng vị phóng xạ đánh dấu sản phẩm vận chuyển (³H, ¹⁴C, ³²P) hoặc các chất màu phát huỳnh quang để nghiên cứu tốc độ vận chuyển các chất trong mạch libe. Tốc độ vận chuyển các chất trong mạch rây có thể dao động từ 30 đến 150 cm/ giờ, một số trường hợp còn cao hơn.

Bảng 5.2. Một vài số liệu về tốc độ vận chuyển của các chất hữu cơ trong mạch libe của một số cây trồng

CÁC CÂY TRỒNG	TỐC ĐỘ (cm/giờ)	NGUỒN TÀI LIỆU
Đậu (<i>Phaseolus</i>)	87	Bidduer, Cory, 1957
Đậu tương (<i>Glicine</i>)	130 – 300	Nelson, Gorman, 1957
Bông (<i>Gossipium</i>)	60	Mason, Haskell, 1926
Lúa mì (<i>Triticum</i>)	87 – 90	Vardlow, 1965
Khoai tây (<i>Solanum tuberosum</i>)	28 – 80	Mokronosov, 1961
Củ cải đường (<i>Repa vulgaris</i>)	54	Geiger, 1969
Bí ngô (<i>Cucurbita pepo</i>)	28	
Mía (<i>Saccharum</i>)	42 – 150	Hatt, 1963

* Như vậy tốc độ vận chuyển các chất hữu cơ ở các thực vật khác nhau là rất khác nhau. Người ta nhận thấy các chất không có nguồn gốc sinh học có tốc độ vận chuyển chậm hơn các chất đồng hóa 2 – 3 lần (ví dụ như các chất điều hòa sinh trưởng tổng hợp so với các phitohocmon trong cây).

* Tốc độ vận chuyển các sản phẩm đồng hóa còn phụ thuộc vào tuổi cây và nhu cầu các sản phẩm đồng hóa. Tốc độ vận chuyển giảm dần theo tuổi, nhưng trong giai đoạn ra hoa tốc độ vận chuyển tăng lên do nhu cầu tăng với các chất đồng hóa...

4. PHƯƠNG HƯỚNG VẬN CHUYỂN VÀ PHÂN BỐ CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA TRONG CÂY

Các chất đồng hóa được tạo nên trong các cơ quan quang hợp (lá và các bộ phận xanh). Một phần chất hữu cơ được sử dụng vào hô hấp để cung cấp năng lượng cho hoạt động sống của chính tế bào đồng hóa, một phần được sử dụng để duy trì và tạo mới bộ máy quang hợp và các cơ quan khác, còn đại bộ phận được vận chuyển đến các cơ quan sử dụng và đặc biệt tích lũy vào các cơ quan dự trữ tạo nên năng suất kinh tế của cây trồng.

4.1. Phương hướng vận chuyển và phân bố

* Phương pháp nghiên cứu

Có thể sử dụng đồng vị phóng xạ ^{14}C cho lá quang hợp hay đánh dấu vào đường vận chuyển. Sau một thời gian vận chuyển của các chất đồng hóa có đánh dấu phóng xạ, thu hoạch các bộ phận của cây, sấy khô rồi xác định hoạt tính phóng xạ của các sản phẩm và từ đó biết được phương hướng vận chuyển và phân bố của chúng trong cây.

* Sơ đồ vận chuyển và phân bố

Sự vận chuyển và phân bố, tích lũy các chất đồng hóa trong cây không phải xảy ra một cách ngẫu nhiên mà trái lại, diễn ra theo một sơ đồ chính xác cho đa số thực vật. Tuy nhiên, sơ đồ vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ trong cây cũng có thể thay đổi trong quá trình sinh trưởng, phát triển của cây và có ảnh hưởng đáng kể đến sự phát sinh hình thái và hình thành năng suất của các cây trồng. Sơ đồ chung là vận chuyển chất đồng hoá từ nguồn tạo ra chúng đến nơi tiêu thụ (nơi chứa).

– *Nguồn (source)* là nơi sản xuất và cung cấp chất đồng hoá mà chủ yếu là cơ quan quang hợp như lá và các bộ phận chứa diệp lục như thân, quả, một số bộ phận của hoa... Chúng tạo ra các chất hữu cơ cho quá trình vận chuyển trong cây. Ngoài ra trong giai đoạn nảy mầm, hạt và củ cũng là nơi cung cấp chất dinh dưỡng cho rễ non, chồi non mới hình thành nên có thể xem chúng như là nguồn cung cấp chất hữu cơ.

Diện tích lá và cường độ quang hợp của cây là các chỉ số đánh giá sự phát triển và quy mô của nguồn. Vì vậy, các biện pháp tăng diện tích lá và hoạt động quang hợp là tăng khả năng sản xuất và cung cấp chất đồng hoá của nguồn tích lũy về cơ quan kinh tế (sink).

– *Nơi chứa (sink)* là tất cả các cơ quan, bộ phận của cây cần chất dinh dưỡng và đón nhận chất dinh dưỡng từ nguồn vận chuyển đến. Các cơ quan còn non đang sinh trưởng mạnh, hoa quả và đặc biệt là các cơ quan dự trữ như hạt, củ, quả... là những cơ quan hấp dẫn chất hữu cơ từ nguồn về nhiều nhất. Một bộ phận lớn các chất hữu cơ sẽ tập trung vào cơ quan dự trữ để hình thành nên năng suất kinh tế của cây trồng. Vì vậy, các cơ quan dự trữ là nơi chứa chất đồng hoá

quan trọng nhất của cây trồng. Năng suất cây trồng là nơi chứa cuối cùng của cây trồng.

4.2. Các yếu tố chi phối hoạt động của nguồn và nơi chứa

4.2.1. Vị trí của lá (nguồn) và cơ quan tiếp nhận chất đồng hóa (nơi chứa)

– Với nhiều thực vật, trong những giai đoạn đầu, lá là cơ quan sản xuất chất đồng hóa và cung cấp trực tiếp cho các cơ quan tiếp nhận chất đồng hóa gần nhất. Vì vậy, sơ đồ vận chuyển và phân bố chung là những lá phía dưới sẽ cung cấp chất dinh dưỡng cho hệ thống rễ nên chất hữu cơ được vận chuyển xuống dưới; những lá phía trên thì ngược lại cung cấp chất dinh dưỡng cho chồi và các bộ phận trên chúng; còn các lá nằm giữa thì các chất đồng hóa có thể được vận chuyển theo hai hướng: lên trên và xuống dưới.

– Tuy nhiên cũng có một số thực vật không phân biệt vị trí các lá trong cây. Tùy theo điều kiện cụ thể mà chất hữu cơ được tạo nên trong chúng có thể vận chuyển hướng gốc hay hướng ngọn chủ yếu do nhu cầu chất dinh dưỡng của các cơ quan.

4.2.2. Các giai đoạn sinh trưởng và phát triển của cây

– Các cây đang nảy mầm

Lá mầm vừa là nguồn chất dự trữ và vừa có khả năng quang hợp tạo ra chất đồng hóa (nguồn). Mầm rễ là cơ quan tiêu thụ chất hữu cơ (sink) và do đó dòng chất hữu cơ sẽ được vận chuyển từ lá mầm về rễ.

– Trong quá trình hình thành và phát triển của lá, những lá non ban đầu là nơi hấp dẫn chất đồng hóa đến từ các lá già hơn để sinh trưởng và đóng vai trò là cơ quan tiếp nhận. Nhưng rồi các lá đó có thể quang hợp để tự túc được chất hữu cơ cho chính mình và sau đó chúng lại là nguồn cung cấp chất hữu cơ cho các lá non và các cơ quan khác. Bây giờ, chúng đóng vai trò là nguồn.

– Trong thời kì sinh trưởng sinh dưỡng, các chất hữu cơ từ lá sẽ được ưu tiên vận chuyển đến cho các trung tâm đang sinh trưởng mạnh như các chồi non, lá non, rễ non...

Phương hướng vận chuyển và phân bố chất đồng hóa trong giai đoạn này luôn thay đổi theo nhu cầu chất dinh dưỡng của các cơ quan. Những cơ quan nào sinh trưởng mạnh thì dòng chất hữu cơ sẽ chảy về đó.

– *Khi chuyển từ giai đoạn sinh trưởng các cơ quan dinh dưỡng sang giai đoạn hình thành và phát triển cơ quan sinh sản* thì các cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ như hoa, quả, hạt, củ, căn hành... chính là những trung tâm thu hút chất dinh dưỡng từ tất cả các bộ phận của cây đặc biệt từ các lá quang hợp, đồng thời làm nghèo dinh dưỡng ở các cơ quan dinh dưỡng, do đó mà làm chậm hoặc ngừng sinh trưởng của chúng. Đây là bước ngoặt trong mối quan hệ giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản, cơ quan dự trữ mà phần ưu tiên thuộc về các cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ. Đây là giai đoạn quan trọng nhất và phương hướng vận chuyển và phân bố chất đồng hóa rõ rệt nhất: từ cơ quan dinh dưỡng đến cơ quan sinh sản và sau đó đến cơ quan dự trữ.

– *Ý nghĩa:* Những hiểu biết trên có ý nghĩa trong việc điều khiển dòng chất hữu cơ từ cơ quan quang hợp về cơ quan sinh sản và dự trữ để tăng năng suất kinh tế. Ví dụ, tất cả các sản phẩm của các lá đồng của lúa sẽ được vận chuyển về bông hạt, nên cần có biện pháp nuôi đồng, kéo dài tuổi thọ của lá đồng. Trong thời kì hình thành cơ quan kinh tế, cần có các biện pháp tác động để huy động các chất hữu cơ ở tất cả các cơ quan tập trung về cơ quan kinh tế...

4.2.3. Mối quan hệ giữa nguồn chất đồng hóa và các cơ quan tiêu thụ (nơi chứa)

– *Quan hệ giữa nguồn và nơi chứa* rất mật thiết với nhau. Diện tích lá và hoạt động của bộ máy quang hợp là khả năng có được của nguồn chất đồng hóa, còn kích thước và hoạt động của các cơ quan dự trữ như bông hạt, củ, quả... là nơi chứa các chất đồng hóa.

– Giữa nguồn và sức chứa phải tồn tại một *tỉ lệ thích hợp*. Nếu diện tích lá cao mà bông, hạt hay củ ít thì hoạt động quang hợp tạo nên chất hữu cơ sẽ bị giảm. Chẳng hạn, khi ta cắt bớt bông lúa, hay ngắt bớt củ khoai tây thì hoạt động quang hợp của bộ lá bị giảm xuống ngay. Chính vì vậy mà nhìn vào bộ lá (nguồn) của một quần thể cây trồng ta có thể dự đoán sơ bộ năng suất (nơi chứa) của quần thể cây trồng đó. Chính vì

vậy, để đạt được năng suất cây trồng cao thì cần phải có biện pháp tác động làm tăng bộ máy quang hợp và tăng khả năng hoạt động quang hợp của chúng.

– *Biện pháp điều chỉnh*: Để tăng diện tích lá cần sử dụng giống có cấu trúc bộ lá thích hợp, sử dụng phân bón, nước, bố trí mật độ trồng hợp lí và phòng trừ sâu bệnh hại lá. Cũng có thể bón phân kali hoặc vi lượng để tăng dòng vận chuyển chất hữu cơ về cơ quan kinh tế. Đây chính là các biện pháp điều chỉnh mối quan hệ giữa nguồn và nơi chứa tốt nhất. Cần chọn tạo các giống cây trồng mà mối quan hệ giữa nguồn và nơi chứa đạt mức độ tối ưu.

4.2.4. Sự điều chỉnh của các phitohocmon

– *Phitohocmon* là các chất hữu cơ được tổng hợp trong các cơ quan nhất định của cây và đi vào mạch libe để vận chuyển đến tất cả các bộ phận trong cây để tham gia vào điều chỉnh quá trình sinh trưởng phát triển của cây.

– Ngoài vai trò điều chỉnh quá trình sinh trưởng và phát triển của cây, chúng cũng có vai trò nhất định trong việc *điều chỉnh dòng vận chuyển chất hữu cơ* đến cơ quan sử dụng. Các cơ quan non đang sinh trưởng tập trung các chất kích thích sinh trưởng (auxin, gibberelin, xytokinin) với hàm lượng cao thì cũng là những trung tâm thu hút chất hữu cơ về mình. Hiện tượng ưu thế ngọn, đứng trên quan điểm hocmon, có thể hiểu rằng do tập trung hàm lượng auxin cao trong chồi ngọn nên thu hút các chất dinh dưỡng tập trung về chồi ngọn và làm nghèo dinh dưỡng trong các chồi bên nên các chồi bên ngừng sinh trưởng.

– Rất nhiều thí nghiệm xử lí đồng vị phóng xạ (^{14}C) kết hợp xử lí các chất hocmon đã chứng minh rằng những cơ quan có xử lí auxin (hoặc xytokinin) thì đường saccarozơ tập trung hàm lượng cao hơn. Nếu xử lí auxin thì chồi ngọn tập trung nhiều saccarozơ, còn xử lí xytokinin thì saccarozơ tập trung vào chồi bên nhiều hơn. Kết quả đó lí giải phần nào bản chất của hiện tượng ưu thế ngọn.

5. ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC NHÂN TỐ NGOẠI CẢNH LÊN SỰ VẬN CHUYỂN VÀ PHÂN BỐ CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA TRONG CÂY

Trong các phần trên, chúng ta đã nghiên cứu một số yếu tố được xem là nội tại ảnh hưởng lên quá trình vận chuyển và phân bố các chất đồng hóa trong cây như cấu trúc của mạch libe, quan hệ giữa nguồn và nơi chứa chất đồng hóa, các giai đoạn sinh trưởng, phát triển của cây, các phitohocmon... Dưới đây chúng ta sẽ xem xét một số các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến quá trình này (ánh sáng, nhiệt độ, nước, dinh dưỡng khoáng...).

5.1. Ánh sáng

– Ánh sáng ảnh hưởng đến quang hợp tạo nên các chất đồng hoá tham gia vào vận chuyển trong mạch libe.

– Ánh sáng có tác dụng kích thích dòng vận chuyển chất hữu cơ ra khỏi lá. Ở ngoài sáng, tốc độ vận chuyển các chất đồng hoá trong libe nhanh hơn ở trong tối.

– Vì vậy, nếu trong thời kì hình thành cơ quan kinh tế mà có thời gian chiếu sáng dài và cường độ ánh sáng mạnh thì quá trình tích lũy vào cơ quan kinh tế mạnh mẽ hơn và năng suất kinh tế tăng. Nếu lúa trong thời gian trổ và làm hạt mà gặp thời tiết âm u thì năng suất chắc chắn giảm mạnh. Do đó khi bố trí thời vụ cho cây trồng phải quan tâm đến vấn đề này sao cho lúc cây ra hoa kết quả phải gặp ánh sáng chan hoà. Tuy nhiên, ảnh hưởng của ánh sáng luôn kèm theo ảnh hưởng của nhiệt độ nữa.

5.2. Nhiệt độ

5.2.1. Nhiệt độ thấp

Nhiệt độ hạ thấp sẽ ức chế tốc độ vận chuyển các chất trong cây là do:

– Nhiệt độ thấp trước hết làm tăng độ nhớt của dòng vận chuyển và cả độ nhớt của các sợi protein trong tế bào rây nên cản trở tốc độ dòng vận chuyển vật chất.

– Nhiệt độ thấp còn làm giảm hô hấp của mô libe đặc biệt của tế bào

kèm dẫn đến thiếu năng lượng cung cấp cho sự vận chuyển tích cực của các tế bào rây trong hệ thống vận chuyển.

– Chính vì vậy, lúc ra hoa kết quả mà gặp nhiệt độ thấp thì chẳng những ảnh hưởng đến thụ phấn, thụ tinh mà còn ảnh hưởng đến dòng vận chuyển các chất hữu cơ về cơ quan kinh tế làm giảm năng suất cây trồng.

5.2.2. Nhiệt độ tối thích

Trong giới hạn nhiệt độ sinh lí, tăng nhiệt độ thì tốc độ vận chuyển các chất đồng hoá trong mạch libe tăng lên. Nhiệt độ tối thích cho quá trình này trùng với nhiệt độ tối thích của quang hợp, khoảng 25 – 30°C. Với nhiệt độ này, ngoài hoạt động quang hợp ra, các quá trình sinh lí khác cũng đạt được mức độ tối ưu. Đây là điều cần lưu ý khi bố trí thời vụ cho cây trồng.

5.2.3. Nhiệt độ quá cao

Nhiệt độ cao (> 35 – 40°C) sẽ ức chế sự vận chuyển:

– Nhiệt độ quá cao sẽ làm rối loạn hoạt động trao đổi chất của mạch libe và cũng có thể làm biến tính các sợi protein trong tế bào rây.

– Nhiệt độ cao làm tăng hô hấp tiêu hao các chất đồng hoá trong quá trình vận chuyển. Trường hợp này thường gặp vào những ngày hè có nhiệt độ cao, nhất là ở những vùng khô hạn ở miền Trung.

– Để tránh tác hại của nhiệt độ cao làm giảm năng suất cây trồng, ngoài cách bố trí thời vụ thích hợp ra, cần chọn các giống chịu nóng đưa vào trồng ở những vùng nóng hạn.

5.3. Nước

* *Nước là nhân tố tối cần thiết* vì các chất hữu cơ và vô cơ hoà tan trong nước rồi chảy trong mạch dẫn. Chính vì vậy mà nước không những ảnh hưởng đến tốc độ mà còn ảnh hưởng đến chiều hướng vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây. Nhiều thí nghiệm chứng minh rằng tốc độ vận chuyển trong mạch libe giảm đi 1/3 đến 1/2 lần khi thiếu nước. Thiếu nước thì quang hợp bị giảm mạnh, khí khổng đóng, thoát hơi nước giảm... nên ảnh hưởng đến tốc độ vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ trong cây.

– *Chiều hướng vận chuyển và phân bố* chung là từ nguồn (chủ yếu là từ lá) đến các cơ quan chứa (hoa, quả, hạt, củ...) khi đầy đủ nước. Khi thiếu nước nhiều (gặp hạn) thì xảy ra hiện tượng "*chảy ngược dòng*": chất hữu cơ đi từ cơ quan dự trữ đến các cơ quan dinh dưỡng, trong đó có lá. Chẳng hạn lúc lúa trổ và làm hạt mà gặp hạn thì hạt bị lép, lũng, giảm khối lượng hạt vì chất hữu cơ được rút về nuôi cơ quan dinh dưỡng. Cây khoai tây gặp hạn thì củ thường nhỏ, hạt lạc không được mẩy... Nói chung thiếu nước thì năng suất kinh tế giảm rõ rệt.

– Vì vậy, *một biện pháp rất quan trọng làm tăng năng suất kinh tế là bảo đảm đủ nước* để duy động dòng chất hữu cơ từ các cơ quan quang hợp tích lũy vào cơ quan kinh tế và hạn chế thiếu nước, nhất là lúc hình thành cơ quan kinh tế.

5.4. Dinh dưỡng khoáng

Chế độ dinh dưỡng khoáng có ảnh hưởng lớn đến dòng vận chuyển chất đồng hoá. Vai trò của các nguyên tố khoáng trong vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ là:

– Làm tăng đường kính của mạch rây. N, S, P, Ca tham gia thành phần protein, photpholipit, pectat canxi cấu trúc nên các tế bào trong hệ thống mạch rây.

– Tăng hoạt động quang hợp: N, P, S, Mg... tăng cường hình thành bộ máy quang hợp và tăng cường độ quang hợp tạo ra chất đồng hoá.

– K có mặt với hàm lượng cao trong mô libe để điều chỉnh dòng vận chuyển chất hữu cơ trong chúng. Vì vậy, với các cây trồng lấy đường, bột như các cây hoà thảo, mía đường, khoai tây, khoai lang... thì bón K rất có hiệu quả trong việc tăng năng suất kinh tế.

Ngoài K, các nguyên tố vi lượng đặc biệt là B có ảnh hưởng rõ rệt đến dòng vận chuyển chất hữu cơ trong mạch libe. Thiếu B thì sự vận chuyển bị ức chế.

– Như vậy, các nguyên tố khoáng dù ở mức độ trực tiếp hay gián tiếp đều có khả năng can thiệp vào dòng vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ trong mạch libe. Sử dụng phân khoáng hợp lí là biện pháp tích cực để tăng năng suất cây trồng.

TÓM TẮT CHƯƠNG 5

■ Vai trò của sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây: duy trì mối quan hệ giữa các cơ quan trong cơ thể, bảo đảm khâu lưu thông phân phối vật chất trong cây và quyết định trong việc hình thành năng suất kinh tế.

■ Sự vận chuyển gần chất đồng hoá được thực hiện trong các tế bào sống ở khoảng cách gần. Lục lạp là cơ quan sản xuất ra các chất đồng hoá với lượng lớn. Chúng phải đi qua màng lục lạp để ra tế bào chất. Quá trình này phụ thuộc vào tính thấm của màng với các chất này. Các sản phẩm xuất hiện sớm trong quang hợp như các triozophotphat sẽ thấm qua màng nhanh hơn. Các chất hữu cơ tiếp tục đi qua các tế bào đồng hoá để vào mạch libe nhờ hệ thống apoplast và symplast.

■ Cấu trúc và chức năng của hệ thống vận chuyển xa–hệ thống libe

– Tế bào rây tạo nên ống rây suốt chiều dài mạch dẫn làm nhiệm vụ vận chuyển chất đồng hoá.

– Tế bào kèm nằm cạnh tế bào rây gây ảnh hưởng về nhân và cung cấp năng lượng cho hoạt động vận chuyển của tế bào rây.

– Tế bào nhu mô libe cạnh tế bào kèm là cầu nối trung gian giữa các tế bào đồng hoá và mạch rây. Cấu trúc mạch rây có tính chuyên hoá rất cao đảm bảo vận chuyển chất đồng hoá nhanh nhất và có hiệu quả nhất.

■ Vật chất vận chuyển: Trên 90% vật chất vận chuyển trong mạch libe là đường saccarozơ. Đây không phải là đường khử nên không bị oxi hoá bởi hoạt động trao đổi chất của các tế bào tham gia vận chuyển và bảo toàn được dòng vật chất vận chuyển.

■ Tốc độ vận chuyển trong floem là rất nhanh, nhanh hơn nhiều so với tốc độ khuếch tán tự do của đường trong nước. Tốc độ trung bình đạt được là 1m/ giờ và có thể vận chuyển khoảng 1 đến 15 gam/cm²/giờ qua mạch rây.

■ Sơ đồ vận chuyển chất đồng hoá trong mạch libe: từ nguồn (cơ quan tạo ra chất đồng hoá chủ yếu là lá) đến nơi chứa (các cơ quan sử dụng chất đồng hoá, quan trọng nhất là các cơ quan kinh tế). Sơ đồ này có thể thay đổi theo giai đoạn sinh trưởng của cây và chịu tác động của các phitohocmon. Giữa nguồn và nơi chứa chất đồng hoá có mối quan hệ rất mật thiết với nhau.

■ Các điều kiện ngoại cảnh như ánh sáng, nhiệt độ, nước, chất khoáng... ảnh hưởng đáng kể đến dòng vận chuyển và phân bố chất hữu cơ trong cây. Có thể tác động đến dòng vận chuyển chất đồng hoá trong cây để tăng năng suất kinh tế bằng các biện pháp kĩ thuật cụ thể như bố trí thời vụ, tưới nước, bón phân thích hợp cho các cây trồng...

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Vai trò của sự vận chuyển và phân bố vật chất đối với hoạt động sống của cây và năng suất cây trồng?
2. Để cho quang hợp tiến hành thuận lợi, các sản phẩm quang hợp được vận chuyển ra khỏi lục lạp như thế nào?
3. Trước khi vào mạch libe tham gia vận chuyển xa, các chất đồng hoá được vận chuyển trong các tế bào đồng hoá bằng cách nào?
4. Cấu trúc của hệ thống libe. Vai trò của các yếu tố cấu trúc trong hệ thống đối với chức năng vận chuyển chất hữu cơ?
5. Hãy chứng tỏ rằng hệ thống libe là một tổ chức chuyên hoá cao cho sự vận chuyển chất đồng hoá trong cây?
6. Sơ đồ vận chuyển và phân bố chất đồng hoá từ nguồn đến nơi chứa. Các yếu tố ảnh hưởng đến hoạt động của sơ đồ này?
7. Các yếu tố ngoại cảnh ảnh hưởng đến sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây. Hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong việc tăng năng suất kinh tế của các cây trồng?
8. Bạn có suy nghĩ gì về thành phần các chất tham gia vận chuyển trong mạch libe và vận tốc vận chuyển của chúng?

CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

1. Các chất khoáng được vận chuyển (chủ yếu) trong:
A. Xylem
B. Floem
C. A+B
D. Không tán thành.
2. Các chất đồng hoá được vận chuyển theo hướng:
A. Đi lên trong xylem
B. Đi xuống trong floem
C. A + B
D. Đi đến cơ quan tiêu thụ.
3. Vai trò nào của sự vận chuyển và tích lũy chất hữu cơ có ý nghĩa quyết định?
A. Tăng năng suất cây trồng
B. Tăng phẩm chất nông sản
C. Tăng năng suất sinh vật học
D. Tăng năng suất kinh tế.
4. Các chất hữu cơ trong cây được vận chuyển chủ yếu trong:
A. Mạch dẫn
B. Mạch gỗ
C. Floem
D. Xylem.
5. Chất nào tham gia chủ yếu vào dòng vận chuyển trong mạch libe?
A. Đường
B. Axit amin
C. Glucozơ
D. Saccarozơ.
6. Chất nào được vận chuyển nhanh nhất qua màng lục lạp?
A. APG
B. AIPG
C. Saccarozơ
D. Ý khác.
7. Các chất hữu cơ được vận chuyển trong các tế bào đồng hoá trước khi vào mạch rây nhờ:
A. Apoplast
B. Symplast
C. A+B
D. Qua không bào.
8. Đặc trưng nào hoàn toàn không liên quan đến chức năng vận chuyển của tế bào rây?
A. Không nhân
B. Không ti thể
C. Không chất nguyên sinh thực
D. Không lục lạp.

- 9.** Vai trò của tế bào kèm trong hệ thống vận chuyển chất đồng hoá:
- Cung cấp năng lượng cho tế bào rây
 - Ngăn chặn sử dụng chất vận chuyển
 - Gây ảnh hưởng nhân lên tế bào rây
 - Quan điểm khác.
- 10.** Nguyên tố khoáng nào có khả năng tăng tốc độ vận chuyển trong mạch libe?
- N
 - P
 - S
 - K
- 11.** Nhiệt độ thấp ức chế dòng vận chuyển trong libe là do:
- Độ nhớt dòng vận chuyển tăng
 - Độ nhớt tế bào rây tăng
 - Hô hấp giảm
 - Quan điểm khác
- 12.** Vai trò quan trọng của nước trong quá trình vận chuyển chất hữu cơ là:
- Dung môi cho các phản ứng
 - Hoà tan các chất vận chuyển
 - Đóng mở khí khổng
 - Gây sức trương cho tế bào rây.
- 13.** Vai trò của K trong tăng năng suất kinh tế:
- Tăng quang hợp
 - Tăng vận chuyển chất đồng hoá
 - Tăng khả năng chống chịu
 - Điều chỉnh mở khí khổng.
- 14.** Năng lượng cung cấp cho sự vận chuyển của tế bào rây chủ yếu từ:
- Tế bào rây
 - Tế bào kèm
 - Tế bào nhu mô
 - Tế bào đồng hoá.
- 15.** Cơ quan nào đóng vai trò là nguồn chất đồng hoá chủ yếu nhất?
- Lá non
 - Lá trưởng thành
 - Lá mầm
 - Lá già.
- 16.** Cơ quan nào đóng vai trò là nơi chứa chất đồng hoá chủ yếu nhất?
- Chồi non
 - Lá non
 - Cơ quan sinh sản
 - Cơ quan dự trữ.

Chương 6

DINH DƯỠNG KHOÁNG CỦA THỰC VẬT

■ Cần hiểu dinh dưỡng khoáng là một chức năng sinh lí của cây gắn liền với chức năng của bộ rễ và có ý nghĩa quan trọng trong sự sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất của cây trồng.

■ Hiểu biết sự hút khoáng của rễ vừa là quá trình sinh lí chủ động, vừa là bị động và liên quan rất chặt chẽ với các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, pH của đất và nồng độ oxi trong đất...

■ Cần nắm chắc vai trò sinh lí của các nguyên tố khoáng đối với cây và năng suất cây trồng, đặc biệt là N, P, K... và sự đồng hoá nitơ của cây trồng.

■ Trên cơ sở những hiểu biết trên mà đề xuất biện pháp bón phân hợp lí cho cây trồng: vừa thỏa mãn nhu cầu sinh lí của cây trồng, mà tăng được hiệu quả sử dụng phân bón...

1. KHÁI NIỆM CHUNG

1.1. Các nguyên tố thiết yếu

Khi phân tích thành phần hóa học của thực vật, người ta phát hiện ra có đến hơn 60 nguyên tố có trong thành phần của cây. Tuy nhiên chỉ có một số nguyên tố nhất định là tối cần thiết cho cây gọi là các nguyên tố thiết yếu. *Một nguyên tố thiết yếu là nguyên tố có vai trò sinh lí rất quan trọng và rất cần cho sinh trưởng, phát triển của cây mà nếu thiếu, cây không thể hoàn thành chu kì sống của mình.*

Bằng phương pháp trồng cây trong dung dịch và các phương pháp nghiên cứu dinh dưỡng chính xác khác, người ta đã phát hiện ra có khoảng 19 nguyên tố dinh dưỡng thiết yếu đối với cây. Đó là: C, H, O, N, S, P, K, Mg, Ca, Fe, Cu, Mn, Zn, B, Mo, Cl, Na, Si, Ni. Khi có đủ các

nguyên tố thiết yếu và năng lượng ánh sáng, cây có thể tổng hợp tất cả các chất hữu cơ cần thiết cho các hoạt động sinh lí, quá trình sinh trưởng, phát triển của cây và hoàn thành chu kì sống của mình.

Ngoài 19 nguyên tố thiết yếu đó ra, cây cũng cần rất nhiều các nguyên tố khác mà nếu thiếu cũng có ảnh hưởng đến sinh trưởng phát triển của cây nhưng cây vẫn hoàn thành chu kì sống của mình, vẫn ra hoa, kết quả.

1.2. Nguyên tố khoáng và phân loại chúng trong cây

Có hai quan niệm về nguyên tố khoáng trong cây.

* **Một là** nguyên tố khoáng là các nguyên tố chứa trong phần tro thực vật. Để phát hiện nguyên tố khoáng của cây, người ta phân tích tro thực vật. Đốt thực vật ở nhiệt độ cao (khoảng 600°C), các nguyên tố C, O, H, N sẽ mất đi dưới dạng khí CO₂, hơi H₂O và NO₂, O₂ hoặc N₂... Phần còn lại là tro thực vật (tro bếp). Nguyên tố C chiếm khoảng 45%, O chiếm khoảng 42%, H khoảng trên 6,5% và N khoảng 1,5% hàm lượng chất khô. Các nguyên tố C, H, O, N là thành phần chủ yếu cấu tạo nên các chất hữu cơ trong cây. Số còn lại, xấp xỉ 5% khối lượng chất khô của cây, là các nguyên tố khoáng. Với quan điểm này, nitơ không phải là nguyên tố khoáng.

* **Hai là** trừ các nguyên tố có nguồn gốc từ CO₂ và nước (C, H và O), các nguyên tố còn lại được cây hấp thu từ đất gọi là các nguyên tố khoáng. Theo quan niệm này thì N là nguyên tố khoáng vì nó được rễ hấp thu trong đất. Do đó, các phân bón có N (phân đạm) đều gọi là phân khoáng. Quan niệm này hiện nay được nhiều người thừa nhận.

Các nguyên tố khoáng cũng được phân thành các nguyên tố đa lượng, vi lượng và siêu vi lượng. *Nguyên tố đa lượng* thường có hàm lượng biến động từ 0,1 đến 1,5% khối lượng chất khô gồm N, P, K, Ca, S, Mg, Si... Các *nguyên tố vi lượng* có hàm lượng nhỏ hơn 0,1% chất khô, bao gồm các nguyên tố: Fe, Cu, Mn, Zn, B, Mo, Na, Ni, Co,... Các *nguyên tố siêu vi lượng* có hàm lượng vô cùng nhỏ (10⁻⁸ – 10⁻¹⁷% khối lượng chất khô): Hg, Au, Se, Cd, Ag, Ra...

Bảng 6.1. Hàm lượng các nguyên tố thiết yếu trong cây

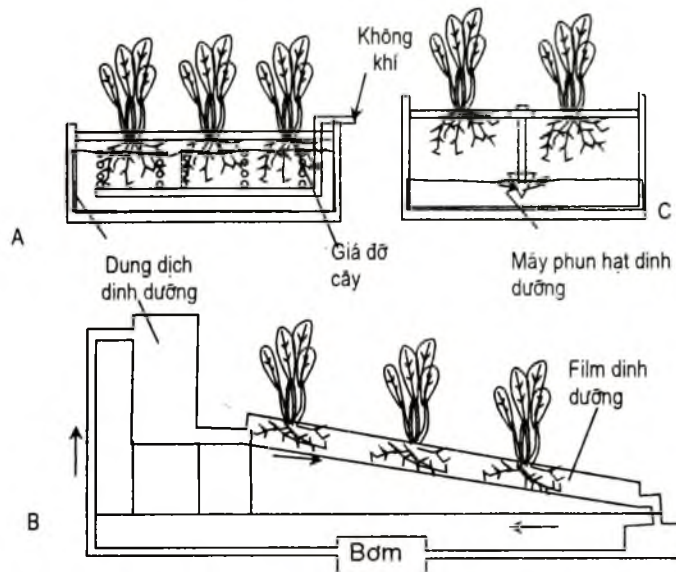
NGUYÊN TỐ THIẾT YẾU	HÀM LƯỢNG TÍNH THEO CHẤT KHÔ	
	% CHẤT KHÔ	ppm
Nguồn gốc từ H₂O và CO₂		
H	6	
C	45	
O	45	
Nguồn gốc từ đất		
<i>Nguyên tố đa lượng</i>		
N	1,5	
K	1,0	
Ca	0,5	
Mg	0,2	
P	0,2	
S	0,1	
Si	0,1	
<i>Nguyên tố vi lượng</i>		
Cl		100
Fe		100
B		20
Mn		50
Na		10
Zn		20
Cu		6
Ni		0,1
Mo		0,1

1.3. Kỹ thuật đặc biệt trong nghiên cứu dinh dưỡng khoáng

Để phát hiện ra vai trò sinh lí của từng nguyên tố khoáng thiết yếu đối với cây, người ta không thể sử dụng phức hệ môi trường dinh dưỡng trong đất mà phải sử dụng dung dịch dinh dưỡng trong đó loại trừ nguyên tố cần nghiên cứu trong dung dịch và theo dõi cây sinh trưởng trong điều kiện thiếu nguyên tố đó. Như vậy là sử dụng phương pháp trồng cây trong dung dịch tức phương pháp thủy canh (hidroponic).

Người ta có thể trồng cây trực tiếp cho hệ thống rễ ngập trong dung dịch hay thông qua một giá thể thích hợp cho hệ rễ sinh trưởng tốt rồi

dung dịch sẽ được thẩm thấu đến rễ gọi là *film dinh dưỡng*. Cũng có thể cho hệ thống rễ sinh trưởng trong môi trường hảo khí và dung dịch dinh dưỡng sẽ được phun thành sương cung cấp cho rễ gọi là hệ thống sinh trưởng hảo khí (hình 6.1).



Hình 6.1. Hệ thống thủy canh và hảo khí cho cây sinh trưởng

- A. Hệ thống thủy canh có rễ ngập trong dung dịch; thành phần dinh dưỡng, không khí và pH được điều chỉnh tự động.
- B. Hệ thống thủy canh cải tiến, có sử dụng hệ thống sinh trưởng bằng film dinh dưỡng được bơm dung dịch dinh dưỡng đi qua rễ. Hệ thống này cũng được điều chỉnh tự động.
- C. Hệ thống hảo khí, trong đó rễ ở trong một buồng được bão hòa bởi các hạt dung dịch dinh dưỡng.

1.4. Vai trò của nguyên tố khoáng đối với cây và năng suất cây trồng

* Các nguyên tố khoáng (kể cả N) tham gia vào thành phần của các chất cấu tạo nên hệ thống chất nguyên sinh, cấu trúc nên tế bào và cơ quan. Ví dụ như N, S là thành phần bắt buộc của protein; P có mặt trong axit nucleic, photpholipit; Mg và N cấu tạo nên chất diệp lục...

* Nguyên tố khoáng tham gia vào quá trình điều chỉnh các hoạt động trao đổi chất, các hoạt động sinh lí trong cây. Vai trò điều chỉnh của nguyên tố khoáng có thể thông qua:

– Làm thay đổi đặc tính lí hóa của keo nguyên sinh chất như thay đổi độ nhớt, khả năng thủy hóa... như ion có hóa trị I làm giảm độ nhớt, tăng khả năng thủy hóa; còn các ion có hóa trị cao thì ngược lại...

– Hoạt hóa các enzym trong tế bào, đặc biệt là các nguyên tố vi lượng, nên làm tăng hoạt động trao đổi chất...

– Nitơ tham gia vào thành phần của các phytohomon auxin và xytokinin điều chỉnh quá trình sinh trưởng của cây...

* Các nguyên tố khoáng có khả năng làm tăng tính chống chịu của cây trồng đối với các điều kiện bất thuận như một số nguyên tố vi lượng làm tăng tính chống chịu rét, chịu hạn, chịu bệnh...

* Sử dụng phân khoáng để tăng năng suất cây trồng là biện pháp kĩ thuật quan trọng nhất. Mối quan hệ giữa phân khoáng và năng suất cây trồng là mối quan hệ gián tiếp.

Sản phẩm thu hoạch như đường, bột, chất béo, chất đạm chứa các nguyên tố C, H, O. Một lượng nhỏ (khoảng 5%) có nguồn gốc từ phân bón (N, P, K, S, Ca...).

Phân khoáng làm tăng quá trình sinh trưởng, tăng diện tích lá, tăng hàm lượng diệp lục trong lá, nên tăng hoạt động quang hợp tổng hợp nên các chất hữu cơ tích lũy vào các cơ quan dự trữ, các cơ quan thu hoạch.

2. SỰ HẤP THU VÀ VẬN CHUYỂN CHẤT KHOÁNG CỦA CÂY

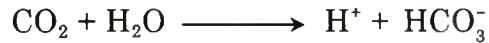
Chất khoáng muốn đi vào cây thì trước hết phải được hấp phụ trên bề mặt rễ và sau đó ion khoáng đi qua chất nguyên sinh để vào trong tế bào và được vận chuyển từ tế bào này qua tế bào khác rồi đến tất cả các bộ phận của cây.

2.1. Sự trao đổi chất khoáng của rễ trong đất

Các chất khoáng muốn đi vào cây thì phải tan trong dung dịch đất và được hấp phụ trên bề mặt rễ. Các ion khoáng được hấp phụ trên bề

mặt rễ theo phương thức trao đổi ion giữa đất và lông hút. Có hai phương thức trao đổi ion: trao đổi tiếp xúc (trao đổi trực tiếp) hoặc trao đổi gián tiếp thông qua axit cacbonic trong dung dịch.

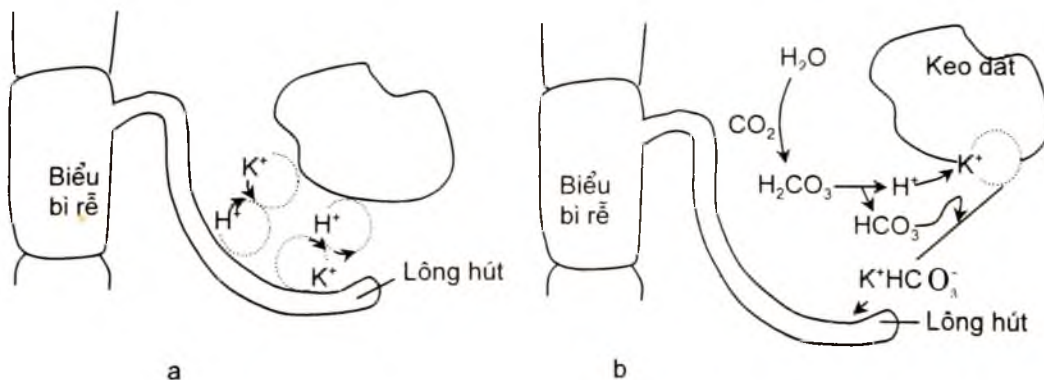
Trong quá trình hô hấp của rễ, CO_2 được sinh ra. CO_2 thể hiện là một axit yếu nên nó lập tức phân li trên bề mặt rễ



Rễ trao đổi ion H^+ với các cation, trao đổi ion HCO_3^- với các anion trong đất. Sự trao đổi ion giữa rễ và đất theo đúng hóa trị và đương lượng của các ion. Một ion hóa trị I như K^+ muốn xâm nhập vào rễ thì trao đổi với 1 ion H^+ đi ra khỏi rễ, hoặc ion NO_3^- trao đổi với 1 ion HCO_3^- . Cũng tương tự, ion Ca^{++} của đất phải trao đổi với 2 ion H^+ của rễ hoặc ion PO_4^{3-} muốn được hấp phụ trên bề mặt rễ thì phải có 3 ion HCO_3^- đi từ rễ ra dung dịch đất...

2.1.1. Phương thức trao đổi tiếp xúc (trực tiếp)

Các sợi lông hút len lỏi vào các mao quản đất và tiếp xúc trực tiếp với các keo đất. Các ion H^+ và HCO_3^- có thể trao đổi trực tiếp ngay với các cation và anion nằm trên bề mặt keo đất. Bằng phương thức trao đổi trực tiếp này mà rễ cây có thể hút lượng chất khoáng nhiều hơn chất khoáng tan trong dung dịch đất. Do vậy, lượng chất khoáng dễ tiêu di động trong dung dịch đất thường thấp hơn lượng mà cây có khả năng hút được (hình 6.2).



Hình 6.2. Phương thức trao đổi chất khoáng của rễ trong đất
 a. Trao đổi tiếp xúc b. Trao đổi qua axit cacbonic

2.1.2. Phương thức trao đổi axit cacbonic thông qua dung dịch đất (gián tiếp)

Các chất khoáng dễ tiêu di động tan trong dung dịch đất là nguồn dễ dàng nhất cho rễ cây hấp thu, tuy nhiên việc hấp thu này được thực hiện thông qua dung dịch. Rễ cây luôn tiết vào dung dịch đất CO_2 và nó cũng được phân li cho H^+ và HCO_3^- trong dung dịch đất.

H^+ tiến hành trao đổi với K^+ (hoặc cation khác) trên bề mặt keo đất để giải phóng cation ra khỏi keo đất. K^+ di động tự do đến lông hút để tiến hành trao đổi với ion H^+ của rễ mà hút bám lên bề mặt rễ, hoặc K^+ có thể cặp đôi với HCO_3^- rồi đến lông hút để tiến hành trao đổi với H^+ của rễ.

Với các anion, HCO_3^- trong dung dịch đất sẽ trao đổi với các anion được hút bám trên bề mặt keo đất để giải phóng chúng ra khỏi keo đất rồi các anion này di chuyển đến rễ để tiến hành trao đổi với các ion HCO_3^- trên bề mặt rễ để được hút bám lên bề mặt rễ.

2.2. Sự xâm nhập chất khoáng vào tế bào

Chất khoáng sau khi hút bám lên bề mặt rễ sẽ được đi vào tế bào để vận chuyển vào bên trong rễ và đi lên các bộ phận trên mặt đất. Chất khoáng phải xuyên qua lớp chất nguyên sinh mà quan trọng là phải xuyên qua 2 lớp màng: màng sinh chất (plasmalem) và màng không bào (tonoplast). Các màng này được tổ chức rất chặt chẽ, đặc biệt là các lớp lipit có ý nghĩa trong việc quyết định tính thấm của màng đối với các ion. Vì màng có bản chất lipit nên các ion tan trong lipit rất dễ dàng xâm nhập qua màng.

Có rất nhiều quan điểm giải thích sự xâm nhập của chất khoáng vào trong tế bào, nhưng chung quy thuộc hai loại cơ chế: cơ chế xâm nhập thụ động và cơ chế xâm nhập chủ động.

2.2.1. Sự xâm nhập chất khoáng thụ động

** Đặc trưng của cơ chế bị động là*

– Quá trình xâm nhập chất khoáng không cần cung cấp năng lượng, không liên quan đến trao đổi chất và tự diễn ra.

– Phụ thuộc vào sự chênh lệch nồng độ ion ở trong và ngoài tế bào (gradient nồng độ).

Nồng độ bên ngoài lớn hơn bên trong tế bào.

– Chỉ vận chuyển các ion có tính thấm đối với màng, tức phải có tính tan trong màng lipid.

** Sự khuếch tán chất tan vào trong tế bào*

Khuếch tán là quá trình vận động của các phân tử vật chất từ nơi có nồng độ cao đến nơi có nồng độ thấp cho đến khi cân bằng nồng độ trong hệ thống.

Tốc độ xâm nhập của chất tan (V) vào tế bào được xác định theo công thức

$$V = \text{Const. } K \cdot M^{-1/2} (C_{\text{ngoài}} - C_{\text{trong}})$$

Trong đó: K : hệ số biểu thị tính tan của ion trong lipid;

M: phân tử lượng của chất tan khuếch tán;

$C_{\text{ngoài}}$ và C_{trong} là nồng độ của chất khuếch tán bên ngoài và bên trong tế bào;

Const : hằng số khuếch tán.

Như vậy tốc độ xâm nhập chất tan vào tế bào phụ thuộc vào 3 điều kiện:

– Tính hòa tan của ion trong lipid (K) càng cao thì xâm nhập càng mạnh.

– Phân tử lượng của chất tan (M) càng nhỏ thì càng dễ xâm nhập.

– Sự chênh lệch nồng độ chất khuếch tán càng lớn thì ion xâm nhập càng nhanh.

Đó là các điều kiện cần thiết cho một ion có thể xâm nhập vào tế bào bằng con đường khuếch tán. Nếu thiếu một trong các điều kiện trên, sự khuếch tán sẽ không diễn ra.

Tuy nhiên khi có đủ các điều kiện cho sự khuếch tán thì tốc độ khuếch tán tự nhiên chậm hơn rất nhiều lần so với khuếch tán của chất tan trong tế bào. Như vậy, ở trong tế bào tồn tại một cơ chế hỗ trợ nào đó cho sự khuếch tán để làm nhanh tốc độ khuếch tán. Đó chính là sự khuếch tán có xúc tác.

** Sự khuếch tán có xúc tác*

Có tồn tại một số cơ chế hỗ trợ có thể làm cho tốc độ khuếch tán tăng nhanh lên rất nhiều gọi là khuếch tán có xúc tác. Đây cũng là cơ chế xâm nhập chất tan thụ động vì không tiêu tốn năng lượng của quá trình trao đổi chất. Có thể có một số cơ chế sau:

– *Ionophor*

Đây là các chất hữu cơ trên màng mà chúng có thể dễ dàng liên kết có chọn lọc với ion và đưa ion qua màng mà không cần năng lượng. Người ta đã nghiên cứu nhiều chất đóng vai trò là các ionophor về bản chất hóa học và cơ chế hoạt động mang ion của chúng. Các chất này thường được chiết xuất từ các vi sinh vật như *valinomycin* từ *streptomyces*, chất *nonactin* từ *actinomyces*... Khi các chất này tác động lên màng thì làm cho tính thấm của màng tăng lên và sự xâm nhập của ion qua màng rất dễ dàng. Sự liên kết giữa ionophor với các ion mang tính đặc hiệu cao.

– *Kênh ion*

Trên màng sinh chất và màng không bào có rất nhiều lỗ xuyên màng có đường kính lớn hơn kích thước của ion, tạo nên các kênh cho các ion dễ dàng xuyên qua. Tuy nhiên các kênh ion cũng có tính đặc hiệu. Mỗi ion có kênh hoạt động riêng và cũng có thể đóng và mở tùy theo điều kiện cụ thể.

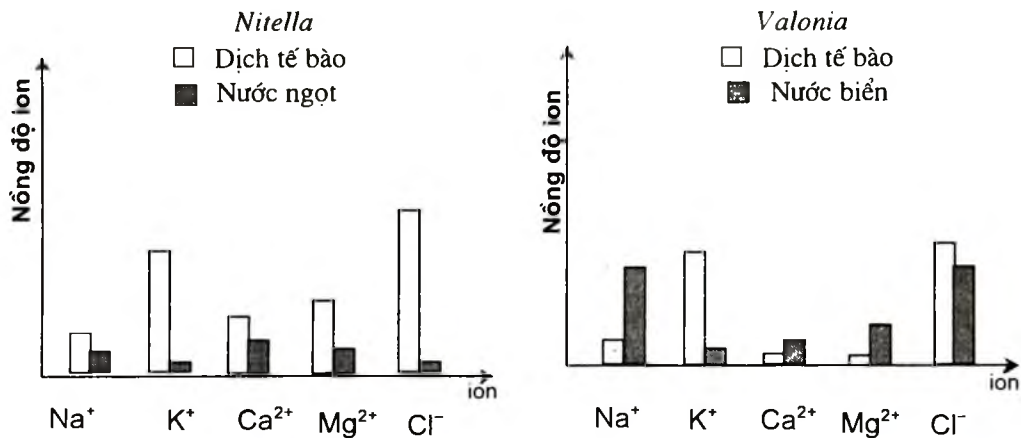
– *Thế xuyên màng*

Quá trình vận chuyển của các ion đi qua màng dẫn đến sự chênh lệch nồng độ ion hai phía của màng và tạo nên một thế hiệu xuyên màng. Hiệu điện thế đo được có thể đạt 50 – 200mV và thường âm phía bên trong tế bào. Nhờ thế xuyên màng này mà các cation có thể đi theo chiều điện trường từ ngoài vào trong tế bào, còn các anion có thể liên kết với ion H^+ để chuyển thành dạng cation vận chuyển vào trong.

2.2.2. Sự xâm nhập chất khoáng chủ động

* Trong nhiều trường hợp, sự xâm nhập các chất khoáng vào cây vẫn tiến hành được mặc dù nồng độ của ion đó bên trong tế bào cao hơn bên ngoài tế bào (ngược với gradient nồng độ). Ví dụ như khi phân tích hàm

lượng các ion khoáng trong tế bào và ngoài tế bào của 2 loài tảo *Nitella* và *Valonia* ta thấy sự tích lũy các ion khoáng trong cơ thể là quá trình chọn lọc mà không hoàn toàn phụ thuộc vào gradient nồng độ trong và ngoài tế bào (hình 6.3).



Hình 6.3. Nồng độ của một số ion trong dịch bào và ngoài dung dịch nuôi tảo nước ngọt *Nitella* và tảo biển *Valonia*

Như vậy, quan điểm khuếch tán và khuếch tán có xúc tác không thể giải thích được trường hợp tích lũy ion khác nhau ở trên. Hơn nữa sự tích lũy này bị ức chế khi kìm hãm hoạt động trao đổi chất của cây như giảm hàm lượng oxy trong môi trường hay sử dụng chất kìm hãm hô hấp.

Có thể nói rằng sự hút và tích lũy ion khoáng rất cần năng lượng của quá trình trao đổi chất, là quá trình chọn lọc và chủ động.

Sự vận chuyển tích cực (active transport) khác với sự vận chuyển bị động (passive transport) ở những đặc điểm sau:

- Có sử dụng năng lượng của quá trình trao đổi chất.
- Có thể đi ngược chiều gradient nồng độ.
- Có thể xâm nhập các ion khoáng không thấm hay thấm ít với màng lipid.
- Có tính chất đặc hiệu cho từng loại tế bào và từng chất.

Có rất nhiều quan điểm đưa ra giải thích sự vận chuyển tích cực, nhưng quan niệm về *chất mang* được thừa nhận rộng rãi nhất.

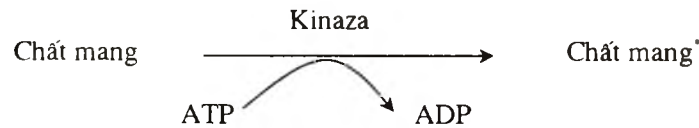
* Quan niệm chất mang

Theo quan điểm này thì trên màng sinh chất và màng không bào tồn tại các chất đặc hiệu chuyên làm nhiệm vụ mang các ion đi qua màng từ ngoài vào trong gọi là các *chất mang*. Chúng có nhiệm vụ tổ hợp với các ion ở phía ngoài của màng và giải phóng ion phía trong màng.

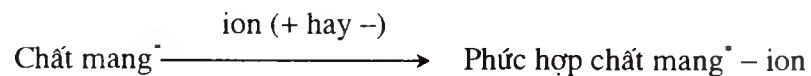
Điều quan trọng là thừa nhận một phức hợp trung gian *chất mang – ion* như là một phương tiện thuận lợi cho việc vận chuyển ion đi qua màng. Để phức hợp này được hình thành, trước tiên chất mang phải được hoạt hóa bằng năng lượng của ATP và enzym photphokinaza. Vì vậy, đây là một quá trình vận chuyển tích cực ion liên quan đến quá trình trao đổi chất của tế bào. Khi chất mang được hoạt hóa nó dễ dàng kết hợp với ion và đưa ion vào bên trong. Nhờ enzym photphataza mà ion được tách khỏi phức hệ để giải phóng vào bên trong màng.

Quá trình này có thể chia làm ba giai đoạn:

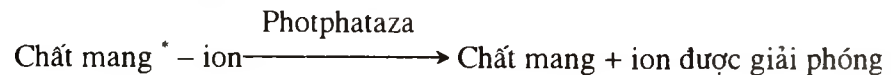
1) Hoạt hóa chất mang



2) Tạo phức hệ ion–chất mang



3) Giải phóng ion



Trong ba giai đoạn, chỉ có giai đoạn đầu tiên cần năng lượng để hoạt hóa chất mang. Phương thức kết hợp giữa chất mang và ion cũng tương tự như sự kết hợp giữa enzym và cơ chất khi tiến hành xúc tác phản ứng hóa học. Hai phương thức hoạt động này cũng giống nhau ở hai đặc điểm:

– *Hiệu ứng bão hòa*

Khi ta tăng nồng độ ion khoáng nào đó trong môi trường thì tốc độ

của sự hấp thu ion khoáng đó của mô tăng lên rồi sẽ đạt được bão hòa. Sau một thời gian nào đó thì mô mới tiếp tục hút ion đó. Điều đó có thể giải thích là các chất mang đã bị chiếm chỗ. Hiệu ứng bão hòa của các phản ứng enzym cũng tương tự như vậy.

– *Tính đặc hiệu*

Các ion khác nhau sẽ được hấp thu và tích lũy với lượng khác nhau trong tế bào và trong mô. Sở dĩ như vậy là vì các chất mang có tính đặc hiệu cao. Mỗi chất mang chỉ có nhiệm vụ mang một ion qua màng, hoặc có thể một vài ion có đặc tính hóa học rất giống nhau. Tính đặc hiệu này rất chặt chẽ với các ion khác hẳn nhau, nhưng không chặt chẽ với các ion có tính chất tương tự nhau... Tính chất đặc hiệu này cũng hoàn toàn giống với các phản ứng enzym.

Như vậy, sự xâm nhập chất khoáng vào tế bào được thực hiện bởi hai cơ chế: bị động và chủ động. Tùy theo trường hợp cụ thể, điều kiện cụ thể mà cơ chế nào chiếm ưu thế. Nhìn chung cả hai cơ chế này đều diễn ra song song trong cây. Nếu một trong hai phương thức bị ức chế thì cũng có nghĩa sự hút khoáng bị ức chế. Ví dụ khi cây bị yếm khí (thiếu O_2 cho hô hấp của rễ) thì sự hút khoáng cũng bị ngừng trệ.

2.3. Sự vận chuyển chất khoáng trong cây

*** Sự vận chuyển trong các tế bào**

Các chất khoáng được vận chuyển trong các tế bào theo hai con đường: apoplast và symplast giống như con đường đi của nước trong các tế bào sống. Các chất khoáng được tan trong nước và đi trong hệ thống mao quản của thành tế bào (apoplast) để xuyên từ tế bào này sang tế bào khác, hoặc được vận chuyển theo hệ thống chất nguyên sinh xuyên qua các sợi liên bào nối các tế bào với nhau (symplast).

*** Sự vận chuyển trong mạch xylem**

Các chất khoáng tan trong nước rồi đi vào mạch gỗ và theo dòng thoát hơi nước mà đi lên các bộ phận trên mặt đất, đến tất cả các cơ quan cần thiết. Đây là dòng vận chuyển chất khoáng chủ yếu trong cây. Tốc độ vận chuyển chất khoáng trong mạch gỗ phụ thuộc vào quá trình thoát hơi nước của lá, tức là phụ thuộc vào dòng nước đi lên cây.

*** Sự vận chuyển trong mạch floem (libe)**

Một bộ phận các ion cũng có thể tách ra từ các tế bào nhu mô hoặc từ mạch gỗ vào hệ thống dẫn chất đồng hóa – hệ thống mạch libe – để cùng tham gia với các chất đồng hóa phân phối đến các bộ phận của cây. Người ta phát hiện ra nhiều ion khoáng trong dịch vận chuyển của mạch rây với nồng độ rất khác nhau. Một số chất khoáng có khả năng di động rất lớn thì dễ dàng xuất hiện trong mạch libe như K, Na, P, S, Mg, Cl... Cũng có một số chất không di động như Ca, B, Ag... ít khi thấy chúng trong mạch libe.

2.4. Sự dinh dưỡng khoáng ngoài rễ

Hầu hết các chất khoáng từ đất xâm nhập vào cây qua hệ thống rễ. Tuy nhiên, ngoài rễ, các bộ phận khác của cây – đặc biệt là lá – cũng có khả năng hấp thu chất khoáng khi tiếp xúc với dung dịch chất khoáng. Các chất khoáng xâm nhập vào lá thường phải đi qua khí khổng và cũng có thể thấm qua lớp cutin mỏng. Sự xâm nhập các chất khoáng vào cây qua bề mặt lá phụ thuộc vào thành phần, nồng độ chất khoáng và pH của dung dịch chất khoáng. Ngoài ra nó còn phụ thuộc vào tuổi của lá. Cùng một nguyên tố nhưng tốc độ thấm qua lá phụ thuộc vào dạng sử dụng. Ví dụ NO_3^- xâm nhập vào lá mất 15 phút, còn NH_4^+ thì mất 2 giờ; hoặc K^+ của KNO_3 vào lá mất 1 giờ còn của KCl mất 30 phút. Kali trong dung dịch kiềm xâm nhập vào lá nhanh hơn trong môi trường axit...

Hiện nay, có rất nhiều loại phân bón hoặc chế phẩm phun qua lá. Các loại này ngày càng được sử dụng rộng rãi trong sản xuất.

Lợi ích của phương pháp dinh dưỡng qua lá là tiết kiệm phân bón, tiết kiệm thời gian và công sử dụng mà hiệu quả cao hơn nhiều so với dinh dưỡng qua rễ. Phương pháp này càng có hiệu quả cao đối với các cây rau, hoa và cây giống các loại...

Tuy nhiên, những điều cần lưu ý khi sử dụng là: chỉ sử dụng với các loại phân tan trong nước, có thiết bị bơm và kỹ thuật sử dụng tốt, nên phun vào giai đoạn cây non khi tầng cutin còn mỏng và trước khi cây đạt mức độ trao đổi chất mạnh...

Khi sử dụng các chất có nồng độ thấp, các chất có hoạt tính sinh lí như các chất điều hòa sinh trưởng, các nguyên tố vi lượng... thì chỉ có phun qua lá mới có hiệu quả sinh lí và kinh tế nhất. Vì vậy, các chế phẩm phun qua lá ngoài một số chất dinh dưỡng, nhất thiết phải có các chất có hoạt tính sinh lí. Việc phun phân qua lá cũng là cách phục hồi nhanh chóng cây trồng khi có dấu hiệu thiếu dinh dưỡng hơn là bón vào đất...

Trong sản xuất người ta thường kết hợp cả hai cách dinh dưỡng qua rễ và qua lá. Phương pháp dinh dưỡng qua lá thường sử dụng chủ yếu với cây rau và hoa, còn các cây trồng khác thì chỉ có tác dụng bổ trợ thêm dinh dưỡng trong giai đoạn nhất định và trong trường hợp cần thiết, còn dinh dưỡng qua rễ là chính.

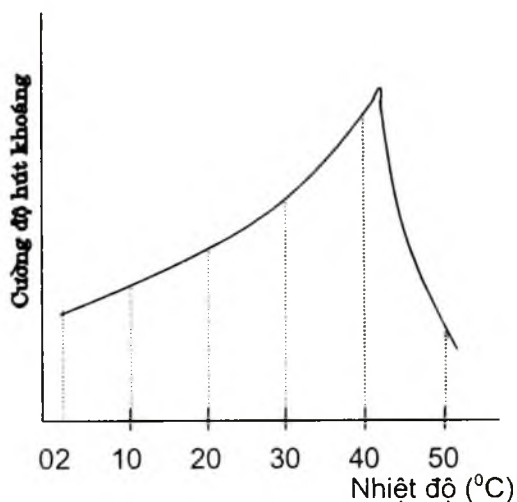
3. ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC NHÂN TỐ NGOẠI CẢNH ĐẾN SỰ XÂM NHẬP KHOÁNG VÀO CÂY

Sự hấp thu chất khoáng vào cây là một quá trình sinh lí phức tạp. Nó phụ thuộc rất nhiều vào các điều kiện khác nhau mà yếu tố ngoại cảnh có ảnh hưởng rất quan trọng. Trong các yếu tố ngoại cảnh thì nhiệt độ, nồng độ oxi trong đất và pH của dung dịch đất có ảnh hưởng mạnh nhất đến quá trình hút khoáng của rễ cây.

Hiểu biết này có vai trò quan trọng trong việc đề xuất các biện pháp kĩ thuật bón phân hợp lí nhằm tăng khả năng hấp thu của rễ cây và hiệu quả sử dụng phân bón.

3.1. Nhiệt độ

*Nhiệt độ, đặc biệt là nhiệt độ của đất có ảnh hưởng rất lớn đến sự hút khoáng của rễ cây. Nhiệt độ ảnh hưởng đến cả hút khoáng chủ động và bị động. Sự khuếch tán tự do bị động của các chất khoáng phụ thuộc vào nhiệt độ. Nhiệt độ càng thấp thì tốc độ khuếch tán các chất càng giảm. Nhiệt độ thấp làm hô hấp của rễ giảm và rễ thiếu năng lượng cho sự hút khoáng tích cực.



Hình 6.4. Ảnh hưởng của nhiệt độ lên sự hút khoáng của rễ

* Trong giới hạn nhiệt độ nhất định thường đến 35 – 40°C thì với đa số cây trồng của ta, tốc độ xâm nhập chất khoáng tăng theo nhiệt độ. Nhưng nếu nhiệt độ vượt quá mức độ tối ưu thì tốc độ hút khoáng giảm và có thể bị ngừng khi nhiệt độ đạt trên 50°C. Với nhiệt độ quá cao thì hệ thống lông hút vốn rất nhạy cảm với nhiệt độ sẽ bị rối loạn hoạt động sống và có thể bị biến tính mà chết.

*Về mùa đông, khi nhiệt độ của đất hạ xuống đến 10 – 12°C, sự hút nước và chất khoáng của các cây trồng bị ngừng. Về mùa hè, ở những vùng có nhiệt độ quá cao như các vùng cát miền Trung, sự xâm nhập nước và chất khoáng cũng bị ngừng trệ... Việc chọn giống có khả năng chống chịu với nóng hạn để đưa trồng ở các vùng khô hạn là một mục tiêu quan trọng của nông nghiệp sinh thái.

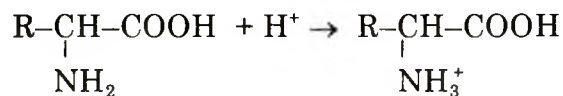
3.2. Nồng độ H⁺ (pH) của dung dịch đất

Độ pH của dung dịch đất ảnh hưởng rất quyết định lên sự hấp thu chất khoáng của rễ cây. Ảnh hưởng của pH lên sự hút khoáng của rễ có thể là trực tiếp và cũng có thể gián tiếp.

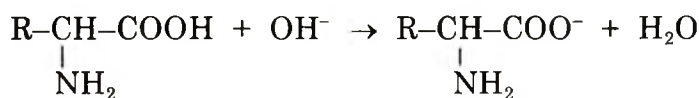
*** Ảnh hưởng trực tiếp**

Độ pH của dung dịch đất ảnh hưởng đến khả năng tích điện trên bề

mặt rễ và quyết định hấp thu ion khoáng. Do chất nguyên sinh của rễ (lông hút) được cấu tạo chủ yếu bằng protein, vì vậy trong môi trường axit (pH thấp) protein của rễ mang điện dương, nên quyết định hút anion nhiều hơn (NO_3^- , PO_4^{3-} , Cl^- ...).



Trong môi trường bazơ, rễ cây thường tích điện âm và hút cation nhiều hơn (K^+ , NH_4^+ , Ca^{++} , Mg^{++} ...).

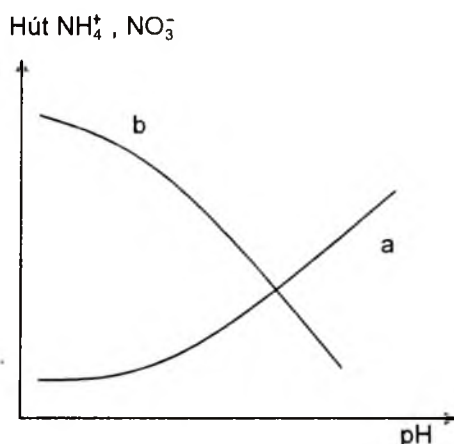


Như vậy, tùy theo pH của môi trường mà rễ cây chọn lựa loại ion nào để hút. Ví dụ với phân đạm amon nitrat (NH_4NO_3) thì sự phụ thuộc giữa pH và sự hấp thu NH_4^+ hay NO_3^- được biểu thị theo đồ thị hình 6.5.

* Ảnh hưởng gián tiếp

Ảnh hưởng gián tiếp của pH đến sự hấp thu chất khoáng của rễ thông qua dung dịch đất.

– Trước hết, pH ảnh hưởng đến độ hòa tan và khả năng di động của các chất khoáng và do đó ảnh hưởng đến khả năng hút của rễ. Ví dụ như dạng ion photphat có hóa trị 1 (H_2PO_4^-) là dạng cây hút thuận lợi nhất so với dạng hóa trị 2 (HPO_4^{2-}) và hóa trị 3 (PO_4^{3-}) khi ở môi trường axit, còn trong môi trường kiềm thì có xu hướng chuyển hóa thành dạng hóa trị 2 và 3 không thích hợp cho cây hút. Độ di động của B tốt trong môi trường axit...



Hình 6.5. Mối quan hệ giữa pH của dung dịch đất với sự hút NH_4^+ (a) và NO_3^- (b)

– Hệ vi sinh vật trong đất, đặc biệt xung quanh vùng rễ, rất quan trọng cho sự dinh dưỡng khoáng của rễ. Chúng phân hủy các chất hữu cơ thành các chất vô cơ, các chất khó tan thành các chất dễ tan giúp cho cây trao đổi thuận lợi. Chính vì vậy mà xung quanh vùng rễ mật độ tập trung vi khuẩn rất cao gọi là *vùng vi khuẩn rễ*. Các vi khuẩn hữu ích này hoạt động phụ thuộc vào pH của môi trường. Nói chung pH môi trường xung quanh trung tính là thuận lợi nhất cho hoạt động của vi khuẩn.

* Độ pH của môi trường đất nếu vượt qua giới hạn sinh lí (quá kiềm hay quá axit) thì mô rễ, đặc biệt là lông hút, bị hại và sự hút khoáng bị ức chế. Do vậy cần điều chỉnh độ pH của đất bằng biện pháp bón vôi để tạo pH thích hợp cho sự sinh trưởng và hút nước, hút khoáng của rễ. Cần lưu ý rằng mỗi một giống cây trồng thích hợp ở một độ pH nhất định nên khi sử dụng phân bón cần phải xác định độ pH của đất. Ngoài ra, cần quan tâm đến loại phân chua sinh lí và kiềm sinh lí (khi cây hút ion nào đó thì ion còn lại sẽ làm chua đất hay kiềm hóa đất) để có biện pháp điều chỉnh pH của đất, nhất là sau vụ trồng trọt.

3.3. Nồng độ oxi trong đất

* Dinh dưỡng khoáng là một quá trình sinh lí chủ động liên quan đến trao đổi chất của cây. Oxi trong đất sẽ cung cấp cho hô hấp của rễ tạo ra năng lượng cho quá trình hấp thu chất khoáng. Nồng độ oxi trong khí quyển khoảng 21%, còn trong đất thì nhỏ hơn nhiều tùy theo kết cấu của đất và mức độ ngập nước. Nếu nồng độ oxi trong đất giảm xuống dưới 10% đã giảm sự hút khoáng, còn dưới 5% cây chuyển sang hô hấp yếm khí rất nguy hiểm cho cây, rễ cây hoàn toàn thiếu năng lượng cho hút khoáng.

* Các cây trồng trên cạn nếu gặp mưa lâu, bị úng thì oxi bị đuổi ra khỏi các mao quản nên cây bị yếm khí rất nguy hiểm. Các cây trồng như lúa, cói, rừng ngập nước... thường xuyên có rễ ngập nước, nhưng chúng có hệ thống thông khí từ các cơ quan trên mặt đất xuống rễ để dẫn oxi cho rễ nên thích ứng với điều kiện thiếu oxi trong đất.

* Tuy nhiên hệ thống rễ của cây trồng rất nhạy cảm với oxi nên khi thiếu oxi thì ức chế sự sinh trưởng, hút nước và hút khoáng. Vì vậy, khi

bón phân, để tăng hiệu quả sử dụng phân bón, ta phải có các biện pháp kĩ thuật tăng hàm lượng oxi cho đất như làm đất tơi xốp trước khi gieo trồng, làm cỏ sục bùn khi bón phân, phá váng khi gặp mưa... Ngoài ra cần chọn các giống chịu úng để trồng ở các vùng thường xuyên bị úng.

4. VAI TRÒ SINH LÝ CỦA CÁC NGUYÊN TỐ KHOÁNG THIẾT YẾU

Vì nitơ là một nguyên tố đặc biệt có tính chất đặc thù đối với cây nên ta xem xét nó riêng. Trong phần này chỉ tìm hiểu vai trò sinh lý của một số nguyên tố khoáng chính cũng như một số biểu hiện về hình thái của cây khi thiếu chúng và vai trò của chúng trong việc tăng năng suất cây trồng.

4.1. Photpho

* *Dạng hấp thu*

Dạng photpho vô cơ có ý nghĩa sinh học trong đất là H_2PO_4^- và H_2PO_4^- mà quan trọng nhất là dạng có hóa trị 1. Trong môi trường axit, P tồn tại dưới dạng H_2PO_4^- cây dễ dàng hấp thu. Còn các dạng P hóa trị cao hơn thường bị giữ chặt trong đất, hạn chế khả năng cung cấp cho cây.

Trong cây, P ở dạng PO_4^{3-} trong thành phần của nhiều hợp chất quan trọng và gốc PO_4^{3-} có thể chuyển từ hợp chất này sang chất khác. P tập trung nhiều ở các cơ quan còn non đang sinh trưởng mạnh, một bộ phận đáng kể tập trung trong cơ quan sinh sản và dự trữ trong hạt dưới dạng hợp chất phitin $[\text{C}_6\text{H}_6(\text{OH}_2\text{PO}_3)_6]$.

* *Vai trò của photpho trong cây*

Khi vào cây, P nhanh chóng tham gia vào rất nhiều hợp chất hữu cơ quan trọng quyết định quá trình trao đổi chất và năng lượng, quyết định các hoạt động sinh lý và sinh trưởng, phát triển của cây.

– P tham gia vào thành phần của axit nucleic. ADN và ARN có vai trò quan trọng trong quá trình di truyền của cây, quá trình phân chia tế bào và sinh trưởng của cây. Do vậy, giai đoạn còn non hoặc giai đoạn

hoạt động sống mạnh thì hàm lượng P trong cây thường cao hơn.

– P tham gia vào thành phần của photpholipit. Đây là hợp chất rất quan trọng cấu tạo nên hệ thống màng sinh học trong tế bào (membran) như màng sinh chất, màng không bào, màng bao bọc các cơ quan, màng trong của lục lạp và ti thể, màng lưới nội chất... Các màng này có chức năng bao bọc, quyết định tính thấm và trao đổi chất và năng lượng. Chức năng của màng gắn liền với hàm lượng và thành phần của photpholipit trong chúng.

– P có mặt trong hệ thống ADP, ATP, là các chất dự trữ và trao đổi năng lượng sinh học trong cây. Chúng như những acquy tích lũy năng lượng của tế bào. Liên kết cao năng photphat (\sim P) chứa 7 – 10kcal năng lượng và là phương thức tích lũy năng lượng quan trọng nhất được sử dụng cho tất cả các hoạt động sống trong cây. Trong quá trình quang hợp, năng lượng ánh sáng mặt trời được tích lũy vào ATP, còn trong quá trình hô hấp thì năng lượng của việc oxi hóa các chất hữu cơ cũng được tổng hợp nên các phân tử ATP. Sự hình thành ATP trong cơ thể là quá trình photphoryl hóa.

– P tham gia vào nhóm hoạt động của các enzym oxi hóa khử là NAD, NADP, FAD, FMN. Đây là các enzym cực kì quan trọng trong các phản ứng oxi hóa khử trong cây, đặc biệt là quá trình quang hợp và hô hấp, quá trình đồng hóa nitơ...

– P có mặt trong một nhóm các chất rất phổ biến trong quá trình trao đổi chất là các este photphoric của các sản phẩm trung gian như các hexozophotphat, triozophotphat, pentozophotphat... Các chất hữu cơ muốn tham gia vào quá trình trao đổi chất thì phải ở dạng hoạt hóa tức kết hợp với photpho. Ví dụ phân tử glucozơ trước khi bị phân giải oxi hóa phải chuyển thành dạng hoạt hóa là glucozophotphat...

* **Khi bón đủ phân photpho**, biểu hiện trước hết là cây sinh trưởng tốt, hệ thống rễ phát triển, đẻ nhánh khỏe, xúc tiến hình thành cơ quan sinh sản... (vào thành phần axit nucleic, photpholipit); tiến hành trao đổi chất và năng lượng mạnh mẽ (vào thành phần của ATP, enzym oxi hóa khử, các este photphoric); xúc tiến các hoạt động sinh lí đặc biệt là quang hợp và hô hấp... Kết quả là tăng năng suất cây trồng.

P cần cho tất cả các loại cây trồng, tuy nhiên P có hiệu quả nhất đối với các cây họ Đậu. P rất cần cho sự sinh trưởng, phát triển của cây họ đậu và cũng rất cần cho hoạt động cố định đạm của các vi sinh vật. Người ta nói “biến lân thành đạm” có nghĩa là sử dụng phân lân bón cho cây họ đậu để tăng cường cố định đạm của vi sinh vật trong nốt sần cây đậu.

*** Biểu hiện khi cây thiếu P**

Khi cây thiếu P, ban đầu lá có màu xanh đậm có lẽ do tăng cường hút Mg, sau dần dần chuyển sang màu vàng. Hiện tượng trên bắt đầu từ mép lá và từ lá phía dưới trước.

Với lúa, khi thiếu P thì lá nhỏ, hẹp, có màu lục đậm, đẻ nhánh ít, trổ bông chậm, chín kéo dài, có nhiều hạt xanh và lửng...

Với ngô, khi thiếu P khiến cây sinh trưởng rất chậm, lá trên có màu lục nhạt còn lá dưới thì lục đậm rồi dần chuyển sang màu vàng hay huyết dụ.

*** Thừa P** không có biểu hiện gây hại như thừa nitơ.

P thuộc loại nguyên tố linh động, tức nó có khả năng vận động từ các cơ quan già sang cơ quan non nên gọi là "*nguyên tố di động lại*".

4.2. Lưu huỳnh

*** Dạng hấp thu**

Trong đất, lưu huỳnh tồn tại nhiều dạng hữu cơ và vô cơ, nhưng dạng S vô cơ cây hút chủ yếu là sunfat (SO_4^{2-}) tan trong dung dịch đất. Trong môi trường axit, sunfat bị giữ chặt trên keo đất và được giải phóng ra khỏi keo đất vào dung dịch đất trong môi trường kiềm và có ion trao đổi OH^- . Bón vôi làm tăng pH của đất tạo điều kiện cho ion sunfat di động và rễ cây dễ dàng hút được.

Ngoài ra hoạt động của một số vi sinh vật mà các dạng S hữu cơ có thể phân giải thành dạng sunfat cho cây hấp thu.

*** Vai trò của S đối với cây**

Lưu huỳnh tham gia hình thành một số hợp chất quan trọng có ảnh hưởng quan trọng lên quá trình sinh trưởng, quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lí của cây.

– S là thành phần của ba axit amin quan trọng trong cây là cystin, xystein và metionin. Các axit amin này là thành phần bắt buộc của các protein. Trong các phân tử protein, S tạo nên các liên kết disunfit (–S–S–) bảo đảm tính ổn định về cấu trúc của phân tử protein.

Sự hiện diện của S trong phân tử protein là một hằng số; thường 36 nguyên tử N thì có mặt 1 nguyên tử S.

– S tham gia vào hợp chất rất quan trọng có ý nghĩa trong trao đổi chất và năng lượng trong tế bào là cofecment A (CoA–SH). Trong công thức của nó có nhóm –SH và khi kết hợp với gốc axetil tạo nên hợp chất Axetil–CoA ($\text{CH}_3\text{--CO}\sim\text{S}\cdot\text{CoA}$). Liên kết cao năng của lưu huỳnh ($\sim\text{S}$) có năng lượng dự trữ tương đương với $\sim\text{P}$ của ATP. Hợp chất Axetil–Cofecment A đóng vai trò quan trọng trong quá trình trao đổi lipit trong cây và trong hô hấp nó là chất được hoạt hóa trước khi đi vào chu trình Krebs để phân giải oxy hóa triệt để nó. Axetil–CoA còn tham gia vào việc tổng hợp nên rất nhiều hợp chất quan trọng trong cây như các terpenoit, steroid, isoprenoit và các phitohocmon như giberelin, axit abxixic...

– S có mặt trong một số vitamin quan trọng trong quá trình trao đổi chất là biotin, thiamin.

* **Khi đầy đủ lưu huỳnh** thì cây sinh trưởng thuận lợi vì quá trình tổng hợp protein bình thường. quá trình trao đổi chất cũng như các hoạt động sinh lí tiến hành tốt.

* **Thiếu S**, biểu hiện các triệu chứng đặc trưng rất giống với thiếu N là bệnh vàng lá vì cả hai nguyên tố đều là thành phần của protein. Tuy nhiên, bệnh vàng lá do thiếu N xuất hiện ở lá trưởng thành và lá già, còn thiếu S thì xuất hiện ở lá non trước. Triệu chứng đặc trưng là lá vàng úa, gân lá vàng mà thịt lá còn xanh, sau đó thì chuyển vàng. Sự tổn thương xảy ra trước tiên ở ngọn, cộng với sự xuất hiện các vết chàm đỏ do mô chết.

* Trong thực tế người ta ít bón S vì đất thường không thiếu S. Tuy nhiên nếu đất có thiếu S (dưới 11mg/100g đất) thì bón S sẽ làm tăng năng suất rõ rệt (có thể đến 83%). Khi ta sử dụng phân bón đạm sunfat tức là đã cung cấp S cho cây trồng.

Các thực vật họ Cải (Brassicaceae) cần và tích lũy nhiều lưu huỳnh nhất. Khác với P, S trong cây không linh động và không được "dùng lại".

4.3. Kali

** Dạng K cây hấp thu và phân bố của K trong cây*

– Kali trong đất thường ở dạng K^+ . Nó có 3 dạng: kali bị giữ chặt trên keo đất, kali có thể trao đổi và kali tan trong dung dịch đất. Dạng kali tan trong dung dịch đất và dạng có thể trao đổi được là các dạng kali cây có khả năng sử dụng. Hàm lượng kali trong đất khá cao nhưng phần lớn ở dạng không trao đổi và không sử dụng được.

– Trong cây, kali chỉ tồn tại dưới dạng ion K^+ tự do rất linh động mà hầu như không tham gia vào hợp chất hữu cơ ổn định nào. Trong cây nó phân bố nhiều ở các bộ phận còn non đang sinh trưởng mạnh. Kali là một "nguyên tố dùng lại" điển hình vì trước khi lá già chết thì nó kịp di chuyển về các cơ quan non để sử dụng lại.

** Vai trò của kali đối với cây*

Mặc dù chưa phát hiện ra K ở trong các hợp chất hữu cơ, nhưng vai trò sinh lí của K đối với cây cực kì quan trọng. Đó là vai trò điều chỉnh các hoạt động trao đổi chất và các hoạt động sinh lí của cây.

– K có tác dụng điều chỉnh các đặc tính lí hóa của keo nguyên sinh chất và từ đấy ảnh hưởng đến tốc độ và chiều hướng của các quá trình xảy ra trong tế bào. Chẳng hạn, kali làm giảm độ nhớt của chất nguyên sinh, tăng mức độ thủy hóa của keo nguyên sinh... tức là làm tăng các hoạt động sống diễn ra trong tế bào.

– K điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng. Sự tập trung hàm lượng cao của ion K^+ trong tế bào khí khổng để làm thay đổi sức trương và điều chỉnh đóng mở của tế bào khí khổng. Sự đóng mở của khí khổng có vai trò điều chỉnh quan trọng trong quá trình trao đổi nước và quá trình đồng hóa CO_2 của lá cây.

– K điều chỉnh dòng vận chuyển các chất hữu cơ trong mạch libe. Trong tế bào mạch rây (floem) hàm lượng K rất cao. Sự có mặt của K^+ đã điều chỉnh tốc độ vận chuyển của các chất đồng hóa trong mạch rây, đặc

biệt là điều chỉnh các chất hữu cơ tích lũy về các cơ quan kinh tế nên K có ý nghĩa quan trọng trong tăng năng suất kinh tế. Bón phân kali sẽ làm hạt chắc, khối lượng hạt tăng, củ mẩy, tăng hàm lượng tinh bột và đường trong sản phẩm, tăng năng suất kinh tế và phẩm chất nông sản.

– K hoạt hóa rất nhiều enzym tham gia vào các biến đổi chất trong cây, đặc biệt là quá trình quang hợp và hô hấp: ATP-aza, RDP-cacboxylaza, nitratreductaza...

– K làm tăng tính chống chịu của cây đối với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận như tính chống bệnh, tính chống chịu hạn, nóng...

– K có vai trò trong việc điều chỉnh sự vận động ngủ của một số lá thực vật như lá các cây họ Đậu và họ Trinh nữ. Sự có mặt với hàm lượng cao ở trong các tế bào của "tổ chức đầu gối" đã điều chỉnh sức trương của tổ chức này gây nên hiện tượng đóng hoặc mở của lá cây vào ban ngày và ban đêm...

Ngoài ra vai trò của K trong điều chỉnh sức trương của tế bào có ý nghĩa quan trọng trong việc bảo đảm tư thái tươi tỉnh thuận lợi cho các hoạt động sinh lí của cây...

*** Thiếu kali**

Thiếu K cây có những biểu hiện về hình thái rất rõ là lá ngắn, hẹp, xuất hiện các chấm đỏ, lá bị khô rồi héo rũ vì mất sức trương.

Lúa thiếu K thì sinh trưởng kém, trổ sớm, chín sớm, hạt lép, lũng, cây dễ đổ vì mô cơ giới kém hình thành, dễ bị bệnh đạo ôn và tiêm lửa.

Với ngô, thiếu K cây sinh trưởng kém, đốt ngắn, mép lá nhạt dần sau chuyển sang màu huyết dụ, lá có gợn sóng, giảm năng suất...

Nói chung, thiếu kali sẽ làm giảm khả năng chống chịu của các cây trồng và giảm năng suất kinh tế rõ rệt.

* Kali cần cho tất cả thực vật, nhưng với các cây trồng mà sản phẩm thu hoạch chứa nhiều glucit như lúa, ngô, mía, khoai lang, khoai tây... thì bón K là tối cần thiết để đạt năng suất và chất lượng cao. Bón phân kali vào giai đoạn cây trồng hình thành cơ quan kinh tế sẽ làm tăng quá trình vận chuyển các chất hữu cơ tích lũy về cơ quan dự trữ nên sẽ làm

tăng năng suất kinh tế. Bón phân kali sẽ phát huy hiệu quả của phân đạm và lân. Vì vậy, việc bón tỉ lệ cân đối giữa N : P : K là kĩ thuật bón phân hiệu quả nhất đối với các cây trồng.

4.4. Canxi

**** Dạng canxi trong đất và trong cây***

Canxi là cation trao đổi trong đất. Hầu hết canxi trao đổi của đất đều được hấp phụ trên bề mặt keo đất và khi nồng độ ion H^+ trong môi trường tăng thì các ion Ca^{2+} bị đẩy ra khỏi bề mặt keo đất vào trong dung dịch đất để trung hòa độ chua của đất và cây có thể hấp thu được canxi. Đây là hiện tượng trao đổi cation. Do đó, bón vôi là biện pháp kinh tế và hiệu quả để điều chỉnh độ chua của đất.

Trong cây, canxi thường liên kết với một số chất hữu cơ và nó thường bị giữ chặt, không di động như K. Ca là nguyên tố "không dùng lại" nên nó có nhiều ở bộ phận già.

**** Vai trò của canxi đối với cây***

– Vai trò quan trọng nhất của canxi là tham gia vào hình thành nên thành tế bào. Canxi kết hợp với axit pectinic tạo nên pectat canxi có mặt ở lớp giữa của thành gắn chặt các tế bào với nhau thành một khối. Khi pectat canxi bị phân hủy thì các tế bào không dính nhau mà tách rời nhau. Chẳng hạn khi quả chín do pectat canxi phân hủy nên thịt quả mềm ra, hoặc khi tầng rời hình thành tách rời các tế bào và gây nên sự rụng. Pectat canxi có thể coi như là chất xi măng gắn các viên gạch với nhau.

– Canxi cũng tham gia vào hình thành nên màng tế bào (membran). Người ta cho là canxi có vai trò trong việc hình thành nên nhiễm sắc thể và quá trình phân chia tế bào...

– Canxi có ý nghĩa trong việc trung hòa độ chua và đối kháng với nhiều cation khác trong cây, loại trừ độ độc tính khiết của các cation có mặt trong chất nguyên sinh như H^+ , Na^+ , Al^{3+} ...

Trong đất, Ca có tác dụng trung hòa độ chua của đất thuận lợi cho sự sinh trưởng của rễ và hoạt động của vi sinh vật...

– Ngoài ra Ca có khả năng hoạt hóa rất nhiều enzym nên ảnh hưởng đến quá trình trao đổi chất: photpholipaza, adeninkinaza, argininkinaza, ATP-aza...

*** Triệu chứng thiếu canxi**

Khi thiếu canxi thì các mô phân sinh đỉnh thân và rễ bị hại nghiêm trọng, mô phân sinh ngừng phân chia, sinh trưởng bị ức chế, rễ ngắn, hóa nhày và chết. Triệu chứng đặc trưng khi thiếu Ca là lá mới ra bị dị dạng, đỉnh lá bị uốn móc. Triệu chứng thiếu Ca thường biểu hiện ở lá non trước vì Ca không di động trong cây...

* Bón vôi thường có hiệu quả rất cao nhất là với đất chua và đất bạc màu. Hiệu quả quan trọng nhất của vôi là trung hòa độ chua của đất thuận lợi cho sinh trưởng và hoạt động sinh lí của cây. Các cây họ Đậu như lạc thì bón vôi là biện pháp quan trọng hàng đầu để tăng năng suất và chất lượng hạt lạc. Vôi làm cho cây lạc sinh trưởng tốt, cây cứng, hạt chắc, mẩy, vỏ mỏng, tăng hàm lượng lipit. Vôi làm tăng hàm lượng đường của mía, tăng chất lượng của thuốc lá... Nói chung, vôi được xem như là một loại phân bón dùng cải tạo đất chua, mặn, phèn, đất bạc màu...

4.5. Magie

*** Mg trong đất**

Trong đất, Mg có thể ở dạng tan trong dung dịch đất, Mg trao đổi và Mg giữ chặt trên keo đất. Các muối như $MgCO_3$, $MgCO_3 \cdot CaCO_3$ (dolomit) là các dạng có khả năng cung cấp Mg cho cây. Nói chung, chỉ có đất cát và cát ven biển là thiếu Mg.

*** Vai trò của Mg đối với cây**

Mg có vai trò quan trọng trong trao đổi chất và hoạt động quang hợp.

– Mg là thành phần quan trọng của phân tử diệp lục nên nó quyết định hoạt động quang hợp của cây. Hàm lượng Mg của diệp lục chiếm khoảng 10% Mg trong lá.

– Mg hoạt hóa cho hàng chục enzym trong các phản ứng trao đổi gluxit liên quan đến quá trình quang hợp, hô hấp và trao đổi axit

nucleic, các phản ứng có liên quan đến ATP. Đặc biệt, hai enzym rất quan trọng trong quá trình cố định CO_2 là RDP-cacboxylaza và PEP-cacboxylaza được hoạt hóa bởi Mg. Mg thường tạo nên liên kết trung gian giữa cơ chất và men làm tăng khả năng xúc tác của các enzym này.

– Ngoài ra Mg tham gia vào quá trình hình thành thành tế bào, quá trình tổng hợp protein, điều chỉnh sự hút của các cation...

* **Thiếu Mg** thường gây ra bệnh vàng lá do thiếu diệp lục. Triệu chứng điển hình là gân lá còn xanh nhưng thịt lá bị vàng. Hiện tượng tổn thương xuất hiện từ lá dưới lên lá trên vì Mg là nguyên tố linh động, được dùng lại từ các lá già. Thiếu Mg sẽ làm chậm sự ra hoa...

* Mg rất cần cho các cây ngắn ngày như lúa, ngô, đậu, khoai tây... Nó có mặt nhiều trong các cơ quan sinh sản. Bón Mg sẽ làm tăng hàm lượng tinh bột trong sản phẩm thu hoạch. Với đất cát thiếu Mg, bón Mg có hiệu quả rất cao...

4.6. Các nguyên tố vi lượng

Có một số nguyên tố có mặt trong cây với hàm lượng rất thấp nhưng không thể thiếu được. Chúng có vai trò điều chỉnh các hoạt động sống của cây. Vai trò điều chỉnh đó thể hiện ở các mặt sau:

* *Vai trò quyết định nhất của các nguyên tố vi lượng đối với cây là hoạt hóa hệ thống enzym.* Có hàng trăm enzym trong cơ thể được hoạt hóa bởi các nguyên tố vi lượng. Sự có mặt của nguyên tố vi lượng làm cho hoạt tính xúc tác của enzym tăng lên gấp bội. Điều đó giải thích tại sao cây cần chúng ở mức vi lượng. Các enzym này liên quan đến toàn bộ các quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lí trong cây.

Có ba cách mà nguyên tố vi lượng tham gia vào phản ứng enzym:

– Là thành phần bắt buộc trong nhóm hoạt động (coenzim) của các enzym. Ví dụ như nguyên tố Mo trong coenzim của nitratreductaza, nitrogenaza trong trao đổi chất nitơ, Fe trong thành phần của hệ thống xytocrom, feredoxin trong chuỗi CCVĐT của quang hợp và hô hấp, Cu trong enzym poliphenoloxidaza, ascorbioxidaza...

– Chúng làm cầu nối trung gian giữa men và cơ chất phản ứng tạo

nên phức hữu cơ theo "*kiểu càng cua*" (*hợp chất chelat*). Điều đó làm cho khả năng xúc tác của enzym tăng lên nhiều...

– Sự có mặt của ion nguyên tố vi lượng trong môi trường phản ứng cũng làm tăng hiệu quả xúc tác của enzym.

* Nguyên tố vi lượng làm thay đổi đặc tính lí hóa của nguyên sinh chất, ảnh hưởng đến tốc độ và chiều hướng các phản ứng hóa sinh.

* Các nguyên tố vi lượng có khả năng làm thay đổi tính chống chịu của cây với các điều kiện bất thuận của môi trường.

Tuy nhiên, mỗi nguyên tố vi lượng có hiệu quả tác động đặc trưng riêng cho từng mặt hoạt động trao đổi chất và thậm chí riêng cho từng loại cây trồng. Dưới đây là vai trò của một số nguyên tố vi lượng quan trọng đối với cây.

4.6.1. Sắt

– Cây hút sắt dưới dạng Fe^{2+} , còn dạng Fe^{3+} độc cho cây nên nó được khử thành Fe^{2+} trước khi xâm nhập vào cây. Fe được vận chuyển trong mạch xylem dưới dạng phức chất với xitrat.

– Vai trò quan trọng nhất của sắt là hoạt hóa các enzym. Nó có mặt trong nhóm hoạt động của một số enzym oxi hóa khử như catalaza, peroxidaza; trong xytocrom, feredoxin trong chuỗi CCVĐT của quang hợp và hô hấp.

Fe không tham gia vào thành phần của diệp lục nhưng lại có ảnh hưởng quyết định đến sự tổng hợp diệp lục trong cây. Hàm lượng Fe trong lá cây có quan hệ mật thiết đến hàm lượng diệp lục...

– Triệu chứng gặp phải lúc thiếu sắt là lá cây mất màu xanh chuyển sang vàng và trắng. Triệu chứng thiếu sắt xuất hiện trước hết ở lá non sau đến lá già vì Fe không di động từ lá già về lá non. Khi trồng cây trong dung dịch, pH thường bị giảm và Fe bị kết tủa gây nên bệnh thiếu Fe. Để khắc phục, người ta có thể điều chỉnh pH của dung dịch trồng cây. Trong môi trường nuôi cấy mô, người ta bổ sung vào môi trường nuôi cấy Fe dưới dạng phức không bị kết tủa là Fe – EDTA (Fe – Etilen Diamin Tetraaxetic Axit).

4.6.2. Mangan

– Mn là nguyên tố vi lượng tham gia vào hoạt hóa rất nhiều enzym của chu trình Krebs, sự khử nitrat và quang hợp... Do đó nó ảnh hưởng đến các quá trình sinh lí quan trọng như quang hợp, hô hấp và dinh dưỡng nitơ của cây trồng.

– Thiếu Mn, thường xuất hiện các vết hoại tử trên lá. Nếu thiếu nặng thì gây khô và chết lá. Triệu chứng này có thể xuất hiện ở lá non và lá già tùy theo thực vật.

4.6.3. Đồng

– Cu hoạt hóa nhiều enzym oxi hóa khử và có trong thành phần của plastocyanin, một thành viên của CCVĐT trong quang hợp. Các enzym mà đồng hoạt hóa liên quan rất nhiều đến các quá trình sinh lí và hóa sinh trong cây như tổng hợp protein, axit nucleic, dinh dưỡng nitơ, hoạt động quang hợp...

– Hiện tượng thiếu Cu thường xảy ra trên đất đầm lầy. Khi cây trồng thiếu đồng thường hay mắc một số bệnh đặc trưng như bệnh chảy gôm (exanthema) xảy ra ở cây ăn quả. Cây tiết gôm và kèm theo các vết chết trên lá và quả. Với cây hòa thảo, thiếu đồng thường gây bệnh mất màu xanh ở ngọn lá (bệnh reclamation)...

Người ta có thể sử dụng đồng sunfat để phun cho cây trồng. Cu thường được sử dụng trong hỗn hợp với các nguyên tố vi lượng khác khi phun cho cây. Việc phun CuSO_4 có thể chống được một số bệnh nấm hại cây trồng như bệnh mốc sương.

4.6.4. Kẽm

– Kẽm tham gia hoạt hóa khoảng 70 enzym liên quan đến nhiều quá trình biến đổi chất và hoạt động sinh lí như quá trình dinh dưỡng photpho, tổng hợp protein, tổng hợp phitohocmon (auxin), tăng cường hút các cation khác... nên ảnh hưởng nhiều đến quá trình sinh trưởng của cây.

– Thiếu kẽm sẽ rối loạn trao đổi auxin sinh trưởng bị ức chế, sinh trưởng chậm, lá cây bị biến dạng, ngắn, nhỏ và xoắn, đốt ngắn và biến dạng...

Có thể phun dung dịch kẽm sunfat lên lá để cung cấp kẽm cho cây trồng. Zn thường có hiệu quả nhiều với các cây hòa thảo như lúa, ngô...

4.6.5. Bo

B có ảnh hưởng rõ rệt lên sinh trưởng của cây, đặc biệt là mô phân sinh đỉnh. Có thể liên quan đến vai trò của B trong tổng hợp ARN. B ảnh hưởng đến quá trình phân hóa hoa, thụ phấn thụ tinh và sự đậu quả. B ảnh hưởng đến rất nhiều quá trình như phân hóa tế bào, trao đổi hormone, trao đổi N, hút nước, hút khoáng, trao đổi chất béo, sự nảy mầm của hạt... Ảnh hưởng rõ rệt nhất của B là quá trình ra hoa kết quả.

- Khi thiếu B thì chồi ngọn bị chết, các chồi bên cũng thui dần, hoa không hình thành, quá trình thụ tinh và đậu quả kém, quả rụng, rễ sinh trưởng kém, lá bị dày lên...

- Chính vì vậy mà B là một trong những nguyên tố vi lượng có hiệu quả nhất đối với cây trồng. Trong chế phẩm vi lượng thì B có vai trò quan trọng trong sự hình thành hoa quả và đậu quả, tăng năng suất cây trồng...

4.6.6. Molipden

- Mo có vai trò rất quan trọng trong việc trao đổi nitơ. Nó có mặt trong nhóm hoạt động của enzym nitratoreductaza và nitrogenaza trong việc khử nitrat và cố định nitơ phân tử. Vì vậy Mo có vai trò quan trọng đối với cây họ Đậu vì nó làm tăng khả năng cố định đạm của các vi sinh vật trong nốt sần. Ngoài ra, Mo còn có vai trò trong tổng hợp vitamin C và hình thành lục lạp...

- Thiếu Mo sẽ ức chế sự dinh dưỡng đạm của cây trồng nói chung và đặc biệt của các cây họ Đậu. Trong chế phẩm vi lượng cho cây họ Đậu, Mo là nguyên tố vi lượng chủ đạo và không thể thiếu được. Có thể sử dụng molipdat amon để phun cho cây.

5. VAI TRÒ CỦA NITƠ VÀ SỰ ĐỒNG HÓA NITƠ CỦA THỰC VẬT

5.1. Vai trò của nitơ đối với cây

Nếu quan niệm nguyên tố khoáng là nguyên tố được lấy từ đất thì N được rễ cây hấp thu từ đất. Đối với thực vật nói chung và cây trồng nói

riêng, N có vai trò sinh lí đặc biệt quan trọng đối với sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất. N có mặt trong rất nhiều hợp chất hữu cơ quan trọng có vai trò quyết định trong quá trình trao đổi chất và năng lượng, đến các hoạt động sinh lí của cây.

* N là nguyên tố đặc thù của protein mà protein lại có vai trò rất quan trọng đối với cây.

– Protein là thành phần chủ yếu tham gia vào cấu trúc nên hệ thống chất nguyên sinh trong tế bào, cấu tạo nên hệ thống màng sinh học, các cơ quan trong tế bào...

– Protein là thành phần bắt buộc của các enzym. Một enzym có hai thành phần cấu thành : phân tử protein (apoenzim) và nhóm hoạt động (coenzim).

Nguyên tố N vừa có vai trò cấu trúc và vừa có vai trò chức năng.

* N có trong thành phần của axit nucleic (ADN và ARN). Ngoài chức năng duy trì và truyền thông tin di truyền, axit nucleic đóng vai trò quan trọng trong quá trình sinh tổng hợp protein, sự phân chia và sinh trưởng của tế bào.

* N là thành phần quan trọng của phân tử diệp lục. Mỗi phân tử diệp lục có 4 nguyên tử N, nên hàm lượng N trong lá rất cao. Diệp lục là tác nhân quyết định việc hấp thu và biến đổi năng lượng ánh sáng mặt trời thành năng lượng hóa học trong hoạt động quang hợp của cây, tổng hợp nên các chất hữu cơ cung cấp cho sự sống của các sinh vật trên trái đất.

* N là thành phần của một số phitohocmon như auxin và xytokinin. Đây là hai hocmon quan trọng nhất trong quá trình phân chia và sinh trưởng của tế bào và của cây.

* N tham gia vào thành phần của ADP và ATP có vai trò quan trọng trong sự trao đổi năng lượng trong cây đặc biệt trong quá trình quang hợp và hô hấp...

* N tham gia vào thành phần của hợp chất phytochrom có nhiệm vụ điều chỉnh quá trình sinh trưởng, phát triển của cây có liên quan đến ánh sáng như phản ứng quang chu kì, sự nảy mầm, tính hướng quang...

Vì vậy, cây rất nhạy cảm với phân đạm. Phản ứng trước tiên khi bón phân đạm là cây sinh trưởng mạnh, tăng trưởng nhanh về chiều cao, diện tích lá, đẻ nhánh nhiều, tăng sinh khối nhanh vì N nhanh chóng đi vào thành phần của protein, axit nucleic, diệp lục và phytohormon. Cây tăng cường trao đổi chất và năng lượng vì nó tham gia vào hình thành các enzym, hệ thống ADP, ATP và axit nucleic. Đồng thời, các hoạt động sinh lí cũng được xúc tiến như quang hợp, hô hấp, dinh dưỡng khoáng... và kết quả cuối cùng là năng suất cây trồng tăng.

5.2. Thừa và thiếu nitơ

*** Thừa nitơ**

Khác với các nguyên tố khác, việc thừa nitơ có ảnh hưởng rất nghiêm trọng đến sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất của cây trồng. Cây sinh trưởng quá mạnh, thân lá tăng trưởng nhanh mà mô cơ giới kém hình thành nên cây rất yếu và gây nên hiện tượng lốp đổ, giảm năng suất nghiêm trọng và có nhiều trường hợp không có thu hoạch.

Hiện tượng lốp đổ thường xảy ra trên đất thừa đạm hoặc bón quá nhiều và tập trung phân đạm.

*** Thiếu nitơ**

Thiếu nitơ, cây sinh trưởng rất kém, diệp lục không hình thành và lá vàng, đẻ nhánh và phân cành kém, giảm sút hoạt động quang hợp và tích lũy, giảm năng suất nghiêm trọng. Tùy theo mức độ thiếu đạm mà năng suất giảm nhiều hay ít. Trong trường hợp có triệu chứng thiếu đạm thì chỉ cần bổ sung phân đạm là cây sinh trưởng phát triển bình thường.

5.3. Sự đồng hóa nitơ của cây

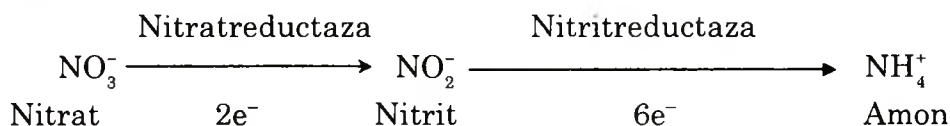
Nitơ trong tự nhiên tồn tại dưới ba dạng: N hữu cơ, N vô cơ và N ở dạng tự do (N_2) trong khí quyển. Cây hút chủ yếu N vô cơ, còn dạng N_2 trong khí quyển thì cây không đồng hóa trực tiếp được mà phải nhờ sự cố định của các vi sinh vật trong đất. Dạng nitơ vô cơ chủ yếu mà cây đồng hóa là nitrat (NO_3^-) và amon (NH_4^+).

5.3.1. Sự đồng hóa nitrat

* Nitrat là dạng đạm cây sử dụng nhiều nhất. Nó không gây độc cho cây nên cây có thể tích lũy ở trong mô; tuy nhiên đối với con người, nitrat có hại cho sức khỏe. Hàm lượng nitrat tự do trong cây là một tiêu chuẩn quan trọng đánh giá độ an toàn của nông phẩm.

* Cây không thể sử dụng nitrat trực tiếp vào các quá trình trao đổi chất mà nó phải được khử thành dạng đạm amon rồi mới biến đổi thành các chất hữu cơ chứa nitơ.

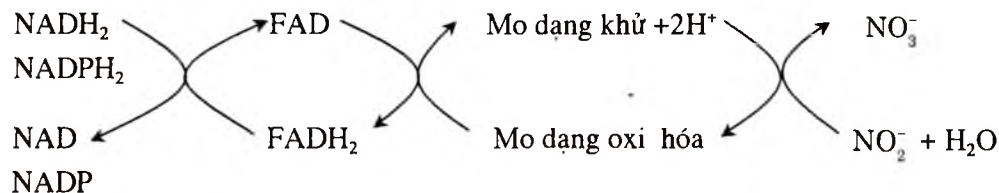
Quá trình khử nitrat trong cây diễn ra theo hai bước sau:



* Điều kiện cho quá trình khử nitrat

– Có các enzym đặc hiệu xúc tác cho các phản ứng khử này mà đặc biệt quan trọng nhất và hoạt động mạnh nhất là enzym nitratreductaza. Đây là một enzym cảm ứng chỉ được hình thành khi có một lượng cơ chất NO_3^- nhất định. Sự hình thành và hoạt động của enzym này phụ thuộc vào ánh sáng, nồng độ CO_2 và canxi. Enzim này có nguyên tố Mo tham gia vào nhóm hoạt động. Khi bón Mo thì quá trình khử nitrat được tăng cường.

– Có các chất khử mạnh. Đây là các cofecment ở dạng khử của enzym dehydrogenaza là NADH_2 , NADPH_2 , FADH_2 được hình thành trong quang hợp và hô hấp. Các chất này sẽ cung cấp electron cho phản ứng khử nitrat.



* Sự khử nitrat có thể tiến hành ngay trong rễ, nhưng chủ yếu là ở trong lá. Nếu quá trình khử nitrat chậm thì nitrat bị tích lại trong cây. Bón nhiều phân đạm cũng khiến hàm lượng nitrat bị tích lũy. Vì vậy,

trong kĩ thuật trồng rau an toàn phải có các biện pháp tác động nhằm giảm thiểu hàm lượng nitrat tự do trong sản phẩm dưới ngưỡng quy định của thế giới và Việt Nam, nhất là các loại rau và quả ăn tươi.

5.3.2. Đồng hóa amon (NH_4^+)

* Quá trình khử nitrat và sự cố định nitơ phân tử cuối cùng dẫn đến hình thành NH_4^+ . NH_4^+ cũng được cây hấp thu trực tiếp từ đất. Khác với NO_3^- , NH_4^+ tích lũy nhiều trong cây sẽ gây độc gọi là độc amon. Do đó cây phải đồng hóa tiếp tục bằng các con đường chuyển nó vào các hợp chất hữu cơ như các axit amin, amit và protein.

* Hiện nay người ta thừa nhận con đường đồng hóa amon như sau:

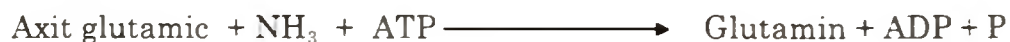
– Tạo axit amin

Chất tiếp nhận NH_4^+ trước hết là axit α -xetoglutaric được tạo nên trong chu trình Krebs để hình thành nên axit amin glutamic. Đây là quá trình amin hóa khử:



– Tạo amit (có 2 gốc $-\text{NH}_2$)

Axit glutamic tiếp tục nhận NH_3 để hình thành nên amit glutamin. Phản ứng này cần năng lượng hoạt hóa của ATP:



– Chuyển amin hóa

Axit amin glutamic và amit glutamin chứa nhóm $-\text{NH}_2$ rồi chuyển nhóm $-\text{NH}_2$ cho các chất khác để tạo nên các axit amin khác nhau trong tế bào và cả các amit khác nữa. Các axit amin này sẽ đi vào thành phần của các phân tử protein khác nhau trong cây.

* Đây là quá trình diễn ra thường xuyên dưới sự xúc tác của các enzym đặc hiệu. Nhờ vậy mà giảm hàm lượng NH_4^+ trong cây, giải độc amon. Nếu quá trình này bị ức chế thì dẫn đến tích lũy amon trong cây đến mức dư thừa gây độc amon, làm rối loạn quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lí trong cây. Trong 3 đường hướng đồng hóa amon ở trên thì quá trình amin hóa khử xetoaxit là thường xuyên và quan trọng nhất.

5.3.3. Đồng hóa nitơ phân tử (Sự cố định đạm sinh học)

* Nitơ trong khí quyển tồn tại dưới dạng khí N_2 và chiếm khoảng 78% thể tích không khí. Mặc dù sống trong "đại dương nitơ", nhưng cây không có khả năng đồng hóa trực tiếp được. Liên kết $N \equiv N$ có năng lượng liên kết rất lớn nên khó có thể phá hủy được để hình thành nitơ vô cơ. Trong tự nhiên, khi có sấm sét tạo nên một áp suất và nhiệt độ rất cao mới cắt đứt được liên kết đó để hình thành nên đạm vô cơ cho cây hút. Vì vậy, sau trận mưa giông, cây tốt tươi hơn vì được bổ sung thêm đạm từ nước mưa.

* Tuy nhiên, tồn tại một số vi sinh vật trong đất và trong nước có khả năng biến N_2 trong khí quyển thành NH_3 cung cấp cho cây. Khả năng kì diệu đó có được là nhờ một enzym rất đặc hiệu hoạt động là nitrogenaza.

Các vi sinh vật đó được phân thành hai nhóm: nhóm vi sinh vật sống tự do và vi sinh vật sống cộng sinh.

– Vi sinh vật sống tự do trong đất và nước

1) Vi sinh vật yếm khí *Clostridium pasteurianum* sống trong đất sử dụng năng lượng của hô hấp yếm khí để cố định đạm nên hiệu quả rất thấp. Thông thường cứ sử dụng 1 gam đường, nó cố định được 3mg nitơ.

2) Nhóm vi sinh vật hảo khí *Azotobacter* sử dụng năng lượng của hô hấp hảo khí để cố định đạm nên hiệu quả cao hơn. Vi khuẩn này khi sử dụng 1 gam đường có thể đồng hóa 15mg nitơ.

3) Các tảo lam sống trong nước cũng có khả năng đồng hóa nitơ phân tử. Các tảo này sử dụng chính sản phẩm quang hợp của mình để cố định đạm. Quá trình này sẽ bổ sung thêm nguồn đạm sinh học cho các ruộng lúa nước.

Nhìn chung các vi sinh vật cố định đạm không cộng sinh trên có khả năng bổ sung cho đất thêm khoảng 10 – 20kg N/ha. Ý nghĩa quan trọng của việc cố định đạm sinh học thuộc về các vi sinh vật sống cộng sinh.

– Vi sinh vật sống cộng sinh

Các vi sinh vật sống cộng sinh có khả năng cố định đạm rất đa dạng.

Chúng thường thuộc hai nhóm chính là các vi sinh vật sống cộng sinh với rễ cây họ đậu và vi sinh vật sống cộng sinh trong cánh bèo hoa dâu.

1) Vi sinh vật sống cộng sinh với rễ cây họ Đậu

Có đến hàng trăm loài cây họ Đậu có hoạt động cộng sinh với vi sinh vật cố định đạm.

Các vi sinh vật này thuộc hai giống vi sinh vật là *Rhizobium* và *Bradyrhizobium*, trong đó *Rhizobium* là vi sinh vật chủ yếu và hoạt động cố định nitơ mạnh nhất.

Các vi sinh vật này thường tập trung ở vùng gần chóp rễ, nơi tập trung nhiều polisaccarit và là vùng hình thành lông hút. Rễ cây tiết ra chất flavonoit hấp dẫn vi sinh vật. Các vi khuẩn xâm nhập qua các lông hút vào nhu mô vỏ rễ. Dưới ảnh hưởng của gen vi khuẩn, các tế bào nhu mô vỏ đa bội hóa và phân chia nhanh để hình thành nên các nốt sần sau khoảng 3–4 ngày, sau đó hình thành mạch dẫn nối liền nốt sần và mạch dẫn rễ. Nốt sần là những "phân xưởng" sản xuất phân đạm cho cây.

Đây là mối quan hệ cộng sinh khá phức tạp giữa cây chủ là các cây họ đậu và vi sinh vật sống trong nốt sần. Cây chủ cung cấp cho vi sinh vật các chất glucit, nguồn năng lượng ATP và các chất khử như NADH_2 để tiến hành hoạt động khử N_2 thành NH_3 . Ngược lại vi sinh vật sẽ cung cấp cho cây chủ các hợp chất chứa nitơ cố định được cho sự sinh trưởng của chính cây chủ.

Điều kiện cho quá trình cố định đạm thực hiện được là:

Enzim nitrogenaza có thể coi là nhân tố chìa khóa cho quá trình này. Enzim này hoạt động trong điều kiện yếm khí nên trong nốt sần tồn tại cơ chế tạo điều kiện yếm khí cho enzim này hoạt động. Nhóm hoạt động của nó có chứa nguyên tố Mo và Fe. Vì vậy, sử dụng Mo và cả Fe cho cây họ Đậu là rất có hiệu quả.

Cố định N_2 là quá trình khử liên tục nên cần các chất khử mạnh và năng lượng của ATP.

Các chất khử là NADH_2 và ferredoxin cùng với năng lượng ATP do hô hấp của cây chủ cung cấp. Sự cố định nitơ cần rất nhiều năng lượng, cần 16 ATP để khử 1 N_2 .

Khả năng cố định nitơ phân tử của cây họ Đậu là rất đáng kể. Nói chung, các cây họ Đậu có khả năng cố định từ 200 đến 450kg N/ ha/ năm, bổ sung nguồn đạm quan trọng cho cây trồng và cho việc cải tạo đất.

2) Hệ cộng sinh của bèo hoa dâu

Đây là một hệ cộng sinh phức tạp giữa tảo lam có khả năng cố định đạm và cây bèo hoa dâu là một loài dương xỉ. Ngoài tảo lam *Anabaena* ra thì còn một số vi khuẩn khác có khả năng cố định đạm như *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Cyanobacterium*... cùng tồn tại trong cánh bèo dâu tạo nên một túi có khả năng hoạt động cố định nitơ phân tử rất hiệu quả. Chúng có khả năng cố định khoảng xấp xỉ 100kg N/ha/ năm.

Ở nước ta trước đây đã có thời kì phát triển rất mạnh việc nuôi trồng bèo dâu như là một nguồn phân đạm sinh học rất có ý nghĩa. Tuy nhiên việc nuôi trồng và nhất là giữ giống bèo dâu khá phức tạp nên hiệu quả kinh tế thấp, do đó mà mai một dần.

* Ý nghĩa của sự cố định đạm sinh học

– Sự cố định đạm là một phương thức bổ sung thêm nguồn đạm quan trọng cho đất và cho cây trồng. Hiện nay, việc sử dụng quá nhiều phân đạm vô cơ đã làm cho môi trường đất và nước bị ô nhiễm, tăng quá trình tích lũy nitrat trong sản phẩm gây độc cho con người đã đến mức báo động. Chính vì vậy, thay thế một phần đạm vô cơ bằng đạm sinh học sẽ góp phần làm cho môi trường sinh thái nông nghiệp bền vững hơn.

– Việc trồng xen cây họ Đậu với các cây trồng khác cũng như trồng các cây họ Đậu cải tạo đất là biện pháp canh tác hợp lí, có hiệu quả cao và bền vững cho hệ sinh thái nông nghiệp... Các mô hình trồng xen cây họ đậu với các cây trồng nông nghiệp, cây lâm nghiệp ngày càng được ứng dụng nhiều trong sản xuất.

6. CƠ SỞ SINH LÝ CỦA VIỆC SỬ DỤNG PHÂN BÓN CHO CÂY TRỒNG

Việc sử dụng phân bón hợp lí cho cây trồng là phải dựa trên yêu cầu sinh lí của cây. Cây trồng cần chất gì và bao nhiêu? Cần vào giai đoạn nào và phương pháp sử dụng phân bón thích hợp?... Đây là những nội dung cần giải quyết khi xây dựng chế độ bón phân hợp lí cho cây trồng.

Để có một chế độ bón phân hợp lí cho một cây trồng nào đó, ta cần xác định lượng phân bón hợp lí cho cây trồng, tỉ lệ thích hợp giữa các loại phân bón, giai đoạn sử dụng phân bón và phương pháp bón phân hợp lí cho từng đối tượng cây trồng.

6.1. Xác định lượng phân bón thích hợp

Lượng phân bón (LPB) hợp lí có thể được xác định theo công thức:

$$LPB = \frac{\text{Nhu cầu dinh dưỡng của cây} - \text{Khả năng cung cấp của đất}}{\text{Hệ số sử dụng phân bón}}$$

6.1.1. Xác định nhu cầu dinh dưỡng của cây trồng

Nhu cầu dinh dưỡng của cây trồng là lượng chất dinh dưỡng mà cây cần qua các thời kì sinh trưởng để tạo nên một năng suất kinh tế tối đa. Hầu hết lượng chất dinh dưỡng này cây lấy từ đất nên người ta gọi nhu cầu dinh dưỡng là lượng lấy đi từ đất. Người ta thường tính nhu cầu dinh dưỡng của yếu tố phân bón nào đấy bằng lượng phân bón mà cây cần để tạo nên một đơn vị năng suất kinh tế (tạ hoặc tấn chẳng hạn).

Có nhu cầu dinh dưỡng tổng số tính toán cho cả chu kì sống của cây, nhưng cũng có nhu cầu dinh dưỡng tính cho từng giai đoạn sinh trưởng. Nhu cầu dinh dưỡng được tính cho từng yếu tố dinh dưỡng riêng biệt. Ví dụ như muốn đạt năng suất lúa 5 tấn/ha thì cây lúa cần hút bao nhiêu kg N, P, K...?

– Nhu cầu dinh dưỡng là một chỉ tiêu thay đổi rất nhiều: thay đổi theo từng loại cây và giống cây trồng khác nhau, theo điều kiện và mức độ thâm canh, theo biến động của thời tiết...

– Muốn xác định nhu cầu dinh dưỡng của cây, ta phải tiến hành phân tích hàm lượng các chất dinh dưỡng trong cây. Người ta tiến hành phân tích vào giai đoạn cây tích lũy tối đa trước khi thu hoạch, không phải là lúc cây đã tàn lụi. Ví dụ người ta tiến hành phân tích hàm lượng N, P, K trước khi cây chín hoàn toàn đối với lúa – là lúc các chất dinh dưỡng trong thân lá chưa bị mất đi do các bộ phận bị khô chết và rơi rụng.

Thu hoạch toàn bộ các bộ phận rễ, thân, lá, quả, hạt... rồi sấy khô và

tiến hành phân tích các nguyên tố chủ yếu như N, P, K, S... rồi quy ra trên một đơn vị sản phẩm thu hoạch (ví dụ trên 1 tạ hay tấn thóc chẳng hạn). Từ đấy có thể tính toán lượng chất dinh dưỡng cần bón cho cây trồng để đạt được một năng suất nhất định nào đấy.

Trong trường hợp trồng cây trong dung dịch, ta có thể dễ dàng tính nhu cầu dinh dưỡng của cây bằng lượng chất dinh dưỡng cây lấy đi từ dung dịch để tạo nên một đơn vị năng suất kinh tế.

6.1.2. Khả năng cung cấp của đất

Khả năng cung cấp của đất là độ màu mỡ của đất. Độ màu mỡ này tùy thuộc vào các loại đất khác nhau. Có thể sử dụng phương pháp hóa học và sinh học để xác định độ phì nhiêu của đất.

** Phương pháp phân tích hóa học*

Phương pháp hóa học là phương pháp phân tích nhanh chóng nhất. Để xác định độ phì nhiêu của đất, người ta chỉ tiến hành phân tích thành phần các nguyên tố dinh dưỡng có trong đất. Hàm lượng dinh dưỡng trong đất thuộc hai chỉ tiêu: tổng số và dễ tiêu. Lượng chất dinh dưỡng dễ tiêu thường di động trong dung dịch đất, còn lượng tổng số thì ngoài chất dinh dưỡng tan trong dung dịch đất còn lượng dinh dưỡng hấp phụ trên keo đất và giữ chặt trong đất. Khả năng cung cấp của đất thường lớn hơn lượng dinh dưỡng dễ tiêu vì còn có lượng chất dinh dưỡng hấp phụ có khả năng trao đổi trên bề mặt keo đất.

Các phòng phân tích đất đều có các phương pháp chuẩn xác để phân tích hàm lượng các nguyên tố dinh dưỡng có trong đất: hàm lượng đạm, lân, kali... tổng số và dễ tiêu.

** Phương pháp sinh học*

Để xác định độ phì nhiêu của loại đất nào đó, ta lấy một lượng đất nhất định rồi gieo vào đó một lượng hạt nhất định. Để cho hạt nảy mầm và cây con sinh trưởng tự nhiên mà không bón thêm gì ngoài nước tinh khiết. Sau một thời gian, các cây mạ hút cạn kiệt hết các chất dinh dưỡng mà đất có khả năng cung cấp. Tiến hành phân tích lượng chất dinh dưỡng có trong toàn bộ hoa màu thu hoạch. Trước khi gieo, người ta đã phân tích lượng chất dinh dưỡng chứa trong lượng hạt đem gieo.

Khả năng cung cấp dinh dưỡng của đất sẽ bằng lượng chất dinh dưỡng có trong mẫu cây trừ đi lượng chất dinh dưỡng có trong hạt.

Ta có thể kết hợp cả hai phương pháp để tìm ra độ màu mỡ cần thiết của đất...

6.1.3. Hệ số sử dụng phân bón

Mỗi loại phân bón bón cho cây trồng có một hệ số sử dụng nhất định. Hệ số sử dụng phân bón là tỉ lệ lượng chất dinh dưỡng mà cây có khả năng lấy đi so với lượng phân bón bón vào đất.

6.2. Xác định tỉ lệ giữa các loại phân bón và thời kì bón phân

*** Tỉ lệ phân bón**

Giữa các yếu tố dinh dưỡng N : P : K có một tỉ lệ tối ưu nhất định cho từng giống cây trồng và thậm chí cho các giai đoạn sinh trưởng khác nhau. Tỉ lệ N : P : K thích hợp làm cây sinh trưởng và phát triển tốt, cân đối và cho năng suất cao nhất. Nếu tỉ lệ không cân đối thì sẽ làm giảm hiệu quả của từng yếu tố phân bón và giảm năng suất. Chẳng hạn, nếu bón đạm quá nhiều thì hiệu quả của P và K bị giảm sút và ngược lại.

Để xác định tỉ lệ phân bón thích hợp, người ta cần phải tiến hành thí nghiệm cho từng đối tượng cây trồng. Công thức bón phân nào cho năng suất cao nhất được coi là công thức tốt nhất để đưa vào áp dụng bón phân cho chúng.

Ví dụ khi khuyến cáo biện pháp bón phân cho một giống cà phê là N : P : K = N300 : P200 : K250 có nghĩa là bón 300kg N nguyên chất, 200kg K_2O và 250 kg P_2O_5 cho 1 ha.

Cũng có thể bón theo tỉ lệ cân đối N : P : K là 3 : 2 : 2,5 và tùy theo lượng phân bón mà ta phân chia theo tỉ lệ đó.

*** Thời kì bón phân**

Mỗi thời kì sinh trưởng, cây trồng cần các chất dinh dưỡng khác nhau với lượng bón khác nhau. Vì vậy, cần phân phối lượng dinh dưỡng theo yêu cầu của cây trong các giai đoạn khác nhau. Có hai thời kì cần ưu tiên cung cấp cho cây là thời kì khủng hoảng và thời kì hiệu suất cao nhất.

Thời kì khủng hoảng của một yếu tố dinh dưỡng là thời kì mà nếu thiếu nó thì ảnh hưởng mạnh nhất đến sinh trưởng và năng suất cây trồng đó. *Thời kì hiệu suất cao nhất* là thời kì mà yếu tố dinh dưỡng đó phát huy hiệu quả cao nhất, lượng chất dinh dưỡng cần ít nhất cho một đơn vị sản phẩm thu hoạch nên đầu tư phân bón đạt hiệu quả cao nhất.

Ví dụ thời kì hiệu suất cao nhất của P đối với lúa là thời kì mạ, còn thời kì khủng hoảng là lúc làm đòng. Với phân đạm bón lúa thì thời kì khủng hoảng và hiệu suất cao nhất là thời kì đẻ nhánh và làm đòng... Cần ưu tiên bón cho các thời kì đó.

6.3. Phương pháp bón phân thích hợp

Tùy theo từng loại cây trồng để có phương pháp bón phân thích hợp. Có thể sử dụng phương pháp bón lót, bón thúc hoặc phun qua lá...

– Bón lót là bón phân trước khi gieo trồng nhằm cung cấp chất dinh dưỡng cho sự sinh trưởng ban đầu của cây. Tùy theo cây trồng và loại phân bón mà bón lót với lượng khác nhau. Với phân lân và vôi, do hiệu quả của chúng chậm và cần nhiều cho giai đoạn sinh trưởng ban đầu nên thường bón lót lượng lớn, có thể bón lót toàn bộ. Tuy nhiên với phân đạm và kali, hiệu quả của chúng nhanh và dễ bị rửa trôi nên ta bón lót một lượng vừa đủ cho sinh trưởng ban đầu của cây trồng, còn chủ yếu là bón thúc.

– Bón thúc là bón nhiều lần vừa thỏa mãn nhu cầu, vừa tránh lãng phí do bị rửa trôi trong đất. Tùy theo từng loại cây trồng mà ta phân phối lượng phân bón thúc ra bao nhiêu lần. Ví dụ như với lúa, ta có bón đẻ nhánh, bón đón đòng, bón nuôi hạt...

– Phun phân qua lá là phương pháp bón phân tiết kiệm nhất và phát huy hiệu quả nhanh nhất. Tuy nhiên, tùy theo loại cây trồng và loại phân bón mà ta sử dụng phương pháp phun qua lá. Với các cây rau, cây hoa, cây giống các loại... thì phun qua lá là hiệu quả nhất. Với các loại phân bón vi lượng, chất điều hòa sinh trưởng và các chế phẩm phun lá thì nhất thiết phải sử dụng dung dịch phun qua lá...

TÓM TẮT CHƯƠNG 6

■ Dinh dưỡng khoáng là một trong những chức năng sinh lí rất quan trọng của thực vật. Các nguyên tố khoáng được rễ cây lấy từ đất có thể chia thành *nguyên tố đa lượng* và *vi lượng*, trong đó có khoảng 19 nguyên tố thiết yếu không thể thiếu được cho hoạt động sinh lí và sinh trưởng, phát triển của cây. Các nguyên tố khoáng có *hai chức năng sinh lí* vô cùng quan trọng đối với cây là *cấu trúc nên cơ thể* và *tham gia điều chỉnh* các hoạt động sống xảy ra trong cây.

■ Các nguyên tố khoáng từ đất xâm nhập vào rễ qua hệ thống lông hút. Các ion khoáng trước hết được hấp phụ trên bề mặt rễ theo nguyên tắc trao đổi ion với H^+ và HCO_3^- của rễ. Sau đó các ion khoáng xâm nhập qua hệ thống màng để vào tế bào theo cơ chế hấp thụ bị động tự diễn ra và cả cơ chế chủ động cần năng lượng của quá trình trao đổi chất. Chất khoáng sẽ được đi vào mạch dẫn và được vận chuyển lên các bộ phận trên mặt đất. Các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, pH của dung dịch đất, nồng độ oxy trong đất ảnh hưởng rất mạnh đến quá trình hấp thụ chất khoáng của rễ. Các chất khoáng cũng có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng và cả qua lớp cutin mỏng trên bề mặt lá. Đây là cơ sở cho kĩ thuật phun các chất dinh dưỡng qua lá.

■ Các nguyên tố khoáng đa lượng thiết yếu tham gia vào nhiều hợp chất quan trọng:

– *Quyết định quá trình sinh trưởng:*

Protein:	N, P, S
Axit nucleic:	N, P
Photpholipit:	P
Diệp lục:	N, Mg
Phitohocmon:	N
Pectat canxi :	Ca

– *Quyết định quá trình trao đổi chất và năng lượng:*

Hệ thống enzym: N, Ca, K và các nguyên tố vi lượng

Hệ thống ADP, ATP (N, P) và coenzimA (S)

Điều chỉnh các hoạt động sống: K và các ion khác.

Ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lí của cây, đến khả năng chống chịu và quá trình hình thành năng suất cây trồng.

■ Cây đồng hóa nitơ nhờ quá trình khử nitrat thành amon và quá trình đồng hóa amon để thành các chất hữu cơ chứa nitơ như axit amin và protein. Sự đồng hóa nitơ của cây cũng có thể thông qua sự cố định nitơ phân tử của một số vi sinh vật sống tự do trong đất và nước hay sống cộng sinh với rễ cây họ Đậu hay trong cánh bèo dậu. Nhờ hoạt động của enzym nitrogenaza mà các vi khuẩn này có thể khử N_2 thành NH_3 cung cấp cho cây chủ. Sự cố định đạm sinh học có ý nghĩa rất quan trọng trong việc phát triển một nền nông nghiệp sinh thái, bổ sung nguồn đạm sinh học và giảm ô nhiễm môi trường đất và nước do sử dụng quá nhiều phân đạm vô cơ.

■ *Việc bón phân hợp lí cho cây trồng phải dựa trên nhu cầu sinh lí dinh dưỡng của cây.* Cần phải xác định được lượng phân bón cần thiết cho từng loại cây trồng, tỉ lệ các loại phân bón và thời kì bón phân hợp lí cũng như lựa chọn phương pháp bón phân thích hợp cho từng loại cây trồng. Bón phân như vậy vừa thỏa mãn nhu cầu sinh lí của cây, vừa tăng được hiệu quả sử dụng phân bón.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Nguyên tố thiết yếu và nguyên tố khoáng là gì? Kể tên chúng.
Vai trò của nguyên tố khoáng đối với cây và năng suất cây trồng?
2. Các ion khoáng từ đất hấp phụ trên bề mặt rễ theo phương thức nào?
Ví dụ với ion K^+ , Al^{3+} , PO_4^{3-} .
3. Trình bày cơ chế xâm nhập các ion khoáng qua màng sinh chất vào tế bào.
4. Các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến sự hút khoáng của rễ như thế nào? Sự dinh dưỡng khoáng ngoài rễ và ý nghĩa của quá trình này?
5. Vai trò sinh lí của P và S đối với cây? Các biểu hiện khi cây thiếu P và S? Phân P có hiệu quả nhất với loại cây trồng nào?
6. Vai trò sinh lí của kali và canxi? Biểu hiện khi cây thiếu K và Ca? Phân K có hiệu quả nhất với loại cây trồng nào?
7. Vai trò chung của nguyên tố vi lượng đối với cây? Hãy nêu vai trò của một số nguyên tố vi lượng chính?
8. Vai trò sinh lí của nitơ đối với cây và năng suất cây trồng? Việc thừa và thiếu nitơ có tác hại gì đối với cây trồng?
9. Hãy trình bày quá trình đồng hóa nitrat và amon của cây và ý nghĩa của quá trình này?
10. Sự cố định nitơ phân tử nhờ các vi sinh vật như thế nào? Ý nghĩa của quá trình cố định đạm sinh học trong nền nông nghiệp sinh thái?
11. Hãy trình bày cơ sở sinh lí của việc bón phân hợp lí cho cây trồng?

CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

1. Thế nào là một nguyên tố khoáng?
 - A. Chứa trong tro thực vật
 - B. Cây hút từ đất
 - C. Cấu trúc nên cơ thể
 - D. Quan điểm khác.
2. Nguyên tố thiết yếu của thực vật là nguyên tố:
 - A. Cấu trúc cơ thể
 - B. Nếu thiếu không hoàn thành chu kì sống
 - C. Cần thiết cho sinh trưởng và phát triển
 - D. Quan điểm khác.
3. Vai trò nào của nguyên tố khoáng là quan trọng nhất?
 - A. Cấu trúc cơ thể
 - B. Điều tiết hoạt động sống
 - C. Tăng khả năng chống chịu
 - D. Quan điểm khác.
4. Đặc điểm nào quyết định sự khuếch tán của các ion từ đất vào rễ?
 - A. Thoát hơi nước của lá
 - B. Sự chênh lệch nồng độ ion đất-rễ
 - C. Trao đổi chất của rễ
 - D. Nhu cầu ion của cây.
5. Đặc điểm nào không liên quan đến hút khoáng bị động?
 - A. Gradient nồng độ giữa đất và rễ
 - B. Kích thước chất tan vận chuyển
 - C. Tính tan trong màng lipit
 - D. Hô hấp của rễ.
6. Đặc trưng nào liên quan đến hút khoáng tích cực?
 - A. Năng lượng
 - B. Tính thấm của màng
 - C. Gradient nồng độ
 - D. Thế hiệu điện của màng.
7. Nhiệt độ ảnh hưởng đến quá trình nào khi rễ cây hấp thu chất khoáng?

- A. Hút khoáng bị động B. Hút khoáng chủ động
 C. Tốc độ khuếch tán ion D. Quan điểm khác.
8. pH của dung dịch đất ít ảnh hưởng đến:
- A. Độ hòa tan của chất khoáng
 B. Hoạt động của vi sinh vật trong đất
 C. Sự tích điện của rễ
 D. Tốc độ khuếch tán của ion.
9. Trong quá trình hút khoáng, oxi ảnh hưởng chủ yếu đến quá trình nào?
- A. Sự sinh trưởng của rễ
 B. Hoạt động của vi sinh vật đất
 C. Hoạt động hô hấp của rễ
 D. Sự phân giải chất hữu cơ trong đất.
10. P không tham gia vào thành phần của:
- A. ADN-ARN B. ABA-AIA
 C. NAD-FAD D. ADP-ATP.
11. Phân P có hiệu quả nhất với cây nào?
- A. Lúa B. Lạc
 C. Mía D. Cà chua.
12. Kali không tham gia điều tiết quá trình này:
- A. Vận chuyển nước B. Vận chuyển chất hữu cơ
 C. Giảm độ nhớt chất nguyên sinh D. Đóng mở của khí khổng.
13. K có hiệu quả nhất với cây nào?
- A. Đậu tương B. Mía
 C. Cà chua D. Cam, chanh.
14. Trong các hợp chất có S tham gia, chất nào có vai trò cấu trúc nên chất nguyên sinh?

- A. Protein
B. Vitamin
C. CoenzimA
D. Allixin cay mắt.
- 15.** Vai trò nào của Ca là có ý nghĩa nhất với cây?
A. Điều chỉnh pH của tế bào
B. Đối kháng với các ion khác
C. Cấu trúc thành tế bào
D. Hoạt hóa các enzym.
- 16.** Vai trò nào của N là quan trọng nhất?
A. Cấu trúc chất nguyên sinh
B. Cấu tạo nên hệ thống enzym
C. Cấu tạo nên diệp lục và phitohocmon
D. Không tán thành.
- 17.** Tác hại của thừa N có ý nghĩa quyết định đối với cây trồng:
A. Tăng tổng hợp diệp lục
B. Tăng diện tích lá
C. Tăng khả năng nhiễm bệnh
D. Tăng khả năng lớp vỏ.
- 18.** Tác hại của thiếu N có ảnh hưởng lớn nhất đến giảm năng suất cây trồng:
A. Giảm hàm lượng diệp lục
B. Giảm sinh trưởng
C. Giảm diện tích lá
D. Quan điểm khác.
- 19.** Nhân tố nào có ý nghĩa quyết định trong khử nitrat?
A. Nitratreductaza
B. Nitritreductaza
C. NADH₂
D. FADH₂.
- 20.** Đường hướng chuyển hóa đạm amon quan trọng nhất trong cây:
A. Amin hóa khử các xetoaxit
B. Tạo nên các amit
C. Chuyển amin hóa
D. Tạo muối amon với axit hữu cơ.
- 21.** Vi sinh vật nào có hiệu quả cố định đạm cao nhất?
A. Clostridium
B. Rhizobium
C. Bradyrhizobium
D. Azotobacter.

22. Trong chế phẩm vi lượng cho cây họ Đậu, nên ưu tiên nguyên tố nào?

A. Zn

B. Cu

C. B

D. Mo.

23. Vai trò quan trọng nhất của cố định đạm sinh học là:

A. Thay thế phân N vô cơ

B. Tăng hiệu quả kinh tế

C. Bổ sung nguồn đạm sinh học cho cây.

D. Chống ô nhiễm môi trường.

24. Tiêu chí nào là tiên quyết khi xây dựng chế độ bón phân hợp lí cho cây trồng?

A. Đầy đủ nguyên tố khoáng

B. Tỷ lệ các nguyên tố thích hợp

C. Đúng giai đoạn sinh trưởng

D. Thỏa mãn nhu cầu sinh lí của cây.

Chương 7

SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN CỦA THỰC VẬT

■ Hiểu biết được sinh trưởng và phát triển là kết quả tổng hợp của các hoạt động sinh lí diễn ra đồng thời trong cây. Kết quả là cây nảy mầm, lớn lên, ra hoa, kết quả, già đi và kết thúc chu kì sống của mình một cách tự nhiên.

■ Một trong những cơ chế điều chỉnh quan trọng quá trình sinh trưởng và phát triển của cây là sự điều chỉnh bằng hocmon. Đây là nhóm các chất hữu cơ đặc hiệu được cây sản xuất để điều chỉnh toàn bộ quá trình sinh trưởng và phát triển của cây. Con người đã sản xuất nhiều chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp để điều chỉnh cây trồng nhằm tăng năng suất và chất lượng nông phẩm.

■ Hiểu được sự sinh trưởng và phát triển của cây bắt nguồn từ sự sinh trưởng và phân hoá tế bào. Mỗi giai đoạn đều có đặc trưng riêng của mình.

■ Sự sinh trưởng và phát triển của cây luôn chịu tác động của các nhân tố ngoại cảnh mà nổi lên hàng đầu là nhiệt độ, ánh sáng và nước... Hiệu quả đặc trưng của nhiệt độ lên quá trình phát triển của cây là nhiệt độ thấp (nhiệt độ xuân hoá), còn của ánh sáng là quang chu kì...

■ Phải hiểu được sự sinh trưởng và phát triển của cây diễn ra liên tục trong suốt chu kì sống của mình từ khi cây nảy mầm, hình thành các cơ quan dinh dưỡng, ra hoa kết quả, già hoá và cuối cùng chết. Mỗi giai đoạn đều có đặc trưng về sinh trưởng và phát triển riêng của mình.

■ Chúng ta có khả năng điều chỉnh quá trình sinh trưởng và phát triển của cây trồng theo hướng có lợi cho con người. Sự điều chỉnh này có thể hướng lên trên một quá trình sinh trưởng phát triển cụ thể nào đó hoặc lên trên phạm vi toàn cây...

1. KHÁI NIỆM CHUNG VỀ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN CỦA THỰC VẬT

Sinh trưởng và phát triển của thực vật hiện nay được định nghĩa như sau:

– *Sinh trưởng là sự tạo mới các yếu tố cấu trúc một cách không thuận nghịch của tế bào, mô; toàn cây và kết quả dẫn đến sự tăng về số lượng, kích thước, thể tích, sinh khối của chúng. Nói chung, sinh trưởng là sự tăng trưởng về mặt lượng.*

– *Phát triển là quá trình biến đổi về chất bên trong tế bào, mô và toàn cây để dẫn đến sự thay đổi về hình thái và chức năng của chúng. Nói chung, phát triển là phạm trù biến đổi về chất.*

Ví dụ về sự sinh trưởng như sự phân chia và sự dãn của tế bào, sự tăng kích thước của quả, lá, hoa..., sự nảy lộc, đâm chồi, sự đẻ nhánh... Các biểu hiện này không thể đảo ngược được. Còn sự tăng kích thước và khối lượng hạt do hút nước vào không thể xem là sinh trưởng vì đó là quá trình thuận nghịch nên khi ta phơi khô, hạt trở về như cũ...

Ví dụ về sự phát triển như sự nảy mầm của hạt là một quá trình phát triển vì từ hạt chuyển thành cây con là có sự biến đổi rõ rệt về hình thái cũng như thay đổi cơ bản về chức năng hoặc sự ra hoa là một bước ngoặt chuyển từ giai đoạn sinh trưởng các cơ quan dinh dưỡng sang giai đoạn hình thành các cơ quan sinh sản, tức là thay đổi rõ rệt về hình thái và chức năng... Ở mức độ tế bào, sự phân hoá tế bào thành các mô chức năng khác nhau được xem là sự phát triển của tế bào.

Tuy nhiên, hai quá trình này diễn ra song song nên khó phân biệt được ranh giới giữa chúng. Có thể xem đây là hai mặt của quá trình biến đổi chất và lượng luôn diễn ra trong cơ thể. Trong thực tế, sinh trưởng và phát triển thường biểu hiện đan xen nhau và rất khó tách bạch. Chẳng hạn, hạt nảy mầm thành cây con là quá trình phát triển. Nhưng sau đó có sự tăng về lượng của các cơ quan như rễ, lá, mầm... tức là sinh trưởng. Thế rồi các cơ quan phân hoá thành các mô riêng biệt như mô bì, mô đồng hoá, mô cơ... Sự phân định chức năng của các mô thuộc về phạm trù phát triển.

Dựa vào môi quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển mà đời sống của cây được chia ra hai giai đoạn chính là *giai đoạn sinh trưởng phát triển dinh dưỡng* và *giai đoạn sinh trưởng phát triển sinh sản* (hay giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng và sinh trưởng sinh thực). Trong giai đoạn thứ nhất, hoạt động sinh trưởng và phát triển của các cơ quan dinh dưỡng (rễ, thân, lá) là ưu thế. Còn trong giai đoạn thứ hai thì hoạt động sinh trưởng, phát triển của cơ quan sinh sản, cơ quan dự trữ là ưu thế. Tùy mục đích kinh tế của mình mà con người có khả năng điều chỉnh cây trồng sao cho tỉ lệ giữa hai giai đoạn đó là thích hợp nhất. Chẳng hạn, với các cây trồng thu hoạch các bộ phận thân lá như rau, đậu, mía, thuốc lá... thì phải kéo dài giai đoạn thứ nhất và ức chế giai đoạn thứ hai. Để đạt mục đích đó, người ta thường tác động một số biện pháp như sử dụng phân đạm, nước, độ dài ngày không thích hợp, kể cả yếu tố giống nữa... Nếu trong giai đoạn đầu, cây thiếu nước, thiếu đạm, sinh trưởng còi cọc sẽ rất chóng ra hoa, hình thành củ.

Với các cây lấy hạt, củ như hoà thảo, khoai tây... thì phải điều khiển sao cho giai đoạn đầu thân lá đạt được một mức độ nhất định để tăng khả năng quang hợp và tích lũy cho cây thì mới cho ra hoa, kết quả, tạo củ... Túc cây trồng có tỉ lệ cân đối giữa hai giai đoạn sinh trưởng, phát triển. Có thể hạn chế dinh dưỡng đạm, nước trong giai đoạn thứ hai nhằm hạn chế sự sinh trưởng không cần thiết của cơ quan dinh dưỡng để tập trung chất dinh dưỡng cho sự hình thành và tích lũy của cơ quan sinh sản và dự trữ. Trong trường hợp thân lá sinh trưởng quá mạnh có nguy cơ lốp đổ, có thể giảm bớt lá, cắt bớt rễ hoặc sử dụng chất ức chế sinh trưởng...

Dựa vào chu kì sống của cây có thể chia thành cây một năm, cây hai năm và cây nhiều năm. *Cây một năm* là các cây kết thúc chu kì sống trong năm đó mà không bắt buộc sang năm sau như các cây: lúa, ngô, khoai, sắn... *Cây hai năm* là các cây mà chu kì sống của nó bắt buộc phải gói từ năm này sang năm sau. Trong năm đầu, chúng trải qua giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng, sau mùa đông lạnh giá thì ra hoa kết quả và kết thúc chu kì sống của mình, nếu không thỏa mãn điều kiện lạnh thì chúng không ra hoa. Ví dụ như bắp cải, su hào... *Cây nhiều năm* có chu kì sống kéo dài trong nhiều năm. Chúng có thể ra hoa, quả một lần

rồi chết như tre, nứa... hoặc ra hoa nhiều lần như các cây ăn quả, cây công nghiệp, cây lâm nghiệp lâu năm...

2. CÁC CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG, PHÁT TRIỂN THỰC VẬT

Để cho cây sinh trưởng và phát triển tốt, cây không những cần các chất dinh dưỡng như protein, lipid, glucit... để cấu trúc cơ thể và cung cấp năng lượng, mà còn cần các chất có hoạt tính sinh học như vitamin, enzym, hormon..., trong đó các hormon có một vai trò đặc biệt quan trọng trong việc điều chỉnh quá trình sinh trưởng, phát triển và các hoạt động sinh lí của cây.

Các chất điều hoà sinh trưởng, phát triển thực vật là các chất hữu cơ có bản chất hoá học khác nhau nhưng đều có tác dụng điều tiết quá trình sinh trưởng, phát triển của cây từ khi tế bào trứng thụ tinh phát triển thành phôi cho đến khi cây hình thành cơ quan sinh sản, cơ quan dự trữ và kết thúc chu kì sống của mình.

Các chất điều hoà sinh trưởng phát triển của thực vật bao gồm các phitohocmon và các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp nhân tạo.

Phitohocmon được tổng hợp với một lượng rất nhỏ trong các cơ quan, bộ phận nhất định của cây và từ đây được vận chuyển đến các cơ quan khác để điều hoà các hoạt động liên quan đến quá trình sinh trưởng, phát triển của cây và bảo đảm mối quan hệ hài hoà giữa các cơ quan và của toàn cây.

Song song với các phitohocmon được chính cây sản xuất ra, ngày nay, bằng con đường tổng hợp hoá học, con người đã tổng hợp nên rất nhiều hợp chất khác nhau có hoạt tính sinh lí tương tự các phitohocmon để làm phương tiện điều chỉnh quá trình sinh trưởng, phát triển của cây trồng, làm tăng năng suất và phẩm chất nông sản phẩm. Các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp nhân tạo ngày càng phong phú và có nhiều ứng dụng rất quan trọng trong sản xuất.

Về hoạt tính sinh lí, các chất điều hoà sinh trưởng, phát triển có thể chia thành hai nhóm có tác dụng đối kháng về hiệu quả sinh lí. Đó là các chất kích thích sinh trưởng và các chất ức chế sinh trưởng. Các chất kích thích sinh trưởng trong cây bao gồm các nhóm: auxin, gibberelin,

xytokinin... Các chất ức chế sinh trưởng bao gồm axit abxixic, etilen, các chất phenol... Trong mỗi nhóm, có thể có các phitohocmon và cả các chất tổng hợp hoá học...

Với thực vật, các phitohocmon có tầm quan trọng hơn rất nhiều so với các hocmon ở động vật và người vì ở thực vật các hoạt động sinh trưởng và phát triển chỉ được điều chỉnh bằng cơ chế hocmon mà không có cơ chế điều chỉnh bằng thần kinh như ở động vật.

Bảng 7.1. Phân loại các chất điều hoà sinh trưởng ở thực vật

CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG TỰ NHIÊN (PHITOHOCMON)	CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG TỔNG HỢP NHÂN TẠO
A. Chất kích thích sinh trưởng (Stimulators)	
Auxin (IAA, IBA, PAA) Giberelin (GA ₁ , GA ₂ , GA ₃ ,.....GA ₆₀ ...) Xytokinin (Zeatin, zeatinribozit, IPA, Diphenyl urea...)	Auxin tổng hợp (Auxinoit) :α-NAA; IBA, 2,4D; 2,4,5T; ... Xytokinin tổng hợp (kinetin, BA, ...)
B. Chất ức chế sinh trưởng (Inhibitors)	
ABA, các phenol...	Retardant (MH, CCC, TIBA, B ₉ , fosfon, paclobutazol...)
Etilen	CEPA

Danh pháp quốc tế

IAA: Axit β-indol axetic

BA: Benzyl adenyl

PAA: Axit phenyl axetic

ABA: Axit abxixic

IBA: Axit β-indol butiric

MH: Malein hidrazit

α-NAA: Naphtil axetic axit

CCC: Clo Colin Clorit

2,4D: 2,4-Diclorophenoxiaxetic axit

TIBA: Trijot Benzoic Axit

IPA: Isopentenyl adenyl

CEPA: Clo Etilen Photphoric Axit

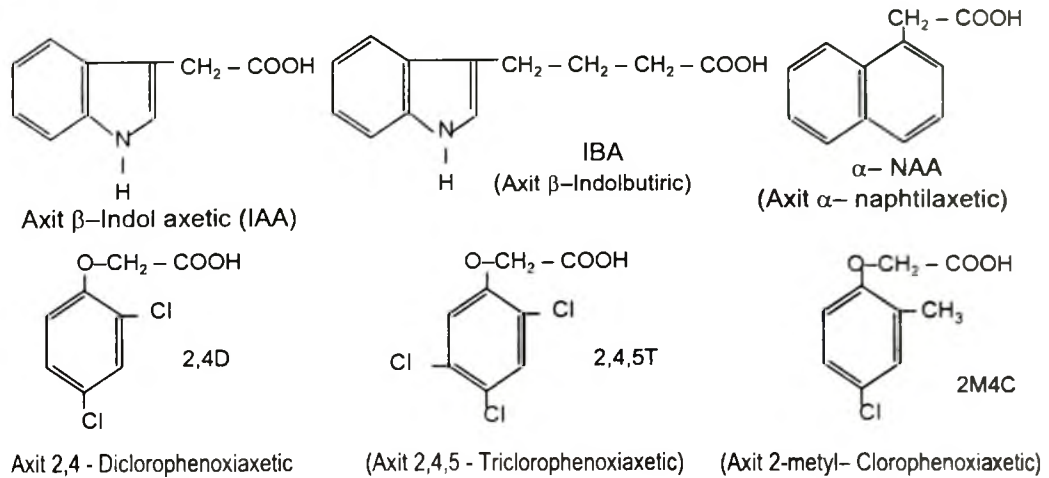
B₉: Axit N-dimetil aminosucxiamic

2.1. Auxin

2.1.1. Giới thiệu về auxin

* Auxin là phitohocmon đầu tiên trong cây được phát hiện vào năm 1934. Đó chính là axit β-indol axetic (IAA). Con người đã tổng hợp rất

nhiều các chất có bản chất hóa học khác nhau nhưng chúng có hoạt tính sinh lí tương tự như IAA gọi là auxin tổng hợp. Các auxin tổng hợp được sử dụng rộng rãi trong sản xuất là IBA, α -NAA, 2,4D...



Hình 7.1. Công thức hoá học của một số auxin

* Cơ quan chính tổng hợp auxin trong cây là chồi ngọn. Từ đây, nó được vận chuyển phân cực khá nghiêm ngặt xuống các cơ quan phía dưới theo hướng gốc (không vận chuyển ngược lại), nên càng xa đỉnh ngọn thì hàm lượng của auxin càng giảm dần. Ngoài ra, các cơ quan còn non đang sinh trưởng cũng có khả năng tổng hợp một lượng nhỏ auxin như lá non, quả non, phôi hạt... Chất tiền thân tổng hợp nên IAA trong cơ thể là axit amin tryptophan.

* Auxin trong cây có thể bị phân huỷ sau khi sử dụng xong hoặc bị dư thừa thành sản phẩm không có hoạt tính sinh lí. Sự phân huỷ có thể bằng enzym IAA-oxidaza, hoặc bằng quang oxi hóa. Sản phẩm của phân huỷ IAA không còn hoạt tính sinh lí.

* Auxin có thể ở dạng tự do có hoạt tính sinh lí nhưng hàm lượng dạng này chỉ chiếm 5% hàm lượng IAA trong cây. Chủ yếu IAA ở dạng liên kết với một số chất khác và dạng này không có hoạt tính sinh lí mà để dự trữ. Hai dạng auxin này có thể biến đổi thuận nghịch cho nhau khi cần thiết: IAA tự do \rightleftharpoons IAA liên kết.

Có thể xem ba quá trình: tổng hợp, phân huỷ và chuyển hoá thuận nghịch giữa hai dạng auxin là sự điều chỉnh hàm lượng của auxin trong cây, bảo đảm cho cây sinh trưởng bình thường.

2.1.2. Vai trò sinh lí của auxin

Auxin có tác dụng điều chỉnh rất nhiều quá trình sinh trưởng của tế bào, cơ quan và toàn cây.

* *Auxin có tác dụng kích thích mạnh lên sự dãn của tế bào*, làm cho tế bào phình to lên chủ yếu theo hướng ngang của tế bào. Sự dãn của các tế bào gây nên sự tăng trưởng của cơ quan và toàn cây.

* *Auxin có tác dụng điều chỉnh tính hướng quang, hướng địa, hướng thủy...*

Ví dụ với tính hướng quang: Khi có chiếu sáng một hướng thì cây sẽ sinh trưởng về phía chiếu sáng. Đây là do sự phân bố không đều nhau của auxin ở hai phía của thân. Phía khuất sáng bao giờ cũng tích điện dương, còn phía chiếu sáng tích điện âm. Về nguyên tắc, auxin phân bố về phía mang điện dương nhiều hơn và kích thích sự sinh trưởng ở phía khuất sáng mạnh hơn phía chiếu sáng. Kết quả làm cây uốn cong về phía chiếu sáng...

** Auxin điều chỉnh hiện tượng ưu thế ngọn*

– Ưu thế ngọn là đặc tính quan trọng của thực vật. Đó là sự sinh trưởng của chồi ngọn hoặc rễ chính sẽ ức chế sự sinh trưởng của chồi bên và rễ phụ. Sự tồn tại của chồi ngọn thì các chồi bên bị ức chế tương quan. Nếu loại trừ chồi ngọn hoặc rễ chính thì chồi bên hoặc rễ phụ thoát khỏi trạng thái ức chế và lập tức sinh trưởng.

– Chồi ngọn là cơ quan tổng hợp auxin với hàm lượng cao. Khi vận chuyển xuống dưới, các chồi bên bị auxin ức chế trực tiếp. Các chồi ngọn, hàm lượng auxin bị giảm xuống và các chồi bên được kích thích sinh trưởng.

– Trong sản xuất, việc tạo hình cho cây cảnh, cây ăn quả, cây công nghiệp... bằng biện pháp cắt, tỉa chồi hoặc cửa đôn nhằm mục đích loại trừ ưu thế ngọn để cho chồi bên và các cành bên mọc ra. Việc cửa đôn sẽ tạo ra các chồi mới, làm trẻ hoá vườn cây là một trong các biện pháp kĩ thuật quan trọng nhằm cải tạo vườn cây ăn quả, cây công nghiệp...

Có hai biện pháp đốn là đốn đau sát gốc và đốn phớt gân ngọn. Tùy theo mục đích cải tạo mà người ta chọn phương pháp đốn thích hợp.

** Điều chỉnh sự hình thành rễ*

Trong sự hình thành rễ, đặc biệt là rễ bất định phát sinh từ các cơ quan dinh dưỡng thì hiệu quả của auxin rất đặc trưng. Có thể xem auxin là hocmon hình thành rễ. Vai trò của auxin với sự hình thành rễ được chứng minh rõ ràng trong nuôi cấy mô. Nếu trong môi trường chỉ cho chất điều hoà sinh trưởng là auxin thì mô nuôi cấy chỉ xuất hiện rễ mà thôi. Còn nếu muốn tạo chồi để có cây hoàn chỉnh thì phải bổ sung vào môi trường chất tạo chồi là xytokinin.

Trong kĩ thuật nhân giống vô tính cây trồng, muốn tạo rễ nhanh cho cành chiết, cành giâm và mô nuôi cấy trong ống nghiệm, người ta phải xử lí auxin ngoại sinh...

** Điều chỉnh sự hình thành, sự sinh trưởng của quả và tạo quả không hạt*

– Tế bào trứng sau khi thụ tinh xong sẽ phát triển thành phôi và sau đó là hạt. Bầu nhụy sẽ lớn lên thành quả. Phôi hạt là nguồn tổng hợp auxin quan trọng. Auxin này sẽ khuếch tán vào bầu và kích thích bầu sinh trưởng thành quả. Vì vậy, quả chỉ được hình thành sau khi thụ tinh vì nếu như không có thụ tinh thì không có nguồn auxin nội sinh cho sự sinh trưởng của bầu thành quả và hoa sẽ rụng.

– Việc xử lí auxin ngoại sinh cho hoa trước khi thụ phấn, thụ tinh sẽ thay thế được nguồn auxin vốn được hình thành trong phôi. Auxin xử lí sẽ khuếch tán vào bầu nhụy và kích thích bầu lớn lên thành quả không thụ tinh, có nghĩa là quả không có hạt. Đó chính là cơ sở sinh lí của việc tạo quả không hạt thông qua xử lí auxin.

** Điều chỉnh sự rụng của lá, hoa, quả...*

– Sự rụng của lá, hoa, quả là do sự hình thành tầng rời ở cuống, cắt rời cơ quan khỏi cơ thể. Auxin có hiệu quả rõ rệt trong việc ức chế sự hình thành tầng rời vốn được cảm ứng hình thành bởi các chất ức chế sinh trưởng, do đó nó có thể kìm hãm sự rụng của lá, hoa và đặc biệt có ý nghĩa là kìm hãm sự rụng của quả.

– Việc xử lí auxin để ngăn ngừa sự rụng là biện pháp kĩ thuật rất có ý nghĩa để chống rụng cho quả non, tăng tỉ lệ đậu quả và góp phần tăng năng suất quả.

** Điều chỉnh sự chín của quả*

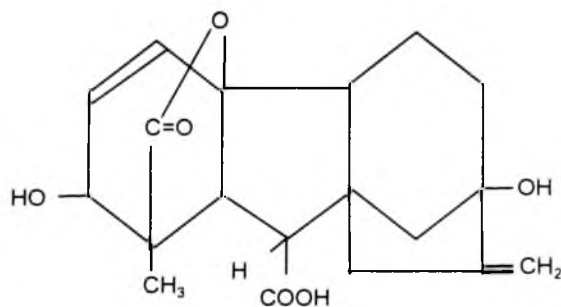
Trong quá trình chín của quả, có sự kích thích của etilen, nhưng tác dụng đối kháng thuộc về auxin, tức là do cân bằng của auxin/etilen. Auxin kìm hãm, làm chậm sự chín của quả. Vì vậy, trong trường hợp muốn quả chậm chín thì có thể xử lí auxin cho quả xanh trên cây hoặc sau khi thu hoạch.

Ngoài ra, auxin còn có vai trò điều chỉnh nhiều quá trình khác như quá trình trao đổi chất, các hoạt động sinh lí, sự vận động trong cây...

2.2. Gibberelin

2.2.1. Giới thiệu về gibberelin

* *Gibberelin là nhóm phitohocmon thứ hai* được phát hiện vào năm 1955–1956. Khi nghiên cứu cơ chế gây nên bệnh lúa von (cây lúa sinh trưởng chiều cao quá mức gây nên bệnh lùn), các nhà khoa học đã chiết tách được chất gây nên sinh trưởng mạnh của cây lúa bị bệnh. Đó chính là axit gibberelic (GA_3). Gibberelin cũng được xem là một phitohocmon quan trọng của thế giới thực vật.



Hình 7.2. Công thức cấu tạo hoá học của GA_3

* Ngày nay, người ta đã phát hiện ra trên 60 loại gibberelin trong cây, kí hiệu là GA_1 , GA_2 , GA_3 , ..., GA_{60} ...; trong đó GA_3 có hoạt tính sinh lí mạnh nhất và là dạng GA được sản xuất và sử dụng hiện nay trong sản

xuất. GA₃ được sản xuất bằng con đường lên men và chiết xuất sản phẩm từ dịch nuôi cấy nấm...

* *Giberelin được tổng hợp chủ yếu trong lá non, một số cơ quan non đang sinh trưởng* như phôi hạt đang nảy mầm, quả non, rễ non... Sự vận chuyển của nó trong cây theo hệ thống mạch dẫn và không phân cực như auxin. GA trong cây cũng có thể ở dạng tự do và dạng liên kết với các hợp chất khác.

2.2.2. Vai trò sinh lí của GA

* *Hiệu quả rõ rệt nhất của GA là kích thích mạnh mẽ sự sinh trưởng về chiều cao của thân, chiều dài của cành, rễ, sự kéo dài của lóng cây hoà thảo.* Hiệu quả này có được là do ảnh hưởng kích thích đặc trưng của GA lên *sự dãn theo chiều dọc của tế bào.*

Trong tự nhiên, tồn tại các đột biến lùn. Các đột biến này có chiều cao thấp hơn nhiều so với các cây bình thường. Đây là các đột biến gen đơn giản, do thiếu một gen nào đó trong quá trình tổng hợp giberelin. Với các đột biến này, việc xử lí GA sẽ rất hiệu quả.

Trong sản xuất, nếu muốn tăng chiều cao, tăng sinh khối, người ta có thể xử lí GA.

* *GA kích thích sự nảy mầm của hạt, củ,* nên nó có tác dụng đặc trưng trong việc phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ của chúng. GA có tác dụng hoạt hoá sự hình thành các enzym thuỷ phân trong hạt như α -amylaza. Enzim này sẽ xúc tác phản ứng biến đổi tinh bột thành đường, tạo điều kiện cho sự nảy mầm.

Trong sản xuất, muốn phá trạng thái ngủ nghỉ, tăng tỉ lệ nảy mầm của các hạt, củ... thì có thể xử lí GA₃ cho chúng.

* Trong nhiều trường hợp, *GA có hiệu quả kích thích sự ra hoa.* Theo học thuyết ra hoa của Trailakhian thì GA là một trong hai thành viên của hocmon ra hoa (florigen) là GA và antesin. GA cần cho sự hình thành và phát triển của trụ dưới hoa (cuống hoa), còn antesin cần cho sự phát triển của hoa.

Xử lí GA có thể làm cho cây dài ngày ra hoa trong điều kiện ngày ngắn hoặc làm cho bắp cải, su hào ra hoa trong điều kiện của Việt Nam.

* *GA có hiệu quả trong việc phân hoá giới tính đực.* Nó ức chế sự hình thành hoa cái và kích thích hình thành hoa đực. Có thể sử dụng GA để tăng tỉ lệ hoa đực cho cây có hoa đực, hoa cái riêng biệt như bầu bí...

* *GA có ảnh hưởng kích thích lên sự hình thành quả và tạo quả không hạt.* Hiệu quả này cũng tương tự như của auxin, nhưng một số cây trồng có phản ứng đặc hiệu với GA như nho, anh đào... Trong việc sản xuất nho, biện pháp xử lí GA có ý nghĩa quan trọng trong việc tăng tỉ lệ đậu quả và quả không hoặc ít hạt, tăng năng suất quả nho.

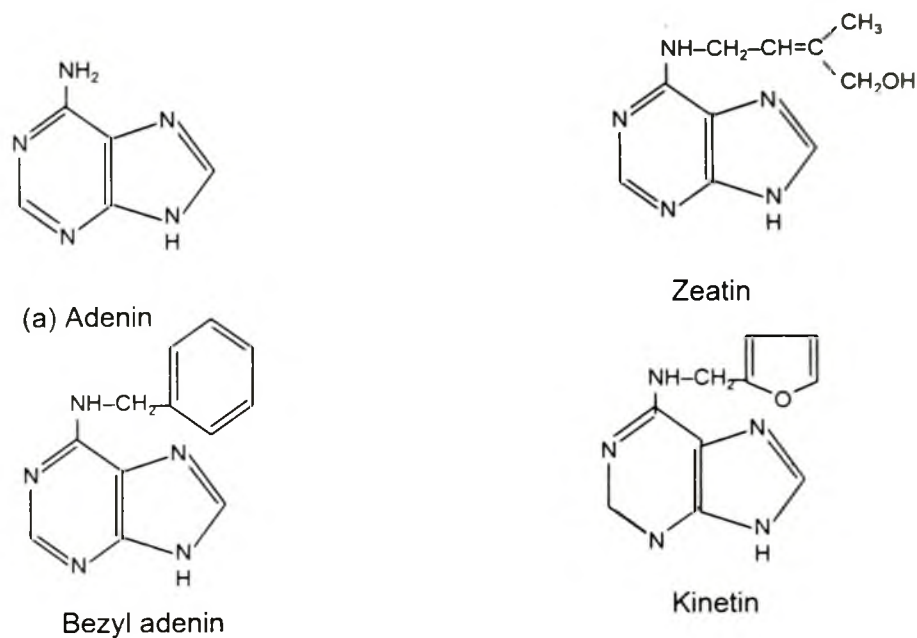
Ngoài ra, GA có ảnh hưởng điều chỉnh lên một số quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lí của cây. GA là một trong những chất có ứng dụng khá hiệu quả trong sản xuất.

2.3. Xytokinin

2.3.1. Giới thiệu về xytokinin

* *Xytokinin là nhóm phitohocmon thứ ba* được phát hiện vào năm 1963. Khi nuôi cấy mô tế bào thực vật, người ta phát hiện ra một nhóm chất hoạt hoá sự phân chia tế bào mà nếu thiếu chúng, sự nuôi cấy mô không thành công. Xytokinin trong cây chủ yếu là chất zeatin. Các xytokinin tổng hợp được sử dụng khá rộng rãi trong nuôi cấy mô tế bào là kinetin và benzyl adenin (BA).

* *Cơ quan tổng hợp xytokinin là hệ thống rễ.* Từ rễ, xytokinin được vận chuyển lên các bộ phận trên mặt đất theo hướng ngược chiều với auxin nhưng không có tính phân cực rõ rệt như auxin. Ngoài rễ, một số cơ quan non đang sinh trưởng cũng có khả năng tổng hợp một lượng nhỏ bổ sung thêm cho nguồn xytokinin của rễ.



Hình 7.3. Công thức hoá học của một số xytokinin chủ yếu

2.3.2. Vai trò sinh lí của xytokinin

* *Hiệu quả sinh lí đặc trưng nhất của xytokinin là hoạt hoá sự phân chia tế bào.* Hiệu quả này có được là do nó kích thích sự tổng hợp axit nucleic, protein và có mặt trong ARN vận chuyển.

* *Xytokinin là hocmon hình thành chồi* vì nó kích thích mạnh mẽ sự phân hoá chồi. Chính vì vậy mà cùng với auxin, nó điều chỉnh hiện tượng ưu thế ngọn, giải phóng các chồi bên khỏi sự ức chế tương quan của chồi ngọn. Hiệu quả này của xytokinin là đối kháng với auxin (sự cân bằng của auxin/xytokinin). Trong môi trường nuôi cấy mô, nếu chỉ có xytokinin mà không có auxin thì chỉ hình thành chồi. Lợi dụng hiệu quả này, người ta sử dụng xytokinin để tăng sự hình thành chồi trong nuôi cấy mô để tăng hệ số nhân giống.

* *Xytokinin là hocmon hoá trẻ.* Nó có tác dụng kìm hãm sự hoá già và kéo dài tuổi thọ của cây. Sự hoá trẻ gắn liền với hiệu quả ức chế các quá trình phân huỷ, tăng quá trình tổng hợp, đặc biệt là tổng hợp

protein, axit nucleic và diệp lục. Biện pháp kích thích sự phát triển của bộ rễ (bằng dinh dưỡng và nước) để tổng hợp xytokinin có ý nghĩa trong việc kéo dài tuổi thọ của cây.

* *Xytokinin có hiệu quả lên sự phân hoá giới tính cái*, làm tăng tỉ lệ hoa cái của các cây đơn tính như các cây trong họ Bầu bí và các cây có hoa đực, hoa cái riêng rẽ như nhãn, vải... Giới tính cái còn được điều chỉnh bằng etilen.

* *Xytokinin có tác dụng kích thích sự nảy mầm của hạt, củ và cũng có tác dụng phá ngủ như GA nhưng không đặc trưng như GA.*

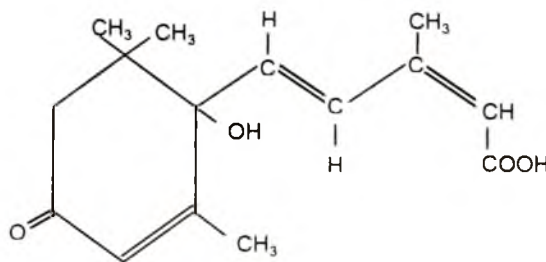
Điều cần lưu ý rằng mọi biện pháp tác động liên quan đến sự phát triển của bộ rễ cây đều có quan hệ trực tiếp đến hàm lượng xytokinin nội sinh trong cây và sẽ ảnh hưởng đến sự sinh trưởng và phát triển của cây. Chẳng hạn, muốn cây ra hoa thì cần giảm hàm lượng của nó trong cây nên phải ức chế sự phát triển của rễ, như trường hợp đảo quất để ra hoa quả vào dịp Tết...

2.4. Axit abxixic (ABA)

2.4.1. Giới thiệu về axit abxixic

ABA là một chất ức chế sinh trưởng khá mạnh được phát hiện vào năm 1966. Công thức cấu tạo hoá học của axit abxixic thể hiện trong hình 7.4.

ABA được tổng hợp ở hầu hết các cơ quan rễ, lá, hoa, quả, củ... nhưng chủ yếu



Hình 7.4. Công thức cấu tạo hóa học của ABA

là cơ quan sinh sản. Sau khi hình thành hoa, hàm lượng của ABA tăng lên rất nhanh. ABA được tích lũy nhiều trong các cơ quan đang ngủ nghỉ, cơ quan dự trữ, cơ quan sắp rụng. Sự tích lũy ABA sẽ kìm hãm quá trình trao đổi chất, giảm sút các hoạt động sinh lí và có thể chuyển cây vào trạng thái ngủ nghỉ sâu.

2.4.2. Vai trò sinh lí của ABA

*** Điều chỉnh sự rụng**

ABA kích thích sự hình thành tầng rời gây nên sự rụng. Khi có tác nhân cảm ứng sự rụng như nhiệt độ quá cao hay quá thấp, úng, hạn, sâu bệnh... thì hàm lượng ABA trong lá, quả tăng lên nhanh gây nên sự rụng của chúng.

Các biện pháp giảm hàm lượng ABA hoặc sử dụng tác nhân đối kháng sinh lí với ABA như auxin có thể ngăn ngừa hiện tượng rụng.

*** Điều chỉnh sự ngủ nghỉ**

– Trong cơ quan đang ngủ nghỉ, hàm lượng ABA tăng gấp 10 lần so với cơ quan dinh dưỡng nên ức chế quá trình nảy mầm. Sự ngủ nghỉ kéo dài đến khi nào hàm lượng ABA trong đó giảm đến mức tối thiểu.

– Các biện pháp làm giảm ABA hoặc xử lí chất có tác dụng đối kháng với ABA như GA có khả năng phá ngủ, kích thích nảy mầm. Chẳng hạn, xử lí lạnh và bảo quản lạnh có tác dụng giảm hàm lượng ABA rất nhanh (giảm 70% cho hạt và 30% cho quả, củ) và hạt, củ có thể nảy mầm khi gieo.

*** Điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng**

Một trong những cơ chế điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng là cơ chế hocmon. Khi hàm lượng ABA tăng lên trong lá thì các khí khổng đóng lại để hạn chế thoát hơi nước.

*** ABA được xem như là hocmon "stress"**

Khi cây gặp các điều kiện bất thuận của môi trường thì hàm lượng ABA tăng lên nhanh chóng trong cây giúp cây trải qua tạm thời điều kiện bất thuận đó. Chẳng hạn, khi cây gặp hạn thì hàm lượng ABA trong lá tăng lên, khí khổng đóng lại và cây tránh được mất nước.

*** ABA là hocmon hoá già**

– Mức độ hoá già của cơ quan và của cây gắn liền với sự tích lũy ABA trong chúng. Khi hình thành cơ quan sinh sản và dự trữ là lúc ABA được tổng hợp và tích lũy nhiều nhất và tốc độ hoá già cũng tăng lên.

– Những hiểu biết trên có ý nghĩa nhất định trong việc làm giảm

ảnh hưởng không có lợi của ABA đối với cây trồng. Người ta thường dùng các chất có tác dụng đối kháng với ABA như sử dụng auxin để phòng chống rụng, GA để phá ngủ, hoặc kích thích sự phát triển của bộ rễ nhằm cung cấp nguồn xytokinin ngăn chặn sự hoá già của cây...

2.5. Etilen

2.5.1. Giới thiệu etilen

Etilen là một chất khí đơn giản ($\text{CH}_2=\text{CH}_2$) nhưng là một phitohocmon quan trọng trong cây. Nó điều chỉnh nhiều quá trình sinh trưởng và phát triển của cây. Etilen được tổng hợp trong tất cả các tế bào, các mô, nhưng nhiều nhất ở các mô già và đặc biệt trong quả đang chín. Khác với các phitohocmon khác được vận chuyển theo hệ thống mạch dẫn, etilen là chất khí nên được vận chuyển bằng phương thức khuếch tán; do đó phạm vi vận chuyển không xa.

2.5.2. Vai trò sinh lí của etilen

** Etilen là hocmon điều chỉnh sự chín*

Khi quá trình chín của quả bắt đầu thì sự tổng hợp etilen trong quả tăng lên rất nhanh và đạt đỉnh cao nhất lúc quả chín hoàn toàn và sau đó cũng giảm rất nhanh. Có thể xem etilen là hocmon của sự chín. Sự có mặt của nó đã làm tăng hoạt tính của các enzym liên quan đến quá trình chín của quả và tăng tính thấm của tế bào thịt quả. Vì vậy, quá trình chín diễn ra nhanh chóng.

Muốn quá trình chín của quả nhanh chóng và đồng đều, chỉ cần xử lí chất sản sinh ra etilen là ethrel cho quả trên cây hoặc sau thu hoạch.

** Etilen điều chỉnh sự rụng*

Cùng với ABA, etilen kích thích sự hình thành tầng rời ở cuống lá và quả gây nên rụng nhanh chóng. Etilen hoạt hóa sự tổng hợp nên các enzym xenluloza và pectinaza phân hủy thành tế bào và chỉ đặc trưng cho nhóm tế bào tầng rời mà thôi. Tuy nhiên sự rụng được điều chỉnh bằng cân bằng của auxin/ABA+etilen.

** Etilen kích thích sự ra hoa, đặc biệt là ra hoa trái vụ ở nhiều thực vật.* Trong sản xuất, người ta thường kích thích cho dưa ra hoa quả

thêm một vụ thu hoạch nữa nhờ xử lí ethrel (chất sản sinh etilen).

* Etilen có tác động lên sự phân hoá giới tính cái cùng với xytokinin. Xử lí ethrel có thể tăng tỉ lệ hoa cái, tăng năng suất đối với các cây đơn tính hoặc tăng tỉ lệ hoa cái trên các cây cùng có hoa đực, hoa cái hỗn hợp.

Ngoài ra, etilen có tác dụng lên sự hoá già, sự hình thành rễ, quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lí của cây...

2.6. Các chất làm chậm sinh trưởng (Retardant)

Retardant là một nhóm các chất tổng hợp nhân tạo được ứng dụng khá rộng rãi và có hiệu quả trong sản xuất. Hoạt tính sinh lí của chúng là: ức chế sự sinh trưởng dân của tế bào làm cây thấp lùn, ức chế sự nảy mầm, xúc tiến sự ra hoa, tăng hàm lượng diệp lục... Vì vậy, chúng được sử dụng nhiều cho mục đích làm thấp cây, cứng cây, chống lớp vỏ (CCC), kéo dài bảo quản nông phẩm (MH), rụng lá và nhanh chín (CEPA), ra hoa (Alar, paclobutazol)...

** CCC (Clo Colin Clorit)*

– CCC được xem là chất kháng GA vì nó kìm hãm tổng hợp GA. Do vậy, CCC ức chế sự dân của tế bào, ức chế sinh trưởng chiều cao, làm ngắn các lóng cây hòa thảo nên có tác dụng chống lớp vỏ.

– CCC còn tăng sự tổng hợp diệp lục nên tăng quang hợp, xúc tiến ra hoa quả sớm và không gây độc cho cây.

– CCC có thể được phun lên cây hoặc bón vào đất, tốc độ thấm nhanh và tồn tại trong cây một số tuần rồi bị phân hủy.

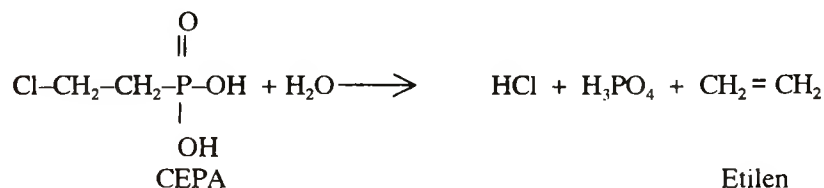
** MH (Malein hidrazit)*

MH là chất kháng auxin. Tác dụng đặc trưng của MH là ức chế sự nảy mầm nên được sử dụng trong bảo quản khoai tây, hành tỏi. MH có khả năng làm thui hoa và chồi nách thuốc lá nên được sử dụng để thay công đánh hoa, tỉa chồi trong kĩ thuật trồng thuốc lá.

** CEPA (Clo Etilen Photphoric Axit)*

– Trên thương trường CEPA được sử dụng dưới tên gọi là ethrel.

Đây là một chất lỏng, có pH nghiêng về axit. Khi thấm vào cây, gặp pH trung tính CEPA thủy phân để giải phóng etilen và chính etilen gây hiệu quả sinh lí. Phản ứng thủy phân ethrel như sau:



– Ethrel có hiệu quả sinh lí rất đa dạng lên cây trồng và cũng có nhiều ứng dụng rộng rãi nhất trong việc điều chỉnh cây trồng. Trong sản xuất người ta sử dụng ethrel để kích thích sự chín của quả, kích thích sự tiết nhựa mủ cho cao su, kích thích sự ra hoa cho nhiều cây trồng như dưa, làm rụng lá trước khi thu hoạch đối với đậu tương, bông...

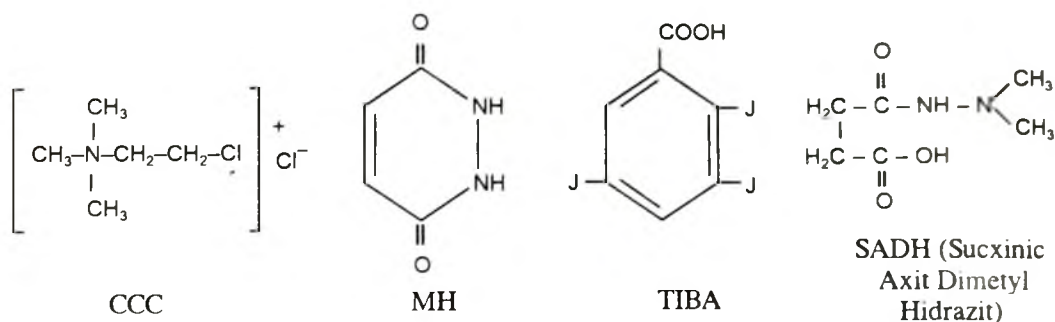
** TIBA (Trijot benzoic axit)*

TIBA là chất kháng auxin. Nó giảm ưu thế ngọn, xúc tiến sự phân cành, kích thích sự ra hoa và hình thành củ...

* *PBZ (Paclobutazol)* là một retardant hiện nay được sử dụng khá rộng rãi trong việc điều chỉnh sự ra hoa của nhiều cây ăn quả như xoài, nhãn, vải, sầu riêng, măng cụt... Xử lí PBZ có thể điều chỉnh sự phát lộc, ra hoa tập trung và có thể làm chậm sự ra hoa quả để tránh rét lúc nở hoa. Chẳng hạn, xử lí cho xoài để ra hoa tập trung và có thể làm chậm ra hoa đến tháng 4, tháng 5 ở miền Bắc, tránh các đợt rét và mưa phùn từ tháng 1 đến tháng 3 hàng năm...

** Alar (SADH – Succinic Axit Dimetil Hidrazit)*

Alar có hiệu quả rõ rệt lên sự ra hoa kết quả của cây, ức chế sinh trưởng và tăng tính chống chịu của cây với điều kiện bất thuận. Nó được sử dụng rộng rãi trong điều chỉnh ra hoa quả của các cây ăn quả, đặc biệt được sử dụng rộng rãi ở các nước ôn đới...



Hình 7.5. Công thức cấu tạo hoá học của một số retardant

2.7. Sự cân bằng hocmon trong cây

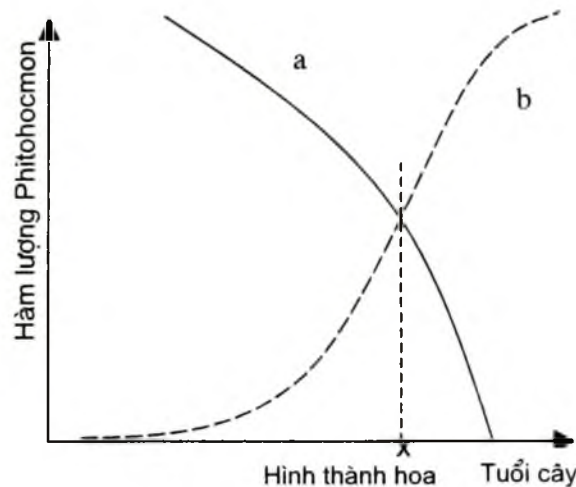
Trong bất cứ một cơ quan, bộ phận nào của cây cũng đều tồn tại đồng thời nhiều hocmon có hoạt tính sinh lí rất khác nhau. Vì vậy, các biểu hiện sinh trưởng và phát triển là kết quả tổng hợp của nhiều hocmon ở trong trạng thái cân bằng. Người ta phân ra hai loại cân bằng hocmon là cân bằng chung và cân bằng riêng.

2.7.1. Cân bằng hocmon chung

Cân bằng hocmon chung là sự cân bằng của hai tác nhân đối kháng nhau là các chất kích thích sinh trưởng và các chất ức chế sinh trưởng. Lúc cây còn non, các chất kích thích sinh trưởng được tổng hợp nhiều trong các cơ quan dinh dưỡng như lá, rễ, chồi... và kích thích sự hình thành và sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng một cách mạnh mẽ.

Theo sự tăng của tuổi cây, dần dần các chất ức chế sinh trưởng bắt đầu được tổng hợp (ABA, etilen...) và gây ức chế sinh trưởng lên cây, cây sinh trưởng chậm dần. Đến một thời điểm nào đó, hai tác nhân đối lập đó cân bằng nhau và đây là thời điểm chuyển giai đoạn: kết thúc giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng và chuyển sang giai đoạn sinh trưởng sinh thực, biểu hiện bằng sự hình thành hoa. Sau khi hình thành cơ quan sinh sản thì các chất ức chế sinh trưởng ưu thế, cây già nhanh.

Tại bất cứ thời điểm nào trong đời sống của cây, ta cũng có thể chỉ ra một tỉ lệ nhất định giữa ảnh hưởng kích thích và ảnh hưởng ức chế. Sự cân bằng chung này có ý nghĩa rất quan trọng quyết định toàn bộ quá trình phát triển cá thể của cây.



Hình 7.6. Cân bằng hocmon chung giữa chất kích thích (a) và ức chế sinh trưởng (b)

2.7.2. Cân bằng hocmon riêng

Cân bằng hocmon riêng là sự cân bằng của hai hoặc vài hocmon quyết định đến một biểu hiện sinh trưởng phát triển nào đấy của cây.

– Sự hình thành rễ hoặc chồi là do tỉ lệ cân bằng auxin/xytokinin quyết định. Auxin là hocmon ra rễ, còn xytokinin là hocmon hình thành chồi. Trong nuôi cấy mô, để điều chỉnh sự hình thành rễ hoặc chồi, người ta thay đổi tỉ lệ này trong môi trường nuôi cấy.

Đây là nguyên lí cơ bản của nuôi cấy mô tế bào thực vật.

– Sự ngủ nghỉ và nảy mầm là sự cân bằng của ABA/GA. Sự tích lũy ABA nhiều sẽ ức chế sinh trưởng và cơ quan sẽ ngủ nghỉ; còn sự tích lũy GA sẽ kích thích nảy mầm. Người ta có thể phá ngủ bằng xử lí GA và kéo dài ngủ nghỉ bằng xử lí MH.

– Sự chín của quả được điều chỉnh bởi cân bằng của etilen/auxin. Etilen kích thích chín nhanh còn auxin ức chế quá trình chín của quả. Vì vậy, muốn quả chín nhanh thì ta xử lí etilen; còn muốn chậm chín ta xử lí auxin.

– Hiện tượng ưu thế ngọn được điều chỉnh bởi cân bằng auxin/xytokinin. Auxin tăng ưu thế ngọn và xytokinin thì ngược lại làm yếu ưu thế ngọn.

– Trạng thái trẻ và già là do cân bằng của xytokinin/ABA trong cơ quan và cây quyết định. Hàm lượng xytokinin cao quyết định sự hoá trẻ, còn hàm lượng ABA cao làm cây hoá già nhanh. Như vậy, sự hóa trẻ liên quan đến hệ thống rễ là cơ quan tổng hợp xytokinin, còn sự hóa già gắn liền với sự phát triển của cơ quan sinh sản...

– Sự rụng của cơ quan được điều chỉnh bởi cân bằng của auxin/ABA+etilen. Trong cơ quan sắp rụng, hàm lượng auxin rất thấp còn hàm lượng của ABA và etilen lại rất cao, hoạt hoá sự hình thành tầng rời. Người ta xử lí auxin để kìm hãm sự rụng.

– Phân hoá giới tính đực và cái là do cân bằng của GA/xytokinin+etilen. GA trong cây liên quan đến hình thành giới tính đực, còn giới tính cái được điều chỉnh bằng hai hocmon là xytokinin và etilen... Người ta có thể xử lí GA để tăng tỉ lệ hoa đực, còn xytokinin hoặc etilen tăng hình thành hoa cái...

– Sự hình thành củ là do cân bằng của GA/ABA. Hàm lượng GA cao sẽ ức chế sự hình thành tia củ và phình to củ, còn hàm lượng ABA cao sẽ thuận lợi cho sự phình to của củ. Có thể sử dụng CCC là chất kháng GA để xúc tiến sự hình thành củ...

Hiểu biết quy luật điều chỉnh hocmon của các cân bằng riêng này rất có ý nghĩa trong việc điều chỉnh cây trồng theo hướng có lợi cho con người.

2.8. Một số ứng dụng của chất điều hoà sinh trưởng trong sản xuất

2.8.1. Nguyên tắc sử dụng

Khi sử dụng các chất điều hoà sinh trưởng để tăng năng suất và phẩm chất nông sản, trước tiên phải quan tâm đến một số nguyên tắc sử dụng chúng.

*** Nguyên tắc nồng độ**

Hiệu quả của chất điều hoà sinh trưởng lên cây trồng hoàn toàn phụ thuộc vào nồng độ sử dụng. Nồng độ thấp thường gây hiệu quả kích thích, nồng độ cao thường gây ảnh hưởng ức chế, và nếu nồng độ rất cao có thể gây chết. Tùy theo chất sử dụng và cây trồng mà nồng độ kích

thích, ức chế và hủy diệt là khác nhau. Vì vậy, tùy theo mục đích sử dụng mà người ta chọn nồng độ xử lý thích hợp.

** Nguyên tắc không thay thế*

Các chất điều hoà sinh trưởng chỉ có tác dụng hoạt hoá quá trình trao đổi chất và sinh trưởng mà không có ý nghĩa về dinh dưỡng nên không thể thay thế chất dinh dưỡng được. Vì vậy, khi sử dụng chúng, cần thoả mãn về dinh dưỡng và nước thì mới có hiệu quả. Ví dụ như khi xử lý auxin để tăng đậu quả, nếu như thiếu nước và thiếu dinh dưỡng thì các quả non sẽ bị rụng ngay.

* Ngoài ra, ta cũng cần quan tâm đến *sự đối kháng sinh lí* của các chất xử lý ngoại sinh và các phitohocmon trong cây mới có hiệu quả tốt được. Sự đối kháng này thường xảy ra giữa các chất kích thích và chất ức chế sinh trưởng.

2.8.2. Một số ứng dụng phổ biến của các chất điều hoà sinh trưởng

** Kích thích sự sinh trưởng nhanh, tăng chiều cao, tăng sinh khối, tăng năng suất*

GA là sản phẩm không độc nên có thể sử dụng cho các loại rau ăn lá, củ, quả để tăng năng suất rất nhiều. Nồng độ sử dụng thường rất thấp, vài ppm đến vài chục ppm tùy theo cây. Với cây lấy chiều cao như đậu, mía,... sử dụng GA sẽ tăng năng suất mà không giảm phẩm chất. Ví dụ như với đậu, nồng độ GA₃ khoảng 20 – 50ppm có thể tăng chiều cao gần gấp đôi.

** Kích thích sự tạo rễ trong nhân giống bằng giâm cành và chiết cành*

Người ta sử dụng auxin như IBA, α -NAA, 2,4D... để tăng tỉ lệ ra rễ, rút ngắn thời gian ra rễ, tăng hệ số nhân giống. Tùy theo chất, cây trồng và phương pháp xử lý mà nồng độ sử dụng khác nhau. Có hai phương pháp chính xử lý auxin cho sự ra rễ bất định:

– Phương pháp xử lý nồng độ loãng: Nồng độ xử lý vào khoảng vài chục ppm. Với việc giâm cành thì ngâm phần gốc vào dung dịch trong thời gian 12 đến 24 giờ rồi cắm cành giâm vào giá thể; còn với chiết cành, người ta trộn dung dịch xử lý với đất bó bầu trước khi bó bầu lại.

– Phương pháp xử lý nồng độ đặc: Nồng độ xử lý khoảng vài nghìn ppm. Với giâm cành thì nhúng rất nhanh phần gốc vào dung dịch rồi cắm ngay vào giá thể; còn với chiết cành dùng bông tẩm dung dịch xử lý và chỉ cần bôi lên trên khoanh vỏ, nơi sẽ xuất hiện rễ trước khi bó bầu...

** Điều chỉnh sự ngủ nghỉ của hạt, củ*

– Trong trường hợp muốn kích thích nảy mầm (phá ngủ), người ta xử lý GA. GA xâm nhập vào cơ quan đang ngủ nghỉ sẽ làm lệch cân bằng hocmon về phía GA thuận lợi cho sự nảy mầm. Để phá ngủ cho khoai tây mới thu hoạch, người ta có thể ngâm hay phun GA₃ nồng độ khoảng 2 – 5ppm cho củ giống rồi ủ trong một thời gian nhất định thì củ khoai tây có thể nảy mầm tạo củ giống trồng ngay được.

– Muốn kéo dài thời gian ngủ nghỉ trong bảo quản, người ta sử dụng chất ức chế sinh trưởng. Chẳng hạn muốn bảo quản khoai tây hoặc hành tỏi thì có thể sử dụng malein hidrazit với nồng độ 500 đến 2500ppm để kéo dài thời gian ngủ nghỉ của chúng, chống tọt cho củ hành tỏi.

** Điều chỉnh ra hoa của cây*

– Việc sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng để kích thích sự ra hoa sớm hay ức chế ra hoa muộn là ứng dụng có hiệu quả trong sản xuất. Để cho dưa ra hoa thêm một vụ trái, người ta có thể phun ethrel cho cây, xử lý paclobutazol cho sự ra hoa của xoài, nhãn, vải, sầu riêng...; hoặc Alar cho sự ra hoa của táo hay có thể xử lý GA cho sự ra hoa lấy hạt giống của xà lách, bắp cải..

– Người ta có thể điều chỉnh giới tính đực và cái cho một số cây trồng để tăng năng suất quả và có thể sản xuất hạt lai của các cây trồng có hoa đơn tính như các cây họ bầu bí. Phun GA có thể tạo cây mang hoa đực, còn phun xytokinin hay ethrel có thể tạo ra 100% cây mang hoa cái. Chúng thụ phấn cho nhau để tạo hạt giống lai.

** Tăng sự đậu quả và tạo quả không hạt*

Có thể sử dụng auxin hoặc GA để tăng tỉ lệ đậu quả và tạo quả không cần thụ tinh. Sử dụng các auxin với nồng độ kích thích cho cà chua, cam chanh, bầu bí... hoặc GA cho nho, anh đào sẽ tăng tỉ lệ đậu quả, tăng năng suất quả. Nếu phun cho hoa trước khi thụ tinh thì chúng

khuếch tán vào bầu thay thế nguồn nội sinh từ phôi để tạo quả không thụ tinh và quả sẽ không hạt hoặc ít hạt.

** Điều chỉnh sự chín của quả*

– Muốn rút ngắn sự chín của quả thì xử lí ethrel là hiệu quả nhất. Ethrel vào quả sẽ thủy phân giải phóng etilen kích thích chín nhanh. Nồng độ ethrel dao động từ 500 đến 5000ppm. Sử dụng Alar (SADH) nồng độ 1000–5000ppm cũng có hiệu quả tốt lên sự chín của quả.

– Muốn kéo dài thời gian chín thì xử lí các auxin. Có thể sử dụng 2,4D nồng độ 2–10ppm hoặc α -NAA nồng độ 10–20ppm cho quả trên cây hoặc sau khi thu hoạch đều có hiệu quả tốt.

– Ví dụ trong trường hợp quýt không chín kịp Tết thì có thể xử lí ethrel với nồng độ thích hợp, còn nếu chín sớm quá có thể kìm hãm bằng xử lí auxin cũng với nồng độ thích hợp.

** Ngăn ngừa sự rụng lá, hoa, quả*

Sự rụng là xuất hiện tầng rời ở cuống lá, quả do tỉ lệ cân bằng của auxin/ABA + etilen điều chỉnh. Để chống rụng, giữ quả trên cây, người ta có thể xử lí auxin như α -NAA, 2,4D... cho quả xanh của táo, cà chua, lê, cam, chanh... hoặc xử lí GA₃ cho quả nho non. Nồng độ sử dụng tùy theo từng loại quả. Ví dụ như với lê thì nồng độ α -NAA là 10ppm, còn với táo thì 20ppm...

** Tăng tính chống chịu cho cây trồng*

Người ta thường sử dụng các chất ức chế sinh trưởng. Chất được sử dụng nhiều nhất vào mục đích này là CCC. CCC có thể tăng tính chịu đựng, chống lốp đổ, tăng tính chịu hạn, lạnh, mặn, sâu bệnh, tăng năng suất. Sử dụng 10kg CCC/ha có thể làm tăng năng suất 30% lúa mì. Với lúa thì CCC cũng có khả năng tăng tính chống đổ trong điều kiện thâm canh, có thể tăng năng suất 20%. Để tăng tính chống hạn cho các cây trồng có thể sử dụng CCC nồng độ 500–2000ppm, Alar nồng độ 500–6000ppm tùy theo cây trồng. CCC, SADH, MH đều có khả năng tăng tính chịu lạnh, chịu sâu bệnh cho cây trồng....

** Trong sản xuất lúa lai, không thể không sử dụng GA được.* Nó làm lúa trở thoát, tăng quá trình thụ phấn, thụ tinh tạo hạt lúa lai, tăng năng suất hạt giống lúa lai.

* *Làm thui hoa thuốc lá, ức chế mầm nách* thay cho việc ngắt tia hoa, chồi nách bằng tay mất rất nhiều công. Phun MH với nồng độ 10–25% trong nước vào giai đoạn bắt đầu có nụ hoa đầu tiên (90% số cây). Đây là biện pháp có hiệu quả kinh tế cao và rất nhiều nước trồng thuốc lá sử dụng.

* *Các ứng dụng khác của chất điều hoà sinh trưởng đối với cây trồng*

Sử dụng ethrel để tăng khả năng tiết nhựa mủ và tăng năng suất cho cao su. Sử dụng GA nồng độ 10–100ppm có thể làm tăng năng suất mía đường lên 25%. Sử dụng GA với 1–3mg cho 1kg đại mạch nảy mầm làm tăng chất lượng malt bia, tăng hàm lượng α -amylaza trong mầm đại mạch...

Các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp ngày càng nhiều và khả năng ứng dụng của chúng cũng ngày càng rộng rãi, mang lại hiệu quả kinh tế đáng kể cho sản xuất nông nghiệp.

3. SỰ SINH TRƯỞNG VÀ PHÂN HOÁ TẾ BÀO – NUÔI CẤY MÔ TẾ BÀO THỰC VẬT (NUÔI CẤY IN VITRO)

Sự sinh trưởng của tế bào được chia thành hai giai đoạn: giai đoạn phân chia tế bào (giai đoạn phôi sinh) và giai đoạn dẫn của tế bào.

3.1. Giai đoạn phân chia tế bào

Sự phân chia tế bào xảy ra trong các mô phân sinh. Có ba loại mô phân sinh trong cây là mô phân sinh đỉnh nằm tận cùng của thân, cành, rễ; mô phân sinh lóng ở giữa các đốt cây hoà thảo và mô phân sinh tượng tầng nằm ở giữa gỗ và libe.

* *Đặc trưng chung của giai đoạn phân chia tế bào*

Các tế bào trong giai đoạn phôi sinh có kích thước bé, đồng nhất, thành tế bào mỏng, chưa có không bào, nhân to. Số lượng tế bào tăng lên nhanh chóng nhưng kích thước tế bào đạt bằng tế bào mẹ thì bắt đầu phân chia đôi (hình 7.7a).

* *Điều kiện cần thiết*

Sự có mặt của xytokinin là điều kiện tiên quyết vì nó là hocmon hoạt

hoá sự phân chia tế bào. Thuộc về điều kiện ngoại cảnh, trước hết là nước và nhiệt độ. Mô phân sinh bão hoà nước là điều kiện tối ưu cho sự phân chia tế bào. Nhiệt độ tối ưu khoảng 20–25°C. Nếu gặp hạn và rét thì sự phân chia tế bào bị ức chế.

3.2. Giai đoạn dân của tế bào

Sau giai đoạn phân chia, tế bào bước vào giai đoạn dân để tăng nhanh về kích thước. Sự sinh trưởng của cơ quan và toàn cây phụ thuộc vào sự dân của tế bào.

*** Đặc trưng chung của giai đoạn tế bào dân**

Tế bào bắt đầu xuất hiện không bào, ban đầu là nhiều túi nhỏ, sau đó liên kết với nhau thành các túi to và cuối cùng thành một không bào trung tâm chiếm hầu hết thể tích của tế bào, dồn ép chất nguyên sinh và nhân ra sát thành tế bào. Không bào chứa các chất bài tiết hữu cơ và vô cơ khác nhau như các axit hữu cơ, các sắc tố dịch bào, các muối vô cơ... tạo nên áp suất thẩm thấu, nhờ đó mà tế bào hút nước gây nên sức trương để có lực dân tế bào. Chính vì vậy mà kích thước tế bào tăng lên rất nhanh. Có trường hợp trong vòng vài giờ, kích thước tế bào tăng lên hơn chục lần so với tế bào phôi sinh (hình 7.7b).

*** Điều kiện cần cho sự dân tế bào**

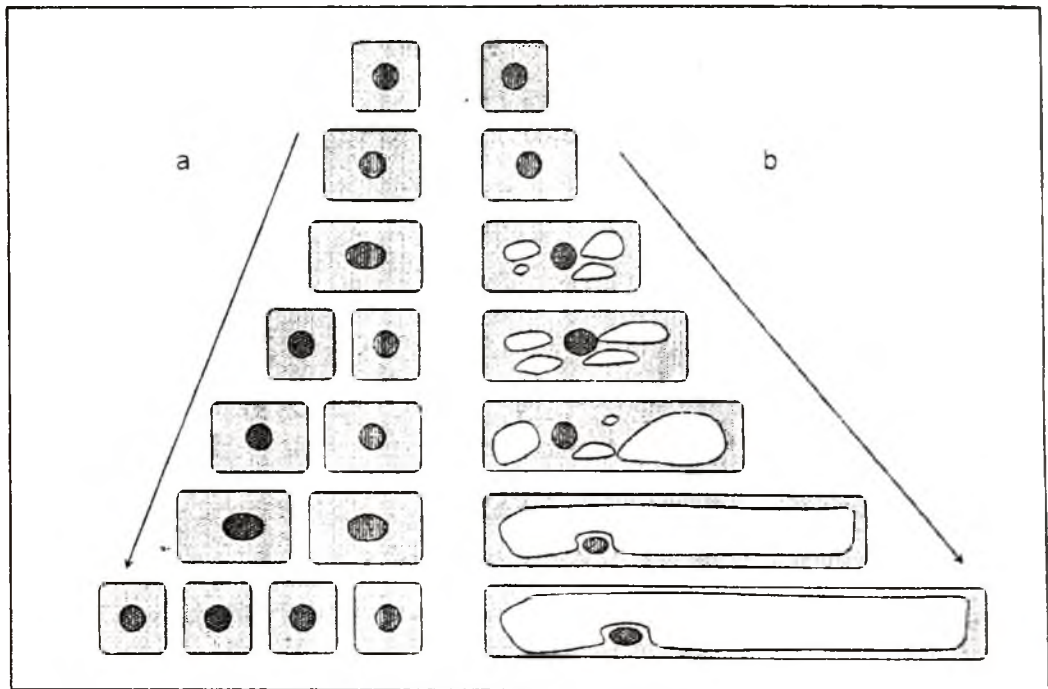
– Trước hết, phải có các chất hocmon kích thích sự dân tế bào là auxin và giberelin. Auxin kích thích tế bào dân theo chiều ngang, còn giberelin kích thích theo chiều dọc. Nếu thiếu cả hai hocmon này, tế bào không thể dân được; còn thiếu một trong hai chất thì sự dân của tế bào mất cân đối. Ví dụ như thiếu GA khiến cây bị lùn, còn thiếu IAA thì cây vươn cao nhiều.

– Điều kiện ngoại cảnh quan trọng nhất là nước. Sự hấp thu nước thẩm thấu vào tế bào làm tăng sức trương nước (P) gây một sức đẩy lên thành tế bào giống như bơm không khí vào bóng cao su có ý nghĩa quyết định cho sự dân của tế bào.

Chính vì vậy, trong thực tế, nếu muốn kìm hãm sự sinh trưởng không cần thiết của cây (chẳng hạn trong trường hợp có nguy cơ lốp đổ) thì ta tạo điều kiện khô hạn trong thời gian mà các tế bào tập trung dân.

Ví dụ, lúc lúa đứng cái là lúc lúa vươn lóng mạnh, các tế bào dân nhanh, nên việc rút nước phơi ruộng trong giai đoạn này sẽ hạn chế được lúa bị lốp đổ.

– Để ức chế pha dân của tế bào, có thể sử dụng các chất trong nhóm retardant như CCC là chất kháng GA trong cây. CCC sẽ kìm hãm sự dân của tế bào làm cây lùn, cứng cây và có thể chống đổ. Các yếu tố dinh dưỡng khoáng, đặc biệt là nitơ có ý nghĩa quan trọng trong việc tăng nhanh kích thước của tế bào...



Hình 7.7. Giai đoạn phân chia (a) có sự tăng số lượng tế bào và giai đoạn dân (b) tăng về kích thước tế bào

3.3. Sự phân hoá, phản phân hoá và tính toàn năng của tế bào

3.3.1. Sự phân hoá và phản phân hoá tế bào

** Sự phân hoá tế bào*

Sự phân chia và dân của tế bào là hai giai đoạn của sự sinh trưởng tế bào. Trong hai giai đoạn này, tế bào chưa có những đặc trưng riêng về

cấu trúc và chức năng. Các tế bào gần như giống nhau. Sau đó, các tế bào bắt đầu phân hoá thành các mô chuyên hóa đảm nhiệm các chức năng khác nhau. Các tế bào trong giai đoạn này đã có các đặc trưng khác nhau về cấu trúc và chức năng. Ví dụ: Tế bào mô bì có ngấm cutin hay sáp... làm nhiệm vụ che chở; Mô dậu có chứa lục lạp và diệp lục làm nhiệm vụ quang hợp; Một số tế bào mất chất nguyên sinh và hóa gỗ để làm nhiệm vụ dẫn truyền nước và chống đỡ... Trong cây có khoảng 15 loại mô chuyên hóa khác nhau nhưng chúng đều có nguồn gốc từ một tế bào hợp tử đầu tiên phân hóa thành. Có thể nói rằng *sự phân hoá tế bào là sự chuyển tế bào phôi sinh thành các tế bào của các mô chuyên hoá.*

** Sự phản phân hoá tế bào*

Sự phản phân hoá tế bào là quá trình diễn ra ngược với sự phân hoá tế bào. Các tế bào đã phân hoá trong các mô chức năng không mất đi khả năng phân chia của mình mà trong các điều kiện nhất định chúng có thể quay trở lại đóng vai trò như mô phân sinh và có khả năng phân chia để cho ra các tế bào mới. Chẳng hạn như ta có thể lấy một mẫu mô nào đó của cây (đã phân hoá) cho vào nuôi cấy trong môi trường thích hợp, chúng lại phân chia để cho ra các tế bào mới hình thành mô sẹo rồi từ đấy phân hoá thành các cơ quan như rễ và chồi. Lúc giâm cành, chiết cành, từ các mô đã chuyên hóa khi được kích thích bằng cắt rời khỏi cơ thể mẹ, bằng khoanh vỏ, bằng xử lý hóa chất hay bó bầu... thì các tế bào đó quay trở lại phân chia mạnh mẽ để cho ra các tế bào mới là cơ sở của rễ mới...

3.3.2. Tính toàn năng của tế bào

* Cơ sở của sự phân hoá và phản phân hoá tế bào là tính toàn năng của tế bào. Mỗi một tế bào đã chuyên hoá chứa một lượng thông tin di truyền (bộ ADN) tương đương với một cơ thể trưởng thành để trong điều kiện nhất định tế bào đó có thể phát triển thành một cơ thể hoàn chỉnh. Đặc tính đó của tế bào gọi là *tính toàn năng của tế bào.*

* Như vậy bất cứ một tế bào nào cũng có thể thành một cây hoàn chỉnh và đó cũng là cơ sở của kỹ thuật nuôi cấy in vitro, kỹ thuật nhân bản ở thực vật. Về mặt di truyền phân tử có thể nói rằng toàn bộ quá trình phát triển cá thể của cây từ hợp tử cho đến khi cây chết ở tuổi tối

đa đã được mã hóa trong cấu trúc của phân tử ADN đặc trưng cho loài. Đời sống của cây là quá trình thực hiện dần dần chương trình di truyền đó mà thôi. Dưới sự thay đổi và tác động của điều kiện nội tại và ngoại cảnh mà các chương trình di truyền đó dần dần được biểu hiện bằng sự phát sinh hình thái.

3.3.3. Nuôi cấy mô tế bào thực vật (Nuôi cấy in vitro)

Nuôi cấy mô tế bào thực vật là một lĩnh vực của công nghệ sinh học thực vật. Dựa trên tính toàn năng của tế bào và khả năng phân hoá và phản phân hoá của chúng mà người ta có thể tái sinh cây từ một tế bào hay một mẫu mô nào đấy.

**** Điều kiện cần thiết của nuôi cấy in vitro***

– Điều kiện trước tiên là vô trùng. Tất cả các khâu nuôi cấy đều được thanh trùng: dụng cụ nuôi cấy, mẫu nuôi cấy, môi trường (giá thể) và các thao tác nuôi cấy... Sự thành công hay thất bại của công việc nuôi cấy mô là phụ thuộc vào việc vô trùng. Nếu có một khâu nào đó không vô trùng thì mẫu nuôi cấy lập tức bị nhiễm trùng và sẽ chết.

– Phòng thí nghiệm nuôi cấy mô là phòng thí nghiệm chuyên hoá cao với các thiết bị chuyên dụng, bao gồm một phòng chuẩn bị mẫu, phòng cấy mẫu, phòng nuôi cấy và nhà lưới để đưa cây ra đất. Tùy theo quy mô và mục đích mà diện tích các bộ phận khác nhau. Các thiết bị quan trọng nhất của phòng nuôi cấy mô gồm có nồi hấp để vô trùng dụng cụ và mẫu nuôi cấy, máy cấy vô trùng để thao tác cấy mẫu, phòng nuôi có đủ ánh sáng nhân tạo và điều hoà nhiệt độ... để nuôi cấy...

– Môi trường nuôi cấy là giá thể có đầy đủ chất dinh dưỡng, các hoạt chất như vi lượng, vitamin, chất điều hoà sinh trưởng. Tùy theo từng loại cây và cơ quan nuôi cấy mà người ta đã có các môi trường riêng cho chúng. Ví dụ: Môi trường cơ bản nhất là môi trường MS (Murashige Skoog) cho nhiều đối tượng cây trồng, môi trường Anderson cho cây thân gỗ nhỏ, môi trường Gamborg cho nuôi cấy tế bào trần, môi trường CHU cho nuôi cấy bao phấn...

**** Các bước tiến hành***

Quá trình nuôi cấy mô gồm các bước sau đây:

– Tạo vật liệu khởi đầu cho việc nuôi cấy. Tùy theo từng loại cây mà chọn các bộ phận nuôi cấy thích hợp. Trong nhiều trường hợp, bộ phận nuôi cấy thích hợp nhất là chồi. Bước tiếp theo là khử trùng mẫu, thường bằng hoá chất khử trùng. Sau đó người ta đưa mẫu đã khử trùng vào môi trường khởi động để tái sinh cây.

– Bước thứ hai là nhân nhanh. Chuyển mẫu vào môi trường nhân nhanh có hàm lượng xytokinin cao hơn để tái sinh thật nhiều chồi. Hệ số nhân phụ thuộc vào số lượng chồi tạo ra trong một ống nghiệm.

– Bước thứ ba là tạo cây hoàn chỉnh. Người ta tách các chồi riêng ra và cho vào môi trường tạo rễ có hàm lượng auxin cao hơn. Mỗi chồi khi ra rễ là thành một cây hoàn chỉnh.

– Cuối cùng, khi cây trong ống nghiệm đủ tiêu chuẩn, người ta đưa ra đất trồng. Trước khi đưa ra trồng ngoài đất, người ta thường chuyển ra khay đất đặt trong nhà lưới có điều chỉnh ánh sáng, độ ẩm thích hợp cho cây thích nghi dần với môi trường ngoài ống nghiệm thì tỉ lệ sống cao hơn...

Trên đây là tóm tắt toàn bộ quy trình vi nhân giống in vitro chung của các cây trồng. Tùy theo từng loại cây mà có các quy trình nhân giống riêng mang tính đặc thù cho giống. Muốn có quy trình nhân giống riêng thì phải tiến hành các nghiên cứu riêng cho từng giống.

* *Ứng dụng nuôi cấy in vitro*

– Nhân giống vô tính: Đây là một lĩnh vực ứng dụng của nuôi cấy mô có hiệu quả nhất hiện nay. Ưu việt của phương pháp này là trong một thời gian ngắn có thể tạo ra một số lượng cây giống lớn đồng đều về hình thái và di truyền để phủ kín một diện tích đất nhất định mà các phương pháp nhân giống khác không thể thay thế được. Ngoài ra nó không phụ thuộc nhiều vào điều kiện thời tiết, có thể tiến hành quanh năm. Phương pháp này càng ưu việt trong trường hợp muốn nhân nhanh các giống cây trồng quý hiếm hoặc không thể nhân bằng các phương pháp khác...

– Làm sạch bệnh để phục tráng giống: Các cây trồng đặc biệt là các cây nhân giống vô tính thường bị thoái hóa rất nhanh do nhiễm bệnh, đặc biệt là bệnh virus. Người ta có thể nuôi cấy mô phân sinh là

mô không mang mầm bệnh để tạo cây sạch bệnh và giống đã được phục tráng.

– Tạo giống: Có thể nuôi cấy hạt phấn để tạo cây đơn bội (1n). Từ các cá thể đơn bội, ta có thể nhị bội để tạo dòng đồng hợp tử tuyệt đối chỉ sau 1 thế hệ mà bằng con đường tự phối thì phải mất 5–7 thế hệ. Người ta có thể nuôi cấy tế bào trần (tế bào đã loại bỏ thành tế bào) và dung hợp các tế bào trần tức là trộn lẫn chất nguyên sinh của hai tế bào để tạo ra hợp tử bằng lai vô tính giữa hai tế bào trần (lai soma) và tái sinh cây ta thu được cây lai có đặc tính của bố và mẹ...

Ngoài ra có thể sử dụng nuôi cấy mô tế bào để nghiên cứu di truyền, biến dị, nghiên cứu sinh lí, hóa sinh...

4. SỰ TƯƠNG QUAN SINH TRƯỞNG TRONG CÂY

Cơ thể thực vật là một chỉnh thể cân đối, toàn vẹn. Tính toàn vẹn đó được đảm bảo bằng các mối tương quan mật thiết giữa các cơ quan bộ phận đang sinh trưởng trong cây.

Mối quan hệ hài hoà đó được duy trì bằng hai tác nhân đối kháng về sinh lí: tác nhân kích thích và tác nhân ức chế. Các tác nhân kích thích bắt nguồn từ hệ thống rễ, các lá non, chồi non, lá mầm màu xanh... Còn các tác nhân ức chế bắt nguồn từ các cơ quan đang hoá già như các lá già, các cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ. Có thể phân chia sự tương quan sinh trưởng trong cây thành tương quan kích thích và tương quan ức chế.

4.1. Tương quan kích thích – Tương quan giữa rễ và thân, lá

* **Tương quan kích thích** xảy ra khi bộ phận này sinh trưởng sẽ kích thích bộ phận khác sinh trưởng theo. Ví dụ điển hình là hệ thống rễ sinh trưởng tốt sẽ kích thích thân lá sinh trưởng mạnh và ngược lại.

* **Nguyên nhân gây nên tương quan kích thích**

– *Về dinh dưỡng*: Rễ sẽ cung cấp nước và các chất khoáng cho các bộ phận trên mặt đất và ngược lại, các bộ phận trên mặt đất sẽ vận chuyển các sản phẩm quang hợp từ lá xuống cho rễ sinh trưởng...

– *Về hocmon*: Rễ là cơ quan tổng hợp xytokinin và vận chuyển lên

cung cấp cho sự sinh trưởng của các chồi, làm trẻ hoá các bộ phận trên mặt đất và ngược lại, chồi ngọn và lá non là nguồn auxin và cả gibberelin cho sự hình thành và sinh trưởng của hệ thống rễ.

*** Ý nghĩa**

Hiểu biết mối quan hệ này rất có ý nghĩa trong việc điều chỉnh cây trồng. Nếu muốn thân lá sinh trưởng mạnh, chậm ra hoa, hình thành củ thì cần có các biện pháp kích thích bộ rễ sinh trưởng mạnh để tổng hợp nhiều xytokinin làm trẻ hoá cây, ức chế ra hoa. Ngược lại, nếu muốn các bộ phận trên mặt đất ngừng sinh trưởng để chuyển sang giai đoạn ra hoa kết quả và tích lũy thì ta ngăn chặn sự sinh trưởng của bộ rễ bằng hạn chế nước, hạn chế cung cấp đạm và có thể chặt bớt rễ (đào quất, nhấc dây khoai...). Việc điều khiển ra hoa là công việc rất quen thuộc của nghề làm vườn.

4.2. Tương quan ức chế

* **Tương quan ức chế** xảy ra khi bộ phận này sinh trưởng sẽ ức chế sự sinh trưởng của các bộ phận khác. Ví dụ như sự sinh trưởng của chồi ngọn ức chế các chồi bên hoặc sự ức chế lẫn nhau giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản...

*** Hiện tượng ưu thế ngọn**

– **Hiện tượng ưu thế ngọn** là một đặc tính phổ biến của thực vật. Chồi ngọn luôn luôn ức chế các chồi bên sinh trưởng. Đó là sự ức chế tương quan. Loại bỏ chồi ngọn tức chồi bên được giải phóng khỏi ức chế tương quan sẽ lập tức sinh trưởng.

– Nguyên nhân gây ra ưu thế ngọn

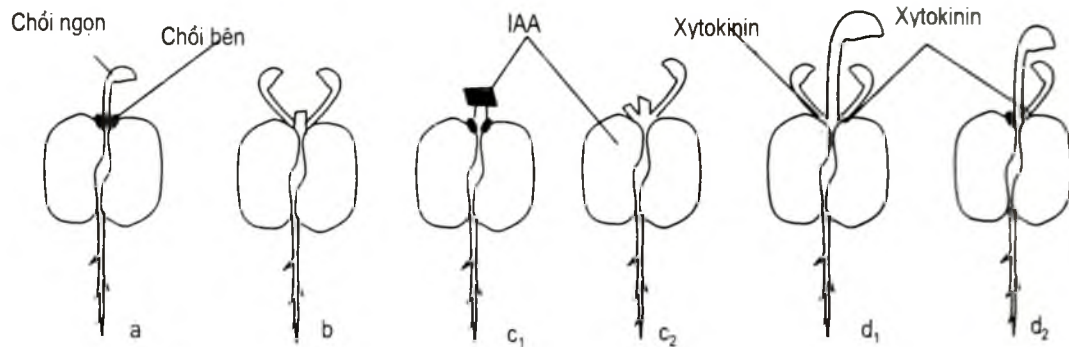
Về dinh dưỡng: chồi ngọn là trung tâm sinh trưởng mạnh, thu hút các chất dinh dưỡng về mình làm cho các chồi bên nghèo dinh dưỡng và không sinh trưởng được.

Về nguyên nhân hocmon: người ta cho rằng chồi ngọn là cơ quan tổng hợp auxin với hàm lượng cao và khi vận chuyển xuống dưới đã ức chế các chồi bên (hình 7.8).

– Ý nghĩa

Việc loại bỏ chồi ngọn – phá ưu thế ngọn – là biện pháp quan trọng trong kĩ thuật cắt tỉa và đốn tạo hình, làm trẻ cây để cải tạo cho các vườn cây cảnh, cây ăn quả và cây công nghiệp.

Trong sản xuất, có hai phương pháp loại ưu thế ngọn là phương pháp đốn đau tức đốn sát gốc và phương pháp đốn phớt gần ngọn. Đốn đau sẽ cho chồi non hơn làm cây trẻ hóa hơn nhưng chậm thu hoạch hơn đốn phớt. Do đó, tùy theo mục tiêu cải tạo vườn cây mà ta chọn phương pháp đốn thích hợp.



Hình 7.8. Hiện tượng ưu thế ngọn ở cây họ Đậu nảy mầm

- a. Ưu thế ngọn trên cây nguyên vẹn; b. Cắt chồi ngọn, chồi bên sinh trưởng;
c₁, c₂. Xử lí IAA ngoại sinh tương tự như chồi ngọn nguyên vẹn: IAA ức chế chồi nách;
d₁, d₂. Xytokinin giải phóng chồi bên, làm yếu chồi ngọn.

* Tương quan giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản

– Tương quan ức chế

Thân, lá, rễ sinh trưởng mạnh sẽ ức chế việc hình thành các cơ quan sinh sản và khi hình thành hoa quả thì ức chế sự sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng. Đây là mối tương quan ức chế lẫn nhau thường xảy ra trong cây.

– Nguyên nhân

Về dinh dưỡng: Khi cơ quan dinh dưỡng sinh trưởng mạnh sẽ ưu tiên nguồn dinh dưỡng cho mình và do đó gây thiếu chất dinh dưỡng cho việc hình thành cơ quan sinh sản và dự trữ. Khi hoa được hình thành

thì nó là trung tâm thu hút chất dinh dưỡng về mình và các cơ quan dinh dưỡng không thể sinh trưởng được.

Về hocmon: Các hocmon hình thành trong cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản thường có tác dụng đối kháng nhau. Các chất kích thích sinh trưởng được hình thành trong các cơ quan dinh dưỡng ức chế hình thành hoa, còn các chất ức chế sinh trưởng được hình thành mạnh trong các cơ quan sinh sản và dự trữ lại ức chế sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng.

– Ý nghĩa

Hiểu biết này có ý nghĩa quan trọng trong việc điều chỉnh mối quan hệ giữa chúng để có lợi cho con người. Trong trường hợp cần thiết, ta có thể kéo dài giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng bằng phân đạm, nước và cả xử lí các chất kích thích sinh trưởng (chẳng hạn với các cây lấy thân lá). Với các cây lấy hạt hoặc củ, việc cần ức chế các cơ quan dinh dưỡng khi đã đạt được mức độ phát triển cần thiết để tập trung dinh dưỡng và tích lũy cho cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ sẽ cho năng suất tối ưu...

5. SỰ NẢY MẦM CỦA HẠT

Sự nảy mầm của hạt có thể xem là bắt đầu của quá trình sinh trưởng, phát triển của cây. Từ hạt đang ngủ nghỉ chuyển sang trạng thái nảy mầm là cả một quá trình biến đổi sâu sắc và nhanh chóng về hoá sinh và sinh lí xảy ra trong hạt.

5.1. Biến đổi hoá sinh

Đặc trưng nhất của các biến đổi hoá sinh trong khi nảy mầm là sự tăng đột ngột hoạt động thuỷ phân xảy ra trong hạt. Các hợp chất dự trữ dưới dạng các polime bị phân giải thành các chất monome phục vụ cho sự nảy mầm. Chính vì vậy mà các enzym thuỷ phân, đặc biệt là α -amylaza được tổng hợp mạnh và hoạt tính cũng được tăng lên nhanh khi hạt phát động sinh trưởng. Kết quả là tinh bột bị thuỷ phân thành đường làm nguyên liệu cho hô hấp và tăng áp suất thẩm thấu trong hạt. Với các hạt chứa nhiều protein, hoạt tính của proteaza tăng lên mạnh hơn hoặc hạt chứa nhiều chất béo thì hoạt tính của lipaza là ưu thế.

5.2. Biến đổi sinh lí

5.2.1. Biến đổi hô hấp

Biến đổi sinh lí đặc trưng nhất trong quá trình nảy mầm là hô hấp. Ngay sau khi hạt hút nước, hoạt tính của các enzym hô hấp tăng lên mạnh, làm cường độ hô hấp của hạt tăng lên rất nhanh. Việc tăng hô hấp đã giúp cây có đủ năng lượng cần thiết cho sự nảy mầm.

5.2.2. Biến đổi cân bằng hocmon

Trong quá trình nảy mầm có sự thay đổi cân bằng hocmon. Sự cân bằng hocmon điều chỉnh quá trình nảy mầm là cân bằng GA/ABA. Khi hạt đang ngủ nghỉ, hàm lượng ABA rất cao và GA là không đáng kể. Nhưng khi ngâm hạt, phôi phát động sinh trưởng nên tăng cường tổng hợp gibberelin làm hàm lượng của chúng tăng nhanh trong hạt còn ngược lại, hàm lượng ABA giảm dần.

Vì vậy, trong thực tiễn sản xuất, để phá ngủ nghỉ của hạt làm cho chúng nảy mầm để gieo thì phải xử lí GA.

5.3. Ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh đến sự nảy mầm

5.3.1. Nhiệt độ

– Giới hạn nhiệt độ cho sự nảy mầm phụ thuộc vào các loại hạt khác nhau. Nhiệt độ tối thích cho sự nảy mầm của đa số thực vật khoảng 25–28°C, với các cây nhiệt đới khoảng 30–35°C. Nhiệt độ tối cao cho sự nảy mầm của cây ôn đới là 35–37°C và với cây nhiệt đới là 37–40°C. Nhiệt độ tối thấp dao động nhiều tùy theo thực vật.

– Nhiệt độ ảnh hưởng đến tốc độ các phản ứng hoá sinh diễn ra trong quá trình nảy mầm và hô hấp của hạt. Khi mầm xuất hiện thì nhiệt độ ảnh hưởng đến sự sinh trưởng của mầm.

– Khi nảy mầm nếu gặp nhiệt độ thấp là điều kiện cho cây trải qua giai đoạn xuân hoá, ảnh hưởng tốt cho quá trình sinh trưởng và phát triển của thế hệ sau.

Bảng 7.2. Giới hạn nhiệt độ cho sự nảy mầm của một số hạt

Loại thực vật	Nhiệt độ (°C)		
	Cực tiểu (minimum)	Tối thích (optimum)	Cực đại (maximum)
Mạch (<i>Hordeum vulgare</i>)	3 – 4	26	28 – 30
Mì (<i>Triticum aestivum</i>)	3 – 4	25	32
Ngô (<i>Zea mays</i>)	8 – 10	35	45
Lúa (<i>Oryza sativa</i>)	10 – 12	35 – 37	44 – 50
Đậu Hà Lan (<i>Pisum sativum</i>)	1 – 2	30	35
Củ cải đường (<i>Brassica napus</i>)	1 – 2	30	40
Hướng dương (<i>Helianthus annuus</i>)	8 – 9	28	35
Dưa hấu (<i>Citrullus vulgaris</i>)	12 – 14	35	40
Thuốc lá (<i>Nicotiana tabacum</i>)	13 – 14	28	32 – 35
Bông (<i>Gossypium</i>)	12 – 26	37 – 44	44 – 50

5.3.2. Hàm lượng nước trong hạt

– Nước là điều kiện rất quan trọng cho sự nảy mầm. Hạt khô trong không khí có độ ẩm 10–14% thì ngủ nghỉ. Khi hạt hút nước đạt hàm lượng 50–70% thì hạt bắt đầu phát động sinh trưởng và nảy mầm.

– Nước là dung môi cho các phản ứng hoá sinh trong hạt đang nảy mầm và là điều kiện cần thiết cho hô hấp của hạt, cho quá trình sinh trưởng của mầm. Ngâm hạt vào nước là biện pháp đầu tiên trong kĩ thuật ngâm ủ hạt giống.

5.3.3. Hàm lượng oxi

Oxi rất cần cho sự nảy mầm vì cần cho hô hấp của hạt. Tuy nhiên, phản ứng của các loại hạt khác nhau với hàm lượng oxi trong nảy mầm rất khác nhau. Ví dụ hạt lúa mì nảy mầm thuận lợi trong không khí trong khi hạt lúa có thể nảy mầm tốt trong nước khi hàm lượng oxi chỉ đạt 0,2%.

Ngoài ra sự nảy mầm còn phụ thuộc vào ánh sáng, nồng độ dung dịch đất...

Vì vậy trong quá trình ngâm ủ hạt giống, người ta thường sử dụng nước ấm (3 sôi, 2 lạnh). Khi ủ cần đảo hạt để có đủ oxi cho hạt hô hấp và

giải phóng CO₂ tích tụ trong khối hạt. Khi gieo, nếu gặp mưa phải tháo nước và phá vầng để cung cấp oxi cho hạt nảy mầm tốt...

6. SỰ HÌNH THÀNH HOA

Sự hình thành hoa là dấu hiệu của việc chuyển tiếp cây từ giai đoạn sinh trưởng phát triển dinh dưỡng sang giai đoạn sinh trưởng phát triển sinh sản bằng việc chuyển hướng đột ngột từ hình thành mầm chồi và lá sang hình thành mầm hoa. Giai đoạn đầu tiên có tính chất quyết định là giai đoạn cảm ứng sự hình thành hoa. Sau đó hoa sẽ hình thành và phân hoá giới tính. Yếu tố cảm ứng cho sự hình thành hoa là nhân tố ngoại cảnh mà trong đó quan trọng nhất là nhiệt độ và ánh sáng. Trong phần này chỉ đề cập đến vai trò của nhiệt độ và ánh sáng trong việc cảm ứng hình thành hoa của thực vật.

6.1. Sự cảm ứng hình thành hoa bởi nhiệt độ (Sự xuân hoá)

6.1.1. Sự xuân hoá

Có rất nhiều thực vật mà nhiệt độ, đặc biệt là nhiệt độ thấp, có ý nghĩa rất quan trọng cho sự hình thành hoa của chúng. Ví dụ như với các cây hai năm như su hào, bắp cải... nếu thời kì dinh dưỡng của chúng trải qua một mùa đông lạnh thì sang năm sau mới ra hoa. Còn nếu như không có tác động của nhiệt độ thấp thì chúng giữ lại trạng thái dinh dưỡng không xác định. Một ví dụ khác: với cây lúa mì mùa đông, người ta phải gieo hạt vào trước mùa đông. Hạt giống được vùi trong tuyết qua đông. Sang mùa xuân khi tuyết tan và ấm thì hạt nảy mầm, cây sinh trưởng, phát triển và ra hoa kết hạt bình thường. Còn nếu gieo vào mùa xuân thì chúng chỉ sinh trưởng mà không ra hoa. Người ta có thể cho nảy mầm trong phòng và giữ trong điều kiện nhiệt độ thấp nhất định rồi gieo vào tháng 3–4 thì chúng sinh trưởng phát triển bình thường. Vì vậy người ta có thể biến lúa mì mùa đông thành lúa mì mùa xuân (xuân hoá lúa mì mùa đông) và khái niệm "xuân hoá" ra đời để chỉ ảnh hưởng của nhiệt độ thấp lên quá trình phát triển của thực vật.

6.1.2. Cơ quan cảm thụ nhiệt độ thấp

Trong phản ứng xuân hoá, cơ quan tiếp nhận nhiệt độ thấp là đỉnh sinh trưởng ngọn. Chỉ cần đỉnh sinh trưởng chịu tác động của nhiệt độ

thấp là đủ để gây nên sự phân hoá mầm hoa mà không cần nhiệt độ thấp ở các cơ quan khác. Chỉ có các tế bào đang phân chia ở đỉnh sinh trưởng mới cảm nhận ảnh hưởng của nhiệt độ thấp.

6.1.3. Giới hạn nhiệt độ và thời gian tiếp xúc với nhiệt độ thấp

Giới hạn nhiệt độ cho phản ứng xuân hoá rất khác nhau tùy theo thực vật. Nhìn chung, giới hạn đó trong khoảng 0°C – 15°C. Các cây ôn đới thường có nhiệt độ xuân hoá thấp hơn các cây nhiệt đới. Trong khoảng nhiệt độ xuân hoá, nếu nhiệt độ càng thấp thì thời gian tiếp xúc càng ngắn.

6.1.4. Giai đoạn miễn cảm nhiệt độ xuân hoá

Các thực vật khác nhau có giai đoạn miễn cảm với nhiệt độ thấp khác nhau. Với đa số cây lấy hạt như các cây hoà thảo thì giai đoạn xuân hoá là lúc nảy mầm và có thể trong giai đoạn bảo quản hạt. Với các cây khác, giai đoạn xuân hoá sẽ là một thời kì sinh trưởng dinh dưỡng nào đấy; ví dụ thời kì trái lá bàng ở cây bắp cải là lúc miễn cảm với nhiệt độ thấp.

6.1.5. Phản xuân hoá

Thời gian tác động của nhiệt độ thấp cần phải liên tục. Nếu thời kì xuân hoá chưa kết thúc thì tác động của nhiệt độ cao sẽ làm mất tác dụng của xuân hoá, cây không ra hoa. Đó là sự phản xuân hoá. Chẳng hạn, cây bắp cải gặp rét liên tục trong giai đoạn trái lá bàng thì ra hoa, còn rét không liên tục thì không ra hoa.

6.1.6. Về bản chất của xuân hoá

Người ta cho rằng: dưới tác động của nhiệt độ thấp, trong đỉnh sinh trưởng sản sinh ra một chất có bản chất hocmon (*Vernalin* – chất xuân hoá). Chất này sẽ vận chuyển đến tất cả các đỉnh sinh trưởng các cành để kích thích sự phân hoá mầm hoa. Vì vậy, chỉ cần đỉnh sinh trưởng tiếp xúc nhiệt độ thấp là đủ cho cả cây ra hoa.

6.1.7. Ý nghĩa của hiện tượng xuân hoá

Hiểu biết về xuân hoá của cây có ý nghĩa nhất định trong sản xuất.

– Bằng xử lý nhiệt độ thấp, người ta có thể biến cây lúa mì mùa đông thành lúa mì mùa xuân, cây hai năm thành cây một năm.

– Với hầu hết cây trồng, việc xử lý hoặc bảo quản hạt giống, củ giống ở nhiệt độ thấp (trong tủ lạnh hoặc kho lạnh) sẽ có tác dụng rất tốt cho thế hệ sau, rút ngắn thời gian sinh trưởng, ra hoa nhanh, tăng năng suất và phẩm chất thu hoạch. Chẳng hạn, việc xử lý nhiệt độ thấp cho củ giống hoa loa kèn có thể tạo ra hoa loa kèn trái vụ vào dịp Tết Nguyên đán, làm tăng hiệu quả kinh tế cho người sản xuất hoa. Bảo quản giống trong kho lạnh là biện pháp để giống tốt nhất.

6.2. Sự cảm ứng ra hoa bởi ánh sáng (Quang chu kì)

6.2.1. Khái niệm quang chu kì

Độ dài chiếu sáng ban ngày và bóng tối ban đêm có một vai trò rất quan trọng trong việc điều chỉnh quá trình hình thành hoa của thực vật. *Độ dài chiếu sáng tới hạn* trong ngày có tác dụng điều tiết quá trình sinh trưởng phát triển của cây và phụ thuộc vào các loài khác nhau gọi là hiện tượng quang chu kì. Mỗi loài thực vật có một thời gian chiếu sáng tới hạn nhất định làm mốc xác định để phân loại cây theo phản ứng quang chu kì.

6.2.2. Phân loại thực vật theo phản ứng quang chu kì

Tuỳ theo mức độ mẫn cảm của thực vật với quang chu kì mà người ta chia thực vật thành ba nhóm: cây ngày ngắn, cây ngày dài và cây trung tính.

– Nhóm cây ngày ngắn gồm những thực vật ra hoa khi có thời gian chiếu sáng trong ngày ngắn hơn thời gian chiếu sáng tới hạn. Nếu thời gian chiếu sáng vượt quá thời gian tới hạn thì cây chỉ ở trạng thái dinh dưỡng. Ví dụ như thuốc lá, lúa, kê, đay, hoa cúc...

– Nhóm cây ngày dài gồm các thực vật ra hoa khi độ dài chiếu sáng trong ngày dài hơn độ dài chiếu sáng tới hạn. Nếu thời gian chiếu sáng ngắn hơn thời gian tới hạn thì không ra hoa. Ví dụ các thực vật có quế hương ở các vùng ôn đới như mì, mạch, củ cải đường, bắp cải, su hào...

– Các cây trung tính không mẫn cảm với quang chu kì mà chúng chỉ ra hoa khi đạt được mức độ sinh trưởng nhất định như có được số lá cần thiết thì ra hoa. Ví dụ cây cà chua có thể coi là cây trung tính.

6.2.3. Vai trò thời kì sáng và thời kì tối

Một vấn đề quan trọng đặt ra là: *trong phản ứng quang chu kì, thời kì sáng hay thời kì tối quyết định cho sự ra hoa?* Rất nhiều thí nghiệm tiến hành theo hướng trên và cho ra kết quả rõ ràng.

– Với cây ngày ngắn ta có thể thiết kế thí nghiệm sau:

10 giờ sáng + 14 giờ tối \longrightarrow Ra hoa

10 giờ sáng + 10 giờ tối \longrightarrow Không ra hoa

14 giờ sáng + 14 giờ tối \longrightarrow Ra hoa

Như vậy, cây ngày ngắn là cây đêm dài vì chúng cần bóng tối dài hơn để phân hóa hoa.

– Thí nghiệm tương tự cho cây ngày dài:

15 giờ sáng + 9 giờ tối \longrightarrow Ra hoa

15 giờ sáng + 15 giờ tối \longrightarrow Không ra hoa

9 giờ sáng + 9 giờ tối \longrightarrow Ra hoa

Kết quả đó cũng chứng tỏ độ dài tối quyết định sự ra hoa và cây ngày dài thực chất là cây đêm ngắn vì chúng cần độ dài tối ngắn hơn để ra hoa.

Như vậy, *bóng tối là yếu tố cảm ứng và có ý nghĩa quyết định cho sự ra hoa*. Còn độ dài chiếu sáng trong ngày chỉ có ý nghĩa về định lượng tức liên quan đến số lượng hoa và kích thước hoa mà không ảnh hưởng đến sự ra hoa.

6.2.4. Hiệu ứng quang chu kì và quang gián đoạn

– *Hiệu ứng quang chu kì*

Quang chu kì cảm ứng không cần thiết kéo dài trong suốt đời sống của cây mà chỉ cần tác động một khoảng thời gian nhất định trong một giai đoạn nào đấy gọi là *hiệu ứng quang chu kì*. Số lượng quang chu kì

cảm ứng thay đổi tùy thuộc vào loài và mức độ mẫn cảm với quang chu kì. Về nguyên tắc, số quang chu kì cảm ứng càng ít thì cây càng mẫn cảm với quang chu kì. Ví dụ như giống đậu tương *Biloxi* chỉ cần 1–2 quang chu kì ngày ngắn là đủ để ra hoa, thời gian còn lại có thể là ngày dài. Trường hợp này là cực kì mẫn cảm với quang chu kì ngày ngắn và được coi là cây ngày ngắn điển hình.

– *Quang gián đoạn*

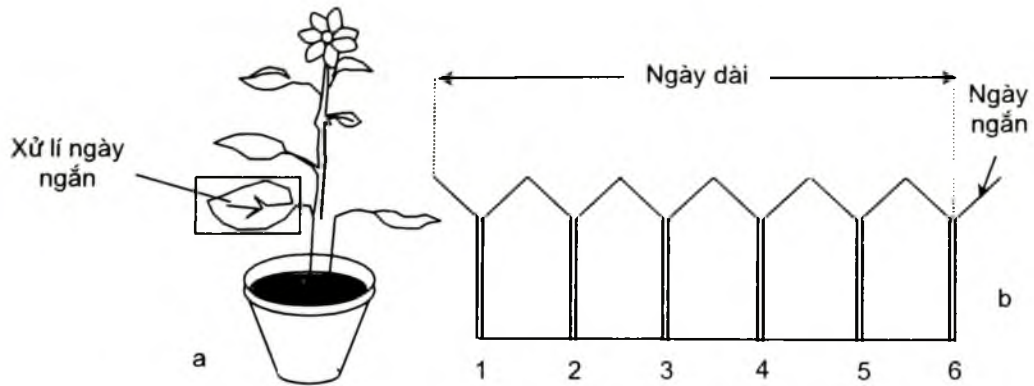
Nếu ta ngắt quãng bóng tối ban đêm với cây ngày ngắn bằng khoảng khắc chiếu sáng thì sẽ mất hiệu ứng quang chu kì, có nghĩa là đã chia đêm dài thành hai đêm ngắn rồi và cây không ra hoa. Hiện tượng đó gọi là *quang gián đoạn*. Chẳng hạn, để phá sự ra hoa không có lợi của mía, người ta thường bắn pháo sáng vào giữa đêm để chia đêm dài thành hai đêm ngắn.

6.2.5. Cơ quan cảm thụ quang chu kì

Cơ quan tiếp nhận quang chu kì cảm ứng là lá. Tuy nhiên, không cần thiết tất cả các lá trên cây nhận quang chu kì cảm ứng mà chỉ cần một số lá hoặc cành nhận quang chu kì cảm ứng là đủ. Các cành khác có thể ở quang chu kì khác (hình 7.9).

6.2.6. Bản chất của quang chu kì

Khi nhận được quang chu kì cảm ứng thì trong các lá xuất hiện các chất nào đó có bản chất hormone và chúng có thể dễ dàng vận chuyển đi khắp nơi trong cây để kích thích sự phân hoá mầm hoa. Hormone điều chỉnh ra hoa này không có tính chất đặc hiệu cho loài.



Hình 7.9. "Hocmon ra hoa" được tạo ra trong lá vận chuyển đến các cành để kích thích sự hình thành hoa

- a. Cây ngày ngắn (Xanthium) chỉ cần để một lá trong quang chu kì ngày ngắn cũng ra hoa;
- b. Ghép 6 cây Xanthium liên tiếp, một cành để trong ngày ngắn còn 5 cành trong ngày dài, tất cả đều ra hoa.

6.2.7. Ý nghĩa của quang chu kì

Hiểu biết về quang chu kì có một ý nghĩa quan trọng trong sản xuất.

– Thứ nhất là việc nhập nội giống cây trồng

Với các cây lấy hạt, củ, quả... thì quang chu kì nơi xuất xứ phải phù hợp với quang chu kì nơi nhập đến. Nếu sai lệch về quang chu kì, chúng sẽ không ra hoa... Còn với các cây lấy cơ quan dinh dưỡng như rau ăn lá chẳng hạn thì không cần chú ý nhiều đến quang chu kì...

– Thứ hai là việc bố trí thời vụ trồng

Đối với các cây trồng mẫn cảm với quang chu kì, khi gặp quang chu kì thuận lợi sẽ ra hoa ngay bất chấp thời gian sinh trưởng được bao nhiêu. Do đó phải bố trí thời vụ sao cho chúng phát triển đủ các cơ quan dinh dưỡng để khi gặp quang chu kì cảm ứng chúng ra hoa quả thì mới có năng suất cao. Còn nếu bố trí không đúng thời vụ thích hợp thì hoặc thời gian sinh trưởng thân lá quá dài hoặc quá ít đều không có lợi.

– Thứ ba là thực hiện quang gián đoạn để phá bỏ sự ra hoa không có lợi cho con người như với mía, thuốc lá... Mía và thuốc lá là cây ngày ngắn tức cần đêm dài để ra hoa. Lợi dụng đặc tính đó, các nước trồng

mía tập trung như Hawaii, Cuba... thường bắn pháo sáng vào ban đêm để chia đêm dài thành hai đêm ngắn vào giai đoạn phân hóa mầm hoa để phá bỏ sự ra hoa của chúng. Nếu nhân giống khoai tây bằng cành giâm thì ta cần các cành non trẻ. Nếu để khoai tây hình thành củ thì các cành chóng già. Để ngăn ngừa sự hình thành củ của cây mẹ, người ta bật ánh sáng đèn một khoảng khắc vào ban đêm...

– Ngoài ra, khi *lai giống* mà bố và mẹ không có quang chu kì phù hợp thì ta phải thực hiện quang chu kì nhân tạo để chúng ra hoa cùng một lúc thuận lợi cho quá trình thụ phấn, thụ tinh.

7. SỰ HÌNH THÀNH QUẢ VÀ SỰ CHÍN CỦA QUẢ

7.1. Sự hình thành quả

7.1.1. Sự thụ phấn, thụ tinh

– *Sự thụ phấn, thụ tinh* là khởi đầu cho sự hình thành quả và hạt. Sau khi hạt phấn rơi trên núm nhụy, chúng hút chất nhày ở đầu nhụy, trương lên và nảy mầm tạo nên ống phấn. Ống phấn sinh trưởng, chui vào vòi nhụy, kéo dài tận noãn. Tại đây, quá trình thụ tinh xảy ra. Một tinh tử thụ tinh cho tế bào trứng tạo nên hợp tử (2n). Một tinh tử khác sẽ thụ tinh cho tế bào phôi tâm (2n) để thành nội nhũ (3n). Đây là sự thụ tinh kép.

– *Hạt phấn nảy mầm và ống phấn sinh trưởng* được là nhờ có auxin dự trữ trong hạt phấn và sự kích thích của dịch tiết ra từ vòi nhụy.

– *Ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh*

Sự thụ phấn và thụ tinh chịu tác động rất nhiều của các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ và ẩm độ không khí...

+ Nhiệt độ thấp thì hạt phấn không thể nảy mầm và ống phấn không sinh trưởng được, quá trình thụ tinh không xảy ra, phôi không hình thành và không có hạt, tỉ lệ lép cao. Đó là trường hợp khi cây nở hoa gặp rét, tỉ lệ lép tăng lên. Nhiệt độ quá cao cũng không thuận lợi cho sự thụ tinh.

+ Ẩm độ không khí ảnh hưởng trực tiếp đến sự nảy mầm của hạt phấn. Độ ẩm quá thấp thì hạt phấn không có khả năng nảy mầm. Vì vậy

nếu cây nở hoa mà gặp gió Tây Nam ở miền Trung khô nóng thì giảm năng suất nghiêm trọng. Tuy nhiên nếu nở hoa mà gặp mưa to thì sẽ trôi hạt phấn và khó tung phấn cũng gây hại.

+ Ngoài ra gió to cũng không thuận lợi cho quá trình thụ phấn vì hạt phấn rất nhẹ bị cuốn theo gió.

Vì vậy, trong sản xuất, ta cần quan tâm đến việc bố trí thời vụ cây trồng sao cho lúc nở hoa gặp điều kiện thuận lợi nhất cho quá trình thụ phấn và thụ tinh, tránh các đợt rét, gió khô nóng, gió mùa Đông Bắc, hoặc mưa nhiều...

7.1.2. Sự hình thành và sinh trưởng của quả

– Hợp tử sẽ phát triển thành phôi và sau đó là hạt, bầu sinh trưởng thành quả. Phôi hạt là nơi tổng hợp mạnh mẽ các chất kích thích sinh trưởng có bản chất auxin và gibberelin. Các chất này khuếch tán vào bầu và kích thích bầu lớn lên thành quả. Vì vậy, quả chỉ được hình thành sau khi thụ tinh, còn nếu không thụ tinh thì hoa sẽ rụng và quả không được hình thành.

– Kích thước và hình dáng của quả là do hàm lượng và sự vận chuyển của các hormone nội sinh từ phôi đến bầu quyết định. Nếu sự vận chuyển của hormone ra mọi hướng của bầu không đều nhau sẽ cho các quả có hình dáng không bình thường.

7.1.3. Quả không hạt

– Nếu ta phun auxin ngoại sinh cho hoa trước khi thụ tinh thì auxin này sẽ khuếch tán vào bầu thay cho nguồn auxin từ phôi, do đó quả cũng được hình thành mà không cần thụ tinh và quả sẽ không có hạt. Đây là cơ sở để tạo quả không hạt.

Người ta xử lí auxin cho cà chua, bầu bí, cam quýt... hoặc GA cho nho có thể tạo nên quả không hạt hoặc ít hạt hơn.

– Trong thực tế, tồn tại nhiều loại quả không hạt. Có thể do nguyên nhân di truyền như cây tam bội, lệch bội... sẽ không kết hạt. Cũng có thể do hàm lượng auxin nội sinh trong hoa cao có khả năng khuếch tán trực tiếp vào bầu mà không cần thụ tinh và cũng có thể có thụ tinh xảy

ra nhưng trong quá trình phát triển, phôi bị teo dần đi và không hình thành hạt... Tùy theo các loại thực vật và điều kiện cụ thể mà có cơ chế tạo quả không hạt khác nhau.

7.2. Sự chín của quả

Sự chín của quả là một quá trình biến đổi rất sâu sắc và nhanh chóng gắn liền với những biến đổi về sinh lí và hoá sinh trong quả.

7.2.1. Các biến đổi sinh lí

Biến đổi sinh lí đặc trưng cho sự chín của quả là biến đổi hô hấp và cân bằng hocmon trong quả.

– Biến đổi hô hấp

Trong quá trình chín, có sự tăng rất nhanh về cường độ hô hấp và sau đó cũng giảm hô hấp rất nhanh tạo nên một đỉnh hô hấp gọi là *hô hấp bột phát*. Hô hấp bột phát thay đổi theo từng loại quả. Hô hấp bột phát càng mạnh thì tốc độ chín càng nhanh.

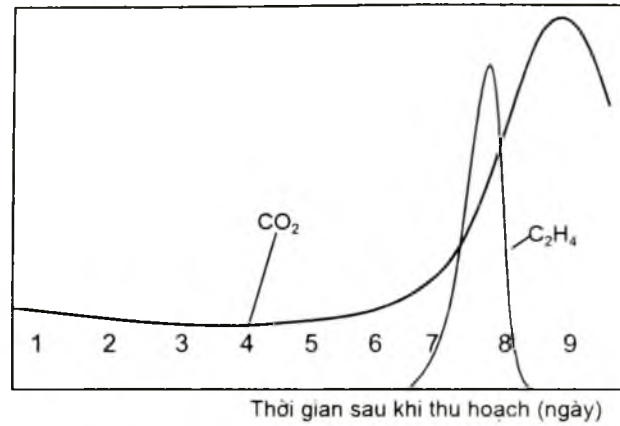
Người ta phân thành hai loại quả: quả có hô hấp bột phát và quả không hô hấp bột phát. Các quả có hô hấp bột phát có tốc độ chín rất nhanh như chuối, mít, đu đủ, xoài, nhãn, vải... Còn quả không có hô hấp bột phát (cũng tăng hô hấp nhưng không nhanh) thường chín rất chậm như cam, chanh, bưởi, dưa, bí..

– Biến đổi hocmon

Quả xanh có hàm lượng auxin cao và etilen rất thấp. Nhưng khi quả chín, auxin bị phân hủy và sự tổng hợp etilen tăng nhanh. Sự tăng hàm lượng etilen rất nhanh, sau đó giảm cũng rất nhanh tạo nên đỉnh bột phát của etilen gần trùng với đỉnh của hô hấp. Thực ra, sự tăng etilen là nguyên nhân kích thích mạnh hô hấp bột phát. Người ta có thể điều chỉnh sự cân bằng auxin/etilen để xử lí quá trình chín của quả (hình 7.10).

Sự giải phóng CO₂

Hàm lượng Etilen



Hình 7.10. Mối quan hệ giữa hô hấp và hàm lượng etilen trong quả đang chín

7.2.2. Biến đổi hoá sinh

Khi quả chín, có sự biến đổi hoá sinh rất mạnh mẽ và nhanh chóng gắn liền với các biến đổi về màu sắc, độ mềm và hương vị đặc trưng cho từng loại quả.

– Biến đổi màu sắc

Trong quả xanh, hàm lượng diệp lục rất cao, trong khi đó hàm lượng của carotenoid thấp hơn nên màu sắc của quả chủ yếu là màu xanh của diệp lục. Trong thời gian này, quang hợp của quả cũng đóng góp một phần quan trọng cung cấp các chất cho quả. Khi quả chín, có sự phân hủy diệp lục rất nhanh làm cho diệp lục biến mất mà không được tổng hợp thêm, trong khi đó carotenoid không bị phân hủy nên màu sắc của quả chín chủ yếu là màu của carotenoid (vàng, da cam, đỏ...). Ngoài ra, trong quá trình chín có sự xuất hiện một số sắc tố dịch bào cũng có màu sắc sặc sỡ đặc trưng cho từng loại quả.

– Biến đổi độ mềm

Quả còn xanh rất cứng là do các tế bào dính kết chặt với nhau bằng chất pectat canxi. Khi quả chín, do hoạt tính của enzym pectinaza tăng

nhanh nên pectat canxi bị phân hủy và các tế bào rời rạc. Quá trình này xảy ra càng nhanh khi hàm lượng etilen càng cao.

– *Biến đổi về vị*

Quả xanh thường có vị chua, chát, đắng... là do chứa các axit hữu cơ, tanin, ancaloit... Khi quả chín, do hoạt động xúc tác của các enzym, chúng bị phân huỷ làm mất các vị đó. Quá trình chuyển hoá này cũng có thể theo chiều hướng hình thành đường (saccarozơ, fructozơ...). Mặt khác, các tinh bột dự trữ trong quả bị phân huỷ thành đường nên hàm lượng đường đơn càng tăng và quả càng ngọt. Các quả có dự trữ tinh bột như chuối, đu đủ, xoài, dưa hấu, dưa bở... thì sự phân huỷ tinh bột thành đường là chính; còn các quả không có tinh bột như cam, quýt, khế... thì sự chuyển hoá axit hữu cơ, tanin... thành đường là quan trọng.

– *Biến đổi hương*

Quả xanh thường không có hương đặc trưng nhưng khi quả chín sẽ xuất hiện mùi hương rất đặc trưng cho từng loại quả. Đây là các chất hữu cơ bay hơi được tổng hợp nhanh chóng trong quá trình chín. Các chất này có bản chất là các este, andêhit, xeton... đặc trưng cho từng loại quả.

Trong thực tế, người ta có biện pháp rấm cho quả chín nhanh. Mục đích là tạo điều kiện nhiệt độ thích hợp cho sự chín và xử lý một số chất kích thích sự chín như thấp hương, ủ một số lá có hương như lá xoan, ủ etilen hoặc axetilen...

8. SỰ RỤNG CỦA CƠ QUAN

8.1. Sự rụng lá và quả

Rụng là sự phân tách một phần của cây khỏi cơ thể mẹ, như sự rụng lá, rụng quả...

– Sự rụng là một trong những quá trình sinh lí phức tạp ở trong cây gắn liền với tuổi và sự hoá già của cơ quan. Một số thực vật có sự rụng lá về mùa thu trước khi vào đông do điều kiện thời tiết quá khắc nghiệt, nhưng sang mùa xuân thì cây thay bộ lá mới hoạt động sinh lí mạnh hơn. Với các cây gỗ thường xanh quanh năm thì sự rụng lá xảy ra

thường xuyên để thay thế các lá già không còn khả năng quang hợp nữa thành các lá mới có sức sống cao hơn.

– Các quả non thường có thời kì rụng sinh lí do thiếu hocmon và cả dinh dưỡng mà một số quả phải tự cắt đi để nhường hocmon và dinh dưỡng cho các quả khác sinh trưởng. Sự rụng của quả thường mạnh mẽ vào lúc phôi sinh trưởng nhanh và lúc phình to của quả vì lúc này chúng cần nhiều chất dinh dưỡng và hocmon nhất. Vì vậy, sự rụng của lá và quả có thể xem là một phản ứng thích nghi của cây để tồn tại.

8.2. Về mặt giải phẫu

– Sự rụng của lá và quả là do sự hình thành tầng rời ở gốc cuống lá và cuống quả. Tầng rời gồm một số lớp tế bào nhu mô đặc biệt có đặc trưng giải phẫu là: tế bào bé, tròn, chất nguyên sinh đặc, gian bào ít, không hoá gỗ và bản, thiếu yếu tố sợi trong hệ thống dẫn... Các đặc điểm cấu trúc đó làm cho vùng tế bào này yếu hơn các vùng khác.

– Khi có các yếu tố cảm ứng sự rụng thì tầng rời xuất hiện nhanh chóng. Trong các tế bào này, các pectin gắn kết các tế bào bị phân huỷ nhanh do hoạt tính của enzym pectinaza tăng mạnh trong vùng này. Kết quả là các tế bào rời rạc và lá hoặc quả chỉ còn giữ lại bằng bó mạch mỏng manh. Do có khối lượng của lá và quả nên chỉ cần một tác động cơ giới nhỏ như gió nhẹ, côn trùng, chim... có thể gây nên sự rụng của chúng.

8.3. Cân bằng hocmon của sự rụng

– Sự rụng của cơ quan được điều chỉnh bằng sự cân bằng hocmon trong chúng. Đây là sự cân bằng của auxin/ABA+etilen. Trong lá xanh, auxin được tổng hợp trong phiến lá và vận chuyển qua cuống lá ngăn cản quá trình tạo tầng rời. Nhưng khi già lá, không còn khả năng tổng hợp auxin nữa mà thay vào đó là tổng hợp ABA và etilen và do đó kích thích tầng rời xuất hiện. Trong quả, auxin được tạo nên trong phôi hạt. Nếu loại trừ hạt khỏi quả thì quả nhanh chóng rụng. Khi có một lí do nào đó gây giảm sút sự tổng hợp auxin trong phôi hạt thì tầng rời xuất hiện và quả rụng.

– Etilen và ABA có tác dụng đối kháng tuyệt đối với auxin trong sự rụng của lá và quả. Khi có một tác nhân nào đó cảm ứng sự rụng thì lập

tức trong lá và quả tăng cường tổng hợp và tích lũy ABA và etilen, tăng rời xuất hiện và gây ra sự rụng của chúng.

8.4. Ngoại cảnh cảm ứng sự rụng

Sự rụng còn chịu tác động rất mạnh mẽ của các nhân tố ngoại cảnh như nhiệt độ quá cao hoặc quá thấp, hạn hoặc úng, sâu bệnh, thiếu dinh dưỡng... Đây là các nhân tố cảm ứng sự xuất hiện tăng rời vì khi gặp các điều kiện "stress" này thì trong chúng tăng mạnh tổng hợp ABA và etilen. Vì vậy, trong sản xuất, để hạn chế sự rụng, người ta phải đảm bảo các điều kiện thuận lợi về nước, dinh dưỡng cũng như bố trí thời vụ thích hợp...

8.5. Điều chỉnh sự rụng

Trong sản xuất, người ta điều chỉnh sự rụng theo hai hướng.

– Muốn kìm hãm sự rụng lá và quả phải xử lí các chất auxin cho quả non và lá, đồng thời bảo đảm đủ nước và dinh dưỡng cho cây. Hiện nay trên thị trường tồn tại khá nhiều các chế phẩm phun qua lá. Các chế phẩm này cũng có tác dụng hạn chế sự rụng. Thành phần của chúng có auxin và một số nguyên tố vi lượng và đa lượng cần thiết. Các chế phẩm này phun cho quả non có thể làm tăng tỉ lệ đậu quả.

– Cũng có nhiều trường hợp cần làm rụng lá trước khi thu hoạch để bổ sung nguồn chất hữu cơ cho đất và tạo điều kiện dễ dàng cho thu hoạch như với đậu tương, bông... người ta có thể sử dụng các chất ức chế sinh trưởng như ethrel hoặc một số chất khác như natri clorat, amoni xitrat...

9. TRẠNG THÁI NGỦ NGHỈ CỦA THỰC VẬT

9.1. Khái niệm về sự ngủ nghỉ

– Hoạt động sinh trưởng của các thực vật bậc cao luôn chịu tác động theo mùa rõ rệt. Những cây lâu năm có mùa sinh trưởng nhanh, có mùa sinh trưởng chậm và thậm chí có thời gian cây ngừng sinh trưởng và bước vào một thời kì ngủ nghỉ. Còn những thực vật hàng năm thì chu kì sống kết thúc bằng sự chết, nhưng các hạt, củ, căn hành của chúng vẫn sống trong trạng thái ngừng sinh trưởng và ngủ nghỉ.

– Trong thời kì ngủ nghỉ đó, có sự giảm sút mạnh mẽ các quá trình trao đổi chất, các hoạt động sinh lí trong cơ thể dẫn đến cây ngừng sinh trưởng. Các thực vật ôn đới vào mùa đông thường trút lá và bước vào trạng thái ngủ đông cho đến mùa xuân thì bắt đầu sinh trưởng lại. Như vậy, sự ngủ nghỉ được xem là một phản ứng thích nghi của cây và có thể trở thành một đặc tính di truyền của loài.

9.2. Phân loại các trạng thái ngủ nghỉ

Có hai trạng thái ngủ nghỉ do các nguyên nhân khác nhau điều chỉnh: ngủ nghỉ bắt buộc và ngủ nghỉ sâu.

– *Ngủ nghỉ bắt buộc* xảy ra khi gặp điều kiện ngoại cảnh không thuận lợi cho sự sinh trưởng như thiếu nước, nhiệt độ thấp, quang chu kì không thích hợp... Trong các trường hợp đó, cơ thể buộc phải ngừng sinh trưởng và bước vào trạng thái ngủ nghỉ. Ví dụ như các loại hạt phơi khô có hàm lượng nước 10 – 14% (nước tự do không còn) thì chúng bước vào trạng thái ngủ nghỉ bắt buộc, nhưng khi ngâm các hạt đó vào nước thì lập tức chúng nảy mầm ngay. Một số thực vật trước khi vào mùa đông do điều kiện nhiệt độ thấp không thuận lợi cho sinh trưởng nên rụng lá và ngủ nghỉ đông bắt buộc; nhưng khi sang mùa xuân có điều kiện thuận lợi thì chúng nảy lộc, đâm chồi mạnh mẽ...

Trạng thái ngủ nghỉ bắt buộc là phản ứng thích nghi của cây chống lại các điều kiện bất lợi để sống sót vì ở trạng thái ngủ nghỉ, tính chống chịu của cây với điều kiện bất thuận tăng lên rất nhiều.

– *Ngủ nghỉ sâu* xảy ra không phải do điều kiện ngoại cảnh bất thuận cho sinh trưởng mà do nguyên nhân nội tại của chúng không cho phép sinh trưởng được nên phải ở trạng thái ngủ nghỉ sâu. Sự ngủ nghỉ sâu được điều chỉnh bằng các tác nhân bên trong, nên còn được gọi là ngủ nghỉ nội sinh. Vì vậy trong thời gian đang ngủ nghỉ dù điều kiện ngoại cảnh rất thuận lợi cho sinh trưởng cũng không thể làm chúng sinh trưởng được. Ví dụ như củ khoai tây, củ hành tỏi, củ hoa loa kèn... sau khi thu hoạch xong mà đem gieo thì không thể nảy mầm được mà phải có một thời gian ở trong trạng thái ngủ nghỉ sâu. Thời gian ngủ nghỉ sâu bao lâu thì hoàn toàn phụ thuộc vào giống mà không phụ thuộc vào ngoại cảnh. Nhiều loại hạt, đặc biệt các hạt có vỏ dày và cứng cũng phải

có thời gian ngủ nghỉ nhất định hoặc phải xử lý mới nảy mầm được. Ngủ nghỉ sâu cũng là một phản ứng thích nghi của cây có tính lịch sử và đã trở thành đặc tính di truyền của giống.

9.3. Nguyên nhân ngủ nghỉ sâu

Có khá nhiều nguyên nhân gây ra ngủ nghỉ sâu, có thể chia thành 3 nguyên nhân cơ bản sau:

– Sự cân bằng hocmon

Sự cân bằng hocmon trong cơ quan hoặc cây điều chỉnh sự ngủ nghỉ là GA/ABA nghiêng về phía tích lũy quá nhiều axit abxixic mà hàm lượng của gibberelin thì quá thấp. Sự có mặt một lượng lớn ABA đã ức chế toàn bộ quá trình biến đổi trong chúng đặc biệt là sự sinh tổng hợp các enzym thủy phân để phân hủy các chất dự trữ thành chất đơn giản cần cho sự nảy mầm. Trạng thái ngủ nghỉ sẽ chấm dứt khi hàm lượng ABA giảm xuống mức tối thiểu, nên cần một thời gian nhất định để phân hủy dần dần ABA nếu không có sự xử lý của con người.

– Cấu tạo của lớp vỏ hạt, vỏ củ rất bền vững, không thể thấm nước, thấm khí nên không thể tiến hành trao đổi chất bình thường và chúng không thể nảy mầm được. Loại hạt có vỏ dày và cứng như hạt táo, đào, mận, trầu, sỏ... hoặc vỏ củ khoai tây cấu tạo bằng bản không thể thấm nước, thấm khí... Chúng cần một thời gian nhất định để tính thấm của lớp vỏ tăng dần lên mới nảy mầm được.

– Phôi hạt chưa chín xong về sinh lí nên cần có thời gian tiếp tục chín sau khi thu hoạch gọi là thời kì *chín sau*. Có hai khái niệm về sự chín: chín hình thái là chín của vỏ quả, hạt; còn chín sinh lí là chín của phôi hạt. Khi phôi hạt hoàn thành tất cả các biến đổi chất để có thể cho một cơ thể mới ra đời thì gọi là chín sinh lí. Chín hình thái và chín sinh lí xảy ra cùng một lúc nhưng không phải bao giờ cũng kết thúc cùng nhau. Thông thường thì chín hình thái kết thúc trước chín sinh lí nên sau khi thu hoạch xong thì quá trình chín sinh lí vẫn tiếp tục và chúng ở trạng thái ngủ nghỉ. Độ dài của thời gian chín sau tùy thuộc vào giống.

9.4. Điều chỉnh trạng thái ngủ nghỉ

Từ việc hiểu biết các nguyên nhân gây ra sự ngủ nghỉ mà ta có thể

can thiệp để điều chỉnh sự ngủ nghỉ có lợi cho con người. Sự điều chỉnh này có thể theo hai hướng: phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ làm nảy mầm gọi là phá ngủ và kéo dài thời kì ngủ nghỉ trong kho bảo quản.

– *Phá ngủ*: Để phá ngủ, người ta sử dụng các biện pháp sau đây.

+ Biện pháp cơ giới thường được sử dụng với các loại hạt có vỏ cứng. Người ta chà xát cho mỏng vỏ, ghè nhẹ cho nứt vỏ (không gây thương tổn phôi hạt), hoặc dùng axit ngậm cho mỏng vỏ ngoài... Với củ khoai tây, có thể làm xây xát lớp vỏ bên ngoài củ. Tuy nhiên, biện pháp cơ giới rất dễ gây thương tổn và dễ dàng cho nấm bệnh xâm nhập.

+ Biện pháp tăng tính thấm cho vỏ hạt và củ như xếp một lớp hạt, một lớp cát ẩm thì sau một thời gian nhất định, tính thấm của hạt tăng lên và hạt có thể nảy mầm. Biện pháp xếp lớp thường được ứng dụng với các hạt có vỏ cứng ở các nước ôn đới như hạt đào, hạt mận... Cũng có thể sử dụng hoá chất để làm tăng tính thấm như axit nitric xử lí cho hạt lúa trước khi gieo, một số chất khí xông hơi có thể phá ngủ cho khoai tây như H_2S , etilen clohidrin, CCl_4 ... đều có khả năng tác động đến lớp vỏ làm tăng tính thấm của chúng.

+ Biện pháp phá ngủ quan trọng nhất là sử dụng các chất kích thích sinh trưởng để điều chỉnh sự cân bằng hocmon theo hướng nảy mầm. Người ta thường sử dụng giberelin (GA_3) để tăng tỉ lệ GA/ABA , kích thích nảy mầm. Ví dụ để phá ngủ cho củ khoai tây tạo củ giống trồng thêm vụ khoai tây mới, có thể phun hoặc ngậm khoai tây mới thu hoạch với dung dịch GA_3 nồng độ 2 – 5ppm rồi ủ cho nảy mầm. Nếu kết hợp đồng thời vừa điều chỉnh cân bằng hocmon và tính thấm thì hiệu quả phá ngủ sẽ cao hơn. Tập thể các nhà khoa học ở trường Đại học Nông nghiệp I đã nghiên cứu thành công quy trình phá ngủ tổng hợp cho khoai tây đảm bảo sau 7 ngày tỉ lệ nảy mầm đạt 90–100%. Biện pháp này bao gồm các công đoạn: phun GA_3 kết hợp với thioure, sau đó xông hơi bằng CS_2 hoặc CCl_4 trong 3 ngày rồi đem ủ ẩm. Sau 7 ngày có thể đem củ giống nảy mầm trồng lại được.

+ Biện pháp xử lí nhiệt độ thấp cũng có thể kích thích nảy mầm cho hạt, củ giống. Khi xử lí nhiệt độ thấp, hàm lượng GA tăng lên và ABA giảm đi. Ví dụ như có thể xử lí nhiệt độ thấp cho củ giống hành, tỏi, loa

kèn, lay ơn... trong một thời gian nhất định tùy theo giống thì chẳng những chúng nảy mầm ngay khi trồng mà sự sinh trưởng của cây rất tốt, rút ngắn thời gian sinh trưởng. Biện pháp này có thể làm cho hoa loa kèn ra hoa sớm vào dịp Tết, tăng hiệu quả kinh tế rất nhiều. Biện pháp bảo quản lạnh hạt giống và củ giống là biện pháp rất tốt hiện nay.

– Kéo dài thời kì ngủ nghỉ

Biện pháp kéo dài thời kì ngủ nghỉ thường được áp dụng trong việc bảo quản, vì trạng thái ngủ nghỉ là trạng thái bảo quản tốt nhất, ít hao hụt nhất. Người ta sử dụng các chất có tác dụng ức chế nảy mầm như MH (malein hidrazit), MENA (metyl este của α -NAA)... cho việc bảo quản củ khoai tây, hành tỏi... Có thể phun các chất này trước khi thu hoạch hoặc sau khi thu hoạch.

Cũng có thể kéo dài thời kì ngủ nghỉ bằng bảo quản ở nhiệt độ thấp trong tủ lạnh và trong kho lạnh. Nhiệt độ thấp có thể làm chậm sự nảy mầm của hạt trong kho lạnh, nhưng chúng có thể nảy mầm ngay khi gieo ra ruộng.

TÓM TẮT CHƯƠNG 7

■ Sinh trưởng và phát triển là kết quả hoạt động tổng hợp của tất cả các hoạt động sinh lí xảy ra trong cây. Sinh trưởng và phát triển là hai mặt biến đổi về lượng và biến đổi về chất có quan hệ mật thiết, đan xen nhau được thể hiện trong hai giai đoạn sinh trưởng phát triển dinh dưỡng và sinh trưởng phát triển sinh sản...

■ Nhân tố có ý nghĩa quyết định điều chỉnh quá trình sinh trưởng và phát triển của cây là sự điều chỉnh hocmon. Các chất thuộc nhóm kích thích sinh trưởng gồm có auxin, gibberelin, xytokinin... kích thích sự hình thành và sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng; còn các chất ức chế sinh trưởng gồm axit abxixic, etilen... ức chế sinh trưởng và kích thích sự hình thành và phát triển của các cơ quan sinh sản và dự trữ. Sự cân bằng chung giữa hai tác nhân kích thích và ức chế đó có ý nghĩa rất quan trọng trong điều chỉnh sự phát triển cá thể của cây. Còn cân bằng riêng giữa hai hoặc vài chất riêng biệt sẽ điều chỉnh từng quá trình sinh trưởng phát triển độc lập. Con người có thể điều chỉnh các cân bằng đó theo hướng có lợi cho mình. Ngày nay, có rất nhiều chất điều hòa sinh trưởng tổng hợp được sử dụng rộng rãi nhằm điều chỉnh quá trình sinh trưởng và phát triển của cây trồng làm tăng năng suất và phẩm chất thu hoạch...

■ Sự sinh trưởng, phát triển của toàn cây bắt nguồn từ sự sinh trưởng và phân hóa tế bào. Sự sinh trưởng của tế bào gồm sự phân chia tế bào được hoạt hóa bởi xytokinin, còn sự dẫn tế bào được kích thích bởi auxin và gibberelin. Sự phân hóa của tế bào là sự chuyển tế bào thành các mô chuyên hóa khác nhau. Mỗi một tế bào có một bộ gen (ADN) đầy đủ cho một cơ thể trưởng thành để trong điều kiện thích hợp có thể phát triển thành một cơ thể hoàn chỉnh. Tính toàn năng cùng với khả năng phân hóa và phản phân hóa là cơ sở cho việc nuôi cấy mô tế bào thực vật phục vụ cho việc vi nhân giống cây trồng và các ứng dụng khác.

■ Sự tương quan giữa các cơ quan đang sinh trưởng tạo nên tính toàn vẹn của thực vật. Sự tương quan kích thích xảy ra giữa các cơ quan với nhau như mối quan hệ tương quan kích thích giữa hệ thống rễ và

thân lá. Tương quan ức chế biểu thị mối tương quan ức chế giữa các cơ quan với nhau như giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản hoặc sự ức chế của chồi ngọn lên chồi bên ở hiện tượng ưu thế ngọn. Có hai nguyên nhân là sự cung cấp và cạnh tranh về dinh dưỡng lẫn nhau giữa các cơ quan và sự cung ứng các hocmon cần thiết giữa các cơ quan với nhau. Người ta dễ dàng điều chỉnh các mối quan hệ tương quan này theo hướng có lợi cho con người.

■ Sự nảy mầm là khởi đầu cho chu kỳ sống của cây. Trong hạt đang nảy mầm, biến đổi hóa sinh rõ rệt nhất là tăng cường hoạt tính của các enzym thủy phân để phân hủy các polime thành các monome phục vụ cho sự nảy mầm. Có hai biến đổi sinh lí đặc trưng: tăng cường độ hô hấp để cung cấp năng lượng và tăng tổng hợp GA trong phôi hạt đồng thời giảm hàm lượng ABA trong chúng. Nhiệt độ và nước là hai yếu tố ngoại cảnh quan trọng nhất ảnh hưởng lên nảy mầm của hạt. Ngâm ủ hạt giống là tạo điều kiện kích thích hạt giống nảy mầm.

■ Sự ra hoa của cây là bước ngoặt chuyển từ giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng sang giai đoạn sinh sản. Nhiệt độ thấp và quang chu kỳ thuận lợi là hai yếu tố quan trọng nhất cảm ứng sự ra hoa. Đỉnh sinh trưởng ngọn tiếp nhận tín hiệu nhiệt độ thấp hoặc lá nhận được quang chu kỳ cảm ứng thì trong chúng xuất hiện "hocmon ra hoa" truyền đến tất cả các cơ quan trong toàn cây để kích thích sự phân hóa hoa. Theo sự mất cảm của cây với quang chu kỳ mà ta chia thực vật thành cây ngày dài, cây ngày ngắn và cây trung tính. Với quang chu kỳ, độ dài bóng tối quyết định ra hoa còn thời gian sáng có ý nghĩa định lượng. Có rất nhiều ứng dụng có hiệu quả trong việc điều chỉnh ra hoa của cây trồng bằng hiện tượng xuân hóa và quang chu kỳ.

■ Sự hình thành quả được bắt đầu bằng sự thụ phấn và thụ tinh. Hạt phấn nảy mầm và ống phấn sinh trưởng được là do các chất kích thích có trong hạt phấn và núm nhụy. Nhiệt độ thấp, độ ẩm không khí thấp, mưa nhiều, gió to là điều kiện bất thuận cho sự thụ phấn, thụ tinh nên hạt bị lép, giảm năng suất. Phôi hạt là cơ quan sản sinh ra các phitohocmon (IAA, GA) cung cấp cho bầu để kích thích bầu lớn lên thành quả. Quả chỉ được hình thành sau khi thụ tinh và người ta có thể

xử lí auxin hoặc GA cho hoa trước khi thụ tinh thì có thể tạo quả không thụ tinh và không có hạt.

■ Sự chín của quả là một quá trình biến đổi hóa sinh và sinh lí sâu sắc và nhanh chóng trong quả, gắn liền với các biến đổi về màu sắc, độ mềm, mùi vị... Biến đổi sinh lí đặc trưng là tăng hô hấp bột phát trong quả và thay đổi cân bằng hocmon theo hướng giảm auxin và tăng etilen rất nhanh. Về hóa sinh thì xảy ra hàng loạt các biến đổi như phân hủy diệp lục và duy trì carotenoid, phân hủy pectat canxi, chuyển hóa tinh bột, axit hữu cơ, tanin, alcaloit thành đường đơn... Điều chỉnh sự chín của quả theo hướng kìm hãm tốc độ chín bằng xử lí auxin hoặc tăng nhanh sự chín bằng cung cấp etilen (ethrel) và một số chất có hiệu quả sinh lí tương tự etilen...

■ Sự rụng lá, hoa, quả là một phản ứng thích nghi của cây. Các điều kiện ngoại cảnh gây "stress" như nhiệt độ quá cao và thấp, hạn hoặc úng, sâu bệnh... đều cảm ứng sự rụng. Khi sự rụng được cảm ứng thì bắt đầu xuất hiện tăng rời ở cuống và làm tách rời cơ quan ra khỏi cơ thể. Sự rụng được điều chỉnh bởi cân bằng hocmon của auxin/ABA+etilen. Muốn kìm hãm sự rụng người ta xử lí các chất auxin còn muốn làm nhanh sự rụng thì xử lí ethrel (chất tạo etilen)...

■ Trạng thái ngủ nghỉ thường là giai đoạn cuối cùng của đời sống. Nó là một trạng thái và phản ứng thích nghi của cây đối với điều kiện bất thuận cho sinh trưởng cũng như để duy trì nòi giống. Có hai trạng thái ngủ nghỉ: ngủ nghỉ bắt buộc do các điều kiện ngoại cảnh bất thuận gây ra, còn ngủ nghỉ sâu do điều kiện nội tại không cho phép chúng sinh trưởng (tích lũy quá nhiều ABA, vỏ hạt, củ không thấm nước, khí và phôi hạt chưa chín xong về sinh lí). Dựa trên các nguyên nhân gây nên ngủ nghỉ, người ta đề xuất các biện pháp xử lí trạng thái ngủ nghỉ có lợi cho con người. Để kéo dài thời kì ngủ nghỉ trong bảo quản, người ta xử lí chất ức chế nảy mầm (MH); còn muốn phá ngủ ta có thể sử dụng hàng loạt các biện pháp như xử lí GA, bảo quản lạnh, tác động đến lớp vỏ bọc...

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Quan niệm như thế nào về sinh trưởng và phát triển và mối quan hệ hữu cơ giữa hai quá trình đó trong cây? Nêu nguyên tắc chung điều chỉnh sinh trưởng và phát triển của các cây rau ăn lá và cây hòa thảo?
2. Hãy phân biệt phitohocmon và chất điều hòa sinh trưởng nói chung và chất điều hòa sinh trưởng tổng hợp? Cho ví dụ.
3. Hãy nêu vai trò sinh lí của các phitohocmon đối với quá trình sinh trưởng, phát triển của cây (auxin, gibberelin, xytokinin, axit abxixic và etilen)?
4. Hãy trình bày các quan điểm về cân bằng hocmon (cân bằng chung và cân bằng riêng) trong cây và nêu lên ý nghĩa của cân bằng đó trong sự điều chỉnh quá trình sinh trưởng, phát triển của cây và cây trồng theo hướng có lợi cho con người.
5. Hãy nêu các ứng dụng của các chất điều hòa sinh trưởng trong sản xuất, cho ví dụ cụ thể.
6. Hãy nêu lên các đặc điểm và các điều kiện cần cho các giai đoạn sinh trưởng của tế bào (giai đoạn phân chia và giai đoạn dẫn). Biện pháp nào hữu hiệu điều chỉnh cây trồng thông qua điều chỉnh sự sinh trưởng của tế bào?
7. Sự phân hóa, phản phân hóa và tính toàn năng của tế bào là gì? Ý nghĩa của các đặc tính này?
8. Có một mẫu mô cây trồng quý hiếm, muốn nhân nhanh nó trong ống nghiệm thì phải tiến hành như thế nào và cần điều kiện gì ?
9. Hãy cho ví dụ cụ thể về tương quan kích thích và tương quan ức chế trong cây và phân tích các nguyên nhân gây ra các tương quan đó trong cây. Người ta điều chỉnh các tương quan đó trong sản xuất như thế nào thì tốt nhất?
10. Nêu những biến đổi sinh lí và hóa sinh đặc trưng của quá trình nảy mầm của hạt. Biện pháp điều chỉnh sự nảy mầm của hạt trong sản xuất?

- 11.** Hãy trình bày hiện tượng xuân hóa đối với cây trồng và ý nghĩa của nó?
- 12.** Hãy nêu các quan điểm về quang chu kì đối với cây và ứng dụng quang chu kì trong sản xuất?
- 13.** Các điều kiện nội tại và ngoại cảnh ảnh hưởng đến thụ phấn và thụ tinh? Hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong sản xuất?
- 14.** Vai trò điều chỉnh của hormone sản sinh từ phôi hạt trong sự sinh trưởng của quả? Nguyên tắc và biện pháp tạo quả không hạt?
- 15.** Những biến đổi sinh lí và sinh hóa đặc trưng cho quá trình chín của quả? Biện pháp điều chỉnh sự chín của quả?
- 16.** Cơ sở giải phẫu và sinh lí điều chỉnh sự rụng? Các biện pháp điều chỉnh sự rụng có lợi cho con người?
- 17.** Có mấy loại ngủ nghỉ và nguyên nhân gây ra sự ngủ nghỉ đó? Nêu các biện pháp điều chỉnh sự ngủ nghỉ trong sản xuất?

CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

Chọn một khả năng đúng nhất trong 4 phương án lựa chọn:

1. Quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển:
A. Độc lập
B. Tương hỗ
C. Đan xen, lồng ghép
D. Song song.
2. Với cây trồng lấy hạt như lúa, mô hình điều chỉnh nào có lợi nhất?
A. Kích thích sinh trưởng thân lá, ức chế hình thành hoa
B. Kích thích sinh trưởng thân lá rồi kích thích hình thành hoa
C. Ức chế sinh trưởng thân lá để kích thích hình thành hoa
D. Ức chế thân lá và ức chế hình thành hoa.
3. Chất nào không phải là chất kích thích sinh trưởng:
A. GA₃
B. ABA
C. 2,4D
D. BA.
4. Chất nào không phải là chất ức chế sinh trưởng?
A. CEPA
B. MH
C. CCC
D. 2,4D.
5. Cơ quan chủ yếu tổng hợp auxin (Giberelin, Xytokinin, ABA):
A. Rễ
B. Lá
C. Hoa
D. Chồi ngọn.
6. Etilen (ABA) được hình thành chủ yếu ở:
A. Cơ quan non
B. Cơ quan trưởng thành
C. Cơ quan đang chín
D. Cơ quan sinh sản.
7. Đặc trưng điều chỉnh nào thuộc về vai trò của auxin (Giberelin, Xytokinin)?
A. Hình thành rễ
B. Hình thành chồi
C. Hình thành hoa
D. Hình thành thân.
8. Đặc trưng điều chỉnh nào thuộc về ABA (Etilen)?

- A. Sự chín
B. Sự già hóa
C. Sự ra hoa
D. Hình thành quả.
9. Cân bằng hormone nào quyết định ưu thế ngọn?
A. XYT/GA
B. IAA/ABA
C. IAA/XYT
D. IAA/GA.
10. Sự rụng lá được điều chỉnh bởi cân bằng:
A. GA/ABA
B. IAA/ABA
C. IAA/Etilen
D. Quan điểm khác.
11. Sự chín của quả được điều chỉnh bởi cân bằng:
A. IAA/Etilen
B. GA/Etilen
C. XYT/ Etilen
D. ABA/Etilen.
12. Cơ quan nào có khả năng kéo dài (rút ngắn) tuổi thọ của cây?
A. Rễ
B. Thân
C. Lá
D. Hoa quả.
13. Sự già hóa được điều chỉnh bởi:
A. Tăng etilen
B. Tăng GA
C. Tăng IAA
D. Tăng ABA.
14. Trong giai đoạn phân chia tế bào, quá trình nào diễn ra ưu thế:
A. Tăng số lượng tế bào
B. Tăng kích thước tế bào
C. Tăng thể tích tế bào
D. Tăng khối lượng chất nguyên sinh.
15. Trong giai đoạn dẫn của tế bào, quá trình nào không có ý nghĩa nhiều?
A. Tăng kích thước tế bào
B. Tăng kích thước nhân
C. Tăng kích thước không bào
D. Tăng kích thước thành tế bào.
16. Biện pháp rút nước phơi ruộng để hạn chế chiều cao cây lúa nhằm mục đích:
A. Kìm hãm sự phân chia tế bào
B. Kìm hãm sự dẫn tế bào
C. Kìm hãm tăng thể tích tế bào
D. Kìm hãm tăng thẩm thấu.

A. Phôi chưa chín xong

B. Hô hấp giảm

C. Tích lũy ABA

D. Giảm tính thấm.

33. Biện pháp xử lý nào không có tác dụng phá ngủ, kích thích nảy mầm?

A. Xử lý axit

B. Xử lý GA

C. Xử lý α -NAA

D. Xử lý lạnh.

34. Cân bằng hocmon nào điều chỉnh trạng thái ngủ nghỉ và nảy mầm?

A. ABA/IAA

B. ABA/XYT

C. ABA/GA

D. ABA/Etilen.

Chương 8

TÍNH CHỐNG CHỊU SINH LÝ CỦA THỰC VẬT VỚI CÁC ĐIỀU KIỆN NGOẠI CẢNH BẤT THUẬN

■ Hiểu biết về tính chống chịu sinh lý của cây như là một phản ứng thích nghi của cây đối với các nhân tố sinh thái bất thuận để tồn tại, phát triển và duy trì nòi giống của mình. Các hiểu biết về tính chống chịu sinh lý của cây trồng giúp con người đề xuất các biện pháp nhằm tăng khả năng sản xuất của các cây trồng trên các vùng sinh thái luôn có các nhân tố sinh thái bất thuận xảy ra.

■ Tác hại của các nhân tố sinh thái bất thuận như nhiệt độ cao, nhiệt độ thấp, hạn, úng, mặn đất... gây ra cho cây ở mức độ cấu trúc tế bào, các hoạt động trao đổi chất và sinh lý, quá trình sinh trưởng và hình thành năng suất của cây trồng. Nguyên nhân nào là chủ yếu gây tác hại cho cây khi gặp nhân tố bất thuận của môi trường.

■ Tìm hiểu bản chất và cơ chế của những cây trồng có khả năng chống chịu với các điều kiện bất thuận. Bản chất nào là chủ yếu giúp cây tồn tại và phát triển tốt trong từng điều kiện sinh thái bất thuận đó...

■ Nắm được các ứng dụng quan trọng theo hướng làm thích ứng cho các cây trồng với các nhân tố bất thuận hoặc làm tăng tính chống chịu cho cây trồng hay chọn giống chống chịu với các nhân tố bất thuận của môi trường nhằm sử dụng tốt nhất các vùng có điều kiện sinh thái bất thuận.

1. KHÁI NIỆM CHUNG

* *Các nhân tố sinh thái*

– Như chúng ta vẫn thường nói: Cơ thể và môi trường là một khối thống nhất. Cơ thể thực vật luôn cần các điều kiện ngoại cảnh mà người

ta thường gọi là các nhân tố sinh thái để tồn tại, sinh trưởng, phát triển và tái tạo nên thế hệ mới. Ví dụ như cây hấp thu năng lượng ánh sáng mặt trời, nước và không khí để tổng hợp nên các chất hữu cơ cần thiết cho mình.

– *Các nhân tố sinh thái của thực vật bao gồm*: nhiệt độ, ánh sáng, nước, các chất khoáng trong đất, không khí (chủ yếu là CO₂ và O₂), sâu bệnh hại... Các nhân tố sinh thái thường thay đổi có tính chất chu kì theo ngày (sáng, trưa, chiều, đêm), mùa trong năm (xuân, hạ, thu, đông). Trải qua bao thế hệ, do quá trình chọn lọc tự nhiên lâu đời mà thực vật đã có phản ứng thích nghi với các biến đổi có tính chu kì đó của các nhân tố sinh thái.

*** Các nhân tố "stress" của môi trường**

Tuy các biến đổi của các nhân tố sinh thái có tính chu kì khá ổn định, nhưng đôi khi có những biến đổi vượt ra khỏi giới hạn sống bình thường của cơ thể thực vật gọi là các nhân tố "stress". Các nhân tố stress của môi trường bao gồm: nhiệt độ quá cao (nóng) hay quá thấp (rét), thiếu nước (hạn) hay thừa nước (úng), thừa muối trong đất (mặn), sâu bệnh hại...

*** Các tính chống chịu sinh lí**

– Trong trường hợp gặp điều kiện môi trường quá thái, nếu thực vật không có những thích ứng mang đặc trưng chống chịu với những biến đổi "stress" này thì sẽ bị tiêu diệt ngay. Trong điều kiện đó, có nhiều thực vật chẳng những tồn tại được mà còn có khả năng sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất ở các mức độ khác nhau tùy mức độ chống chịu của chúng với điều kiện stress đó.

– Phù hợp với các điều kiện sinh thái bất thuận trên, thực vật có các tính chống chịu tương ứng: chống chịu hạn, chống chịu úng, chống chịu nóng, chống chịu rét, chống chịu mặn, chống đổ (chịu phân), chống chịu sâu bệnh và miễn dịch...

*** Ý nghĩa của việc nghiên cứu tính chống chịu của cây trồng**

– Đề xuất các biện pháp nhằm giảm thiểu tác hại do các điều kiện bất thuận gây ra cho cây như bố trí thời vụ để tránh gặp điều kiện bất thuận, pha loãng nồng độ muối trong đất, che chắn gió rét...

– Đưa ra các biện pháp xử lý để *tăng tính chống chịu* cho cây trồng khi gặp yếu tố bất thuận như xử lý hoá chất để tăng tính chống rét, chống nóng, chống lốp đổ, chống sâu bệnh...

– *Chọn tạo các giống cây trồng có khả năng chống chịu* với các điều kiện ngoại cảnh stress để đưa vào trồng ở các vùng sinh thái khác nhau thường có các nhân tố bất thuận xảy ra như vùng hạn hán ở miền Trung, Tây Nguyên, miền núi, hoặc vùng đất mặn ven biển...

*** Những nội dung nghiên cứu**

Bất cứ đặc tính chống chịu nào của cây trồng cũng được xem xét trên các góc độ sau:

– *Tác hại của nhân tố bất thuận* đó gây ra đối với cây trồng và các nguyên nhân gây chết khi gặp nhân tố stress.

– *Bản chất của các cây trồng có khả năng chống chịu*, tồn tại và phát triển tốt trong điều kiện bất thuận ở mức độ tế bào và trên toàn cây...

– Trên cơ sở đó mà *đề xuất các biện pháp hữu hiệu* để khắc phục tác hại và làm tăng tính chống chịu cho cây khi gặp nhân tố bất thuận của môi trường, sử dụng tốt nhất các vùng sinh thái bất thuận trong sản xuất.

2. TÍNH CHỐNG CHỊU HẠN CỦA THỰC VẬT

2.1. Các loại hạn đối với thực vật

Hạn là hiện tượng xảy ra khi cây bị thiếu nước. Do thiếu nước, lượng nước hút vào cây không bù đắp được lượng nước bay hơi đi qua các bộ phận trên mặt đất, làm cho cây mất cân bằng nước và bị héo. Có ba dạng hạn đối với cây.

* **Hạn đất** xảy ra khi lượng nước dự trữ cho cây hấp thu trong đất bị cạn kiệt nên cây không hút đủ nước và mất cân bằng nước. Hạn đất thường xảy ra với các vùng có lượng mưa trung bình rất thấp và kéo dài nhiều tháng trong năm như các tỉnh miền Trung, Tây Nguyên... vào mùa khô.

* **Hạn không khi** xảy ra khi độ ẩm không khí quá thấp làm cho quá trình thoát hơi nước của cây quá mạnh và cũng có thể dẫn đến mất

cân bằng nước trong cây. Hạn không khí thường xảy ra ở các vùng có gió khô và nóng như mùa có gió Tây Nam của các tỉnh miền Trung, mùa khô ở Tây Nguyên hoặc đôi lúc gió mùa Đông Bắc cũng có độ ẩm không khí thấp...

* **Hạn sinh lí** xảy ra do trạng thái sinh lí của cây không cho phép cây hút được nước mặc dù trong môi trường không thiếu nước. Rễ cây không lấy được nước trong khi quá trình bay hơi nước vẫn diễn ra nên cây mất cân bằng nước. Ví dụ như khi đất yếm khí, rễ cây thiếu oxi để hô hấp nên không có năng lượng cho hút nước; hoặc khi nồng độ muối trong đất quá cao vượt quá nồng độ dịch bào của rễ làm rễ cây không hút được nước, hay trường hợp nhiệt độ của đất quá thấp cũng xảy ra hạn sinh lí...

Hạn sinh lí nếu nghiêm trọng và kéo dài cũng tác hại như hạn đất và không khí. Nếu hạn đất kết hợp với hạn không khí thì mức độ tác hại đối với cây còn tăng lên nhiều.

2.2. Tác hại của hạn đối với cây

*** Hệ thống keo nguyên sinh chất bị thay đổi mạnh**

– *Thay đổi các tính chất lí hoá của chất nguyên sinh*: Tăng độ nhớt chất nguyên sinh làm chậm các hoạt động sống, giảm mức độ phân tán, khả năng thuỷ hoá và tính đàn hồi của keo nguyên sinh chất...

– *Thay đổi đặc tính hoá keo* từ trạng thái sol rất linh động thuận lợi cho các hoạt động sống sang trạng thái coaxecva hoặc gel kém linh động, cản trở các hoạt động sống...

* **Quá trình trao đổi chất lúc thiếu nước sẽ bị đảo lộn** từ hoạt động tổng hợp là chủ yếu khi đủ nước chuyển hướng sang phân giải khi thiếu nước. Quá trình phân giải quan trọng nhất là phân giải protein và axit nucleic, kết quả là giải phóng và tích lũy NH_3 gây độc cho cây và có thể làm cây chết.

*** Hoạt động sinh lí bị kìm hãm**

– *Thiếu nước sẽ ức chế hoạt động quang hợp*. Do khí khổng đóng nên thiếu CO_2 , lục lạp có thể bị phân huỷ, ức chế sự tổng hợp diệp lục; lá bị

héo và khô chết làm giảm diện tích quang hợp; sự vận chuyển sản phẩm quang hợp ra khỏi lá và về cơ quan dự trữ bị tắc nghẽn...

– *Thiếu nước ban đầu sẽ làm tăng hô hấp vô hiệu*, về sau giảm hô hấp nhanh, hiệu quả sử dụng năng lượng của hô hấp rất thấp vì hô hấp sản sinh nhiệt là chính.

– *Hạn làm mất cân bằng nước trong cây*: lượng nước thoát ra lớn hơn lượng nước hấp thu vào cây làm cho cây bị héo.

– *Dòng vận chuyển vật chất trong cây bị ức chế rất mạnh*. Sự hút chất khoáng giảm do tốc độ dòng thoát hơi nước giảm. Thiếu nước kìm hãm tốc độ vận chuyển chất đồng hoá về các cơ quan dự trữ và có thể có hiện tượng "*chảy ngược dòng*" các chất đồng hoá từ các cơ quan dự trữ về các cơ quan dinh dưỡng. Kết quả là làm giảm năng suất kinh tế của cây trồng...

*** Quá trình sinh trưởng và phát triển bị kìm hãm**

– *Ức chế sinh trưởng*

Thiếu nước thì đỉnh sinh trưởng không tiến hành phân chia được, quá trình dẫn của tế bào bị ức chế làm cho cây sinh trưởng chậm. Do đó nước được xem là yếu tố rất nhạy cảm trong sự sinh trưởng của tế bào. Trong trường hợp cần ức chế sinh trưởng không cần thiết của cây như lúc cây có nguy cơ bị lốp, có thể tạo điều kiện khô hạn để ức chế sự dẫn kéo dài của tế bào, ức chế sinh trưởng chiều cao. Ví dụ ta có thể rút nước phơi ruộng cho lúa vào giai đoạn đứng cái là lúc phần lớn các tế bào đang tập trung dẫn...

– *Ức chế ra hoa, kết quả*

Thiếu nước ảnh hưởng đến quá trình phân hoá hoa và đặc biệt là quá trình thụ tinh. Khi gặp hạn, hạt phấn không nảy mầm, ống phấn không sinh trưởng được, sự thụ tinh không xảy ra và hạt sẽ bị lép, giảm năng suất nhiều...

2.3. Bản chất của những thực vật thích nghi và chống chịu khô hạn

*** *Tránh hạn (trốn hạn)***

– Những thực vật này thường sống ở những sa mạc khô hạn, có thời gian mưa rất ngắn trong năm. Đây là những thực vật có thời gian sinh trưởng rất ngắn gọi là các cây *đoản sinh*. Hạt của chúng nảy mầm ngay khi bắt đầu có mưa, đất còn ẩm. Sau đó, chúng sinh trưởng và phát triển rất nhanh chóng, hình thành hạt rồi chết trước khi mùa khô đến. Hạt của chúng chịu hạn rất tốt vì có thời gian ngủ nghỉ rất dài suốt mùa khô, đợi đến mùa mưa năm sau lại nảy mầm.

– Nói chung, những thực vật này không có những đặc trưng chống chịu hạn thực sự mà chỉ có chu kỳ sống quá ngắn ngủi nên tránh được hạn và tính phát triển dẻo dai. Thực vật *đoản sinh* có hai nhóm: một nhóm nhờ nước mưa về mùa đông thường có dạng lá hình hoa thị để tăng khả năng nhận ánh sáng yếu hơn trong mùa đông và có con đường quang hợp C_3 ; còn nhóm thứ hai nhờ nước mưa mùa hè, có con đường quang hợp C_4 để tăng khả năng quang hợp và tích lũy.

– *Trong công tác chọn giống cây trồng chống chịu hạn*, các nhà chọn giống quan tâm nhiều đến tính chín sớm, có thời gian sinh trưởng ngắn. Với các giống chín sớm, có thể bố trí thời vụ để tránh được thời kỳ hạn nặng trong năm. Thực tế các giống chín sớm cũng có khả năng chống hạn tốt hơn các giống khác.

*** *Giảm khả năng mất nước***

Với cây trồng, giảm sự mất nước cũng là đặc trưng thích ứng với khô hạn. Có nhiều cách mà các thực vật chịu hạn có được là:

– *Đặc tính quan trọng nhất là đóng khí khổng* để giảm sự thoát hơi nước khi gặp hạn. Khí khổng của những thực vật chịu hạn này thường rất nhạy cảm với thiếu nước. Các thực vật loại này thường sống ở sa mạc và thường là các thực vật CAM nên có xu hướng mở khí khổng vào ban đêm để nhận CO_2 . Các cây xương rồng ở sa mạc có thể đóng khí khổng liên tục trong thời gian rất dài nếu sức hút nước của đất quá lớn. Ví dụ như sau 7 tháng không có mưa thì sức hút nước của cây chỉ tăng 1 – 6atm, trong khi đó sức hút nước của đất tăng 90atm. Các nghiên cứu của Viện

lúa Quốc tế IRRI cho thấy, mức độ đóng khí khổng của lúa cạn cao hơn nhiều so với lúa nước.

– Các thực vật chống chịu hạn thường có *tầng cutin dày hơn* để giảm lượng nước bay hơi qua cutin.

– *Giảm sự hấp thu năng lượng ánh sáng mặt trời* bằng cách vận động lá theo hướng song song với tia sáng tới để nhận năng lượng ít nhất, nhất là vào ban trưa hoặc có thể cuộn lá lại hay cụp lá xuống.

– *Giảm diện tích lá để giảm bề mặt bay hơi nước*. Nhiều thực vật có lá biến thành gai như xương rồng. Lá của chúng thường sinh trưởng rất chậm khi thiếu nước. Lá rất nhạy cảm với thiếu nước nên một số lá bị rụng đi hay khô chết đi để giảm bề mặt bay hơi nước...

*** Duy trì khả năng hấp thu nước**

– *Có hệ rễ phát triển rất mạnh và phân bố sâu* xuống mạch nước ngầm để lấy nước. Số lượng và mật độ rễ cũng rất cao và tỉ lệ rễ/thân, lá cao hơn nhiều khi gặp hạn.

– *Về giải phẫu*: Chúng có số lượng và đường kính mạch dẫn tăng lên để tăng khả năng vận chuyển nước lên thân lá.

– *Tăng áp suất thẩm thấu và sức hút nước* của mô bằng khả năng điều chỉnh thẩm thấu của các thực vật này. Các chất điều chỉnh thẩm thấu có thể là muối kali, axit hữu cơ, đường... tùy theo loại cây trồng.

Chính nhờ các đặc điểm đó mà cây lấy được nước có hiệu quả nhất trong điều kiện cung cấp nước rất khó khăn.

*** Duy trì tính nguyên vẹn về cấu trúc và chức năng sinh lí của tế bào**

– Đặc điểm chung nhất của thực vật chống chịu hạn là trong điều kiện thiếu nước, *chất nguyên sinh của tế bào vẫn giữ được nguyên vẹn* mà không bị thương tổn về cấu trúc và chức năng. Hệ thống màng không bị tổn thương nên không rò rỉ các chất ra ngoài, các bào quan vẫn duy trì cấu trúc và chức năng của chúng.

– *Độ nhớt và tính đàn hồi* duy trì ở mức cao. *Các protein và enzym bền vững*, không bị biến tính và không bị phân huỷ lúc thiếu nước...

*** Các hoạt động trao đổi chất và sinh lí vẫn duy trì được mà không bị đảo lộn** khi gặp hạn. Quá trình sinh trưởng và phát triển cũng như việc hình thành năng suất được tiến hành ở mức độ khác nhau tùy theo khả năng chống chịu hạn của chúng. Năng suất của các cây trồng giảm nhiều hay ít tùy theo mức độ hạn và khả năng chống chịu hạn của chúng.

2.4. Vận dụng vào sản xuất

Hạn là yếu tố hạn chế năng suất cây trồng quan trọng sau sâu bệnh hại. Để hạn chế tác hại của hạn, có hai chiến lược cơ bản đặt ra là:

– Làm tăng khả năng sản xuất của cây trồng bằng các biện pháp kĩ thuật cải tiến trong điều kiện bị hạn.

– Chọn tạo giống cây trồng có khả năng cho năng suất cao trong điều kiện bị hạn.

*** Cải lương giống cây trồng**

– *Thanh lọc nhanh chóng* các giống cây trồng có các đặc điểm chịu hạn. Mục đích là chọn ra các vật liệu khởi đầu cho công tác chọn tạo giống chống chịu hạn. Đây là công việc rất phức tạp vì số lượng các giống dòng đưa vào thanh lọc là rất lớn.

Viện lúa IRRI năm 1973 đã đưa vào thanh lọc một quần thể gồm 7000 giống, dòng lúa có mức độ phản ứng với nước rất khác nhau.

Người ta dựa vào các chỉ tiêu khác nhau để thanh lọc. Chẳng hạn như dựa vào thời gian sinh trưởng ngắn để chọn giống trốn hạn, hoặc dựa vào các đặc điểm về hình thái giải phẫu hay các chỉ tiêu sinh lí liên quan đến tính chống chịu hạn... Cũng có thể người ta tạo điều kiện khô hạn nhân tạo rồi đánh giá khả năng sống sót và phục hồi sau hạn của chúng...

– *Chọn lọc và lai tạo giống* là công tác tiếp theo của các nhà chọn tạo giống.

+ Người ta có thể đưa các giống đã thanh lọc được vào tập đoàn khảo nghiệm trong điều kiện sản xuất, thử thách chúng trong các vùng khô hạn để chọn ra các giống chống chịu hạn.

+ Công việc thứ hai của các nhà tạo giống là tiến hành lai các vật liệu chọn được có định hướng để tạo ra giống mới mang đặc tính chống chịu hạn mong muốn cho sản xuất.

– *Sử dụng công nghệ sinh học* trong công tác giống là một hướng nghiên cứu hiện đại.

+ Bằng công nghệ chuyển gen chống hạn vào cây trồng có thể nhanh chóng tạo giống chống hạn lí tưởng. Tuy nhiên đây là hướng tạo giống tương lai ở nước ta.

+ Hiện nay, người ta có thể sử dụng công nghệ tế bào trong công tác tạo giống chịu hạn bằng phương pháp chọn dòng tế bào.

Viện Công nghệ sinh học đã sử dụng phương pháp thổi dòng không khí khô nóng vào mô nuôi cấy rồi chọn lọc mô sống sót và tái sinh cây trong ống nghiệm. Sau đó chọn lọc và đưa khảo nghiệm trong sản xuất để chọn ra giống chống chịu hạn. Bằng công nghệ đó, họ đã chọn được một số giống lúa chống hạn đang được trồng trong sản xuất.

*** Biện pháp tăng tính chịu hạn cho cây trồng**

– *Phương pháp tôi hạt giống của Ghenken*: Ngâm ướt hạt giống rồi phơi khô kiệt và lặp lại nhiều lần trước khi gieo. Cây mọc lên có khả năng chịu hạn...

– *Xử lí các nguyên tố vi lượng* như Cu, Zn, Mo... bằng cách xử lí hạt trước khi gieo hoặc phun lên cây ở giai đoạn sinh trưởng nhất định cũng có khả năng tăng tính chịu hạn cho cây.

– *Sử dụng một số chất có khả năng làm giảm thoát hơi nước*, tăng hiệu quả sử dụng nước. Các chất này thường là axit usnic, usnat amon, axetat phenyl đồng... Thử nghiệm bón 12,5kg axit usnic/ha đã làm tăng năng suất đậu đỗ lên 37,7%, của kê là 34%, của lúa mì là 18% và tăng năng suất dưa hấu là 26% so với đối chứng không bón.

3. TÍNH CHỐNG CHỊU NÓNG CỦA THỰC VẬT

3.1. Tác hại của nhiệt độ cao đối với cây

* *Giới hạn nhiệt độ cao bị hại*

– Với thực vật sống ở vùng nhiệt đới, đa số thực vật có giới hạn nhiệt độ trên là 45°C. Nói chung, chúng chỉ tồn tại ở 45 – 55°C trong 1 – 2 giờ. Các thực vật ôn đới có giới hạn trên là 35 – 40°C. Với nhiệt độ này, chúng sinh trưởng rất kém và năng suất thấp. Vượt quá giới hạn trên nhiệt độ này, thực vật sẽ chết.

– Các mô khác nhau chịu nhiệt độ cao khác nhau. Chẳng hạn, hạt phơi khô đang ngủ nghỉ có thể chịu được nhiệt độ lên đến 100°C trong thời gian ngắn. Các mô quả thường chịu nhiệt độ cao hơn các mô khác.

* *Triệu chứng bị hại và thương tổn ở nhiệt độ cao*

– Với các cây con, triệu chứng bị hại giống như triệu chứng nhiễm nấm bệnh gây thối nhũn cây và thường gặp ở cây lanh, lúa mạch, lúa mì, đậu đỗ...

– *Lá bị hại*: Biểu hiện bị hại ở lá là lá thường mất màu hay có thể bị biến dạng, các mép lá bị hỏng và vết hoại thư lan ra toàn lá như ở khoai tây, rau diếp, bắp cải...

– *Nguyên nhân cây chết ở nhiệt độ cao* trước hết và quan trọng nhất là protein bị biến tính, bị phân huỷ giải phóng NH₃, gây độc amon cho cây. Việc giảm hàm lượng N-protein, tích lũy amoniac và tích lũy N-phospho protein có thể coi là nguyên nhân quan trọng dẫn đến thương tổn và làm chết cây.

– *Hệ thống màng bị thương tổn*: Do sự biến tính của protein mà làm mất hoạt tính của hệ thống màng sinh học và hệ thống enzym. Sự thương tổn màng dẫn đến hiện tượng rò rỉ các chất ra ngoài tế bào, phá huỷ chức năng bình thường của hệ thống màng. Hoạt động trao đổi chất bị rối loạn, quá trình phân huỷ ưu thế...

– *Các hoạt động sinh lí của cây khi gặp nhiệt độ cao đều rối loạn* như ức chế quang hợp vì lục lạp và diệp lục bị phân huỷ, hô hấp vô hiệu, mất cân bằng trong trao đổi nước...

Do đó, quá trình sinh trưởng và phát triển của cây bị ức chế, nhất là quá trình thụ tinh không xảy ra bình thường làm hạt lép và giảm năng suất...

– *Ví dụ về tác hại của nhiệt độ cao với cây lúa*: Trong giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng thì chóp lá trắng, lá chuyển sang vàng với các vết trắng lốm đốm, đẻ nhánh rất kém. Còn trong giai đoạn trổ hoa và nở hoa thì nhiệt độ cao ảnh hưởng đến thụ tinh và vào chắc làm tăng tỉ lệ hạt lép và lửng. Yoshida đã xác định nhiệt độ tới hạn đối với lúa là nhiệt độ mà số hoa thụ tinh giảm xuống dưới 80%. Ví dụ như giống NN₂₂ có nhiệt độ tới hạn là 36,5°C, IR 747–B2–6 là 35°C, BKN 6624–46–2 là 32°C...

3.2. Bản chất của các thực vật thích nghi và chống chịu nóng

*** Khả năng tránh nóng bằng cách**

– *Phản xạ các tia sáng tới* của mặt trời để giảm nhiệt độ đốt nóng cây. Các thực vật sống ở sa mạc thường có khả năng phản xạ ánh sáng của lá nhiều nhất, có thể phản xạ đến 70% tia hồng ngoại là tia sáng chủ yếu đốt nóng cây.

– *Vận động quay bản lá* tránh vuông góc với tia sáng tới để tiếp nhận ánh sáng ít nhất, nhất là những giờ ban trưa.

– *Thoát hơi nước mạnh* để giảm nhiệt độ bề mặt lá. Sự thoát hơi nước có thể giảm nhiệt độ của lá đến 30%, giúp cho lá khỏi bị thương tổn vì nhiệt độ cao và quá trình quang hợp có thể thực hiện được.

*** Cấu trúc nguyên sinh chất đặc biệt cấu trúc của hệ thống màng sinh học bền vững**, không bị thương tổn khi gặp nhiệt độ tăng cao của môi trường. Các cây chống chịu nóng có tỉ lệ axit béo bão hoà / axit béo chưa bão hoà cao hơn nhiều so với thực vật khác. Các axit béo bão hoà có thể bảo vệ cho protein cấu trúc membran không bị biến tính, làm ổn định cấu trúc của màng.

*** Hàm lượng nước liên kết** trong cây rất có ý nghĩa đối với tính chống nóng của cây. Hàm lượng nước liên kết cao giúp bảo vệ cho keo nguyên sinh chất không bị biến tính.

Những cây xương rồng sống ở sa mạc có hàm lượng nước liên kết rất cao, bằng 2/3 lượng nước có trong cây.

* **Các quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lí vẫn duy trì được, không bị đảo lộn** do cấu trúc nguyên vẹn của màng và hệ thống chất nguyên sinh vẫn duy trì ở nhiệt độ cao.

– *Các protein khá bền vững* nên không bị phân huỷ ở nhiệt độ cao như các thực vật mẫn cảm nhiệt độ, tránh được nguyên nhân quan trọng gây chết ở nhiệt độ cao.

– *Quá trình quang hợp vẫn duy trì ở nhiệt độ cao* vì lục lạp và diệp lục không bị phân huỷ. Các thực vật bình thường có tồn tại điểm bù nhiệt độ là nhiệt độ tại đó có cường độ quang hợp cân bằng cường độ hô hấp. Trên điểm bù nhiệt độ, cây đói dinh dưỡng và sẽ chết. Với các thực vật chịu nóng, do khả năng duy trì quang hợp tốt ở nhiệt độ cao nên không phát hiện được điểm bù nhiệt độ của chúng. Đây cũng là cơ chế giúp cây chống chịu nóng.

– *Các hoạt động sinh lí khác* như quá trình trao đổi nước, dinh dưỡng khoáng, vận chuyển vật chất trong cây... vẫn duy trì được mà không bị gián đoạn.

Tùy theo mức độ nóng và khả năng chống chịu của chúng với nhiệt độ cao mà năng suất thu hoạch có thể giảm nhiều hay ít...

3.3. Vận dụng vào sản xuất

– Có thể xử lí cho cây để làm tăng khả năng chịu nóng khi gặp nhiệt độ cao như biện pháp tẩm hạt giống của Ghenken, xử lí các nguyên tố vi lượng như Zn, Cu, B... hoặc một axit hữu cơ để giải độc amon trong điều kiện protein phân huỷ ở nhiệt độ cao (axit malic, axit xitric...).

– Chọn tạo giống chống chịu nóng để đưa vào trồng tại các vùng thường xuyên có nhiệt độ cao. Công việc đầu tiên là thanh lọc nhanh chóng để chọn ra các vật liệu khởi đầu có một số đặc tính chịu nóng. Tiếp theo là lai tạo giống có định hướng để tạo ra các giống mới có khả năng chống chịu nóng. Các giống này sẽ được khảo nghiệm trong sản xuất trước khi trở thành giống quốc gia...

4. TÍNH CHỐNG CHỊU LẠNH CỦA THỰC VẬT

4.1. Tác hại của nhiệt độ thấp đối với cây

*** Giới hạn nhiệt độ thấp bị hại**

– Đa số các thực vật nhiệt đới có giới hạn nhiệt độ thấp bị hại là 10 – 12°C. Dưới nhiệt độ đó, các cây trồng có thể chết. Chẳng hạn như cây bông chết ở 3°C, cây ca cao chết ở 8°C, mạ xuân 3 lá chết ở 10°C... Các thực vật nhiệt đới mẫn cảm với nhiệt độ thấp hơn nhiều so với thực vật ôn đới. Các cây trồng ôn đới có nhiệt độ thấp gây hại khoảng 0 – 5°C. Tuy nhiên, nhiều thực vật qua được mùa đông trong điều kiện tuyết phủ và đóng băng. Cây thông có thể tồn tại suốt mùa đông ở –40°C nhưng chúng chết vào mùa hè khi nhiệt độ hạ xuống 1 – 2°C... vì mùa đông chúng ở trong tình trạng ngủ nghỉ nên có khả năng chịu lạnh tốt hơn...

– Tác hại của lạnh còn phụ thuộc vào giai đoạn sinh trưởng của cây. Theo kết quả nghiên cứu của PGS.TS Nguyễn Quang Thạch và GS.TS Hoàng Minh Tấn thì tính mẫn cảm đối với nhiệt độ của cây mạ tăng dần từ nứt nanh, nảy mầm, 1 lá, 2 lá và 3 lá. Cây mạ ở giai đoạn 3 lá dễ chết rét nhất vì đây là giai đoạn cây chuyển từ dị dưỡng (nhờ dinh dưỡng của hạt) sang tự dưỡng (tự quang hợp). Từ giai đoạn 4 lá trở đi thì tính chịu rét tăng dần. Tuy nhiên giai đoạn ra hoa và trổ bông của cây lúa rất mẫn cảm với nhiệt độ thấp.

Thực vật ở trạng thái ngủ nghỉ có khả năng chịu lạnh tốt nhất.

*** Hệ thống chất nguyên sinh bị thương tổn**

– *Độ nhớt chất nguyên sinh tăng* mạnh khi gặp lạnh làm cản trở các hoạt động sống trong tế bào.

– *Hệ thống màng sinh học* trong chất nguyên sinh bị thương tổn. Đây có thể xem là biến đổi quan trọng nhất có thể gây ra sự chết cho cây. Đối với các thực vật kém chịu lạnh thì nhiệt độ hạ thấp làm thay đổi trạng thái của màng từ trạng thái lỏng rất linh động, hoạt động sống mạnh, chuyển sang trạng thái đông đặc lại (trạng thái rắn – gel) kém linh động và không duy trì hoạt động bình thường. Nhiệt độ tại đó trạng thái màng chuyển từ lỏng sang rắn gọi là *nhiệt độ chuyển pha*. Mỗi thực vật có một nhiệt độ chuyển pha nhất định. Với thực vật mẫn cảm nhiệt

độ, nhiệt độ chuyển pha khoảng 10 – 12°C. Các thực vật chịu lạnh có nhiệt độ chuyển pha thấp hơn nhiều. Dưới nhiệt độ chuyển pha thì cấu trúc màng bị phá huỷ và phá huỷ các quá trình trao đổi chất và năng lượng trong tế bào và trong cây.

Thành phần lipit cấu trúc màng có ý nghĩa quan trọng quyết định tính bền vững của màng. Với thực vật kém chịu lạnh, thành phần photpholipit–serin ưu thế hơn photpholipit–colin và ngược lại.

*** Các hoạt động sinh lí bị ức chế mạnh**

– Quang hợp bị giảm mạnh vì lục lạp và diệp lục bị phá huỷ, sản phẩm quang hợp ứ đọng trong lá...

– Hô hấp bị ức chế nên thiếu năng lượng cho hoạt động sống và chống rét.

– Cân bằng nước phá huỷ, cây mất cân bằng nước dẫn đến hạn sinh lí và bị héo. Nhiều cây trồng khi nhiệt độ hạ thấp dưới 10°C thì bị héo và chết...

– Dòng vận chuyển chất hữu cơ bị kìm hãm làm giảm năng suất kinh tế...

*** Quá trình sinh trưởng phát triển và hình thành năng suất cũng bị ức chế mạnh.**

– Lạnh làm chậm sự nảy mầm của hạt, chậm sinh trưởng, giảm khả năng đẻ nhánh...

– Hạt phấn không nảy mầm, ống phấn không sinh trưởng được nên thụ tinh không thực hiện được, hạt lép và giảm năng suất nghiêm trọng.

Tuỳ theo mức độ giảm nhiệt độ và khả năng chịu lạnh mà năng suất giảm nhiều hay ít. Vì vậy, nếu cây trồng ra hoa kết quả mà gặp rét thì năng suất giảm nhiều, có khi không có thu hoạch.

Nông dân ta có câu ca dao:

Đói thì ăn ráy, ăn khoai

Đừng thấy lúa trổ tháng hai mà mừng.

Lúa trổ gặp rét thì không thể thụ tinh được, tỉ lệ lép tăng lên (tháng hai vẫn còn nhiều đợt rét đậm).

4.2. Bản chất của thực vật thích nghi và chống chịu lạnh

*** Hệ thống màng của tế bào nguyên vẹn và bền vững**

Đây là đặc tính có tính chất quyết định cho tính chống chịu của cây với nhiệt độ hạ thấp. Các thực vật chống chịu lạnh có cấu trúc của màng bền vững theo hướng thay đổi các thành phần lipit trong màng. Việc tăng hàm lượng của các photpholipit–colin và giảm các chất steroid đã làm cho màng bền vững hơn, hạ thấp được nhiệt độ đổi pha từ pha lỏng sang pha rắn của màng nên khả năng chống chịu của cây tốt hơn. Do đó ở nhiệt độ thấp, màng vẫn ở trạng thái lỏng, không bị đông kết nên các chức năng của màng vẫn tiến hành bình thường; đặc biệt các ion và các chất khác không thấm ra khỏi rễ vào đất.

*** Sự tăng hàm lượng axit abxixic (ABA)**

– *Sự tăng hàm lượng ABA* trong các thực vật chống chịu lạnh cũng là một cơ chế chống chịu của cây. Các cơ quan đang ngủ nghỉ có hàm lượng ABA rất cao nên có khả năng chịu lạnh rất tốt. Vì vậy, các thực vật ôn đới, trước khi vào đông, rụng lá và tích lũy ABA để bước vào giai đoạn ngủ nghỉ đông. Chúng có thể tồn tại suốt mùa đông ở nhiệt độ rất thấp (âm 30 – 40°C), trong khi có thể chết ở mùa hè khi nhiệt độ xuống chỉ 1 – 2°C.

– *Bản chất tác động của ABA* lên tính chống lạnh có liên quan đến cấu trúc màng. ABA tăng cường tổng hợp các photpholipit–colin và ức chế tổng hợp các steroid và do đó làm giảm tỉ lệ steroid/ photpholipit–colin, giảm tính nhạy cảm của màng với nhiệt độ thấp.

– *Việc xử lí CCC* (Clo Colin Clorit) đã ức chế tổng hợp gibberelin và các chất steroid vì giai đoạn đầu của sự tổng hợp cả hai chất này là như nhau. Đây là cơ sở tác động lên tính chịu lạnh của CCC: nó vừa ức chế sinh trưởng chiều cao, vừa thay đổi cấu trúc của màng.

Bảng 9.1. Ảnh hưởng của ABA lên tỉ lệ steroid/phospholipid-colin trong lá lúa mì, đậu cô ve và ngô (Farkas, 1981)

Nồng độ ABA (mol)	Steroid / phospholipid-colin tự do		
	Đậu cô ve	Ngô	Lúa mì
0	6,33	2,70	0,30
10^{-7}	4,03	1,28	0,15
10^{-4}	2,10	0,30	0,04

*** Các hoạt động trao đổi chất vẫn duy trì tốt trong điều kiện lạnh**

Do cấu trúc màng không bị thương tổn, các protein và hệ thống enzym ít mẫn cảm với nhiệt độ nên keo nguyên sinh chất không bị biến tính, không bị phân huỷ như các thực vật không chịu lạnh.

*** Các hoạt động sinh lí quan trọng trong cây chống chịu lạnh vẫn diễn ra bình thường trong điều kiện lạnh**

– Quang hợp vẫn tiến hành tốt trong điều kiện lạnh vì lục lạp và diệp lục không bị phá huỷ.

– Hô hấp có bị giảm nhưng hiệu quả năng lượng vẫn bảo đảm tốt.

– Các quá trình sinh lí khác trong cây chịu lạnh như trao đổi nước, chất khoáng, vận chuyển vật chất trong cây không bị ức chế nhiều.

– Kết quả là cây vẫn sinh trưởng và phát triển bình thường khi gặp lạnh. Quá trình thụ tinh vẫn diễn ra nên vẫn cho năng suất thu hoạch trong điều kiện lạnh. Tuy theo nhiệt độ hạ thấp và khả năng chống chịu của cây trồng mà năng suất giảm nhiều hay ít. Các thực vật chống chịu lạnh tốt thì mức độ giảm năng suất là không đáng kể.

4.3. Vận dụng vào sản xuất

Các hiểu biết về cơ chế chống chịu lạnh của cây trồng giúp đề xuất các biện pháp nhằm tăng cường khả năng chịu lạnh của chúng và chọn tạo các giống cây trồng có khả năng chống chịu lạnh.

*** *Luyện hạt giống***

Người ta xử lí hạt giống ở nhiệt độ thấp trong thời gian nhất định trước khi gieo có thể làm cho cây chịu được nhiệt độ thấp. Có lẽ dưới tác dụng của nhiệt độ thấp, cây có khả năng tích lũy các chất thuận lợi cho việc giảm nhiệt độ chuyển pha của membran.

Xử lí nhiệt độ thấp cho cà chua 11 ngày đã làm cây con không chết rét trong khi đối chứng chết trên 60%.

*** *Xử lí hoá học***

– *Xử lí các chất retardant* như CCC, AMO 1618 (piperidin cacboxilat) và cả etanolamin đã làm thay đổi cấu trúc của màng, tăng cường tổng hợp các chất photpholipit–colin, giảm các chất steroid nên giảm được nhiệt độ chuyển pha có thể gây chết, tăng tính chống chịu lạnh. Do đó biện pháp xử lí CCC là biện pháp phổ biến vừa tăng khả năng chống đổ, vừa tăng tính chống lạnh cho cây trồng.

– Có thể xử lí một số nguyên tố vi lượng như Cu, Zn, Mo... hoặc nitơ, kali cũng có khả năng tăng tính chịu lạnh cho các cây trồng. Chúng tác động vào tính chất lí hoá của chất nguyên sinh theo hướng tăng tính chịu lạnh. Ví dụ như xử lí sunfat amon 0,25% cho bông đã làm tăng tính chịu lạnh và tăng năng suất 4 – 5 tạ/ha. Xử lí hạt giống bằng supe photphat và tro bếp (20g supe photphat + 20g tro bếp hoà trong 1 lít nước rồi ngâm hạt trong 1 ngày) cũng tăng tính chống chịu lạnh cho cây.

Người ta thường bón tro bếp để tăng tính chống rét cho mạ xuân, có lẽ trong tro bếp chứa rất nhiều kali. Nhiệt độ thấp sẽ làm tăng độ nhớt chất nguyên sinh và cản trở các hoạt động sống nên cây chết rét. Kali trong tro bếp sẽ làm giảm độ nhớt về mức bình thường nên cây có thể qua được rét.

*** *Biện pháp cải lương giống cây trồng***

Việc chọn tạo giống có khả năng chống chịu nhiệt độ thấp là một hướng quan trọng của các nhà chọn tạo giống cây trồng.

– *Trước hết, người ta tiến hành thanh lọc nhanh chóng* để chọn lọc ra các vật liệu khởi đầu có các đặc tính chống chịu lạnh ở các mức độ khác nhau.

– Công việc tiếp theo là đưa chúng ra khảo nghiệm và đánh giá trong sản xuất, thử thách với điều kiện lạnh để chọn ra các giống có khả năng chống chịu lạnh và năng suất cao, ổn định trong điều kiện lạnh. Bằng phương pháp lai tạo các vật liệu đó với nhau có định hướng, các nhà tạo giống có thể tạo được các giống mới có đặc tính chống chịu lạnh tốt để đưa vào trồng ở các vùng luôn có nhiệt độ thấp.

5. TÍNH CHỐNG CHỊU MẶN CỦA THỰC VẬT

5.1. Đất nhiễm mặn

* Cây cần hút các chất khoáng tan trong đất để cung cấp cho các hoạt động sống của cây. Tuy nhiên, hàm lượng muối tan dư thừa trong đất mà người ta gọi là *đất mặn* sẽ gây ức chế đến quá trình sinh trưởng và phát triển của cây. Thành phần các ion khoáng gây mặn cho đất thường là Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , Al^{3+} , Fe^{2+} ..., trong đó muối NaCl là thành phần chính gây mặn cho đất.

* Đất mặn thường phân bố ở dọc theo bờ biển nên đất bị nhiễm mặn NaCl của nước biển. Ngoài ra còn có các đất phèn do hàm lượng nhôm và sắt trong đất quá cao như nhiều vùng ở đồng bằng sông Cửu Long. Nói chung đất mặn thường kèm theo chua (độ pH thấp) nên thường gọi là đất chua mặn. Hai tác nhân chua và mặn đều ảnh hưởng xấu đến cây.

* Năm 1980, Viện Quy hoạch và thiết kế nông nghiệp đã công bố kết quả điều tra đất mặn ở Việt Nam với diện tích là 991202 ha, chiếm 3% đất tự nhiên của cả nước. Nguyên nhân mặn chủ yếu là muối NaCl . Nhiều diện tích đất mặn ven biển chưa khai thác tốt vì chưa có các giống cây trồng thích ứng và chống chịu mặn; một số giống có khả năng chịu mặn tốt thì lại có năng suất rất thấp.

Chính vì vậy, việc nghiên cứu bản chất của tính chống chịu mặn để có biện pháp cải tạo đất mặn và khai thác tốt đất mặn hiện nay là vô cùng quan trọng.

5.2. Tác hại của mặn đối với cây

* *Gây hạn sinh lí*

Việc dư thừa muối trong đất đã làm tăng áp suất thẩm thấu của

dung dịch đất. Cây lấy được nước và chất khoáng từ đất khi nồng độ muối tan trong đất nhỏ hơn nồng độ dịch bào của rễ, tức áp suất thẩm thấu và sức hút nước của rễ cây phải lớn hơn áp suất thẩm thấu và sức hút nước của đất. Nếu độ mặn của đất tăng cao đến mức sức hút nước của đất vượt quá sức hút nước của rễ thì chẳng những cây không lấy được nước trong đất mà còn mất nước vào đất. Cây không hấp thu được nước nhưng quá trình thoát hơi nước của lá vẫn diễn ra bình thường làm mất cân bằng nước gây nên hạn sinh lí.

Việc tăng áp suất thẩm thấu trong đất mặn quá mức là nguyên nhân quan trọng nhất gây hại cho cây trồng trên đất mặn.

*** Mặn ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lí của cây**

– *Sự trao đổi nước*: Mặn thường cản trở sự hấp thu nước của cây và có thể gây nên hạn sinh lí và cây bị héo lâu dài...

– *Sự tổng hợp xytokinin bị ngừng* vì rễ là cơ quan tổng hợp phitohocmon này nên cây thiếu xytokinin, ảnh hưởng đến sinh trưởng của các cơ quan trên mặt đất.

– *Sự hút khoáng của rễ* cây bị ức chế nên cây thiếu chất khoáng. Do thiếu P nên quá trình photphoryl hoá bị kìm hãm và cây thiếu năng lượng.

– *Sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá* trong mạch libe bị kìm hãm nên các chất hữu cơ tích lũy trong lá ảnh hưởng đến quá trình tích lũy vào cơ quan dự trữ ...

– Sự dư thừa các ion trong đất làm *rối loạn tính thấm của màng* nên không thể kiểm tra được các chất đi qua màng, rò rỉ các ion ra ngoài rễ. Quá trình trao đổi chất, đặc biệt là trao đổi protein bị rối loạn, dẫn đến tích lũy các axit amin và amit trong cây...

*** Kìm hãm sinh trưởng**

Sự ức chế sinh trưởng của cây khi bị mặn là đặc trưng rõ rệt nhất. Trong đất mặn, các thực vật kém chịu mặn ngừng sinh trưởng do các chức năng sinh lí bị kìm hãm. Nồng độ muối càng cao thì kìm hãm sinh trưởng càng mạnh.

Cây lúa khi bị mặn có chiều cao giảm, đẻ nhánh rất kém, trổ muộ

và chín cũng muộn. Lúa mẫn cảm nhất với mặn vào giai đoạn 1 – 2 lá và sau đó là giai đoạn trổ còn ở giai đoạn chín bị mặn ảnh hưởng ít hơn...

Tuỳ theo mức độ mặn và khả năng chống chịu mà cây giảm năng suất nhiều hay ít.

5.3. Bản chất của các thực vật có khả năng thích nghi và chống chịu mặn

*** *Mức độ chống chịu mặn của các cây trồng***

Các thực vật khác nhau có khả năng chống chịu rất khác nhau với độ mặn của môi trường.

– *Các cây trồng chịu mặn yếu* gồm ngô, nhiều giống lúa, đậu đỗ, khoai tây... Chúng thường bị chết khi nồng độ muối đạt đến 0,4%.

– *Những cây trồng chịu mặn trung bình* gồm cà chua, củ cải, bông... Các thực vật nhóm này có khả năng chịu được nồng độ muối 0,4 – 0,6%.

– *Các cây trồng chịu mặn khá* như củ cải đường, bầu bí, dưa hấu, một số giống lúa trên đất mặn, cói... có khả năng sống bình thường khi nồng độ muối trong đất đạt 0,7 – 1%. Trên đất mặn, chúng có khả năng cho năng suất tốt.

*** *Các đặc điểm thích nghi về giải phẫu, hình thái***

Mặn có thể làm thay đổi một số đặc tính của cây; các đặc tính có thể cải thiện được cân bằng nước trong trường hợp đất mặn. Chúng có lá ít và nhỏ, giảm số lượng khí khổng, tăng độ mỏng nước, làm dày tầng cutin và sáp phủ trên lá, giảm sự hình thành mô dẫn, lignin hoá rễ sớm... Do sự sinh trưởng chậm của các bộ phận trên mặt đất nên giảm tỉ lệ thân, lá/rễ. Tất cả các đặc điểm đó giúp cho cây giảm sự dẫn nước và thoát hơi nước để duy trì sự cân bằng nước trong điều kiện mặn.

*** *Sự điều chỉnh thẩm thấu***

Do áp suất thẩm thấu của cây thấp hơn của đất nên cây không hút được nước. Các thực vật chịu mặn có khả năng tự điều chỉnh thẩm thấu để làm tăng áp suất thẩm thấu trong tế bào vượt quá áp suất thẩm thấu của đất. Tốc độ và thời gian điều chỉnh thẩm thấu phụ thuộc vào loài

thực vật. Người ta đo được tốc độ điều chỉnh thẩm thấu trung bình là 1atm/ngày. Tốc độ này chỉ theo kịp các biến đổi xảy ra trong đất mặn. Tuy thuộc vào thực vật mà có các cách điều chỉnh thẩm thấu khác nhau.

– Một số thực vật có khả năng *tích lũy một lượng muối cao* trong tế bào, chủ yếu là muối NaCl và có thể có cả K⁺...

– Một số thực vật có khả năng *tổng hợp và tích lũy một số chất hữu cơ* đơn giản, có phân tử lượng thấp để tăng áp suất thẩm thấu. Các chất tích lũy chủ yếu là các axit hữu cơ, axit amin, đường. Khi gặp môi trường mặn, trong cây lập tức tổng hợp các chất hữu cơ nhóm này để tự điều chỉnh áp suất thẩm thấu của chính mình. Ngoài ra, các hợp chất prolin, betain, putressin cũng được hình thành khi bị mặn.

*** Hình thành các khoang chứa muối, tiết muối để giảm nồng độ muối có thể gây độc trong cây**

– Các thực vật chịu mặn hình thành nhiều tế bào đồng nhất gọi là các hạch muối. Chúng có nhiệm vụ thu gom muối ở các tế bào khác của lá và thân. Các túi muối hoạt động trong một thời gian ngắn rồi vỡ ra tung muối ra mặt lá. Các túi muối khác được hình thành và tiếp tục thu gom muối. Nồng độ muối trong các túi muối cao gấp 60 lần so các tế bào khác. Bằng cách này, cây có thể duy trì nồng độ muối thấp trong lá.

– Một số thực vật hình thành các túi muối nhưng chỉ đóng vai trò "giảm giữ" muối mà không loại ra khỏi lá. Số lượng túi muối càng nhiều thì khả năng chịu mặn càng cao.

Cũng có một số thực vật tích lũy nhiều muối trong lá rồi lá chết để loại muối ra khỏi cây...

5.4. Vận dụng vào thực tiễn sản xuất

*** Cải tạo đất mặn**

– Đất mặn có hàm lượng muối cao nên việc giảm nồng độ muối trong đất bằng biện pháp *thau chua rửa mặn* là dễ áp dụng nhất. Người ta tháo nước ngọt vào ruộng để pha loãng nồng độ muối trong đất, làm cho áp suất thẩm thấu của dung dịch đất giảm xuống thấp dưới áp suất thẩm thấu của rễ cây. Nhờ vậy mà cây hút được nước và chất khoáng.

Chính vì vậy mà biện pháp thủy lợi cho vùng đất phèn mặn là biện pháp hàng đầu cho việc sử dụng có hiệu quả vùng đất này.

– Đất mặn ven biển thường có độ pH rất thấp. Do đó, biện pháp có hiệu quả nhất là *sử dụng vôi và lân* để cải tạo đất chua mặn, làm tăng độ pH trong đất và cải thiện được chế độ dinh dưỡng của đất mặn.

Các nghiên cứu của Trường Đại học Nông nghiệp I cho thấy bón vôi và lân trên đất mặn đã làm tăng năng suất lúa lên không 18 – 25%.

– Với các vùng đất phèn như ở Đồng bằng sông Cửu Long, người ta có biện pháp *ép phèn, hạ phèn*. Đào kênh rạch để hạ mực nước xuống thấp kéo theo phèn xuống dưới làm giảm nồng độ sắt, nhôm trong tầng đất canh tác. Nếu không áp dụng biện pháp này thì khó mà canh tác được trên đất phèn này.

*** Cải lương giống cây trồng chống chịu mặn**

– Công việc trước tiên là phải *thanh lọc nhanh chóng* các giống cây trồng theo tiêu chí chịu mặn. Người ta sử dụng các chỉ tiêu đơn giản liên kết với tính chịu mặn. Viện lúa Quốc tế IRRI đã sử dụng phương pháp đếm số lá chết sau một tháng xử lí mặn NaCl 0,4% cho mạ. Dựa vào sự sai khác về tỉ lệ lá chết để đánh giá mức độ chịu mặn của các giống lúa. Cũng có thể sử dụng các chỉ tiêu khác như tỉ lệ nảy mầm, mức độ giảm chiều cao, sự điều chỉnh thẩm thấu... trong điều kiện bị mặn. Bằng phương pháp thanh lọc nhanh, người ta có thể chọn ra các vật liệu khởi đầu để tiến hành chọn tạo giống chống chịu mặn.

– Công việc tiếp theo là đưa các giống đã thanh lọc ra *khảo nghiệm trên đồng ruộng* có độ mặn khác nhau để chọn ra các giống chịu mặn ở các mức độ khác nhau.

– Các nhà chọn tạo giống *tiến hành lai tạo* giữa các vật liệu chọn lọc để tạo ra các giống cây trồng mới có khả năng chống chịu mặn để đưa vào trồng các vùng đất mặn. Đây là công việc phức tạp và lâu dài mà các nhà tạo giống phải tiến hành để sử dụng có hiệu quả diện tích đất mặn rộng lớn ở nước ta.

– Có thể sử dụng các phương pháp của *công nghệ sinh học* trong tạo giống cây trồng nói chung và giống chống chịu mặn nói riêng. Việc đơn

giản nhất là *chọn dòng tế bào chịu mặn* rồi nhân in vitro để tạo ra giống chịu mặn. Người ta xử lí tế bào trong dung dịch muối có nồng độ khác nhau rồi chọn các tế bào sống sót để tái sinh cây và nhân chúng. Các cây tái sinh từ chọn dòng tế bào chịu mặn có các đặc tính chống chịu mặn.

Tương lai, bằng *công nghệ chuyển gen* chống chịu mặn vào cây trồng, có thể tạo ra các giống có khả năng chống chịu mặn có định hướng và ổn định.

6. TÍNH CHỐNG CHIỊ ỨNG CỦA CÂY TRỒNG

6.1. Tác hại của ngập nước đối với cây trồng

* *Ứng là hiện tượng thừa nước đối với cây trồng*. Đây là trường hợp khá phổ biến ở nước ta. Có nhiều mức độ ứng khác nhau: những vùng trũng bị ngập ứng quanh năm, nhưng có những vùng chỉ ngập ứng vào mùa mưa nhiều và cũng có trường hợp ứng tạm thời sau các trận mưa to... Dù ở mức độ nào thì ứng cũng gây ra tác hại ở các mức độ khác nhau đối với các cây trồng.

* *Tác hại cơ bản* là khi ngập nước, các mao quản đất được lấp đầy nước, không khí bị đẩy ra khỏi các mao quản và do đó đất hoàn toàn thiếu oxi. Do đất thiếu oxi nên rễ cây hô hấp yếm khí, không đủ năng lượng cho việc hút nước và hút khoáng. Đây cũng là một trường hợp xảy ra hạn sinh lí cho cây trồng ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lí và năng suất. Tùy theo mức độ ngập ứng và giai đoạn sinh trưởng khác nhau mà tác hại của ứng đối với cây trồng khác nhau. Ví dụ như cây lúa khi ngập ứng 25% chiều cao thì năng suất giảm 18 – 25%, còn ngập 75% thì giảm năng suất 30 – 50%. Khi ngập ứng, diện tích quang hợp bị giảm và đẻ nhánh giảm.

* *Trong điều kiện yếm khí*, các quá trình lên men – đặc biệt lên men butiric – trong đất xảy ra và sản sinh các chất gây độc cho hệ rễ.

Bảng 8.2. Mối quan hệ giữa mức độ ngập úng và giảm năng suất lúa (Pande, 1976)

Giai đoạn sinh trưởng	Chiều cao bị ngập (%)	Năng suất (%)
Đối chứng (ngập nước 5±2cm)	0	100
Mạ đến đẻ nhánh tối đa	25	75
	50	62
	75	58
Đẻ nhánh tối đa đến trỗ	25	74
	50	64
	75	56
Trỗ đến chín	25	71
	50	66

6.2. Các đặc điểm thích nghi của thực vật chịu úng

* *Các thực vật chịu úng* thường có hệ thống rễ ít mẫn cảm với điều kiện yếm khí và nhất là không bị độc do các chất sản sinh trong điều kiện yếm khí.

* *Đặc điểm thích nghi quan trọng* là trong thân, rễ của chúng có hệ thống các gian bào rất lớn thông nhau thành một hệ thống để dẫn oxi từ không khí trên mặt đất xuống cung cấp cho rễ hô hấp. Mặc dù đất yếm khí nhưng rễ vẫn được cung cấp đầy đủ oxi. Đây là đặc trưng cơ bản nhất giúp cây sống trong điều kiện thường xuyên ngập nước. Các thực vật sống ở đầm lầy như các loại sù, vẹt thường có các rễ chọc lên khỏi mặt bùn để dẫn không khí xuống rễ nằm ngập sâu dưới bùn... Cây lúa cũng có hệ thống gian bào phát triển mạnh trong thân và rễ nên có thể sống thường xuyên trong đất ngập nước...

6.3. Vận dụng vào sản xuất

* *Thực hiện chế độ tưới tiêu hợp lý cho cây trồng*. Trong trường hợp gặp úng phải có biện pháp tiêu nước. Đối với các cây trồng cạn

thường rất nhạy cảm với thừa nước trong đất nên sau khi mưa to bị úng phải nhanh chóng tháo nước cho chúng và phá váng, xới xáo đất để tăng oxi cho rễ nếu thấy cần thiết.

*** Chọn tạo các giống chống chịu úng** để đưa vào trồng trên các vùng thường bị úng. Ví dụ như người ta chọn tạo các giống lúa chịu úng cho các vùng ngập úng khác nhau.

– Với các vùng ngập úng không thường xuyên có thể chọn các giống lúa cao cây trung bình (110 – 130cm). Các giống này cao hơn các giống thấp cây nhưng lại thấp hơn các giống lúa cao cây truyền thống. Chúng thích hợp cho các vùng thỉnh thoảng mới ngập úng.

– Với các vùng trũng thường xuyên và sâu thì công tác giống phức tạp hơn. Phương hướng chung là chọn tạo các giống lúa có khả năng vươn theo độ sâu của nước tương tự như lúa nổi nhưng có năng suất cao. Người ta chuyển các gen vươn cao của giống lúa nổi vào các giống thấp cây có năng suất cao. Các giống này gọi là các giống lúa nước sâu. Khi không bị úng chúng vẫn thấp cây, còn khi nước sâu thì chúng vươn theo mực nước...

– Hiện nay, các cơ sở nghiên cứu về lúa đã chọn tạo một số giống lúa có khả năng chịu úng ở mức độ khác nhau (kí hiệu là U) và đang được trồng ở các vùng trũng ngập úng.

7. TÍNH CHỐNG CHỊU LỚP ĐỔ CỦA CÂY TRỒNG

7.1. Tác hại của lớp đổ

– *Lớp và đổ* là hai hiện tượng khác nhau nhưng thường đi kèm nhau. *Lớp* là nguyên nhân dẫn đến đổ. *Lớp đổ* có thể xảy ra với các cây trồng nhưng phổ biến là các cây đơn tử diệp như lúa, ngô, lúa mì... vì các thực vật này không có rễ cọc nên rễ thường ăn nông và đặc biệt là mô cơ giới, hệ thống dẫn kém phát triển hơn cây song tử diệp.

– *Lớp* là do thừa dinh dưỡng nhất là thừa đạm làm cho cây sinh trưởng quá mạnh. Khi bị lớp, thân lá phát triển quá mức, diện tích lá quá cao vượt quá chỉ tiêu hệ số lá tối thích, các lá che khuất nhau nên quang hợp giảm, năng suất giảm nghiêm trọng, có khi không cho thu hoạch. Ngoài ra, trong điều kiện bị lớp, cây dễ bị nhiễm sâu bệnh nhiều hơn...

– *Đổ rạp thường xảy ra khi bị lép.* Khi bị lép, các glucit được huy động vào cho sinh trưởng thân lá nên thiếu glucit để hình thành nên các polime như hemixenlulozơ, xenlulozơ, pectin, lignin... Do đó, các mô cơ giới – nhất là ở phần gốc cây – không được hình thành và gốc cây rất yếu. Do khối lượng của thân lá quá lớn nên cây dễ bị đổ rạp, nhất là khi gặp mưa, gió to hoặc bão.

– *Lớp đổ làm giảm năng suất cây trồng nghiêm trọng.* Mức độ giảm năng suất phụ thuộc vào thời gian bị đổ rạp. Đổ vào các giai đoạn sinh trưởng càng sớm thì càng tác hại, có khi không cho thu hoạch. Đổ vào giai đoạn lúa chín ít tác hại hơn vào giai đoạn trổ và làm hạt...

7.2. Đặc điểm của các thực vật chống đổ

* ***Đặc điểm quan trọng nhất*** của các cây trồng có khả năng chống đổ là có *mô cơ giới phát triển mạnh* làm cho cây cứng, hệ thống dẫn phát triển và hoá gỗ, hàm lượng silic cao trong thân và lá nên cây cứng hơn.

* ***Loại hình chống lép đổ:*** Thấp cây và có lá mọc thẳng đứng, góc độ lá và thân nhỏ, cứng cây... Các giống lúa cũ thường cao và lá không đứng nên rất dễ đổ. Các giống lúa mới có năng suất cao thường có chiều cao thấp và bộ lá đứng. Nhờ vậy mà ta có thể cấy dày mà không bị lép đổ. Những giống lúa này thường có tỉ lệ thân, lá/rễ cân đối, không quá cao như các giống cũ.

Những đặc điểm trên là các đặc điểm của loại hình cây trồng chịu thâm canh, chịu phân. Các cây trồng đó cho phép chúng ta sử dụng phân bón, đặc biệt là phân đạm, để điều khiển phát triển của diện tích lá mà không bị đổ. Đây là điều kiện quan trọng để tăng năng suất.

7.3. Vận dụng vào sản xuất

*** *Chế độ dinh dưỡng cân đối***

Để phòng hiện tượng lép có thể xảy ra, phải bảo đảm chế độ dinh dưỡng cân đối, nhất là giữa N, P, K; tránh việc thừa dinh dưỡng, nhất là thừa đạm. Với mỗi loại cây trồng cần xác định tỉ lệ và liều lượng các loại phân bón thích hợp để cho năng suất cao nhất mà không gây ra lép đổ.

*** Khắc phục nguy cơ lớp đổ**

Nếu quần thể có nguy cơ lớp đổ, phải có biện pháp làm giảm diện tích lá, có thể bằng cắt tỉa bớt lá. Với ruộng lúa tốt quá nên áp dụng biện pháp tháo nước phơi ruộng vào giai đoạn lúa đứng cái để ức chế sinh trưởng chiều cao có thể dẫn đến lớp đổ.

*** Xử lí hoá chất**

Sử dụng chất ức chế sinh trưởng để ức chế sinh trưởng chiều cao và tăng cường hình thành mô cơ giới. Chất được sử dụng nhiều nhất vào mục đích chống đổ trong điều kiện thâm canh cao là CCC (Clo Colin Clorit). CCC kìm hãm tổng hợp GA nên có tác dụng ức chế sự dân của tế bào theo chiều dọc, làm giảm sinh trưởng chiều cao. Các cây ngũ cốc khi sử dụng CCC có thể giảm chiều cao 20 – 30%. CCC có hiệu quả nhất với lúa mì nên xử lí CCC là biện pháp bắt buộc trong thâm canh lúa mì. Với lúa, CCC cũng có hiệu quả tốt trong điều kiện thâm canh nhưng kém hơn lúa mì. Người ta phun hay bón CCC vào đất với liều lượng 5 – 8 kg/ha vào giai đoạn 5 – 6 lá có thể tăng năng suất lúa mì lên 3 – 5 tạ/ha...

*** Cải lương giống cây trồng theo hướng chịu phân đạm và chống đổ**

Đây là một hướng chọn tạo giống quan trọng đã và đang được tiến hành và thu được các kết quả quan trọng.

Cuộc cách mạng về giống lúa đã đưa ra hàng loạt các giống lúa mới chịu thâm canh cao, chống chịu lớp đổ và cho năng suất cao hơn rất nhiều so với các giống lúa cũ không chịu phân và dễ lớp đổ. Các giống này có đặc điểm ngoại hình chung là thấp cây, góc lá nhỏ, cây cứng... Nhờ vậy, ta có thể làm tăng diện tích lá để tăng quang hợp bằng cách cấy dày, bón phân nhiều mà không bị lớp đổ...

TÓM TẮT CHƯƠNG 8

■ Tính chống chịu sinh lí của cây trồng là sự thích nghi của cây đối với các nhân tố ngoại cảnh stress để tồn tại, phát triển và bảo tồn nòi giống của mình. Tương ứng với các nhân tố sinh thái bất thuận mà cây có các đặc tính chống chịu sau: tính chống chịu hạn, chống chịu nóng, chống chịu lạnh, chống chịu úng, chống chịu mặn, chống chịu lớp đất, chống chịu sâu bệnh. Nghiên cứu bản chất tính chống chịu sinh lí để đề xuất các biện pháp làm tăng khả năng sản xuất của cây trồng trong điều kiện môi trường bất thuận.

■ Hạn đất, hạn không khí và hạn sinh lí gây ra mất cân bằng nước và gây tác hại nghiêm trọng lên cấu trúc của hệ thống nguyên sinh chất, cấu trúc hệ thống màng dẫn đến đảo lộn quá trình trao đổi chất, ức chế các hoạt động sinh lí, quá trình sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất. Các cây chống chịu hạn thường có đặc tính chung là rất bền vững trong điều kiện bị hạn và duy trì được các hoạt động sinh lí bình thường. Có thể dùng các biện pháp xử lí để tăng tính chịu hạn hoặc có thể chọn tạo giống chống chịu hạn để trồng ở các vùng đất thiếu nước.

■ Nhiệt độ cao quá làm rối loạn quá trình trao đổi chất theo hướng tăng quá trình phân giải protein giải phóng NH_3 gây độc, làm biến tính protein và chất nguyên sinh dẫn đến rối loạn các hoạt động sinh lí, ngăn cản quá trình thụ tinh làm giảm năng suất cây trồng. Hệ thống nguyên sinh chất, màng sinh học bền vững ở nhiệt độ cao, không bị phân huỷ là đặc tính quan trọng nhất của các cây chịu nóng. Chọn tạo giống cây trồng có khả năng chống chịu nóng tốt để trồng tại các vùng có nhiệt độ cao như ở các tỉnh miền Trung là công việc quan trọng hiện nay của các nhà chọn giống cây trồng.

■ Nhiệt độ thấp (lạnh) gây tác hại nghiêm trọng đến cây trồng. Nhiệt độ thấp làm thương tổn hệ thống màng trong tế bào theo hướng chuyển từ trạng thái lỏng hoạt động sang trạng thái đông đặc không linh hoạt gây ức chế lên toàn bộ các hoạt động sống xảy ra trong tế bào và trong cây. Nhiệt độ thấp làm quá trình thụ tinh không thực hiện

được nên hạt bị lép, giảm năng suất nghiêm trọng. Các cây chống chịu lạnh trước hết có cấu trúc của hệ thống màng bền vững theo hướng tăng hàm lượng của photpholipit–colin, giảm các chất steroid, làm hạ nhiệt độ chuyển pha xuống thấp hơn. Việc chọn tạo giống cây trồng chống chịu lạnh bằng biện pháp thanh lọc, chọn lọc và lai tạo là công việc thường xuyên của các nhà chọn tạo giống cây trồng.

- Việc thừa muối trong đất sẽ làm tăng áp suất thẩm thấu của dung dịch đất và cây không lấy được nước, gây hạn sinh lí, ức chế các hoạt động sống trong cây, ức chế sinh trưởng, giảm năng suất cây trồng. Các cây chống chịu mặn thường có khả năng điều chỉnh thẩm thấu để tăng áp suất thẩm thấu của cây vượt trên áp suất thẩm thấu của đất, hoặc tạo nên các túi muối trong thân lá để giảm nồng độ muối trong cây... Việc cải tạo đất mặn bằng thau chua rửa mặn, bón vôi và lân, ép phèn cùng với chọn giống chống chịu phèn mặn sẽ làm tăng hiệu quả sử dụng diện tích đất mặn ở nước ta.

- Ngập úng sẽ làm cho đất yếm khí, thiếu oxi cho hô hấp của rễ nên gây hạn sinh lí. Cây chịu úng thường có hệ thống thông khí dẫn oxi từ không khí xuống cung cấp cho rễ hô hấp. Chọn tạo giống chịu úng theo hướng tăng chiều cao trung bình cho các vùng thỉnh thoảng bị úng hoặc theo hướng chuyển các gen vươn cao cây theo mực nước ngập cho các vùng ngập úng sâu.

- Lốp do thừa đạm làm cho cây sinh trưởng quá mức, còn đổ là do mô cơ giới phát triển yếu làm cho gốc cây không chống đỡ được với khối lượng lớn thân, lá trên mặt đất. Lốp đổ đã làm giảm năng suất cây trồng nghiêm trọng. Do vậy, việc phòng ngừa khả năng lốp đổ và làm tăng tính chịu phân đạm và chống đổ là những biện pháp rất có ý nghĩa trong sản xuất.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Tính chống chịu sinh lí của cây là gì? Cây có các tính chống chịu nào? Hiểu biết về tính chống chịu của cây với điều kiện ngoại cảnh bất thuận có ý nghĩa gì trong sản xuất?
2. Thiếu nước gây tác hại gì cho cây và năng suất cây trồng?
3. Những đặc điểm nào chứng tỏ cây thích nghi và chống chịu với khô hạn? Ứng dụng các hiểu biết đó vào sản xuất.
4. Tại sao cây chết ở nhiệt độ cao? Những đặc trưng nào giúp cây chống chịu với nhiệt độ cao? Hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong sản xuất?
5. Nêu một vài tác hại chủ yếu của lạnh đối với cây. Việc thay đổi cấu trúc của màng có ý nghĩa gì trong tính chịu lạnh của cây? Cơ sở khoa học của biện pháp xử lí CCC và tro bếp để chống rét?
6. Tác hại chủ yếu nhất của mặn đối với cây? Các cây sống được trên đất mặn cần có đặc điểm thích nghi gì? Các biện pháp thường sử dụng để cải tạo đất phèn mặn?
7. Tại sao nhiều thực vật bị chết khi đất ngập nước? Cấu trúc đặc trưng của cây thích nghi với đất ngập úng? Phương hướng chọn tạo giống cho các vùng bị úng?
8. Nguyên nhân gây nên lớp đổ? Các biện pháp khắc phục hiện tượng lớp đổ cho cây trồng? Hãy mô phỏng đặc điểm chính của giống lúa chịu thâm canh và chống lớp đổ?

CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

1. Dạng hạn nào gây tác hại nghiêm trọng nhất?
A. Hạn đất B. Hạn không khí C. Hạn sinh lí D. A + B.
2. Giai đoạn nào của cây mẫn cảm nhất với hạn?
A. Nảy mầm B. Cây con C. Hình thành hoa D. Già chín.
3. Nguyên nhân chủ yếu làm giảm năng suất kinh tế của cây trồng khi gặp hạn:
A. Giảm sút quang hợp
B. Giảm sút hô hấp
C. Giảm sút hút khoáng
D. Giảm sút dòng vận chuyển chất hữu cơ.
4. Đặc tính nào của tế bào bị thương tổn khi thiếu nước ?
A. Cấu trúc màng
B. Đặc tính lí hoá của chất nguyên sinh
C. Trạng thái keo nguyên sinh chất
D. Quan điểm khác.
5. Hoạt động sinh lí nào khi cây thiếu nước là quyết định nhất?
A. Quang hợp
B. Hô hấp
C. Vận chuyển vật chất
D. Cân bằng nước.
6. Với thực vật đoạn sinh thì đặc trưng chống hạn nào là quan trọng nhất?
A. Hạn chế mất nước B. Tăng hút nước
C. Điều chỉnh thẩm thấu D. Phát triển thật nhanh chóng.

- C. Xử lí chất ức chế sinh trưởng
D. Chọn giống chống chịu lạnh.
- 16.** Trên đất mặn, cây chết chủ yếu do:
A. Thiếu dinh dưỡng B. Gây hạn sinh lí
C. Các ion gây độc D. Rối loạn trao đổi chất.
- 17.** Theo anh chị, cơ chế thích nghi nào với mặn có sức thuyết phục nhất?
A. Tạo túi muối
B. Điều chỉnh để tăng áp suất thẩm thấu
C. Hệ thống màng bền vững
D. Duy trì hoạt động sinh lí.
- 18.** Việc tích lũy chất nào trong tế bào không có vai trò điều chỉnh thẩm thấu?
A. Na^+ , K^+ B. Đường C. Axit amin D. Protein.
- 19.** Biện pháp nào không nên áp dụng để cải tạo đất mặn?
A. Rửa mặn B. Ép phèn C. Bón vôi D. Bón đạm.
- 20.** Cây lúa sống được trong điều kiện ngập nước là do:
A. Rễ ít mẫn cảm chất độc B. Rễ ít mẫn cảm với yếm khí
C. Có hệ thống thông khí D. Ý kiến khác.
- 21.** Biện pháp nào hữu hiệu nhất để sử dụng đất bị ngập úng?
A. Tiêu nước
B. Chọn giống
C. Chuyển hướng sử dụng
D. Ý khác.
- 22.** Hiện tượng lốp đổ gây ra chủ yếu do:
A. Mất cân bằng dinh dưỡng B. Sinh trưởng quá mức
C. Mưa gió to D. Mô cơ giới kém phát triển.

- 23.** Biện pháp nào kém thuyết phục khi khắc phục lớp vỏ cho cây trồng?
- A. Rút nước phơi ruộng B. Xử lí CCC
C. Giảm diện tích lá D. Bón phân.
- 24.** Để chọn tạo giống lúa chịu phân và chống đổ cần dựa vào chỉ tiêu gì?
- A. Thấp cây B. Góc lá nhỏ C. Mô cơ giới D. Ý khác.

THỰC TẬP SINH LÝ THỰC VẬT

Mục tiêu

■ Minh hoạ cho các kiến thức trong bài giảng phần lí thuyết sinh lí thực vật.

■ Bổ sung các kiến thức mà phạm vi phần lí thuyết không đề cập được.

■ Cung cấp các phương pháp nghiên cứu trong lĩnh vực sinh lí thực vật, đặc biệt cung cấp phương pháp xác định các chỉ tiêu sinh lí thực vật phục vụ cho công tác nghiên cứu trên đối tượng cây trồng.

Chương trình thực tập sinh lí thực vật được ấn định trong 15 tiết, gồm 5 bài thực tập. Mỗi bài thực tập gồm một số thí nghiệm nhất định.

Trong mỗi thí nghiệm, chúng tôi sẽ trình bày cụ thể các phần:

1. Nguyên liệu, hoá chất, dụng cụ.
2. Nguyên lí của phương pháp của thí nghiệm.
3. Cách tiến hành cụ thể của thí nghiệm.
4. Kết luận và các câu hỏi cho từng thí nghiệm.

Sau mỗi bài thực tập, sinh viên cần làm bài tường trình của các thí nghiệm theo những nội dung:

1. Tên thí nghiệm.
2. Nguyên lí của phương pháp.
3. Giải thích và trình bày các kết quả đạt được trong thí nghiệm sau khi đã tính toán.
4. Trả lời các câu hỏi theo yêu cầu của từng thí nghiệm và rút ra kết luận.

BÀI 1. MỘT SỐ ĐẶC ĐIỂM VÀ HOẠT ĐỘNG SINH LÝ CỦA TẾ BÀO THỰC VẬT

1. THÍ NGHIỆM 1. HIỆN TƯỢNG CO NGUYÊN SINH VÀ PHẢN CO NGUYÊN SINH

1.1. Nguyên liệu, hoá chất, dụng cụ

* *Mẫu thực vật*: Củ hành tía hoặc lá thài lài tía.

* *Hoá chất*: Dung dịch glycerin 5%, 10% hoặc dung dịch saccarozo 1M, 1,5M.

* *Dụng cụ*: Kim mũi mác hoặc lưỡi dao cạo, lam kính, lamén, ống nhỏ giọt hoặc pipet, giấy thấm, kính hiển vi.

1.2. Nguyên lí của phương pháp

Tế bào thực vật là hệ thống thẩm thấu sinh học, trong đó dịch bào tương đương với dung dịch gây thẩm thấu, còn màng sinh chất và hệ thống chất nguyên sinh được coi như một màng bán thấm. Vì vậy, khi ngâm tế bào vào các dung dịch có nồng độ khác nhau sẽ có 3 trường hợp xảy ra:

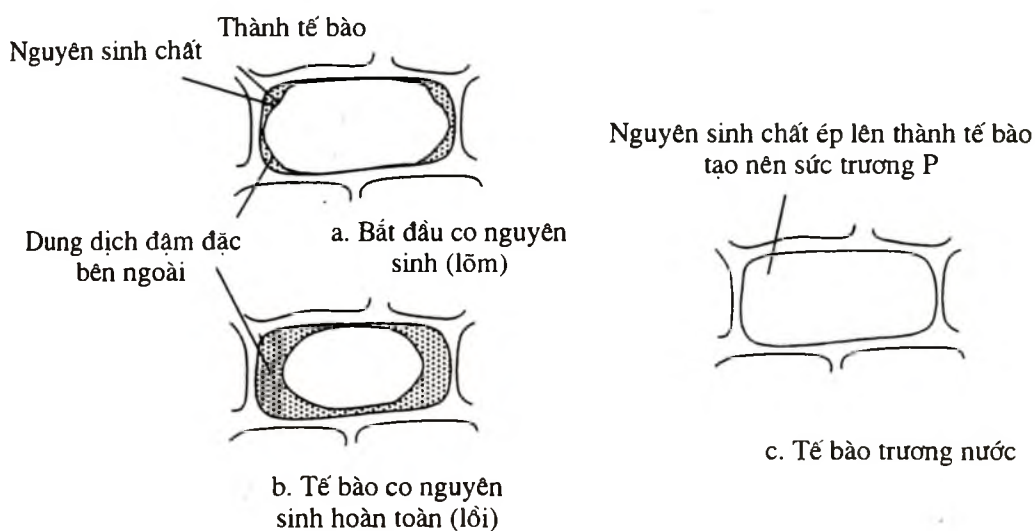
– *Nếu dung dịch có nồng độ nhỏ hơn nồng độ dịch bào* (dung dịch nhược trương) thì nước sẽ đi từ bên ngoài dung dịch vào trong tế bào làm thể tích của tế bào tăng lên, tế bào trương nước.

– *Nếu dung dịch có nồng độ bằng nồng độ dịch bào* (dung dịch đẳng trương) thì lượng nước đi vào và đi ra khỏi tế bào là cân bằng nhau. Thể tích của tế bào không thay đổi.

– *Nếu dung dịch có nồng độ lớn hơn nồng độ dịch bào* (dung dịch ưu trương) thì nước sẽ từ bên trong không bào đi ra bên ngoài làm cho thể tích của không bào co lại dẫn đến chất nguyên sinh cũng co theo. Vì thành tế bào có tính đàn hồi nên không bị co theo chất nguyên sinh. Kết quả là chất nguyên sinh co lại và tách ra khỏi thành tế bào gây nên hiện tượng co nguyên sinh.

Tùy theo mức độ co nguyên sinh mà có hai trạng thái co nguyên sinh: *co nguyên sinh lõm* – đó là khi tế bào bắt đầu co nguyên sinh, chất nguyên sinh mới tách ra ở phần góc của tế bào và *co nguyên sinh lõi* – đó là khi chất nguyên sinh đã tách ra hoàn toàn khỏi thành tế bào và co tròn lại (hình 1).

Tuy nhiên, hiện tượng co nguyên sinh có tính thuận nghịch, tức là sau khi co nguyên sinh lõi thì xảy ra hiện tượng phản co nguyên sinh. Bởi vì, các chất tan gây co nguyên sinh có khả năng đi qua được lớp chất nguyên sinh để vào không bào làm cho nồng độ dịch bào tăng lên, đến một lúc nào đó nồng độ dịch bào lại lớn hơn nồng độ dung dịch bên ngoài và nước lại đi vào tế bào và tế bào lại trở về trạng thái ban đầu.



Hình 1. Các trạng thái co nguyên sinh của tế bào

1.3. Cách tiến hành

Dùng kim mũi mác hoặc dao bóc một lớp tế bào biểu bì của củ hành tía rồi đặt lên trên lam kính. Nhỏ một giọt dung dịch glixerin 5% lên trên miếng biểu bì đó rồi đặt lamen lại. Bắt đầu quan sát hiện tượng co nguyên sinh và phản co nguyên sinh trên kính hiển vi. Cũng lặp lại cách tiến hành như trên nhưng làm với dung dịch glixerin 15%. Quan sát hiện tượng co nguyên sinh và phản co nguyên sinh ở hai nồng độ glixerin 5% và 15%.

1.4. Trả lời các câu hỏi và rút ra kết luận

- a. Tại sao tế bào có hiện tượng co nguyên sinh và phản co nguyên sinh?
- b. Vẽ hình và giải thích hiện tượng co nguyên sinh và phản co nguyên sinh.
- c. So sánh và giải thích hiện tượng co nguyên sinh và phản co nguyên sinh ở hai nồng độ glixerin 5% và 15%.

2. THÍ NGHIỆM 2. TÍNH THẤM CỦA CHẤT NGUYÊN SINH SỐNG VÀ CHẾT

2.1. Nguyên liệu, hoá chất, dụng cụ

- * *Mẫu thực vật*: Củ su hào hoặc củ khoai tây hay quả bí xanh.
- * *Hoá chất*: Dung dịch indigo cacmin 0,2%, nước cất.
- * *Dụng cụ*: Ống nghiệm, đèn cồn hoặc nồi đun cách thuỷ, dao sắc, kẹp gỗ, đĩa petri.

2.2. Nguyên lí của phương pháp

Tế bào thực vật là hệ thống thẩm thấu sinh học, bởi vậy chất nguyên sinh được coi như màng bán thấm nhưng vẫn có khả năng cho các chất tan đi qua một cách chọn lọc (đó là các chất cần thiết cho hoạt động sống của tế bào). Tuy nhiên, khả năng thẩm chọn lọc các chất tan chỉ xảy ra khi tế bào sống, còn tế bào đã chết thì khả năng này không còn nữa nên các chất tan có thể đi vào hoặc đi ra khỏi tế bào một cách dễ dàng, tự do.

2.3. Cách tiến hành

Dùng dao cắt củ su hào đã bóc vỏ (khoai tây hoặc bí xanh) thành những miếng có kích thước khoảng $2\text{cm} \times 1\text{cm} \times 0,5\text{cm}$ rồi cho vào 2 ống nghiệm và đổ ngập nước. Một ống nghiệm để nguyên không đun sôi, một ống nghiệm đun sôi trên ngọn lửa đèn cồn trong khoảng từ 1 – 2 phút, sau đó nhỏ khoảng 5 giọt dung dịch indigo cacmin 0,2% vào cả hai ống nghiệm, ngâm trong 15 phút. Vớt các miếng su hào ở cả hai ống nghiệm đặt trên đĩa petri, dùng dao cắt đôi và quan sát sự thẩm indigo cacmin vào miếng su hào ở phần lát cắt cả hai trường hợp bị đun sôi và để nguyên.

2.4. Mô tả kết quả thí nghiệm và trả lời câu hỏi

- Ý nghĩa tính thấm của chất nguyên sinh?
- So sánh sự thấm vào của indigo carmin ở hai trường hợp trên và giải thích hiện tượng?
- Từ hiện tượng thấm của indigo carmin ở hai trường hợp trên, hãy cho biết indigo carmin là chất được tế bào chọn lọc để thấm hay không?

3. THÍ NGHIỆM 3. XÁC ĐỊNH ÁP SUẤT THẨM THẤU CỦA TẾ BÀO BẰNG PHƯƠNG PHÁP CO NGUYÊN SINH

3.1. Nguyên liệu, hoá chất, dụng cụ

- * *Mẫu thực vật*: Củ hành tía hoặc lá thài lài tía.
- * *Hoá chất*: Dung dịch NaCl (hoặc saccarozơ) với các nồng độ 0,2M, 0,3M, 0,4M, 0,5M, 0,6M.
- * *Dụng cụ*: Đĩa sứ, lưới dao cạo hoặc kim mũi mác, lam kính, lamên, kính hiển vi.

3.2. Nguyên lí của phương pháp

Áp suất thẩm thấu được tính theo công thức

$$\Pi = R.T.C.i$$

Trong đó: Π – áp suất thẩm thấu;

R – Hằng số khí có giá trị là 0,0831;

T – Nhiệt độ tuyệt đối = $t^0 + 273$;

C – Nồng độ dịch bào và

i – Hệ số điện li được tính theo công thức:

$$i = 1 + \alpha (n - 1) \quad (\alpha \text{ là bậc điện li; } n \text{ là số ion phân li}).$$

Đối với dung dịch NaCl với các nồng độ như trên có giá trị của i tương ứng như sau :

Nồng độ NaCl (M):	1,0	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
Giá trị của i:	1,62	1,64	1,66	1,68	1,70	1,73	1,75	1,78	1,83

Như vậy trong công thức tính áp suất thẩm thấu, còn cần xác định giá trị của nồng độ dịch bào để áp dụng vào công thức tính áp suất thẩm thấu.

Có nhiều phương pháp xác định nồng độ dịch bào. Trong thí nghiệm này, chúng ta sử dụng phương pháp co nguyên sinh để xác định nồng độ dịch bào. Phương pháp này dựa trên cơ sở xác định được nồng độ đẳng trương (nồng độ dung dịch bằng nồng độ dịch bào) khi gây co nguyên sinh. Quan sát hiện tượng co nguyên sinh ta dễ dàng tìm ra dung dịch có nồng độ bắt đầu chớm co nguyên sinh. Nồng độ dịch bào là trung bình cộng của nồng độ dung dịch chớm co nguyên sinh và nồng độ dung dịch ngay trước đó.

3.3. Cách tiến hành

Lần lượt lấy các dung dịch NaCl với nồng độ 0,2M, 0,3M, 0,4M, 0,5M, 0,6M ra đĩa sứ.

Dùng dao bóc biểu bì củ hành rồi lần lượt ngâm vào các dung dịch NaCl có nồng độ từ 0,2M đến 0,6M. Ngâm 20 phút rồi lần lượt quan sát hiện tượng co nguyên sinh dưới kính hiển vi. Tuy nhiên, để có thời gian ngâm mẫu như nhau thì cứ mỗi nồng độ ngâm cách nhau 5 phút. Như vậy, khi ngâm đến nồng độ 0,6M thì bắt đầu quan sát ở nồng độ 0,2M (đã đủ 20 phút). Như vậy thì mỗi nồng độ được phép quan sát trong 5 phút. Hãy tìm dung dịch có nồng độ bắt đầu chớm co nguyên sinh rồi lấy trung bình cộng với nồng độ ngay trước đó chưa co nguyên sinh để xác định giá trị của nồng độ dịch bào. Áp dụng công thức tính áp suất thẩm thấu của tế bào.

3.4. Hãy tính áp suất thẩm thấu của mẫu mô và trả lời các câu hỏi

a. Trình bày kết quả quan sát theo bảng sau:

Nồng độ NaCl	0,2M	0,3M	0,4M	0,5M	0,6M
Mức độ co nguyên sinh					
Vẽ hình theo quan sát					

b. Tính áp suất thẩm thấu theo kết quả thí nghiệm.

c. Ý nghĩa của áp suất thẩm thấu đối với đời sống của cây và ý nghĩa của việc xác định chỉ tiêu này?

4. THÍ NGHIỆM 4. XÁC ĐỊNH SỨC HÚT NƯỚC CỦA TẾ BÀO THEO PHƯƠNG PHÁP SACDACOP

4.1. Nguyên liệu, hoá chất, dụng cụ

* *Mẫu thí nghiệm*: Lá tươi.

* *Hoá chất*: Dung dịch NaCl 0,2M; 0,3M; 0,4M; 0,5M; 0,6M; dung dịch xanh metilen 5%.

* *Dụng cụ*: Khoan nút chai (hoặc kéo sắc); giá ống nghiệm và ống nghiệm xếp hai dãy mỗi dãy 5 ống nghiệm; pipet 5ml, 1ml.

4.2. Nguyên lí của phương pháp

Sức hút nước của tế bào được tính theo công thức: $S = \Pi - P$ (S là sức hút nước; Π là áp suất thẩm thấu; P sức trương của tế bào).

Phương pháp này dựa trên sự so sánh sức hút nước giữa tế bào (Stb) và sức hút nước của dung dịch ngâm tế bào (Sdd). Cụ thể:

– Nếu $Stb > Sdd$ thì tế bào sẽ hút nước của dung dịch làm cho nồng độ dung dịch tăng lên, vì vậy tỉ trọng của dung dịch sẽ lớn hơn ban đầu.

– Nếu $Stb < Sdd$ thì dung dịch sẽ hút nước của tế bào làm cho nồng độ dung dịch giảm xuống, tỉ trọng của dung dịch sẽ giảm xuống.

– Nếu $Stb = Sdd$ thì quá trình trao đổi nước cân bằng, nồng độ của dung dịch không thay đổi, tỉ trọng của dung dịch cũng không thay đổi.

Dùng phương pháp so sánh tỉ trọng của dung dịch có ngâm và không ngâm cùng nồng độ, ta có thể tìm ra dung dịch mà $Stb = Sdd$. Vì áp suất thẩm thấu của dung dịch chính bằng sức hút nước của nó (không tồn tại P trong dung dịch), nên ta tìm được sức hút nước của mẫu mô đó.

4.3. Cách tiến hành

- Công việc trước tiên là xếp hai dãy ống nghiệm song song với nhau.
- Dùng pipet cho dung dịch NaCl vào ống nghiệm theo phương thức sau: Cứ hai ống nghiệm đối xứng nhau cho 5ml mỗi ống cùng một

loại dung dịch theo thứ tự nồng độ tăng dần từ 0,2 đến 0,6M và dùng bút đánh dấu nồng độ dung dịch.

- Dùng khoan lá hoặc kéo để khoan hoặc cắt các mảnh lá như nhau rồi cho vào các ống nghiệm của dãy thứ nhất 15–20 miếng lá (số lượng đồng đều trong các ống nghiệm), còn dãy ống nghiệm thứ hai làm đối chứng (không cho bản lá) để so sánh. Ngâm trong 15 phút để cho quá trình trao đổi nước giữa dung dịch và lá diễn ra. Sau đó nhuộm màu của dung dịch dãy ống nghiệm ngâm lá bằng cách nhỏ vào mỗi ống nghiệm ngâm lá 1–2 giọt xanh metilen.

- So sánh sự thay đổi tỉ trọng của dung dịch ngâm lá với dung dịch đối chứng theo từng cặp nồng độ tương ứng bằng cách dùng pipet lấy một giọt dung dịch màu ngâm lá rồi cẩn thận cho pipet sâu vào giữa ống nghiệm đối chứng rồi nhẹ nhàng thả giọt mềm dẻo màu vào trong lòng dung dịch đối chứng. Quan sát sự di chuyển của giọt dung dịch màu trong ống nghiệm, tìm nồng độ mà giọt màu lơ lửng, đó chính là nồng độ đẳng trương. Tại nồng độ đó, ta có $S_{tb} = S_{dd}$. Sức hút nước của dung dịch bằng áp suất thẩm thấu của dung dịch đó: $S_{tb} = S_{dd} = \Pi = R.T.C.i$.

4.4. Tính kết quả thí nghiệm và trả lời câu hỏi

a. Lập kết quả thí nghiệm (theo bảng sau) và tính sức hút nước của mẫu mô:

Nồng độ dung dịch (M)	Áp suất thẩm thấu ở 20°C (atm)	Sự chuyển động của giọt dung dịch
0,2	0,537	
0,3	0,821	
0,4	1,125	
0,5	1,449	
0,6	1,803	

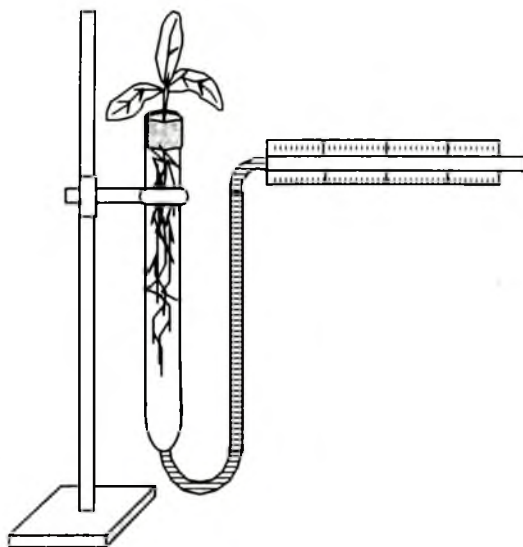
b. Ý nghĩa của chỉ tiêu sức hút nước đối với cây?

c. Hãy sắp xếp sức hút nước của các mô: rễ, phiến lá, thân, bẹ lá... theo thứ tự tăng dần và giải thích?

BÀI 2. XÁC ĐỊNH MỘT SỐ CHỈ TIÊU LIÊN QUAN ĐẾN SỰ TRAO ĐỔI NƯỚC CỦA CÂY

1. THÍ NGHIỆM 1. XÁC ĐỊNH THỂ TÍCH RỄ CÂY

1.1. Đối tượng, hoá chất, dụng cụ



Hình 2. Dụng cụ đo thể tích rễ

* *Mẫu thí nghiệm*: Cây có bộ rễ nguyên vẹn (tốt nhất là được trồng trong dung dịch).

* *Dụng cụ và hoá chất* gồm thiết bị để đo thể tích rễ, pipet, bông, giấy lọc, nước đun sôi để nguội, nước oxi già (H_2O_2).

1.2. Nguyên tắc của phương pháp

Thể tích của bộ rễ cây thí nghiệm được xác định bằng thể tích nước mà nó chiếm chỗ khi nhúng trọn bộ rễ vào trong một thiết bị tạo ra cho việc xác định thể tích của một đối tượng không có hình khối xác định (hình 2).

1.3. Cách tiến hành

Đổ nước sôi để nguội vào bình thủy tinh, gắn pipet vào một đầu ống cao su để pipet lệch với hướng nằm ngang một góc nhỏ, lấy đĩa thủy tinh nhúng vào nước để thử độ nhạy của hệ thống (nếu sự chuyển dịch của mức nước ở pipet nhanh tức là nhạy). Ghi lại mức nước ban đầu trong pipet.

Nhúng bộ rễ cây vào ống thủy tinh, mức nước sẽ tăng lên, ghi lại mức nước tăng. Lặp đi lặp lại 3 lần (chú ý sau mỗi lần cần nhẹ nhàng vẩy sạch nước dính ở rễ cây và bổ sung nước vào ống thủy tinh cho đúng mức nước ban đầu). Lấy giá trị trung bình tương ứng với thể tích bộ rễ.

1.4. Kết luận và trả lời câu hỏi

- Xác định thể tích rễ của hai loại cây trồng.
- Nhận xét về khả năng hút nước của hai loại cây thí nghiệm.

2. THÍ NGHIỆM 2. CÁC PHƯƠNG PHÁP ĐO DIỆN TÍCH LÁ

Chỉ số diện tích lá (số m^2 lá/ m^2 đất) là một chỉ tiêu quan trọng được sử dụng cho việc xác định các chỉ tiêu quan trọng khác như cường độ thoát hơi nước, cường độ quang hợp, cường độ hô hấp... Sau đây là một số phương pháp đo diện tích lá đơn giản.

2.1. Phương pháp cân

Có hai loại: cân trực tiếp và cân gián tiếp.

2.1.1. Cân trực tiếp

* *Đối tượng, dụng cụ:* Lá cây tươi, cân điện kỹ thuật, thước kẻ, bút chì, kéo.

* *Nguyên tắc của thí nghiệm*

Phương pháp này được sử dụng cho các loại cây mà lá cây có sự phân bố đồng đều phần gân lá và thịt lá. Diện tích lá sẽ được xác định qua việc so sánh khối lượng của toàn bộ lá cần đo và khối lượng của một đơn vị diện tích lá (cm^2 , dm^2 ...).

** Cách tiến hành*

Đo và cắt một đơn vị diện tích lá nhất định (chẳng hạn 1cm^2 , 1dm^2 ...) rồi đem cân được khối lượng P_1 . Sau đó cân toàn bộ lá cần đo diện tích được khối lượng P_2 . Diện tích lá được tính bằng tỉ số P_2 / P_1 . Từ đó tính được chỉ số diện tích lá.

2.1.2. Cân gián tiếp (qua giấy)

** Đối tượng, dụng cụ:* Lá cây tươi, cân điện kỹ thuật, giấy gram, thước kẻ, bút chì, kéo.

** Nguyên tắc của thí nghiệm*

Phương pháp này được sử dụng cho các loại cây mà lá cây có sự phân bố không đồng đều phần gân lá và thịt lá trên các vị trí của lá. Diện tích lá sẽ được xác định gián tiếp qua hình lá in trên giấy, tức là qua khối lượng của hình lá in trên giấy và khối lượng của một đơn vị diện tích giấy (cm^2 , dm^2 ...).

** Cách tiến hành*

Đo và cắt một đơn vị diện tích giấy nhất định (chẳng hạn 1cm^2 , 1dm^2 ...) rồi đem cân được khối lượng P_1 . Sau đó in hình lá trên giấy đó và cắt toàn bộ hình lá cần đo đem cân được khối lượng P_2 . Diện tích lá được tính bằng tỉ số P_2 / P_1 , từ đó tính ra chỉ số diện tích lá.

2.2. Phương pháp sử dụng hệ số K

** Đối tượng, dụng cụ:* Lá cây tươi, thước kẻ, bút chì, kéo.

** Nguyên tắc của thí nghiệm*

Phương pháp này thường sử dụng đối với các lá cây có hình dạng dài như lá lúa, ngô... còn các lá có hình khác thì độ chính xác kém hơn. Diện tích lá được xác định thông qua chiều dài, chiều rộng và hệ số K được biết trước. Hệ số K tùy thuộc vào các loại cây có hình lá khác nhau.

** Cách tiến hành*

Đo chiều dài lá (D) và chiều rộng lá (R).

Diện tích (S) của lá: $S = D \times R \times K$.

Hệ số lá K được tính : $K = \frac{S'}{D.R}$ (S' là diện tích lá được tính theo các phương pháp trên). Việc xác định hệ số K cần được lặp lại trên nhiều lá ở các giai đoạn sinh trưởng khác nhau của cây để xác định hệ số K trung bình cho từng loại cây.

2.3. Phương pháp dùng máy

* *Đối tượng, dụng cụ:* Lá cây tươi, máy đo diện tích.

* *Cách tiến hành*

Trước khi tiến hành đo cần chọn chế độ của máy cho đúng mục đích cần sử dụng (đo diện tích, đo chu vi, đo chiều dài, chiều rộng...). Sau đó đặt lá vào máy rồi dùng thanh quét quét trên toàn bộ lá thì trên máy sẽ hiện ngay số liệu diện tích lá.

2.4. Kết quả và trả lời câu hỏi

a. Xác định diện tích của lá theo các phương pháp khác nhau rồi điền vào bảng sau:

STT	Loại lá	Phương pháp cân	Phương pháp hệ số K	Phương pháp đo máy
1				
2				
3				

b. Xác định diện tích lá cây có ý nghĩa gì?

3. THÍ NGHIỆM 3. QUAN SÁT SỰ ĐÓNG MỎ CỦA KHÍ KHỔNG DƯỚI KÍNH HIỂN VI

3.1. Đối tượng, hoá chất, dụng cụ

* *Mẫu thí nghiệm:* Lá thài lài.

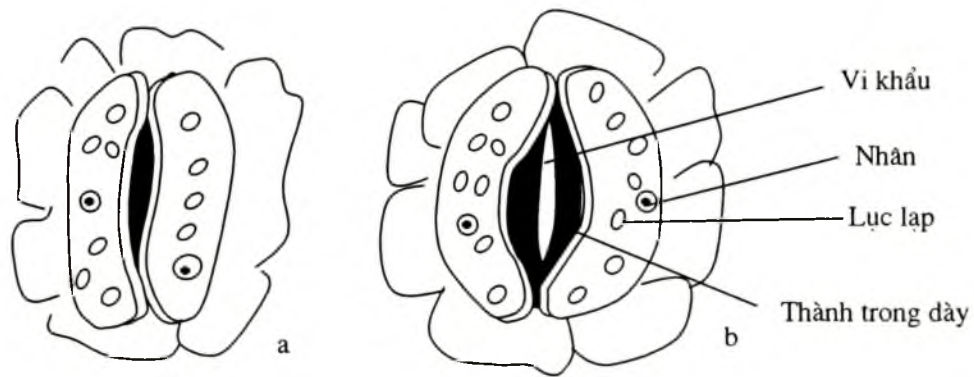
* *Hóa chất:* Dung dịch glycerin 5% và 15%, nước cất.

* *Dụng cụ:* Kim mũi mác hoặc mũi dao nhọn, kính hiển vi, lam, lamên, giấy thấm.

3.2. Nguyên tắc của thí nghiệm

Sự đóng mở của khí khổng phụ thuộc vào sức trương nước của hai tế bào bảo vệ. Khi tế bào bảo vệ no nước thì khí khổng mở, còn tế bào bảo vệ mất nước thì khí khổng đóng lại.

Trong thí nghiệm này, chúng ta điều khiển khí khổng đóng mở nhân tạo để quan sát bằng cách sử dụng tác nhân hoá chất làm cho tế bào bảo vệ mất nước, đồng thời sử dụng nước để tế bào bảo vệ ở trạng thái trương nước. Ta có thể quan sát sự vận động đóng mở khí khổng dưới kính hiển vi (hình 4).



Hình 4. Trạng thái đóng (a), mở (b) của khí khổng

3.3. Cách tiến hành

Dùng kim mũi mác hoặc mũi dao nhọn bóc biểu bì mặt dưới của lá thài lài và đặt lên lam kính. Nhỏ một giọt glixerin 5%, đẩy lamên lại và quan sát khí khổng dưới kính hiển vi. Vì nồng độ 5% glixerin lớn hơn nồng độ dịch bào nên tế bào mất nước làm khí khổng đóng. Tiếp theo điều khiển khí khổng mở bằng cách nhỏ một giọt nước bên mép lamên và đặt miếng giấy thấm ở mép lamên đối diện, theo nguyên tắc mao quản thì miếng giấy thấm sẽ hút bớt glixerin và nước sẽ được dẫn vào bên trong làm loãng dung dịch glixerin. Vì vậy tế bào bảo vệ lại trương nước nên khí khổng mở. Nếu muốn điều khiển khí khổng đóng lại thì ta lại dùng dung dịch glixerin 15% và cũng thao tác như trên.

3.4. Kết quả và trả lời câu hỏi

- a. Vẽ hình trạng thái đóng mở khí khổng quan sát được trên kính hiển vi.
- b. Giải thích nguyên nhân gây đóng mở khí khổng và quy luật vận động của khí khổng trong ngày?

4. THÍ NGHIỆM 4. ĐẾM SỐ LƯỢNG KHÍ KHỔNG

4.1. Đối tượng, dụng cụ, hoá chất

* *Mẫu thí nghiệm*: Lá thài lài.

* *Dụng cụ*: Kính hiển vi, trác vi vật kính, trác vi thị kính, kim mũi mác hoặc mũi dao nhọn.

4.2. Nguyên tắc của thí nghiệm

Chỉ tiêu về số lượng khí khổng trên một đơn vị diện tích lá rất quan trọng quyết định đến hoạt động thoát hơi nước của cây. Số lượng khí khổng trên một đơn vị diện tích lá thường phụ thuộc vào giống cây trồng, tuổi lá và điều kiện ngoại cảnh. Chỉ tiêu này cũng phản ánh khả năng chịu hạn của cây.

Sử dụng trác vi thị kính và trác vi vật kính để xác định diện tích của hiển vi trường. Đếm số lượng khí khổng trên hiển vi trường (đếm lặp lại ít nhất 3 lần ở 3 vị trí của lá). Từ đó tính số lượng khí khổng trên một đơn vị diện tích lá.

4.3. Cách tiến hành

Dùng kim mũi mác hoặc mũi dao nhọn bóc một lớp biểu bì lá đặt lên lam kính, nhỏ một giọt nước rồi đặt lam kính lại, quan sát dưới kính hiển vi. Đếm số lượng khí khổng trên một hiển vi trường. Đếm ít nhất 3 lần ở các vị trí lá khác nhau, rồi lấy giá trị trung bình. Từ đó tính số lượng khí khổng trên 1cm^2 lá khi đã biết diện tích của hiển vi trường.

Lặp lại thí nghiệm với hai mặt lá của cùng một loại lá, giữa các tuổi lá khác nhau, giữa các lá của các cây khác nhau...

4.4. Kết quả và trả lời câu hỏi

- a. Điền kết quả diện tích hiển vi trường vào bảng sau:

Lần 1 (cm ²)	Lần 2 (cm ²)	Lần 3 (cm ²)	Trung bình (cm ²)

b. Điền kết quả số lượng khí khổng vào bảng và giải thích kết quả:

Loại lá	Mặt trên	Mặt dưới	Giải thích

5. THÍ NGHIỆM 5. XÁC ĐỊNH CƯỜNG ĐỘ THOÁT HƠI NƯỚC CỦA LÁ CÂY

5.1. Phương pháp cân nhanh

* *Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

Cành lá tươi (cắm trong nước để giữ lá tươi), cân chính xác, kéo sặc.

* *Nguyên lí của phương pháp*

Dựa vào sự thay đổi khối lượng của lá tươi sau khi cắt ra khỏi cây trong một thời gian ngắn. Khối lượng thay đổi giữa hai lần cân chính là lượng nước mà lá thoát đi trong thời gian đó. Xác định được diện tích lá thí nghiệm, ta tính ngay được cường độ thoát hơi nước của lá theo công thức:

$$I_{\text{THN}} = \frac{W_2 - W_1}{2} \cdot \frac{60}{S} \quad (\text{gam nước thoát đi/ cm}^2 \text{ lá/ giờ)}$$

* *Cách tiến hành thí nghiệm*

Cắt lá ra khỏi cành, xác định nhanh chóng khối lượng của lá (W_1). Để lá thoát hơi nước trong 2 phút (nếu để lâu hơn lá sẽ héo không chính xác). Cân nhanh khối lượng của lá lần hai (W_2). Sau đó xác định diện tích lá bằng phương pháp cân (S). Áp dụng công thức tính cường độ thoát hơi nước (I_{THN}). Lặp lại thí nghiệm 3 lần, tính giá trị thoát hơi nước trung bình.

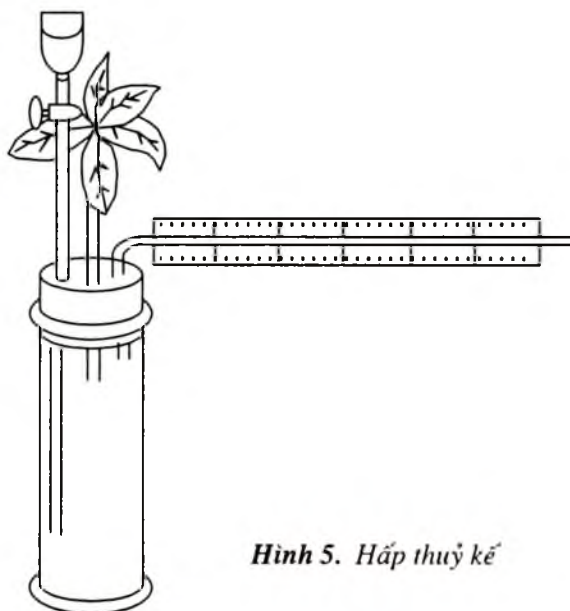
* *Kết quả và trả lời câu hỏi*

a. Giải thích tại sao phải thao tác nhanh giữa hai lần cân trong thí nghiệm?

b. Điền kết quả vào bảng sau:

Lần lặp lại	W_1 (g)	W_2 (g)	Diện tích lá (cm^2)
Lần 1			
Lần 2			
Lần 3			
Trung bình			

5.2. Phương pháp hấp thụ kế



Hình 5. Hấp thụ kế

* *Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

Cành lá tươi hoặc cả cây con (lúa, ngô, khoai lang...), đồng hồ, pipet.

* *Nguyên lí của phương pháp*

Hấp thụ kế (hình 5) là dụng cụ để đo lượng nước mà lá cây hoặc cả cây hấp thu vào trong thời gian thí nghiệm, mà lượng nước thoát đi trên lá xấp xỉ bằng lượng nước hấp thu vào trong cùng thời gian đó. Vì vậy chúng ta biết được lượng nước hấp thu vào, từ đó tính được cường độ thoát hơi nước của toàn cây hoặc lá cây.

*** Cách tiến hành thí nghiệm**

– Đặt cây con hoặc cành lá qua lỗ của nắp bình vào trong bình rồi nhét bông thật kín (có thể gắn bằng parafin).

Cho nước qua phễu vào bình, nếu thấy có sự chuyển động của mức nước ở ống thuỷ tinh nằm ngang tức là hệ thống kín. Đánh dấu mức nước ban đầu trên ống thuỷ tinh.

– Sau 5 phút, mức nước trong hệ thống sẽ bị giảm đi, đồng thời mức nước ban đầu sẽ chạy đến vị trí mới. Dùng pipet nhỏ nước qua phễu vào trong bình cho đến khi mức nước trở về trạng thái ban đầu, qua đó ta tính được lượng nước đã mất đi trong 5 phút. Xác định diện tích lá bằng phương pháp cân để tính cường độ thoát hơi nước của cây (số gam nước thoát đi/cm² lá/giờ). Lặp lại thí nghiệm 2 lần rồi lấy số liệu trung bình.

– Tiến hành thí nghiệm so sánh cường độ thoát hơi nước trên cùng một loại lá ở các điều kiện khác nhau: trong bóng râm, ngoài nắng. Hoặ so sánh cường độ thoát hơi nước của các loại lá cây khác nhau.

*** Kết quả và trả lời câu hỏi**

a. Điền kết quả thí nghiệm vào bảng sau rồi tính cường độ thoát hơi nước của chúng.

STT	Các loại lá	Lần 1 (ml nước)	Lần 2 (ml nước)	Trung bình (ml nước)

b. Trình bày vai trò của hoạt động thoát hơi nước của cây?

c. Xác định cường độ thoát hơi nước có ý nghĩa gì?

6. THÍ NGHIỆM 6. XÁC ĐỊNH ĐỘ THIẾU HỤT BẢO HOÀ NƯỚC CỦA LÁ CÂY

6.1. Đối tượng, dụng cụ, hoá chất

Lá cây tươi mới cắt khỏi cành, cân kĩ thuật, kéo sắc, tủ sấy.

6.2. Nguyên lí của thí nghiệm

Độ thiếu hụt bảo hoà nước là lượng nước thêm vào cho lá đạt trạng

thái bão hoà nước hoàn toàn. Đây là chỉ tiêu quan trọng chi phối mọi hoạt động sinh lí của lá. Độ thiếu hụt bão hoà nước được biểu thị bằng % so với lượng nước bão hoà hoàn toàn của lá. Bằng cân ta có thể xác định được lượng nước hút thêm vào để đạt bão hoà hoàn toàn.

6.3. Cách tiến hành thí nghiệm

Cắt lá ra khỏi cây (nếu lá to thì có thể cắt thành mảnh hoặc từng đoạn) rồi đem cân xác định ngay khối lượng của lá (W_t), đặt lá vào dụng cụ bão hoà nước (miếng mút thấm nước). Sau 1–2 giờ để cho lá hút nước đạt trạng thái bão hoà hoàn toàn thì đem cân để xác định khối lượng lá bão hoà nước (W_s). Sấy khô lá ở nhiệt độ $100^{\circ}\text{C} - 105^{\circ}\text{C}$ trong khoảng 5 giờ rồi cân khối lượng khô của lá (W_k). Áp dụng công thức tính độ thiếu hụt bão hoà nước (ĐTHBHN):

$$\text{ĐTHBHN (\%)} = \frac{W_s - W_t}{W_s - W_k} \times 100\%$$

6.4. Kết quả và trả lời câu hỏi

Trình bày kết quả thí nghiệm. Áp dụng công thức để tính độ thiếu hụt bão hoà nước của lá cây. Giải thích trạng thái nước của cây tại thời điểm đó?

BÀI 3. SẮC TỔ QUANG HỢP VÀ HOẠT ĐỘNG QUANG HỢP Ở LÁ CỦA THỰC VẬT

1. THÍ NGHIỆM 1. PHƯƠNG PHÁP CHIẾT XUẤT VÀ ĐỊNH LƯỢNG SẮC TỔ LÁ CÂY

1.1. Đối tượng, dụng cụ, hoá chất

* *Mẫu thí nghiệm:* Lá cây tươi (lá cây khoai lang, lá cây dâu, lá cây sắn dây...).

* *Dụng cụ:* Cối chày sứ, phễu lọc, giấy lọc, cân kỹ thuật, bình sắc kí, giấy sắc kí, máy so màu.

* *Hóa chất:* Dung môi hữu cơ: rượu etilic (hoặc axeton), CaCO_3 .

1.2. Nguyên lí của thí nghiệm

Các sắc tố của lá cây không hoà tan trong nước mà chỉ hoà tan trong dung môi hữu cơ. Vì vậy dùng các dung môi hữu cơ để chiết xuất sắc tố ra khỏi lá và định lượng trên máy so màu dựa vào quang phổ hấp thụ cực đại của từng sắc tố riêng biệt.

1.3. Cách tiến hành thí nghiệm

Cân 3 gam lá tươi cho vào cối nghiền với CaCO_3 (để trung hoà axit hữu cơ trong lá), nghiền thật nhỏ với rượu, lọc qua phễu đặt trên ống đong hoặc bình định mức, nghiền và lọc cho đến khi dung dịch chảy qua phễu không còn màu xanh. Định mức đến thể tích cần thiết. Dung dịch thu được là hỗn hợp của các sắc tố diệp lục a, diệp lục b, caroten, xantophil. Định lượng từng loại sắc tố trên máy so màu.

2. THÍ NGHIỆM 2. CÁC PHƯƠNG PHÁP PHÂN TÁCH CÁC SẮC TỔ THÀNH PHẦN

2.1. Phương pháp Craus

* *Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

Dung dịch chiết xuất sắc tố ở thí nghiệm 1, ống nghiệm, giá cắm ống nghiệm, benzen, nước cất.

** Nguyên lí của thí nghiệm*

Hai nhóm sắc tố quang hợp đó là sắc tố xanh (diệp lục – chlorophil) và sắc tố vàng, da cam (caroten và xantophil). Các sắc tố khác nhau thường tan trong dung môi khác nhau. Thường diệp lục và caroten tan trong benzen tốt hơn, còn xantophil thì tan trong rượu tốt hơn. Vì vậy lớp benzen nhẹ hơn sẽ nổi lên trên có màu xanh của diệp lục, còn lớp rượu ở dưới sẽ có màu vàng của xantophil.

** Cách tiến hành thí nghiệm*

Lấy vào ống nghiệm 2ml dung dịch rút sắc tố (thí nghiệm 1). Thêm 3ml benzen và 1ml nước cất. Bịt miệng ống nghiệm bằng ngón tay cái, lắc mạnh nhiều lần, sau đó để yên trên giá một vài phút rồi quan sát, lúc này dung dịch sẽ phân li thành hai lớp: lớp trên là benzen có màu xanh vì hoà tan diệp lục và caroten, lớp dưới là rượu có màu vàng vì hoà tan xantophil.

2.2. Phương pháp sắc kí trên giấy

** Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

- Dung dịch chiết xuất sắc tố, bình sắc kí, giấy sắc kí.
- Rượu etilic, axeton, ete petrol.

** Nguyên lí của phương pháp*

Giấy sắc kí có khả năng hấp phụ các sắc tố khác nhau. Khi có dung môi đẩy thì các sắc tố chạy trên giấy với tốc độ khác nhau, vì vậy chúng dừng lại ở các vị trí khác nhau trên giấy tạo nên các vệt màu sắc tố trên giấy. Cắt các vệt màu riêng biệt và hoà tan trong dung môi hữu cơ, ta sẽ có dung dịch các sắc tố riêng biệt.

** Cách tiến hành thí nghiệm*

- Chuẩn bị dung dịch:

D₁: axeton/ rượu = 3/1 dùng chiết rút sắc tố

D₂: ete petrol/ rượu = 20/1 dùng để đẩy sắc tố trên giấy sắc kí

- Cắt giấy sắc kí với kích thước 31 × 16cm. Dùng micropipet lấy 1 – 2ml dung dịch sắc tố đưa lên giấy sắc kí thành vệt dài và nhỏ ở mép

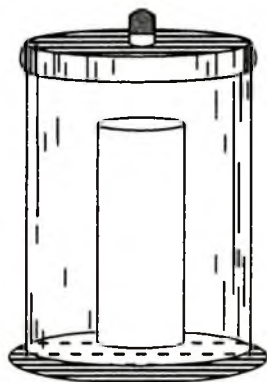
giấy, cách mép giấy khoảng 2cm. Để vệt khô lại tiếp tục đưa dung dịch lên cho đến hết lượng dung dịch cần phân tích.

– Cuộn giấy sắc kí đặt vào trong bình có đổ sẵn dung dịch D_2 không vượt quá vệt sắc tố (hình 6, 7). Đậy nắp bình kín. Sau khoảng 10 – 20 phút, khi dung môi kéo theo sắc tố chạy lên cao khoảng 10 – 12cm và phân bố ở các vị trí khác nhau. Thường vệt ở gần vạch xuất phát nhất là diệp lục a, sau đó là diệp lục b và trên cùng là caroten.

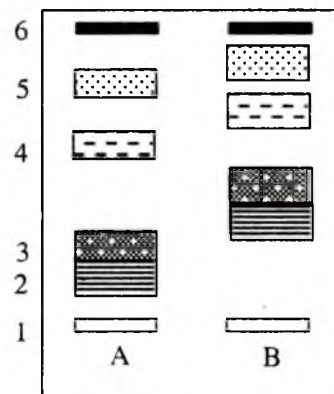
– Muốn định lượng các sắc tố ta dùng kéo cắt riêng biệt các vệt sắc tố rồi hoà tan vào dung dịch D_1 , sau đó định lượng bằng cách so màu trên máy.

** Kết quả thí nghiệm và giải thích*

Hãy quan sát sắc kí đồ và đánh dấu vị trí của các nhóm sắc tố trên sắc kí đồ và giải thích các hiện tượng xảy ra trong thí nghiệm.



Hình 6. Bình sắc kí



Hình 7. Sơ đồ vệt sắc tố trên giấy sắc kí

- | | |
|-------------------|-----------------|
| 1. Vạch xuất phát | 2. Chlorophil b |
| 3. Chlorophil a | 4. Violaxanthin |
| 5. Lutein | 6. Caroten |

3. THÍ NGHIỆM 3. MỘT SỐ TÍNH CHẤT HOÁ HỌC CỦA DIỆP LỤC

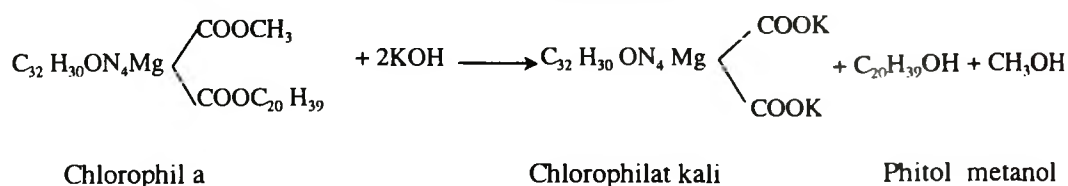
3.1. Đối tượng, dụng cụ, hoá chất

Dung dịch chiết rút sắc tố (thí nghiệm 1), ống nghiệm, giá ống nghiệm, pipet, KOH 20% (hoặc tinh thể), HCl 2N, benzen, axetat đồng, nước cất.

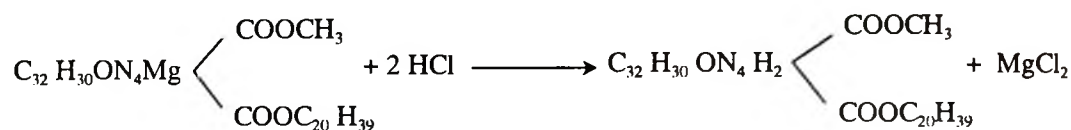
3.2. Nguyên lí của thí nghiệm

Diệp lục là este của axit chlorophylic với hai rượu metylic và phitol. Vì vậy, diệp lục có phản ứng của một este:

+ Phản ứng với kiềm (xà phòng hoá) để tạo muối chlorophilat (vì còn giữ nhân Mg nên chlorophilat vẫn có màu xanh)

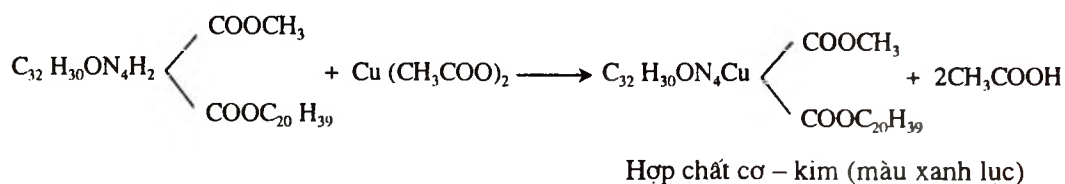


+ Phản ứng với axit tạo pheophitin (vì mất nhân Mg nên có màu nâu)



+ Phản ứng tạo hợp chất hữu cơ có nhân kim loại (hợp chất cơ – kim)

Pheophitin có thể trở thành hợp chất có màu xanh lục khi có phản ứng với hợp chất của ion kim loại hoá trị 2. Ion kim loại hoá trị 2 sẽ thay thế ion hidro ở nhân và sẽ tạo thành hợp chất kim loại hoá trị 2 khác (hay gọi tắt là hợp chất cơ – kim) có màu xanh lục bền vững. Phản ứng này thường được sử dụng trong việc bảo quản màu xanh của mẫu thực vật



3.3. Cách tiến hành thí nghiệm

+ Dùng pipet lấy 2ml dung dịch chiết rút sắc tố vào ống nghiệm. Cho thêm 1 ml KOH 20% (hoặc 1–2 tinh thể KOH), thêm 1ml benzen và 1–2ml nước cất. Lắc nhẹ rồi để yên trên giá một vài phút, dung dịch sẽ phân làm hai lớp: lớp benzen ở trên có màu vàng và lớp rượu ở dưới có màu xanh vì hoà tan sản phẩm xà phòng hoá là muối chlorophilat kali.

+ Lấy 2ml dung dịch chiết rút sắc tố vào ống nghiệm, thêm vào vài giọt HCl 3N, lắc nhẹ thấy màu nâu xuất hiện, đó là pheophitin.

+ Tiếp tục cho vào ống nghiệm đó vài tinh thể axetat đồng, lắc nhẹ thấy màu xanh xuất hiện (đó là hợp chất cơ – kim).

3.4. Kết luận và trả lời câu hỏi

Viết các phương trình phản ứng và giải thích các hiện tượng xảy ra trong các phản ứng?

4. THÍ NGHIỆM 4. PHƯƠNG PHÁP XÁC ĐỊNH CƯỜNG ĐỘ QUANG HỢP

4.1. Xác định cường độ quang hợp theo phương pháp Ivanop – Kôtsovich

** Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

– Cành lá cây tươi để xác định cường độ quang hợp.

– Bình tam giác 1000ml (hoặc bình tròn 1000ml), nút cao su có lỗ, dao, kéo, dây buộc, giấy đen, buret 2 vòi, buret 1 vòi, bình trụ 5 lít có nút kín đựng dung dịch Ba(OH)₂, HCl 0,02N, Ba(OH)₂ 0,02N, nước cất.

** Nguyên lí của phương pháp*

– Cường độ quang hợp được đo bằng lượng CO₂ hấp thu trong thời gian cây quang hợp trên một đơn vị diện tích lá (số mg CO₂ hấp thu/cm² lá/1giờ).

Lượng CO₂ hấp thu được xác định trong bình kín có lá cây đặt ngoài sáng. Hiệu số giữa lượng CO₂ trước và sau khi thí nghiệm chính là lượng CO₂ mà cây sử dụng để quang hợp trong thời gian thí nghiệm. Để xác định lượng CO₂ trong bình, ta cho kết hợp với Ba(OH)₂. Từ lượng Ba(OH)₂ tác dụng với CO₂ ta sẽ tính được lượng CO₂ trong bình đối chứng và bình thí nghiệm.

– Tuy nhiên trong thời gian cây tiến hành quang hợp, cây cũng tiến hành quá trình hô hấp và thải CO₂ vào bình. Vì vậy để xác định chính xác lượng CO₂ sử dụng trong quang hợp, ta cần xác định lượng CO₂ thải ra trong hô hấp bằng cách có một bình cây che sáng để tiến hành hô hấp và xác định cường độ hô hấp.

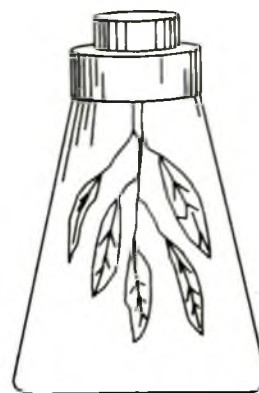
– Tiếp theo, cần xác định diện tích lá để áp dụng công thức tính cường độ quang hợp và cường độ hô hấp của cây.

** Cách tiến hành thí nghiệm*

Chuẩn bị 3 bình:

- Bình đối chứng (không có cây).
- Bình quang hợp (có cây ở ngoài sáng).
- Bình hô hấp (có cây đặt trong tối).

Mở nút bình trước khi thí nghiệm để không khí trong và ngoài bình như nhau, rồi đậy nút lại. Cho lá cây vào bình quang hợp và hô hấp rồi đậy nút lại (hình 8).



Hình 8. Bình đo quang hợp

Bình quang hợp đặt ngoài sáng.
Bình hô hấp lấy giấy đen bao lại và đặt trong tối.

Bình đối chứng cũng đậy lại và đặt trong phòng thí nghiệm. Sau 30 phút nhẹ nhàng lấy lá cây ra khỏi bình và đậy nút lại. Lấy vào mỗi bình 20ml $\text{Ba}(\text{OH})_2$ 0,02N qua lỗ trên nút bình. Lắc tròn nhẹ nhàng để tác dụng với CO_2 trong bình.

Sau đó dùng HCl 0,02N để chuẩn lại lượng $\text{Ba}(\text{OH})_2$ còn dư cho đến khi dung dịch chuyển từ màu hồng sang trắng.

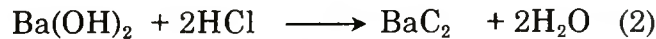
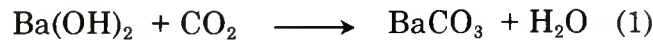
Chú ý:

– Vì $\text{Ba}(\text{OH})_2$ dễ thay đổi nồng độ khi tác dụng với CO_2 của không khí nên trước khi tính toán phải xác định lại nồng độ thực của $\text{Ba}(\text{OH})_2$. Muốn vậy ta lấy 20ml $\text{Ba}(\text{OH})_2$ vào bình tam giác và chuẩn độ với HCl 0,02N. Số ml HCl sẽ là lượng cần thiết để trung hoà hết 20ml $\text{Ba}(\text{OH})_2$ với nồng độ đúng của nó.

– Số liệu thu được về sự đồng hoá CO_2 chỉ là số liệu của quang hợp biểu kiến vì lượng CO_2 do hô hấp còn chưa được tính đến. Vì vậy phải xác định cường độ hô hấp để tính được cường độ quang hợp thực.

Cách tính toán

Thí nghiệm được tiến hành dựa trên hai phản ứng:



Gọi lượng chuẩn độ HCl ở bình quang hợp là A ml; ở bình hô hấp là B ml; ở bình đối chứng là C ml.

Lượng chuẩn độ lại 20ml Ba(OH)₂ là Xml

Vậy lượng CO₂ có trong bình đối chứng là (X – C). 0,44

Lượng CO₂ có trong bình quang hợp là (X – A). 0,44

Lượng CO₂ mà cây sử dụng trong quang hợp là: (X – C). 0,44 – (X – A). 0,44

$$I_{\text{qhbk}} = \frac{(X - C) \cdot 0,44 - (X - A) \cdot 0,44}{t} \times \frac{60}{S}$$

Lượng CO₂ có trong bình hô hấp là (X – B). 0,44

Lượng CO₂ thải ra trong hô hấp là: (X – B). 0,44 – (X – A). 0,44

$$I_{\text{hh}} = \frac{(X - B) \cdot 0,44 - (X - A) \cdot 0,44}{t} \times \frac{60}{S}$$

Vậy cường độ quang hợp thực là: $I_{\text{qht}} = I_{\text{qhbk}} + I_{\text{hh}}$

*** Kết luận và trả lời câu hỏi**

a. Từ số liệu thu được trong thí nghiệm, tính cường độ quang hợp theo công thức trên.

b. Sự giống và khác nhau giữa việc xác định cường độ quang hợp và cường độ hô hấp?

c. Lập lại thí nghiệm với các lá cây khác nhau và cường độ ánh sáng khác nhau (ngoài sáng và trong bóng râm) rồi so sánh.

4.2. Phương pháp xác định cường độ quang hợp trên máy

*** Đối tượng, dụng cụ**

Cành lá cây tươi, máy đo cường độ quang hợp.

*** Nguyên lí của thí nghiệm**

Máy đo cường độ quang hợp dựa trên nguyên tắc xác định nồng độ

CO₂ trước và sau khi thí nghiệm của dòng khí chạy qua cây trong một thời gian nhất định.

** Cách tiến hành thí nghiệm*

Trước khi tiến hành cần kiểm tra độ kín của buồng lá. Cho dòng khí chạy qua, chỉ số về nồng độ CO₂ của dòng khí sẽ được hiển thị trên máy. Đặt lá vào buồng kín rồi cho dòng khí chạy qua trong một thời gian nhất định, trên máy sẽ hiển thị chỉ số về nồng độ CO₂ sau khi cây quang hợp. Qua số liệu về nồng độ CO₂ trước và sau khi thí nghiệm, ta tính được cường độ quang hợp một cách nhanh chóng và chính xác.

5. THÍ NGHIỆM 5. XÁC ĐỊNH HIỆU SUẤT QUANG HỢP

5.1. Đối tượng, dụng cụ, hoá chất

Cây tươi nguyên vẹn (cả thân, rễ, lá), cân chính xác, tủ sấy, kéo, thước kẻ.

5.2. Nguyên lí của thí nghiệm

Hiệu suất quang hợp là lượng chất hữu cơ cây tích lũy được trên một đơn vị diện tích lá trong một ngày đêm. Dựa vào lượng chất khô tăng lên giữa hai lần lấy mẫu (cách nhau T ngày) ta tính được hiệu suất quang hợp theo công thức:

$$HSQH = \frac{W_2 - W_1}{1/2(L_1 + L_2)T}$$

Trong đó: W₁, W₂ là khối lượng chất khô cân lần 1 và 2

L₁, L₂ là diện tích lá đo lần 1 và 2

T là thời gian cách nhau giữa hai lần lấy mẫu.

5.3. Cách tiến hành thí nghiệm

Nhổ 5 – 10 cây nguyên vẹn một cách ngẫu nhiên của ô thí nghiệm, rửa sạch đất. Xác định nhanh chóng diện tích lá (L₁) bằng phương pháp cân. Sau đó đem sấy toàn bộ cây ở nhiệt độ 80°C trong 6 – 8 giờ rồi cân được khối lượng W₁. Để cây sinh trưởng sau T ngày rồi tiếp tục tiến hành như trên ta thu được số liệu L₂, W₂. Áp dụng công thức tính

hiệu suất quang hợp ở trên để tính hiệu suất quang hợp của đối tượng thí nghiệm.

5.4. Kết quả thí nghiệm và trả lời câu hỏi

1. Tiến hành đo hiệu suất quang hợp của một số cây, điền số liệu vào bảng sau :

Loại cây	W_1	W_2	L_1	L_2

2. Nêu ý nghĩa của chỉ tiêu hiệu suất quang hợp.

BÀI 4. PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU VỀ DINH DƯỠNG KHOÁNG

1. GIỚI THIỆU CÁC PHƯƠNG PHÁP NGHIÊN CỨU DINH DƯỠNG KHOÁNG

1.1. Phương pháp trồng cây trong dung dịch

** Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

– Cây giống (hoặc hạt giống), bình trồng cây, giá thể, máy đo pH (hoặc giấy đo pH).

– Các loại hoá chất trong thành phần của dung dịch dinh dưỡng theo MS hoặc Knop...

** Nguyên lí của thí nghiệm*

Thành phần các chất dinh dưỡng và hàm lượng của chúng trong dung dịch dinh dưỡng được khống chế mà với các thí nghiệm trồng cây trong đất khó thực hiện được. Tuỳ theo mục đích thí nghiệm mà ta thiết kế thí nghiệm khác nhau. Muốn tìm hiểu vai trò của nguyên tố nào đó, ta chỉ cần loại trừ nguyên tố đó trong dung dịch. Muốn tìm hiểu nhu cầu dinh dưỡng thì ta phân tích dung dịch trước và sau khi thí nghiệm để biết lượng chất dinh dưỡng cây hút.

** Cách tiến hành thí nghiệm*

– Pha chế dung dịch dinh dưỡng đã được chọn theo bảng hướng dẫn sẵn cho từng loại dung dịch. Cho dung dịch vào chậu thí nghiệm theo định lượng nhất định, đặt nắp hoặc giá thể đỡ cây.

– Cho cây con qua các lỗ trên giá đỡ cây sao cho toàn bộ rễ cây ngập trong dung dịch dinh dưỡng.

– Theo dõi pH của dung dịch, nếu có biến đổi thì phải điều chỉnh cho pH thích hợp với cây trồng thí nghiệm.

– Theo dõi các chỉ tiêu nghiên cứu theo đề cương thí nghiệm.

1.2. Phương pháp trồng cây trong chậu đất

** Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

Cây giống (hoặc hạt giống), bình trồng cây, đất, phân vô cơ, phân hữu cơ...

** Nguyên lí của thí nghiệm*

Với thí nghiệm trong chậu, ta có thể biết chính xác lượng đất trồng, lượng phân bón, lượng nước tưới, thành phần dinh dưỡng của đất... Tùy theo mục đích thí nghiệm và loại thí nghiệm mà ta có các nguyên tắc bố trí thí nghiệm khác nhau. Với các thí nghiệm trong chậu, ta có thể dễ dàng xác định nhu cầu dinh dưỡng của từng loại phân bón đối với cây trồng bằng việc phân tích đất trước và sau khi thí nghiệm để biết được lượng chất dinh dưỡng mà cây hút từ đất lên để tạo nên một năng suất nhất định nào đó...

** Cách tiến hành thí nghiệm*

Đất được đập nhỏ, phơi khô, định lượng rồi cho vào chậu (không được đập nhỏ hơn 0,4mm). Phân bón được trộn đều vào đất. Chậu có kích thước to, nhỏ là tùy thuộc vào kích thước của từng loại cây. Điều chỉnh độ ẩm thích hợp cho đất rồi trồng cây vào và chăm sóc bình thường. Theo dõi quá trình sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất của cây trồng thí nghiệm. Sau thời gian thí nghiệm, phân tích lại lượng chất dinh dưỡng của đất ta sẽ biết được lượng chất dinh dưỡng mà cây đã sử dụng trong thời gian thí nghiệm.

1.3. Phương pháp trồng cây ngoài đồng

Phương pháp này được tiến hành theo đúng phương pháp đã phổ biến cụ thể trong giáo trình phương pháp thí nghiệm. Khi bố trí thí nghiệm ta cần xác định:

- Mục đích thí nghiệm.
- Phương pháp bố trí thí nghiệm.
- Sơ đồ thí nghiệm.
- Phương pháp theo dõi các chỉ tiêu sinh trưởng phát triển của cây.
- Xử lí số liệu.

2. THÍ NGHIỆM 1. PHƯƠNG PHÁP THUỶ CANH (HIDROPONICS)

2.1. Khái niệm

Thuỷ canh là kĩ thuật trồng cây trong dung dịch dinh dưỡng mà không cần dùng đất.

2.2. Ưu điểm của phương pháp

- Không phải làm đất, không cỏ dại.
- Trồng được nhiều vụ, có thể trái vụ, không cần tưới.
- Không phải dùng thuốc phòng trừ sâu bệnh, trừ cỏ dại.
- Sản phẩm hoàn toàn sạch, đồng nhất, chất lượng tốt.
- Có thể thoả mãn nhu cầu dinh dưỡng của cây trồng nên đạt năng suất cao...

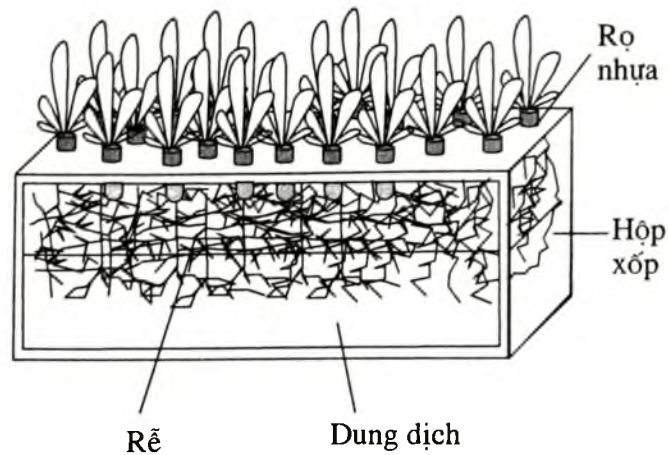
Phương pháp này thích hợp nhất cho các cây rau ăn lá và quả. Có thể sử dụng phương pháp này để nghiên cứu vai trò sinh lí và nhu cầu của các nguyên tố dinh dưỡng...

2.3. Đối tượng, dụng cụ, hoá chất

- Cây giống (hoặc hạt giống).
- Dụng cụ chứa dung dịch dinh dưỡng, có thể là chậu, vại, hộp xốp hoặc thậm chí đào hố đất rồi lót ni lông màu để đựng dung dịch... Nhà màn chung hay cho từng hộp trồng cây để ngăn cản côn trùng truyền bệnh.
- Giá thể đỡ cây: các rọ nhựa nhồi trấu hun hay các giá thể tưới xốp khác...
- Dung dịch dinh dưỡng nuôi cây tuỳ theo từng loại cây trồng.
- Nếu trồng cây trong hệ thống có điều chỉnh thì phải có hệ thống bơm dung dịch dinh dưỡng đi qua rễ cây hoặc có hệ thống tự động điều chỉnh nồng độ dung dịch dinh dưỡng.

2.4. Cách tiến hành

Thí nghiệm phương pháp thuỷ canh cải tiến của Trung tâm nghiên cứu rau châu Á.



Hình 9. Mô hình thủy canh của Trung tâm nghiên cứu và phát triển rau châu Á (AVRDC)

– Trước khi tiến hành thí nghiệm cần chuẩn bị khung, màn và hộp xốp (hình 9), khoan nắp hộp xốp kích thước và số lượng tùy theo từng loại cây.

– Pha dung dịch vào hộp theo đúng thành phần và nồng độ của từng loại dung dịch dinh dưỡng.

– Chuẩn bị rọ gieo hạt hoặc trồng cây: Cắt mảnh lưới lót dưới đáy rọ, tấm ướn trấu hun rồi nhồi vào rọ. Đặt rọ vào các lỗ khoan trên nắp hộp.

– Gieo hạt hoặc trồng cây vào rọ với độ sâu khoảng 1–2cm rồi dùng trấu hun lấp kín.

Trong thời gian thí nghiệm cần theo dõi thường xuyên mực nước trong hộp, nếu lượng dung dịch tụt xuống 15cm so với mép hộp thì cần bổ sung thêm dung dịch.

Phương pháp thủy canh có thể ứng dụng vào mục đích:

– Nghiên cứu vai trò và nhu cầu dinh dưỡng của các nguyên tố dinh dưỡng.

– Sản xuất cây con sau giai đoạn in vitro hoặc từ hạt trước khi đưa ra đất để rút ngắn thời gian sản xuất cây giống, tăng hiệu quả kinh tế cho khâu sản xuất cây giống.

– Sản xuất rau, hoa quả an toàn, sạch...

3. THÍ NGHIỆM 2. PHƯƠNG PHÁP CHUẨN ĐOÁN NHANH NHU CẦU DINH DƯỠNG

Việc phát hiện nhanh chóng các nguyên tố dinh dưỡng trong cây có thể cho biết cây thừa hay thiếu dinh dưỡng, qua đó góp phần đề xuất biện pháp bón phân hợp lí cho cây. Phương pháp này dựa vào các phản ứng đặc trưng giữa các nguyên tố và các thuốc thử đặc trưng. Dựa vào mức độ màu của phản ứng so với thang chuẩn, ta có thể biết được hàm lượng của từng nguyên tố.

3.1. Phát hiện nhanh chóng amon (NH_4^+)

** Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

Lá tươi, lọ, miếng kính, cối chày sứ, thuốc thử Netle, thang màu chuẩn.

** Nguyên lí của phương pháp*

Dựa vào phản ứng của thuốc thử Netle trong môi trường kiềm với amon tạo màu vàng:



Màu vàng

** Cách tiến hành thí nghiệm*

Cân 2g lá cho vào cối sứ nghiền nát, cho thêm 6ml nước cất vào hoà đều thành dung dịch, sau đó dùng pipet lấy 0,5ml dịch vào lọ nhỏ. Nhỏ một giọt thuốc thử Netle lên miếng giấy lọc để trên nắp kính. Lấy 1 ml NaOH 30% nhanh chóng cho vào lọ rồi đập miếng kính có giọt Netle lên miếng lọc có bôi vaselin. Để 15 phút, trong thời gian này thỉnh thoảng lắc, dung dịch sẽ chuyển màu vàng. So với thang màu chuẩn để biết hàm lượng amon tự do trong cây.

3.2. Phát hiện nhanh chóng nitrat (NO_3^-)

** Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

– Thân cây (hoặc cuống lá, hoặc lá cây).

– Đĩa sứ (hoặc miếng kính), pipet.

– Thuốc thử diphenylamin, thang màu chuẩn của nitrat.

** Nguyên lí của thí nghiệm*

Thuốc thử diphenylamin hoà tan trong axit sulfuric đậm đặc kết hợp với nitrat tạo thành hợp chất màu xanh chàm. Mức độ màu tỉ lệ thuận với hàm lượng NO_3^- .

** Cách tiến hành thí nghiệm*

Cắt 1–2 lát cắt của thân (hoặc cuống lá, lá) đặt vào đĩa sứ hoặc miếng kính. Nhỏ một giọt diphenylamin lên trên lát cắt, màu xanh dần dần xuất hiện. So với thang màu chuẩn để xác định nồng độ nitrat trong cây.

3.3. Phát hiện nhanh chóng photpho (P_2O_5)

** Đối tượng, dụng cụ, hoá chất*

– Thân lá hay cuống lá tươi, đĩa sứ, pipet.

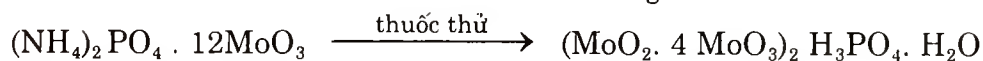
– Dung dịch molipdat amon $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$, dung dịch thiếc clorua SnCl_2 , thang màu chuẩn.

** Nguyên lí của thí nghiệm*

Photpho kết hợp nhanh chóng với molipdat amon sẽ cho kết tủa màu vàng. Nếu cho thêm thuốc thử sẽ chuyển màu xanh theo các phản ứng:



Kết tủa vàng



Phức chất màu xanh

** Cách tiến hành thí nghiệm*

Cắt 2 lát cắt thân hay cuống lá cho vào đĩa sứ, nhỏ 1 giọt $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$, khuấy đều sau đó để yên 1 phút. Nhỏ 1 giọt SnCl_2 khuấy đều, rồi đem so màu với thang màu chuẩn.

BÀI 5. GIỚI THIỆU PHƯƠNG PHÁP NUÔI CẤY MÔ (NUÔI CẤY IN VITRO) VÀ TÁC ĐỘNG CỦA MỘT SỐ CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG

1. GIỚI THIỆU PHƯƠNG PHÁP NUÔI CẤY MÔ TẾ BÀO THỰC VẬT

1.1. Khái niệm

Nuôi cấy mô tế bào thực vật là nuôi cấy các vật liệu của cây trồng (chồi, lá, thân, rễ, hạt phấn...) trong môi trường nhân tạo vô trùng.

Nuôi cấy mô tế bào đồng nghĩa với nuôi cấy mô tế bào in vitro (trong ống nghiệm).

1.2. Cơ sở khoa học của nuôi cấy mô tế bào

Cơ sở khoa học của kỹ thuật nuôi cấy mô tế bào là dựa vào tế bào có tính toàn năng, tính phân hoá và phản phân hoá.

+ Tính toàn năng của tế bào

Mỗi tế bào bất kì của một sinh vật nào đều mang đầy đủ lượng thông tin di truyền cần thiết của toàn cơ thể loại sinh vật đó để khi gặp điều kiện thuận lợi, mỗi tế bào sẽ phát triển thành một cơ thể hoàn chỉnh.

+ Tính phân hoá là sự chuyển từ tế bào phôi sinh có chức năng phân chia tế bào thành các mô chuyên hoá đảm nhận các chức năng khác nhau (mô biểu bì, mô dậu, mô dẫn...).

+ Tính phản phân hoá

Các tế bào đã phân hoá thành các mô chức năng riêng biệt nhưng vẫn có thể quay trở về trạng thái phân chia tế bào như của tế bào phôi sinh ban đầu khi gặp điều kiện thuận lợi.

Nhờ tính toàn năng cộng với khả năng phân hoá và phản phân hoá mà ta có thể tái sinh cây từ một tế bào hay một mẫu mô cây trồng nào đó.

1.3. Điều kiện của kỹ thuật nuôi cấy mô tế bào

** Môi trường nuôi cấy*

+ Các nguyên tố dinh dưỡng

Môi trường nuôi cấy phải có đầy đủ các yếu tố dinh dưỡng cần thiết (N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Cu, Mn, B, Mo, I, Co, Zn) cho sự sinh trưởng.

phát triển của tế bào cũng như của cơ thể hoàn chỉnh. Cho đến nay đã có nhiều tác giả nghiên cứu đưa ra nhiều môi trường dinh dưỡng khác nhau tùy thuộc từng loại đối tượng cây trồng: môi trường Murashige–Skoog (MS), môi trường Knop, môi trường Knudson C, môi trường Gamborg...

+ *Nguồn cacbon*

Cây in vitro sống chủ yếu bằng con đường dị dưỡng. Vì vậy việc bổ sung nguồn cacbon hữu cơ vào môi trường nuôi cấy là thành phần bắt buộc; thường sử dụng đường saccarozơ hoặc glucozơ hàm lượng 2% – 3%.

+ *Vitamin*

Các vitamin được bổ sung vào môi trường là: thiamin (B₁), pyridoxin (B₆), riboflavin (B₂), axit nicotinic, myo–inositol, vitamin C...

+ *Các hợp chất tự nhiên*

Để thúc đẩy khả năng phát sinh hình thái và sự sinh trưởng phát triển của cây in vitro, môi trường nuôi cấy thường được bổ sung thêm các hợp chất tự nhiên: nước dừa, dịch chiết nấm men, dịch thuỷ phân, dịch chiết ép chuối, khoai tây...

* *Các chất điều tiết sinh trưởng*

+ Auxin: Kích thích sự dẫn tế bào, kích thích sự hình thành mô sẹo (callus), hình thành rễ bất định.

Các auxin thường dùng: 2,4–Diclo phenoxi axetic axit (2,4D), α –naphthyl axetic axit (α –NAA), β –indol axetic axit (IAA), β –indol butyric axit (IBA).

Tùy theo mục đích mà nồng độ sử dụng từ 10^{-5} – 10^{-6} M.

+ Xytokinin: Kích thích sự phân chia tế bào và quyết định sự phân hoá chồi. Vì vậy, tỉ lệ sử dụng auxin/ xytokinin sẽ quyết định sự phân hoá chồi hay phân hoá rễ.

Các chất thường sử dụng: benzyl adenin (BA), benzyl amino purin (BAP), kinetin (fufuryl amino purin), zeatin.

* *Chất làm đông môi trường*

Aga là một polisaccarit thường được sử dụng làm đông môi trường nuôi cấy. Tùy thuộc chất lượng aga mà dùng với hàm lượng từ 5g/l – 8g/l.

*** Độ pH môi trường**

Cần chỉnh pH môi trường nuôi cấy trong khoảng từ 5,8 – 6,0 thích hợp cho nhiều loại cây trồng.

*** Điều kiện vô trùng**

Vô trùng là điều kiện bắt buộc quyết định sự thành công trong kỹ thuật nuôi cấy mô tế bào.

+ Thiết bị và hoá chất khử trùng: nồi hấp, tủ sấy, phễu lọc và các loại hoá chất khử trùng (HgCl_2 , $\text{Ca}(\text{OCl})_2$, NaOCl , H_2O_2 ...).

+ Buồng cấy vô trùng: Tùy theo điều kiện có thể dùng buồng tự động lọc khí sạch hoặc buồng khử trùng không khí.

1.4. Các giai đoạn nuôi cấy

- + Giai đoạn khởi động mẫu in vitro.
- + Giai đoạn nhân nhanh in vitro.
- + Giai đoạn ra rễ tạo cây in vitro hoàn chỉnh.
- + Đưa cây từ trong ống nghiệm ra đất.

2. SỬ DỤNG AUXIN TRONG KỸ THUẬT GIÂM, CHIẾT CÀNH

2.1. Đối tượng, dụng cụ, hoá chất

- Cành cây bánh tẻ (có tuổi sinh học trung bình) cây roi, hoa giấy, chanh eureka...
- Cốc thuỷ tinh, cát ẩm, kéo cắt cây, bình phun ẩm.
- Dung dịch α -NAA.

2.2. Nguyên lí của thí nghiệm

Một trong những vai trò sinh lí quan trọng nhất của nhóm chất auxin là kích thích sự hình thành rễ bất định của cành chiết, cành giâm và cây nuôi cấy mô.

Trong giai đoạn đầu của sự phát sinh rễ của cành giâm, tức là giai đoạn phản phân hoá các tế bào ở vùng sẽ phát sinh rễ để tạo ra nhanh chóng các tế bào tiền rễ, giai đoạn này cần hàm lượng auxin rất cao mà thường với lượng auxin nội sinh không đủ để kích thích nhanh chóng sự

hình thành rễ. Do vậy, trong đa số trường hợp, cần xử lí auxin ngoại sinh để xúc tiến nhanh quá trình phát sinh rễ bất định.

Có hai phương pháp xử lí auxin cho cành giâm:

– *Phương pháp xử lí nhanh*: Sử dụng nồng độ auxin cao, khoảng 1000 – 10000ppm. Nhúng nhanh phần gốc cành giâm vào dung dịch auxin pha sẵn rồi cắm ngay vào giá thể.

– *Phương pháp ngâm*: Sử dụng nồng độ auxin thấp, khoảng 10 – 100 ppm. Ngâm phần gốc hom giâm vào dung dịch auxin trong 12 – 24 giờ rồi cắm vào giá thể.

2.3. Cách tiến hành thí nghiệm

Chọn cành giâm bánh tẻ (cành chanh, bưởi, roi, hoa giấy...), dùng kéo cắt thành từng đoạn dài 5 ÷ 15cm, chỉ để lại 1–2 lá bánh tẻ không mang bệnh trên một đoạn cành. Nhúng phần gốc vào dung dịch α -NAA có nồng độ thích hợp tùy theo từng loại đối tượng trong khoảng 3 giây (thường nồng độ thích hợp cho đa số đối tượng cành giâm là 4000 – 6000ppm). Cắm cành giâm vào cát ẩm, sạch. Giữ ẩm thường xuyên cho đến khi xuất hiện rễ. Theo dõi các chỉ tiêu (5–7 ngày/ lần):

Tỉ lệ hình thành callus (%);

Tỉ lệ hình thành chồi (%);

Tỉ lệ hình thành rễ (%);

Chiều dài rễ, chồi.

2.4. Kết quả và trả lời câu hỏi

a. Điền kết quả theo dõi vào bảng sau:

Thời gian theo dõi	Tỉ lệ callus (%)	Tỉ lệ ra chồi (%)	Tỉ lệ ra rễ (%)	Chiều dài trung bình rễ (cm)	Chiều dài trung bình chồi (cm)
7 ngày					
14 ngày					
21 ngày					
....					

b. Tại sao các cành có tuổi khác nhau thì khả năng ra rễ khác nhau?

3. ẢNH HƯỞNG CỦA XYTOKININ ĐẾN TUỔI THỌ CỦA LÁ

3.1. Đối tượng, dụng cụ, hoá chất

- Lá cây tươi.
- Giấy lọc hoặc tấm xốp.
- Dung dịch BA (benzyl adenin) nồng độ 5; 10; 15; 20ppm.

3.2. Nguyên lí và cách tiến hành thí nghiệm

– Xytokinin còn được gọi là "hocmon hoá trẻ" vì nó có tác dụng kéo dài tuổi thọ của cơ quan và cây.

Khi lá cây khi bị tách khỏi cây mẹ, diệp lục sẽ bị phân huỷ làm mất màu xanh rất nhanh chóng. Nếu lá cây được xử lí xytokinin thì khi tách ra khỏi cây mẹ, màu xanh của lá cây sẽ giữ được lâu hơn, tức là tuổi thọ của lá được kéo dài hơn.

– Ngắt lá khỏi cây rồi nhúng lá vào dung dịch BA (benzyl adenin) theo các nồng độ 0; 5; 10; 15; 20ppm, sau đó đặt trên giấy lọc hút đủ ẩm hoặc có thể đặt trên tấm bọt xốp hút ẩm. Đậy lại để che ánh sáng và giảm bay hơi nước.

Sau 5 – 7 ngày quan sát màu sắc của các lá thí nghiệm và lá đối chứng không xử lí BA.

3.4. Quan sát kết quả và trả lời câu hỏi

a. Hãy giải thích tại sao xytokinin lại có khả năng kéo dài tuổi thọ của cơ quan và cây?

b. Theo dõi và so sánh kết quả giữa các nồng độ xytokinin trong thí nghiệm.

ĐÁP ÁN CÁC CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM KIẾN THỨC

Chương 1. Sinh lí tế bào thực vật

1D, 2D, 3D, 4D, 5D, 6B, 7C, 8A, 9B, 10B, 11C, 12C, 13D, 14D (14B), 15A (15B, 15D), 16D, 17D, 18B, 19D.

Chương 2. Sự trao đổi nước của thực vật

1A, 2D, 3D, 4D, 5A, 6B, 7C, 8D, 9C, 10D, 11B, 12D, 13D, 14B, 15D, 16B, 17C.

Chương 3. Quang hợp của thực vật

1D, 2C, 3A, 4C, 5B, 6B, 7C, 8D, 9B, 10B (10C), 11D, 12C, 13C, 14D, 15C, 16B, 17A, 8C (18A, 18B), 19A, 20A, 21B, 22C, 23B, 24A, 25B, 26B, 27A, 28C, 29A.

Chương 4. Hô hấp của thực vật

1A, 2B, 3D, 4D, 5C, 6A, 7D, 8C, 9D, 10D, 11B, 12A, 13C, 14B, 15C, 16D.

Chương 5. Sự vận chuyển và phân bố chất đồng hoá trong cây

1A, 2D, 3D, 4C, 5D, 6D, 7C, 8D, 9D, 10D, 11D, 12B, 13B, 14B, 15B, 16D.

Chương 6. Dinh dưỡng khoáng của thực vật

1B, 2B, 3D, 4B, 5D, 6A, 7D, 8D, 9C, 10B, 11B, 12A, 13B, 14A, 15C, 16D, 17D, 18D, 19A, 20A, 21B, 22D, 23C, 24D.

Chương 7. Sinh trưởng và phát triển của thực vật

1C, 2B, 3B, 4D, 5D, 6C (6D), 7A (7C, 7B), 8B (8A), 9C, 10D, 11A, 12A (12D), 13D, 14A, 15B, 16B, 17D, 18D, 19C, 20D, 21D, 22D, 23D, 24B (24C), 25C, 26B, 27B, 28B, 29D, 30D, 31D, 32B, 33C, 34C.

Chương 8. Tính chống chịu sinh lí của thực vật với các điều kiện bất thuận

1D, 2C, 2D, 3D, 4D, 5D, 6D, 7D, 8D, 9A, 10B, 11C, 12B, 13B, 14D, 15D, 16B, 17B, 18D, 19D, 20D, 21D, 22B, 23D, 24D.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- 1. Trần Đăng Kế – Nguyễn Như Khanh**
SINH LÝ HỌC THỰC VẬT
Nhà xuất bản Giáo dục – Hà Nội, 2000.
- 2. Hoàng Minh Tấn – Nguyễn Quang Thạch – Trần Văn Phẩm**
GIÁO TRÌNH SINH LÝ THỰC VẬT
Nhà xuất bản Nông nghiệp, 2000.
- 3. Hoàng Minh Tấn – Nguyễn Quang Thạch**
CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG ĐỐI VỚI CÂY TRỒNG
Nhà xuất bản Nông nghiệp – Hà Nội, 1993.
- 4. Vũ Văn Vụ – Vũ Thanh Tâm – Hoàng Minh Tấn**
GIÁO TRÌNH SINH LÝ THỰC VẬT
Nhà xuất bản Giáo dục, 1996.
- 5. Vũ Văn Vụ**
SINH LÝ THỰC VẬT ỨNG DỤNG
Nhà xuất bản Giáo dục, 1999.
- 6. Lincolh Taiz – Eduardo Zeiger**
PLANT PHISIOLOGY
University of California, 1998.