

**BỘ GIÁO DỤC VÀ ĐÀO TẠO
ĐẠI HỌC HUẾ**

PGS. Nguyễn Bá Lộc, PGS. Trương Văn Lung,
TS. Võ Thị Mai Hương, ThS. Lê Thị Hoa, ThS. Lê Thị Trĩ

**GIÁO TRÌNH
SINH LÝ HỌC THỰC VẬT**

Huế, 2006

LỜI NÓI ĐẦU

Sinh lý học thực vật là khoa học sinh học nghiên cứu về các hoạt động sống của thực vật. Đây là môn khoa học thực nghiệm và là khoa học cơ sở cho các ngành khoa học kỹ thuật nông nghiệp.

Do ý nghĩa quan trọng của lĩnh vực khoa học này cho nên từ khi ra đời vào cuối thế kỷ XVIII đến nay nó được phát triển nhanh chóng và có nhiều đóng góp to lớn cho khoa học cũng như cho sản xuất và đời sống con người.

Sinh lý học thực vật là khoa học đã được giảng dạy ở các trường Đại học hàng trăm năm nay. Cũng đã có nhiều giáo trình Sinh lý học thực vật được viết phục vụ cho việc giảng dạy, học tập và nghiên cứu lĩnh vực khoa học này.

Ở Việt Nam Sinh lý học thực vật cũng đã được giảng dạy ở nhiều trường Đại học (ĐHSP, ĐHKHTN, ĐHNL ...) và cũng đã có nhiều giáo trình Sinh lý học thực vật được phát hành.

Trên cơ sở những giáo trình hiện có, để có tư liệu học tập, nghiên cứu cho sinh viên, trước hết là sinh viên của Đại học Huế, chúng tôi biên soạn giáo trình Sinh lý học thực vật này. Sách được dùng làm giáo trình cho sinh viên các khoa Sinh ĐHSP, ĐHKH và ĐHNL thuộc Đại học Huế và làm tài liệu tham khảo cho sinh viên, cán bộ các ngành liên quan.

Giáo trình do một tập thể các nhà Sinh lý học thực vật ở ĐH Huế biên soạn do PGS.TS. Nguyễn Bá Lộc chủ biên và biên soạn các Chương 4, Chương 5, Chương 7. PGS.TS. Trương Văn Lung biên soạn Chương 2, ThS. Lê Thị Trĩ biên soạn Chương 1, ThS. Lê Thị Hoa biên soạn Chương 6. ThS. Lê Thị Mai Hương biên soạn Chương 3.

Trong quá trình biên soạn, tập thể tác giả cố gắng cập nhật những kiến thức hiện đại và thực tiễn vào. Tuy nhiên, do thời gian, trình độ, nguồn tư liệu có hạn nên không tránh khỏi những thiếu sót. Chúng tôi mong nhận được sự góp ý của độc giả để lần tái bản sau giáo trình có chất lượng tốt hơn.

Huế, tháng 5 năm 2005

Các tác giả

MỞ ĐẦU

I. Đối tượng, nội dung và nhiệm vụ của Sinh lý học thực vật .

1. Đối tượng của Sinh lý học thực vật (SLHTV).

Sinh lý học thực vật nghiên cứu hoạt động sống của thực vật cho nên đối tượng nghiên cứu của Sinh lý học thực vật là cơ thể thực vật.

Khác với động vật, thực vật là sinh vật tự dưỡng nên hoạt động sống có những đặc trưng riêng do vậy việc nghiên cứu hoạt động sống của thực vật có những đặc trưng khác với ở động vật.

2. Nội dung của Sinh lý học thực vật .

Sinh lý học thực vật là một khoa học nghiên cứu về các quá trình sống trong cơ thể thực vật. Đó là quá trình nhận vật chất và năng lượng từ môi trường ngoài vào cơ thể để chuyển hoá chúng thành vật chất, năng lượng của cơ thể nhằm kiến tạo nên cơ thể, giúp cho cơ thể sinh trưởng và phát triển. Quá trình hoạt động đó được thể hiện qua các chức năng sinh lý của thực vật là trao đổi nước, dinh dưỡng khoáng, quang hợp, hô hấp, sinh trưởng và phát triển.

3. Nhiệm vụ của Sinh lý học thực vật.

Nhiệm vụ của Sinh lý học thực vật là phát hiện ra những qui luật của các hoạt động sinh lý diễn ra trong cơ thể thực vật. Nghiên cứu bản chất lý học, hoá học và sinh học của các hoạt động sống đó. Đồng thời Sinh lý học thực vật cũng nghiên cứu những tác động của các nhân tố sinh thái (ánh sáng, nước, nhiệt độ, chất khoáng, chất khí ...) đến các hoạt động sống của thực vật.

Mục tiêu cuối cùng của Sinh lý học thực vật là phục vụ cho việc cải tạo thực vật theo mục tiêu của con người nhằm tạo nhiều sản phẩm thu nhận từ thực vật phục vụ cho nhu cầu cuộc sống của con người ngày càng cao. Sinh lý học thực vật là cơ sở khoa học của các biện pháp kỹ thuật tác động vào thực vật nhằm nâng cao năng suất và cải thiện phẩm chất của chúng theo mục đích của con người.

II. Mối liên quan giữa Sinh lý học thực vật với các khoa học khác.

Sinh lý học thực vật là một khoa học thực nghiệm. Trước hết Sinh lý học thực vật liên quan đến các khoa học cơ bản như lý học, hoá học. Sinh lý học thực vật sử dụng các phương pháp, các kiến thức của lý học, hoá học để nghiên cứu trên đối tượng thực vật, do vậy tiến độ về kỹ thuật, về phương tiện nghiên cứu lý học, hoá học có vai trò quan trọng trong sự phát triển của Sinh lý học thực vật.

Trong sinh học, Sinh lý học thực vật có mối quan hệ chặt chẽ với nhiều lĩnh vực chuyên môn khác như Hoá sinh học, Lý sinh học, Thực vật học, Tế bào học, Sinh thái học ... Nhiều kết quả nghiên cứu của Sinh lý học thực vật dựa vào những thành tựu của các ngành khoa học trên. Trái lại Sinh lý học thực vật cũng góp phần phát triển các ngành khoa học đó.

Sinh lý học thực vật là môn khoa học cơ sở cho các ngành khoa học kỹ thuật nông nghiệp như: trồng trọt, lâm sinh, bảo quản nông sản ... nên lý luận của Sinh lý học thực vật góp phần phát triển các ngành khoa học đó.

III. Lược sử phát triển của Sinh lý học thực vật.

Sinh lý học thực vật là một môn khoa học ra đời muộn so với nhiều khoa học sinh học khác như phân loại học, giải phẫu học ...

Cuối thế kỷ XVIII, Sinh lý học thực vật ra đời khi các nhà khoa học phát hiện ra quá trình quang hợp, hô hấp của thực vật (Priesley-1771, Ingenhous, Senebier-1782, De Sanssure-1801 ...). Tuy nhiên, trước đó nhiều vấn đề về hoạt động sống của thực vật cũng đã được một số nhà khoa học nghiên cứu một cách lẻ tẻ.

Sang thế kỷ XIX, nhờ những tiến bộ về phương tiện và phương pháp nghiên cứu của vật lý, hoá học đã góp phần cho Sinh lý học thực

vật hoàn thiện dần. Các học thuyết về quang hợp, hô hấp, dinh dưỡng khoáng, trao đổi nước ngày càng đi sâu vào bản chất và cơ chế. Đó là những đóng góp to lớn của các nhà khoa học như Leibig về dinh dưỡng khoáng (1840), Kirgov về enzyme (1810), Mayer về quang hợp, Paster về lên men (1880), Pfeffer về thẩm thấu (1877), Vinogradski về cố định đạm tự do ...

Đặc biệt quan trọng là những công trình nghiên cứu một cách toàn diện, có hệ thống của Timiriadep về quang hợp, hô hấp ... đã làm cho Sinh lý học thực vật trở thành một khoa học độc lập. Có thể xem Timiriadep là người sáng lập ra khoa học Sinh lý học thực vật.

Sang thế kỷ thứ XX, với sự phát triển mạnh mẽ của khoa học, Sinh lý học thực vật cũng phát triển nhanh chóng. Nhờ những thiết bị nghiên cứu ngày càng hiện đại, các phương pháp nghiên cứu ngày càng hoàn thiện nên Sinh lý học thực vật càng có điều kiện đi sâu vào bản chất, cơ chế các hoạt động sống của thực vật làm cho nội dung Sinh lý học thực vật ngày càng phong phú.

Song song với việc đi sâu nghiên cứu cơ chế các hoạt động sống của thực vật, các nhà Sinh lý học thực vật còn tập trung giải quyết những vấn đề liên quan đến thực tiễn sản xuất, góp phần quan trọng thúc đẩy tăng năng suất cây trồng.

Tóm lại, lịch sử phát triển Sinh lý học thực vật gắn liền với sự tiến bộ của các ngành khoa học khác đặc biệt lý học và hoá học và ngày càng phát triển mạnh mẽ góp phần vào việc phát triển chung của các ngành khoa học về sự sống và thúc đẩy thực tiễn sản xuất.

Chương I

SINH LÝ TẾ BÀO THỰC VẬT

I. Khái niệm tế bào.

1. Học thuyết tế bào.

Tế bào là đơn vị cơ sở mà tất cả các cơ thể sống đều hình thành nên từ đó.

Năm 1667, Robert Hook đã phát hiện ra đơn vị cấu trúc cơ sở của cơ thể sống là “tế bào”. Ông đã mô tả cấu trúc đó. Đồng thời và độc lập với Robert Hook, nhà bác học Hà

Lan Antonie Van Leeuwenhock và người Ý Malpighi đã nghiên cứu ở đối tượng động vật và cũng phát hiện ra tế bào.

Đến thế kỷ XIX, với sự đóng góp của nhà thực vật học Mathias Schleiden và nhà động vật học Theodor Schwann học thuyết tế bào chính thức ra đời (1838).

2. Đặc trưng chung của tế bào.

2.1.Đặc trưng về cấu tạo.

Theo Mathias Schleiden và Theodor Schwann thì mọi cơ thể thực vật và động vật đều do những tế bào cấu tạo nên và chúng được sắp xếp theo những trật tự riêng đặc trưng cho từng cơ thể. Tất cả các bộ phận của nó đều đạt đến mức chuyên hóa về hình thái và chức năng. Đó là kết quả của cả một quá trình tiến hóa hết sức lâu dài của các dạng sống nguyên thủy, thích nghi cao độ với các điều kiện môi trường phức tạp và đa dạng.

Mọi tế bào đều có cấu tạo cơ bản như sau:

- Mọi tế bào đều có màng sinh chất bao quanh. Trên màng có nhiều kênh dẫn truyền vật chất và thông tin tạo cầu nối giữa tế bào và môi trường bên ngoài.

- Mọi tế bào đều có nhân hoặc nguyên liệu nhân chứa thông tin di truyền tế bào. Có vùng nhân định hướng và điều tiết mọi hoạt động của tế bào.

- Mọi tế bào đều chứa chất nền gọi là tế bào chất. Tế bào chất chứa các bào quan.

2.2. Đặc trưng về chức năng.

Mọi hoạt động sống của cơ thể cũng được thực hiện từ mức độ tế bào.

- Trao đổi chất và năng lượng: Giữa cơ thể sinh vật và môi trường luôn luôn xảy ra quá trình trao đổi chất và năng lượng. Nhờ trao đổi chất và năng lượng mà cơ thể tồn tại, sinh trưởng và phát triển.

- Sinh trưởng và phát triển: Sinh trưởng là hệ quả của quá trình trao đổi chất và năng lượng. Sinh trưởng là sự tích lũy về lượng làm cho khối lượng và kích thước tăng lên. Khi sinh trưởng đạt đến ngưỡng nhất định thì cơ thể chuyển sang trạng thái phát triển. Phát triển là sự biến đổi về chất lượng của cả cấu trúc lẫn chức năng sinh lý của cơ thể theo từng giai đoạn của cơ thể.

- Sinh sản: Sinh sản là thuộc tính đặc trưng nhất cho cơ thể sống. Nhờ sinh sản mà cơ thể sống tồn tại, phát triển từ thế hệ này qua thế hệ khác, cơ thể thực hiện được cơ chế truyền đạt thông tin di truyền từ thế hệ này qua thế hệ khác. Sinh sản là đặc tính quan trọng nhất của cơ thể sống mà vật thể không sống không có được. Sinh sản theo kiểu trực phân hay do các tế bào chuyên hóa đảm nhận.

Như vậy mọi hoạt động sống của cơ thể được thực hiện từ mức độ tế bào. Vậy tế bào vừa là đơn vị cấu trúc vừa là đơn vị chức năng của mọi cơ thể sống.

II.Thành phần hóa học của tế bào.

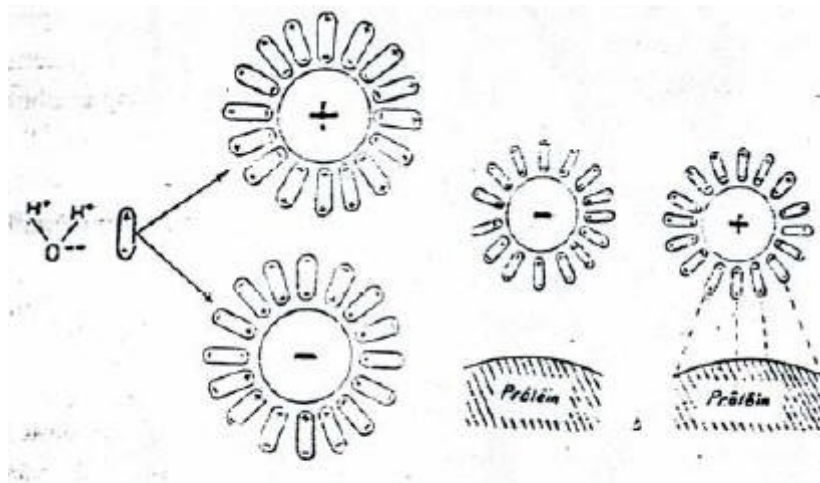
1. Các chất vô cơ.

Qua sự phân tích của các nhà khoa học, chất sống trung bình có khoảng 75- 85% nước, 10- 12% protide, 2- 3% lipide, 1% glucide và gần 1% muối và các hợp chất khác.

1.1. Nước.

Nước là thành phần chủ yếu của chất nguyên sinh, nó có vai trò quan trọng không những trong việc hòa tan các chất dinh dưỡng mà còn là môi trường để tiến hành các loại phản ứng hóa sinh, nó còn điều hòa nhiệt độ cơ thể, tham gia vào quá trình vận chuyển các chất trong cơ thể; vì vậy nó có ý nghĩa lớn. Lượng nước trong tế bào thường là một chỉ tiêu về mức độ hoạt động sống của tế bào. Chẳng hạn, ở mô não, hàm lượng nước lên đến 80%, còn ở mô xương chỉ chiếm 20%, ở hạt ngũ cốc, nước chỉ chiếm xấp xỉ 10%, ở các mô non của cây đạt đến 80- 85% nước.

Từ quan điểm sinh lý mà xét, sở dĩ nước có vai trò quan trọng vì phân tử nước có tính lưỡng cực, nhờ đặc tính này mà các phân tử nước liên kết được lại với nhau, hay có thể liên kết được với nhiều chất khác gây nên hiện tượng thủy hóa. Hiện tượng thủy hóa có ảnh hưởng rất lớn đến hoạt động sống của tế bào.



Hình 1: Hiện tượng thủy hóa của phân tử H_2O và ảnh hưởng của các ion đến hiện tượng thủy hóa

Trong chất nguyên sinh, nước tồn tại ở hai dạng: nước liên kết và nước tự do. Nước tự do chiếm hầu hết lượng nước trong tế bào và có vai trò quan trọng trong trao đổi chất (TĐC). Nước liên kết chiếm 4- 5% tổng lượng nước. Nước liên kết thường kết hợp với nhóm ưa nước của protein bằng cầu nối hydrogen. Hàm lượng nước liên kết lớn thì khả năng chống chịu của chất nguyên sinh đối với ngoại cảnh bất lợi cao.

1.2. Các chất khoáng.

Ngoài nước, trong tế bào còn chứa nhiều chất vô cơ khác là các nguyên tố khoáng, lượng chứa của từng nguyên tố khoáng trong chất sống khác biệt nhau rất nhiều; ngoài những nguyên tố đại lượng còn có những nguyên tố vi lượng, siêu vi lượng. Chúng ở dạng các muối vô cơ (KCl , $NaCl$, $CaCl_2$...), các acid (HCl , H_3PO_4 ...), các loại kiềm (NH_3 , NH_2OH ...). Trong tế bào, các chất khoáng thường tồn tại dưới dạng các ion tự do như HCO_3^- , CO_3^{2-} , NO_3^- , NO_2^- , $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} , SO_4^{2-} , Cl^- , H^+ , Ca^{++} , K^+ , Mg^{++} , Na^+ , Fe^{++} , ... hay chúng được hút bám trên các gốc mang điện của các mixen keo hoặc có mặt trong thành

phần các hợp chất hữu cơ khác (liên kết hóa học). Chất khoáng ở trạng thái tự do quy định áp suất thẩm thấu của tế bào từ đó góp phần vào cơ chế hấp thụ nước, các chất khoáng của tế bào. Sự phân bố không đồng đều của một số ion khoáng ở hai bên màng sinh chất là cơ sở của sự xuất hiện thế hiệu màng và dòng điện sinh học. Các chất khoáng ở dạng hút bám trên bề mặt các hạt keo nó giữ trong trạng thái bền vững, mức độ phân tán, độ ngậm nước, độ nhớt nhất định của hệ thống keo (Ion hóa trị 1, như K thường làm tăng độ ngậm nước, độ phân tán và giảm độ nhớt, còn ion hóa trị 2 như Ca và ion hóa trị 3 như Al có ảnh hưởng ngược lại).

Các nguyên tố khoáng có tác dụng điều tiết các hoạt động sống do ảnh hưởng sâu sắc đến các hệ enzyme. Các nguyên tố vi lượng thường là thành phần cấu trúc bắt buộc của các hệ enzyme. Ngoài ra các chất khoáng còn là thành phần của hàng loạt chất hữu cơ chủ yếu của tế bào sống như protide, nucleic acid, lipoid...

1.3. Các chất khí.

Các chất khí O_2 , CO_2 là các yếu tố sống còn của cơ thể, nếu thiếu các chất đó, nhất là O_2 thì không thể có sự sống.

Oxy là chất khí của sự sống, O_2 cần cho hô hấp tế bào, tạo năng lượng cần cho cơ thể hoạt động.

CO_2 là nguyên liệu cho quá trình quang hợp, không có CO_2 thì không có sinh vật sản xuất, sinh vật tự dưỡng sẽ không tồn tại, dần dần mọi sinh vật khác cũng sẽ bị diệt vong vì không có CO_2 , cây xanh không chuyển được năng lượng mặt trời thành năng lượng hóa học.

2. Các chất hữu cơ.

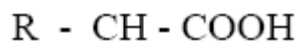
Trong tế bào có rất nhiều loại chất hữu cơ khác nhau, mỗi loại có chức năng chuyên hóa đặc trưng. Trong đó, quan trọng nhất là các chất protein, nucleic acid, glucide, lipide. Từ bốn chất hữu cơ căn bản này, từ đó hình thành nên các chất như enzyme, hormone, vitamin, sắc tố, chất thơm... Và cũng chỉ từ bốn loại chất đó mới có sự tham gia vào quá trình chuyển hóa và cung cấp năng lượng cho cơ thể. Các chất này còn được gọi là các phân tử sinh học.

2.1. Protein.

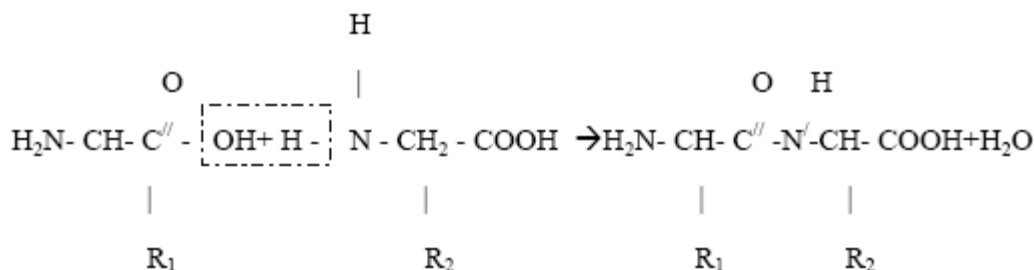
Trong số các chất hữu cơ, protein là thành phần quan trọng nhất. Nó chi phối cấu trúc tinh tế và mọi biểu thị đặc trưng của tế bào sống. Như vậy, trong cơ thể, protein là chất đồng hành với sự sống, nó tham gia vào nhiều chức năng quan trọng trong hoạt động sống của tế bào.

Protein rất đa dạng, số lượng các loại protein rất lớn. Trong tế bào thực vật thường có độ 20- 22 amino acid và mỗi phân tử protein có thể chứa từ 50 đến vài nghìn amino acid. Sự khác nhau về thành phần, số lượng và trật tự sắp xếp các amino acid tạo nên sự đa dạng của protein, từ đó tạo nên tính đa dạng của sinh giới.

Cấu trúc của amino acid được đặc trưng bởi hai nhóm chính: Nhóm Carboxyl- $COOH$ và nhóm amin- NH_2 , phần còn lại là gốc (R) có cấu trúc khác nhau ở các amino acid khác nhau. Cấu tạo tổng quát của amino acid như sau:



Các amino acid liên kết với nhau bằng liên kết peptide, tạo nên chuỗi polypeptide là cấu trúc bậc I của protein.



Liên kết polypeptide

Tính chất đa dạng của protein còn gia tăng lúc tạo thành các mức độ cấu trúc phức tạp hơn (cấu trúc bậc II, bậc III và bậc IV) nhờ các liên kết ngang khác nhau. Kiểu xếp cuộn của mạch xoắn (cấu hình không gian) cũng có tính đặc thù đối với từng loại protein.

Protein có khả năng dễ dàng tạo nên các hình thức liên kết khác nhau với các chất vô cơ và hữu cơ do mạch bên của chúng có nhiều nhóm định chức khác nhau như nhóm ưa nước (-COOH, -OH, -CHO, -CO, -NH₂, =NH, -CONH₂, -SH); nhóm ghét nước (CH₃, CH₂, C₃H₇, nhân thơm...); nhóm có tính chất acid hoặc base, nhóm mang điện tích dương (NH⁺) hay âm (COO⁻).

Do khả năng phản ứng cao nên protein thường ở dạng phức hợp với các chất hữu cơ khác (lipoprotein, nucleo-protein, phosphoprotein, glucoprotein), protein đóng vai trò là cơ sở, là bộ sườn cấu trúc tinh tế của tế bào nhất là cấu trúc các hệ thống màng và cấu trúc nội tại của các bào quan.

Protein còn có vai trò điều tiết các quá trình trao đổi chất. Các hệ enzyme đều có bản chất hóa học là protein. Nhịp độ quá trình sinh trưởng, phát triển, cường độ và chiều hướng các quá trình trao đổi chất của tế bào nói riêng và cơ thể nói chung đều có liên quan trực tiếp với sự tổng hợp và hoạt tính xúc tác của enzyme.

Protein có ý nghĩa lớn đối với quá trình hút nước và muối khoáng (1gam protide liên kết xấp xỉ 0,3 gam nước). Protein khan nước có thể “cướp nước” với những lực rất lớn. Bởi vậy độ ưa nước của protide, quá trình trương phồng của keo protide có ảnh hưởng quan trọng đến quá trình trao đổi nước. Protide có thể liên kết cả anion lẫn cation của muối khoáng do tính chất lưỡng tính về điện của nó (phân tử protein chứa nhiều gốc amin (NH₂) và carboxyl (COOH) tự do ở mạch bên nên có thể phân ly trong dung dịch thành các gốc mang điện).

Ngoài các chức năng trên, protein cũng có vai trò là nguồn cung cấp năng lượng cho tế bào. Năng lượng được giải phóng lúc oxy hóa các amino acid trong trường hợp

thiếu glucide và lipide, nó được sử dụng để duy trì các hoạt động sống của tế bào. Tất cả những đặc điểm và tính chất đó của protein giải thích được protein là cơ sở vật chất của các quá trình sống.

2.2. Lipide.

Trong tế bào, lipide hợp thành nhóm khá lớn như mỡ, dầu, sáp, phosphorlipide, glucolipide, steroid. Chúng là những hợp chất hữu cơ không tan trong nước, chỉ tan trong các dung môi hữu cơ như ether, chloroform, benzene, toluene...

Lipide có vai trò quan trọng trong cấu trúc tế bào, đặc biệt là màng nguyên sinh, phosphorlipide là lipide phức tạp có chứa phosphor là thành phần của màng nguyên sinh và nhiều cấu trúc quan trọng khác của tế bào. Lipide còn là chất cung cấp năng lượng quan trọng của tế bào.

2.3. Glucide.

Glucide còn gọi là saccharide là hợp chất hữu cơ rất phổ biến trong cơ thể. Thành phần nguyên tố của glucide chỉ chứa C, H, O. trong đó số nguyên tử H luôn gấp đôi O.

Glucide đóng vai trò là chất dự trữ, được sử dụng như một nguyên liệu tạo hình và năng lượng. Một phần glucide tham gia xây dựng chất sống, lượng lớn được sử dụng để tạo thành màng tế bào, trong đó cần lưu ý đến cellulose, hemicellulose, pectin.

2.4. Một số chất khác.

Ngoài các nhóm hữu cơ căn bản nêu trên, trong tế bào còn có rất nhiều chất hữu cơ quan trọng khác, mỗi chất có cấu tạo và chức năng đặc trưng. Như sắc tố có vai trò quan trọng trong quang hợp của cây xanh; hormone, vitamin có vai trò quan trọng trong điều hòa trao đổi chất- năng lượng và hoạt động sống của cơ thể; các sản phẩm trung gian của quá trình trao đổi chất của tế bào.

Vậy tế bào sống là kho chứa vô số các nhóm hợp chất có cấu trúc, tính chất và ý nghĩa sinh học khác nhau, nhưng chúng có mối quan hệ chặt chẽ cả về cấu tạo lẫn chức năng, đặc biệt trong chức năng trao đổi chất- năng lượng trong tế bào.

III. Cấu tạo và chức năng của tế bào.

1. Đặc trưng cấu tạo của tế bào thực vật.

Tế bào là đơn vị cấu trúc của mọi cơ thể sống và cũng còn thể hiện nguồn gốc chung của sinh giới. Tế bào động vật và thực vật có nhiều điểm giống nhau, nhưng bên cạnh sự giống nhau, sự khác nhau của hai loại tế bào thể hiện sự phân hóa về chức năng dẫn đến phân hóa về cấu trúc bảo đảm tính thích nghi của sinh giới.

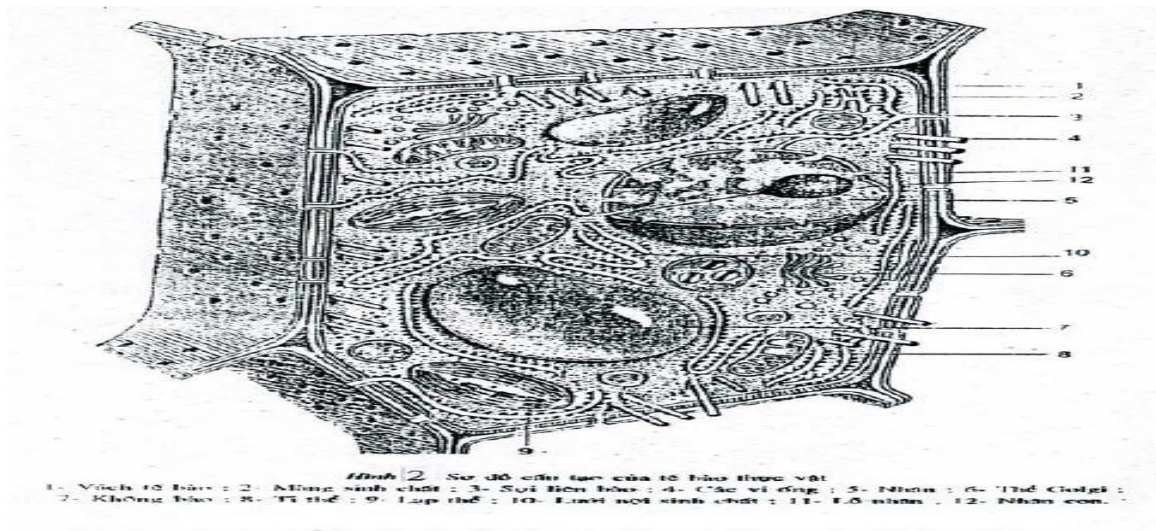
Giữa tế bào động vật và tế bào thực vật có một số mặt khác nhau do chức năng khác nhau tạo ra. Có 4 sai khác chủ yếu:

- Tế bào động vật có trung tử, tế bào thực vật không có.
- Tế bào thực vật có lục lạp, tế bào động vật không có.
- Tế bào thực vật có vách tế bào, tế bào động vật không có.
- Tế bào thực vật có không bào, tế bào động vật không có.

2. Màng tế bào.

2.1. Màng cellulose.

Màng cellulose chỉ có ở tế bào thực vật, là màng bảo vệ, còn gọi là vách tế bào. Trước đây người ta cho vách tế bào là một cấu trúc không sống. Nay, thành phần hóa học của màng bảo vệ đã được phân tích, khá phức tạp, nước chiếm 60% được chứa trong các khoảng tự do của màng, 30% cellulose, các sợi cellulose liên kết với nhau tạo thành các mixen (khoảng 100 sợi cellulose bện lại với nhau tạo nên một mixen với kích thước 5nm, cứ 20 mixen kết với nhau lại tạo nên một sợi bé (microfibrin) Với kích thước khoảng 10-20 nm, và cứ 250 sợi bé lại tạo nên sợi lớn (macrofibrin). Các sợi đan chéo với nhau theo nhiều hướng làm cho màng cellulose rất bền vững, nhưng lại có khả năng đàn hồi. Ở giữa các sợi là khối không gian chứa các chất vô định hình gồm emicellulose, pectin và nước.

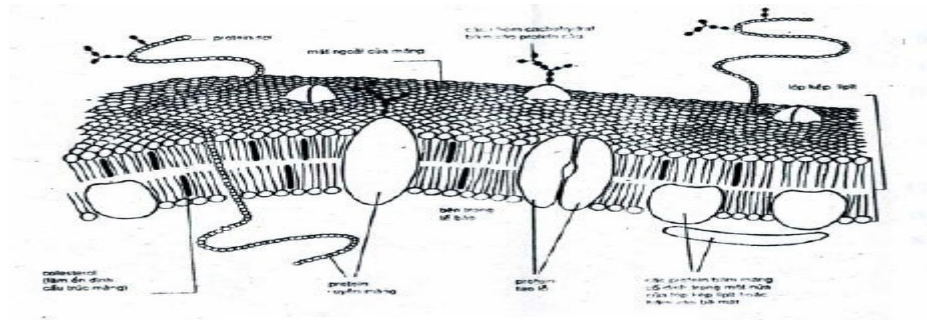


Hình 2: Sơ đồ cấu tạo của tế bào thực vật

Nhờ cấu trúc trên, màng cellulose vừa bền vừa mềm dẻo thích ứng với chức năng bảo vệ của nó. Màng này đã giúp cho tế bào có hình dạng ổn định. Các tia sinh chất của màng và các enzyme trên màng tạo ra những phản ứng tương hỗ phức tạp tham gia vào việc phân giải các chất khó tan thành chất dễ tan, hoặc chúng là chất xúc tác của phản ứng giữa môi trường và tế bào.

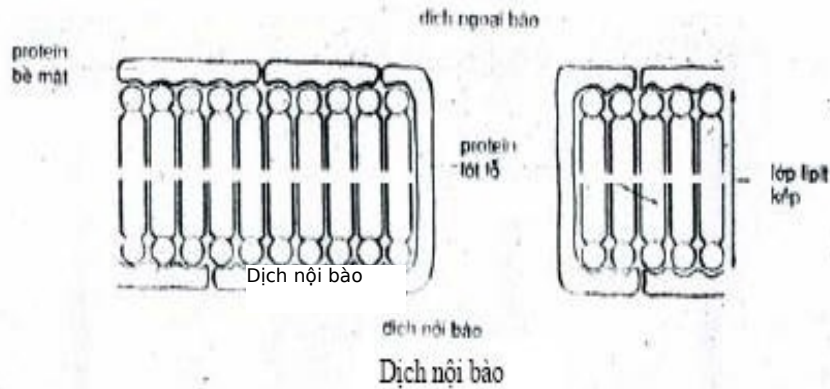
2.2. Màng nguyên sinh chất.

Màng nguyên sinh chất còn gọi là màng ngoại chất, là màng bao bọc khối sinh chất của tế bào ở mọi cơ thể. Thành phần và cấu trúc của màng nguyên sinh khá phức tạp, do hợp chất lipoprotein cấu tạo nên. Có nhiều sơ đồ giải thích cấu trúc màng nguyên sinh nhưng đều chung một nguyên lý là màng nguyên sinh có cấu trúc 3 lớp; 2 lớp protein và 1 lớp lipide. Trên màng có nhiều lỗ nhỏ với đường kính khoảng 0,8 nm. Các sơ đồ khác nhau chỉ nêu ra cách sắp xếp khác nhau của các lớp đó.



Hình 3: Mô hình khảm động về cấu trúc màng sinh chất

Nhờ cấu trúc trên khiến màng có tác dụng lớn trong việc bảo đảm tính bán thấm và khả năng thẩm có chọn lọc của tế bào sống đối với các chất khác nhau. Màng nguyên sinh là phần sinh chất có khả năng trao đổi chất rất mãnh liệt vì nó chứa nhiều hệ enzyme, đặc biệt là enzyme thủy phân. Ngoài ra màng nguyên sinh còn làm nhiệm vụ truyền đạt thông tin từ tế bào này sang tế bào khác.



Hình 4: Mô hình Davson - Danielli về cấu trúc màng sinh chất.

3. Tế bào chất và các bào quan.

3.1. Tế bào chất.

Tế bào chất là khối chất sống nằm trong màng nguyên sinh chất, bao quanh các bào quan của tế bào. Tế bào chất không phải là một khối cấu trúc đồng nhất, mà có cấu trúc dị thể, trong đó có chứa các thể vùi (các giọt dầu, các hạt tinh bột), các đại phân tử protein, các sợi ARN... Chất khô của tế bào chất có khoảng 75% protein đơn giản và phức tạp (Nucleoprotein, Glucoprotein, Lipoprotein...) 15- 20% lipide. Trong tế bào chất còn chứa nhiều hệ enzyme tham gia quá trình trao đổi chất.

3.2. Các bào quan.

- Ty thể

Có hình dạng kích thước và số lượng thay đổi tùy theo tế bào và tùy thuộc vào thời kỳ sinh trưởng của cơ thể. Ty thể có dạng hình que, hình sợi, hình hạt, hình thoi. Số

lượng ty thể của các tế bào rất khác nhau, có thể từ vài đến vài trăm ty thể trong một tế bào. Ở tế bào có quá trình trao đổi chất mạnh, số lượng ty thể rất cao. Ty thể có thể di chuyển trong tế bào đến vùng có quá trình trao đổi chất mạnh để thực hiện chức năng của nó.

Thành phần protein của ty thể chiếm 65- 75%, lipide 20- 30%, ARN 1%, ADN 0,5%, Glucose 1%, Fe, Cu... Trong ty thể chứa nhiều hệ enzyme, như enzyme trong chuỗi hô hấp, trong chu trình Crebs, các enzyme trong quá trình trao đổi chất, nucleic acid và protein.

Cấu trúc của ty thể rất phức tạp. Bao ngoài là màng cơ sở có 2 lớp, lớp ngoài tạo thành mặt nhẵn của ty thể, lớp trong cuộn gờ lên thành tấm răng lược. Trên tấm răng lược chứa nhiều hệ enzyme tham gia vào trao đổi chất và năng lượng.

Giữa hai lớp màng là khối cơ chất dày 8- 10 nm, trên đó cũng chứa nhiều loại enzyme.

Trên tấm răng lược lại mang các hạt nhỏ gọi là oxyxom có đường kính 8- 10 nm. Các oxyxom ở màng trong có chân ngắn 2 nm gắn vào màng, các hạt ở màng ngoài gắn trực tiếp vào màng, không có chân.

Chức năng của ty thể chủ yếu tham gia vào quá trình hô hấp, là nơi diễn ra chu trình Crebs, chuỗi hô hấp, phosphoryl hóa. Ty thể là trạm năng lượng chủ yếu của tế bào. Chức năng của nó là giải phóng triệt để năng lượng chứa đựng trong nguyên liệu hữu cơ và chuyển hóa thành dạng năng lượng tiện dụng (ATP). Chức năng của ty thể diễn ra trong 3 nhóm quá trình liên quan mật thiết với nhau.

- + Các phản ứng oxy hóa các nguyên liệu (trong chu trình Crebs), tạo ra các sản phẩm cuối cùng là CO_2 , H_2O , đồng thời giải phóng năng lượng chứa trong chất đó.

- + Các phản ứng chuyển năng lượng giải phóng cho hệ thống ATP. Sự oxy hóa các chất đi đôi với sự giải phóng năng lượng và tạo các chất có liên kết cao năng.

- + Vận chuyển điện tử và hydrogen từ nguyên liệu hô hấp đến oxygen của khí trời.

Ngoài chức năng chủ yếu trên, ty thể còn có khả năng tổng hợp protein, phospholipide, acid béo, một số hệ enzyme như cytochrome. Gần đây, người ta phát hiện thấy một lượng ADN và một lượng lớn ARN ở ty thể, khiến một số tác giả cho rằng ty thể có khả năng tổng hợp protein đặc thù và do đó cũng tham gia tích cực vào việc quy định tính di truyền của tế bào sống.

- Lục lạp

Lục lạp là bào quan đặc trưng của cơ thể tự dưỡng. Lục lạp là bộ máy quang hợp của cây xanh.

Thành phần hóa học của lục lạp gồm các chất làm nhiệm vụ cấu trúc: protein, lipide, glucose... và các chất làm nhiệm vụ chức năng sinh lý: các sắc tố, các hệ enzyme, các yếu tố kích thích...

Thành phần quan trọng nhất thực hiện chức năng của lục lạp là các sắc tố và các hệ enzyme. Trong lục lạp có 3 nhóm sắc tố khác nhau, mỗi nhóm có nhiều loại sắc tố:

- Nhóm Chlorophyll: Chla, Chlb, Chlc...
- Nhóm Carotenoid: Carotene, Xanthophyll.
- Nhóm Phycobilin: phycocyanin, phycoerythrin.

Trong lục lạp có hệ enzyme tham gia vận chuyển điện tử trong quang hợp, các enzyme tham gia trong phosphoryl hóa quang hóa, các enzyme tham gia trong trao đổi chất, đặc biệt là trong quá trình tổng hợp glucide và các chất khác.

Lục lạp có hình đĩa, bao quanh lục lạp là lớp màng kép. Bên trong màng là khối cơ chất của lục lạp chứa nhiều hệ enzyme trao đổi chất.

Trong khối cơ chất có nhiều bản mỏng, các bản mỏng nằm rải rác trong cơ chất gọi là Thylacoid cơ chất; các bản mỏng xếp chồng lên nhau tạo nên grana đó là thylacoid hạt, lamen có cấu tạo từ đơn vị màng cơ sở xếp xen kẽ với các sắc tố và các hệ enzyme tạo nên màng quang hợp.

Trên thylacoid có những hạt nhỏ (16- 18 nm), đó là quang-toxom. Quang- toxom là đơn vị cấu trúc cơ sở của quang hợp. Mỗi quang- toxom chứa 160 phân tử chla, 70 phân tử chl_b, 48 phân tử chl_c, 48 phân tử quinon, 116 phân tử phospholipide, 46 phân tử sulfolipide, 12 phân tử Fe, 2 nguyên tử Mn, 6 nguyên tử Cu.

Cứ 10 quang- toxom tham gia hút 10 photon ánh sáng để tiến hành khử 1 phân tử CO₂. Tập hợp 10 quang- toxom là một đơn vị chức năng quang hợp.

Chức năng chủ yếu của lục lạp là thực hiện quá trình quang hợp. Đó là quá trình sử dụng năng lượng ánh sáng để tổng hợp nên các chất hữu cơ từ CO₂ và H₂O.

Lục lạp còn tham gia vào các quá trình tổng hợp protide, lipide, phospholipide, acid béo và nhiều hợp chất khác.

- Bộ máy Golgi

Cấu trúc bộ máy Golgi là một hệ thống những kênh, đó là các túi dẹt uốn cong vòng cung do các màng lipoprotein tạo thành. Ở giữa và bên sườn túi dẹt đó có các không bào nhỏ (20- 60 nm) và không bào lớn (0,5- 2μ).

Bộ máy Golgi làm nhiệm vụ thu nhận chất thải của tế bào để bài tiết; nó có khả năng thu nhận chất lạ, chất độc thâm nhập vào tế bào rồi tiết ra ngoài nhằm bảo vệ cho tế bào.

- Lizoxom.

Còn gọi là thể hòa tan, đó là những túi tròn nhỏ, có màng nguyên sinh bao bọc, đây là túi chứa trên 10 hệ enzyme thủy phân khác nhau như nuclease, phosphatase. Thể hòa tan có chức năng phân giải các chất hữu cơ, trừ lipide.

- Peroxisom

Đây là bào quan hình cầu, được phát hiện năm 1965. Peroxisom chứa nhiều enzyme như catalase, peroxylase, flavin, các enzyme trong chu trình glioxilic.

Peroxisom là trung tâm trao đổi các chất peroxide, đặc biệt là H_2O_2 của tế bào. Nó còn là bào quan chuyên hóa phụ trách khâu cuối cùng chuyển hóa acid béo.

- Mạng lưới nội chất- Riboxom

Nhờ kính hiển vi điện tử, mạng lưới nội chất đã được phát hiện. Mạng lưới nội chất là hệ thống ống dẫn rất mảnh nằm rải rác trong tế bào và chúng nối liền với màng nhân tạo nên hệ thống thống nhất trong tế bào và nối liền với mạng lưới tế bào bên cạnh.

Thành phần hóa học chủ yếu của mạng lưới nội chất là protein và phospholipide, ngoài ra còn có ARN và các enzyme.

Cấu trúc siêu hiển vi của mạng lưới nội chất tương tự như màng cơ sở. Có 2 loại mạng lưới nội chất: mạng lưới nội chất trơn chỉ có màng kép lipoprotein tạo nên và mạng lưới nội chất có hạt, trên các màng kép lipoprotein có các hạt riboxom đính vào. Nó là hệ thống hữu cơ trong tế bào, bảo đảm sự vận chuyển nhanh chóng các chất từ môi trường ngoài vào tế bào chất và sự trao đổi giữa các phần khác nhau trong nội bộ tế bào. Nó còn tổng hợp nhiều hệ enzyme, tổng hợp, phân giải mỡ và glucogen.

Riboxom là bào quan siêu hiển vi, trọng lượng khô với thành phần chủ yếu gồm 45- 55% protein, ARN 45- 55%. Riboxom có mặt nhiều nơi trong tế bào như ở trên màng nhân, nhân con, ty thể, lập thể, mạng lưới nội chất hay nằm rải rác trong tế bào chất. Riboxom là trung tâm tổng hợp protide của tế bào. Đó là nơi để ARN_m đến đính vào, đồng thời để cho phức hệ ARN_t aa đến gắn aa vào chuỗi peptide được tổng hợp tại đó.

4. Nhân.

Nhân là cơ quan quan trọng nhất trong chất nguyên sinh.

Thành phần hóa học của nhân chứa nhiều chất khác nhau, quan trọng nhất là protein (50- 80%), ADN (5- 10%), ARN (0,5- 3,3%), lipide (8- 12%)... Trong các protein, histon quan trọng nhất, nó liên kết với ADN tạo nên các Chromatid trong cấu trúc của nhiễm sắc thể. Trong nhân có nhiều loại enzyme tham gia trong các quá trình tổng hợp ADN, ARN, một số quá trình trao đổi chất khác.

Nhân có màng nhân bao bọc khối chất nhân bên trong, trong chất nhân có các nhân con và các nhiễm sắc thể.

Màng nhân là màng 2 lớp, mỗi lớp có cấu tạo giống màng nguyên sinh chất của tế bào. Màng ngoài của nhân tiếp xúc với mạng lưới nội chất, trên đó có lỗ thông có $d = 20-30$ nm, điều này bảo đảm sự trao đổi chất thường xuyên giữa nhân với tế bào chất.

Chất nhân: Nhân chứa đầy đủ dịch nhân, chủ yếu là chất nhiễm sắc thể. Nhiễm sắc thể là cơ sở vật chất mức độ tế bào của quá trình di truyền.

Nhân con: Có vài nhân con trong mỗi nhân; nhân con là các thể cầu không có màng bao bọc. Nhân con chứa khoảng 80- 85% protein, 10- 15% ARN, một ít ADN. Nhân con là trung tâm tổng hợp protein của nhân.

Nhân là trung tâm điều khiển và điều hòa mọi hoạt động của tế bào. Nhân có vai trò quyết định trong quá trình tổng hợp protein, các enzyme và cũng là nơi trao đổi nucleic acid, tổng hợp ADN tái sinh và ARN sao mã. Trong nhân còn xảy ra nhiều quá

trình trao đổi chất, giữa tế bào và nhân tế bào_có những hoạt động ăn khớp nhịp nhàng nhằm đảm bảo hoạt động sống bình thường của tế bào.

5. Không bào.

Không bào là khoang rỗng trong tế bào chứa dịch bào, dịch bào gồm các muối vô cơ, các loại đường, các loại acid hữu cơ (malic, citric, succinic...), pectin, tanin, amide, protein hòa tan.

Cấu trúc không bào gồm màng không bào, tức là màng nội chất của tế bào, bao quanh khối dịch bào ở giữa. Ở thực vật, lúc tế bào còn non, có nhiều không bào nhỏ nằm rải rác trong tế bào chất, khi tế bào lớn dần, không bào tập trung lại, cuối cùng thành một không bào lớn, chiếm gần hết thể tích tế bào.

Chức năng của không bào là chứa dịch bào có nồng độ cao và gây ra áp suất thẩm thấu nhất định. Đây là cơ sở để tế bào tiến hành trao đổi nước và muối khoáng với môi trường bên ngoài.

Trong dịch bào còn có nhiều hệ enzyme, các chất xúc tác và các chất có hoạt tính sinh lý cao.

Tế bào là một đơn vị hoàn chỉnh về cấu trúc và chức năng. Trong tế bào có nhiều bào quan, mỗi bào quan giữ một chức năng chủ yếu cho tế bào, điều này thể hiện sự chuyên hóa cao. Và để thực hiện chức năng của mình, mỗi bào quan đều có thành phần và cấu trúc rất phù hợp với chức năng đó. Đồng thời giữa các bào quan cũng có sự phối hợp nhịp nhàng trong hoạt động sống của tế bào cũng như của cơ thể. Sự phối hợp này cho thấy mỗi một chức năng do một bào quan đảm nhận chính và có sự đóng góp với những mức độ khác nhau của các bào quan và cơ chất của tế bào. Ví dụ: quá trình chuyển hóa năng lượng trong tế bào thực vật có sự tham gia của lục lạp, ty thể, tế bào chất và một số bào quan khác, đặc biệt là hệ mạng lưới nội chất đảm nhận sự liên lạc giữa các phần của tế bào, giữa các bào quan với nhau tạo thành thể thống nhất trong hoạt động của tế bào. Hoạt động thống nhất này lại được sự điều khiển của nhân. Thông qua cơ chế truyền đạt thông tin nhân đã trở thành trung tâm điều khiển mọi hoạt động của tế bào. Điều này bảo đảm cho tế bào trở thành một đơn vị thống nhất về chức năng.

IV. Tính chất của nguyên sinh chất.

Tế bào chất có một số tính chất như tính keo, tính nhớt, tính vận động và tính đàn hồi.

1. Tính keo.

Tính keo của tế bào chất là khả năng chuyển dịch từ trạng thái Sol (lỏng) sang trạng thái Gel (nửa lỏng). Tính keo do các phân tử protein, nucleic acid và các chất hữu cơ ưa nước trong tế bào chất gây nên.

2. Tính nhớt.

Độ nhớt là ma sát nội, là lực cản xuất hiện khi các lớp vật chất trượt lên nhau. Độ nhớt phụ thuộc vào hàm lượng nước. Độ nhớt là chỉ tiêu quan trọng cho phép đánh giá trạng thái sinh lý của tế bào. Các tế bào của cơ quan non thường có độ nhớt thấp hơn độ nhớt của các tế bào ở các cơ quan trưởng thành và cơ quan già. Độ nhớt của tế bào chất

liên quan với mức độ trao đổi chất. Khi độ nhớt tăng lên trao đổi chất giảm xuống tương ứng với tính chống chịu cao của cơ quan thực vật đối với môi trường bất lợi. Tế bào chất trong các tế bào ở trạng thái nghỉ như hạt khô có độ nhớt cao. Đối với cây chịu nóng tốt có độ nhớt cao và nó dễ bị chết rét; đối với cơ quan sinh sản thường có độ nhớt cao hơn cơ quan dinh dưỡng. Sự khác biệt đó là một đặc điểm có lợi nhằm bảo vệ nòi giống.

3. Tính đàn hồi.

Khả năng quay lại trạng thái ban đầu sau khi đã biến dạng là tính đàn hồi của nguyên sinh chất. Nhờ có tính đàn hồi, chất nguyên sinh có thể khôi phục lại trạng thái ban đầu khi điều kiện gây ra ảnh hưởng đó không còn nữa. Tính đàn hồi của chất nguyên sinh càng cao thì khả năng chịu khô của chất nguyên sinh càng lớn.

V. Sự hút nước và chất tan của tế bào.

1. Sự hút nước của tế bào.

Nước là thành phần quan trọng của tế bào thực vật. Tế bào là một hệ thẩm thấu, tốc độ xâm nhập của nước vào trong tế bào hoặc thoát ra khỏi tế bào phụ thuộc vào tính thẩm thấu của tế bào.

Để hiểu về tính thẩm thấu của tế bào cần nắm một số khái niệm sau:

- Khuếch tán.

Khi nhiệt độ cao hơn độ 0 tuyệt đối, tất cả các phân tử ở trạng thái chuyển động thường xuyên. Điều đó chứng tỏ các phân tử có một động năng nhất định. Nhờ sự chuyển động thường xuyên, nếu ta cho thìa muối vào cốc nước, các phân tử của muối sẽ khuếch tán ra mọi vị trí trong cốc làm cho độ mặn (nồng độ) ở mọi vị trí trong cốc đều bằng nhau. *Khuếch tán là hiện tượng các phân tử của chất phân tán di chuyển từ nơi có nồng độ cao đến nơi có nồng độ thấp hơn. Sự chuyển động này sẽ dừng lại khi hệ thống cân bằng (cân bằng nồng độ).*

- Thẩm thấu.

Là hiện tượng khuếch tán mà trên đường di chuyển các phân tử của vật chất đang khuếch tán gặp phải một màng ngăn.

Tùy khả năng cho dung môi và chất tan qua màng ngăn, có các loại màng sau:

- Màng thẩm tích: cho cả dung môi và chất tan qua dễ dàng.
- Màng bán thấm: chỉ cho dung môi đi qua.
- Màng bán thấm chọn lọc: cho dung môi và một số chất tan nhất định đi qua.

- Áp suất thẩm thấu.

Lực gây ra sự chuyển dịch của dung môi vào dung dịch qua màng.

Tế bào chịu một áp suất của các chất hòa tan trong dịch tế bào gọi là áp suất thẩm thấu. Áp suất thẩm thấu đó thay đổi theo nồng độ của dịch tế bào: nồng độ càng cao thì áp suất thẩm thấu càng lớn và chính áp suất thẩm thấu có vai trò quan trọng trong việc

hút nước của tế bào. Theo Vanhốp, áp suất thẩm thấu phụ thuộc vào nồng độ phân tử, nhiệt độ, sự điện ly của dung dịch và tính theo công thức:

$$P = RTCi$$

P: áp suất thẩm thấu (atm) , R: hằng số khí = 0,0821

T: nhiệt độ tuyệt đối ($273^{\circ} + t^{\circ}$), C: nồng độ dung dịch theo M.

i: hệ số Vanhốp biểu thị mức độ ion hóa dung dịch.

$$i = 1 + (n - 1)$$

: hệ số phân ly, n: số ion mà phân tử phân ly

1.1. Tế bào thực vật là một hệ thẩm thấu.

Ở tế bào thực vật, các lớp màng của chất nguyên sinh là những lớp màng gây nên hiện tượng thẩm thấu trong tế bào. Tốc độ của nước xâm nhập hoặc thoát ra khỏi tế bào phụ thuộc vào tính thẩm thấu khác nhau của màng tế bào và màng chất nguyên sinh. Sự xâm nhập của nước vào tế bào có thể xảy ra tùy thuộc vào nồng độ của dung dịch với nồng độ của dịch tế bào. Có 3 trường hợp:

- Đẳng trương: $C_{mt} = C_{TB}$
- Nhược trương: $C_{mt} < C_{TB}$
- Ưu trương: $C_{mt} > C_{TB}$

Nếu ngâm tế bào vào nước hoặc dung dịch nhược trương ($C_{mt} < C_{TB}$) thì nước từ môi trường đi vào không bào và làm tăng thể tích của không bào. Áp suất làm cho không bào to ra ép vào thành tế bào gọi là áp suất trương nước (P). Áp suất này làm màng tế bào căng ra. Màng tế bào sinh ra một sức chống lại gọi là sức căng trương nước (T). Khi hai áp suất này bằng nhau thì sự thẩm thấu dừng lại. Tế bào ở trạng thái bão hòa và thể tích tế bào lúc này cực đại. Chính nhờ sức căng (T) này mà những phần non của cây vẫn đứng vững, không bị bẻ gãy lại.

Nếu đem tế bào đó ngâm vào dịch ưu trương, nước từ trong tế bào ra ngoài và thể tích tế bào nhỏ đi, màng tế bào trở lại trạng thái bình thường, sức căng (T) bằng 0. Nếu dung dịch ngâm tế bào quá ưu trương, nước từ không bào tiếp tục đi ra ngoài làm cho không bào co, kéo theo nguyên sinh chất tách rời khỏi màng tế bào.

Hiện tượng chất nguyên sinh tách khỏi màng tế bào gọi là hiện tượng co nguyên sinh.

Nếu đem tế bào đang co nguyên sinh này đặt vào dung dịch nhược trương thì tế bào dần dần trở về trạng thái bình thường và xảy ra hiện tượng phản co nguyên sinh.

Hiện tượng co nguyên sinh và phản co nguyên sinh thể hiện tính đàn hồi của nguyên sinh chất nói lên sự sống của tế bào. Khi tế bào chết, màng bán thấm bị phá hủy.

Cơ sở của hiện tượng co và phản co nguyên sinh là tính chất thẩm thấu của tế bào.

1.2. Sự hút nước của tế bào theo cơ chế thẩm thấu.

Khi ngâm tế bào vào dung dịch nhược trương, nước đi vào trong tế bào và tế bào bão hòa hơi nước. Tuy nhiên, trong một cây nguyên vẹn, lúc nào cũng có sự thoát hơi nước từ lá. Do đó ít khi có sự bão hòa nước trong tế bào. Cây thường ở trạng thái thiếu nước. Ở trường hợp tế bào bão hòa nước thì áp suất trương nước P bằng với sức căng trương nước T ($P=T$)

Còn ở trạng thái thiếu nước của tế bào thì $P>T$, và $P-T=S$. Như vậy sự sai lệch giữa P và T gây ra sức hút nước S . Nhờ sức hút nước S mà nước có thể đi liên tục vào tế bào. S phụ thuộc vào trạng thái bão hòa nước của tế bào. Khi tế bào héo thì S lớn, khi tế bào bão hòa thì $S=0$, vì lúc ấy $P=T \rightarrow P-T=0$.

Vậy trị số ASTT (P) có ý nghĩa lớn trong việc xác định sức hút nước theo cơ chế thẩm thấu. Quá trình này không tiêu tốn năng lượng của tế bào, xảy ra một cách nhẹ nhàng và phụ thuộc vào ASTT của môi trường và tế bào.

1.3. Sự hút nước của tế bào theo cơ chế không phải thẩm thấu.

Ta đã biết S xuất hiện do có P_{atm} trong không bào. Tuy nhiên sức hút nước của tế bào không phải đơn thuần là một quá trình vật lý (thẩm thấu). Nó còn liên quan đến trạng thái của chất nguyên sinh, phụ thuộc vào quá trình trao đổi chất và năng lượng. Chẳng hạn ở tế bào chưa hình thành không bào một cách rõ rệt vẫn có S . S trong trường hợp này là do áp lực phòng của keo gây nên khi các mixen keo hấp thụ nước. Sức hút nước không phải chỉ sinh ra do quá trình thẩm thấu thuần túy mà còn do tính chất lý hóa của hệ keo nguyên sinh chất.

Như vậy không thể xem tế bào như thẩm thấu kế đơn giản. Sự hút nước của tế bào do nhiều cơ chế mà mức độ đóng góp của từng cơ chế lệ thuộc vào từng điều kiện bên trong và bên ngoài.

Lúc tế bào khan nước, hệ keo nguyên sinh có vai trò hút nước; lúc tế bào già, hoạt động sống bị yếu, sức hấp thụ chủ động có ý nghĩa không đáng kể.

2. Sự hút chất tan.

Tế bào chất không chỉ cho dung môi đi qua, nó cũng còn cho một số chất trong dung môi đi qua. Tế bào chất không phải là một màng bán thấm hoàn toàn mà nó là một màng bán thấm chọn lọc. Nó hút các chất dinh dưỡng từ môi trường bên ngoài. Tế bào sống có khả năng tích lũy, chọn lọc các chất dinh dưỡng. Một số chất thấm sẵn sàng qua vách tế bào nhưng hoàn toàn không chui qua được màng ngoại chất để vào bên trong tế bào. Một số chất khác sau khi chui qua được màng ngoại chất lại bị giữ lại ở tế bào chất và không chui qua được màng nội chất để vào không bào. Có những chất lại có khả năng chui qua được các hệ màng của tế bào và tập trung được trong không bào. Tế bào có khả năng hút vào nhiều chất khác nhau mặc dù mức độ không giống nhau.

- Đối với các chất không điện ly

Chúng lệ thuộc vào tỷ lệ tính tan trong mỡ và trong nước. Những chất có tính tan trong mỡ giống nhau, tùy theo kích thước, sự xâm nhập của chúng vào tế bào cũng hoàn toàn khác nhau.

- Đối với chất điện ly

Chính điện tích của chúng đã có cản trở tới việc chúng xâm nhập vào tế bào. Chất có điện ly càng thấp thì chúng chui vào càng nhanh. Các ion hóa trị 1 (Na^+ , K^+) chui vào tế bào nhanh hơn các ion có hóa trị 2 (Ca^{++} , Mg^{++}), Cl^- , I^- vào tế bào dễ hơn SO_4^{--} . Nếu cùng độ điện ly, chất nào có ion màng hydrate lớn khó thẩm thấu hơn chất có kích thước ion lớn. Những ion cần cho đời sống của cây như P, K có thể đi vào tế bào rất nhanh và tập trung ở trong đó mặc dù nồng độ đã cao hơn rất nhiều lần so với nồng độ của nó ở môi trường.

VI. Khái niệm về nuôi cấy mô - tế bào

Từ một phần nhỏ của cơ quan sinh dưỡng như đỉnh sinh trưởng, thân, rễ... bằng cách nuôi cấy mô tế bào sẽ tạo được một cây hoàn chỉnh. với kỹ thuật nuôi cấy mô - tế bào như vậy có thể tạo ra hàng loạt cây con từ phần nhỏ của cây; nhân nhanh các giống cây nhất là các giống quý hiếm.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Trần Đăng Kế, Nguyễn Như Khanh. 2000. Sinh lý thực vật. Tập một. NXBGD.
2. Phạm Đình Thái, Nguyễn Duy Minh, Nguyễn Lương Hùng. 1987. Sinh lý học thực vật. NXBGD.
3. Vũ Văn Vũ, Hoàng Minh Tân, Vũ Thanh Tâm 1999. Sinh lý học thực vật. NXBGD.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

1. Marschner, H. 1986. Mineral nutrition in higher plants. Academic press. London orlando san Diego New York. Austin Boston Sydney Tokyo Toronto.

Chương 2

SỰ TRAO ĐỔI NƯỚC Ở THỰC VẬT

2.1. Các dạng nước trong đất, trong cây và vai trò của nó.

2.1.1. Các dạng nước trong đất, trong cây và vai trò của nó.

Trong quá trình tiến hóa, thực vật từ đại dương tiến dần lên cạn và xâm nhập sâu vào các lục địa. Chúng gặp mâu thuẫn lớn là điều kiện cung cấp nước trở nên khó khăn và cơ thể thường xuyên bị thải mất nước rất nhiều vào khí quyển.

Việc thỏa mãn nhu cầu về nước cho cây từ đó trở thành điều kiện có tính chất quyết định đối với sự sinh tồn, sinh trưởng và phát triển bình thường của thực vật.

Từ thế kỷ thứ XVII nhà bác học Anh Hayles dùng phương pháp cắt vòng vỏ đã xác định được dòng chất hữu cơ đi từ thân xuống rễ và đã đo được trị số áp suất rễ.

Năm 1837 nhà bác học Pháp Dutrochet đã phát minh ra hiện tượng thẩm thấu và xây dựng thẩm thấu kế đầu tiên.

Năm 1877 Pfeffer xây dựng thẩm thấu kế hoàn thiện hơn và đã phát minh ra sự phụ thuộc của áp suất thẩm thấu với nồng độ và nhiệt độ.

Các công trình của Timiriazev "Sự đấu tranh của cây chống hạn" (1892) đã đóng góp một phần to lớn vào việc nghiên cứu quá trình trao đổi nước của cây. Ông đã nêu ý nghĩa sinh học của quá trình thoát hơi nước và đề ra quan niệm mới về bản chất tính chịu hạn của cây. Vottran (1897) đã phát hiện sự vận chuyển nước trong hệ mạch tuân theo các quy luật thủy động học.

Những công trình của viện sĩ Macximov (1916-1952) đã vạch rõ tính chịu hạn không phải thể hiện sự tiêu hao nước dè dặt và không những chỉ liên quan với các đặc điểm thích nghi về giải phẫu của cây mà chủ yếu với các tính chất hóa keo và sinh hóa của chất nguyên sinh với toàn bộ quá trình trao đổi chất diễn ra ở trong cây.

Những công trình nghiên cứu gần đây chứng tỏ rằng quá trình trao đổi nước của cây không đơn thuần tuân theo các quy luật vật lý giản đơn như trước đây người ta tưởng.

2.1.1.1. Các dạng nước trong đất

Trạng thái nước trong đất.

Trong đất không có nước nguyên chất mà là dung dịch đậm đặc ít nhiều trong đó các chất hòa tan có nồng độ nhất định gây ra phản lực thẩm thấu (sức liên kết thẩm thấu) chống lại sự vận chuyển nước vào cây. Trong đất có xác động vật, thực vật, có các chất vô cơ như hydroxyd sắt, hydroxyd nhôm, đều là những dạng keo ưa nước, nên có thể tranh chấp một phần nước của thực vật. Bề mặt hạt keo đất có khả năng hấp phụ một phần nước gây nên các trở lực cho việc hút nước của rễ vào cây. Cây chỉ hút nước được bằng cơ chế thẩm thấu trong trường hợp nồng độ của dịch đất bé hơn nồng độ của các chất có hoạt tính thẩm thấu ở trong bản thân rễ. Sức liên kết thẩm thấu càng tăng lúc đất càng khô hoặc lúc bón thêm phân vào đất.

Ngoài ra, nước bị liên kết chặt trên đất bằng những liên kết hóa học bền vững với những thành phần vô cơ, hữu cơ của đất và bao nước mỏng bị hấp phụ ở trên bề mặt hạt keo. Dạng nước này có thể bị giữ đến 1000atm. Nó có nhiều tính chất của thể rắn và cây hoàn toàn không sử dụng được (có người gọi là nước ngậm). Tỷ lệ dạng nước liên kết phụ thuộc vào thành phần cơ giới đất. Thành phần cơ giới càng nặng thì tỷ lệ nước liên kết chặt càng cao (cát thô 0,5%, đất sét nặng 13,2%). Ngoài dạng liên kết chặt và tương đối yếu trong đất còn có dạng nước tự do, lực hấp dẫn của đất hầu như không đáng kể. Nước ấy chứa đầy các khe hở của các hạt đất và ở trạng thái khá linh động, chúng được gọi là nước hấp dẫn hay nước trọng lực. Nước này dưới tác dụng của trọng lực nên chảy từ chỗ cao đến chỗ thấp. Khi chảy qua rễ cây thì được cây sử dụng, nhưng nếu nó chảy quá nhanh thì cây chỉ sử dụng được ít, nếu chảy quá chậm và đọng lại ở chỗ thấp thì tạo ra điều kiện yếm khí có hại cho cây. Trong các mao quản đất hẹp nước được giữ chặt hơn bởi sức căng bề mặt của mặt lõm và không bị chảy xuống theo trọng lực, phần nước này được gọi là nước mao dẫn. Nước dâng lên càng cao nếu mao quản càng bé. Đây là dạng nước có ý nghĩa chủ yếu trong canh tác.

Người ta có thể biểu thị lượng nước không hút được bằng hệ số héo. Đó là dạng nước dự trữ "chết" (biểu thị bằng % của đất khô) còn lại trong đất. Khi lá mọc trên đất đó bắt đầu có triệu chứng héo. Theo công thức thực nghiệm của Briggs và Chantz (1913):

$$\text{Hệ số héo} = \frac{\text{lượng nước liên kết chặt}}{0,680 \pm 0,012} = \frac{\text{ẩm dung cực đại của đất} - 21}{2,90 \pm 0,06}$$

Những nghiên cứu gần đây cho thấy hệ số héo không những lệ thuộc với đặc tính của đất mà còn phụ thuộc tính chất sinh lí của cây.

Trên cùng một thứ đất các cây có khả năng hút nước không giống nhau. Ngoài ra hệ số héo còn biến thiên trong quá trình phát triển cá thể của cây. Nghiên cứu của Macximov cũng cho thấy cây bắt đầu thiếu nước không phải đạt tới trị số hệ số héo mà còn sớm hơn nhiều. Đối với đa số cây độ ẩm tối thích của đất là 60-80% của ẩm dung cực đại.

2.1.1.2. Các dạng nước trong cây

* Năng lượng tự do của nước

Mỗi phân tử vật chất đều có năng lượng bên trong chung (tổng nội năng) gồm động năng và thế năng. Năng lượng tự do là năng lượng trong điều kiện thích hợp có khả năng sinh ra công. Nước là một dạng vật chất cũng có năng lượng tự do.

Người ta đã đưa ra một nguyên lí cơ bản là nước sẽ chuyển dịch từ nơi có năng lượng tự do cao đến nơi có năng lượng tự do thấp. Nguyên lí này làm cơ sở cho việc giải thích cơ chế vận chuyển nước vào cây bắt đầu từ việc vận chuyển nước từ đất vào rễ, từ rễ lên thân, lá sau đó thoát ra ngoài khí quyển từ bề mặt lá.

Năng lượng tự do được xác định bằng hiệu số giữa nước bị tác động bởi các áp lực (hóa học, điện học, trọng lực hoặc các lực khác) và nước tự do nguyên chất.

$$\mu_w - \mu_w^0 = RT \ln e - RT \ln e^0$$

$$\text{hay } \Delta\mu_w = \mu_w - \mu_w^0 = RT(\ln e - \ln e^0) = RT \ln$$

μ_w : thế năng hóa học của nước bị liên kết (cần xác định) (J/mol)

μ_w^0 : thế năng hóa học của nước nguyên chất

R: hằng số khí

T: nhiệt độ tuyệt đối

e: áp suất hơi của nước cần xác định

e^0 : áp suất hơi của nước nguyên chất

$$\frac{e}{e^0} \times 100$$

là biểu thức xác định độ ẩm tương đối

Có hai khả năng có thể xảy ra:

- Nếu $e = e^0$ có nghĩa là nếu nước liên kết (nước cần xác định) cũng là nước nguyên chất khi đó

$$\ln \frac{e}{e^0} = 0 \text{ và } \Delta\mu_w = 0.$$

Thực tế là nước nguyên chất có thế năng hóa học bằng 0, thế năng hóa học của nước nguyên chất là lớn nhất (nước nguyên chất là nước có khả năng sinh công lớn nhất). Nước nguyên chất có năng lượng tự do lớn nhất là bằng 0. Trong tế bào có nhiều chất tan làm giảm năng lượng tự do của nước.

- Nếu $e < e^0$ khi đó sẽ là một số âm và $\Delta\mu_w$ cũng sẽ là một số âm. Như vậy, thế năng hóa học của nước trong tế bào là một số âm.

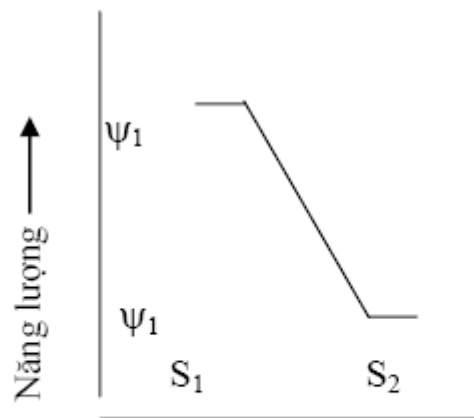
(đơn vị để đo năng lượng tự do của nước là

Thế năng nước của tế bào thực vật

Nếu lấy giá trị của biểu thức năng lượng tự do chia cho thể tích (V) của nước ta sẽ có khái niệm gọi là thế năng nước (kí hiệu là ψ)

$$\psi = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V} = \frac{RT \ln \frac{e}{e^0}}{V}$$

Ở đây, thay cho đơn vị jun/mol sẽ là jun/cm³. Jun/cm³ tương đương với dyn/cm² và 10⁶dyn/cm² = 1ba. Ba là đơn vị đo áp suất. Người ta đã qui định dùng ba làm đơn vị để đo thế năng nước (1atm = 0,987 ba).



Hình 1. Sự giảm năng lượng tự do giống như giảm thế năng nước từ ψ_1 đến ψ_2

Một nguyên lí cơ bản là nước bao giờ cũng tự vận chuyển từ nơi có thế năng nước cao đến nơi có thế năng nước thấp. Nếu ta biết được giá trị của thế năng nước (ψ) trong bất kì hai vùng nào đó ta có thể xác định nhanh chóng được chiều hướng chuyển vận nước.

Theo nhiệt động học, một quá trình có thể tự xảy ra được tức là không cần cung cấp năng lượng từ bên ngoài vào nếu như có sự mất mát năng lượng tự do khi thực hiện quá trình đó. Vì vậy, sự chênh lệch về thế năng nước giữa nguồn (nơi cung cấp nước) và nơi tiêu thụ (nơi nhận nước) sẽ là chỉ số để xác định sự vận chuyển nước. Hay nói cách khác, hiệu thế năng nước ($\Delta\psi$) là động lực cho sự chuyển vận nước.

Lượng năng lượng tự do của nước ở nơi tiêu thụ sẽ ít hơn lượng năng lượng tự do của nước ở nguồn để cho sự vận chuyển nước có thể thực hiện được. Điều này có thể thấy được qua hình II.1.

S_1 : nguồn với ψ_1

S_2 : nơi tiêu thụ với ψ_2

$\Delta\psi$: động lực cho sự vận chuyển nước từ S_1 đến S_2

Có thể xác định $\Delta\psi$ bằng biểu thức sau:

$\Delta\psi = \psi_{\text{nơi tiêu thụ}} - \psi_{\text{nơi cung cấp}}$

Giá trị $\Delta\psi$ phải là một giá trị âm để cho bản thân sự vận chuyển nước có thể tự xảy ra được.

Tuy nhiên, cần phải lưu ý rằng, khái niệm về nhiệt động học ứng dụng trong việc giải thích sự vận chuyển nước nêu trên chỉ cho thông tin về thế năng đối với sự vận chuyển nước chứ không nói lên điều gì về cường độ của sự vận chuyển và vật liệu cần có thể ngăn ngừa sự vận chuyển nước hay không?

Chúng ta hãy nói đến các thành phần của thế năng nước. Thế năng của nước bao gồm một số lực có thành phần khác nhau. Những lực đó có thể là áp suất thẩm thấu, áp lực thủy tĩnh, các trọng lực, các lực điện trường, các lực hấp thụ. Thế năng nước có thể là tổng số số học thế năng của các thành phần.

$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_{\rho} + \psi_m + \psi \dots$$

ψ_{π} : thế năng thẩm thấu

ψ_{ρ} : thế năng áp suất

ψ_m : thế năng hấp thụ hay thế năng cơ chất

$\psi \dots$: thế năng bất kì nào đó có thể ảnh hưởng đến ψ

Giá trị $\psi \dots$ có thể là thế năng trọng lực và thế năng điện. nhưng giá trị này rất nhỏ nên thường không được tính đến.

Về thế năng thẩm thấu ψ_{π} . Thế năng thẩm thấu được xác định bằng cách lấy giá trị âm của áp suất thẩm thấu. Như vậy, thế năng thẩm thấu luôn luôn là một giá trị âm. Công thức để tính áp suất thẩm thấu là $\pi = CRT_i$. Vậy công thức để tính thế năng thẩm thấu sẽ là:

$$\psi_{\pi} = -CRT_i$$

Thế năng thẩm thấu ψ_{π} và áp suất thẩm thấu π đều được tính bằng ba.

C: nồng độ của chất tan(mol/l)

R: hằng số khí lí tưởng = (0,08). $\left(\frac{1.\text{ba}}{\text{mol/độ}}\right)$

T: nhiệt độ tuyệt đối($^{\circ}\text{K}$)

$T = 273^{\circ} + t^{\circ}\text{C}$

i: hệ số Vant'Hoff

Ví dụ 1: Một dung dịch đường có nồng độ 1M ở 0°C sẽ có áp suất thẩm thấu π là:

$$\pi = (1\text{mol.l}^{-1}). (0,08 \cdot \frac{1.\text{ba}}{\text{mol. độ}}) . (273^{\circ}) = 22 \text{ ba}$$

(thế năng thẩm thấu là: -22 ba)

Ví dụ 2: Một dung dịch đường có nồng độ là 0,1M ở 15°C sẽ có thế năng thẩm thấu là:

$$\psi_{\pi} = -(0,1 \text{ mol.l}^{-1}) \left(\frac{1 \text{ ba}}{\text{mol. độ}} \right) (15^{\circ} + 273^{\circ}) = -2,3 \text{ ba.}$$

Người ta đã đưa ra công thức sau để tính thế năng thẩm thấu của bất kì dung dịch nào khi biết nồng độ của nó

$$\psi_{\pi} = (-21,80 \cdot (M) \cdot \frac{T}{273})$$

Tuy nhiên, cần lưu ý rằng, biểu thức trên chỉ áp dụng cho dung dịch lí tưởng. Vì thế năng nước (ψ) là tổng thế năng của các thành phần của nó, nên đối với dung dịch chỉ có thế năng thẩm thấu thì thế năng nước của dung dịch sẽ bằng thế năng thẩm thấu của nó, tức là:

$$\psi = \psi_{\pi} = -2,3 \text{ ba (trong ví dụ 2).}$$

Như vậy, thế năng nước của dung dịch đường 0,1M ở 15°C sẽ là -2,3 ba trong điều kiện ở ngoài không khí.

Trong tế bào luôn tồn tại các chất tan. Các chất tan làm cho hàm lượng nước tự do trong tế bào giảm, làm giảm năng lượng tự do của nước, do đó làm giảm thế năng nước (tức là hàm lượng chất tan càng cao càng làm giảm thế năng nước của tế bào).

Nói cách khác là thế năng thẩm thấu làm giảm thế năng nước của tế bào. Vì các chất tan làm giảm năng lượng tự do của nước cho nên giá trị của thế năng thẩm thấu sẽ luôn luôn là một giá trị âm (hoặc bằng không trong trường hợp là nước nguyên chất).

Về thế năng áp suất ψ_p . Khi nước xâm nhập vào tế bào làm cho tế bào ở trạng thái trương nước, gây ra 1 áp suất thủy tĩnh (áp suất trương). Áp suất thủy tĩnh thực này (xuất hiện khi nước vào tế bào) được gọi là thế năng áp suất.

Cần lưu ý rằng, áp suất thực xuất hiện bất kì lúc nào trong khi nước xâm nhập vào tế bào là áp suất thủy tĩnh hay áp suất trương; còn áp suất thủy tĩnh tại điểm cân bằng tức là khi áp suất của dịch trong tế bào và của nước bằng nhau là áp suất thẩm thấu.

Áp suất thủy tĩnh này ép vào vách tế bào nên nó có giá trị dương và vì vậy thế năng áp suất cũng có giá trị dương và làm tăng thế năng nước của tế bào.

Trong điều kiện nhất định nào đó thế năng áp suất có thể là một giá trị âm, chẳng hạn khi nước dưới tác động của sức căng.

Nước sẽ vào tế bào từ môi trường nước cho đến khi thế năng của dịch tế bào bằng không tức là tiến tới trạng thái cân bằng với thế năng nước. Điều này xảy ra khi áp suất thủy tĩnh tức thế năng áp suất bằng giá trị của thế năng thẩm thấu nhưng ngược dấu. Tại điểm này ψ sẽ bằng không

$$\frac{e}{e^0} \times 100$$

nước vào tế bào từ môi trường nước nguyên chất

Thế năng áp suất dương sẽ giữ độ trương cho tế bào. Độ trương này sẽ đẩy chất nguyên sinh chống lại màng và thành tế bào làm cho tế bào có hình dạng nhất định. Khi

thể năng áp suất giảm tới không do tế bào mất nước, tế bào đó sẽ co nguyên sinh, chất nguyên sinh tách khỏi thành tế bào. Hình II.2. miêu tả mối quan hệ giữa giá trị thể năng nước (ψ), thể năng thẩm thấu (ψ_{π}) và thể năng áp suất (ψ_p) khi nước xâm nhập vào tế bào.

Khi nước vào tế bào, các giá trị ψ , ψ_{π} , ψ_p đều tăng. ψ tăng khi nước vào tế bào và sự tăng vượt của nước trong tế bào làm cho ψ_p tăng. ψ tăng vì khi nước vào sẽ làm giảm nồng độ chất tan. Tại điểm thể tích tương đối của tế bào là 1,0 thì tế bào ở trạng thái héo, mềm. Khi thể năng của dịch tế bào tiến tới không thì sự xâm nhập nước vào tế bào sẽ ngừng.

Về thể năng cơ chất ψ_m . Trong tế bào có nhiều cơ chất có khả năng hấp thụ nước tạo ra thể năng cơ chất. Sự hấp thụ nước trên bề mặt cơ chất làm giảm năng lượng tự do của nước và vì vậy, thể năng cơ chất có giá trị âm, nó làm giảm thể năng nước của tế bào. Giá trị của thể năng cơ chất rất nhỏ, trong đại bộ phận các trường hợp $\psi_m \approx 0,1$ ba. Vì vậy, về độ lớn, nó không phải là một thành phần quan trọng của thể năng nước như là ψ_{π} và ψ_p . Trong nhiều trường hợp, khi xác định giá trị của ψ_{π} người ta đã có ý bao hàm luôn cả giá trị ψ_m rồi.

Vì vậy, biểu thức chung để xác định thể năng nước của tế bào là $\psi = \psi_{\pi} + \psi_p$.

Người ta đã đưa ra các phương pháp để xác định thể năng của nước và các thể năng thành phần của nó.

*. Hàm lượng nước và các dạng nước trong cây

Hàm lượng nước và nhu cầu nước của cây.

Cơ thể thực vật chứa nhiều nước khoảng 90-95% trọng lượng tươi. Trong tế bào 30% tổng số nước dự trữ nằm trong không bào, 70% còn lại nằm trong chất nguyên sinh và thành tế bào.

- Trong chất nguyên sinh nước chiếm tới 80-90% trọng lượng tươi.
- Trong màng các bào quan giàu lipid (lục lạp, ty thể,...) nước chiếm 50%.

Quả chứa lượng nước khá lớn: 85-95%. Cơ quan có hàm lượng nước thấp hơn cả là hạt dưới 10-15%. Một số hạt chứa lượng chất béo cao chỉ có 5-7% nước. Hàm lượng nước khác nhau ở các loài cây khác nhau, ở các cơ quan khác nhau trong cơ thể. Các cơ quan dinh dưỡng có hàm lượng nước cao hơn so với các cơ quan sinh sản. Sau đây là hàm lượng nước của một số cơ quan và cây khác nhau:

Tên thực vật và cơ quan	Hàm lượng nước (%)
Táo	90-98
Lá cây Xà lách, Hành, quả Cà chua, Dưa chuột	94-95
Lá Cải bắp, củ Su hào	92-93
Củ Cà rốt	87-91
Quả Táo, Lê	83-86
Củ Khoai tây	74-80
Lá cây gỗ, cây bụi	79-82
Thân cây gỗ (gỗ tươi vừa xẻ)	40-50

Hạt khô không khí

(Lúa mì, Lúa nước, Ngô)

12-14

Trong cây, nước ở trong các tế bào sống, các yếu tố xylem chết (các mạch và quản bào) và trong các khoảng gian bào. Trong thành tế bào, chất nguyên sinh và dịch bào nước ở trạng thái lỏng. Trong các khoảng gian bào nước ở trạng thái hơi.

Hàm lượng nước còn khác nhau ở các tầng lá: tầng lá càng ở phía dưới càng có hàm lượng nước cao. Ví dụ: trong không bào, các tế bào lá Bông hàm lượng nước ở các tầng lá như sau: ở tầng dưới: 33-37%; ở tầng giữa: 26-30%; ở tầng trên: 25-27%.

Hàm lượng nước còn phụ thuộc vào điều kiện môi trường và sự phát triển cá thể của thực vật. Các cây thủy sinh có hàm lượng nước lớn hơn cây trung sinh, hạn sinh. Các cây non chứa nhiều nước hơn cây già.

Hàm lượng nước của cây còn thay đổi theo nhịp điệu ngày. Hàm lượng nước lúc buổi trưa thấp hơn buổi sáng. Tuy hàm lượng nước thay đổi tùy thuộc vào nhiều yếu tố như vậy nhưng ở trong cây nước vẫn giữ được trạng thái cân bằng động giữa sự hút nước qua rễ và sự thoát hơi nước qua lá trong điều kiện bình thường.

Khi hàm lượng nước trong tế bào đạt tới mức 70-90% thì các quá trình sống trong chất nguyên sinh xảy ra mạnh nhất. Thiếu nước các quá trình sinh lí bị vi phạm, các quá trình phân giải tăng lên. Cây phải tăng cường hút nước để bù lại lượng nước đã mất qua quá trình thoát hơi nước. Người ta đã tính toán được số liệu như sau: cứ 1000 g nước được hút vào cây thì 1,5-2,0 g được sử dụng để tổng hợp các chất hữu cơ, còn lại là để bù vào lượng nước đã mất qua thoát hơi nước để cân bằng lượng nước trong cây. Theo Macximov, trong mỗi giờ cây mất đi một lượng nước nhiều hơn số lượng nước có trong cây và sự cân bằng nước trong cây được xác định như sau:

$$\text{Sự cân bằng nước trong cây} = \frac{\text{Lượng nước hút vào}}{\text{Lượng nước thoát ra}}$$

Để đảm bảo sự cân bằng nước trong cây thì thay đổi phải có các đặc điểm sau:

- Phải có hệ rễ phát triển để hút nước nhanh và nhiều từ đất.
- Phải có hệ mạch dẫn phát triển tốt để dẫn nước đã hút lên các cơ quan thoát hơi nước.
- Phải có hệ mô bì phát triển để hạn chế sự thoát hơi nước của cây.

Nhu cầu nước của cây rất lớn, ví dụ một cây Ngô cần đến 200 kg nước hoặc hơn trong đời sống của nó. Nhu cầu nước phụ thuộc vào các đặc điểm sinh thái (cây ở vùng nóng có nhu cầu nước cao hơn ở vùng lạnh). Nhu cầu nước còn phụ thuộc vào các lứa tuổi khác nhau trong cùng một cây, các loài cây khác nhau, các nhóm cây khác nhau.

Có thể căn cứ vào hệ số thoát hơi nước (số g nước thoát ra để hình thành nên 1 g chất khô) để xác định nhu cầu nước của các loại cây.

* Trạng thái nước và các dạng nước trong cây.

- Trạng thái của nước trong cây.

Phân tử nước có tính phân cực (momen lưỡng cực). Hệ thống gồm hai điện tích bằng nhau về trị số nhưng khác nhau về dấu (+e và -e), nằm cách nhau trong khoảng r

nào đó, được gọi là lưỡng cực điện. Phân tử nước được định hướng một cách xác định trong điện trường của ion tức là làm thủy hóa ion đó.

- *Trạng thái thủy hóa hóa học.*

Các phân tử hữu cơ cũng có momen lưỡng cực, nó là tổng các momen lưỡng cực của các nhóm phân cực có trong thành phần của phân tử. Vì vậy, xung quanh các phân tử đó tạo ra một điện trường thu hút sự định hướng xác định của các phân tử nước, tức là gây nên sự thủy hóa. Đây là sự thủy hóa trung hòa điện. Chỉ một số nhóm nhất định như carboxyl ($-\text{COOH}$), hydroxyl ($-\text{OH}$), aldehyd ($-\text{CHO}$), carbonyl ($=\text{CO}$), imin ($=\text{NH}$), amin ($-\text{NH}_2$), amid ($=\text{CONH}_2$) mới gây ra sự định hướng (sự thủy hóa) của các phân tử nước lưỡng cực khi ở gần các nhóm đó.

Ngoài ra, các phân tử nước lưỡng cực còn định hướng gần các nhóm ion hóa, ví dụ: các phần ion hóa của acid amin trong phân tử protein (NH_3^+ ; COO^-). Đó là sự thủy hóa ion hóa.

Ở gần một nhóm phân cực hay ion hóa có thể có một vài lớp phân tử nước lưỡng cực định hướng tạo nên lớp vỏ thủy hóa, trong đó các lớp trong cùng được định hướng trật tự nhất và liên kết chặt, các lớp tiếp theo lỏng lẻo hơn và các lớp càng xa sự tương tác càng kém và không còn sự thủy hóa nữa. Sự thủy hóa nêu trên là một quá trình hóa học gây nên bởi các lực hóa trị nên gọi là sự thủy hóa hóa học. Đó là trạng thái chính của nước trong tế bào. Ngoài trạng thái thủy hóa, trong tế bào nước còn ở trạng thái liên kết cấu trúc (còn gọi là sự bất động hóa) và trạng thái hút thẩm thấu.

Sự bất động hóa nước có thể xảy ra ở bên trong đại phân tử và trong các khoảng hẹp nằm giữa các đại phân tử cho nên hạn chế sự chuyển của các phân tử nước một cách cơ học.

Trạng thái hút thẩm thấu cũng có thể xảy ra bên trong các đại phân tử cũng như trong các khoảng hẹp giữa chúng. Ở đây, nước bị hút bởi các phần phân tử thấp do các hợp chất cao phân tử phân giải ra.

Trong các quan niệm sau này, các phân tử nước trong cơ thể sống tồn tại ở hai trạng thái:

Một phần nước làm khung (mạng) tạo nên cấu trúc nước (tính sắp xếp thứ tự theo mạng của nước) được hình thành nhờ các liên kết hydrogen giữa các phân tử.

Phần thứ hai lấp đầy các lỗ trống của khung đó.

- *Các dạng nước trong cây.*

Trong cây nước tồn tại ở hai dạng là nước tự do và nước liên kết. Tuy nhiên, nước nào được coi là nước tự do và nước nào được coi là nước liên kết thì có nhiều quan điểm khác nhau. Một số cho rằng nước liên kết là nước không bị đông lại ở nhiệt độ thấp hơn -10°C và không có thể dùng làm dung môi ngay cho những chất dễ bị hòa tan như đường (Macximov).

Quan niệm thứ hai cho rằng, phần lớn nước bị liên kết bằng cách tham gia vào sự thủy hóa hóa học cũng như vào sự liên kết cấu trúc. Phần nước còn lại được coi là nước tự do. Đó là nước hút trong các mao quản (trong thành tế bào), nước bị hút thẩm thấu, không tham gia vào thành phần của vỏ thủy hóa xung quanh các phân tử và ion, trừ nước thuộc lớp khuếch tán của vỏ thủy hóa và còn giữ được tính linh động (Alecxeiev).

Một số nhà nghiên cứu khác lại thấy rằng, trong mọi trường hợp nước trong thực vật đều là nước liên kết và tùy theo tác dụng của các lực giữa các phân tử và nội phân tử

mà hoạt tính của nước bị biến đổi đi. Vì vậy, các tác giả này đã nghi ngờ sự tồn tại của dạng nước tự do. Họ đã đưa ra sự phân chia thành hai dạng nước liên kết: nước liên kết chặt và nước liên kết yếu trong đó nước liên kết yếu là nước vẫn giữ được tính chất của nước thông thường.

Sở dĩ có những quan điểm khác nhau về các dạng nước trong cây là vì không có ranh giới rõ rệt về hai dạng nước tự do và nước liên kết (dạng nước này có thể chuyển thành dạng nước kia). Sau này người ta đã đưa ra quan niệm như sau để phân biệt hai dạng nước trên:

Nước tự do hay nước liên kết yếu là nước bị rút ra khỏi thực vật nhờ những lực hút nước xác định và nước đó có những tính chất gần giống với tính chất của nước thường (nghĩa là có thể dùng làm dung môi và đông đặc ở nhiệt độ gần 0°C).

Nước liên kết hay nước liên kết chặt là phần nước còn lại mà tính chất của chúng đã bị biến đổi (hầu như không có khả năng làm dung môi và đông đặc ở nhiệt độ thấp hơn 0°C).

Tiếp theo người ta lại phân chia cụ thể hơn thành 3 dạng nước như sau:

- + Nước liên kết chặt là nước bị giữ lại do quá trình thủy hóa hóa học các ion và các phân tử, các chất trùng hợp thấp và trùng hợp cao.

- + Nước liên kết yếu là nước thuộc các lớp khuếch tán của vỏ thủy hóa, nước liên kết cấu trúc và nước hút thẩm thấu.

- + Nước tự do là nước bị hút trong các mao quản của thành tế bào và phần nước bị hút thẩm thấu của dịch tế bào, không tham gia vào thành phần vỏ thủy hóa xung quanh các ion và phân tử.

Ý nghĩa của các dạng nước

Sự khác nhau về tính chất của nước tự do và nước liên kết đã đưa đến sự khác nhau về ý nghĩa của chúng đối với đời sống của thực vật.

- + Nước tự do chiếm một lượng lớn trong thực vật (70%) lại là dạng nước còn di động được và còn giữ nguyên những đặc tính của nước cho nên đóng vai trò quan trọng trong quá trình trao đổi chất của thực vật. Do đó, người ta đã xác định rằng, lượng nước tự do qui định cường độ các quá trình sinh lí.

- + Nước liên kết chặt và không chặt là dạng nước chiếm 30% lượng nước trong cây. Tùy theo mức độ khác nhau dạng này mất tính chất ban đầu của nước như khả năng làm dung môi kém, nhiệt dung giảm xuống, độ đàn hồi tăng lên, nhiệt độ đông đặc thấp.

Vai trò của dạng nước này là đảm bảo độ bền vững của hệ thống keo trong chất nguyên sinh vì nó làm cho các phân tử phân tán khó lắng xuống, hiện tượng ngưng kết ít xảy ra.

Trong các cơ thể non, hàm lượng nước liên kết thấy nhỏ hơn trong các cơ thể già. Khi thực vật gặp điều kiện khô hạn, hàm lượng nước liên kết tăng lên. Cho nên, có thể là hàm lượng nước liên kết liên quan với tính chống chịu của thực vật như chịu hạn, chịu rét, chịu mặn. Người ta đã dùng tỷ số hàm lượng nước liên kết và nước tự do để đánh giá khả năng chống chịu của thực vật và ứng dụng trong việc chọn các giống cây có khả năng chống chịu tốt nhất.

Sự phân bố của các dạng nước trong cây

Trong thành tế bào chủ yếu gồm nước liên kết bởi các chất cao phân tử cellulose, hemicellulose, các chất pectin, nước liên kết cấu trúc và nước bị hút trong các mao quản.

Trong chất nguyên sinh, việc xác định các dạng nước trong chất nguyên sinh gặp nhiều khó khăn do tính chất phức tạp và tính không ổn định về thành phần và cấu trúc của nó. Tuy nhiên, người ta cũng xác định rằng, trong chất nguyên sinh nước bị liên kết bởi sự thủy hóa hóa học của protein và các chất cao phân tử khác, nước liên kết cấu trúc, nước liên kết bởi các chất trùng hợp thấp và nước bị hút bằng thẩm thấu (bên trong các đại phân tử).

Ảnh hưởng của một số điều kiện ngoại cảnh đến các dạng nước của thực vật

+ Ảnh hưởng của điều kiện dinh dưỡng khoáng. Ảnh hưởng của dinh dưỡng khoáng đến tỷ lệ nước tự do và nước liên kết trong cây có thể là do ảnh hưởng trực tiếp của các ion đến sự thủy hóa hóa học và do sự biến đổi tiến trình trao đổi chất ảnh hưởng đến tỷ lệ các chất tích nước ít hay nhiều trong tế bào.

Ảnh hưởng trực tiếp của các ion đến sự thủy hóa hóa học là do chúng bị hút bám trên bề mặt các tiểu phần bị thủy hóa (các đại phân tử) cho nên chúng có thể tác động đến sự thủy hóa hóa học các ion cũng như sự thủy hóa hóa học trung hòa điện.

Người ta đã chứng minh rằng, các chất điện li tăng lên sẽ làm cho lượng nước liên kết tăng lên. Tuy nhiên, đối với các ion K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , I^- thì ngược lại, tức là lượng nước liên kết giảm đi do cấu trúc của nước trong các vỏ thủy hóa kém bền vững đi.

Sự hút bám một loại ion này có thể kèm theo sự thải ra các ion khác (sự trao đổi hút bám). Nếu mức độ thủy hóa của ion bị hút bám lớn hơn mức độ thủy hóa của ion bị thải ra thì lượng nước liên kết với đại phân tử sẽ tăng lên. Trong trường hợp ngược lại, lượng nước liên kết sẽ giảm đi.

Bằng thực nghiệm người ta đã chỉ ra rằng, việc tiêm các dung dịch của tất cả các muối gây ra sự giảm lượng nước tự do và làm tăng lượng nước liên kết vì các ion đã ảnh hưởng đến sự thủy hóa hóa học các đại phân tử.

Ảnh hưởng của dinh dưỡng khoáng còn thể hiện ở chỗ các ion khoáng ảnh hưởng đến thành phần các chất hữu cơ do cây tổng hợp. Đó là các đại phân tử có chứa các nhóm ưa nước (nhóm phân cực hay ion) mà số lượng và sự phân bố của các nhóm này chi phối mức độ thủy hóa của các đại phân tử nên có thể làm biến đổi các liên kết cấu trúc của nước. Các kết quả nghiên cứu đã cho thấy khi thủy phân protein có thể xảy ra sự phân giải peptid để tạo thành các nhóm phân cực mới (NH_2 và $COOH$) liên kết với các phân tử nước mới.

+ Ảnh hưởng của nhiệt độ. Sự thủy hóa hóa học là một quá trình ngoại nhiệt. Vì vậy, khi hệ hút nhiệt thì phải xảy ra quá trình ngược lại tức là sự thủy hóa do chuyển động nhiệt của các phân tử nước tăng lên, gây tác động ngược lại sự định hướng của các phân tử nước.

Do vậy, khi nhiệt độ tăng thì hàm lượng nước liên kết giảm, nhưng hàm lượng nước liên kết cấu trúc và nước hút thẩm thấu thì lại tăng lên, do sự giảm lực liên kết của các nhóm phân cực làm cho cấu trúc các đại phân tử trở nên xốp, cùng với việc tăng động năng của các ion và các phân tử làm cho lượng nước liên kết cấu trúc và sự hút nước thẩm thấu tăng lên.

Ngoài ảnh hưởng đến sự thủy hóa, sự tăng nhiệt độ còn ảnh hưởng đến quá trình trao đổi chất qua việc thúc đẩy quá trình thủy phân làm giảm lượng các chất cao phân tử, dẫn đến việc giảm lượng nước liên kết và tăng lượng nước tự do.

2.1.2. Vai trò của nước đối với thực vật.

Nước là thành phần bắt buộc của tế bào sống. Có nhiều nước thực vật mới hoạt động bình thường được. Nhưng hàm lượng nước trong thực vật không giống nhau, thay đổi tùy thuộc loài hay các tổ chức khác nhau của cùng một loài thực vật. Hàm lượng nước còn phụ thuộc vào thời kỳ sinh trưởng của cây và điều kiện ngoại cảnh mà cây sống. Vì vậy:

- Nước là thành phần cấu trúc tạo nên chất nguyên sinh (>90%).
- Nếu như hàm lượng nước giảm thì chất nguyên sinh từ trạng thái sol chuyển thành gel và hoạt động sống của nó sẽ giảm sút.
- Các quá trình trao đổi chất đều cần nước tham gia. Nước nhiều hay ít sẽ ảnh hưởng đến chiều hướng và cường độ của quá trình trao đổi chất.
- Nước là nguyên liệu tham gia vào một số quá trình trao đổi chất.
- Sự vận chuyển các chất vô cơ và hữu cơ đều ở trong môi trường nước.
- Nước bảo đảm cho thực vật có một hình dạng và cấu trúc nhất định. Do nước chiếm một lượng lớn trong tế bào thực vật, duy trì độ trương của tế bào cho nên làm cho thực vật có một hình dáng nhất định.
- Nước nối liền cây với đất và khí quyển góp phần tích cực trong việc bảo đảm mối liên hệ khăng khít sự thông nhất giữa cơ thể và môi trường. Trong quá trình trao đổi giữa cây và môi trường đất có sự tham gia tích cực của ion H^+ và OH^- do nước phân ly ra.
- Nước góp phần vào sự dẫn truyền xung động các dòng điện sinh học ở trong cây khiến chúng phản ứng mau lẹ không kém một số thực vật bậc thấp dưới ảnh hưởng của tác nhân kích thích của ngoại cảnh.
- Nước có một số tính chất hóa lý đặc biệt như tính dẫn nhiệt cao, có lợi cho thực vật phát tán và duy trì nhiệt lượng trong cây. Nước có sức căng bề mặt lớn nên có lợi cho việc hấp thụ và vận chuyển vật chất. Nước có thể cho tia tử ngoại và ánh sáng trông thấy đi qua nên có lợi cho quang hợp. Nước là chất lưỡng cực rõ ràng nên gây hiện tượng thủy hóa và làm cho keo ưa nước được ổn định.

Một số thực vật hạ đẳng (rêu, địa y) có hàm lượng nước ít (5-7%), chịu đựng thiếu nước lâu dài, đồng thời có thể chịu đựng được sự khô hạn hoàn toàn. Thực vật thượng đẳng mọc ở núi đá hay sa mạc cũng chịu được hạn còn đại đa số thực vật nếu thiếu nước lâu dài thì chết. Cung cấp nước cho cây là điều không thể thiếu được để bảo đảm thu hoạch tốt. Việc thỏa mãn nhu cầu nước cho cây là điều kiện quan trọng nhất đối với sự sống bình thường của cây (Makximov, 1952, 1958; Krafts, Carrier và Stocking, 1951; Rubin, 1954, 1961; Sabinin, 1955). Những khả năng to lớn theo hướng này nhằm phục vụ sự phát triển và kỹ thuật tưới trong nông nghiệp.

2.2. Sự hút nước của cây.

2.2.1. Sự hấp thụ nước của rễ.

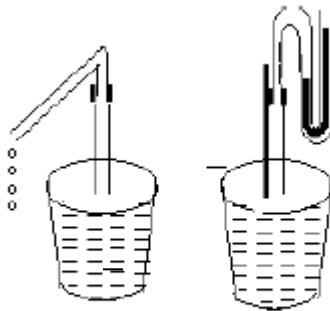
2.2.1.1. Đặc điểm sinh học của hệ rễ thích nghi với chức năng hút nước.

Qua nghiên cứu của nhiều nhà khoa học cho thấy rễ có khả năng đâm sâu, lan rộng, khả năng phân nhánh có bề mặt và độ dài lớn hơn thân và lá gấp bội. Nhờ có những

đặc tính trên, rễ có khả năng sử dụng lượng ẩm phân tán, ít ỏi và chất khoáng khá nghèo nàn trong môi trường đất. Viện sĩ Macximov (1944) đã nói: "Trái với quan niệm thông thường hệ rễ không phải dính chặt, bất động trong một miền nhất định nào đó của đất mà luôn luôn di chuyển về đằng trước tựa như một đàn khổng lồ loài vật nhỏ bé đào liềm quanh mỗi hạt cát gặp phải và tách những màng nước mỏng dính từ đó. Do đó không chỉ nước chảy theo mao quản tới đầu rễ, mà đầu rễ được trượt theo nước và vì mục đích đó chúng ủi đào đất một cách mãnh liệt không bỏ sót một ly khối nước nào không sử dụng. Lúc các lớp đất mặt càng khô, hệ rễ càng ngày càng đâm sâu vào lòng đất".

2.2.1.2. Hoạt động hút nước và bơm nước vào rễ.

Khả năng hấp thụ tích cực của nước từ đất và đẩy nó vào lòng mạch lên thân của rễ cây biểu hiện rõ ràng trong hiện tượng rỉ nhựa và ứ giọt. Nhựa rỉ ra có thành phần rất phức tạp. Ngoài các muối khoáng trong nhựa còn có các acid hữu cơ, acid amin, đường, protein và các chất hữu cơ khác. Nguyên nhân gây ra hiện tượng rỉ nhựa là do rễ sản sinh ra áp lực. nếu ta đem chỗ cắt gắn liền với áp lực kế thì ta sẽ đo được áp lực rễ lớn hay bé. Các loài cỏ thường không quá 1 atm, cây gỗ cao hơn ít nhiều. Theo White (1949), ngay rễ Cà chua có trường hợp cây tạo nên một lực đẩy tới 3-10 atm. Trong cùng một cây có rỉ nhựa nhiều hay ít phụ thuộc vào trạng thái tuổi, trạng thái sinh lí, sự sinh trưởng mạnh hay yếu. Đối với loại cây một năm thì sau khi ra hoa hiện tượng rỉ nhựa giảm xuống rõ rệt. Chính áp lực rễ đã gây ra quá trình hút nước chủ động cho cây. Giải thích cơ chế áp lực rễ, cho đến nay chưa hoàn toàn nhất trí. Theo một số tác giả, rễ có thể hút nước chủ động là nhờ cơ chế thẩm thấu (động cơ dưới).



Hình 3. Đo áp lực của rễ rỉ nhựa

Hiện tượng ứ giọt có thể thấy được lúc ban mai. Vào thời gian ban đêm khí hậu lạnh, chung quanh không khí được bão hòa hơi nước, khiến quá trình thoát nước từ lá bị hạn chế. Hiện tượng ứ giọt có tác dụng duy trì sự cân bằng giữa hấp thu và thoát nước và là dấu vết còn lại của hình thức trao đổi nước của tổ tiên thủy sinh xa xưa. Số lượng ứ giọt biến đổi rất lớn, có lúc chỉ có mấy giọt, có lúc trên một lá trong một buổi tối có đến 10ml nước. Thành phần các chất trong nước ứ giọt cũng bao gồm cả chất vô cơ và hữu cơ.

Hai hiện tượng rỉ nhựa và ứ giọt là do khả năng hút nước và đẩy nước một cách chủ động của rễ lên thân. Chúng có liên quan khăng khít với hoạt động sống của cây đặc biệt là quá trình hô hấp.

Lúc xử lý hóa chất gây mê (ether, chloroform...) hoặc các độc tố hô hấp (KCN, CO ...) ta thấy hiện tượng rỉ nhựa cũng như ứ giọt bị đình chỉ. Các dẫn liệu chứng tỏ quá

trình hút nước chủ động của rễ đòi hỏi tiêu hao năng lượng là một khâu trong phức hệ các quá trình trao đổi chất.

2.2.2. Ảnh hưởng của các điều kiện bên ngoài đến quá trình hút nước.

Sự hút nước của rễ phụ thuộc vào điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, thành phần khoáng, độ ẩm của môi trường.

Nhiệt độ thấp độ hút nước của rễ giảm xuống (nhất là cây ưa sáng). Các cây có nhiệt độ thích hợp đối với hoạt động hút nước (cà chua 25°C, chanh 30°C). Nhiều khi trên đất lạnh cây bị héo mặc dầu trong đất còn nước (hạn sinh lý). Do khả năng hút nước về mùa lạnh bị hạn chế nên cây có phản ứng thích nghi thông thường là rụng lá về mùa lạnh để giảm bớt diện bốc hơi.

Tùy thuộc vào nhiệt độ mà tỉ lệ nước tự do và nước liên kết trong cây có thể thay đổi. Như trên đã nói, rõ ràng sự thủy hóa hóa học kèm theo sự thải nhiệt, nghĩa là quá trình ngoại nhiệt (Dumanski, 1948; Alecxiev, 1948,1950; Sabinin, 1955; Pasynski, 1959). Do đó, khi hệ hút nhiệt thì phải xảy ra quá trình ngược lại, nghĩa là sự phản thủy hóa, do chuyển động nhiệt của các phân tử nước tăng lên, gây tác dụng ngược lại sự định hướng đúng đắn của các phân tử nước. Dumanski (1948), khi kể ra các yếu tố ảnh hưởng đến trị số của lớp “sol hóa” đặc hù ý đến nhiệt độ và đã chứng minh rằng sự tăng nhiệt độ làm giảm trị số của lớp đó.

Nghiên cứu cho thấy hệ số nhiệt Q_{10} của tốc độ hút nước quãng 1,5-1,6. Điều kiện nhiệt độ ảnh hưởng đến tính chất hóa lý của chất nguyên sinh như tính thấm, độ nhớt (Kramer, 1949) hoặc tính linh động của phân tử nước (Alecxiev). Mặt khác nhiệt độ có tác dụng sâu sắc đến mọi quá trình trao đổi chất và năng lượng, do đó có liên quan đến quá trình hút nước. Nhiệt độ thúc đẩy các quá trình thủy phân, do đó làm giảm lượng protein và các hợp chất phosphore hữu cơ (Lepeschkin, 1912; Khlepnikova, 1934, 1937; Altergot, 1936,1937; Zauralov và Krujilin, 1951; Guxev, 1957, 1959). Vì vậy, lượng nước liên kết với các hợp chất trùng hợp cao nhất của chất nguyên sinh phụ thuộc vào lượng prtein và các hợp chất phosphore hữu cơ có trong chất nguyên sinh. Nhiều nghiên cứu quan sát được sự thủy hóa chung các keo của chất nguyên sinh giảm đi khi nhiệt độ tăng lên 30-40°C. Khi nghiên cứu động thái ngày-đêm về chế độ nước của lúa mì, nhiều tác giả đã nhận xét rằng, sự tăng nhiệt độ không khí vào buổi trưa đến 30-35°C đã làm giảm lượng nước liên kết chặt và làm tăng lượng nước liên kết yếu. Ngoài sự tăng nước liên kết yếu, dưới ảnh hưởng của nhiệt độ cao, lượng nước tự do phải tăng lên. Sự tăng nước tự do là hậu quả tất nhiên của sự phản thủy hóa. Tuy nhiên, không phải luôn luôn như vậy vì với sự tăng nhiệt độ, quá trình thoát hơi nước cũng được đẩy mạnh lên, do đó làm mất đi một phần nước tự do, trong đó bao gồm cả một trong những thời kì cây chịu tác dụng sâu sắc của gió khô nóng vì sự biến đổi chế độ nước kể trên làm cây dễ bị mất nước. Do đó, một trong những con đường nâng cao tính chịu đựng của cây chống lại gió khô và nóng là phải làm tăng lượng nước liên kết chặt hơn (trong quá trình thủy hóa hóa học). Điều đó có thể đạt được bằng cách tạo ra các điều kiện dinh dưỡng xác định cho cây, cũng như bằng con đường huấn luyện hạt trước khi gieo theo phương pháp của Genkel P.A., Guxev N.A. và Belkovitch T.M. (1963) nhận xét về mối liên quan dương của khả năng giữ nước của cây với mức độ thủy hóa các keo (nghĩa là các chất trùng hợp cao). Mối liên quan đó được đặc trưng bằng hệ số tương quan từ +0,81 - +0,86. Khi nhiệt độ hạ thấp, cây không có khả năng hút nước mặc dầu lượng nước có sẵn trong đất. Vì vậy, cây phải rụng lá để giảm bớt sự thoát hơi nước (hiện tượng rụng lá về mùa đông), trừ

những cây họ Tùng Bách mà chúng ta hay thấy ở các vùng ôn đới và hàn đới, bộ lá vẫn còn giữ nguyên,

. Hoạt động hút nước không những lệ thuộc đến nồng độ mà cả tỷ lệ thành phần các chất dinh dưỡng trong đất. Chất khoáng ảnh hưởng một cách phức tạp đến khả năng hút nước thông qua tác động quá trình tổng hợp các chất ưa nước, đến sự kích thích hoạt tính các hệ enzyme, đến trao đổi năng lượng.

Điều kiện dinh dưỡng cũng ảnh hưởng đến tỉ lệ nước tự do và nước liên kết trong cây có thể do ảnh hưởng trực tiếp của các ion đến sự thủy hóa hóa học và do sự biến đổi tiến trình trao đổi chất ảnh hưởng đến tỉ lệ các chất thích nước ít hay nhiều trong tế bào.

Ảnh hưởng trực tiếp của các ion đến sự thủy hóa hóa học là do chúng bị hút bám trên bề mặt các tiểu phần bị thủy hóa (đại phân tử). Như vậy, chúng có thể tác dụng đến sự thủy hóa hóa học ion cũng như sự thủy hóa hóa học trung hòa điện. Trong trường hợp đầu, chúng làm biến đổi trị số thế điện động của các tiểu phần (thế hiệu Zeta). Người ta đã chứng minh được rằng, với các chất điện li có nồng độ thấp (xảy ra trong tế bào thực vật), khi chúng tăng lên sẽ làm tăng thế hiệu Zeta). Trên cơ sở đó lượng nước liên kết tăng lên. Trong khi sự thủy hóa trung hòa điện, tác dụng liotrop của các ion liên quan với vị trí của chúng trong dãy litrophair có ý nghĩa lớn. Có thể sắp xếp các cation và anion theo thứ tự sau:

Các cation: $\text{Li}^+ > \text{Na}^+ > \text{Rb}^+$;

$\text{Mg}^{++} > \text{Ca}^{++} > \text{Sr}^{++} > \text{Ba}^{++}$

Các anion: citrate > sulphate > acetate > Chloride > NO_3CNS .

Tuy nhiên, một số ion (K^+ , Ca^{++} , I⁻) bị thủy hóa âm. Nếu như sự thủy hóa dương gây khó khăn cho sự vận chuyển của các phân tử nước ở vùng ngay sát các tiểu phần bị thủy hóa, vì vậy làm yếu cấu trúc nước ổn định. Ngược lại, sự thủy hóa âm thì xảy ra sự tăng cường chuyển động tiến tiến của các phân tử nước. Điều đó dẫn đến việc làm cấu trúc nước kém bền vững.

Sự hút bám một loại ion này có thể kèm theo sự thải ra các ion khác. Nếu mức độ thủy hóa của ion bị hút bám lớn hơn mức độ thủy hóa của ion thải ra thì lượng nước liên kết với đại phân tử sẽ tăng lên; ngược lại, sẽ giảm đi. Vấn đề về ảnh hưởng của các ion đến sự liên kết nước bởi các keo(hay với quan điểm hiện đại, bởi các đại phân tử các hợp chất trùng hợp cao) của chất nguyên sinh đã được nói đến trong nhiều công trình nghiên cứu.

Mặt khác, có thể thực hiện sự tác động của các điều kiện dinh dưỡng đến trạng thái nước trong cây, đó là ảnh hưởng của chúng đến thành phần các chất hữu cơ được cây tổng hợp. Như ở trên đã cho thấy rằng, sự thủy hóa hóa học của các đại phân tử chỉ xảy ra ở những chỗ có nhóm thích nước(phân cực hay ion hóa). Do đó, mức độ thủy hóa các đại phân tử phải phụ thuộc vào số lượng và sự phân bố của các nhóm đó. Khi các lực gây ra sự nở phồng các keo cần phải kể đến điện tích của các nhóm phân cực và không phân cực. Alecxeiev A.M. đã chỉ rõ rằng, khi thủy phân protein có thể xảy ra sự phân giải liên kết peptid để tạo thành các nhóm phân cực mới là $-\text{NH}_2$ và $-\text{COOH}$ liên kết với các phân tử nước mới. Từ đó có thể thấy rằng, các phản ứng hóa học có khả năng làm biến đổi số nhóm phân cực, từ đó ảnh hưởng đến mức độ thủy hóa các hợp chất trùng hợp cao của chất nguyên sinh. Đồng thời, có thể làm biến đổi sự liên kết cấu trúc của nước. Người ta

đã chứng minh rằng sự tăng lượng các hợp chất phosphore hữu cơ và protein trong lá cây kèm theo sự tăng mức độ thủy hóa của các keo chất nguyên sinh.

Cần thấy rằng, ngay khi tách nước liên kết keo ra khỏi nước liên kết tổng số, chúng ta cũng chỉ có được một quan niệm nhất định về nước liên kết bởi toàn bộ các hợp chất trùng hợp cao tham gia vào thành phần chất nguyên sinh cũng như thành tế bào. Tuy nhiên mỗi liên kết dương chặt chẽ của những biến đổi sự thủy hóa toàn bộ các hợp chất đó với những biến đổi số lượng các chất cơ bản có trong thành phần chất nguyên sinh đã cho thấy sự biến đổi thủy hóa toàn bộ phụ thuộc trước tiên vào các hợp chất trùng hợp cao của chất nguyên sinh. Điều đó có thể hoàn toàn dễ hiểu được, vì thành phần và trạng thái chất nguyên sinh, trong đó thường xuyên xảy ra sự biến đổi trao đổi chất là rất linh động. Ngược lại, hầu như hay hoàn toàn không có mối liên kết của sự thủy hóa toàn bộ các hợp chất trùng hợp cao của tế bào với các chất của thành tế bào (các chất cellulose, hemicellulose, pectin) do các chất đó có tính bền vững rất cao.

Những nghiên cứu chi tiết đã cho thấy rằng, mức độ thủy hóa toàn bộ các chất trùng hợp cao của chất nguyên sinh luôn luôn phụ thuộc dương vào lượng protein tan trong nước và protein không chiết ra được, các chất nucleotid đồng thời lại không phụ thuộc nhất định vào lượng protein hòa tan trong muối và protein hòa tan trong kiềm và các phosphatid (trong các điều kiện khác nhau, nó có thể khác nhau). Hoàn toàn dễ hiểu là mức độ thủy hóa các hợp chất trùng hợp cao của chất nguyên sinh trước hết phải phụ thuộc vào những biến đổi lượng hợp chất thích nước nhất như các protein tan trong nước và protein không chiết rút ra được, cũng như các nucleoproteid, còn ảnh hưởng các biến đổi của các hợp chất khác là thứ yếu.

Ảnh hưởng độ ẩm đến hoạt động hút nước chứng tỏ không những có sự tham gia của cơ chế thẩm thấu mà còn cả cơ chế không thẩm thấu trong quá trình đó.

Để đảm bảo hoạt động nước được bình thường, chúng ta tạo những điều kiện ngoại cảnh tối thích cho sự sinh trưởng phát triển của hệ rễ nói riêng và toàn bộ cơ thể nói chung.

2.3. Động lực vận chuyển nước trong cây.

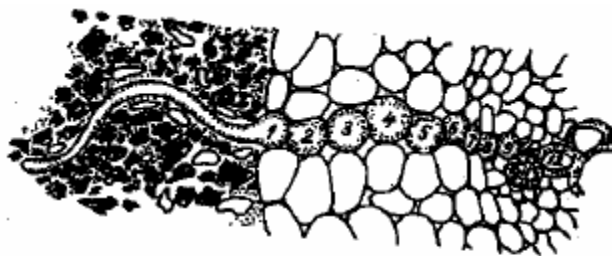
2.3.1. Con đường vận chuyển nước trong cây.

Nước từ rễ lên lá phải trải qua 2 đoạn đường có tính chất và độ dài rất khác nhau. Đó là các quản bào và mạch gỗ chết đóng vai trò như ống dẫn nước, có độ dài rất khác nhau (vài cm hoặc vài chục cm ở cây cỏ, hàng chục hàng trăm mét đối với cây gỗ). Đoạn đường thứ 2 là qua các tế bào sống từ lông hút đến mạch gỗ của trung trụ rễ và từ mạch gỗ đến gân lá qua tế bào nhu mô lá đến các gian bào.

2.3.1.1. Con đường vận chuyển qua tế bào sống.

Nghiên cứu cho ta thấy chất nguyên sinh có sức cản rất lớn đối với sự chuyển vận nước. Bởi vì, mặc dầu keo nguyên sinh chất ngậm nước rất mạnh nhưng bao nước quanh các phân tử lớn rất ít linh động do lực hấp dẫn tương hỗ mạnh mẽ của nước với các gốc tương ứng trên các phân tử đó. Chất nguyên sinh ngay cả lúc chứa nhiều nước cũng không hề có dạng nước hoàn toàn tự do. Quá trình vận chuyển nước trong tế bào sống như là một quá trình đổi mới thành phần của bao nước trong các mixen (Sabinhin, 1955).

Thực nghiệm cho thấy rằng, trung bình lực cản đối với sự di chuyển nước qua tế bào sống là 1 atm /1mm đường đi.



Hình 4. Con đường đi của nước từ lông rễ (1) tới mạch dẫn của rễ (12) qua nhu mô vỏ (2-6), nội bì (7), trung trụ (8) và nhu ô của hệ mạch (9-11)

Mặt khác, nước có thể di chuyển trong các mao quản của vách tế bào, song chúng chỉ thực hiện được từ lông hút đến nội bì (ở nội bì có khung casprie không cho nước đi qua). Như vậy, ở nội bì sự vận chuyển nước qua chất nguyên sinh và qua vách tế bào được nối liền với nhau. Ở đây sự vận chuyển nư

Chương III

DINH DƯỠNG KHOÁNG VÀ NITƠ (NITROGEN) Ở THỰC VẬT

Dinh dưỡng khoáng và nitơ đóng vai trò đặc biệt quan trọng trong đời sống của thực vật. Điều kiện dinh dưỡng khoáng và nitơ là một trong những nhân tố chi phối có hiệu quả nhất quá trình sinh trưởng và phát triển của thực vật.

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 lý rất quan trọng và rất cần cho sinh trưởng, phát triển mà nếu thiếu, cây không thể hoàn thành chu trình 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, O, 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 các chất hữu cơ cần thiết cho các hoạt động sinh lý, quá trình sinh trưởng phát triển của cây và hoàn thành chu kỳ sống của mình.. .

Ngoài 19 nguyên tố thiết yếu đó ra cây cũng cần rất nhiều nguyên tố khác mà nếu thiếu cũng có ảnh hưởng đến sinh trưởng phát triển của cây nhưng cây vẫn hoàn thành chu kỳ sống của mình, vẫn ra hoa kết quả.

Có hai quan niệm về nguyên tố khoáng trong cây:

Theo quan niệm thứ nhất nguyên tố khoáng là các nguyên tố chứa trong phần tro của thực vật. Để phát hiện các nguyên tố khoáng của cây, người ta phân tích tro thực vật. Đốt thực vật ở nhiệt độ cao (khoảng 550-600 °C) Các nguyên tố C, O, H, N sẽ mất đi dưới dạng khí CO₂, hơi H₂O, NO₂, O₂ hoặc N₂. Phần còn lại là tro thực vật Nguyên tố C chiếm khoảng 45%. O chiếm khoảng 42%, H khoảng trên 6,5% và N khoảng 1,5% hành lượng chất khô. Các nguyên tố C, H, O, N là thành phần chủ yếu cấu tạo nên các chất hữu cơ trong cây. Chúng xâm nhập vào cây dưới dạng H₂O, khí CO₂, O₂, NH₃, NO₃⁻, số còn lại, xấp xỉ 5% khối lượng chất khô của cây, là các nguyên tố khoáng. Với quan điểm này N không phải là nguyên tố khoáng.

Theo quan niệm thứ hai, trừ các nguyên tố có nguồn gốc từ CO₂ và H₂O (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 từ đất. Do đó các phân bón có N (phân đạm) đều được gọi là phân khoáng. Quan niệm này hiện nay được nhiều người thừa nhận.

Hàm lượng các nguyên tố khoáng trong cây khác nhau rất lớn. Chúng phụ thuộc vào loài cây, vào các bộ phận khác nhau, vào giai đoạn sinh trưởng...

Nhiều thí nghiệm đã chứng minh .rằng 95% vật chất trong cây là do cây lấy từ không khí và nước, chỉ 5% là lấy trong đất.

Trong thành phần hóa học của thực vật, người ta thấy:

- Hàm lượng các nguyên tố có nguồn gốc từ CO₂ và H₂O

H	6%	C	45%	O	42%
---	----	---	-----	---	-----

- Hàm lượng các nguyên tố có nguồn gốc từ đất

N	1,5%	K	1,0%	Ca	0,5%
---	------	---	------	----	------

Mg	0,2%	P	0,1%	S	0,1%
----	------	---	------	---	------

- Hàm lượng một số nguyên tố vi lượng

Cl	100ppm	Fe	100ppm	B	20ppm
----	--------	----	--------	---	-------

Mn	50ppm	Na	10ppm	Zn	20ppm
----	-------	----	-------	----	-------

Cu	6ppm	Ni	0,1ppm	Mo	0,1ppm
----	------	----	--------	----	--------

Căn cứ vào hàm lượng chứa trong cây, người ta chia các nguyên tố khoáng trong cây thành ba nhóm:

- Nhóm các nguyên tố đại lượng, có hàm lượng biến động từ 10⁻¹ đến 10⁻⁴ % chất khô, gồm: N, P, K, Ca, S, Mg, Si, ...

- Nhóm các nguyên tố vi lượng, có hàm lượng nhỏ từ 10⁻⁵ đến 10⁻⁷ % chất khô, gồm các nguyên tố Fe, Cu, Mn, Zn, Mo, B, Co, Ti, Sr, Ba,...

- Nhóm các nguyên tố siêu vi lượng có hàm lượng rất nhỏ, từ 10⁻⁷ đến 10⁻¹⁴ % chất khô chúng gồm các nguyên tố Hg, Cd, Cs, I, Pb, Ag, Au, Ra...

Các nguyên tố được cây hấp thụ vào có thể có vai trò khác nhau.

Qua phân tích ta thấy mức độ cần thiết của các nguyên tố khoáng, song cũng có một số như Al, Si, Na chứa với lượng lớn trong cây, ý nghĩa sinh lý của chúng không đáng kể trong khi đó một số nguyên tố vi lượng lại cần thiết cho cây.

1. Cơ chế hấp thụ chất khoáng.

1.1. Sự thích nghi của bộ rễ với chức năng hút khoáng.

Chức năng quan trọng nhất của rễ là hấp thụ nước và các ion khoáng. Rễ cây có đặc điểm về cấu trúc hình thái, khả năng sinh trưởng và hoạt động sinh lý phù hợp với chức năng hút nước và hút khoáng của chúng.

Trước hết rễ có những biến đổi để thích nghi với chức năng hấp thụ: vách tế bào biểu bì mỏng, không thấm cutin; từ biểu bì hình thành vô số lông hút làm tăng diện tích bề mặt tiếp xúc của rễ lên rất lớn; tế bào vỏ rễ có nhiều khoảng gian bào để dự trữ nước và ion khoáng; tế bào nội bì có đai Caspary làm cho rễ có khả năng điều chỉnh dòng vật chất vào trụ mạch dẫn.

Rễ cây có khả năng đâm sâu, lan rộng trong lòng đất để chủ động tìm nguồn nước và chất dinh dưỡng nuôi cây. Khả năng này thể hiện ở tính hướng nước và hướng hóa của rễ. Rễ cây có thể đâm sâu 1,5-2 m, có loại rễ đâm sâu từ 5- 10 m. Rễ cây thường lan rộng gấp 2-3 lần tán lá của cây. Nhờ khả năng phân nhánh mạnh, nhất là sự phát triển của hệ thống lông hút nên hệ rễ có bề dài tổng cộng và bề mặt tiếp xúc với đất rất lớn. Số lượng lông hút của rễ các loại cây rất khác nhau. Độ dài chung của rễ các cây trồng đạt tới hàng chục triệu m/ha, tạo nên bề mặt hút thu lớn. Bề mặt tiếp xúc của rễ thường đạt cực đại ở giai đoạn ra hoa. Sự xuất hiện các lông hút có độ dài 2-3 m làm cho bề mặt hút thu của rễ choán từ 10-13 lần tổng thể tích của đất. Bề mặt tổng cộng của rễ và lông hút đạt 130 lần lớn hơn bề mặt của bộ phận kí sinh. Hệ rễ của đại mạch đen có 13 815 678 rễ, tổng chiều dài là 623 km, bề mặt tổng cộng là 673.28 m.

Sự phân bố của rễ trong đất chịu ảnh hưởng của nhiều nhân tố bên trong và bên ngoài.

1.2. Cơ chế hút khoáng của hệ rễ.

Các chất khoáng muốn đi vào cây thì trước hết 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 H_2CO_3 trong dung dịch.

Trong quá trình hô hấp của rễ, CO_2 được tạo thành. Trên bề mặt của rễ sẽ xảy ra phản ứng:



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.

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 hoặc tham gia một số quá trình chuyển hóa ngay tại rễ. Theo quan niệm hiện nay, quá trình hút các chất khoáng của cây là một quá trình sinh lý rất phức tạp, tiến hành theo nhiều cơ chế khác nhau vừa có tính chất thụ động không liên quan đến các quá trình trao đổi chất, vừa có tính chất chủ động liên quan mật thiết đến các quá trình trao đổi chất trong thực vật. Sau đây là hai cơ chế hấp thụ chất khoáng cơ bản: cơ chế thụ động và cơ chế chủ động.

1.2.1. Cơ chế hút khoáng bị động.

Theo cơ chế này rễ cây có thể hút các chất khoáng bằng các cơ chế mang tính chất thụ động dựa theo quá trình khuếch tán và thẩm thấu, quá trình hút bám trao đổi. Đây là quá trình mang tính chất vật lý đơn thuần.

Đặc trưng của cơ chế hút khoáng bị động là :

- Quá trình xâm nhập chất khoáng không cần cung cấp năng lượng, không liên quan đến trao đổi chất và không có tính chọn lọc.
- Phụ thuộc vào sự chênh lệch nồng độ ion trong và ngoài tế bào (gradient nồng độ) và hướng vận chuyển theo gradient nồng độ.
- Chỉ vận chuyển các chất có thể hòa tan và có tính thẩm đối với màng.

Tốc độ xâm nhập của các chất tan (V) vào tế bào được xác định theo công thức :

$$V = \text{Const. } K \cdot M^{-1/2} (C_o - C_i)$$

Trong đó:

K: hệ số biểu thị tính tan của chất tan trong lipid

M: phân tử lượng của chất tan khuếch tán.

C_o ; C_i : nồng độ các chất khuếch tán ở ngoài và 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 chất tan 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.

Tuy nhiên khi có đủ các điều kiện cho sự khuếch tán thì tốc độ khuếch tán tự nhiên chậm hơn rất nhiều so với khuếch tán của chất tan trong tế bào. Như vậy ở trong tế bào tồn tại một số cơ chế hỗ trợ nào đó để đẩy nhanh tốc độ khuếch tán. Đó chính 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 có thể dễ dàng liên kết có chọn lọc với ion và đưa ion qua màng mà không cần năng lượng. Đã có các nghiên cứu về bản chất hóa học và cơ chế hoạt động mang ion của các chất đóng vai trò là các ionophor. 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 làm sự xâm nhập của ion qua màng rất dễ dàng. Sự kết hợp 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 qua màng có đường kính lớn hơn kích thước của các 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 và tùy theo điều kiện cụ thể.

- Thế xuyên màng

Quá trình vận chuyển các ion 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 tế bào, còn các anion có thể liên kết với ion H^+ để vận chuyển vào trong.

Tuy nhiên cho đến nay chưa có ý kiến thống nhất về mức độ tham gia của quá trình khuếch tán trong sự hút chất khoáng của cây. Một số ý kiến cho rằng quá trình khuếch tán có ý nghĩa đáng kể trong sự hút chất khoáng ở môi trường đất mặn, hoặc khi cây già, khi rễ cây bị thương tổn ... Một số ý kiến khác lại cho rằng một phần đáng kể của bộ rễ gồm thành tế bào, gian bào, và một phần nguyên sinh chất được các ion khuếch tán qua lại tự do.

Quá trình hút bám trao đổi chất khoáng theo cơ chế thụ động dựa

trên nguyên tắc các ion mang điện trái dấu trao đổi với nhau khi hút bám trên bề mặt rễ hoặc nằm trong các khoảng không gian tự do của thành tế bào rễ. Cơ chế hút bám trao đổi này biểu hiện rõ rệt ở giai đoạn đầu tiên của quá trình hút khoáng. Các ion đi vào rễ nhờ hút bám trên các gốc mang điện trái dấu trên thành xenluloza và màng sinh chất và nhờ việc đẩy ra ngoài một lượng tương đương các ion cùng dấu đã bám trên đó.

Quá trình phân phối theo cân bằng Donnan: Các ion được phân phối cân bằng giữa môi trường trong và ngoài tế bào rễ qua màng ngăn cách. Màng này chỉ cho một số ion đi qua mà không cho một số ion khác đi qua. Cân bằng Donnan giải thích hiện tượng nồng độ chất

khoáng trong dịch tế bào cao hơn nhiều so với môi trường ngoài nhau sau: khi các ion xâm nhập vào dịch tế bào được liên kết với các chất khác trong tế bào, nhờ vậy gradient nồng độ vẫn giữ được cân bằng trong suốt thời gian hút khoáng.

Tuy nhiên bằng kết quả thực nghiệm, các nhà sinh lý thực vật đã chỉ ra nhiều thiếu sót của các cơ chế hút khoáng theo tính chất thụ động như:

- Giữa sự hút nước và hấp thụ các chất khoáng không có mối quan hệ chặt chẽ.

- Giữa các ion cùng dấu không có quan hệ cạnh tranh nhau trong quá trình hấp thụ.

- Không thể xem màng tế bào là một màng lọc thụ động khi áp dụng cân bằng Donnan để giải thích sự xâm nhập của các ion vào tế bào.

1.2.2. Cơ chế hút khoáng chủ động.

Quá trình hút chủ động các nguyên tố khoáng bởi hệ rễ có liên quan đến quá trình trao đổi chất của tế bào. Đây 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:

- Không phụ thuộc vào gradient nồng độ: có thể vận chuyển ngược gradient nồng độ.

- Cần sử dụng năng lượng và chất mang.

- Có thể vận chuyển các ion hay các chất không thấm hay thấm ít với màng lipoprotein.

- Có tính đặc hiệu cho từng loại tế bào và từng loại tế bào và từng chất.

Có rất nhiều quan điểm đưa ra nhằm giải thích cơ chế hút khoáng chủ động, trong đó thuyết chất mang được thừa nhận rộng rãi nhất

** Thuyết chất mang:*

Thuyết chất mang cho rằng trên màng sinh chất, trong quá trình trao đổi

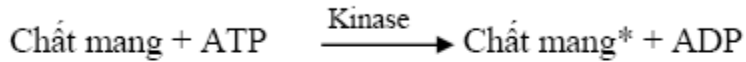
chất hình thành nên những chất không chỉ có khả năng tương tác với các nguyên tố khoáng của môi trường ngoài mà còn vận chuyển chúng qua màng. Các chất này được gọi là chất mang. Chúng có nhiệm vụ tổ hợp với các ion ở phía ngoài màng và giải phóng ion phía trong màng.

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 qua màng. Để phức hợp này được hình thành, trước tiên chất mang phải được hoạt hóa bằng năng lượng của ATP và enzyme phosphokinase. Vì vậy đây là một quá trình vận chuyển tích cực ion liên quan đến quá

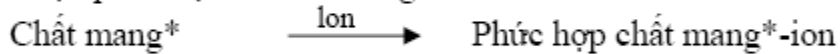
trình trao đổi chất của tế bào. Khi chất mang được hoạt hóa nó dễ dàng kết hợp với ion và đưa ion vào bên trong. Nhờ enzyme phosphatase mà ion được tách khỏi phức hệ để giải phóng vào bên trong màng. Ion giải phóng tham gia tương tác với các phân tử của nguyên sinh chất, còn chất mang quay trở lại bề mặt màng và lại tiếp tục vận chuyển các nguyên tố khoáng.

Quá trình này có thể chia làm ba giai đoạn:

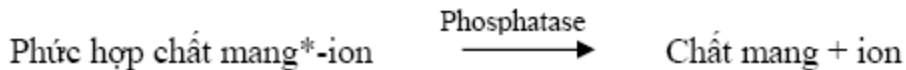
- Hoạt hóa chất mang:



- Tạo phức hệ ion-chất mang



- Giải phóng ion

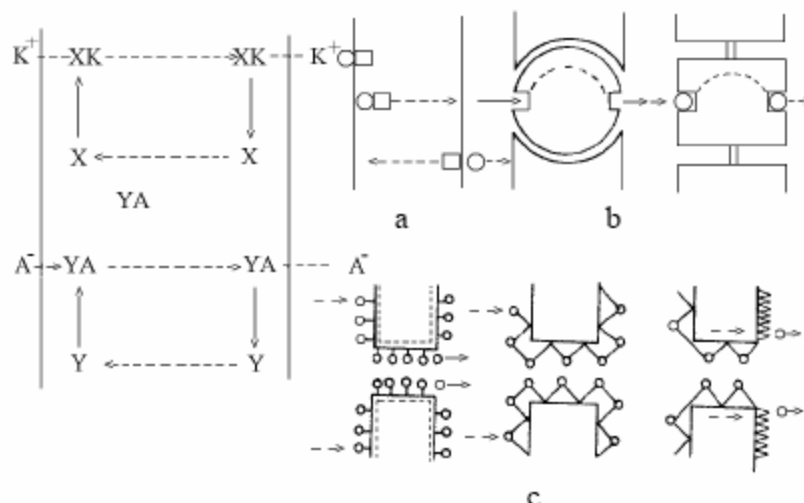


Trong ba giai đoạn, chỉ có giai đoạn đầu tiên cần năng lượng để hoạt hóa chất mang.

Theo quan niệm này, chất mang là phương tiện vận chuyển, nhờ nó mà ion chui qua được màng ngăn cách giữa môi trường trong và ngoài, còn các ion tự do thì không chui qua được.

Về bản chất hóa học của chất mang, nhiều tác giả cho rằng có chất mang chuyên hóa (chỉ chuyên mang một ion nào đó) và có chất mang chung (mang bất kỳ ion nào). Các chất mang ấy có thể là các acid amine và protein lưỡng tính, có thể là sản phẩm trao đổi trung gian của glucid như glucosamine và galactosamine. ATP-ase, các phosphatid, sản phẩm trao đổi nitrogen và protein, các enzyme oxy hóa-khử, và cũng có thể là các nucleoprotein.

Cơ chế vận chuyển phức hệ ion-chất mang hiện cũng còn những quan điểm khác nhau. Theo ý kiến nhiều tác giả, phức hệ ion-chất mang tan trong nước và có thể khuếch tán qua màng lipoprotein theo gradient nồng độ (chất mang khuếch tán). Chất mang có thể quay trên màng và chuyển ion từ mặt này sang mặt kia của màng (chất mang quay). Chất mang có thể vận chuyển ion vào trong tế bào bằng cách trượt dọc thành các lỗ đầy nước của màng (chất mang trượt). Cuối cùng chính các protein co duỗi giữ vai trò chất mang. Sự vận chuyển ion được thực hiện bởi sự co và duỗi theo nhịp điệu của mạch peptid (chất mang co duỗi) (hình 1).



Hình 1: Sơ đồ minh họa thuyết chất mang

a. Chất mang trượt; b. Chất mang quay; c. Chất mang co duỗi

Như vậy, sự xâm nhập các chất vào tế bào được thực hiện bởi hai cơ chế thụ động và chủ động. Nhìn chung cả hai cơ chế này đều diễn ra song song trong cây. Nếu một trong hai phương thức trên bị ức chế thì sự hút các chất cũng bị ức chế. Tuy nhiên nhiều tác giả phủ nhận tính thụ động của cơ chế hút khoáng và cho rằng tất cả các chất khoáng và các chất hữu cơ của môi trường bên ngoài đều bị tế bào chiếm lấy một cách chủ động. Các tác giả này chỉ công nhận cơ chế trao đổi chất (sự hút khoáng liên quan đến trao đổi chất), còn cơ chế không trao đổi chất phải thông qua hiện tượng ẩm bào (pinocytosis) và thực bào (phagocytosis).

1.3. Các yếu tố ảnh hưởng đến quá trình hút khoáng.

1.3.1. Ảnh hưởng của các yếu tố ngoại cảnh.

Sự hấp thu các chất khoáng vào cây là một quá trình sinh lý phức tạp. Nó phụ thuộc vào nhiều điều kiện khác nhau, trong đó điều kiện ngoại cảnh rất quan trọng.

** Ảnh hưởng của nhiệt độ đến sự hút khoáng*

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 thụ 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 rễ giảm và rễ thiếu năng lượng cho sự hút khoáng tích cực.

Trong giới hạn nhiệt độ nhất định, thường từ 35-40°C thì với đa số cây trồng ở vùng nhiệt đới, tốc độ xâm nhập chất khoáng tăng theo nhiệt độ. Nhưng nếu nhiệt độ vượt quá giới hạn tối ưu thì tốc độ hút khoáng giảm và có thể bị ngừng khi nhiệt độ đạt trên 50°C. Khi 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 chết. Về mùa đông, khi nhiệt độ của đất hạ xuống đến 10-12 °C, sự hút nước và chất khoáng của cây trồng bị đình trệ.

Giới hạn nhiệt độ thích hợp cho quá trình hút khoáng của cây ở các vùng khí hậu khác nhau có sự khác biệt khá lớn. Nhìn chung hệ số Q_{10} đối với sự hút khoáng thường lớn hơn 2 ($Q_{10} > 2$).

Về cơ chế ảnh hưởng của nhiệt độ lên quá trình hút khoáng, nhiều tác giả cho rằng: nhiệt độ ảnh hưởng chủ yếu lên quá trình trao đổi chất, lên quá trình liên kết giữa các phần tử trong chất nguyên sinh với các nguyên tố khoáng.

** Ảnh hưởng của độ thoáng khí đến quá trình hút khoáng*

- Ảnh hưởng của nồng độ O_2 trong đất: O_2 trong đất cần thiết cho hô hấp của rễ để tạo ra năng lượng cho các hoạt động sống của cây, trong đó có quá trình hút khoáng. Nồng độ O_2 trong đất thấp hơn nhiều so với nồng độ O_2 trong khí quyển và nó thay đổi tùy theo kết cấu của đất và mức độ ngập nước. Theo một số tác giả nếu nồng độ O_2 trong đất dưới 2% thì tốc độ hút khoáng giảm hẳn, sự hút chất khoáng đạt mức cao nhất khi hàm lượng này ở khoảng 2-3%. Nếu nồng độ O_2 lớn hơn 3% thì tốc độ hút khoáng không thay đổi. Tuy nhiên lại có tác giả cho rằng nếu nồng độ O_2 trong đất giảm xuống dưới 10% đã giảm sút 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.

Nhìn chung hệ thống rễ của cây trồng rất nhạy cảm O_2 nên khi thiếu O_2 thì ức chế sinh trưởng của rễ, ức chế hút nước, hút khoáng của rễ. Vì vậy, khi bón phân để tăng hiệu quả sử dụng phân bón, cần phải có các biện pháp kỹ thuật tăng hàm lượng O_2 cho đất như làm đất tơi xốp trước khi gieo trồng, làm cỏ sục bùn thường xuyên, phá váng khi gặp mưa... Ngoài ra cần chọn các giống chịu úng để trồng ở các vùng thường xuyên bị úng.

- Ảnh hưởng của nồng độ CO_2 , N_2 , H_2S : Sự tích lũy CO_2 , N_2 , H_2S và các khí khác trong đất úng ngập có tác động ức chế hoạt động hút khoáng của hệ rễ.

** Ảnh hưởng của độ pH đến quá trình hút khoáng*

Độ pH của môi trường ảnh hưởng rất lớn đến 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 là gián tiếp. pH của môi trường ảnh hưởng đến sự xâm nhập ưu thế anion hay cation. Trong môi trường kiềm việc hút cation mạnh hơn anion, còn trong môi trường acid thì ngược lại.

Độ pH còn ảnh hưởng đến độ hòa tan và khả năng di động của các chất khoáng và do đó ảnh hưởng đến khả năng hút khoáng của rễ. Ví dụ trong môi trường bị acid hóa độ linh động của Ca, P, Na bị giảm, trong khi đó độ linh động của Al, Mn... lại tăng đến mức có thể gây độc cho cây. Ngược lại trong môi trường kiềm độ linh động của P và các nguyên tố vi lượng giảm.

Hệ vi sinh vật đất rất quan trọng cho sự dinh dưỡng khoáng của rễ. pH có ảnh hưởng đến hoạt động của các vi sinh vật trong môi trường. Nói chung pH môi trường dao động quanh khoảng trung tính là thuận lợi nhất cho hoạt động của vi khuẩn.

Khi độ pH của môi trường vượt quá giới hạn sinh lý (quá kiềm hay quá acid) thì mô rễ đặc biệt là lông hút bị thương tổn và sự hút khoáng bị ức chế.

1.3.2. Ảnh hưởng của các yếu tố bên trong.

** Hấp thụ khoáng với quang hợp*

Dinh dưỡng khoáng và quang hợp là hai mặt của quá trình dinh dưỡng thực vật. Quá trình dinh dưỡng khoáng ngoài vai trò trực tiếp tạo 5% các chất hữu cơ trong cây còn thúc đẩy quá trình quang hợp để tạo 95% các hợp chất hữu cơ còn lại. Các chất khoáng có ảnh hưởng nhiều mặt đến quá trình quang hợp. Mọi quá trình xảy ra trong quang hợp đều có sự tham gia của các chất khoáng. Các nguyên tố khoáng tham gia cấu tạo nên bộ máy quang hợp, cấu tạo nên các hợp chất có chức năng quan trọng trong quang hợp như các enzyme, hệ vận chuyển điện tử... Quá trình hút khoáng cũng liên quan đến hoạt động quang hợp: nhịp điệu ngày đêm của hút khoáng ở rễ ăn khớp với tốc độ rút các sản phẩm đồng hóa từ lá xuống.

** Hấp thụ khoáng với hô hấp*

Các nguyên tố khoáng có ảnh hưởng nhiều mặt đến hô hấp. Các nguyên tố đa lượng và vi lượng có vai trò trong việc cấu trúc nên bộ máy hô hấp, cấu trúc hay hoạt hóa các hệ enzyme hô hấp, từ đó ảnh hưởng đến hô hấp.

Quá trình hút khoáng liên quan đến quá trình hô hấp: H^+ và HCO_3^- , enzyme hô hấp đặc biệt là cytochrome có vai trò trong vận chuyển ion, các sản phẩm của chu trình Krebs là chất nhận của các ion.

** Hấp thụ khoáng với quá trình trao đổi chất*

Quá trình trao đổi chất ở cây càng mạnh thì quá trình hút khoáng càng cao.

Quá trình hút khoáng liên quan đến quá trình trao đổi chất của cây đặc biệt là quá trình sinh tổng hợp protein. Nếu dùng chloramphenicol ức chế hoạt động tổng hợp protein thì quá trình hút khoáng bị giảm vì chloramphenicol làm giảm hàm lượng và hoạt động của protein, giảm hoạt tính của enzyme, không tạo ra các chất nhận (hay chất mang) và từ đó ảnh hưởng đến quá trình hút khoáng.

Quá trình trao đổi chất trong cây chỉ xảy ra bình thường khi hàm lượng các chất khoáng trong cây được duy trì với một tỷ lệ xác định. Nếu thiếu một nguyên tố nào đó thì sự trao đổi chất sẽ bị rối loạn.

2. Vai trò của các nguyên tố khoáng đối với thực vật

Các nguyên tố khoáng đóng vai trò rất quan trọng trong đời sống của thực vật:

* Chất khoáng là thành phần xây dựng nên các chất hữu cơ cơ bản nhất của chất nguyên sinh, cấu trúc nên tế bào và cơ quan. Ngoài các nguyên tố đại lượng là những nguyên tố có vai trò chủ yếu trong việc tạo nên chất sống, có thể nói mọi chất khoáng đều ít nhiều có ở dạng liên kết trong các hợp chất hữu cơ bởi các liên kết hóa học hay hóa lý và có độ bền khác nhau. Ví dụ N, S là thành phần bắt buộc của protein; P, N có mặt trong acid nucleic, phospholipid; Mg và N cấu tạo nên chlorophyll.

* Nguyên tố khoáng tham gia vào quá trình điều chỉnh các hoạt động trao đổi

chất, các hoạt động sinh lý của cây. Vai trò điều chỉnh của các nguyên tố khoáng thông qua:

- Chất khoáng có tác dụng điều tiết một cách mạnh mẽ quá trình sống thông qua tác động đến các chỉ tiêu hóa lý hóa keo của chất nguyên sinh như điện tích, độ bền, khả năng ngậm nước, độ phân tán, độ nhớt v.v... của hệ keo. Nhìn chung, ion hóa trị 1 làm tăng độ trương của keo mạnh hơn ion hóa trị 2 và đặc biệt là ion hóa trị 3.

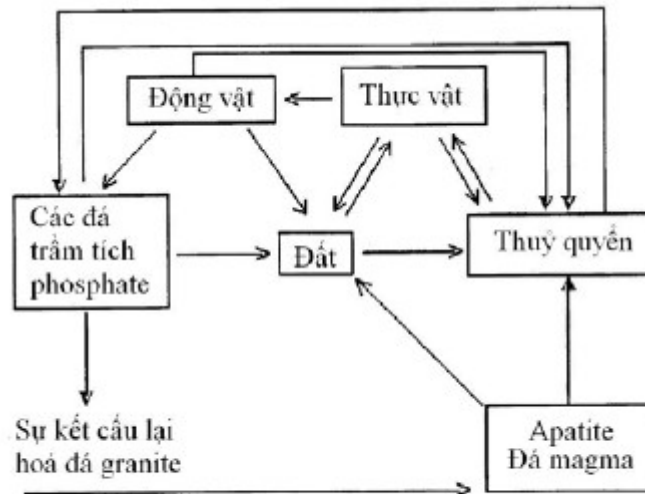
Chất khoáng còn có khả năng điều tiết các hoạt động sinh lý thông qua tác động đến các hệ enzyme và hệ thống các hợp chất khác có vai trò quan trọng trong trao đổi chất và trao đổi năng lượng...

* Các nguyên tố khoáng có khả năng làm tăng tính chống chịu của thực vật đối với các điều kiện bất lợi như một số nguyên tố đại lượng, vi lượng làm tăng tính chống chịu hạn, chịu rét, chịu bệnh...

2.1. Vai trò sinh lý của các nguyên tố đa lượng.

2.1.1. Vai trò của phốt pho (phosphor -P).

Phốt pho là nguyên tố hoá học thuộc nhóm V trong bảng tuần hoàn các nguyên tố hoá học Mendeleev, có số thứ tự 15. Khối lượng nguyên tử bằng 30,97. Trong các đồng vị của P đồng vị P^{23} là quan trọng nhất, được dùng làm nguyên tử đánh dấu trong các nghiên cứu khoa học khác nhau. Chu kỳ bán huỷ của P^{23} là 14, 5 ngày.



Hình 2: Sơ đồ chu trình photpho trong tự nhiên

Hàm lượng P trong vỏ Trái đất là 0,8% tính theo khối lượng. P dễ bị oxi hoá, nên không ở trạng thái tự do. Trong đất, P chiếm 0,02-0,2% tùy theo loại đất. Chu trình P trong tự nhiên được tóm tắt ở hình 2.

Người ta chú ý nhiều đến việc làm sáng tỏ vai trò sinh lí của P trong cơ thể thực vật Tuy nhiên đến nay bức tranh về những biến đổi các hợp chất P trong cơ thể vẫn chưa sáng tỏ hoàn toàn.

Cơ thể thực vật sử dụng P dưới dạng muối của acid phosphoric. Bản chất của sự biến đổi các hợp chất P trong cơ thể là các gốc acid tham gia vào thành phần một chất hữu cơ nhất định bằng quá trình phosphoryl hóa và sau đó truyền cho các chất khác (bằng cách phosphoryl hoá). Bằng con đường đó, cơ thể đã tạo thành tất cả các chất chứa P cần thiết cho sự sống. Các hợp chất P gặp trong cơ thể thực vật khác nhau về bản chất hoá học cũng như về chức năng sinh lí. Có thể chia làm 5 nhóm các hợp chất P như sau:

- *Nhóm nucleotid* (bao gồm AMP, ADP, ATP). Các nucleotid này đóng vai trò rất quan trọng trong các quá trình cố định, dự trữ và chuyển hoá năng lượng, đồng thời chúng tham gia vào tất cả quá trình biến đổi và sinh tổng hợp các carbohydrate, lipid, protein, cũng như quá trình trao đổi acid nucleic trong cơ thể thực vật.

- *Hệ thống coenzyme* như Col (NAD), Coll (NADP), FAD, FMN. Đây là các nhóm hoạt động của các enzyme oxi hóa khử, đóng vai trò đặc biệt quan trọng trong các phản ứng oxi hóa khử trong cây, đặc biệt là quá trình quang hợp, hô hấp quá trình đồng hóa ni tơ. .

- *Các acid nucleic và các nucleoprotein*. P tham gia trong thành phần của AND, ARN có vai trò trong quá trình di truyền của cây, liên quan đến quá trình tổng hợp protein, các quá trình sinh trưởng và phát triển của thực vật.

- *Các polyphosphate*. Chúng có thể phosphoryl hoá ARN và có thể coi chúng là các hợp chất cao năng giống như ATP. Thực vật cần các polyphosphate này để hoạt hoá ARN trong quá trình sinh tổng hợp protein và acid nucleic.

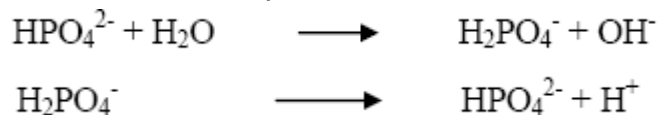
- *Các estephosphate của các loại đường* (như hexose P, triose P, pentose P...).

Đây là các dạng đường hoạt hóa, đóng vai trò quan trọng trong trao đổi carbohydrate.

Các phospholipid là hợp chất chứa P rất quan trọng cấu tạo nên hệ thống màng sinh học như màng sinh chất, màng không bào, màng các bào quan... Đây là các màng có chức năng bao bọc, quyết định tính thấm, trao đổi chất và năng lượng. Chức năng của màng gắn liền với hàm lượng và thành phần của phospholipid trong chúng.

Ngoài ra P còn có vai trò

- Liên kết với kim loại tạo nên một hệ thống đệm đảm bảo độ pH trong tế bào chỉ xê dịch trong một phạm vi nhất định (6-8). KH_2PO_4 và K_2HPO_4 trong môi trường acid sẽ cho ion OH^- , còn trong môi trường kiềm tạo ra ion H^+ làm ổn định độ pH:



- Đối với quang hợp P ảnh hưởng đến khâu tổng hợp sắc tố, quá trình quang phosphoryl hóa, quá trình tạo chất hữu cơ trong pha tối của quang hợp.

- P có ảnh hưởng sâu sắc đến quá trình trao đổi nước và khả năng chống chịu của cây.

Nhiều tài liệu cho rằng P là dạng phân có tác dụng rút ngắn thời gian sinh trưởng, làm cây ra hoa, kết quả sớm hơn.

Như vậy, P sau khi xâm nhập vào thực vật dưới dạng các hợp chất vô cơ theo con đường đồng hoá sơ cấp P bởi hệ rễ, đã tham gia vào nhiều hợp chất hữu cơ quan trọng và tham gia vào hầu hết quá trình trao đổi chất của cây. Do vậy có thể nói rằng P đóng vai trò quyết định sự biến đổi vật chất và năng lượng, mà mối liên quan tương hỗ của các biến đổi đó quy định chiều hướng, cường độ các quá trình sinh trưởng phát triển của cơ thể thực vật và cuối cùng là năng suất của chúng.

Vì vai trò của P quan trọng như vậy nên khi thiếu P cây có những biểu hiện rõ rệt về hình thái bên ngoài, cũng như về năng suất thu hoạch. Đối với những cây họ lúa, thiếu P lá mềm yếu, sự sinh trưởng của rễ và toàn cây, sự đẻ nhánh, phân chia cành kém. Lá cây có màu xanh đậm, do sự thay đổi tỉ lệ chlorophyll a và b. Ở những lá già thì đầu mút của nó màu đỏ, thân cũng có màu đỏ. Hàm lượng protein trong cây giảm, trong khi đó hàm lượng N hoà tan lại tăng. Đối với cây

ăn quả, khi thiếu P thì tỉ lệ đậu quả kém, quả chín chậm và trong quả có hàm lượng acid cao.

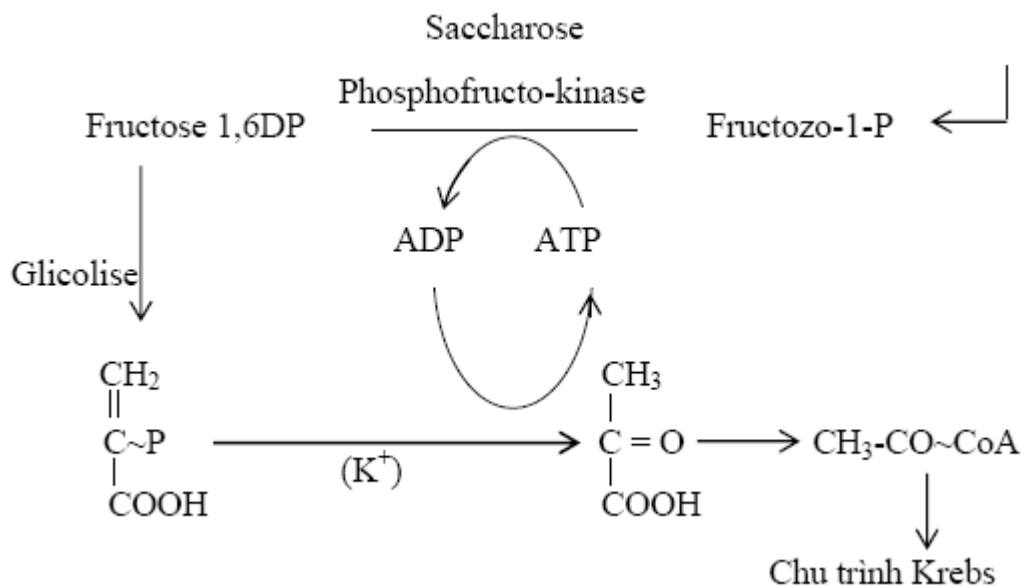
2.1.2. Vai trò của kali (potassium - K)

Ka li là nguyên tố hoá học thuộc nhóm I trong bảng hệ thống tuần hoàn các nguyên tố hoá học Mendeleev, có số thứ tự 19, khối lượng nguyên tử bằng 39. K là một kim loại kiềm, có tính khử mạnh, dễ dàng mất điện tử và trở thành carbon hoá trị 1 (K^+).

Trong đất K tồn tại dưới dạng các muối tan trong nước, K trao đổi, không trao đổi trong các silicate. K trao đổi rất quan trọng và thích hợp đối với thực vật. So với các nguyên tố khác, K có một hàm lượng lớn trong đất (65-75 T/ha trong lớp đất cày). K có nhiều trong đất đen, xám, nâu và có ít trong đất đỏ, than bùn. Trong cơ thể thực vật, K tồn tại dưới dạng muối như KCl , $KHCO_3$, K_2HPO_4 hoặc các dạng muối của acid pyruvic, citric, oxalic...

Vai trò sinh lí của K chưa được biết một cách đầy đủ và rõ ràng. Đến nay người ta biết chắc chắn rằng: K rất dễ xâm nhập vào tế bào, làm tăng tính thấm của thành tế bào đối với các chất khác. Do đó K ảnh hưởng nhiều đến quá trình trao đổi chất theo các chiều hướng khác nhau. Có thể tóm tắt vai trò sinh lí của K như sau:

- K ảnh hưởng đến quá trình trao đổi carbohydrate, thể hiện K làm tăng cường độ quang hợp, tăng quá trình vận chuyển các hợp chất carbohydrate trong cây.



- K ảnh hưởng theo hướng tích cực đến quá trình sinh tổng hợp các sắc tố trong lá.

- K ảnh hưởng tốt đến quá trình đẻ nhánh, hình thành bông và chất lượng hạt ở các cây ngũ cốc.

- K ảnh hưởng mạnh đến hô hấp (ảnh hưởng tốt hay xấu nhiều ý kiến mâu thuẫn nhau). Phần lớn các tác giả cho rằng K làm tăng quá

trình hô hấp. Vấn đề này được minh họa bằng sơ đồ về sự tham gia của K vào các phản ứng của quá trình đường phân và chu trình Krebs.

- K tham gia vào quá trình hoạt hoá nhiều enzyme như: amylase, invertase phospho-transacetylase, acetyl-CoA-cystease, pyruvat-phospho-kinase, ATP-ase,...

- K liên quan đến trao đổi chất protein và acid amine. Nhiều thực nghiệm cho thấy K làm tăng quá trình sinh tổng hợp protein và acid amine. Khi thiếu K thì sự tích tụ amoniac tăng đến mức độ độc đối với cây.

2.1.3. Vai trò của lưu huỳnh (sulfur - S).

Lưu huỳnh là nguyên tố hoá học thuộc nhóm VI trong bảng hệ thống tuần hoàn các nguyên tố hoá học Mendeleev, S mang số thứ tự 16, khối lượng nguyên tử bằng 32. Hàm lượng S trong vỏ Trái Đất là 0,5%. Trong thiên nhiên có gặp S ở dạng tự do, nhưng phần lớn S ở dạng hợp chất. S nằm ở khắp nơi trong cơ thể thực vật và tham gia vào nhiều hợp chất hữu cơ quan trọng.

Vai trò cơ bản của hợp chất S là tham gia vào các quá trình năng lượng của cơ thể và là thành phần của nhiều chất có hoạt tính sinh học. Sau đây là chu trình của S trong tự nhiên (Hình 3)

Trong đất S tồn tại ở nhiều dạng hữu cơ và vô cơ, nhưng dạng S vô cơ cây hút chủ yếu là SO_4^{2-} (sulfate) - là dạng oxi hóa cao, tan trong dung dịch đất. Dạng SO_2 và dạng khử H_2S thì độc cho cây. Trong môi trường acid, sulfate 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^- . Vì vậy bón vôi làm tăng pH của đất, tạo điều kiện cho ion sulfate di động và rễ cây dễ dàng hút được.

Ngoài ra do hoạt động của một số vi sinh vật mà các dạng S hữu cơ có thể phân giải thành dạng sulfate cho cây hấp thụ.

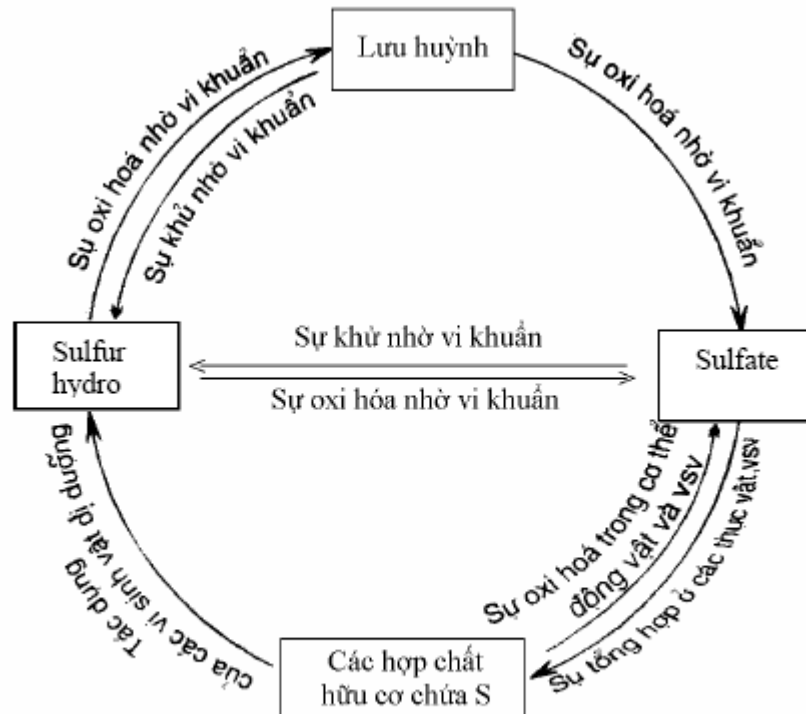
*** Vai trò của S đối với cây**

S tham gia vào thành phần của một số hợp chất hữu cơ có vai trò cực kỳ quan trọng của cơ thể sinh vật, có ảnh hưởng quan trọng lên quá trình sinh

trưởng, trao đổi chất và hoạt động sinh lý của cây.

Hiện nay không còn nghi ngờ gì nữa về vai trò quan trọng của bậc nhất của các cơ thể sinh vật trong cuộc sống là thuộc về các hợp chất hữu cơ có chứa S như các acid amine (cysteine, cystine, methionine), acid folic, coenzyme A, các vitamine (biotine và thiamine). Các hợp chất penicillin cũng thuộc các hợp chất chứa S do nhiều nòi nấm *Penicillium* và nấm *Aspergillus* tạo nên. Trong quá trình sinh trưởng và phát triển của thực vật các hợp chất S biến đổi theo hướng tăng các hợp chất S - protein. Vì trong quá trình hoá già của thực vật, quá trình lỏng hợp protein bị kìm hãm và sự phân giải các hợp chất protein được tăng cường. Các S - sulfate được thải ra ngoài dần dần theo chu trình

biến đổi S. Tóm lại, vai trò quan trọng nhất của S là sự liên quan của nó với quá trình trao đổi chất nói chung và trước hết là sự trao đổi carbohydrate và sự tích lũy, biến đổi dự trữ năng lượng. Chính vì vậy khi cây thiếu S lá có màu lục nhạt, cây chậm lớn, năng suất và phẩm chất thu hoạch đều giảm rõ rệt.



Hình 3: Chu trình lưu huỳnh trong tự nhiên

2.1.4. Vai trò của các nguyên tố khác.

* Vai trò của canxi (calcium -Ca)

Trong vỏ quả đất Ca chiếm khoảng 3,6%. Ca có hóa trị 2, là chất có hoạt tính cao, đồng thời là chất khử mạnh.

Cây hút Ca ở dạng cation của các muối khác nhau. Ca ở thân, lá nhiều hơn là ở rễ và mô già nhiều hơn mô non. Ca tập trung nhiều trong vỏ tế bào ở dạng pectat Ca, một phần nằm trong chất nguyên sinh và dịch bào ở dạng muối oxalate Ca.

Ca ít tham gia vào việc xây dựng nên chất hữu cơ nhưng có tác dụng quan trọng trong việc xây dựng cấu trúc tinh vi của tế bào sống. Nó là cầu nối trung gian giữa các thành phần hóa học của chất nguyên sinh. Do đó, Ca là nhân tố hình thành cấu trúc không gian ổn định của nhiều bào quan như ribosome, nhân, ty thể, lạp thể....

Ca được phát hiện có ở màng nhân tế bào, chứng tỏ Ca có liên quan chặt chẽ đến sự phân chia tế bào. Ca còn có ở trong

chromosome, như vậy có thể cùng với Mg, Ca đã tham gia với tư cách là cầu nối ADN với protein của nhân tế bào.

Ca bảo đảm hình thành chất gian bào (pectat Ca) gắn các tế bào lại với nhau. Ca còn có tác dụng điều tiết mạnh mẽ các quá trình sinh lý và trao đổi chất của tế bào, vì Ca ảnh hưởng đến trạng thái hóa lý của chất nguyên sinh, đến độ nhớt, tính thẩm thấu.

Ca có tác dụng đối kháng với K (các chỉ tiêu hóa lý hóa keo của chất nguyên sinh) do đó có tác dụng rõ rệt đến tính thẩm của tế bào. Ca là thành viên cố định của màng chất nguyên sinh, nó tham gia vào thành phần của lớp lipoid tạo thành các hợp chất với phosphate (Ca có thể nằm giữa 2 gốc P của các phân tử leucitin); Ca làm giảm độ phân tán của keo, giảm độ ngậm nước của chất nguyên sinh làm cho hoạt động sống của chất nguyên sinh yếu đi. (Ca gây co nguyên sinh lõm, K gây co nguyên sinh lồi).

Thiếu Ca thì các cation K^+ , Mg^{2+} có thể bị rửa trôi từ rễ ra ngoài dung dịch. Trong môi trường chua ($pH = 4$) người ta thấy K đi từ rễ ra ngoài dung dịch nhưng nếu có Ca thì hiện tượng này không xảy ra.

Ca có tác dụng trung hòa các acid hữu cơ ở trong cây tạo thành các dạng muối Ca như oxalate Ca, v.v. do đó hạn chế độc cho cây.

Ca còn có tác dụng làm giảm độc của ion H^+ trong đất và là nhân tố chủ yếu điều hòa độ chua của tế bào.

Gần đây người ta thấy Ca tham gia vào việc cấu tạo của một số enzyme như amylase, proteinase của một số vi khuẩn, ở đây từng nhóm cấu trúc riêng biệt của enzyme được liên kết lại với nhau là nhờ có Ca làm cầu nối. Chính đó là cơ sở cho amylase chịu được nhiệt độ cao. Ion Ca^{2+} còn làm tăng hoạt tính của lipase, ATP-ase, phosphatase và nhiều enzyme khác.

Ca có tác dụng làm giảm hoạt tính sinh lý của một số ion khác như Mg^{2+} , Al^{3+} , NH_4^+ ...nhờ đó tránh ảnh hưởng tác hại của nồng độ cao của các chất đó.

Ca làm tăng tính dễ tiêu của Mo và làm giảm khả năng đồng hóa của các nguyên tố vi lượng như B, Mn, Cu, Zn và cả nguyên tố đại lượng như Fe, P.

Ca rất cần cho quá trình phân chia tế bào và cho sự sinh trưởng trong pha lớn lên. Ca cũng cần cho sự sinh trưởng của bộ rễ.

Những điều nói trên cũng cho thấy biện pháp bón vôi ngoài tác dụng cải tạo lý hóa tính của đất, tạo độ chua thích hợp cho sự phát triển bình thường của cây và vi sinh vật có ích đồng thời đảm bảo cho cây một nguyên tố dinh dưỡng cần thiết. Trong thực tiễn sản xuất nông nghiệp Ca được sử dụng khá rộng rãi dưới nhiều dạng. Ví dụ dùng vôi bón đất chua; $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ là dạng phân N rất tốt. Cyanamite Ca

(CaCN_2) cũng là loại phân đạm. Ngoài ra còn có CaHPO_4 và $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ mà người ta gọi là superphosphate.

Vôi có tác dụng rất tốt đối với cây họ đậu (lạc mọc rất nhanh, cây cứng, củ chắc và vỏ củ mỏng, rễ lạc phát triển bình thường ít bị thối, tăng chống chịu sâu bệnh).

Thiếu Ca trầm trọng thì ngọn cành ngừng mọc, lá non chết, làm hạn chế sinh trưởng.

** Vai trò của Magie (Magnesium -Mg)*

Trong vỏ quả đất Mg chiếm 2,1 % trọng lượng. Mg có hoạt tính hóa học cao. Trong tất cả các hợp chất hóa học Mg thường có hóa trị 2. Muối Mg trong phần lớn trường hợp đều dễ tan trong nước.

Trong cây Mg dưới dạng ion Mg^{2+} , là thành phần khá ổn định của cơ thể mặc dầu hàm lượng không lớn lắm. Trong cây Mg ở 3 trạng thái: liên kết trong chất nguyên sinh, tham gia thành phần của phân tử diệp lục, hoặc ở dạng tự do hay ở dạng muối vô cơ có trong dịch bào. Mg trong cây có khoảng 20% dạng tự do còn lại là ở dạng liên kết chặt với keo nguyên sinh. Mg trong chlorophyll khoảng 10% tổng số lượng Mg có trong cây.

Mg đóng vai trò đáng kể trong việc hình thành nên cấu trúc tinh vi của chất sống. Các tiểu thể ribosome gắn với nhau nhờ Mg, Mg cũng có mặt trong pectin, do đó đóng góp vào việc hình thành vách tế bào. Mg cũng phát hiện có trong chất phytin.

Mg là thành phần xây dựng nên chất hữu cơ (chlorophyll là chất giữ vai trò quan trọng trong quang hợp). Mg có trong chlorophyll từ 30-80 mg/kg lá tươi. Đối Mg lá có sọc hay đốm vàng.

Mg tham gia tích cực trong việc kích thích hoạt độ xúc tác của rất nhiều hệ enzyme quan trọng (acetyl CoA-synthetase, pyruvate-phosphokinase, adenosin-triphosphatase, nucleotidase, glutamyl synthetase, carboxylase, cetoheksokinase).

Mg đóng vai trò cầu nối giữa nguyên liệu và enzyme (như tạo nên các liên kết chelat) do đó tăng thêm rõ rệt hoạt tính của enzyme. Hiện tại người ta phát hiện ra trên 80 hệ enzyme chịu ảnh hưởng kích thích của Mg.

Mg ảnh hưởng mạnh mẽ đến các quá trình hình thành và vận chuyển các chất glucid cũng như quá trình tổng hợp protein, lipid và các chất có hoạt tính sinh lý cao như vitamin A, C. Mg làm tăng hoạt tính của nhiều enzyme hô hấp tham gia vào các quá trình phân chia tế bào, ảnh hưởng đến quá trình tổng hợp acid nucleic và nucleoprotein.

Mg thường tập trung nhiều ở cơ quan sinh sản và phôi. Dưới tác dụng của Mg, thế năng oxy hóa khử hạ thấp, từ đó ảnh hưởng thuận lợi cho sự ra hoa kết quả, tỷ lệ hoa cái ở các cây dưa chuột ngô tăng lên.

Mg cũng ảnh hưởng đến quá trình đồng hóa và hấp thụ muối khoáng N, P, K.

Cây nói chung đòi hỏi lượng Mg không nhiều, tuy nhiên một số đất (cát, cát pha hơi chua) thường thiếu Mg nên bón Mg cho cây cũng có tác dụng tăng sản lượng, đặc biệt là các nhóm cây ngắn ngày như lúa, ngô, đậu, khoai tây.

Khi thiếu Mg thì cây bị bệnh vàng lá (gân lá vẫn xanh, chỉ có thịt lá vàng trước), tổn thương lá dưới trước, lá trên sau, cây ra hoa chậm, màu sắc kém.

** Vai trò của sắt (ferrous - Fe)*

Sắt ở trồng cây là nguyên tố đại lượng nhưng xét về sự cần thiết và cơ chế tác dụng của nó ta coi sắt như là nguyên tố vi lượng. Thiếu sắt cây bị vàng lá (chlorose) thậm chí có thể trắng. Lá non thể hiện rõ rệt hơn ở lá già. Có thể kể một số vai trò chính của Fe như sau:

- Mặc dầu sắt không phải là thành phần cấu trúc của chlorophyll nhưng nó là tác nhân hỗ trợ hoặc là thành phần xây dựng của các hệ enzyme nhất là enzyme oxy hoá khử tham gia trong dây chuyền sinh tổng hợp sắc tố.

Đóng góp trong quá trình chuyển điện tử, quá trình quang phân ly nước (phản ứng Hill), phosphoryl hóa quang hợp.

- Có vai trò quan trọng trong hô hấp, là thành phần bắt buộc của hàng loạt enzyme oxy hóa khử như hệ cytochrome, peroxylase, catalase. Các hệ enzyme chứa sắt là thành phần quan trọng trong dây chuyền vận chuyển điện tử từ nguyên liệu hô hấp đến O_2) khí trời.

Lúc sắt có nhiều trong môi trường cũng gây độc cho cây. Việc bón vôi, phân đạm và một số nguyên tố khác có thể hạn chế được tai hại đó.

** Vai trò của natri (natrium -sodium -Na) và clo (chlorine - Cl)*

Na và Cl thường có lượng chứa tương đối lớn trong cây nhưng vai trò sinh lý của chúng hiện tại còn biết ít.

Na và Cl tạo nên áp suất thẩm thấu cao của dịch tế bào.

Bón Na có tác dụng trực K bị bám trên keo đất vào dịch đất làm cây dễ hấp thụ K.

Cl làm tăng tính chất linh động của các cation như Ca^{2+} , do đó, thúc đẩy tốc độ xâm nhập của chúng vào tế bào.

Theo Gonsharic, Cl có ảnh hưởng rõ rệt đến chế độ nước (làm giảm thấp cường độ thoát hơi nước, tăng độ ngậm nước của lá), có ảnh hưởng đến dinh dưỡng khoáng, quá trình quang hợp (pha sáng) và hô hấp.

Gần đây người ta thấy Cl là nhân tố kích thích một số hệ enzyme như tham gia vào sự quang phân ly nước giải phóng O_2 trong quang hợp (Arnon, 1954).

2.2. Vai trò sinh lý của các nguyên tố vi lượng.

Trong 74 nguyên tố hóa học tìm thấy trong cơ thể thực vật có 11 nguyên tố đa lượng (chiếm 99,95%), còn hơn 60 nguyên tố còn lại là các nguyên tố vi lượng và siêu vi lượng (chiếm 0,05%). Mặc dù vậy, các nguyên tố vi lượng vẫn đóng một vai trò quan trọng trong đời sống cây trồng.

Trong cơ thể các nguyên tố vi lượng có thể tồn tại ở nhiều dạng khác nhau. Nhiều kim loại, trong đó có các nguyên tố vi lượng cần cho cây như: B, Mn, Zn, Cu, Fe, Mo, Co, ... đã được tìm thấy dưới dạng các phức hữu cơ-khoáng. Các phức hữu cơ - khoáng này có những tính chất cơ bản về mặt hoá học như: tính chất của các phức chất khác biệt với tính chất của các thành phần cấu tạo nên nó, phức chất có thể tham gia vào các phản ứng mà các thành phần của nó không thể tham gia được.

Hiện nay người ta đã nghiên cứu chi tiết về các phức chất của các nguyên tố vi lượng như B, Cu, Fe, Mo, ...

Ví dụ, acid boric tạo nên các phức chất với hàng loạt các chất là thành phần cấu tạo nên tế bào như: fructose, galactose, glucose, arabinose, mannose, ribose, ... B tạo nên phức chất với ATP. Phức chất này dưới tác dụng của ánh sáng, tách gốc axil phosphoric dễ dàng hơn khi có một mình ATP. Có thể B làm tăng vai trò cảm quang của ATP.

Nhiều nghiên cứu cho rằng, khi kết hợp với các chất hữu cơ, hoạt tính hoạt tính của các nguyên tố vi lượng tăng hàng trăm, hàng nghìn, thậm chí hàng triệu lần so với trạng thái ion của nó. Ví dụ: trong phức chất, Fe không những liên kết với 4 vòng pyron mà còn cả với protein đặc thù, nên hoạt tính của nó tăng lên hàng chục triệu lần.

Oparin đã chỉ rõ rằng: 1 mg Fe liên kết trong phức chất tương đương với tác động xúc tác của 10 tấn Fe vô cơ. Cũng như vậy, Co trong cobalamine (Vitamine B 12) Có khả năng phản ứng mạnh gấp hàng nghìn lần Co vô cơ. Phức chất hữu cơ - Cu có khả năng phân giải H_2O_2 nhanh hơn hàng triệu lần so với $CuSO_4$ hay $CuCl_2$.

Vấn đề các phức hữu cơ-khoáng, cụ thể là các phức hữu cơ-kim loại, đã có ý nghĩa đặc biệt do việc khám phá ra khả năng sử dụng các hợp chất nội phức (các chelate) vào việc chống bệnh vàng lá do thiếu Fe, cũng như các bệnh thiếu các nguyên tố vi lượng khác. Người ta sử dụng chelate-Fe (Fe-EDTA: Fe-ethylen-diamine-tetra-acetic) để chống bệnh vàng lá rất nguy hiểm ở thực vật do thiếu Fe gây ra. Sau đó là các dạng chelat khác như: Cu-EDTA, Zn-EDTA, Mn-EDTA, Mo-EDTA, ... là những loại phân vi lượng đặc biệt bón qua lá.

Gần đây người ta đã phát hiện thấy: các hợp chất EDTA có tác động giống như các chất điều hoà sinh trưởng. Ví dụ trong thí nghiệm với mầm lúa mì, dùng EDTA với liều lượng 10⁻⁵M, sau 19 giờ có tác dụng như 10⁻⁵ M acid β indol-acetic (AIA).

2.2.1. Vai trò chung.

** Các nguyên tố vi lượng và enzyme.*

Có thể khẳng định rằng: các nguyên tố vi lượng là cơ sở của sự sống, vì hầu hết các quá trình tổng hợp và chuyển hoá các chất được thực hiện nhờ các enzyme, mà trong thành phần của các enzyme đó đều có các nguyên tố vi lượng. Hiện nay đã biết khoảng 1000 hệ enzyme và khoảng 1/3 số hệ enzyme này được hoạt hoá bằng các kim loại. Học thuyết enzyme-kim loại (metalloenzyme) đã trở thành một trong những vấn đề trung tâm của cả hóa sinh học và sinh lý học hiện đại. Kim loại tạo thành phức chất với protein có những tính chất mới. Chẳng hạn như sự oxy hóa acid ascorbic được xúc tiến nhanh gần 1000 lần nhờ enzyme ascorbin-oxidase chứa Cu. Protein kết hợp với enzyme có thể tạo nên phức chất hữu cơ với các nguyên tố vi lượng, bởi vì nhiều acid amine có thể tạo thành các phức hợp với kim loại (chelate) thông qua các nhóm carboxyl hoặc nhóm amine.

Các nhóm nghiên cứu học thuyết enzyme kim loại đã xem xét sự tác

động của kim loại như một chất xúc tác trong việc liên kết với protein hoặc nhóm hoạt động của enzyme ở 3 khía cạnh:

- Ảnh hưởng của enzyme đến tính chất của kim loại.
- Ảnh hưởng của kim loại đến tính chất của enzyme.
- Ảnh hưởng phối hợp của kim loại và enzyme.

Tuy nhiên cần lưu ý rằng, nhiều kim loại không những không có tác dụng hoạt hóa enzyme, mà ngược lại có tác động ức chế enzyme. Tác động ức chế này thường thấy ở các kim loại có khả năng gây biến tính protein của enzyme.

Sau đây là một số minh họa cụ thể về vấn đề trên:

Một số metalloenzyme chỉ chứa một kim loại nhất định trong thành phần của nhóm hoạt động (apoenzyme) như Fe là thành phần bắt buộc trong hàng loạt enzyme oxy hóa khử có nhóm apoenzyme là vòng porphyrin như các hệ cytochrome (a, b, c, f)- cytochrome oxydase, peroxidase... Cu trong polyphenoloxydase, ascorbinoxydase...

Một số metalloenzyme có nhóm hoạt động là flavin (các flavoprotein) lại thường chứa 2 hay 3 kim loại trong đó có một kim loại đóng vai trò chủ yếu. Điển hình cho các enzyme này là nitritreductase chứa Mo, Cu, Mn; hyponitritreductase chứa Fe, Cu, nitrogenase chứa Mo, Fe; nitratereduclase chứa Mo, Cu; hydroxylamine reductase chứa Mn, Mo. Ngoài các metalloenzyme thực sự, còn gặp nhiều kim loại (Na, Mg, Al, K, Ca, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Rb, Cd, Cs,...) là tác nhân hoạt hoá không đặc thù của hàng loạt enzyme. Ví dụ: Hoạt tính xúc tác của cacboxilase được gia tăng khi có mặt Mg hoặc Mn, Co, Fe, Zn, Cd. Các kim loại hoá trị 2 (Mg, Zn) có thể thay thế nhau trong quá trình hoạt hoá một số enzyme. Trong các trường hợp như vậy, các kim loại thường tạo nên các liên kết không bền, gọi là liên kết kiểu cation của với các mạch bên của protein - enzyme (như gốc NH_4^+ , COO^- , phenol, SH^- ...).

** Các nguyên tố vi lượng và các chất điều hoà sinh trưởng, các vitamine.*

Người ta đã biết vai trò của Zn trong quá trình sinh tổng hợp các hợp chất dạng indol và serin bị kìm hãm. Zn còn có tác dụng phối hợp với nhóm gibberellin.

Mn có tác dụng trợ lực cho hoạt động của nhóm auxin. Mn có tác dụng đặc hiệu đến hoạt tính của auxin oxidase.

B cũng có tác động tích cực đến quá trình sinh tổng hợp auxin. B còn có tác dụng thúc đẩy việc vận chuyển các chất điều hoà sinh trưởng.

Về mối liên quan giữa các nguyên tố vi lượng với các vitamine cũng đã được nghiên cứu. Người ta thấy rằng: Mn, Cu, Zn và nhiều nguyên tố vi lượng khác tập trung trong các cơ quan chứa nhiều vitamine. Co trong vitamine B₁₂. B có liên quan đến minh tổng hợp vitamine C; Mn, B, Zn, Mo, Cu có liên quan đến sinh tổng hợp vitamine nhóm B (B₁, B₂, B₆, B₁₂).

** Nguyên tố vi lượng và các quá trình trao đổi chất.*

Các nguyên tố vi lượng có tác dụng sâu sắc và nhiều mặt đối với quá trình quang hợp. Sinh tổng hợp chlorophyll không những cần có Fe, Mg, mà còn tập trung trong lục lạp cả Mn, Cu. Các nguyên tố Co, Cu, Zn, Mo có ảnh hưởng tốt đến độ bền vững của chlorophyll. Các nguyên tố Zn, Co có tác dụng tốt đến sự tổng hợp carotenoid. Nói chung các nguyên tố vi lượng có ảnh hưởng tích cực đến hàm lượng và trạng thái các nhóm sắc tố của cây, đến số lượng và kích thước của lục lạp. Các nguyên tố vi lượng là thành phần cấu trúc hoặc tác nhân hoạt hoá các enzyme tham gia trực tiếp trong pha sáng cũng như pha tối của quang hợp, do đó tác động rõ rệt đến cường độ quang hợp và thành phần của sản phẩm quang hợp. Hiện nay đã biết rất rõ vai trò của các enzyme và các protein chứa Fe (các cytochrome, ferredoxin) và chứa Cu (plastocyanine) trong các dây truyền điện tử của hai phản ứng trong quang hợp, cũng như vai trò của Mn trong quá trình phân li H₂O, giải phóng O₂. Ở pha sáng nếu thiếu Mn thì phản ứng Hill không thực hiện được, sự giải phóng O₂ bị kìm hãm và lượng H₂O₂ sẽ gây độc cho tế bào. Ở pha tối của quang hợp, vi lượng tham gia vào các enzyme trao đổi chất của các chu trình C₃, C₄, CAM...

B, Mn, Zn, Cu, Co, Mo tham gia trong việc thúc đẩy sự vận chuyển các sản phẩm quang hợp từ lá xuống các cơ quan dự trữ. Các nguyên tố vi lượng còn có tác dụng hạn chế việc giảm cường độ quang hợp khi cây gặp hạn, ảnh hưởng của nhiệt độ cao, hoặc trong quá trình hoá già.

Đối với quá trình hô hấp các nguyên tố vi lượng có những tác động trực tiếp. Nhiều nguyên tố, đặc biệt là Mg, Mn, là tác nhân hoạt hoá mạnh mẽ các enzyme xúc tác cho quá trình phân giải yếm khí (chu trình đường phân) cũng như hiếu khí (chu trình Krebs) các nguyên liệu

hữu cơ trong quá trình hô hấp. Các nguyên tố vi lượng là thành phần cấu trúc bắt buộc của các enzyme oxi hoá - khử trực tiếp tham gia vào các phản ứng quan trọng nhất của hô hấp (các hệ cytochrome chứa Fe, polyphenoloxidase, ascorbinoxidase chứa Cu). Nhiều nguyên tố vi lượng ảnh hưởng trực tiếp đến quá trình phosphoryl hoá chứa oxi hoá (tạo thành ATP), nghĩa là đến hiệu quả năng lượng có ích của hô hấp.

** Nguyên tố vi lượng với tính chống chịu của thực vật.*

- *Chịu mặn:* Các nguyên tố có ảnh hưởng đến tính chịu mặn của cây là Mn, B, Zn, Al, Cu, Mo,... Chúng làm giảm tính thấm của chất nguyên sinh đối với Cl⁻; làm tăng tốc độ xâm nhập P, Ca, K và tăng tích lũy các chất có tác động bảo vệ (như globulin, albumin). B, Mn, Al, Cu bón vào cây hay phun lên lá đã làm tăng độ nhớt và hàm lượng các keo ưa nước ở lá trong điều kiện đất mặn, làm tăng lượng nước liên kết và khả năng giữ nước của lá. B, Mn, Al ảnh hưởng đến tính chịu mặn vì chúng làm hàm lượng các loại glucid hòa tan trong lá tăng lên, đảm bảo áp suất thẩm thấu để cung cấp nước cho tế bào và làm ổn định hệ keo của nguyên sinh chất. Trong điều kiện mặn vừa phải độ bền của chlorophyll liên kết với protein trong lục lạp tăng lên mạnh mẽ, làm tăng tính chống chịu của hệ chlorophyll- protein nhờ có Mn, Co, Mo, Cu.

- *Chịu hạn:* Hạn hán thúc đẩy các quá trình thủy phân trong cây, làm yếu quá trình tổng hợp protid và dẫn tới sự tích lũy nhiều acid amine tự do làm kìm hãm quá trình sinh trưởng của cây. Al, Co, Mo có ảnh hưởng tích cực đến khả năng chịu hạn nhờ chúng có thể duy trì các quá trình tổng hợp protein cao trong điều kiện bất lợi này. B, Zn, Cu, Mo, Co, Al....ảnh hưởng tốt đến sự tổng hợp, chuyển hóa và vận chuyển glucid từ lá về cơ quan dự trữ là một trong những nguyên nhân chủ yếu để nâng cao tính chịu hạn và chịu nóng của cây, đặc biệt trong thời kỳ khủng hoảng.

2.2.2. Vai trò của một số vi lượng quan trọng

** Vai trò của B₀ (Boron - B)*

B là nhân tố phụ của nhiều hệ enzyme. Thiếu B, các điểm sinh trưởng của thân, rễ, lá chết dần, vì B có vai trò lớn trong trao đổi glucid. Thiếu B thì trong lá tích lũy nhiều đường làm cho đỉnh sinh trưởng thiếu glucid sinh ra hiện tượng dư thừa NH₃ vì glucid là chất nhận rất tốt của NH₃. Gần đây người ta cho rằng điểm sinh trưởng chết vì trao đổi acid nucleic bị đảo lộn.

Thiếu B hàm lượng ARN và ATP trong các điểm sinh trưởng của thân bị giảm sút rõ rệt do quá trình trao đổi năng lượng bị giảm sút.

B còn có khả năng làm tăng hoạt tính của dehydrogenase. B còn đảm bảo lượng O₂ cho rễ. B làm tăng sự tổng hợp protein của cây nên B còn có tác dụng chống lốp đổ. B làm tăng sự hút cation trong quá trình dinh dưỡng, thúc đẩy sự vận chuyển P trong cây.

Thiếu B thì tốc độ hút Ca bị giảm xuống, làm rối loạn quá trình hình thành vách tế bào.

Nhiều công trình nghiên cứu thấy rằng B có ảnh hưởng đến quá trình tổng hợp sắc tố, ảnh hưởng đến quá trình quang hợp, dinh dưỡng khoáng, trao đổi N, quá trình thụ phấn và đậu quả của cây.

Nguồn phân bón B là H_3BO_3 , $\text{Mg}_3(\text{BO}_3)_2$, hàn the (borax): $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10 \text{H}_2\text{O}$.

** Vai trò của Đồng (Copper -Cu).*

Cu tham gia vào thành phần của hệ enzyme oxydase. Thiếu Cu có liên quan đến dinh dưỡng N. Cu có tác dụng lớn đến quá trình tổng hợp protein, tham gia vào giai đoạn đầu của quá trình đồng hóa nitrate. Vai trò của Cu đối với tổng hợp protein có liên quan đến quá trình trao đổi acid nucleic (ARN giảm xuống khi thiếu Cu). Cu góp phần tích cực trong quá trình hình thành và bảo đảm độ bền của chlorophyll. Cu có ảnh hưởng mạnh đến quá trình chuyển hóa glucid, phosphatid, nucleoprotein, quá trình trao đổi vitamin, kích thích tố sinh trưởng. Lúc bón phân đạm nhất là NH_4^+ đòi hỏi Cu cũng tăng lên.

Ngoài việc chống lốp đổ, Cu còn tác dụng chống hạn, chống rét và tăng khả năng giữ nước của mô.

Nguồn phân Cu phổ biến là CuSO_4 . Cũng có thể sử dụng phế liệu sản xuất pyrid để bón cho cây.

** Vai trò của Kẽm (Zinc -Zn).*

Zn là thành phần bắt buộc của enzyme carboanhydrase xúc tác phản ứng:



Thiếu Zn sẽ tích tụ nhiều acid cacbonic gây cản trở cho tiến trình oxy hóa làm rối loạn quá trình trao đổi chất. Zn tham gia tích cực trong quá trình oxy hóa khử. Nó là thành phần của aldehydehydrogenase, glutamatehydrogenase, lactatehydrogenase, tham gia trong quá trình chuyển hóa các hợp chất chứa nhóm HS.

Zn đóng vai trò quan trọng trong trao đổi phosphore, glucid, protein, acid nucleic. Thiếu Zn, P vô cơ tích tụ nhiều trong mô, gây cản trở cho quá trình phosphoryl hóa oxy hóa. Thiếu Zn hàm lượng đường khử tăng lên, đường saccharose, tinh bột giảm xuống, acid amine tự do tăng lên do tổng hợp protein bị ức chế và do đó ARN và ADN giảm xuống, hoạt tính enzyme ribonuclease tăng lên.

Zn có tác dụng thúc đẩy tổng hợp các kích thích tố sinh trưởng đặc biệt là auxin. Zn có vai trò tích cực trong quá trình phát triển hạt phấn nhất là lễ bào trứng và phôi. Thiếu Zn làm ngô, đậu tương, cây gỗ và cây ăn quả, mía, lanh, nho, cà chua dễ bị cảm ứng. Trấu thiếu Zn

thường có bệnh màu đồng của lá. Cam, quýt lá bé, lốm đốm vàng, ngô xuất hiện bạch tạng.

Nguồn phân chủ yếu là ZnSO_4 bón ở chân đất kiềm và cát pha.

* *Man gan (Manganese -Mn).*

Thiếu Mn thường giảm thấp quang hợp rõ rệt. Người ta cho rằng Mn tham gia vào phản ứng giải phóng O_2 trong quang hợp (phản ứng quang phân ly nước).

Thiếu Mn thì phần lớn Fe trong tế bào chuyển thành dạng khử Fe^{+2} làm hại cho cây. Nếu thừa Mn thì sắt trở thành dạng Fe^{3+} không có hoạt tính sinh lý gây vàng úa cho cây. Do đó, cây chỉ sinh trưởng bình thường khi tỷ lệ Mn/Fe thích hợp (từ 1/2 đến 1/3).

Mn có ảnh hưởng đến hoạt tính của các hệ enzyme phá hủy mạnh carbon như peptidase, ferase, phosphatase, decarboxylase.

Mn còn giúp cho quá trình hút N đặc biệt là dạng NO_3^- Nguồn phân chủ yếu là MnSO_4 .

* *Molipden (Molybdenum -Mo).*

Mo rất cần thiết cho nhiều cây. Triệu chứng đói Mo thể hiện ở màu lá vàng do đói đạm, cây chậm lớn, trong mô tích lũy nhiều NO_3^- . Thiếu Mo, cây họ đậu có nốt sần ít, bé và nốt sần màu xám. Người ta đã phát hiện thấy trên 40 loài cây đói Mo. Mo rất cần cho vi sinh vật có khả năng cố định N_2 như *Azotobacter*, *Chlostridium pasteurianum*, tảo lam và vi khuẩn cộng sinh với cây họ đậu.

Mo là thành phần của enzyme nitratereductase xúc tác quá trình khử nitrate. Mo tham gia quá trình tổng hợp acid amine và tổng hợp protein đặc biệt làm tăng tỷ lệ N-protein so với N-tổng số.

Mo ảnh hưởng đến quá trình tổng hợp và vận chuyển glucid, tổng hợp các sắc tố, vitamine (đặc biệt là vitamine C), ảnh hưởng đến quá trình đồng hóa P và Ca và một số nguyên tố khác. Ca và Mo có tác dụng hỗ trợ nên đất chua bón Ca làm tăng khả năng sử dụng Mo dự trữ.

3. Dinh dưỡng Nitơ (nitrogen) của thực vật

3.1. Vai trò của Ni tơ đối với thực vật.

Hàm lượng ni tơ (N) trong thành phần chất khô của thực vật thường dao động từ 1-3%. Tuy hàm lượng trong cây thấp, nhưng N có ý nghĩa quan trọng bậc nhất đối với đời sống thực vật cũng như toàn bộ thế giới hữu cơ.

Trong môi trường sống của thực vật, N tồn tại dưới 2 dạng:

- Khí N tự do trong khí quyển (N_2) chiếm khoảng 79 % không khí (theo thể tích). Dạng này cây không thể sử dụng được.

- Dạng các hợp chất ni tơ hữu cơ và vô cơ. N liên kết chủ yếu ở 3

dạng hợp chất:

- + Hợp chất N vô cơ trong các muối ammonium (NH_4^+), muối nitrate (NO_3^-)

- + Ni tơ hữu cơ của các protein ở dạng xác bã động vật, thực vật chưa phân giải hoàn toàn, ở dưới dạng mùn protein.

- + Các sản phẩm phân giải của protein như các acid amine, các peptid và các amine.

Trong số các dạng N trên thì cây sử dụng N vô cơ là chủ yếu. Trong đất N vô cơ chiếm 1 -2 % lượng N tổng số có trong đất. Trên những loại đất phì nhiêu lượng N dễ tiêu trong đất có thể đạt 200 kg/ha.

Các dạng ni tơ nói trên luôn luôn biến đổi nhờ các vi sinh vật đất qua chu trình ni tơ trong tự nhiên.

Thường các nguồn ni tơ vô cơ (NO_3^- , NH_4^+) được cây đồng hóa tốt hơn các nguồn ni tơ hữu cơ (ngoại trừ urea, asparagin, glutamine dễ phân giải thành NH_3). Do đó, trong điều kiện tự nhiên đối với sự dinh dưỡng đạm của thực vật, các vi sinh vật đất có ý nghĩa rất to lớn, chúng khoáng hóa N hữu cơ và cuối cùng chuyển hóa thành NH_3 . Nguồn này có thể cung cấp cho cây một lượng N khá lớn :10-15 kg/ha.

Tất cả các nitrate trong đất, hay trong các nguồn nước như ao, hồ, ruộng...đều được tạo thành do hoạt động sống của vi khuẩn nitrit hóa và vi khuẩn nitrate hóa. Còn các vi khuẩn amon (ammonium) hóa cũng phát triển mạnh, chúng phân giải protein của các xác bã động, thực vật và vi sinh vật, bổ sung lượng dự trữ amon cho đất.

Riêng nguồn N phân tử của khí quyển (N_2) rất trơ về mặt hóa học không được cây xanh đồng hóa. Chỉ có nhóm vi sinh vật đất mới có khả năng đồng hóa nguồn N này. Quan trọng nhất là các vi khuẩn thuộc giống *Azotobacter*, *Clostridium*, vi khuẩn lam (*Cyanobacteria*) sống tự do và các vi sinh vật cộng sinh trong nốt sần của rễ một số loại cây bộ đậu, phi lao hoặc trong một số loại cây khác. Đây là nguồn bổ sung N rất quan trọng vì nó cung cấp một lượng N lớn: 150-200 kg/ha, cá biệt có thể đến 400 kg/ha. Ngoài ra nhờ các quá trình tổng hợp hóa học khi có sự phóng điện trong các cơn giông mà từ N_2 có thể hình thành các dạng NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ . Tuy nhiên nguồn này ít quan trọng vì chỉ cung cấp một lượng nhỏ: 3-5 kg/ha.

Do hoạt động canh tác của con người, đất đã lấy đi một phần N trong sản phẩm thu hoạch mà sự cố định N khí quyển nhờ các vi sinh vật và sự phân giải các xác bã hữu cơ trong đất không bù đắp nổi. Vì vậy hàng năm cần phải trả lại N cho đất sau thu hoạch thông qua các dạng phân bón hữu cơ và vô cơ... Ví dụ: khi thu hoạch 25-300 tạ/ha khoai tây, con người đã lấy đi khoảng 100 kg N, vì vậy để có thể trồng tiếp vụ sau, con người phải trả lại cho đất một lượng N tương ứng.

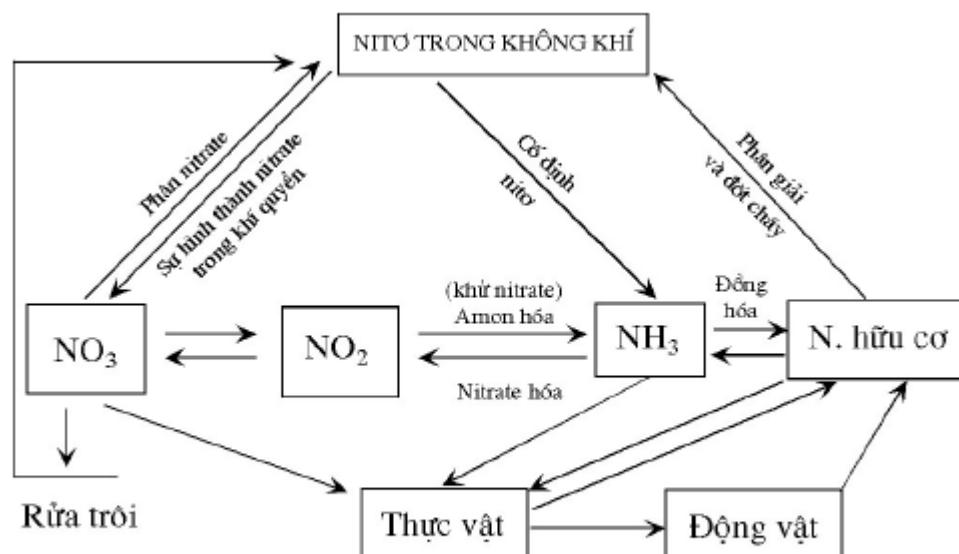
Sự luân chuyển nguồn N trong tự nhiên được biểu diễn theo chu trình ở hình 4.

** Vai trò của ni tơ đối với thực vật.*

Đối với thực vật nói chung và cây trồng nói riêng, N có vai trò sinh lý 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 hoạt động sinh lý của cây.

- N là nguyên tố đặc thù của protein mà protein lại có vai trò cực kỳ quan trọng đối với cây.

+ Protein là thành phần chủ yếu tham gia cấu trúc nên hệ thống chất nguyên sinh trong tế bào, cấu tạo nên hệ thống màng sinh học, các bào quan trong tế bào.



Hình 4: Chu trình cố định N trong tự nhiên

+ Protein là thành phần bắt buộc của các enzyme

- N có trong thành phần của acid nucleic (AND và ARN). Ngoài chức năng duy trì và truyền thông tin di truyền, acid nucleic đóng vai trò rất quan trọng trong quá trình sinh tổng hợp protein, sự phân chia và sự sinh trưởng của tế bào...

- N là thành phần quan trọng của chlorophyll, là một trong những yếu tố quyết định hoạt động quang hợp của cây, cung cấp chất hữu cơ cho sự sống của các sinh vật trên trái đất.

- N là thành phần của một số phytohormone như auxin và cytokinin. Đây là những chất quan trọng trong quá trình phân chia và sinh trưởng của tế bào và của cây.

- N tham gia vào thành phần của ADP, ATP, có vai trò quan trọng trong trao đổi năng lượng của cây.

- N tham gia vào thành phần của phytochrome có nhiệm vụ điều chỉnh quá trình sinh trưởng, phát triển của cây có liên quan đến ánh sáng như phản ứng quang chu kỳ, sự nảy mầm, tính hướng quang.

Vì vậy cây rất nhạy cảm với N. N có tác dụng hai mặt đến năng suất cây trồng, nếu cây trồng thừa hay thiếu N đều có hại.

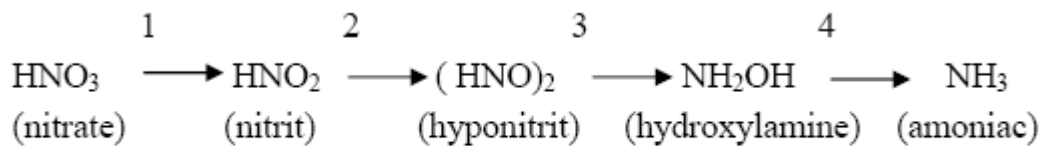
- Thừa N: khác với các nguyên tố khác, việc thừa N có ảnh hưởng rất nghiêm trọng đến sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất ở cây trồng. Cây sinh trưởng quá mạnh, thân lá tăng nhanh mà mô cơ giới kém hình thành nên cây rất yếu, dễ lốp đổ, giảm năng suất nghiêm trọng và có trường hợp không có thu hoạch.

- Thiếu N: thiếu N cây sinh trưởng kém, chlorophyll không được tổng hợp đầy đủ, lá vàng, đẻ nhánh và phân cành kém, sút giảm hoạt động quang hợp và tích lũy, giảm năng suất. 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 và phát triển bình thường.

3.2. Quá trình khử nitrate.

N dạng NO_3^- có nhiều trong đất, là dạng thực vật hấp thu dễ dàng và có thể tích tụ một lượng khá lớn mà không gây độc cho cây. Tuy nhiên trong thực vật N tồn tại chủ yếu trong các đơn vị cơ bản là các acid amine dưới dạng khử (NH_2). Vì vậy, sau khi hút NO_3^- trong cây xảy ra sự chuyển hóa mạnh để biến đổi từ dạng ni tơ oxi hóa sang dạng ni tơ khử. Đó là quá trình khử nitrate hay còn gọi là quá trình amine hóa.

Thực chất đây là quá trình khử với nhiều giai đoạn và được xúc tác bằng các enzyme tương ứng.



Trong đó:

- (1) Enzyme nitratereductase
- (2) Enzyme nitritreductase
- (3) Enzyme hyponitritreductase
- (4) Enzyme hydroxylaminereductase

** Điều kiện cho quá trình khử nitrate*

- Có các enzyme đặc hiệu xúc tác cho các phản ứng khử mà đặc biệt quan trọng nhất hoạt động mạnh nhất là enzyme nitratereductase. Đây là một enzyme cảm ứng chỉ được hình thành khi có một lượng cơ chất NO_3^- nhất định. Sự hình thành và hoạt động của enzyme này phụ thuộc vào ánh sáng, nồng độ CO_2 và sự khử nitrate tiến hành chủ yếu là ở lá, nhưng cũng có thể thực hiện ngay trong rễ. Nếu quá trình khử nitrate chậm thì nitrate bị tích lại trong cây. Bón nhiều phân đạm cũng là nguyên nhân làm hàm lượng nitrate bị tích lũy nhiều. Hàm lượng nitrate tự do trong cây là một tiêu chuẩn quan trọng đánh giá độ an toàn của nông phẩm. Vì vậy, trong kỹ thuật trồng rau an toàn phải có các biện pháp tác động nhằm làm giảm thiểu hàm lượng nitrate tự do trong sản phẩm dưới ngưỡng qui định, nhất là các loại rau và quả tươi.

3.3. Quá trình đồng hóa amon (ammonium).

Quá trình khử nitrate và cố định ni tơ phân tử cuối cùng dẫn đến hình thành NH_4^+ . NH_4^+ cũng được cây hấp thụ trực tiếp từ đất. Khác với NO_3^- , NH_4^+ tích lũy nhiều sẽ gây độc cho cây. Do đó cây phải đồng hóa ngay bằng các con đường chuyển nó vào các hợp chất hữu cơ như các acid amine, amid và protein.

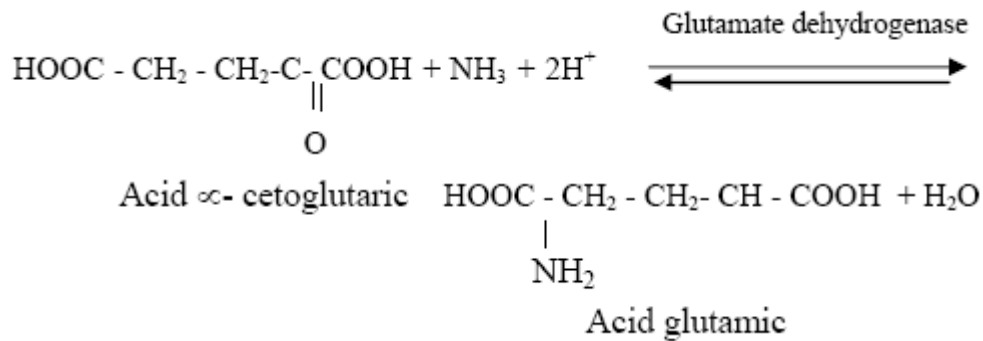
Quá trình đồng hóa amon có thể được thực hiện bằng các con đường sau:

** Tạo acid amine:* Trước hết NH_3 được đồng hóa bằng con đường amine hóa khử trực tiếp các cetoacid để tạo thành acid amine. Đây là con đường chủ yếu tổng hợp các acid amine ở thực vật bậc cao và vi sinh vật.

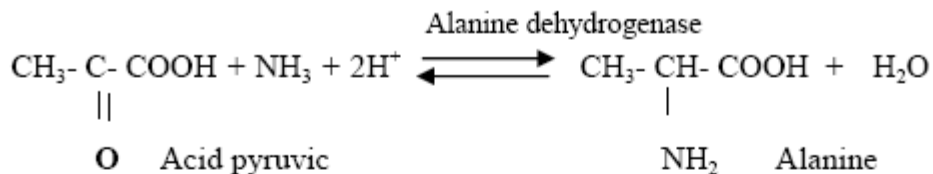
Có các con đường chủ yếu để hình thành acid amine trực tiếp ở thực vật:

1. Acid glutamic và phản ứng khử amine hóa acid α -cetoglutaric bởi NH_3 . Enzyme xúc tác cho phản ứng này là Glutamate dehydrogenase

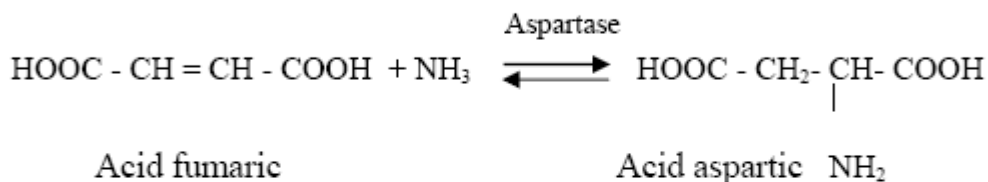
Glutamate dehydrogenase có nhiều ở rễ nên phản ứng này có thể tiến hành ngay tại rễ. Enzyme này cũng có vai trò quan trọng trong quá trình phân giải acid glutamic trong tế bào.



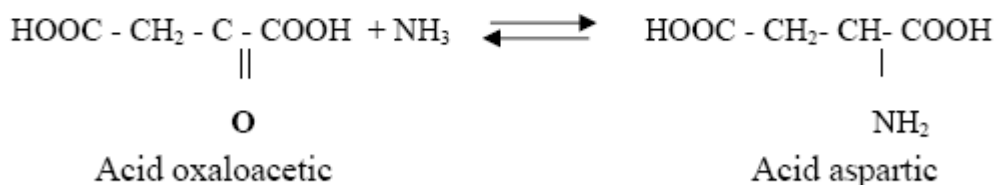
2. Phản ứng khử amine hóa acid pyruvic tạo alanine:



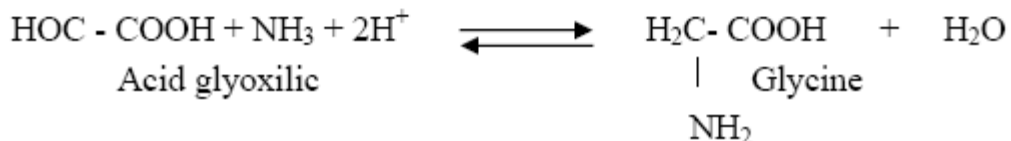
3. Phản ứng tạo acid aspartic từ acid fumaric (phản ứng này không có sự tham gia của hydro)



4. Phản ứng tạo acid aspartic bằng phản ứng khử amine hóa acid oxaloacetic bởi NH_3 :

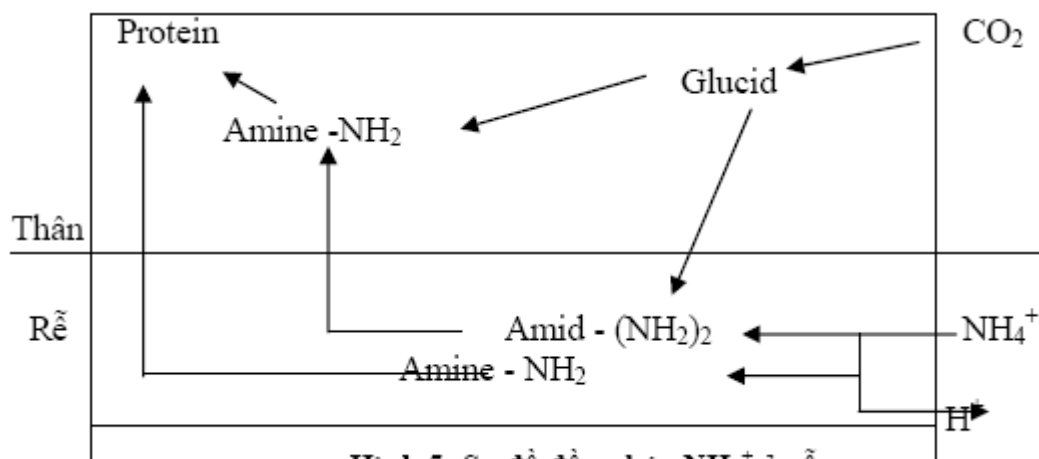


5. Sự hình thành acid amine glycine từ acid glyoxylic



Quá trình đồng hóa amon được biểu diễn theo sơ đồ ở hình 5.

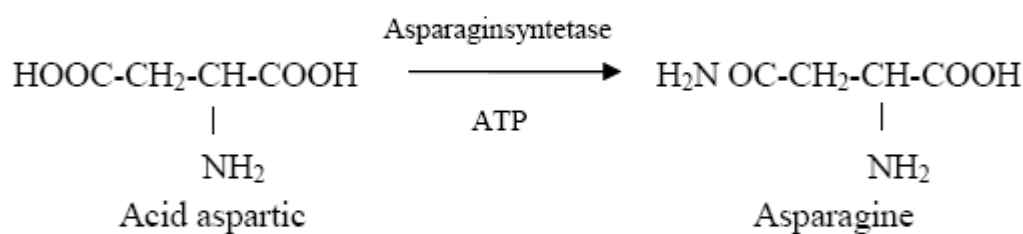
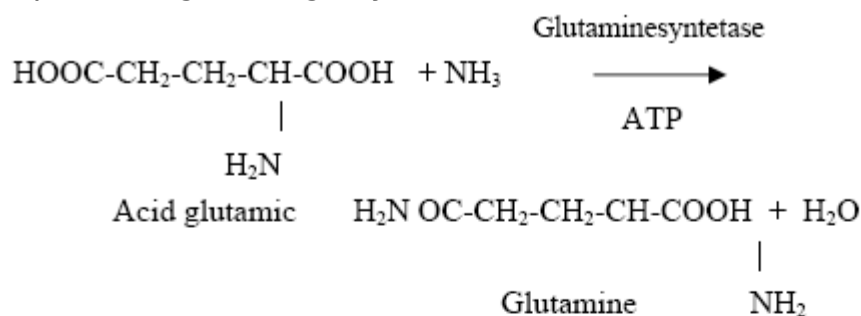
Các cetoacid tham gia vào quá trình đồng hóa sơ cấp NH_3 như acid α -ketoglutaric, acid oxaloacetic, acid pyruvic, acid fumaric... đều là những acid được tạo ra trong quá trình chuyển hóa glucid. Vì vậy quá trình trao đổi glucid, đặc biệt là quá trình chuyển hóa của acid di và tricarboxylic có ý nghĩa rất lớn đối với sự đồng hóa nitơ.



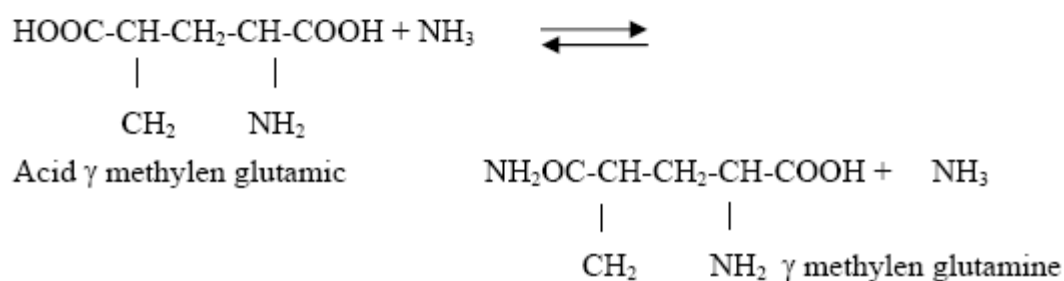
Hình 5: Sơ đồ đồng hóa NH_4^+ ở rễ

* Các con đường tạo amid

Quá trình tạo thành amid do sự kết hợp một cách nhanh chóng NH_3 với các acid amine tương ứng cũng là một cách thức đồng hóa amon quan trọng ở trong cây.



Ở cây lạc còn hình thành γ methylen glutamine



Phản ứng tạo amid đòi hỏi nhiều năng lượng và nhất thiết phải có sự tham gia của ATP. Sự tạo thành amid trong thực vật có nhiều ý

nghĩa đối với hoạt động của thực vật. Tác dụng của việc kết hợp với NH_3 tạo amid không chỉ ở chỗ chuyển ni tơ ở dạng vô cơ thành dạng hữu cơ mà còn là một cách giải độc có hiệu quả cho cây vì NH_3 làm kiềm hóa môi trường rất mạnh.

Xuất phát từ mối liên hệ giữa đồng hóa NH_4^+ với sự trao đổi glucid mà người ta có thể chia thực vật ra làm 3 nhóm. Sự phân nhóm này chủ yếu dựa vào tỷ lệ C/N trong hạt:

- Những cây có hàm lượng glucid cao, thường có khả năng hút nhiều NH_4^+ ví dụ ở cây họ hòa thảo tỷ lệ C/N có thể đạt 6/1. Các loại này cây non có thể đồng hóa được ni tơ ngay cả trong bóng tối và đảm bảo sinh trưởng bình thường cho tới khi nào trong hạt hết glucid.

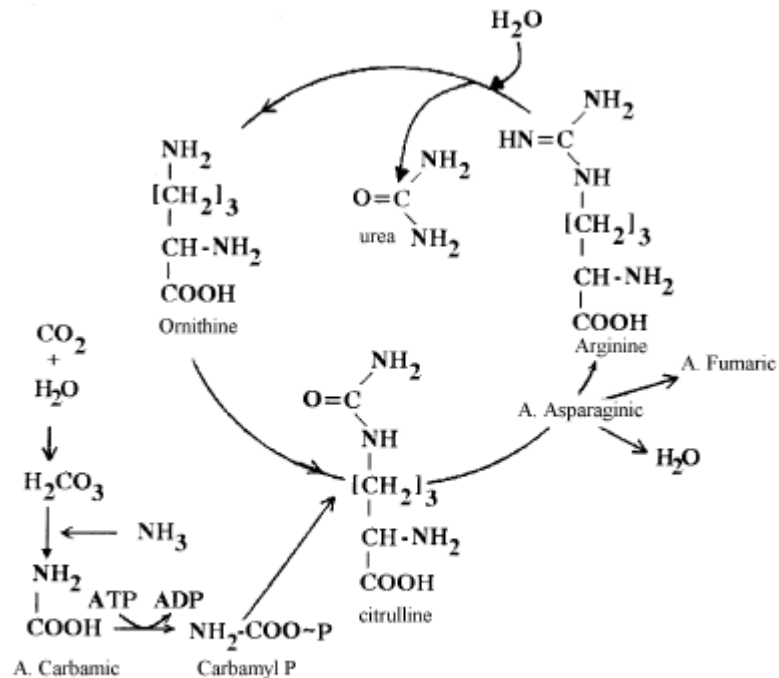
- Loại thứ hai có tỷ lệ C/N thấp hơn, như đậu Hà Lan, chỉ có thể đồng hóa được NH_4^+ ở môi trường không chua vì ở môi trường acid sự tạo thành amid bị hạn chế.

- Loại thứ ba có tỷ lệ C/N rất thấp. Loại này không có khả năng đồng hóa NH_4^+ trong bóng tối. Ví dụ cây Lupin có tỷ lệ C/N trong hạt chỉ đạt 0,6/1. Do đó người ta thấy rằng để đồng hóa được NH_4^+ và tổng hợp amit cây không chỉ cần ánh sáng mà còn cần cả glucid nữa. Các cây có dầu phần lớn thuộc nhóm này.

** Con đường đi qua chu trình ornithine*

Ngoài quá trình amine hóa các cetoacid và các acid hữu cơ, người ta cũng tìm thấy ở thực vật xảy ra quá trình đồng hóa amon và tạo thành arginine, citrulline, ornithine và urea thông qua chu trình Ornithine (Hình 6).

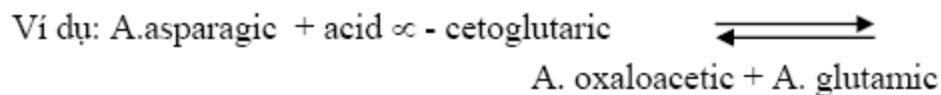
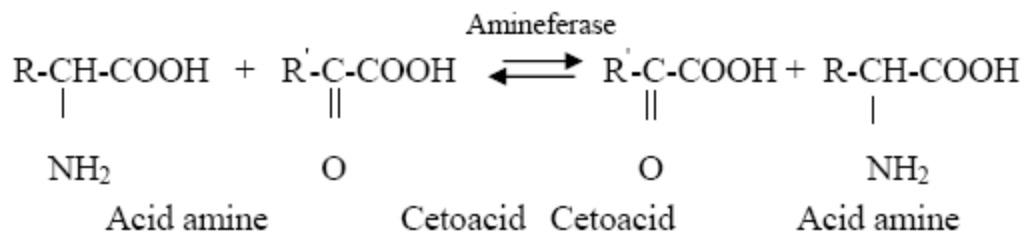
Acid carbamic được phosphoryl hóa với sự tham gia của ATP và biến đổi thành chất giàu năng lượng carbamyl phosphate (ATP do phosphoryl hóa quang hóa cung cấp). Sự tổng hợp citrulline được thực hiện nhờ sự chuyển phần carbamyl phosphate đến ornithine. Các chất trung gian của chuỗi phản ứng có ở trong mô là các acid amine kiềm: citrulline, arginine, ornithine, urea.



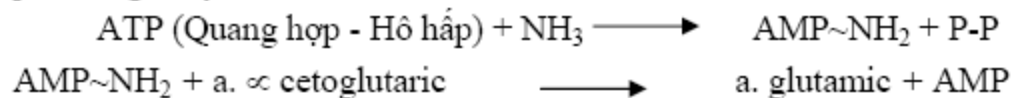
Hình 6: Chu trình Ornithine

* Con đường chuyển vị amine

Đây là một hình thức tổng hợp acid amine có tính chất thứ sinh rất quan trọng ở thực vật.



Một số acid amine được tổng hợp thứ sinh do sự biến đổi nhờ các phản ứng enzyme từ một cetoacid.



Quá trình đồng hóa amon bằng các con đường trên diễn ra thường xuyên trong cây, nhờ vậy mà giảm hàm lượng NH_4^+ , giải độc amon cho cây. 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 trao đổi chất và hoạt

động sinh lý của cây. Trong các đường hướng đồng hóa amon ở trên thì quá trình amine hóa cetoacid là thường xuyên và quan trọng nhất.

Những con đường đồng hóa ni tơ trên đều nhằm đồng hóa ni tơ vô cơ thành dạng ni tơ hữu cơ. Đó là biện pháp tích lũy "vốn ban đầu". Từ vốn này quá các phản ứng chuyển amine hóa và các phản ứng sinh tổng hợp mà cơ thể hình thành nên nhiều hợp chất ni tơ hữu cơ khác.

** Quan hệ giữa hút ni tơ dạng NO_3^- và NH_4^+ ở thực vật*

NO_3^- và NH_4^+ là hai dạng N liên kết tồn tại chủ yếu trong đất mà cây có thể hút và sử dụng dễ dàng. Giá trị dinh dưỡng của chúng đối với cây là tương đương nhưng về khả năng mà cây có thể hút loại này hay loại khác còn phụ thuộc vào các điều kiện như pH của môi trường, hàm lượng glucid trong cây và phụ thuộc vào đặc điểm sinh học của từng loại cây. NH_4^+ là nguồn N tốt với lúa trong các pha sinh trưởng đầu. Thuốc lá, củ cải đỏ, củ cải đường, vôi voi, hướng dương rừng lại hút mạnh NO_3^- .

Trong họ Lúa ở giai đoạn còn non hút NH_4^+ (điểm đẳng điện của rễ thấp từ 4,1-4,4) nhưng về sau hút NO_3^- nhiều hơn. Những loại cây có lượng glucid cao như hòa thảo thường hút NH_4^+ dễ dàng hơn, những cây họ đậu (C/N - 0 6/1) hoàn toàn không thể hút được NH_4^+ .

Những điều kiện bên ngoài như độ pH, nồng độ muối, độ thoáng, thành phần các chất khoáng ... đều có ảnh hưởng đến việc hút dạng này hay dạng khác. Môi trường hơi kiềm hoặc trung tính (pH = 7) cây hút NH_4^+ tốt, môi trường acid (pH 5) cây hút NO_3^- . Các ion nào có liên quan đến sự thay đổi pH đều ảnh hưởng đến việc hút NH_4^+ và NO_3^- của cây. Bón Ca^{2+} thường làm cho cây hút NH_4^+ nhiều hơn. Gốc SO_4^{2-} là tác nhân hỗ trợ của NO_3^- , Ca^{2+} và phần nào PO_4^{3-} thì hỗ trợ cho quá trình hút NH_4^+ . Cây được bón NO_3^- cần độ thoáng thấp hơn khi bón NH_4^+ .

3.4. Quá trình cố định nitơ tự do.

3.4.1. Ý nghĩa của quá trình cố định nitơ tự do (N_2).

Ni tơ trong khí quyển tồn tại dưới dạng khí N_2 và chiếm khoảng 79% thể tích không khí. Mặc dù sống trong "đại dương ni tơ" nhưng thực vật nói chung không có khả năng đồng hóa trực tiếp được. N_2 là phân tử rất khó phản ứng với các phân tử khác để tạo thành hợp chất. Liên kết N-N có năng lượng liên kết rất lớn nên muốn xảy ra phản ứng giữa N_2 với các nguyên tố khác thành các hợp chất vô cơ, trong kỹ thuật người ta phải dùng lượng năng lượng rất cao. Muốn thu được NH_3 từ N_2 phải dùng nhiệt độ 500°C với áp suất 200-300atm. Muốn tổng hợp cyanamide calcium (CaCN) phải dùng lò điện. Trong tự nhiên, khí có sấm sét tạo nên áp suất và nhiệt độ rất cao mới cắt đứt liên kết đó để hình thành nên đạm vô cơ. Vì vậy, sau trận mưa giông, cây tươi tốt hơn vì được bổ sung thêm đạm từ nước mưa. Tuy nhiên, tồn tại một số vi sinh vật có khả năng biến N_2 trong khí quyển thành NH_3 cung cấp đạm

cho cây mà chỉ cần một lượng năng lượng rất ít (3-5 kcal/M). Chúng được gọi chung là các vi sinh vật cố định đạm.

Quá trình cố định đạm bằng con đường sinh học có ý nghĩa to lớn đối với cân bằng N trên trái đất và việc duy trì độ phì của đất. Hiện nay, mặc dầu việc sản xuất phân đạm ngày một tăng nhưng mới chỉ đáp ứng được một lượng đạm rất nhỏ mà cây trồng đòi hỏi hàng năm.

Theo tài liệu phân tích, trong trường hợp thuận lợi, vi khuẩn nốt sần có thể đồng hóa 100-250kg N/ha/năm. Cỏ Luzern: 300kg, cỏ Stylo: 150-200kg, các loại đậu 80-120kg, các vi khuẩn sống tự do như *Azotobacter* 25-40kg. Nói chung, mỗi năm trên trái đất, các vi sinh vật cố định được khoảng 100 triệu tấn N ở dạng liên kết (Yacovlev, 1956).

Lượng N sinh học được tích lại trong đất nhờ các vi sinh vật cố định đạm.

Có ý nghĩa rất lớn đối với nông nghiệp, đặc biệt là các nước có nền công nghiệp phân hóa học chưa phát triển. Do đó, việc phát hiện ra các nhóm vi sinh vật có khả năng cố định N_2 và sử dụng chúng như một nguồn phân bón hữu hiệu là biện pháp tích cực làm giàu nguồn đạm cho đất và giảm bớt nguy cơ gây ô nhiễm môi trường do sử dụng quá nhiều phân bón hóa học.

Hiện nay, việc sử dụng quá nhiều phân đạm vô cơ đã làm cho môi trường đất và nước bị ô nhiễm, hàm lượng nitrate tích lũy trong nhiều loại sản phẩm nông nghiệp cũng tăng 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 các cây họ đậu với các cây trồng khác cũng như trồng các cây họ đậu cải tạo đất là biện pháp canh tác hợp lý, có hiệu quả cao và được ứng dụng ngày càng nhiều nhằm tăng năng suất cây trồng, đồng thời đảm bảo bền vững cho sinh thái nông nghiệp.

3.4.2. Các nhóm vi sinh vật cố định đạm.

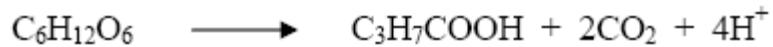
** Nhóm vi sinh vật tự do*

Dựa vào nhu cầu O_2 có thể phân biệt vi sinh vật cố định đạm sống tự do trong đất thuộc hai nhóm: nhóm hiếu khí và nhóm kỵ khí.

- Nhóm vi sinh vật hiếu khí sống tự do trong đất thường gặp như loài *Azotobacter chroococcum*, *A. Vinelandii* và nhiều loài khác trong chi *Azotobacter*. Đã có nhiều công trình nghiên cứu đề cập đến mối quan hệ giữa *Azotobacter* và cây trồng. Chúng có tác dụng làm tăng cường nguồn thức ăn N cho cây. Nhờ đặc tính oxy hóa hiếu khí trong quá trình trao đổi chất nên hiệu quả cố định N cao hơn nhiều so với nhóm kỵ khí. Trung bình khi tiêu thụ 1g glucoza, *Azotobacter* có khả năng đồng hóa được 10-15mg N_2 . Tác dụng của *Azotobacter* đối với cây trồng còn được chứng minh ở khả năng tạo các chất kích thích sinh trưởng như thymine, acid nicotinic, acid pantotenic, biotin....

Ngoài ra còn có chi *Beijerinckia* cũng là loại vi khuẩn hiếu khí cố định N_2 nhưng có khả năng chịu chua cao hơn nhiều so với *Azotobacter*.

- Nhóm vi sinh vật kỵ khí sống tự do thuộc chi *Clostridium*, đặc biệt là loài *C. pasteurianum* có hoạt tính cố định N_2 cao hơn các loài khác của chi này. Từ quá trình lên men butyric:



Hydro trong quá trình này được *Clostridium* sử dụng để kết hợp với ni tơ



Hiện nay ngoài loài *C. pasteurianum* người ta còn nhận thấy có nhiều loài thuộc chi *Clostridium* khác cũng có khả năng cố định ni tơ phân tử. Đó là các loài *C. butyricum*, *C. butylicum*, *C. beijerinckia*, *C. aceticum*, *C. multifementans*, *C. pectinovorum*, *C. acetobutylicum*, *C. felsineum*.

Vi khuẩn thuộc loài *C. pasteurianum* thường có hoạt tính cố định ni tơ cao hơn các loài *Clostridium* khác. Khi đồng hóa hết 1 g thức ăn carbon, chúng thường tích lũy được khoảng 5-10 mg ni tơ. Khả năng cố định ni tơ của các loài trong chi *Clostridium* còn phụ thuộc rất nhiều vào các điều kiện nuôi cấy. Việc bổ sung các phân khoáng chứa P, K và Mo vào đất thường làm tăng cường sự phát triển của *Clostridium* trong đất. Nhiều nghiên cứu cho thấy ở những vùng đất chua, khi không tìm thấy sự phát triển của *Azotobacter* thì *Clostridium* vẫn có mặt với số lượng đáng kể. Số lượng của chúng trong vùng rễ bao giờ cũng nhiều hơn ngoài vùng rễ.

* Vi khuẩn lam (tảo lam) sống tự do và cộng sinh

Vi khuẩn lam thường sống ở các ruộng lúa vùng châu Á, tiêu biểu là các loài như *Aulosira fertilissima* (Ấn Độ), *Tolypothrix* (Nhật Bản), *Anabaena azotica* (Trung Quốc)... Đa số các loài vi khuẩn lam có khả năng cố định N_2 sống tự do trong đất và trong nước, nhưng cũng có một số ít loại có đời sống cộng sinh với thực vật. Chẳng hạn các dạng cộng sinh với nấm trong một số loài địa y. Một số loài tảo lam cố định N_2 có đời sống nội sinh trong các xoang của địa tiền hoặc còn gặp ở cả một số loài dương xỉ, một số loài tuế.

Đặc biệt đáng chú ý là loài *Anabaena azollae* cộng sinh trong bèo hoa dâu (bèo hoa dâu là một loài dương xỉ thuộc giống *Azolla*) một loại cây dùng làm phân xanh và làm thức ăn gia súc có ý nghĩa rất lớn ở các nước châu Á. *Anabaena azollae* sống trong khoang khí của bèo hoa dâu gồm rất nhiều sợi tảo trông giống như những chuỗi hạt. Bottoley cho rằng trong khoang lá bèo hoa dâu ngoài vi khuẩn lam *Anabaena* còn có các loại *Pseudomonas radicola* và các loại *Azotobacter*. Vi khuẩn lam đã cung cấp cho các vi khuẩn khác các sản phẩm của

quang hợp, còn vi khuẩn thì lại cung cấp ni tơ đã cố định được cho vi khuẩn lam.

Ngoài dạng cộng sinh với bèo hoa dâu, một số loài vi khuẩn lam còn có thể cộng sinh trong các nốt sần của loài cỏ ba lá (*Trifolium alexandrinum*). Đa số các loại vi khuẩn lam có khả năng cố định N_2 thích hợp phát triển trong các môi trường trung tính hoặc kiềm.

Bổ sung vào đất các chất hữu cơ giàu carbon (rơm, rạ...), phân phosphor và phân kali là những biện pháp rất tích cực để đẩy mạnh sự phát triển của vi khuẩn lam và làm tăng cường hoạt động cố định ni tơ của chúng. Trong số các nguyên tố vi lượng cần thiết đối với sự phát triển và đối với hoạt động cố định ni tơ của vi khuẩn lam đáng chú ý hơn cả Mo, B, Co, Mn, ...

* Vi khuẩn nốt sần cộng sinh

Vai trò cố định N_2 quan trọng nhất thuộc về nhóm vi sinh vật cộng sinh. Hiện nay, người ta đã phát hiện được hơn 600 loài cây có vi sinh vật sống cộng sinh có khả năng đồng hóa N_2 thuộc nhiều họ khác nhau. Ở một số cây gỗ hoặc cây bụi nhiệt đới thuộc họ Rabiaceae, các nốt sần chứa vi khuẩn cố định N_2 không phải ở rễ mà ở trên lá.

Đối với nông nghiệp thì cây họ đậu vẫn có giá trị nhất, chúng có thể cố định được khoảng 80-300 kg N/ha. Ví dụ như cây linh lăng có thể cố định được 300kg N/ha, đậu cô ve 80-120 kg/ha. Vi khuẩn sống cộng sinh trong cây họ đậu (Leguminosales) được xếp vào một chi riêng là *Rhizobium*, nhưng hiện nay người ta chia vi khuẩn nốt sần thành 2 nhóm:

- Nhóm mọc nhanh (vi khuẩn nốt sần cỏ ba lá, đậu Hòa Lan, mục túc...) thuộc chi *Rhizobium*. Đây là nhóm vi sinh vật có hoạt động cố định N_2 mạnh nhất

- Nhóm mọc chậm (vi khuẩn nốt sần đậu tương, lạc...) thuộc chi *Bradyrhizobium*.

Các vi sinh vật này thường tập trung ở vùng gần chóp rễ, nơi tập trung nhiều polysaccharide và vùng hình thành lông hút. Rễ cây tiết ra nhiều chất như đường, acid hữu cơ, acid amine, vitamine, flavonoid. . . hấp dẫn vi sinh vật. Các vi khuẩn xâm nhập vào cây qua lông hút và vào tế bào nhu mô rễ. Đôi khi nó có thể đi qua những tế bào bị thương của biểu bì, đặc biệt là ở chỗ phân nhánh của rễ bên. Vi khuẩn nốt sần tác động trở lại bằng cách sản sinh ra một chất nhầy ngoại bào có bản chất polysaccharide. Chất này thúc đẩy cây tổng hợp nên enzyme polygalacturonase tác động nên màng lông rễ, làm cho màng mềm dẻo hơn và vi khuẩn có thể xâm nhập dễ dàng hơn. Nếu vi khuẩn nốt sần của một loài nhất định nào đó không thể lây nhiễm được thì chúng không kích thích hình thành enzyme polygalacturonase ở rễ được. Khi nào nhu mô rễ, vi khuẩn hòa tan vỏ tế bào và 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.

Người ta chia các vi khuẩn nốt sần ra làm nhiều chủng, mỗi chủng ứng với một nhóm cây họ đậu nhất định. Ngoài ra trong phạm vi cùng một chủng vi khuẩn nốt sần cũng có nòi có hiệu quả và không có hiệu quả. Những nòi không có hiệu quả cũng có thể lây nhiễm vào rễ cây họ đậu tương ứng nhưng không đồng hóa được N_2 hay đồng hóa kém và sống trong các nốt sần như cơ thể kí sinh.

Mối quan hệ tương hỗ giữa các cây họ đậu và các vi khuẩn nốt sần là quan hệ cộng sinh. Cây họ đậu cung cấp glucid, nguồn năng lượng ATP và các chất khử như $NADH_2$ để vi khuẩn tiến hành hoạt động khử N_2 thành NH_3 và vi khuẩn cung cấp cho cây các hợp chất ni tơ mà chúng cố định được từ không khí. Tuy nhiên khi mới nhiễm vào rễ, vi khuẩn sống như dạng kí sinh, chưa đồng hóa được N_2 , do đó cây vẫn cần phân đạm. Nếu thiếu đạm và gặp điều kiện bất lợi, sinh trưởng của cây sẽ yếu thậm chí cây sẽ chết.

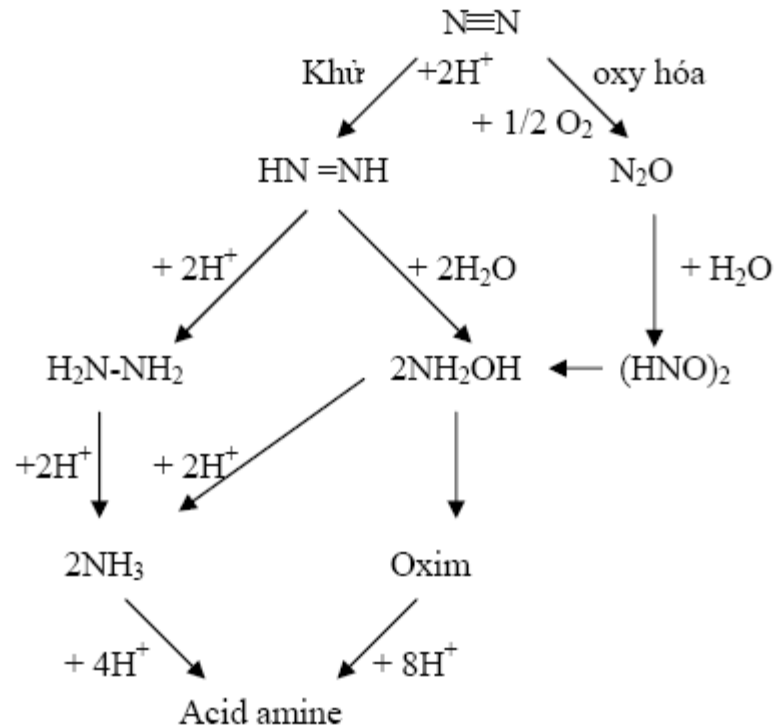
Vào cuối thời kỳ sinh trưởng của cây thì số lượng vi khuẩn nốt sần giảm xuống và biến thành dạng bacteroid. Khi nốt sần bị thối thì vi khuẩn nốt sần vẫn sống và đi ra đất, sinh sản chậm và sống ở trạng thái hoại sinh.

3.4.3. Cơ chế cố định N_2 của vi sinh vật

Cơ chế hóa sinh của quá trình cố định N_2 cho đến nay vẫn chưa được sáng tỏ hoàn toàn, nhưng đa số các nhà nghiên cứu đồng ý với giả thuyết cho rằng NH_3 là sản phẩm đồng hóa sơ cấp của N_2 và có thể nêu ra giả thuyết về 2 con đường cố định N_2 của vi sinh vật sống tự do trong đất như hình 7.

Trong công nghiệp, nhờ các chất xúc tác nên năng lượng dùng cho phản ứng cố định N_2 được giảm nhiều, chỉ vào khoảng 16-20 Kcalo/M, song lượng năng lượng vẫn còn lớn so với trong cơ thể sinh vật. Tốc độ phản ứng nhanh chóng trong tế bào vi sinh vật ở nhiệt độ thấp nhờ có hệ thống enzyme hydrogenase hoạt hóa H_2 và enzyme nitrogenase hoạt hóa N_2 .

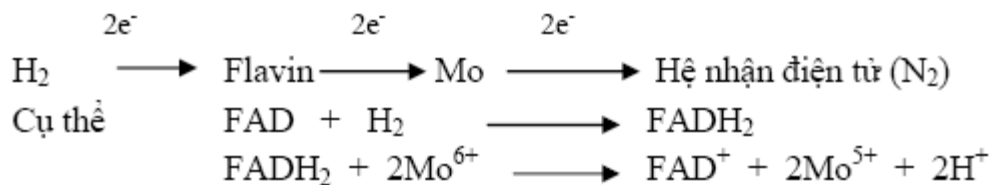
Năm 1961-1962, người ta đã tách từ *Clostridium pasteurianum* hai tiểu phần hoạt hóa H_2 và N_2 . Sau này người ta tìm thấy ở *Azotobacter* cũng có các tiểu phần đó. Trong quá trình hoạt hóa này có sự tham gia của 2 nguyên tố khoáng Mo và Fe.



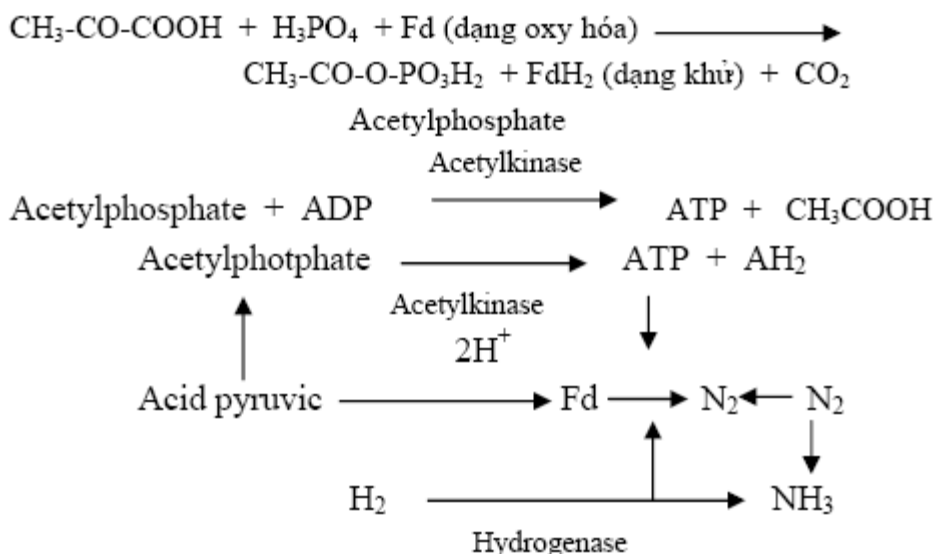
Hình 7: Sơ đồ giả thuyết về các con đường của quá trình cố định N_2

Nguồn hydro để khử N_2 có thể là hydro phân tử (H_2). Trong trường hợp này thì dưới tác dụng của enzyme hydrogenase, điện tử được chuyển theo hệ thống

Nguồn hydro để khử N_2 có thể là hydro phân tử (H_2). Trong trường hợp này thì dưới tác dụng của enzyme hydrogenase, điện tử được chuyển theo hệ thống



Nguồn cho điện tử và hydro là acid pyruvic. Đáng chú ý là trong quá trình chuyển điện tử có sự tham gia tích cực của feredocine (Fd).



Fd là cầu nối giữa 2 hệ enzyme hydrogenase và nitrogenase để cố định N_2 .

Sự cố định N_2 của vi khuẩn nốt sần có thể xảy ra theo sơ đồ phức tạp hơn. Trong các nốt sần có một chất có bản chất hem rất giống với hemoglobin trong máu gọi là leghemoglobin. Nó dễ dàng liên kết với O_2 để biến thành oxyhemoglobin. Leghemoglobin chỉ được tạo nên khi vi khuẩn sống cộng sinh với cây bộ đậu, còn khi nuôi cấy tinh khiết các *Rhizobium* sẽ không tạo leghemoglobin và không cố định được N_2 .

Những nghiên cứu gần đây về quá trình cố định N_2 cho thấy quá trình cố định này đòi hỏi:

- Có sự tham gia của enzyme nitrogenase. Có thể coi đây là nhân tố chìa khóa cho quá trình này. Enzyme này hoạt động trong điều kiện yếm khí.
- Có lực khử mạnh với thế năng khử cao (NAD , NADP ,...)
- Có năng lượng (ATP) đủ và có sự tham gia của nguyên tố vi lượng. Nhóm hoạt động của enzyme nitrogenase có chứa Mo và Fe. Vì vậy sử dụng Mo và Fe cho cây họ đậu thường có hiệu quả rất cao.
- Tiến hành trong điều kiện yếm khí.

Các chất khử là NADH_2 và Fd cùng với năng lượng do hô hấp, quang hợp của cây chủ cung cấp. Sự cố định N_2 cần rất nhiều năng lượng, cần 16 ATP để khử 1 N_2 .

NH_3 tạo thành trong quá trình cố định N_2 được sử dụng dễ dàng vào quá trình amine hóa các cetoacid để tổng hợp một cách nhanh chóng các acid amine, từ đó tham gia vào tổng hợp protein và nhiều quá trình trao đổi chất khác.

4. Cơ sở của việc bón phân hợp lý.

Muốn nâng cao sản lượng cây trồng, một trong những biện pháp cần thiết là đáp ứng nhu cầu dinh dưỡng của cây. Bón phân hợp lý nghĩa là phải xác định lượng phân bón hợp lý cho cây trồng, tỷ lệ các loại phân bón thích hợp, xác định thời kỳ và phương pháp bón phân, biết độ phì của đất (khả năng cung cấp của đất) và mức độ sử dụng phân bón của cây.

Lượng phân bón (LPB của) cần thiết có thể xác định theo công thức:

$$\text{LPB} = \frac{\text{Nhu cầu dinh dưỡng cây} - \text{Khả năng cung cấp của đất}}{\text{Hệ số sử dụng phân bón}}$$

4.1. Nhu cầu dinh dưỡng của thực vật.

Nhu cầu dinh dưỡng của cây là lượng chất dinh dưỡng mà cây cần qua

các thời kỳ sinh trưởng để tạo thành một đơn vị năng suất. Nhu cầu dinh dưỡng có 2 mặt:

- Mặt lượng: số lượng chất dinh dưỡng cây cần để tạo thành một đơn vị năng suất.

- Mặt chất: Các nguyên tố dinh dưỡng khác nhau mà cây cần trong các giai đoạn sinh trưởng nhất định để hình thành năng suất cao nhất.

Có nhu cầu dinh dưỡng tổng số tính toán cho cả chu kỳ sống của cây, nhưng cũng có nhu cầu dinh dưỡng tính cho từng giai đoạn sinh trưởng, nhu cầu dinh dưỡng theo từng nguyên tố riêng biệt.

Nhu cầu dinh dưỡng là chỉ tiêu thay đổi rất nhiều: thay đổi theo từng loại cây, giống cây khác nhau, theo điều kiện và mức độ thâm canh, tùy theo từng loại đất, theo biến động của thời tiết.... Vì vậy việc xác định nhu cầu dinh dưỡng của cây hết sức phức tạp.

Để xác định nhu cầu dinh dưỡng có thể dùng nhiều phương pháp khác nhau:

- Phương pháp lấy lượng chất dinh dưỡng mà cây hút trong quá trình sinh trưởng làm nhu cầu dinh dưỡng. Có 2 cách:

- + *Tiến hành phân tích hàm lượng các chất dinh dưỡng trong cây:* phân tích định kỳ hàm lượng các chất dinh dưỡng trong thân, lá, hoa, quả và toàn cây (để xác định nhu cầu dinh dưỡng từng giai đoạn) hoặc phân tích vào giai đoạn cây tích lũy tối đa trước khi thu hoạch, không phải là lúc cây đã tàn lụi. 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, Srồi qui ra trên một đơn vị sản phẩm thu hoạch. Từ đây có thể tính toán lượng chất dinh dưỡng cần bón cho cây trồng để đạt được một năng suất nhất định nào đấy.

+ Trồng cây trong dung dịch và phân tích lượng chất dinh dưỡng còn lại sau thời gian trồng cây. Các dung dịch dinh dưỡng thường được dùng để trồng cây trong chậu là dung dịch Knop (thích hợp cho lúa mì, lúa mạch, cà chua, đậu, thuốc lá, khoai tây...), dung dịch Prianisnhicop (thích hợp với lúa nước, lúa mì, lúa mạch, ngô...), dung dịch Richter (thường dùng cho lúa mì, đậu, ngô, đay, lúa nước, khoai tây, lanh, thuốc lá ...)

- Phương pháp loại trừ hẳn hay loại trừ một phần chất dinh dưỡng cần nghiên cứu ra khỏi môi trường trong thời kỳ dinh dưỡng nhất định và theo dõi quá trình dinh dưỡng của cây trồng. Với phương pháp này có thể xác định được vai trò của từng nguyên tố nhưng không tính được lượng dinh dưỡng mà cây cần.

Phương pháp bón thêm chất dinh dưỡng vào các thời kỳ sinh trưởng khác nhau và xem năng suất tăng ở thời kỳ nào nhiều nhất. "Hiệu suất từng phần" đối với lượng chất dinh dưỡng đã hút (theo Kimura và Chiba,1962) được tính theo công thức sau:

$$X = \frac{X_n - X_{n-1}}{V_n - V_{n-1}}$$

Trong đó: X: năng suất hạt trên một đơn vị dinh dưỡng

X_{n-1} : năng suất trước khi bón thêm chất dinh dưỡng

X_n : năng suất sau khi bón thêm chất dinh dưỡng

V_{n-1} : lượng chất dinh dưỡng trước khi bón

V : lượng chất dinh dưỡng bón thêm

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.

Đào Thế Tuấn (1969) đã xác định nhu cầu dinh dưỡng của một số cây trồng đối với các nguyên tố đa lượng (Bảng 1).

Bảng 1 . Lượng chất dinh dưỡng (kg) để tạo thành 1 tạ thu hoạch kinh tế

Cây trồng	N	P_2O_5	K_2O
Lúa chiêm	1,4	0,6	4,1
Lúa mùa	1,5	1,1	3,1
Ngô	3,0	0,6	3,0
Đậu tương	3,0	0,7	2,2
Lạc	4,2	0,7	2,5

Bông	15,6	3,6	11,
Khoai lang	2,4	0,1	5
Mía	0,4	0,2	0,7
Đay	1,2	0,5	0,7
Thuốc lá	5,3	1,3	1,5
			7,5

Từ nhu cầu dinh dưỡng, này biết hệ số sử dụng phân bón, biết hàm lượng các chất dinh dưỡng có sẵn trong đất, ta có thể tính ra nhu cầu phân bón.

4.2. Cơ sở của việc bón phân hợp lý.

Để có cơ sở cho việc bón phân hợp lý, ngoài việc xác định nhu cầu dinh dưỡng của cây, còn phải xác định khả năng cung cấp của đất.

4.2.1. Xác định khả năng cung cấp của đất.

Khả năng cung cấp của đất là lượng chất dinh dưỡng trong đất hay 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 phân tích hóa học là phương pháp nhanh chóng nhất.

Để xác định độ phì nhiêu của đất, cần tiến hành phân tích thành phần các nguyên tố dinh dưỡng có trong đất. Hàm lượng dinh dưỡng trong đất gồm 2 chỉ tiêu: tổng số và dễ tiêu.

Lượng chất dinh dưỡng dễ tiêu thường di động trong dung dịch đất. Phân tích lượng dinh dưỡng dễ tiêu cần phải hòa tan trong nước và trong dung môi. Nhưng trên thực tế khó tìm ra được một dung môi hòa tan hết các chất đó như môi trường cây đã hút vì vậy các phân tích vẫn không chính xác tuyệt đối.

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. Lượng tổng số chưa phản ánh đầy đủ về tính chất và độ phì của đất vì cây chỉ sử dụng một số. 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.

- Phương pháp sinh học

Để xác định độ phì nhiêu của một loại đất nào đó, ta lấy một lượng đất nhất định rồi gieo vào đó một lượng hạt nhất định. Trước khi gieo hạt, người ta đã phân tích lượng chất dinh dưỡng chứa trong lượng hạt tương đương với lượng hạt đem gieo. Để cho hạt nảy mầm và cây con sinh trưởng tự nhiên mà không bón gì thêm ngoài tưới nước tinh khiết. Sau một thời gian, các cây con hút kiệt hết các chất dinh dưỡng mà đất có khả năng cung cấp. Tiến hành phân tích toàn bộ chất dinh dưỡng có trong toàn bộ mẫu thu hoạch. Khả năng cung cấp chất dinh dưỡng của

đất sẽ bằng lượng chất dinh dưỡng có trong mẫu cây trừ đi các chất dinh dưỡng trong hạt.

4.2.2. Xác lượng dinh dưỡng mà cây cần

Người ta cũng có thể xác lượng dinh dưỡng mà cây cần từ khi trồng đến khi thu hoạch để cho năng suất tối đa. Vì vậy, phải phân tích thành phần và số lượng các chất vào lúc thu hoạch. Lượng chất dinh dưỡng mà cây cần đã lấy ở trong đất thường tỷ lệ thuận với năng suất.

Lượng chất dinh dưỡng còn phụ thuộc vào nhiều điều kiện ngoại cảnh:

- Khí hậu: khi gặp hạn hán hoặc đất mặn thì lượng tro trong cây càng cao. Củ cải đường càng lên phía Bắc thì nhu cầu N, K nhiều, lại hút ít Ca, P và S.

- Số lượng phân bón: bón nhiều phân, cây hút nhiều (bị lốp đổ là do hút quá nhiều N). Phải dựa vào tổng số và tỷ lệ chất dinh dưỡng mà cây

yêu cầu qua các thời kỳ khác nhau.

- Giống: các giống khác nhau có nhu cầu dinh dưỡng khác nhau.

- Tuổi cây: ở mỗi giai đoạn sinh trưởng yêu cầu về số lượng và tỷ lệ chất dinh dưỡng khác nhau.

- Loại đất: có cây thích nghi pH chua: lúa, cao su, cà phê, khoai tây; có cây thích nghi pH trung tính: ngô, mía; hoặc pH kiềm: bông, củ cải...

Ta có thể kết hợp cả hai phương pháp để tìm ra độ màu mỡ cần thiết của đất.

4.2.3. Phương pháp bón phân hợp lý.

Cơ sở của việc xây dựng chế độ bón phân hợp lý là dựa vào nhu cầu dinh dưỡng của cây và khả năng cung cấp của đất, nhưng phải có phương pháp bón hợp lý.

- Thời kỳ bón phân

Mỗi thời kỳ 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 kỳ cần ưu tiên cung cấp cho cây là thời kỳ khủng hoảng và thời kỳ hiệu suất cao.

Thời kỳ khủng hoảng của một nguyên tố dinh dưỡng là thời kỳ mà thiếu nguyên tố đó sẽ ảnh hưởng xấu nhất đến sinh trưởng và năng suất.

Thời kỳ hiệu suất cao là khoảng thời gian mà nguyên tố dinh dưỡng có tác dụng tốt nhất đến năng suất, 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 Thông thường trong sản xuất thì thời kỳ hiệu suất cao không trùng đúng vào thời kỳ khủng hoảng.

Theo Đào Thế Tuấn, thời kỳ khủng hoảng P đối với lúa là thời kỳ đẻ nhánh, thời kỳ hiệu suất cao là thời kỳ mạ. Thời kỳ khủng hoảng N của ngô (theo Nguyễn Đức Bình) là thời kỳ cây con (từ 3 đến 6 lá). Vì vậy cần ưu tiên cho các thời kỳ đó.

- Phương pháp bón phân thích hợp

Tùy theo từng loại cây trồng và điều kiện để có phương pháp bón phân thích hợp. Có thể sử dụng phương pháp bón lót, bón thúc, bón viên, bón 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. Ưu điểm của bón lót là đỡ tốn công, nhưng cây không thể sử dụng ngay một lúc, phần còn lại dễ bị rửa trôi.

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.

+ Bón thúc là bón nhiều lần vừa thỏa mãn nhu cầu, vừa tránh lãng phí do bị rửa trôi. Tùy theo từng loại cây trồng mà phân phối lượng bón thúc ra các đợt khác nhau. Ví dụ như với lúa, có thể bón thúc đẻ nhánh, bón đón đồng, bón nuôi hạt...

Bón lót kết hợp với bón thúc thì hiệu quả sử dụng phân tốt nhưng phức tạp và tốn khá nhiều công. Với phân đạm và kali, hiệu quả của chúng nhanh và dễ bị rửa trôi nên thường chỉ bón lót một lượng vừa đủ cho sinh trưởng ban đầu của cây trồng, còn chủ yếu là bón thúc.

- Về cách bón:

Thường phân được bón vào đất hay hòa tan vào nước để tưới hoặc phun lên lá... Với các cây rau, hoa, cây giống các loại... thì phun qua lá thường cho hiệu quả cao. Đặc biệt với các phân bón vi lượng, chất điều hòa sinh trưởng và các chế phẩm phun lá thường phải sử dụng phương pháp phun.

Xu hướng chung hiện nay là cố gắng giảm bớt số lần bón phân để giảm số công đầu tư, thuận tiện cho việc cơ giới hóa mà vẫn đảm bảo năng suất cao.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Trần Kim Đồng, Nguyễn Quang Phổ, Lê Thị Hoa. Sinh lý cây trồng. 1991. NXB Đại học và TH chuyên nghiệp, Hà Nội.
2. Hoàng Minh Tấn, Vũ Quang Sáng, Nguyễn Kim Thanh. 2003. Sinh lý thực vật, NXB Đại học Sư phạm.

3. Phạm Đình Thái, Nguyễn Duy Minh, Nguyễn Lương Hùng. 1987. Sinh lý học thực vật, NXB Giáo dục.
4. Nguyễn Tiến Thắng, Nguyễn Đình Huyền. 1998. Sinh hoá hiện đại NXB GD
5. Hoàng Văn Tiến, Lê Khắc Thận, Lê Doãn Diên. 1997. Hoá sinh học. NXB Nông Nghiệp, Hà Nội.
6. Vũ Văn Vụ, Vũ Thanh Tâm, Hoàng Minh Tấn. 1998. Sinh lý học thực vật. NXB Giáo dục.
7. Linlöh Taiz, Eduardo Zeiger. 1998. Plant Physiology. University of California.

Chương 4

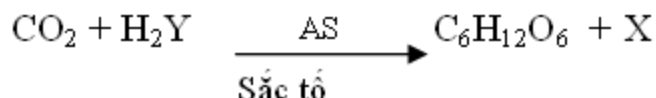
QUANG HỢP

4.1. Khái niệm, các hình thức tiến hoá và ý nghĩa quang hợp.

4.1.1. Khái niệm quang hợp.

Quang hợp là một khái niệm tổng quát về quá trình sử dụng năng lượng ánh sáng để tổng hợp chất hữu cơ từ CO₂ xảy ra trong cơ thể thực vật.

Có thể tổng quát quá trình quang hợp bằng phương trình:



Trong đó: Y là S đối với sinh vật quang khử.

X là O₂ đối với sinh vật quang hợp.

Phương trình trên là kết quả cuối cùng của những biến đổi phức tạp qua nhiều giai đoạn:

- Sắc tố của thực vật hút quang tử tạo ra trạng thái kích thích điện tử của sắc tố. Những biến đổi quang lý xảy ra với phân tử sắc tố làm thay đổi mức năng lượng của chúng.

- Các quá trình quang hoá khởi nguyên sử dụng năng lượng từ của sắc tố hút vào biến đổi thành chất khử NADPH₂ và ATP nhờ quá trình quang phân ly nước và photophoryl hoá quang hoá.

- Sử dụng NADPH và ATP để khử CO₂ tạo sản phẩm sơ cấp của quang hợp.

- Tổng hợp các hợp chất hữu cơ khác từ sản phẩm sơ cấp của quang hợp.

Dựa vào bản chất của các giai đoạn trên, người ta chia quang hợp ra 2 giai đoạn, thường được gọi là 2 pha: pha sáng và pha tối.

4.1.2. Các hình thức tiến hoá của quang hợp.

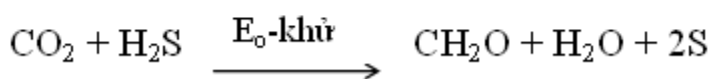
Dựa vào hình thức dinh dưỡng người ta chia sinh vật thành 2 nhóm: sinh vật tự dưỡng và sinh vật dị dưỡng

Sinh vật tự dưỡng là sinh vật tự tổng hợp được chất hữu cơ cho cơ thể từ các chất vô cơ của môi trường, còn sinh vật dị dưỡng không có khả năng đó mà sử dụng nguồn chất hữu cơ do nhóm sinh vật tự dưỡng cung cấp.

Sinh vật tự dưỡng tồn tại ở nhiều mức tiến hoá khác nhau:

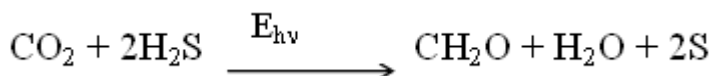
- Sinh vật tự dưỡng đơn giản nhất là sinh vật hoá năng hợp. Đặc điểm quan trọng nhất của nhóm sinh vật này là khả năng tổng hợp chất hữu cơ từ chất vô cơ (CO_2) nhờ năng lượng thải ra của chính các phản ứng oxi hoá xảy ra trong cơ thể - tức là sử dụng năng lượng hoá học để tổng hợp chất hữu cơ nên gọi là hoá năng hợp. Nguồn cung cấp H^+ của nhóm sinh vật này là H_2S .

Ví dụ ở vi khuẩn nitrat hoá Nitrococcus sử dụng NH_3 làm cơ chất cho phản ứng oxi hoá tạo năng lượng, sau đó sử dụng năng lượng đó để tổng hợp chất hữu cơ từ CO_2 :



- Bước tiến hoá quan trọng của sinh vật tự dưỡng là xuất hiện sắc tố trong cấu trúc cơ thể.

Nhờ có sắc tố các sinh vật này sử dụng được năng lượng ánh sáng để tổng hợp chất hữu cơ từ CO_2 . Nguồn cung cấp H^+ để khử CO_2 là H_2S hay một số chất khác như H_2 , axit béo ...



Đây là nhóm sinh vật quang khử.

- Quang hợp là hình thức tiến hoá cao nhất của nhóm sinh vật tự dưỡng. Quang hợp sử dụng nguồn năng lượng vô tận là năng lượng ánh sáng mặt trời và nguồn cung cấp H^+ là H_2O , một nguồn vật chất phong phú trên trái đất. Do vậy sản phẩm của quang hợp tạo ra rất phong phú, có ý nghĩa quyết định sự tồn tại của sinh giới.

4.1.3. Ý nghĩa quang hợp.

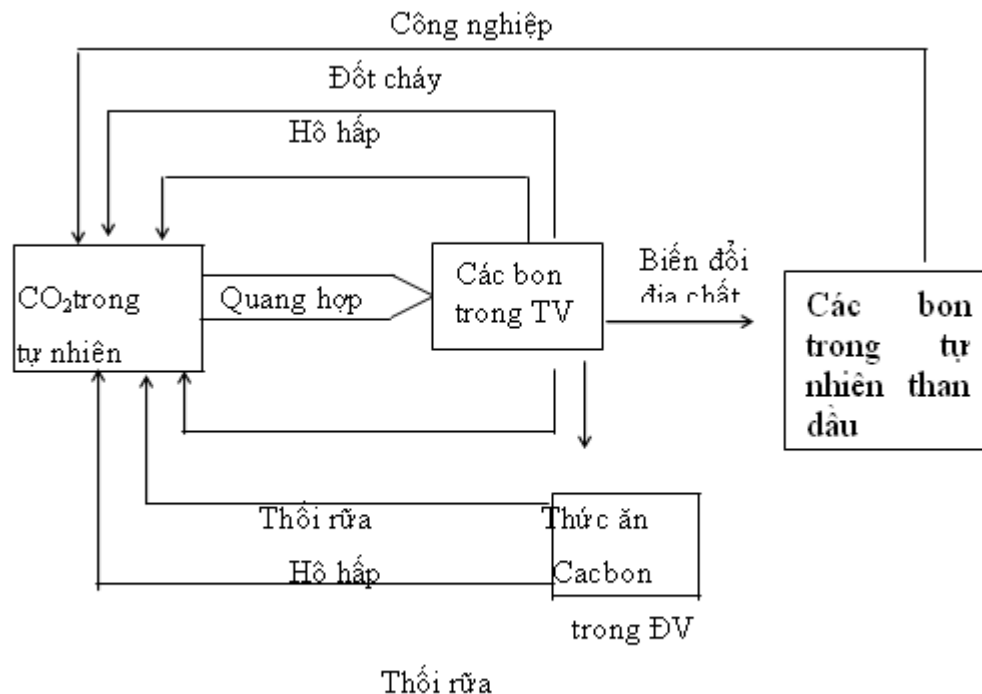
Quang hợp là quá trình sinh lý trung tâm của thực vật, có ý nghĩa quan trọng về nhiều mặt.

- Trước hết quang hợp có vai trò quan trọng đến các hoạt động sống của thực vật. Quang hợp chuyển hoá năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học dự trữ trong cơ thể. Nhờ hô hấp năng lượng hoá học được chuyển hoá thành ATP cung cấp cho mọi hoạt động sống của cơ thể. Quang hợp tổng hợp các chất hữu cơ để xây dựng nên cấu trúc cơ thể và làm nguyên liệu cho các hoạt động sống xảy ra trong cơ thể.

- Quang hợp còn là quá trình có ý nghĩa quyết định sự tồn tại của sinh giới. Nhờ có quang hợp, thực vật trở thành sinh vật sản xuất. Sự tồn tại của sinh vật sản xuất quyết định sự tồn tại của sinh vật tiêu thụ

- Đối với con người, quang hợp còn có ý nghĩa quan trọng đặc biệt, quang hợp cung cấp nguyên liệu, nhiên liệu, lương thực, thực phẩm, dược phẩm cho nhu cầu của con người.

- Quang hợp còn có ý nghĩa lớn lao với môi trường. Nhờ có quang hợp mà tỷ lệ CO_2/O_2 của trái đất ổn định, nhờ đó sự sống được duy trì. Nếu không có quang hợp sử dụng CO_2 thì lượng CO_2 khổng lồ được thải ra hàng ngày qua các hoạt động sống của sinh vật (hô hấp, thối rữa) do hoạt động của các ngành công nghiệp, do đốt cháy ... sẽ làm cho lượng CO_2 tăng cao, lượng O_2 giảm sút đến mức sự sống bị diệt vong. Ngoài ra lượng CO_2 tăng cao còn gây nên nhiều thảm họa về môi trường khác.



Hình 1. Vai trò quang hợp trong tự nhiên

4.2. Bộ máy quang hợp.

4.2.1. Thành phần bộ máy quang hợp.

Bào quan trực tiếp thực hiện quá trình quang hợp là lục lạp. Thành phần lục lạp rất phức tạp phù hợp với chức năng quan trọng nó đảm nhận

Trong thành phần lục lạp, ngoài những chất tham gia cấu trúc nên lục lạp như protein, lipit, glucit còn những nhóm chất tham gia trực tiếp vào cơ chế quang hợp. Nhóm chất này có nhiều thành phần khác nhau: các sắc tố quang hợp, hệ vận chuyển điện tử quang hợp,

các enzym, các hợp chất cao năng ATP, ADP Sau đây là một số nhóm quan trọng.

4.2.1.1. Sắc tố quang hợp.

Trong lục lạp có 3 nhóm sắc tố chính là chlorophyll, carotenoid và phicobilin. Ở thực vật bậc cao có chlorophyll, carotenoid, còn ở thực vật bậc thấp thêm nhóm phicobilin.

- Chlorophyll. Năm 1913 Winstater đã xác định được cấu tạo của phân tử chlorophyll. Cấu trúc cơ bản của chlorophyll là nhân porphyrin. Nhân porphyrin do 4 vòng pyrol nối với nhau bằng các cầu metyl tạo thành vòng khép kín. Giữa nhân có nguyên tử Mg tạo nên cấu trúc dạng hèm. Bên cạnh các vòng pyrol còn có vòng phụ thứ 5. Điều đặc biệt quan trọng là trên nhân porphyrin hình thành 10 nối đôi cách là cơ sở của hoạt tính quang hoá của chlorophyll.

Từ nhân porphyrin có hai gốc rượu là metol (CH_3OH) và fytol ($\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$) nối vào tại C_{10} và C_7 .

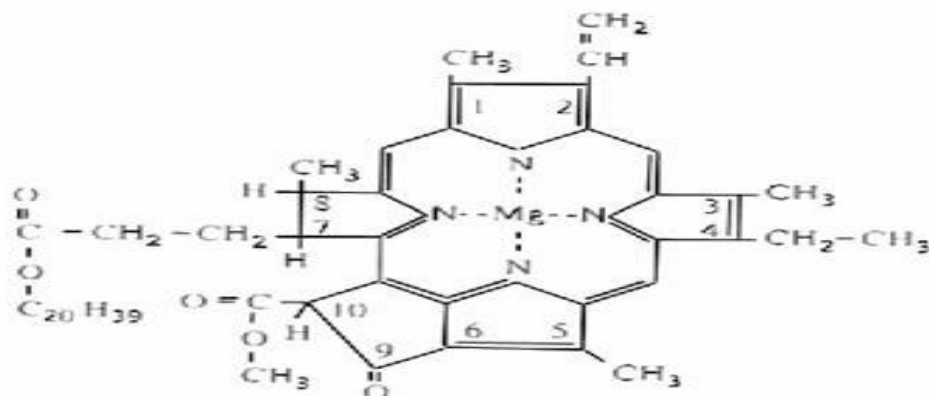
Có nhiều loại phân tử chlorophyll. Các loại chlorophyll đều có phần cấu trúc giống nhau, đó là nhân porphyrin và 2 gốc rượu. Mỗi loại chlorophyll được đặc trưng riêng bởi các nhóm bên khác nhau tạo nên một số tính chất khác nhau.

Chlorophyll là chất có hoạt tính hoá học cao, vừa có tính axit, vừa có tính kiềm. Đặc biệt chlorophyll có những tính chất lý học quan trọng giúp cho chúng thực hiện chức năng trong quang hợp.

Tính chất lý học quan trọng nhất là chlorophyll có khả năng hấp thụ năng lượng ánh sáng chọn lọc. Quang phổ hấp thụ cực đại của chlorophyll vùng tia xanh (λ : 430-460 nm) và vùng ánh sáng đỏ (λ : 620-700 nm). Nhờ khả năng hấp thụ ánh sáng mạnh nên chlorophyll có hoạt tính quang hoá. Khi hấp thụ năng lượng từ các lượng tử ánh sáng, năng lượng của các lượng tử đã làm biến đổi cấu trúc của chlorophyll làm cho phân tử chlorophyll trở thành trạng thái giàu năng lượng - trạng thái kích động điện tử. Ở trạng thái đó phân tử chlorophyll thực hiện các phản ứng quang hoá tiếp theo.

Một tính chất quan trọng khác của chlorophyll là có khả năng huỳnh quang. Nhờ khả năng huỳnh quang mà năng lượng được truyền qua các hệ sắc tố để tập trung vào hai tâm quang hợp.

Nhờ những tính chất trên nên chlorophyll là sắc tố có vai trò quan trọng trong quang hợp. Chlorophyll tiếp nhận năng lượng ánh sáng truyền năng lượng ánh sáng thành năng lượng điện tử của chlorophyll để rồi biến đổi năng lượng điện tử thành năng lượng hoá học tích trữ trong ATP cung cấp cho quá trình tổng hợp chất hữu cơ.



Hình 2. Cấu tạo Chlorophyll. a

- Carotenoid: Carotenoid là nhóm sắc tố phụ tạo nên các loại màu sắc của cây xanh. Carotenoid gồm 2 nhóm có thành phần khác nhau: caroten và xantophyl.

+ Caroten: có công thức tổng quát $C_{40}H_{56}$.

+ Xantophyl: có công thức tổng quát $C_{40}H_nO_m$

(trong đó: $n = 52 \div 58$; $m = 1 \div 6$)

Caroten cũng có khả năng hấp thụ ánh sáng chọn lọc. Quang phổ hấp thụ cực đại của nhóm sắc tố này nằm ở khoảng 420-500nm. Như vậy nhóm này hấp thụ ánh sáng có bước sóng ngắn. Nhóm carotenoid hấp thụ khoảng 10-20% tổng năng lượng ánh sáng và hấp thụ 30-50% tổng bức xạ sóng ngắn chiếu vào lá.

Carotenoic cũng có khả năng huỳnh quang nhờ đó mà năng lượng ánh sáng do nhóm này hấp thụ có thể truyền sang cho chlorophyll để chuyển đến 2 tâm quang hợp.

Chức năng chính của nhóm sắc tố này là hấp thụ năng lượng ánh sáng rồi truyền sang cho chlorophyll.

Một chức năng rất quan trọng khác của carotenoic là bảo vệ chlorophyll. Có thể xem carotenoic là cái lọc ánh sáng thu bớt năng lượng của các tia bức xạ có năng lượng lớn, nhờ đó bảo vệ cho chlorophyll tránh bị phân huỷ khi chịu tác động của các tia bức xạ có năng lượng lớn.

- Ficobilin: ficobilin là nhóm sắc tố phụ phổ biến ở thực vật bậc thấp. Ficobilin cũng có 2 nhóm khác nhau: Ficocyanin và Ficoerytrin.

Cấu trúc Ficobilin gồm 4 vòng pyrol nối với nhau bằng cầu methyl tạo nên dạng mạch thẳng. Ficobilin hấp thụ ánh sáng ở vùng có bước sóng trung bình ($\lambda = 540-620 \text{ nm}$).

4.2.1.2. Hệ vận chuyển điện tử quang hợp.

Tham gia vào quá trình quang hợp có nhiều chất có khả năng oxi hoá khử thuận nghịch để thực hiện chức năng vận chuyển e trong quang hợp.

* Các chất quinon: đây là nhóm chất rất phổ biến gồm nhiều chất khác nhau như coenzim Q, vitamin K, plastoquinon (P_Q); Phức hệ protein -Fe-S; plastocyanin (Pc); Ferredoxin (Fed) xytocrom Các chất này tham gia vào chuỗi vận chuyển điện tử tách ra từ hệ quang hoá 2.

* Phức hệ Fe-S-protein. Năm 1982 Rieske đã phát hiện ra phức hệ có chứa Fe, S của protein trong hệ thống vận chuyển điện tử quang hợp. Trong chuỗi chuyển điện tử quang hợp, phức hệ này liên kết với xytocrom F và xytocrom b_6 tạo nên một hệ thống có khả năng oxy hoá plasto quinon và khử plasto cianin.

* Plastocyanin. Đây là một loại protein có chứa Cu tham gia vào vận chuyển điện tử từ phức hợp Fe-S-protein đến P_{700} .

* Xytocrom: xytocrom là hệ vận chuyển điện tử quan trọng trong cơ thể sống. Có nhiều loại xytocrom khác nhau với chức năng khác nhau.

Trong quang hợp có các loại xytocrom b_6 , xytocrom F, xytocrom b_{559} tham gia vào các vị trí khác nhau của chuỗi vận chuyển điện tử quang hợp.

* Ferredoxin. Ferredoxin là phân tử protein không có cấu trúc hem. Trong thành phần axit amin không có Histidin, Tritophan, Metionin.

Ferredoxin có thế khử cao ($E^0 = -0,43v$) nên tham gia vào quá trình khử trong hệ thống vận chuyển điện tử quang hợp và một số quá trình khử khác.

4.2.2. Cấu tạo lục lạp.

4.2.2.1. Hình thái lục lạp.

Lục lạp là một bào quan lớn trong tế bào. Lục lạp thường có dạng hình bầu dục với chiều dài 4-6 μm , chiều rộng khoảng 2-3 μm .

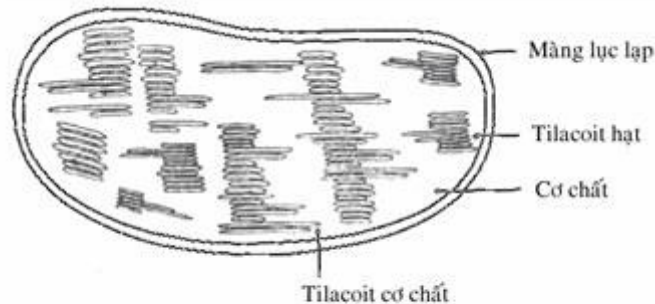
Số lượng lục lạp trong tế bào thay đổi tùy loại cây, tùy trạng thái sinh lý của cây, tùy tuổi cây. Trong mỗi tế bào có khoảng 20-100 lục lạp. Tế bào đang quang hợp mạnh số lượng có thể nhiều hơn.

Lục lạp có khả năng tự di chuyển vị trí, chiều quay trong tế bào để có thể bảo vệ lục lạp khi gặp ánh sáng quá mạnh, đồng thời có thể tăng khả năng hấp thụ ánh sáng khi ánh sáng yếu. Khi ánh sáng mạnh, lục lạp quay hướng song song với chiều các tia sáng làm giảm tiết diện tiếp xúc với ánh sáng nên lục lạp được bảo vệ. Ngược lại, khi ánh sáng có cường độ thấp, lục lạp quay vuông góc với chiều các tia sáng làm tăng diện tích tiếp xúc với ánh sáng, tận dụng được nhiều ánh sáng cho quang hợp.

4.2.2.2. Cấu trúc lục lạp.

Bao bọc lục lạp là lớp màng kép gồm hai màng cơ sở cách nhau bởi lớp dịch đệm. Bên trong màng là cơ chất của lục lạp. Thành phần hoá học của cơ chất lục lạp chủ yếu là protein, lipid, glucit và các sản phẩm khác của quá trình quang hợp.

Khối cơ chất lục lạp không đồng nhất mà có các lamen nằm lẫn vào trong đó. Có loại lamen nằm riêng rẽ từng chiếc trong cơ chất, đó là Tilacoit cơ chất. Ở nhiều lục lạp các lamen thường xếp chồng lên nhau tạo ra các hạt (granum), đó là các tilacoit hạt. Tùy loại tế bào mà lục lạp chứa dạng Tilacoit cơ chất là chính hay dạng tilacoit hạt là chính. Ở các loại Tảo Tilacoit cơ chất là chủ yếu. Ở thực vật C_3 lục lạp kiểu tilacoit hạt chiếm ưu thế. Ở thực vật C_4 trong lục lạp của tế bào bao bó mạch chứa tilacoit cơ chất còn lục lạp của tế bào thịt lá (Mezophyll) lại chứa Tilacoit hạt là chính.



Hình 3. Cấu trúc lục lạp

Lamen là màng quang hợp, nơi diễn ra các hoạt động của pha sáng quang hợp. Lamen được cấu tạo nên từ loại lớp màng cơ sở, mỗi màng có chiều dày khoảng 10-30nm. Giữa hai lớp màng là lớp dịch đệm dày 100nm. Trên mỗi màng cơ sở ngoài protein và lipid còn có các loại sắc tố, hệ vận chuyển điện tử các enzym ... sắp xếp theo trật tự xác định phù hợp với chức năng quang hợp.

Màng lamen không nhẵn mà trên đó có các hạt nhỏ đường kính khoảng 20nm, đó là các quang toxom. Quang toxom được xem là đơn vị cấu trúc cơ sở của lục lạp. Thành phần quang toxom có 50% lipid, gần 50% protein và các sắc tố hệ vận chuyển điện tử, enzym ... Trong mỗi quang toxom có 160 phân tử chlorophyll a, 70 phân tử chlorophyll b, 48 phân tử carotenoic, 46 phân tử quinon, 2 nguyên tử Mn, 18 nguyên tử Fe, 6 nguyên tử Cu ...

Năm 1932 Emerson và Arrnon khi nghiên cứu cơ chế quang hợp đã phát hiện thấy khi khử 1 phân tử CO_2 cần sử dụng một lượng sắc tố và các chất vận chuyển điện tử nhất định. Tập hợp hệ thống các chất tham gia khử một phân tử CO_2 là đơn vị quang hợp. Thành phần một đơn vị quang hợp gồm 2400 phân tử chlorophyll, 24 phân tử quinon, 24 phân tử plasto quinon, 8 phân tử xytocrom b, 4 phân tử xytocrom F, 4 phân tử plastoxianin, 4 phân tử P_{700} . Ngoài ra còn các chất vận chuyển điện tử trung gian, các enzym tham gia photphoryl hoá.

Sự sắp xếp của các thành phần trong đơn vị quang hợp phù hợp với quá trình photphoryl hoá được tiến hành tại đây.

4.3. Pha sáng quang hợp.

4.3.1. Đặc tính quang hoá của ánh sáng.

Ánh sáng mặt trời là nguồn năng lượng vô tận cung cấp cho nhu cầu của quang hợp. Bản chất ánh sáng là những hạt lượng tử (Foton) mang năng lượng được truyền đi liên tục theo dạng sóng. Sóng ánh sáng có bước sóng rộng từ 100-100.000 nm, trong đó ánh sáng nhìn thấy được có bước sóng 380-700 nm. Ánh sáng vùng bước sóng này có bức xạ mạnh nhất và có ý nghĩa với quang hợp nên được gọi là vùng ánh sáng sinh lý.

Năng lượng của ánh sáng được tính theo phương trình của Einstein

$$E = h\nu = hc/\lambda$$

Trong đó:

E là năng lượng của Foton (eV) hay của Einstein (Kcalo)

H: hằng số planc ($6,625 \cdot 10^{-34}$)

γ : Tần số ánh sáng.

λ : bước sóng ánh sáng (nm)

C: tốc độ ánh sáng ($3 \cdot 10^{10}$ cm/s)

Từ công thức trên chúng ta có thể tính được năng lượng của các tia sáng có bước sóng cụ thể:

$$E = \frac{1242}{\lambda} \text{ (eV)}$$

Tuy nhiên năng lượng của 1 proton quá nhỏ nên thường người ta tính năng lượng ánh sáng trên đơn vị Einstein. Đơn vị Einstein là năng lượng của số proton do một mol (có $6 \cdot 10^{23}$ phân tử) chất nào đó hấp thụ. Một phân tử hấp thụ proton, như vậy 1 mol phân tử sẽ hấp thụ được $6 \cdot 10^{23}$ proton và năng lượng của Einstein l

$$E = \frac{1242}{\lambda} \cdot 6 \cdot 10^{23} \text{ (eV)} = \frac{1242}{\lambda} \cdot 6 \cdot 10^{23} \times 3,82 \cdot 10^{-23} \text{ Kcalo}$$

Các trị số năng lượng của Foton

TT	λ (nm)	ν	E/Foton (eV)	E/Einstei n (Kcalo)	Số Foton/Kcal o
1	400	760	3,12	71	$0.83 \cdot 10^{23}$
2	500	600	2,50	57	$1.05 \cdot 10^{23}$
3	600	500	2,08	48	$1.25 \cdot 10^{23}$
4	700	428	1,78	42	$1.44 \cdot 10^{23}$

Qua các trị số cho thấy năng lượng của ánh sáng tỷ lệ với λ . Trong vùng ánh sáng sinh lý (380-800nm) tia đỏ có năng lượng bé nhất, ngược lại số Foton/Kcalo lại lớn nhất.

Một tính chất rất quan trọng khác của ánh sáng là ánh sáng có khả năng gây ra những biến đổi lý hoá của các chất khi các chất hấp thụ được các Foton. Đó là tính chất quang hoá của ánh sáng. Các phân tử có hoạt tính quang hoá khi hấp thụ foton, toàn bộ năng lượng của foton sẽ truyền sang cho điện tử của phân tử đó làm cho điện tử giàu năng lượng hơn trạng thái bình thường. Trạng thái này của phân tử gọi là trạng thái kích động điện tử. Ở trạng thái kích động điện tử, một điện tử của nguyên tử nhận thêm năng lượng của foton truyền cho nên giàu năng lượng hơn nên nó chuyển lên mức quỹ đạo cao hơn. Quỹ đạo mới này tùy thuộc mức năng lượng của foton cung cấp. Việc chuyển một điện tử sang quỹ đạo mới gây ra sự phân bố lại điện tích trong toàn bộ nguyên tử làm cho nguyên tử trở thành trạng thái kích động và có khả năng phản ứng cao.

Nguyên tử ở trạng thái kích động điện tử không bền nó chỉ tồn tại trong thời gian ngắn. Từ trạng thái giàu năng lượng, năng lượng của điện tử nhanh chóng mất đi để quay lại trạng thái ban đầu. Năng lượng có thể mất đi ở nhiều dạng:

- Mất đi dưới dạng nhiệt.
- Mất đi dưới dạng huỳnh quang.
- Mất đi dưới dạng kích thích.
- Mất đi dưới dạng hoá năng ...

4.3.2. Giai đoạn quang lý.

Quang lý là giai đoạn đầu tiên của pha sáng quang hợp. Trong giai đoạn này xảy ra những biến đổi về tính chất vật lý của phân tử sắc tố khi hấp thụ năng lượng ánh sáng. Giai đoạn này có hai hoạt động chính xảy ra là sự hấp thụ năng lượng của sắc tố và sự truyền năng lượng do các sắc tố hấp thụ được đến hai tâm quang hợp (P_{700} và P_{680}). Kết quả của giai đoạn này là hai tâm quang hợp tiếp nhận được năng lượng ánh sáng để tham gia vào các phản ứng quang hoá.

4.3.2.1. Sự hấp thụ năng lượng ánh sáng của sắc tố.

Khi phân tử chlorophyll hấp thụ tia sáng có năng lượng lớn như tia xanh, điện tử của chlorophyll sẽ được nâng lên quỹ đạo cao hơn, đó là trạng thái singlet 2. Trạng thái singlet.2 tồn tại không bền, nó chỉ tồn tại tại $10^{-12}s$ rồi thải năng lượng để quay về trạng thái ban đầu hay năng lượng mất đi một ít để trở về mức trung gian - trạng thái singlet-1.

Khi phân tử chlorophyll hấp thụ tia đỏ điện tử của chlorophyll nhận năng lượng của foton đỏ truyền cho trở nên giàu năng lượng và chuyển sang quỹ đạo có năng lượng lớn hơn quỹ đạo cơ sở, đó là trạng thái singlet-1 của chlorophyll. Trạng thái này tồn tại trong thời gian rất ngắn, khoảng $10^{-9}s$. Năng lượng của điện tử thải ra để quay về quỹ đạo cơ sở. Điện tử có thể thải năng lượng ở nhiều dạng: năng lượng kích thích, năng lượng huỳnh quang, năng lượng nhiệt ... Năng lượng của điện tử ở trạng thái singlet-1 của sắc tố cũng có thể không mất đi hoàn toàn mà chỉ mất đi một ít để tồn tại ở trạng thái triplet.

Trạng thái triplet của chlorophyll tồn tại bền hơn 2 trạng thái singlet, với thời gian khoảng 10^{-3} s. Điện tử ở trạng thái này có khả năng tham gia vào các phản ứng quang hoá để thực hiện các giai đoạn tiếp theo của quang hợp.

Tóm lại kết quả của giai đoạn hấp thụ ánh sáng của sắc tố là đã chuyển năng lượng ánh sáng (E_{hv}) thành năng lượng của các e của sắc tố (E_e).

4.3.2.2. Sự truyền năng lượng.

Trong lục lạp có nhiều loại sắc tố, mỗi loại sắc tố lại có rất nhiều phân tử. Khi có ánh sáng các sắc tố phân bố ở các vùng khác nhau có khả năng hấp thụ ánh sáng khác nhau. Đồng thời không phải mọi sắc tố khi nhận được năng lượng ánh sáng đều có thể thực hiện phản ứng quang hoá mà chỉ có các phân tử chlorophyll. Hai tâm quang hợp (P_{700} , P_{680}) trực tiếp tiến hành các phản ứng quang hoá.

Bởi vậy cần có sự truyền năng lượng từ các sắc tố nhận được năng lượng sang các sắc tố khác và cuối cùng truyền năng lượng cho hai tâm quang hợp để thực hiện phản ứng quang hoá.

Có hai hình thức truyền năng lượng trong các sắc tố: truyền đồng thể và truyền dị thể.

- Truyền đồng thể là quá trình truyền năng lượng từ phân tử sắc tố giàu năng lượng sang phân tử sắc tố nghèo năng lượng trong cùng 1 loại sắc tố.

- Truyền dị thể là quá trình truyền năng lượng từ phân tử sắc tố giàu năng lượng sang phân tử sắc tố nghèo năng lượng. Cơ sở của quá trình truyền năng lượng dị thể là nhờ hiện tượng huỳnh quang. Phân tử giàu năng lượng thải năng lượng ở dạng ánh sáng huỳnh quang và phân tử nghèo năng lượng sẽ hấp thụ năng lượng từ ánh sáng huỳnh quang đó. Cơ chế dị thể chỉ xảy ra việc truyền năng lượng từ các sắc tố có cực đại hấp thụ ở bước sóng ngắn sang các sắc tố có cực đại hấp thụ ở bước sóng dài hơn. Nhờ vậy mà năng lượng do các loại carotenoic, chlorophyll b, chlorophyll a hấp thụ được sẽ truyền đến cho P_{700} , P_{680} .

4.3.3. Giai đoạn quang hoá.

4.3.3.1. Quang hoá sơ cấp PSI và PSII.

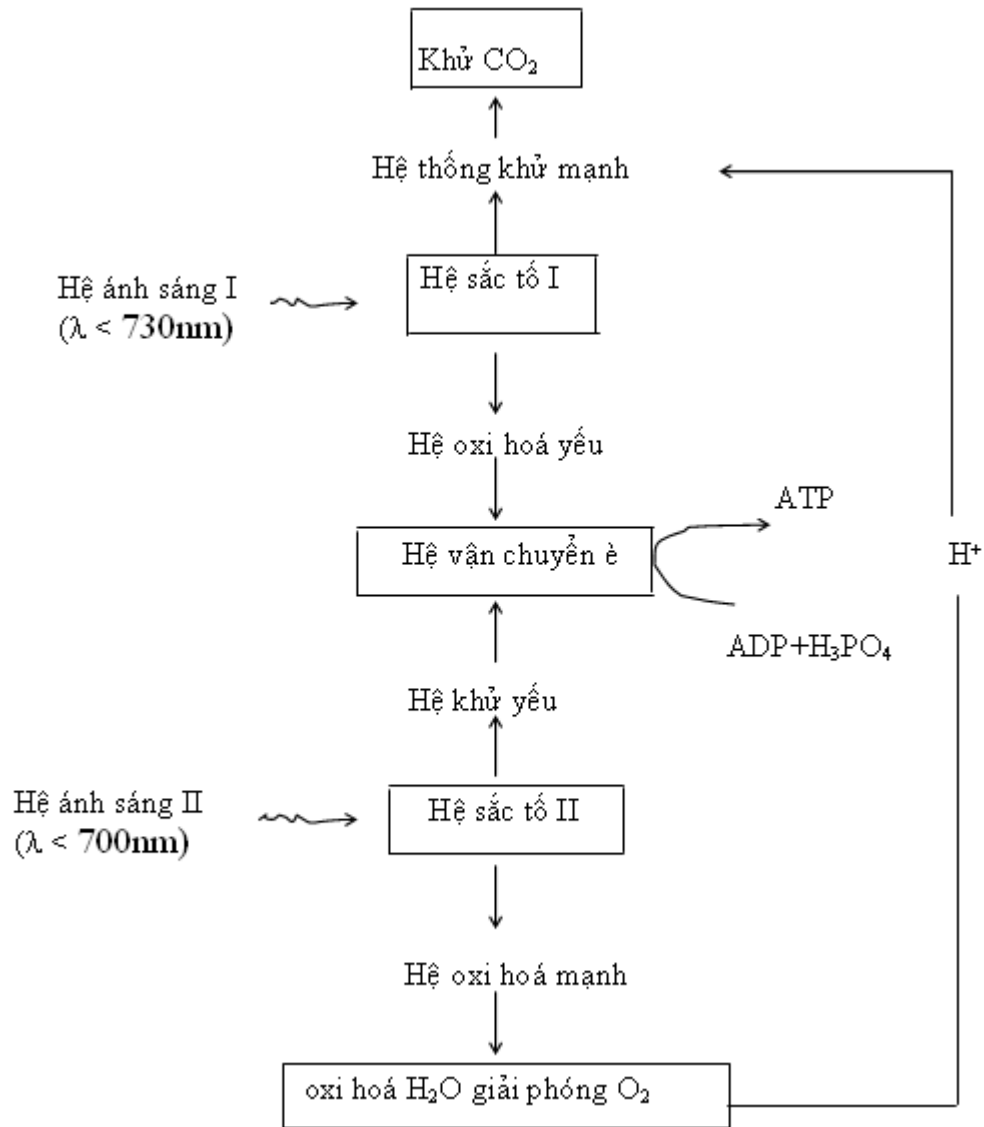
Quang hoá là giai đoạn chuyển hoá năng lượng điện tử của các sắc tố thành năng lượng ATP. Quang hoá được thực hiện tại hai tâm quang hợp.

- Tâm quang hợp I. tham gia vào hoạt động của tâm quang hợp I có hệ ánh sáng I, là những ánh sáng có bước sóng dài ($\lambda > 730\text{nm}$). Hệ sắc tố I gồm carotenoic, chlorophyll b, chlorophyll a-660, chlorophyll a-670, chlorophyll a-678, chlorophyll a-683, chlorophyll a-690 tham gia vào hoạt động hấp thụ năng lượng ánh sáng hệ I và truyền năng lượng đến tâm quang hợp I (chlorophyll- P_{700}). Từ P_{700} thực

hiện chuỗi vận chuyển è quang hợp nhờ hệ quang hoá I để tạo ATP và NADPH_2 . Hệ vận chuyển điện tử của tâm quang hợp I gồm có một số chất oxi hoá, Ferredoxin, xytocrom b_6 , xytocrom F.

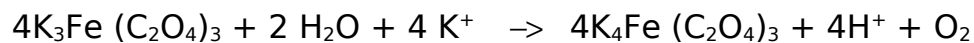
- Tâm quang hợp II: tham gia vào tâm quang hợp II có hệ ánh sáng II, là những ánh sáng có bước sóng ngắn hơn hệ ánh sáng I ($\lambda < 700\text{nm}$). Hệ sắc tố II gồm có xantophyll, chlorophyll b, chlorophyll a-680, chlorophyll a-660, chlorophylla-670 ... tiếp nhận ánh sáng hệ II rồi truyền năng lượng cho tâm quang hợp II (P_{680} hay P_{690}). Từ tâm quang hợp II điện tử được truyền qua hệ quang hoá II là quinon, plastoquinon, xytocrom b_{559} để sang tâm quang hợp I (P_{700}). Đặc biệt tham gia vào hoạt động của tâm quang hợp II có H_2O với sự quang phân ly nước sẽ cung cấp H^+ và è cho quá trình photphoryl hoá và tổng hợp NADPH_2 .

Qua hai hệ quang hoá xảy ra ở hai tâm quang hợp có mối liên quan nhau qua quá trình quang phân ly nước và photphoryl hoá không vòng. Mối quan hệ giữa 2 tâm quang hợp được thực hiện qua sơ đồ sau:



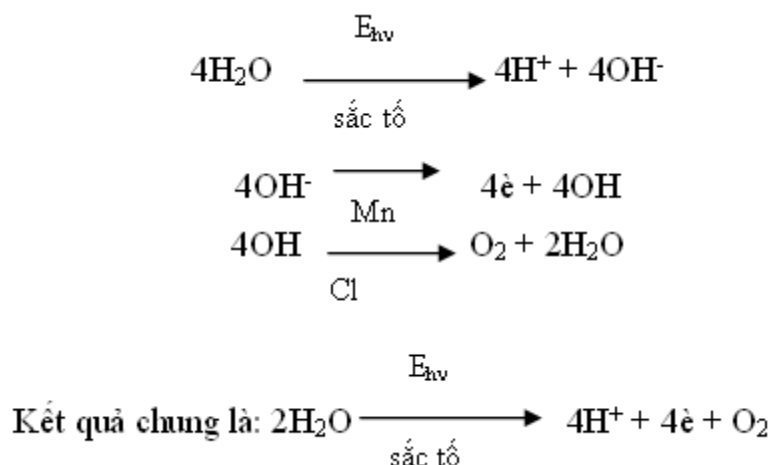
4.3.3.2. Quang phân ly nước.

Quang phân ly nước là một quá trình rất quan trọng trong pha sáng quang hợp đã được Hill và cộng sự nghiên cứu từ năm 1937. Trong môi trường vô bào tác giả cho H₂O, lục lạp tách rời, các chất oxi hoá như K₃Fe (C₂O₄)₃, xytocrom C, NADP rồi chiếu sáng vào hỗn hợp đó. Phản ứng phân huỷ nước xảy ra theo phương trình sau (phản ứng được gọi là phản ứng Hill).



Nhờ năng lượng ánh sáng, với sự tham gia của sắc tố và các chất oxy hoá, nước đã bị phân huỷ thành H⁺, e và O₂

Cơ chế quang phân ly nước xảy ra qua nhiều phản ứng



Sản phẩm do quang phân ly nước là O_2 , H^+ và e^- . O_2 thải ra môi trường, e^- thực hiện chuỗi vận chuyển điện tử quang hợp để tổng hợp ATP và NADPH_2 , H^+ kết hợp với NADP^+ hình thành NADPH_2 .

Như vậy H_2O đóng vai trò chất cung cấp H^+ và e^- để tạo chất khử NADPH_2 tham gia quá trình khử CO_2 trong pha tối. Do vậy việc dùng H_2O làm nguyên liệu quang hợp là một bước tiến quan trọng trong quá trình tiến hoá của các hình thức tự dưỡng.

4.3.3.3. Photphorryl hoá.

Trong pha sáng quang hợp năng lượng ánh sáng được chuyển thành năng lượng chứa đựng trong hợp chất cao năng ATP. Quá trình sử dụng năng lượng ánh sáng để tổng hợp ATP trong quang hợp là quá trình photphorryl hoá quang hoá.

Năm 1954 Arnon phát hiện ra hai hình thức photphorryl hoá quang hoá là photphorryl hoá vòng và photphorryl hoá không vòng. Đến năm 1969 ông lại phát hiện thêm một hình thức photphorryl hoá đặc biệt ở cây mọng nước là photphorryl hoá vòng giả.

* *photphorryl hoá vòng*:

Quá trình photphorryl hoá xảy ra ở hệ quang hoá I. Quá trình này xảy ra trong điều kiện yếm khí với sự có mặt của các chất oxi hoá như vitamin K, Ferredoxin ...

Ánh sáng hệ I tác động vào hệ sắc tố I và điện tử giàu năng lượng do nhận thêm năng lượng ánh sáng được chuyển đến tâm quang hợp I (P_{700}). Qua hệ thống vận chuyển điện tử của hệ quang hoá I, điện tử được di chuyển theo con đường vòng: xuất phát từ P_{700} rồi quay trở lại P_{700} . Điện tử được vận chuyển theo 2 chiều ngược nhau: Chiều ngược gradient năng lượng (từ P_{700} đến chất oxi hoá X), và chiều thuận gradient năng lượng (từ X quay trở lại P_{700}). Trong quá trình di chuyển thuận chiều năng lượng, năng lượng thải ra dẫn qua nhiều giai đoạn. Giai đoạn nào đủ điều kiện sẽ tổng hợp ATP, đó là giai đoạn từ xytocrom b đến xytocrom F. Ngoài ra ở một số trường hợp còn có thể tạo thêm 1

ATP ở giai đoạn Feredoxin đến xytocrom b₆. Hiệu quả năng lượng của photphoryl hoá vòng phụ thuộc vào năng lượng của foton cung cấp.

- Nếu sử dụng foton đỏ (năng lượng trung bình là 42 Kcalo/M) hiệu quả năng lượng là:

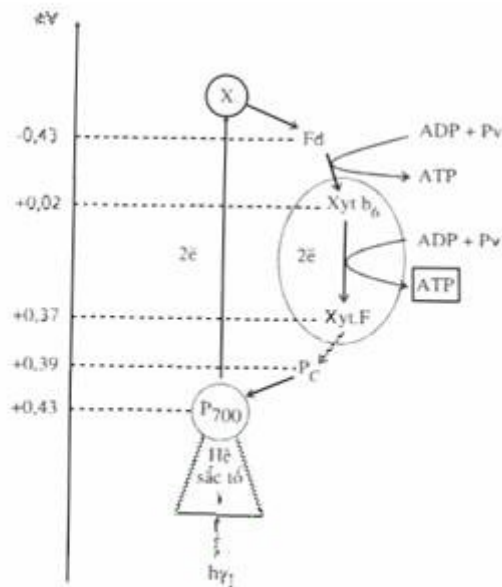
$$\frac{7,3}{42,2} \cdot 100 \approx 9 \%$$

- Nếu sử dụng foton xanh (năng lượng trung bình là 65 Kcalo/M) hiệu quả năng lượng là:

$$\frac{7,3}{65,2} \cdot 100 \approx 6 \%$$

Vì để tạo 1 ATP cần có 2e tham gia phản ứng.

Như vậy hiệu quả năng lượng của photphoryl hoá vòng rất thấp.



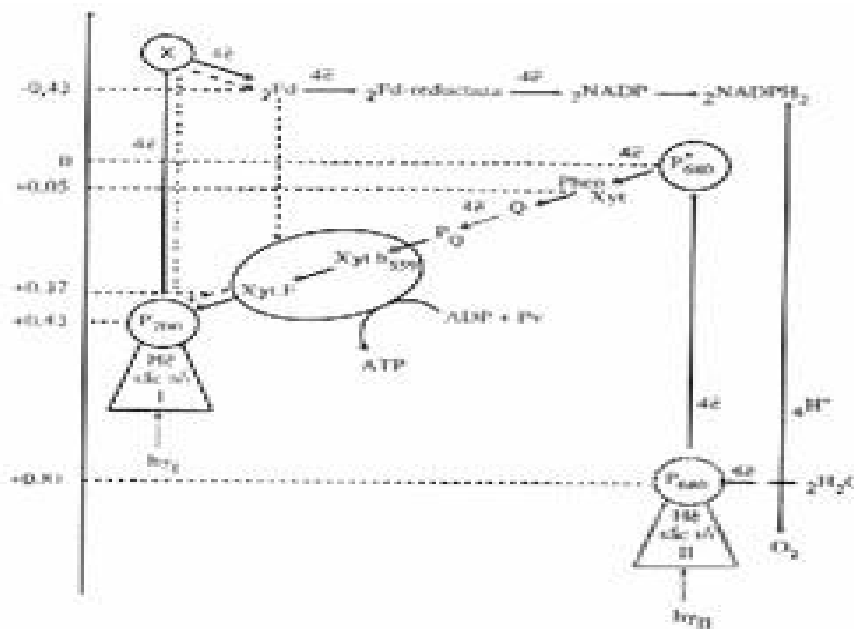
Hình 4. Phosphoryl hoá vòng

* *Photophoryl hoá không vòng.*

Photophoryl hoá không vòng thực hiện qua cả hai hệ quang hoá. Tham gia vào photophoryl hoá không vòng có nước với quá trình quang phân ly nước cung cấp điện tử cho photophoryl hoá.

Nước bị oxi hoá bởi hệ thống oxi hoá trong lục lạp, sau đó điện tử đến khử P₆₈₀. Điện tử từ P₆₈₀ tiếp nhận năng lượng do hệ sắc tố II truyền cho sẽ được di chuyển qua hệ quang hoá II, hệ quang hoá I đến P₇₀₀. Từ P₇₀₀ điện tử nhận năng lượng từ hệ sắc tố I để chuyển đến cho hệ quang hoá I, rồi khử NADP thành NADP⁻ kết hợp với 2H⁺ tách ra từ quang phân ly nước để tạo NADPH₂.

Trong quá trình di chuyển từ hệ quang hoá II sang hệ quang hoá I, năng lượng được dùng để tổng hợp ATP. Như vậy kết quả phosphoryl hoá vòng cho 2 loại sản phẩm ATP và NADPH₂.



Hình 5. Phosphoryl hoá không vòng

4.4. Pha tối quang hợp.

Sau khi pha sáng tạo ra ATP và NADPH₂ giai đoạn tiếp theo của quang hợp là sử dụng ATP, NADPH₂ để tổng hợp nên các chất hữu cơ từ CO₂, đó là quá trình đồng hoá CO₂. Quá trình đồng hoá CO₂ là một chuỗi các phản ứng hoá sinh nhờ các enzym xúc tác. Quá trình này chỉ sử dụng sản phẩm của ánh sáng tạo ra trong pha sáng là ATP, NADPH₂ dùng làm năng lượng và lực khử mà không dùng trực tiếp năng lượng ánh sáng nên được gọi là phản ứng tối, pha tối.

Có nhiều con đường đồng hoá CO₂ xảy ra trong thực vật, mỗi con đường đặc trưng cho một nhóm thực vật nhất định. Cho đến nay đã phát hiện được 3 con đường đồng hoá CO₂ xảy ra ở lá đó là chu trình Calvin-Benson, chu trình Hatch-Slack và chu trình CAM. Ngoài ra còn có quá trình đồng hoá CO₂ xảy ra ở rễ.

4.4.1. Chu trình Calvin-Benson.

4.4.1.1. Phương pháp nghiên cứu của Calvin.

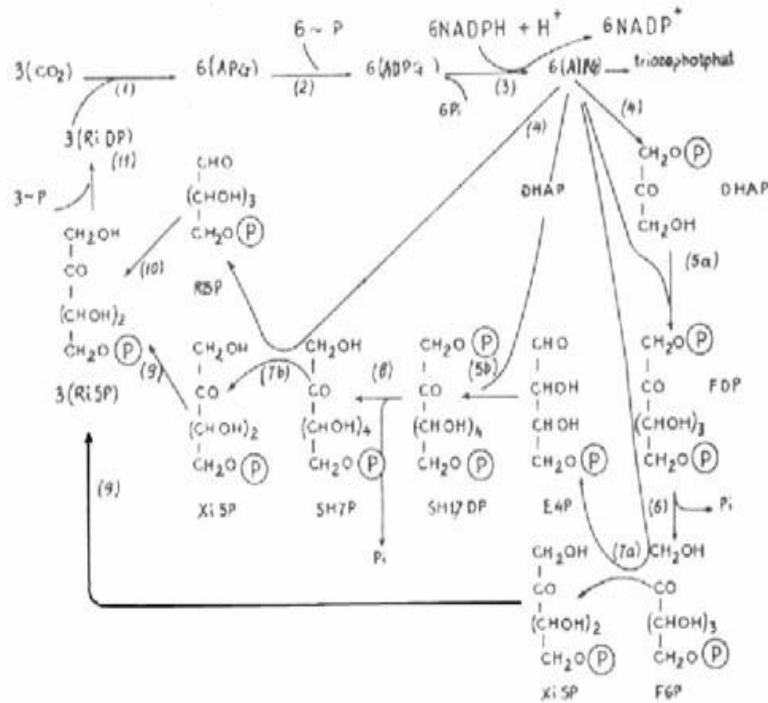
Vào những năm 1948-1954 hai nhà khoa học là Calvin và Benson đã dùng đồng vị phóng xạ C¹⁴ gắn vào CO₂ để tiến hành nghiên cứu con đường biến đổi CO₂ trong pha tối quang hợp.

Bằng cách cho Chlorella quang hợp với ¹⁴CO₂, sau những thời gian quang hợp xác định (sau 1'', 2'', 3'' ...) tiến hành cố định mẫu để không cho chlorella tiếp tục quang hợp. Chiết rút các sản phẩm của quá trình đồng hoá ¹⁴CO₂, dùng sắc ký phóng xạ để tách riêng các sản

phẩm và định tính để xác định các sản phẩm được tạo ra từ $^{14}\text{CO}_2$ theo tuần tự thời gian sau khi *Chlorella* tiến hành quang hợp với $^{14}\text{CO}_2$. Qua phân tích các tác giả đã xác định được sản phẩm tạo ra đầu tiên trong quá trình đồng hoá CO_2 là APG, chất nhận CO_2 là Ribolozo 1,5 dP và quá trình đồng hoá CO_2 xảy ra theo chu trình khép kín - đó là chu trình Calvin-Benson, hay còn gọi là chu trình C_3 vì sản phẩm đầu của quá trình đồng hoá CO_2 theo con đường này là hợp chất có 3C (APG).

4.4.1.2. Cơ chế chu trình.

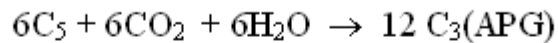
- Sơ đồ chung



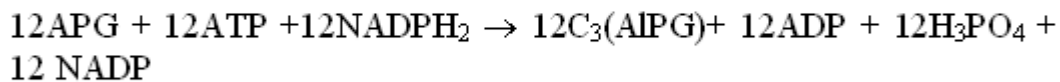
Hình 6. Chu trình Calvin

Kết quả chu trình C_3 : chu trình xảy ra qua 3 giai đoạn:

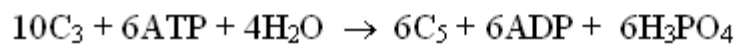
- Giai đoạn tiếp nhận CO_2

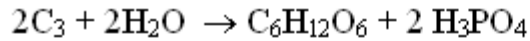


- Giai đoạn khử APG

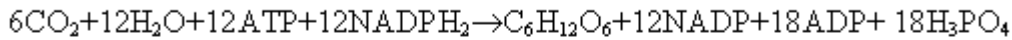


- Giai đoạn tái tạo C_5



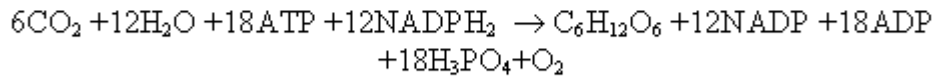
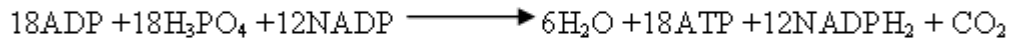


Kết quả chung của chu trình

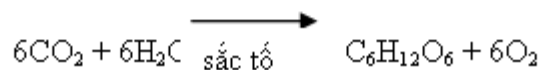


Kết hợp với pha sáng ta có

AS



AS



Sản phẩm chu trình Calvin là $C_6H_{12}O_6$, từ $C_6H_{12}O_6$ sẽ tạo nên tinh bột, các hợp chất hữu cơ khác. Có thể nói mọi chất hữu cơ có trong cây đều được tạo ra từ quang hợp.

4.4.2. Chu trình Hatch-Slack.

Năm 1943 Cacvanho nghiên cứu lục lạp của mía thấy cấu trúc của nó không đồng đều như lục lạp của nhiều cây khác. Năm 1963 Tacchepski và Cacpilop cũng phát hiện lại điều đó đồng thời tìm thấy sản phẩm đầu tiên của pha tối quang hợp ở cây này không phải là APG như chu trình C_3 mà là hợp chất có 4 nguyên tử cacbon là axit malic. Đến năm 1966 Hatch và Slack tiếp tục nghiên cứu vấn đề này một cách hoàn chỉnh hơn và đã xác định được cơ chế đồng hoá CO_2 đặc trưng ở một số cây một lá mầm như mía, ngô, kê ... xảy ra theo chu trình khác với chu trình C_3 . Đó là chu trình Hatch-Slack hay chu trình C_4 .

4.4.2.1. Đặc điểm của thực vật C_4 .

Nhóm thực vật một lá mầm đồng hoá theo Chu trình C_4 có cấu tạo giải phẫu và hoạt động sinh lý khá đặc trưng.

Về hình thái giải phẫu trong lá của nhóm thực vật này có hai loại tế bào khác nhau. Tế bào thịt lá (Mezophyll) nằm ngay sát dưới lớp biểu bì. Tế bào bao bó mạch nằm giữa lá, bao quanh bó mạch. Kích thước tế bào lớn hơn, lục lạp dạng lamén và to hơn lục lạp tế bào mezophyll. Các tế bào xếp sát nhau không có gian bào. Số lượng ty thể, peroxysom nhiều hơn ở tế bào mezophyll.

Tế bào mezophyll nằm sát biểu bì nên có thể tiếp nhận trực tiếp CO_2 từ không khí khuếch tán qua khí khổng. Những sản phẩm quang hợp tạo ra ở đây lại khó đưa đến bó mạch dẫn để vận chuyển đi nuôi

các bộ phận khác của cây. Ngược lại tế bào bao bó mạch nằm sâu trong lá nên không thể tiếp nhận CO_2 từ không khí cung cấp, những sản phẩm tạo ra ở đây chuyển vào hệ mạch dẫn dễ dàng.

Về hoạt động sinh lý, sinh thái, nhóm thực vật C_4 cũng có những đặc trưng riêng. Nhu cầu nhiệt độ cho quang hợp cao hơn thực vật C_3 . Cường độ ánh sáng bão hoà cao hơn rất nhiều so với thực vật C_3 . Ngược lại nhu cầu nước, điểm bù CO_2 lại thấp hơn thực vật C_3 . Một đặc điểm rất quan trọng của thực vật C_4 là không có quang hô hấp cho nên cường độ quang hợp cao hơn nhiều so với thực vật C_3 .

4.4.2.2. Đặc điểm của chu trình C_4

Đặc điểm chủ yếu của chu trình Hatch-Slack là quá trình đồng hoá xảy ra hai giai đoạn ở hai tế bào khác nhau.

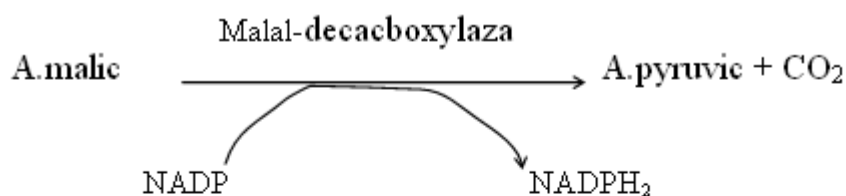
- Quá trình cacboxyl hoá APEP (Axit photpho enol pyruvic) tạo nên axit oxalo acetic,. Quá trình này xảy ra ở tế bào mezophyll, sau đó A.oxalo bị khử thành axit malic.

- Quá trình decacboxyl hoá axit malic tạo CO_2 và A.pyruvic. CO_2 tách ra từ A.Malic được Ribulozo 1,5 dP tiếp nhận thực hiện chu trình Calvin để tạo sản phẩm sơ cấp quang hợp là $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ sau đó tạo tinh bột.

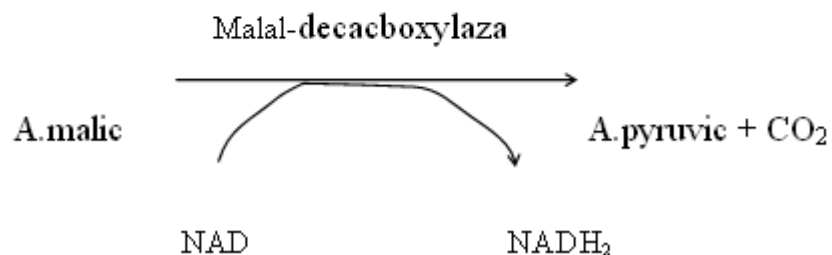
Việc chuyển axit malic từ tế bào thịt lá vào tế bào bao bó mạch có ý nghĩa quan trọng trong quá trình đồng hoá CO_2 của thực vật C_4 . Ở tế bào bao bó mạch do nằm sâu trong lá nên không tiếp nhận được CO_2 từ không khí. Nhờ axit malic từ tế bào mezophyll chuyển vào để decacboxyl hoá tạo CO_2 nội bào cung cấp cho chu trình Calvin.

Có 3 kiểu cacboxyl hoá axit malic xảy ra ở các nhóm thực vật khác nhau:

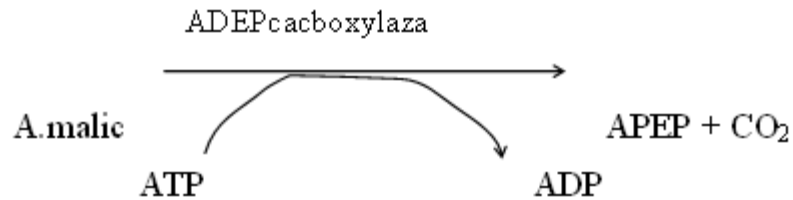
- Ở ngô, củ cải ... xảy ra decacboxyl:



- Ở rau dền, kê xảy ra decacboxyl hoá:



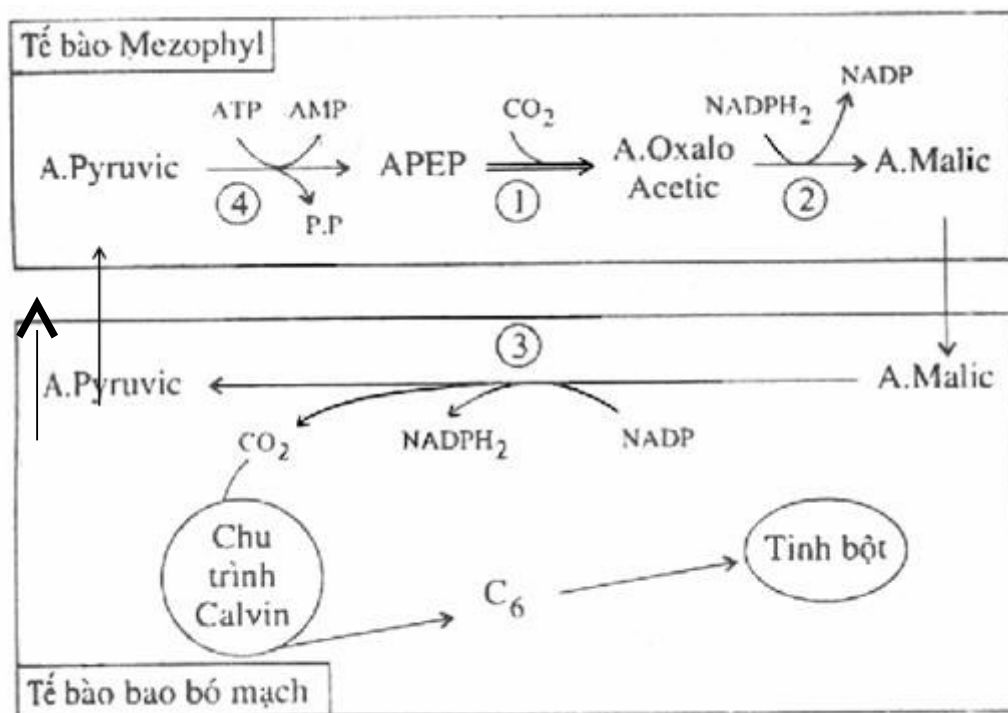
- Ở một số cây khác quá trình decacboxyl hoá xảy ra hoàn toàn khác hai nhóm cây trên:



Như vậy ở hầu hết các cây C_4 (ngô, kê, rau dền, củ cải, mía ...) chu trình C_4 xảy ra như nhau (theo sơ đồ)

Còn ở một số cây có hình thức decarboxyl hoá axit malic thứ 3 thì chu trình C_4 có sự thay đổi. Không có giai đoạn biến axit pyruvic thành A.P.E.P mà sử dụng luôn A.P.E.P do A.malic tạo ra để tiếp nhận CO_2 .

4.4.2.3. Chu trình C_4 :



Hình 7. Chu trình C_4

4.4.3. Chu trình CAM (Crassulacean Acid Metabolism).

Trong điều kiện khí hậu khô nóng kéo dài, nhất là ở vùng sa mạc, núi đá vôi ... có nhiều nhóm thực vật có kiểu đồng hoá CO_2 rất đặc biệt thích nghi với điều kiện khô nóng hạn hán kéo dài. Do điều kiện khô nên một số cây có kiểu thích nghi đặc trưng. Để tiết kiệm nước ở nhóm cây này chỉ mở khí khổng để thực hiện quá trình thoát hơi nước vào ban đêm còn ban ngày khí khổng đóng. Do vậy ban đêm lá mới có CO_2 của không khí cung cấp cho quang hợp.

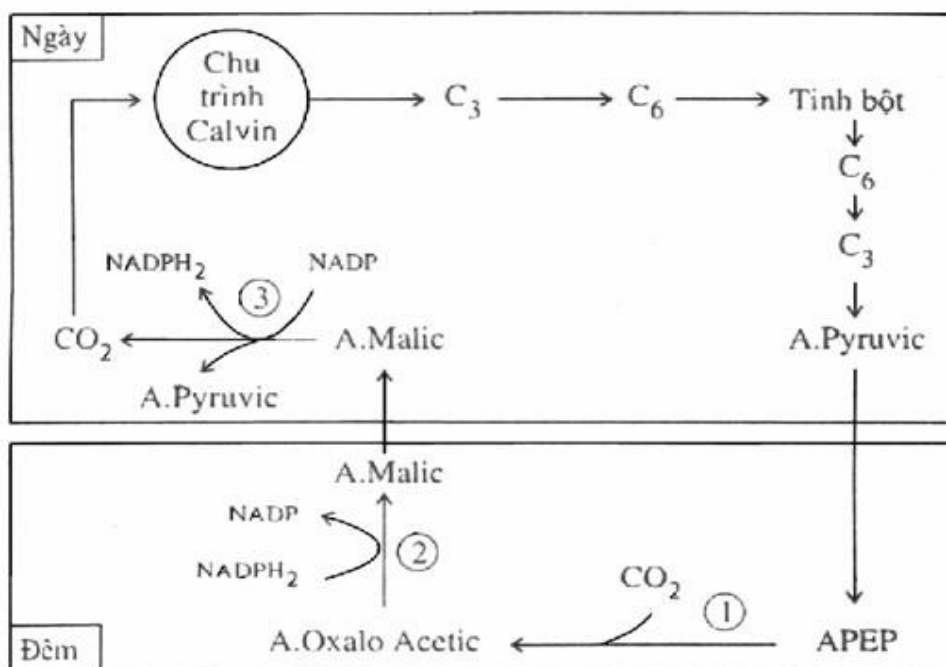
4.4.3.1. Đặc trưng của chu trình CAM.

Khác với thực vật C_4 ở thực vật CAM con đường đồng hoá CO_2 xảy ra 2 giai đoạn được tách biệt nhau về thời gian:

- Giai đoạn Cacboxyl hoá APEP để tạo axit oxalo acetic, sau đó axit oxalo acetic bị khử thành axit malic. Giai đoạn này xảy ra vào ban đêm khi khí khổng mở, lá tiếp nhận được CO_2 từ môi trường.

- Giai đoạn decacboxyl hoá axit malic để tạo CO_2 và axit pyruvic. CO_2 này tham gia vào chu trình Calvin để tạo ra $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ từ đó tạo tinh bột, giai đoạn này xảy ra vào ban ngày.

4.4.3.2. Chu trình.



Hình 8. Chu trình CAM

Tóm lại quá trình đồng hoá CO_2 là quá trình phức tạp xảy ra nhiều con đường khác nhau, trong mỗi con đường xảy ra nhiều giai đoạn gồm nhiều phản ứng khác nhau. Trong các con đường đó, chu trình Calvin là con đường cơ bản, thông qua đó tạo sản phẩm sơ cấp của quang hợp là $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$.

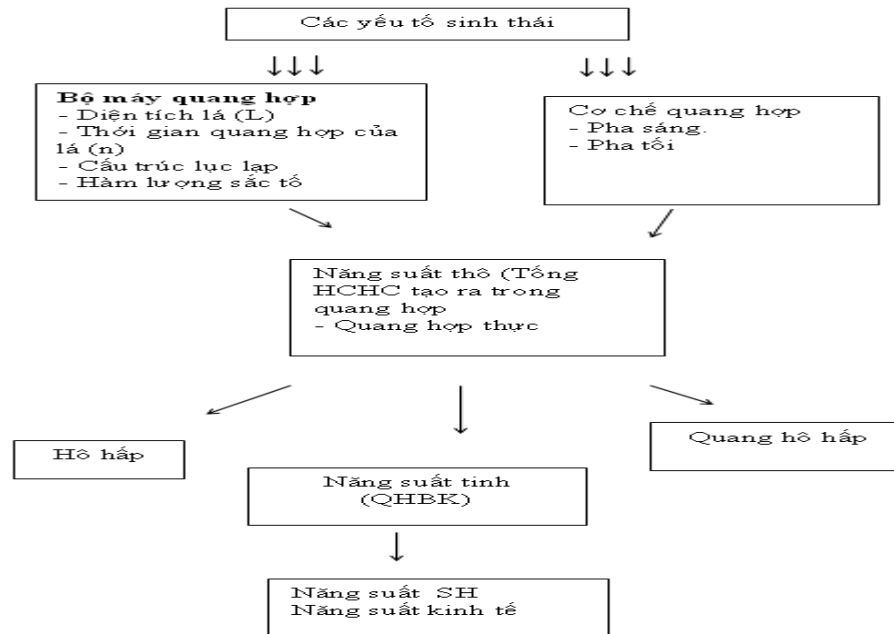
4.4.4. So sánh một số đặc điểm của 3 nhóm.

Đặc điểm	Thực vật C_3	Thực vật C_4	Thực vật CAM
Cấu tạo lá	<ul style="list-style-type: none"> - 1 loại tế bào tham gia quang hợp (tế bào thịt lá) - Tế bào có cấu trúc xếp lớp 	<ul style="list-style-type: none"> - 2 loại tế bào tham gia QH + Tế bào thịt lá + Tế bào bao bó mạch - Thịt lá mỏng hướng tâm - Bao bó mạch xếp lớp. 	<ul style="list-style-type: none"> - 1 loại tế bào tham gia quang hợp (tế bào thịt lá) - Thịt lá có cấu trúc xếp lớp.

Hoạt động khí khổng	- Khí khổng mở ban ngày	Khí khổng mở ban ngày	Khí khổng mở ban đêm
Cấu trúc lục lạp	Lục lạp dạng hạt	- Thịt lá: hạt - Bao bó mạch: lamen	Thịt lá: hạt
Nhu cầu t° tối ưu	10-25°C	30-45°C	30-45°C
Nhu cầu ánh sáng	- Trung bình - Điểm no thấp 1/3 AS mặt trời toàn phần	- Mạnh - Không có điểm no	- Thay đổi. - Điểm no thấp, 1/3 AS mặt trời toàn phần.
Điểm bù CO ₂	30-70 mol/l	0-10mol/l	Thay đổi
Nhu cầu H ₂ O	Cao	Thấp (bằng 1/2 thực vật C ₃)	Thấp
Sự kìm hãm O ₂ nồng độ cao	- Có	- Không (O ₂ 1-100% không ảnh hưởng)	Có
Quang hô hấp	Có	Không	Có hay không
Chất nhận CO ₂	Ri 1,5 dP	- PEP - Ri 1,5 dP	- PEP - Ri 1,5 dP
Sản phẩm	APG (C ₃)	A.oxalo (C ₄)	- Sáng: APG - Tối: A.oxalo
Tốc độ đồng hoá	- Chậm (10-35 mg/dm ² /h)	- Cao (40-60 mg/dm ² /h)	- Rất chậm(< 10mgCO ₂ /dm ² /h)

4.5. Ảnh hưởng các điều kiện ngoại cảnh đến quang hợp.

Quang hợp là quá trình sinh lý cơ bản của thực vật. Quá trình này liên quan chặt chẽ đến các yếu tố của môi trường. Ngược lại quang hợp cũng có vai trò làm thay đổi các yếu tố môi trường do hoạt động của nó. Các nhân tố sinh thái ảnh hưởng đến quang hợp nhiều mặt. Trước hết các nhân tố sinh thái ảnh hưởng đến sự phát triển của bộ máy quang hợp như bộ lá, lục lạp, số lượng sắc tố ... Các nhân tố sinh thái ảnh hưởng trực tiếp hay gián tiếp đến cơ chế quang hợp. Trên cơ sở đó ảnh hưởng đến sản phẩm tạo ra của quang hợp - năng suất thô của cây. Ảnh hưởng của các nhân tố sinh thái đến quang hợp được thể hiện một cách tổng quát qua sơ đồ sau:



4.5.1. Ảnh hưởng của ánh sáng đến quang hợp.

Trong các yếu tố bên ngoài thì ánh sáng là nhân tố quan trọng nhất tham gia trực tiếp vào quá trình quang hợp và có vai trò quyết định đến quá trình quang hợp. Ảnh hưởng của ánh sáng đến quang hợp vừa phụ thuộc cường độ ánh sáng vừa phụ thuộc chất lượng ánh sáng.

4.5.1.1. Ảnh hưởng của cường độ ánh sáng.

Biên độ ánh sáng tác động đến quang hợp khá rộng. Quang hợp có thể tiến hành ngay ở điều kiện ánh sáng có cường độ thấp như ánh sáng trắng, ánh sáng đèn dầu ... Tuy nhiên ở điều kiện ánh sáng yếu thì quang hợp xảy ra rất yếu, sản phẩm tạo ra không đủ bù cho lượng chất hữu cơ bị hô hấp phân huỷ. Ở điều kiện ánh sáng này quang hợp biểu kiến có trị số âm.

Khi cường độ ánh sáng tăng, cường độ quang hợp tăng lên đến mức bằng cường độ hô hấp thì quang hợp biểu kiến đạt trị số không. Trị số ánh sáng mà quang hợp biểu kiến bằng không là điểm bù ánh sáng. Tùy nhóm thực vật mà điểm bù ánh sáng thay đổi từ 25-85 Kcalo/dm²/h, cường độ hô hấp bằng cường độ quang hợp và đạt 1-3 mg/CO₂/dm²/h.

Cường độ quang hợp tiếp tục tăng tỷ lệ thuận với cường độ ánh sáng cho đến khi ánh sáng đạt đến điểm no ánh sáng. Điểm no ánh sáng là cường độ ánh sáng mà khi vượt qua điểm đó cường độ quang hợp không thay đổi hoặc có chiều hướng giảm xuống mặc dù cường độ ánh sáng tiếp tục tăng. Tùy nhóm cây mà điểm no ánh sáng dao động khoảng 2000-6000 Kcalo/dm²/h. Đối với thực vật C₄ hầu như không có điểm no ánh sáng vì ở nhóm thực vật này cường độ ánh sáng tăng, cường độ quang hợp tăng liên tục mà không có điểm dừng.

Đối với thực vật C_3 khi ánh sáng có cường độ quá mạnh làm giảm quá trình quang hợp. Quang hợp giảm do ánh sáng có cường độ mạnh làm phá huỷ cấu trúc bộ máy quang hợp, có ảnh hưởng xấu đến quá trình oxi hoá của sắc tố, làm giảm hoạt tính enzym quang hợp ...

Ảnh hưởng của cường độ ánh sáng đến quang hợp còn phụ thuộc vào nhiều yếu tố khác.

Trước hết thành phần loài khác nhau có nhu cầu ánh sáng khác nhau. Các loài ưa sáng có nhu cầu ánh sáng mạnh hơn các loài ưa bóng. Sự thích nghi với chế độ chiếu sáng của các nhóm cây một phần liên quan đến hàm lượng sắc tố và tỷ lệ các loại sắc tố trong lá. Cây ưa sáng có hàm lượng sắc tố thấp, tỷ lệ chl_a/chl_b cao hơn cây ưa bóng.

Ảnh hưởng của ánh sáng đến quang hợp còn liên quan đến tỷ lệ các tia sáng, tỷ lệ tia sáng lại phụ thuộc kiểu chiếu sáng. Ánh sáng trực xạ có tỷ lệ tia sinh lý thấp hơn ánh sáng tán xạ nên Ánh sáng tán xạ có ảnh hưởng đến quang hợp tốt hơn ánh sáng trực xạ.

Ảnh hưởng của cường độ ánh sáng đến quang hợp còn liên quan đến các yếu tố khác như hàm lượng CO_2 trong môi trường, nhiệt độ, độ ẩm, chất dinh dưỡng ...

4.5.1.2. Ảnh hưởng của chất lượng ánh sáng.

Các loại tia sáng khác nhau có tác dụng lên quang hợp không giống nhau. Bằng công trình nghiên cứu của mình Timiriazev là người đầu tiên xác định được tia đỏ có hiệu suất quang hợp cao hơn các tia khác, sau tia đỏ là tia xanh.

Tuy nhiên hiệu quả quang hợp sẽ tăng lên, nếu sử dụng phối hợp hợp lý giữa các tia. Theo nghiên cứu của Emerson nếu chiếu xen kẽ giữa tia sáng có $\lambda > 680 \text{ nm}$ (tia đỏ) với tia sáng có $\lambda < 680 \text{ nm}$ sẽ làm nâng cao hiệu suất quang hợp rõ rệt, đó là "hiệu ứng Emerson"

Hiệu ứng khác nhau của các tia sáng khác nhau đến quang hợp chỉ xảy ra trường hợp cường độ ánh sáng dưới điểm no. Khi cường độ đạt đến điểm no thì giá trị tia sáng với quang hợp như nhau.

Thành phần ánh sáng không chỉ ảnh hưởng đến cường độ quang hợp mà còn thay đổi sản phẩm quang hợp. Với ánh sáng có bước sóng ngắn, sản phẩm tạo ra trong quang hợp chứa nhiều axit amin, protein hơn so với ánh sáng bước sóng dài. Ngược lại ánh sáng bước sóng dài lại tạo ra nhiều glucit hơn ánh sáng bước sóng ngắn.

Ánh sáng có hưởng hưởng sâu sắc đến quang hợp như vậy nên trong thực tiễn sản xuất việc áp dụng các biện pháp thích hợp để bảo đảm nhu cầu ánh sáng cho cây trồng có ý nghĩa quyết định đến năng suất và phần chất cây trồng.

4.5.2. Ảnh hưởng của CO_2 đến quang hợp.

4.5.2.1. Sự khuếch tán CO_2 trong quang hợp.

Sự khuếch tán CO_2 từ môi trường vào lá cung cấp cho quang hợp có ảnh hưởng trực tiếp đến cường độ quang hợp. Gaastra (1959) khi

nghiên cứu sự khuếch tán của CO_2 vào lá cung cấp cho quang hợp cho thấy quá trình này khá phức tạp, xảy ra qua nhiều giai đoạn.

Bản chất của quá trình này là sự khuếch tán chất khí, xảy ra theo phương trình:

Trong đó:

m: là khối lượng khí CO_2 khuếch tán (g).

D: Hệ số khuếch tán.

S: Diện tích bề mặt khuếch tán (cm^2).

t: Thời gian khuếch tán (phút).

ΔC : Chênh lệch nồng độ CO_2 giữa 2 môi trường khuếch tán (g/l).

d: Khoảng cách giữa 2 môi trường khuếch tán (cm).

Như vậy tốc độ khuếch tán CO_2 tỷ lệ thuận với diện tích bề mặt khuếch tán (S), thời gian khuếch tán (t), thế năng khuếch tán (ΔC).

Quá trình khuếch tán của CO_2 từ không khí vào lá xảy ra qua 3 chặng với cơ chế, bản chất không giống nhau.

** Khuếch tán CO_2 từ không khí vào bề mặt lá:*

Đây là quá trình vật lý đơn thuần nên tốc độ khuếch tán phụ thuộc hoàn toàn vào các yếu tố vật lý của môi trường (D.S.t.d. ΔC). Trong các yếu tố đó thì thế năng khuếch tán ΔC có vai trò quyết định. Do vậy hàm lượng CO_2 trong môi trường có vai trò quan trọng, quyết định tốc độ khuếch tán CO_2 của giai đoạn này.

** Khuếch tán CO_2 từ bề mặt lá vào gian bào:*

Đây là giai đoạn khuếch tán CO_2 qua khí khổng của lá. Bởi vậy tốc độ giai đoạn này phụ thuộc chủ yếu vào tốc độ đóng mở khí khổng. Sự đóng mở khí khổng lại liên quan trực tiếp đến chế độ nước - quá trình thoát hơi nước.

** Khuếch tán CO_2 từ gian bào vào tế bào đồng hoá:*

Đây là quá trình thẩm của CO_2 qua màng tế bào để vào trong tế bào thực hiện quá trình đồng hoá CO_2 . Quá trình này phụ thuộc chủ yếu vào tính thẩm của màng tế bào đồng hoá với CO_2 .

Tốc độ vận chuyển CO_2 từ môi trường vào tế bào đồng hoá quyết định tốc độ cung cấp nguyên liệu (CO_2) cho quang hợp nên ảnh hưởng trực tiếp đến cường độ quang hợp. Có thể dùng các biện pháp tác động hợp lý như phân bón, tưới nước, chăm sóc .. để làm tăng tốc độ quá trình khuếch tán CO_2 qua đó sẽ làm tăng cường độ quang hợp góp phần tăng năng suất cây trồng.

4.5.2.2. Hàm lượng CO_2 .

Hàm lượng CO_2 trong môi trường là yếu tố quyết định thế năng khuếch tán CO_2 (ΔCO_2) vào lá nên có ảnh hưởng trực tiếp đến quang hợp.

Hàm lượng CO_2 tối thiểu để quang hợp xảy ra là điểm bù CO_2 . Điểm bù CO_2 phụ

thuộc nhóm cây. Với nhóm thực vật C_3 điểm bù cao ($30-70 \mu \text{l/l}$), thực vật C_4 có điểm bù thấp ($10 \mu \text{l/l}$). Với hàm lượng CO_2 trung bình trong không khí ($0,030\%$) luôn thoả mãn ở mức độ tối ưu cho quang hợp. Tuy nhiên ở các vùng khác nhau có hàm lượng CO_2 không giống nhau nên ảnh hưởng đến quang hợp cũng khác nhau.

Ảnh hưởng của CO_2 đến quang hợp liên quan chặt chẽ đến chế độ chiếu sáng. Khi ánh sáng mạnh hiệu quả tác động CO_2 đến quang hợp mạnh hơn khi ánh sáng yếu.

Do nhu cầu thường xuyên của cây với CO_2 nên trong các biện pháp kỹ thuật cần bảo đảm thường xuyên nhu cầu CO_2 cho cây trồng như bón phân chứa CO_2 , làm đất tơi xốp, sục bùn thường xuyên.

4.5.3. Ảnh hưởng của nước.

Nước là nguyên liệu tham gia trực tiếp trong quang hợp. Qua quang phân ly nước cung cấp H^+ và e^- , để thực hiện quá trình photophoryl hoá tạo ATP và tổng hợp NADPH_2 cung cấp cho pha tối để khử CO_2 tạo sản phẩm quang hợp. Trong pha tối nước đóng vai trò làm nguyên liệu để đồng hoá CO_2 .

Nước còn có vai trò gián tiếp ảnh hưởng đến quang hợp. Nhờ thoát hơi nước mà khí khổng mở ra và để dòng CO_2 khuếch tán vào tế bào đồng hoá cung cấp cho lá để tham gia vào quang hợp. Nước là dung môi hoà tan các chất tạo ra môi trường phản ứng thuận lợi và hoà tan các sản phẩm quang hợp để vận chuyển đến các bộ phận khác của cây.

Do vai trò của nước rất quan trọng đối với quang hợp cho nên hàm lượng nước trong môi trường có ảnh hưởng đến quang hợp. Nếu trong tế bào đồng hoá hàm lượng nước chỉ còn khoảng $40-50\%$ quá trình quang hợp bị ngưng trệ. Quang hợp xảy ra tốt nhất khi hàm lượng nước trong tế bào đạt khoảng $90-95\%$ độ bão hoà. Nếu tế bào có hàm lượng nước bão hoà quá trình quang hợp bị ức chế.

Ảnh hưởng của nước đến quang hợp còn phụ thuộc nhóm cây. Cây ưa ẩm có nhu cầu nước cho quang hợp cao còn cây hạn sinh có khả năng quang hợp ngay cả khi hàm lượng nước trong lá chỉ còn khoảng $60-70\%$.

4.5.4. Ảnh hưởng của nhiệt độ.

Quang hợp bao gồm các phản ứng sáng và phản ứng tối. Phản ứng sáng ít chịu ảnh hưởng của nhiệt độ mà phụ thuộc chủ yếu vào ánh sáng. Phản ứng tối ngược lại không phụ thuộc ánh sáng mà chịu ảnh hưởng của nhiệt độ. Hệ số Q_{10} của pha sáng chỉ khoảng $1,0-1,4$ trong khi đó hệ số Q_{10} của pha tối đạt đến $2,0-3,0$.

Ảnh hưởng của nhiệt độ đến quang hợp chủ yếu vào pha tối thông qua hoạt tính các enzym pha tối quang hợp và phụ thuộc mức nhiệt độ môi trường.

Ở nhiệt độ thấp các enzym hoạt động yếu nên quang hợp xảy ra yếu ớt.. Nhiệt độ quá cao quá lại phá huỷ cấu trúc bộ máy quang hợp, làm mất hoạt tính enzym nên làm cho quang hợp giảm mạnh. Ở mức nhiệt độ tối thích quang hợp xảy ra cao nhất. Ngưỡng nhiệt độ ở các nhóm cây khác nhau không giống nhau. Cây ôn đới có ngưỡng nhiệt độ thấp hơn nhóm cây nhiệt đới đến 10°C.

4.5.5. Ảnh hưởng của các chất khoáng.

Dinh dưỡng khoáng và quang hợp là hai hoạt động của cùng quá trình dinh dưỡng của thực vật có liên quan chặt chẽ với nhau. Dinh dưỡng khoáng trực tiếp tạo ra 5% thành phần các hợp chất hữu cơ trong cây, ngoài ra nó còn góp phần thúc đẩy quang hợp, tăng hiệu quả quang hợp nên góp phần tạo ra 95% thành phần còn lại.

Các chất khoáng có vai trò quan trọng nhiều mặt đến quang hợp. Các nguyên tố khoáng tham gia cấu tạo nên bộ máy quang hợp như sắc tố, hệ vận chuyển điện tử, các enzym ...,tham gia vào cơ chế quang hợp.

Các chất khoáng khác nhau có vai trò khác nhau trong quang hợp. Trước hết phải kể đến Nitơ. N là thành phần quan trọng cấu tạo nên nhiều thành phần tham gia trong quang hợp: sắc tố, enzym, hệ vận chuyển điện tử. N cũng là nguyên tố chính cấu tạo nên protein để cấu tạo nên bộ máy quang hợp. Do vậy nếu thiếu N quá trình quang hợp sẽ giảm sút. Nếu thiếu N kéo dài quang hợp sẽ ngừng trệ.

Photpho là nguyên tố tham gia nhiều hoạt động trong quang hợp: P tham gia cấu tạo nên các hợp chất hữu cơ để cấu trúc nên bộ máy quang hợp. P tham gia vào cấu tạo nhiều loại enzym, nhiều hệ vận chuyển điện tử quan trọng trong quang hợp. P là yếu tố quan trọng điều hoà pH của tế bào ổn định tạo điều kiện cho quang hợp xảy ra thuận lợi. Đặc biệt P là thành phần của hợp chất cao năng ATP có vai trò rất quan trọng trong quang hợp. Do vậy nên thiếu P quá trình quang hợp sẽ bị ảnh hưởng nghiêm trọng.

Kali cũng là nguyên tố có vai trò tích cực trong quang hợp. Kali ảnh hưởng đến tính chất hệ keo nguyên sinh qua đó ảnh hưởng đến quang hợp. K còn kích thích hoạt tính nhiều hệ enzym quang hợp nên ảnh hưởng đến tốc độ các phản ứng hoá sinh trong pha tối quang hợp.

Ngoài các nguyên tố đại lượng chính trên, nhiều nguyên tố đại lượng khác như Lưu huỳnh (S), calcium (Ca) .. cũng có vai trò quan trọng nhất định trong quang hợp.

Đặc biệt quan trọng với quang hợp là các nguyên tố vi lượng. Nguyên tố vi lượng có ảnh hưởng nhiều mặt đến quang hợp.

Trước hết các nguyên tố vi lượng là thành phần bắt buộc hay tác nhân kích thích của các enzym quang hợp. Các nguyên tố vi lượng cũng

có ảnh hưởng tốt đến sinh trưởng của bộ máy quang hợp như thúc đẩy sinh trưởng của bộ lá làm tăng năng diện tích lá, kéo dài thời gian quang hợp của lá ... Nhiều nguyên tố có tác động kích thích quá trình tổng hợp sắc tố, hạn chế sự phân huỷ của sắc tố khi gặp ánh sáng mạnh.

Các nguyên tố vi lượng còn tham gia trực tiếp hay gián tiếp vào pha sáng quang hợp. Quan trọng nhất là sự tham gia của Mn trong quang phân ly nước.

Trong pha tối các nguyên tố vi lượng có vai trò quan trọng vì ảnh hưởng đến các enzym pha tối qua đó trực tiếp ảnh hưởng đến tốc độ các phản ứng pha tối.

Trong các nguyên tố vi lượng Mn, Cu có ảnh hưởng mạnh nhất đến quang hợp, có vai trò rất quan trọng trong quang hợp.

Do vai trò quan trọng của các nguyên tố đại lượng cũng như vi lượng nên trong thực tiễn cần thoả mãn hợp lý các nguyên tố khoáng cho cây qua đó quang hợp xảy ra có hiệu quả làm cơ sở cho việc tăng năng suất cây trồng.

4.6. Quang hợp với năng suất cây trồng.

4.6.1. Quan hệ quang hợp với năng suất.

Quang hợp là quá trình cơ bản quyết định năng suất cây trồng. Tổng số chất khô do quang hợp tạo ra chiếm 90-95% chất khô của thực vật. Tirimiazep đã nói "Bằng cách điều khiển chức năng quang hợp, con người có thể khai thác cây xanh vô hạn".

Đã có nhiều công trình nghiên cứu về mối quan hệ giữa quang hợp với năng suất. Nhitriprovich đã biểu diễn mối quan hệ giữa quang hợp và năng suất bằng phương trình sau:

Trong đó:

NS_{kt} : Năng suất kinh tế.

P_{CO_2} : Cường độ quang hợp $gCO_2/dm^2/h$

k_f : Hệ số hiệu suất quang hợp.

L : diện tích lá (m^2).

n : thời gian quang hợp của lá.

K_{kt} : hệ số kinh tế.

Như vậy năng suất tỷ lệ thuận với các chỉ số quang hợp (cường độ quang hợp, hệ số hiệu suất quang hợp, thế năng quang hợp) và hệ số kinh tế. Để tăng năng suất kinh tế cần có các biện pháp thích hợp làm tăng hợp lý các chỉ số trên. Các chỉ số có liên quan chặt chẽ lẫn nhau, việc làm tăng chỉ số này có thể làm tăng chỉ số khác nhưng cũng có khi lại có tác dụng ngược lại, tức là khi chỉ số này tăng không hợp lý có thể làm giảm các chỉ số khác và kết quả là năng suất giảm. Ví dụ

nếu để L quá cao, lá che lấp lẫn nhau làm cho P_{CO_2} giảm, K_f giảm từ đó làm cho năng suất giảm.

4.6.2. Các biện pháp nâng cao năng suất dựa vào quang hợp.

Dựa vào mối quan hệ giữa quang hợp và năng suất đã phân tích ở trên, để tăng năng suất cây trồng cần phối hợp nhiều biện pháp liên hoàn tác động vào nhiều nhân tố sinh thái một cách hợp lý để cho quá trình quang hợp xảy ra ở mức tối ưu.

4.6.2.1. Tác động vào thế năng quang hợp.

Thế năng quang hợp là chỉ số quan trọng có ý nghĩa quyết định năng suất. Thế năng quang hợp thay đổi tùy từng loại cây trồng, tùy thời vụ và nhiều yếu tố khác. Thế năng quang hợp gồm hai yếu tố cấu thành là tổng diện tích lá trên ha đất (L) và thời gian quang hợp của lá (n). Tổng diện tích lá trên đất tùy thuộc chỉ số diện tích lá (LAI). Thế năng quang hợp của lúa có độ dài sinh trưởng (n) 100 ngày có LAI khoảng 1-5 là khoảng 1-5 triệu m^2 , có trường hợp có thể đạt đến 10 triệu m^2 .

Để tăng năng suất, biện pháp hàng đầu là tăng thế năng quang hợp. Muốn tăng thế năng quang hợp cần tác động vào cả hai yếu tố là diện tích lá (L) và thời gian quang hợp của lá (n).

** Tác động vào diện tích lá (L).*

Tăng diện tích lá là biện pháp quan trọng để tăng năng suất. Nhưng tăng diện tích lá thế nào cho hợp lý là vấn đề phức tạp, có liên quan đến nhiều yếu tố khác. Nếu tăng diện tích lá quá cao sẽ che lấp lẫn nhau khiến cho quang hợp tổng số trên ruộng cây bị giảm, hô hấp tăng làm cho K_f giảm và cuối cùng năng suất giảm. Nhưng để diện tích lá thấp quá sẽ lãng phí đất, năng lượng và năng suất cũng sẽ thấp.

Bởi vậy cần phải tăng diện tích lá hợp lý. Để tăng diện tích lá hợp lý cần dựa vào nhu cầu ánh sáng của cây trồng. Cây ưa bóng do nhu cầu ánh sáng thấp nên có thể tăng diện tích lá lên nhưng cây ưa sáng do nhu cầu ánh sáng cao lại phải giảm diện tích lá thích hợp. Việc bố trí diện tích lá hợp lý còn tùy thuộc kiểu lá, góc lá, mùa vụ ...

Để có diện tích lá thích hợp cần có mật độ gieo trồng hợp lý, bố trí trồng xen, trồng thẳng hàng, bố trí mùa vụ thích hợp cho các loại cây trồng ... Trên cơ sở đó có thể chủ động điều chỉnh diện tích lá tốt nhất cho quang hợp.

** Tác động vào thời gian quang hợp của lá (n).*

Để tăng thời gian quang hợp của lá có thể vừa tăng thời gian sống của cây trồng vừa tăng nhanh nhịp điệu độ sinh trưởng ban đầu của lá làm cho lá chóng đạt đến thời kỳ khép tán, sớm đạt đến diện tích cực thuận cho quang hợp. Đồng thời có biện pháp hạn chế sự rụng lá, kéo dài thời gian sống và quang hợp của lá đến khi thu hoạch. Như vậy để tăng thời gian quang hợp của lá không nhất thiết tăng thời gian sống của cây mà chỉ tăng thời gian quang hợp cực thuận của lá.

Khi làm tăng tốc độ sinh trưởng của lá cần chú ý để cho thời kỳ cây có thời kỳ lá có diện tích cực đại trùng với thời kỳ có bức xạ ánh sáng cao đủ thoả mãn nhu cầu ánh sáng cho bộ lá. Mùa vụ hợp lý là biện pháp thoả mãn được yêu cầu trên.

4.6.2.2. Tăng khả năng sử dụng bức xạ của cây trồng.

Quang năng là nguồn năng lượng tham gia trực tiếp vào quá trình quang hợp, có vai trò quyết định quang hợp. Không phải tất cả các bức xạ đều có vai trò với quang hợp mà chỉ có các bức xạ sinh lý, là những tia sáng có bước sóng trong vùng 380nm-760nm mới có vai trò trong quang hợp.

Bức xạ mặt trời thay đổi về cả cường độ lẫn tỷ lệ các tia theo vị độ trên trái đất và theo thời gian.

Trong năm mùa hè có tổng bức xạ tới cao hơn mùa đông, tỷ lệ tia đỏ lại thấp hơn. Còn trong ngày mặt trời càng lên cao thì tổng bức xạ tới càng lớn và tỷ lệ tia đỏ càng giảm. Vị trí địa lý càng xa xích đạo tổng bức xạ càng thấp và tỷ lệ tia đỏ càng cao.

Tổng bức xạ liên quan tỷ lệ thuận với năng suất sinh học.

Tuy nhiên từ năng lượng ánh sáng chiếu xuống ruộng đến năng suất sinh học còn phụ thuộc vào nhiều yếu tố khác. Năng lượng bức xạ chỉ là giới hạn trên về tiềm năng quang hợp, về năng suất sinh học.

Năng suất sinh học phụ thuộc vào hệ số sử dụng năng lượng bức xạ của cây. Quần thể cây có cấu trúc ruộng lá hợp lý sẽ có hệ số sử dụng bức xạ cao là điều kiện cần để dẫn đến năng suất cao.

Bảng: Hệ số sử dụng bức xạ của một số quần thể.

Quần thể	Vĩ độ	Tổng bức xạ Tỷ Kcalo/ha	Năng suất SH Tấn/ha	Hệ số sử dụng bức xạ
Rừng nhiệt đới	0-20	10	60	2,5%
Cây mía	10-25	8	45	1,9%
Cây ngô	40-50	4	25	2,0%
Cây khoai tây	50-55	3	15	2,0%

Theo lý thuyết nếu ruộng cây có LAI = 4 thì có thể hấp thụ trung bình 50% năng lượng bức xạ tới trong suốt thời gian sinh trưởng của cây. Nếu cây ở trạng thái tối ưu, hiệu suất chuyển đổi năng lượng trong pha sáng trung bình khoảng 25%, trong pha tối khoảng 80%, như vậy hiệu suất chuyển đổi năng lượng ánh sáng thành sản phẩm quang hợp đạt khoảng 20%. Với tỷ lệ hấp thụ năng lượng bức xạ tới là 50% thì hệ số sử dụng năng lượng bức xạ cho phép theo lý thuyết là 10%. Đây là

hệ số lý tưởng, nhưng nếu sử dụng các biện pháp tối ưu có thể đạt được. Những quần thể tốt hiện thực tế cũng đã đạt hệ số này là 2,0-2,5% (mía, ngô, rừng nhiệt đới). Đa số các quần thể cây trồng khác mới đạt 0,5-1,0%. Như vậy xét về hệ số sử dụng năng lượng bức xạ tới năng suất có thể tăng 10-20 lần so với năng suất trung bình hiện nay.

Để nâng cao hệ số sử dụng năng lượng bức xạ tới, trước hết cần tác động vào bộ lá để tăng tỷ lệ hấp thụ ánh sáng lên. Tỷ lệ này có thể đạt đến 80-90% so với tỷ lệ trung bình 50% như đã tính ở trên. Bố trí diện tích lá thích hợp tăng thời gian quang hợp của lá là biện pháp tốt nhất làm tăng tỷ lệ hấp thụ bức xạ tới.

Bên cạnh việc tăng khả năng hấp thụ ánh sáng thì việc tác động vào các nhân tố sinh thái để làm tăng hiệu quả sử dụng năng lượng đã được hấp thụ trong pha sáng và pha tối quang hợp cũng góp phần nâng cao hệ số sử dụng quang năng.

Việc bố trí mật độ hợp lý, mùa vụ thích hợp để tận dụng thời gian có ánh sáng mạnh trong năm. Biện pháp trồng xen cây, trồng gối vụ, trồng cây thẳng hàng ... đều có tác dụng làm tăng hệ số sử dụng năng lượng ánh sáng và là cơ sở quan trọng để làm tăng năng suất sinh học.

4.6.2.3. Tác động vào và K_f .

Cường độ quang hợp (P_{CO_2}) và hệ số hiệu suất qg (K_f) là các chỉ tiêu liên quan trực tiếp đến cơ chế quang hợp, nó biểu hiện hiệu suất làm việc của bộ máy quang hợp và có ảnh hưởng quyết định đến năng suất cây trồng.

Để nâng cao cường độ quang hợp cần có các biện pháp thích hợp tác động vào các nhân tố sinh thái như ánh sáng, nước, chất khoáng, CO_2 , nhiệt độ ... tạo điều kiện tối ưu cho quang hợp. Đồng thời việc tác động vào các nhân tố sinh thái cũng cần tác động đến các điều kiện bên trong cơ thể như bộ máy quang hợp, sắc tố và hệ vận chuyển điện tử quang hợp, các enzym quang hợp ... sẽ góp phần đẩy mạnh quá trình quang hợp.

Hệ số hiệu suất quang hợp là chỉ tiêu liên quan đến hai quá trình trung tâm của thực vật: Quang hợp và hô hấp. Hệ số K_f tỷ lệ thuận với quang hợp nhưng lại tỷ lệ nghịch với hô hấp. Bởi vậy để tăng K_f trước hết phải tăng quang hợp (P_{CO_2}) đồng thời với việc điều tiết hô hấp ở mức thích hợp.

Hô hấp có vai trò rất quan trọng trong đời sống thực vật vì nó cung cấp năng lượng ở dạng sử dụng được (ATP) cho các hoạt động sống. Vì vậy để cho cây sinh trưởng, phát triển được cần duy trì hô hấp. Tuy nhiên bên cạnh mặt có lợi đó hô hấp lại chứa đựng những tác hại nhất định đến thực vật, đặc biệt là hô hấp sáng. Hô hấp phân huỷ sản phẩm do quang hợp tạo ra vừa làm giảm quang hợp vừa làm giảm K_f . Hô hấp tối làm giảm quang hợp thực khoảng 10-20% nhưng hô hấp sáng có thể làm giảm quang hợp đến 50%. Bởi vậy để tăng K_f cần hạn

chế hô hấp tới mức cần thiết, cần loại trừ hay hạn chế đến mức thấp nhất hô hấp sáng.

4.6.2.4. Tác động vào K_{kt} .

Hệ số kinh tế là tỷ lệ giữa phần chất khô con người sử dụng trên tổng chất khô được tạo ra trong cây, hay là tỷ lệ giữa năng suất kinh tế với năng suất sinh học.

Hệ số kinh tế biến động tùy loại cây trồng vì ở các loại cây trồng khác nhau bộ phận được con người sử dụng khác nhau. Trong cùng một loại cây trồng hệ số kinh tế biến động ít. Hệ số kinh tế do yếu tố di truyền qui định nên phụ thuộc thành phần loài. Hệ số kinh tế ít biến động đối với chế độ chăm sóc. Do vậy chọn giống là biện pháp tốt nhất để nâng cao K_{kt} từ đó làm tăng NS_{kt} .

Tuy nhiên nếu áp dụng các biện pháp kỹ thuật hợp lý cũng có thể làm tăng hệ số kinh tế lên mức cao nhất trong giới hạn cho phép của yếu tố di truyền.

Tóm lại việc áp dụng các biện pháp kỹ thuật hợp lý tác động một cách tích cực vào các chỉ tiêu về quang hợp làm tăng các chỉ tiêu trên đó ở mức cực thuận là cơ sở cho việc tăng năng suất cây trồng. Do vậy học thuyết về quang hợp góp phần tích cực trong việc cải thiện năng suất cây trồng, giải quyết được vấn đề lương thực của loài người.

4.6.3. Tiềm năng quang hợp ở Việt Nam.

Việt Nam là nước nằm ở vùng nhiệt đới gió mùa, trong khoảng từ vĩ độ 8 đến vĩ độ 23,5. Tổng bức xạ trong vùng này rất cao (9-10 tỷ Kcalo/ha) tổng giờ nắng trong năm rất lớn (1600-2300 giờ/năm). Tổng lượng nhiệt hàng năm khá cao, nhiệt trung bình hàng năm ở khoảng 23,4°C-27,4°C. Lượng mưa lớn, khoảng gần 2000mm/năm. Với điều kiện tự nhiên thuận lợi đó nên năng suất sinh học lý thuyết có thể đạt 110-125 tấn/ha/năm.

Tuy nhiên bên cạnh những thuận lợi, những tiềm năng to lớn trên. Điều kiện tự nhiên của Việt Nam cũng có nhiều điều bất lợi cho quang hợp, ảnh hưởng xấu đến năng suất. Bởi vậy năng suất thực tế của các loại cây trồng ở Việt Nam còn ở mức thấp so với các nước trong khu vực và trên thế giới. Điều bất lợi trước hết là đất đai ở Việt Nam thường loại đất nghèo dinh dưỡng. Nhiều vùng đất trở nên đất bạc màu, đất chua phèn ... Lượng mưa cao nhưng phân bố không đều trong năm. Mùa mưa lượng mưa quá lớn gây ra ngập úng, ngược lại mùa khô lượng mưa quá ít lại bị hạn hán nặng. Đặc biệt do trình độ thâm canh còn ở mức thấp, chưa khai thác hết tiềm năng thiên nhiên nên năng suất còn thấp và bấp bênh.

Đó chính là những vấn đề thực tiễn đòi hỏi các nhà khoa học Việt Nam quan tâm nhằm khai thác có hiệu quả tiềm năng thiên nhiên ưu đãi để biến nó thành năng suất cao cho các loại cây trồng.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Nguyễn Duy Minh, Quang hợp, NXB GD Hà Nội, 1981.
2. Phạm Đình Thái, Nguyễn Duy Minh, Nguyễn Lương Hùng, Sinh lý học thực vật, NXB GD, Hà Nội, 1987.
3. Vũ Văn Vũ, Vũ Thanh Tâm, Hoàng Minh Tấn, Sinh lý học thực vật, NXB GD, Hà Nội, 1999.

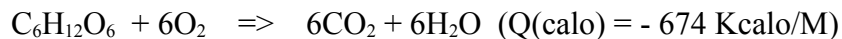
Chương 5

HÔ HẤP CỦA THỰC VẬT

5.1. Khái niệm hô hấp.

5.1.1. Khái niệm chung về hô hấp.

Hô hấp là quá trình phân giải các chất hữu cơ trong tế bào, giải phóng năng lượng cung cấp cho các hoạt động sống của cơ thể. Hô hấp được đặc trưng phương trình tổng quát sau:



Qua phương trình tổng quát trên chưa nêu được tính chất phức tạp của quá trình hô hấp. Quá trình hô hấp diễn ra qua 2 giai đoạn với nhiều phản ứng phức tạp.

- Trước hết chất hữu cơ, đặc trưng là glucose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) bị phân giải tạo các hợp chất trung gian có thể khử cao sẽ tham gia chuỗi hô hấp ở giai đoạn 2.

- Từ các chất dạng khử thực hiện chuỗi hô hấp. Qua chuỗi hô hấp năng lượng e thải ra được dùng để thực hiện quá trình tổng hợp ATP – quá trình photphoryl hoá.

Như vậy về thực chất hô hấp là hệ thống oxi hoá - khử tách H_2 từ nguyên liệu hô hấp chuyển đến cho O_2 tạo nước. Năng lượng giải phóng từ các phản ứng oxi hoá - khử đó được cố định lại trong liên kết giàu năng lượng của ATP.

Có thể nói chức năng cơ bản của hô hấp là giải phóng năng lượng của nguyên liệu hô hấp, chuyển năng lượng khó sử dụng đó sang dạng năng lượng dễ sử dụng cho cơ thể là ATP.

5.1.2. Vai trò hô hấp.

Hô hấp là đặc trưng của mọi cơ thể sống, là biểu hiện của sự sống. Cơ thể chỉ tồn tại khi còn hô hấp. Tuy nhiên ở thực vật bên cạnh mặt có lợi của hô hấp cũng tồn tại những tác hại nhất định của hô hấp.

Trước hết là hô hấp cung cấp năng lượng dạng ATP cho mọi hoạt động sống trong cơ thể. Mọi hoạt động sống của cơ thể đều cần năng lượng nhưng không thể sử dụng trực tiếp năng lượng hoá học của các HCHC mà chỉ sử dụng năng lượng dạng liên kết cao năng của ATP do hô hấp tạo ra.

Tuy nhiên, ý nghĩa hô hấp không chỉ về mặt năng lượng. Trong hô hấp còn tạo ra nhiều sản phẩm trung gian có vai trò quan trọng trong hoạt động sống của cơ thể. Qua hô hấp các con đường trao đổi chất nối liền với nhau tạo nên thể thống nhất trong cơ thể.

Bên cạnh mặt tích cực là chủ yếu, hô hấp cũng thể hiện những mặt tiêu cực, có hại nhất định. Trước hết hô hấp làm giảm cường độ quang hợp. Hô hấp càng cao thì quang hợp biểu kiến càng thấp. Đặc biệt hô hấp sáng làm giảm mạnh quang hợp do phân huỷ nguyên liệu quang hợp, cạnh tranh ánh sáng với quang hợp(xem phần quang hợp).

5.2. Các con đường biến đổi cơ chất hô hấp.

Trong quá trình hô hấp nhiều cơ chất như glucit, protein, lipid được dùng làm nguyên liệu khởi đầu. Các cơ chất bằng các con đường riêng biến đổi thành các sản phẩm trung gian, từ đó tham gia vào con đường của hô hấp tế bào. Cơ chất chủ yếu của hô hấp tế bào là glucose. Sự biến đổi glucose xảy ra bằng nhiều con đường khác nhau. Tùy điều kiện mà hô hấp tiến hành theo 2 hình thức: hô hấp hiếu khí (gọi tắt là hô hấp) và hô hấp kỵ khí – lên men (thường gọi là lên men).

5.2.1. Hô hấp hiếu khí.

Hô hấp hiếu khí là quá trình hô hấp có sự tham gia của O_2 , là quá trình hô hấp xảy ra trong môi trường hiếu khí – môi trường có O_2 .

Hô hấp hiếu khí xảy ra trong thực vật với nhiều con đường khác nhau:

Đường phân – Chu trình Crebs

Chu trình pentozo photphat.

Chu trình glyoxilic.

5.2.1.1. Hô hấp hiếu khí theo đường phân – chu trình Crebs.

Hô hấp hiếu khí qua đường phân và chu trình Crebs là con đường chính của hô hấp tế bào, xảy ra phổ biến ở mọi sinh vật và mọi tế bào.

Hô hấp theo con đường này xảy ra qua 3 giai đoạn:

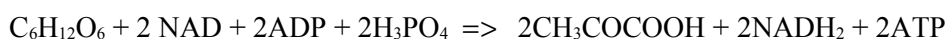
- Đường phân tiến hành trong tế bào chất.
- Chu trình Crebs tiến hành trong cơ chất ty thể.
- Sự vận chuyển điện tử xảy ra trong màng ty thể.

* **Đường phân:** là giai đoạn phân huỷ phân tử glucose tạo ra axit pyruvic và $NADH_2$. Điểm đặc biệt của quá trình đường phân là không phải phân tử đường tự do phân giải mà phân tử đường đã được hoạt hoá nhờ quá trình photphoryl hoá tạo dạng đường – photphat. ở dạng đường photphat phân tử trở nên hoạt động hơn để bị biến đổi hơn.

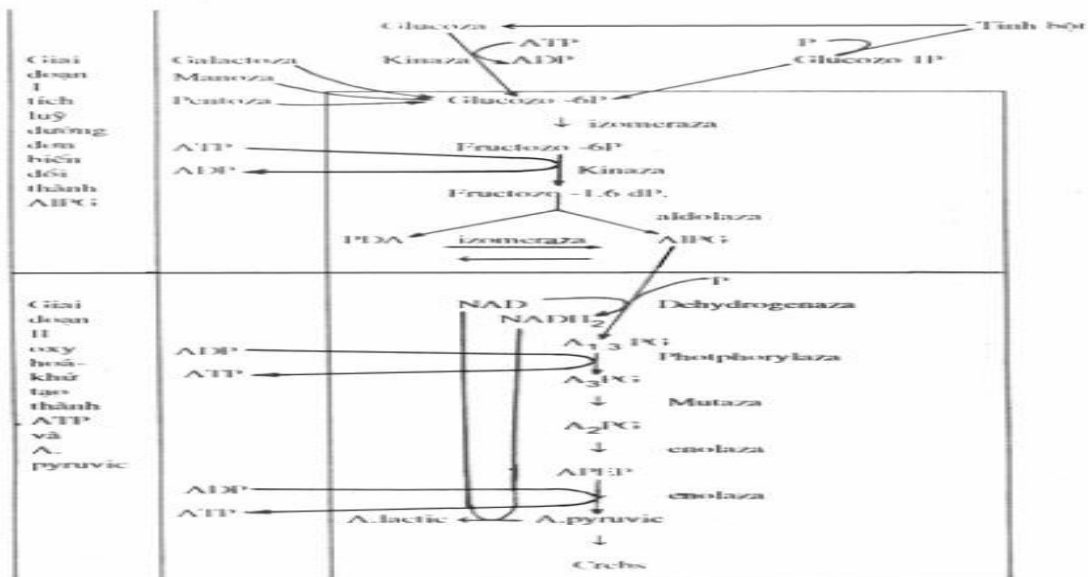
Đường phân được chia làm 2 giai đoạn, mỗi giai đoạn xảy ra nhiều phản ứng phức tạp:

- Giai đoạn đầu tiên là phân cắt đường glucose thành 2 phân tử đường 3C: ALPG và PDA.
- Giai đoạn hai là biến đổi các đường 3C thành Axit pyruvic.

Kết quả của đường phân có thể tóm tắt như sau:

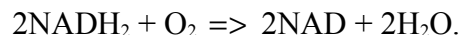


Các phản ứng của đường phân được trình bày theo sơ đồ sau.



Hình 1. Sơ đồ quá trình đường phân

Trong hô hấp hiếu khí Axit pyruvic phân huỷ tiếp qua chu trình Crebs còn 2NADH₂ thực hiện chuỗi hô hấp để tạo 2H₂O.



Vậy kết quả của chu trình đường phân trong hô hấp hiếu khí sẽ là:



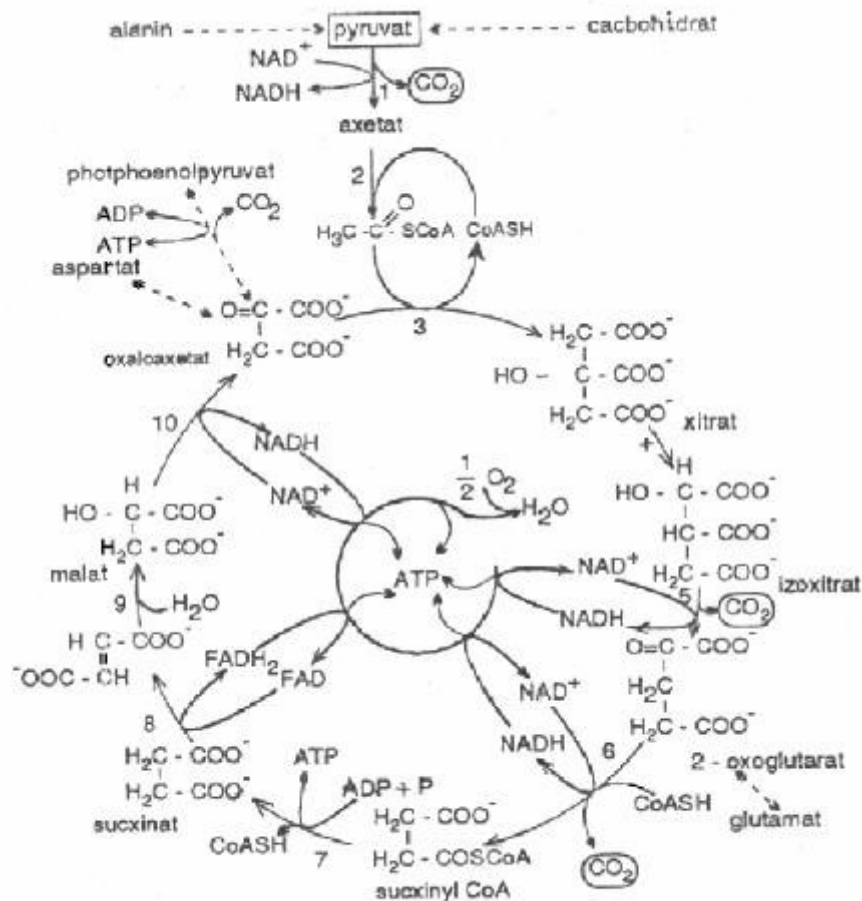
* **Chu trình Crebs:** Sau khi đường phân phân huỷ glucose tạo ra Axit pyruvic, trong điều kiện hiếu khí Axit pyruvic tiếp tục bị phân huỷ hoàn toàn. Sự phân huỷ này xảy ra theo chu trình được H.Crebs và SZ. gyogy khám phá từ năm 1937. Đó là chu trình Crebs.

Quá trình phân huỷ axit pyruvic qua chu trình Crebs xảy ra trong cơ chất ty thể nhờ sự xúc tác nhiều hệ enzyme. Bản chất của các phản ứng xảy ra trong chu trình Crebs chủ yếu là decarboxyl hoá và dehydro hoá axit pyruvic.

Chu trình gồm 2 phần:

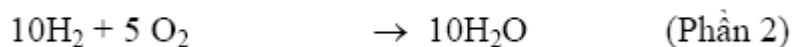
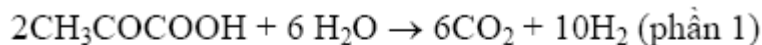
- Phân huỷ axit pyruvic tạo CO₂ và các coenzyme khử.
- Các coenzyme khử thực hiện chuỗi hô hấp để tạo H₂O và tổng hợp ATP.

Cơ chế chu trình được trình bày theo sơ đồ sau:



Hình 2. Chu trình Crebs

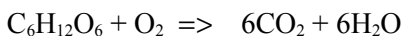
Kết quả chu trình là



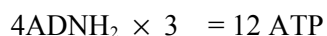
Nếu kết hợp với giai đoạn đường phân



được phương trình tổng quát của hô hấp hiếu khí



Chu trình Crebs tạo 4NADH₂, 1FADH₂ và 1 ATP. Các coenzyme khử NADH₂ và FADH₂ thực hiện chuỗi hô hấp sẽ tổng hợp ATP:



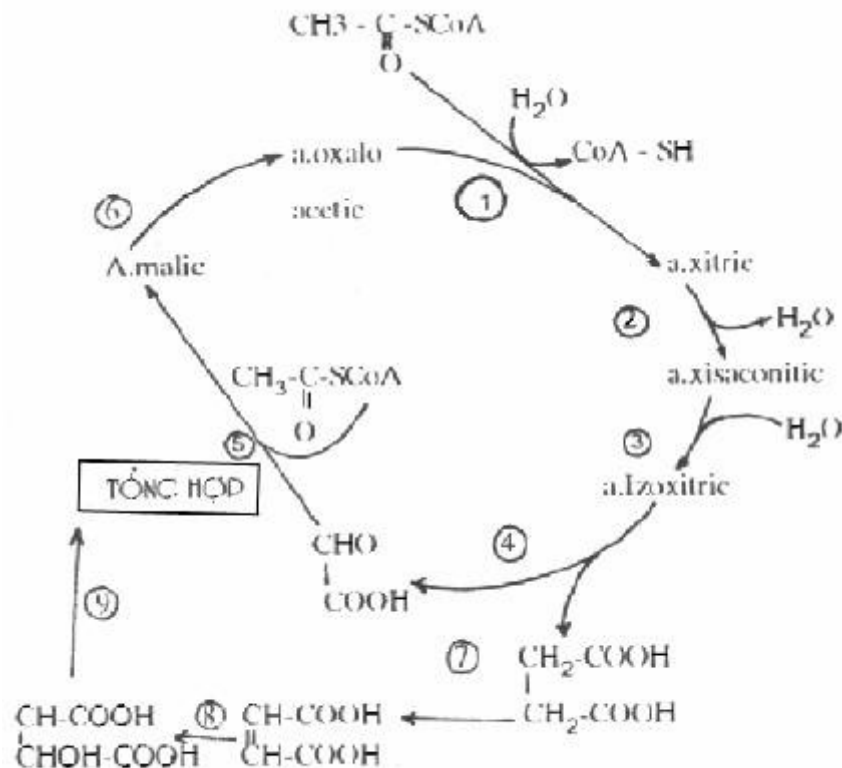
Như vậy cứ 1 Axit pyruvic phân huỷ qua chu trình tạo ra được 15 ATP, nên từ 2 A.pyruvic sẽ tạo được 30 ATP. Trong chặng đường phân tạo ra được $2\text{ATP} + 2\text{NADH}_2 \rightarrow 8\text{ATP}$. Vậy hô hấp hiếu khí cung cấp cho tế bào 38 ATP khi phân huỷ một phân tử glucose.

5.2.1.2. Hô hấp hiếu khí qua chu trình glyoxilic.

Từ cơ chất là chất béo bị oxy hoá tạo Acetyl-CoA. Acetyl-CoA này được biến đổi theo chu trình glyoxilic xảy ra trong glyoxysom. Chu trình này được Conbec và Krebs phát hiện vào năm 1957 ở nhiều đối tượng như vi khuẩn, nấm mốc và nhất là ở thực vật có dầu. Ở thực vật có dầu khi các axit béo bị oxy hoá sẽ tạo ra Acetyl-CoA. Nhờ các enzyme có trong glyoxysom như izoxitrataza ... mà Acetyl-CoA không biến đổi theo chu trình Crebs mà biến đổi theo chu trình glyoxilic.

Khác với chu trình Crebs, ở chu trình glyoxilic, axit izoxitric dưới tác dụng của enzyme izoxitrattase phân giải thành axit succinic và axit glyoxilic ngưng kết với Acetyl-CoA thứ hai nhờ malatsintetase để tạo thành axit malic. Từ axit malic chu trình tiếp tục biến đổi như chu trình Crebs.

Sơ đồ chu trình được trình bày như sau:



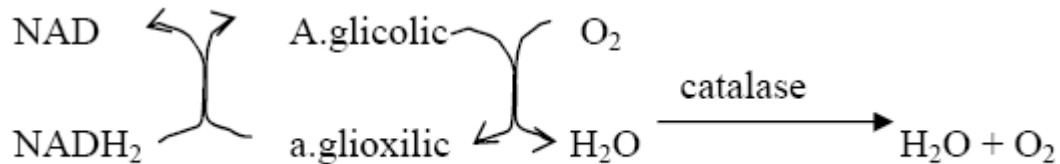
Hình 3. Chu trình glyoxilic

Chu trình glyoxilic có ý nghĩa quan trọng trong cơ thể thực vật, đặc biệt ở cây chứa nhiều dầu.

- Chu trình glioxilic là cầu nối giữa các quá trình trao đổi glucit với quá trình trao đổi lipid và ngược lại. Hạt giàu lipid khi nảy mầm chu trình glioxilic hoạt động để chuyển lipid thành glucit là cơ chất cho quá trình nảy mầm.

- Chu trình glioxilic là biến dạng của chu trình Crebs nên 2 chu trình có thể hỗ trợ lẫn nhau trong quá trình hô hấp ở cây có dầu.

- Sản phẩm trung gian của chu trình tham gia chuỗi hô hấp phụ trong tế bào



- Các sản phẩm trung gian của chu trình glioxilic tham gia vào quang hô hấp.

- Sản phẩm trung gian của chu trình glioxilic còn tham gia nhiều con đường trao đổi chất khác, làm nguyên liệu tổng hợp nên nhiều chất quan trọng trong cơ thể thực vật như chlorophyll.....

5.2.1.3. Hô hấp hiếu khí theo chu trình pentozo-P.

Phân huỷ glucose qua đường phân không phải là con đường duy nhất mà còn có các con đường khác trong đó phổ biến nhất là con đường pentozo-P. Con đường pentozo-P được phát hiện đầu tiên ở nấm men, sau có ở động vật và cuối cùng ở thực vật cũng thấy có sự hiện diện của con đường này (Warbung, Cristian, 1930, Grise, 1953, Dileen, 1936....).

Khác với đường phân, con đường pentozo-P không phân giải glucose thành hai trioses mà glucoes bị oxi hoá và decarboxyl hoá để tạo ra các pentozo-P. Từ các pentozo-P tái tạo lại glucozo-P. Con đường pentozo-P xảy ra trong tế bào chất cùng với đường phân. Vậy yếu tố nào quyết định glucose biến đổi theo đường phân hay theo pentozo-P ?

Từ glucozo.6P nếu được enzyme glucozo.6P. Izomerase xúc tác sẽ biến glucozo 6P thành fuructozo 6P và đường phân sẽ xảy ra. Còn nếu enzyme glucozo 6P. dehydrogenase hoạt động sẽ oxi hoá glucozo 6P thành axit – 6P - gluconic và con đường pentozo-P xảy ra.

Chu trình pentozo-P xảy ra qua 2 phần:

- Phân huỷ glucose thành CO₂ và NADPH₂.
- NADPH₂ thực hiện chuỗi hô hấp tạo H₂O và ATP.

Sơ đồ tổng quát của chu trình như sau:

NADH₂ thực hiện chuỗi hô hấp không xảy ra do không có O₂. Bởi vậy kết quả đường phân trong hô hấp kỵ khí là:



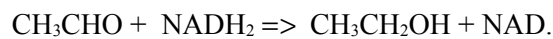
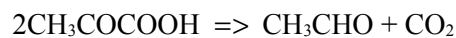
Giai đoạn hai của hô hấp kỵ khí là biến đổi axit pyruvic thành các sản phẩm như etanol, axit lactic, Đây là quá trình lên men. Tùy theo sản phẩm của quá trình mà có các quá trình lên men khác nhau như lên men rượu, lên men lactic

5.2.2.1. Lên men rượu.

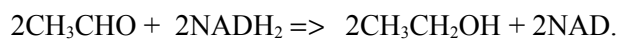
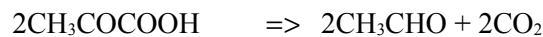
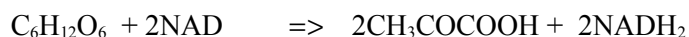
Sự lên men rượu xảy ra qua 3 giai đoạn chính:

- Thủy phân tinh bột thành glucose (nếu cơ chất là tinh bột).
- Đường phân glucose thành axit pyruvic và NADH₂.
- Lên men rượu thật sự.

Giai đoạn lên men rượu xảy ra 2 phản ứng:



Như vậy kết quả chung của toàn bộ quá trình lên men rượu là



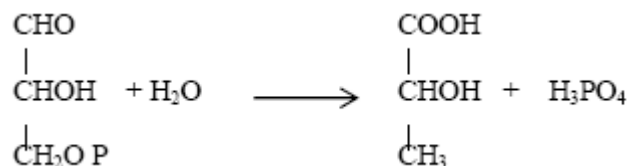
Về mặt năng lượng lên men rượu chỉ tạo ra được 2ATP trong giai đoạn đường phân nên hiệu quả năng lượng rất thấp. Từ 1 glucose chuyển thành 2 etanol năng lượng tự do giảm 256 Kcalo chỉ tạo ra được 2ATP (tương đương 14,6 Kcalo trong điều kiện chuẩn). Hiệu suất năng lượng chỉ đạt 26%. So với hô hấp hiếu khí chỉ bằng 5%. (2ATP của lên men so với 38 ATP của hô hấp hiếu khí). Sở dĩ như vậy vì sản phẩm lên men rượu còn chứa năng lượng khá lớn, phần năng lượng giải phóng ra từ glucose để tạo etanol chỉ là một phần nhỏ (14 Kcalo/674 Kcalo). Như vậy để có năng lượng cho cơ thể hoạt động như hô hấp hiếu khí cung cấp thì lên men rượu phải sử dụng lượng cơ chất nhiều gấp 40-50 lần. Do vậy nên hô hấp kỵ khí (lên men) kéo dài sẽ làm cho cây bị đói, mô bị suất các chất tích lũy bởi các quá trình khác (Quang hợp, Hô hấp hiếu khí).

5.2.2.2. Lên men lactic.

Cũng như lên men rượu, lên men lactic là quá trình hô hấp kỵ khí khá phổ biến ở thực vật.

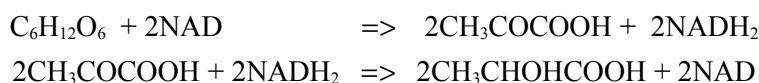
Quá trình lên men lactic xảy ra theo 2 con đường khác nhau:

- Trong giai đoạn đường phân sau khi tạo A₁PG, A₁PG không bị oxy hoá thành A₁PG mà biến đổi trực tiếp thành axit lactic:



Như vậy theo con đường này từ glucose tạo ra 2 axit lactic và tiêu tốn mất 2 ATP trong giai đoạn đầu của đường phân.

- Đường phân tạo ra CH_3COCOOH và NADH_2 , NADH_2 khử axit pyruvic thành axit lactic.





Về năng lượng con đường này tạo ra được 2 ATP như trong lên men rượu.

5.2.3. Hô hấp sáng.

5.2.3.1. Đặc điểm.

Decker (1955), Zelitch (1969) đã phát hiện ra hiện tượng thải CO_2 sau một thời gian chiếu sáng ở một số cây. Như vậy ở những cây này các sản phẩm sơ cấp của quang hợp đã bị phân huỷ thành CO_2 ngoài sáng. Sự hấp thụ O_2 cùng với sự thải CO_2 xảy ra phụ thuộc vào ánh sáng nên được gọi là hô hấp sáng (quang hô hấp). Những cây này hô hấp đồng hành với quang hợp.

Có thể phân biệt hô hấp sáng với hô hấp tối nhờ tính nhạy cảm của quang hô hấp với các yếu tố môi trường.

- Hô hấp luôn đồng biến với cường độ ánh sáng, còn hô hấp tối không chịu ảnh hưởng của ánh sáng. ánh sáng với $\lambda = 590-700\text{nm}$ có hiệu quả cao với hô hấp sáng.

- Hô hấp giảm khi tỷ lệ oxy thấp ($< 2\%$) khi hàm lượng O_2 càng cao hô hấp sáng càng mạnh. Khi tăng hàm lượng O_2 từ 21% đến 100% hô hấp sáng tăng gấp 2-3 lần.

- Tăng hàm lượng CO_2 sẽ hạn chế hô hấp sáng, khi hàm lượng CO_2 cao hơn 0,1% hô hấp sáng giảm mạnh và có thể ngừng khi hàm lượng CO_2 đạt 1-2%. Còn hàm lượng CO_2 cao ít ảnh hưởng đến hô hấp tối.

- Hô hấp sáng nhạy với nhiệt độ hơn so với hô hấp tối.

Các nhóm thực vật khác nhau có mức độ hô hấp sáng không giống nhau:

- Cây C_3 có hô hấp sáng mạnh. Ví dụ ở lúa, đậu, cải đường, hướng dương, thuốc lá ... có hô hấp tối khoảng $1-3\text{mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$. Còn hô hấp sáng mạnh gấp 2-3 lần hô hấp tối đó.

- Cây C_4 như: ngô, mía, cao lương không có hô hấp sáng hoặc xảy ra yếu không thể xác định được. Do vậy nhóm cây này có năng suất cao hơn cây C_3 .

- Cây CAM có quang hô hấp yếu và thay đổi nên khó xác định.

Người ta cho rằng nguyên nhân làm cho quá trình hô hấp sáng ở nhóm thực vật C_4 yếu hay không có là do hoạt tính của oxigenase ở nhóm cây này yếu do tỷ lệ CO_2/O_2 trong tế bào bao bó mạch cao điều đó giúp cho hoạt tính cacboxyl hoá mạnh hơn hoạt tính oxy hoá. Mặt khác khi thải CO_2 từ tế bào bó mạch lập tức được ATP từ tế bào thịt lá tiếp nhận, do đó làm giảm hô hấp sáng.

5.2.3.2. Cơ chế.

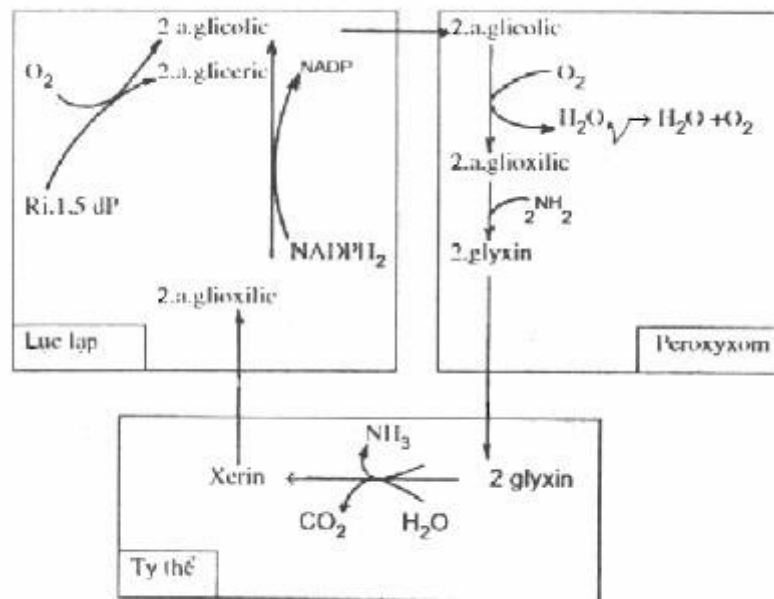
Quang hô hấp xảy ra tại 3 bào quan khác nhau: lục lạp, peroxisom và ty thể. Tế bào chất là môi trường để các chất đi qua từ bào quan này sang bào quan khác.

* **Lục lạp:** Tại lục lạp diễn ra quá trình oxy hoá Ribulozo 1,5 diP do Ribulozo 1,5 diP-oxydase xúc tác tạo nên axit glyceric và axit glycolic. Đồng thời axit glyoxilic từ ty thể đưa sang cũng được khử thành axit glycolic. A.glycolic chuyển sang peroxixom để tiếp tục biến đổi theo hô hấp sáng.

* **Peroxi-xom:** đây là bào quan biến đổi H_2O_2 nên được gọi là peroxixom. Tại đây A.glycolic bị oxy hoá thành A.glyoxilic nhờ glycolat-oxydaza. H_2O_2 được tạo ra do oxy hoá axit glycolic sẽ bị phân huỷ bởi catalaza thành H_2O và O_2 . Tiếp theo là các phản ứng chuyển amin để tạo glycine. Glycine quay vào ty thể để biến đổi tiếp.

* **Ty thể:** Tại ty thể serine được tạo ra từ 2 glycine nhờ hệ enzyme kép. Glycine dicarboxylase và serine hydroxymethyltransferase. Serine biến đổi trở lại thành A.glycolic.

Cơ chế hô hấp sáng được trình bày theo sơ đồ sau:



Hình 5. Hô hấp sáng

5.2.3.3. Vai trò hô hấp sáng.

Hô hấp sáng là một quá trình có hại cho quang hợp, nó làm giảm quang hợp 20-30%, trường hợp đặc biệt có thể giảm quang hợp đến 100%. Sở dĩ như vậy vì hô hấp sáng phân huỷ nguyên liệu của quang hợp (Ri 1,5 diP), cạnh tranh ánh sáng với quang hợp, tạo chất độc với quang hợp (H_2O_2).

Hiện nay chưa có chứng minh nào về mặt có lợi của hô hấp sáng. Vậy tại sao một quá trình có hại mà được tồn tại trong suốt hàng triệu năm được sàng lọc bởi CLTN ? Điều đó chưa giải thích được một cách thoả đáng. Tuy nhiên có tác giả cho rằng có một số lý do mà hô hấp sáng vẫn tồn tại cho đến bây giờ.

- Có lẽ Thời kỳ đầu của sự tiến hoá, tỷ lệ CO_2/O_2 trong không khí cao hơn so với hiện nay nên quang hô hấp là quá trình cần để hạ thấp tỷ lệ này.

- Quang hô hấp cũng có thể tham gia duy trì tỷ lệ O_2 nội sinh của lục lạp dưới ngưỡng tối hạn.

- Cũng có thể quang hô hấp giúp cho cây tồn tại trong điều kiện cường độ ánh sáng quá mạnh mà nồng độ CO_2 lại thấp để tiêu thụ bớt ATP và NADPH_2 tạo ra dư thừa trong phản ứng sáng qua đó tránh được ảnh hưởng có hại đến bộ máy quang hợp.

Những lý do trên chủ yếu mới là những giả thiết cần được khoa học làm sáng tỏ thêm.

Do hô hấp sáng có hại nên trong thực tiễn trồng trọt cần hạn chế hay triệt tiêu hô hấp sáng nhằm tăng khả năng quang hợp qua đó tăng NS cây trồng. Có nhiều biện pháp để ngăn ngừa tác động xấu của hô hấp sáng như làm giảm lượng O_2 xuống 5%, chọn giống thực vật không có hô hấp sáng hay hô hấp sáng yếu, lai tạo cây có hô hấp sáng mạnh với cây không có hô hấp sáng tạo cây có hô hấp sáng yếu hơn, xử lý các chất gây ức chế hô hấp sáng $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, NaF ...

5.3. Trao đổi năng lượng trong hô hấp.

Hô hấp là nguồn cung cấp năng lượng cho các hoạt động sống của cơ thể. Qua hô hấp năng lượng được chuyển từ dạng năng lượng hoá học tích trữ trong các HCHC khó sử dụng sang dạng năng lượng chứa đựng trong phân tử ATP để sử dụng.

5.3.1. Đặc điểm trao đổi năng lượng của cơ thể sống.

Trong quá trình hô hấp sự phân huỷ glucose đã giải phóng năng lượng 674Kcalo/M. Năng lượng này cũng tương đương năng lượng giải phóng ra khi đốt cháy glucose. Tuy nhiên giữa 2 quá trình hô hấp và đốt cháy có nhiều điểm khác nhau:

Trước hết trong quá trình hô hấp chỉ một phần năng lượng hoá học mất đi ở dạng nhiệt còn phần lớn được tích lũy lại trong dạng liên kết cao năng của ATP để cơ thể sử dụng dần. Hiệu quả năng lượng của hô hấp đạt khoảng 50%.

Điểm khác biệt thứ hai là năng lượng giải phóng ra trong quá trình phân huỷ cơ chất hô hấp (glucose) không ồ ạt, cùng một lúc như phản ứng đốt cháy mà thải ra từ từ qua nhiều chặng, mỗi chặng năng lượng thải ra một ít giúp cơ thể kịp thời tích lại ở dạng ATP để dự trữ dùng dần khi cần thiết.

Thứ ba, quá trình hô hấp được thực hiện một cách chặt chẽ có hiệu quả nhờ sự tham gia hệ enzyme phân huỷ cơ chất hô hấp và hệ enzyme thực hiện việc tích năng lượng thải ra trong phản ứng phân huỷ cơ chất thành năng lượng của ATP.

Thứ tư của sự khác nhau giữa đốt cháy với hô hấp là hô hấp được thực hiện trong tế bào có cấu trúc chặt chẽ, hợp lý nên hiệu quả năng lượng rất cao. Đặc biệt các thành phần tham gia phân huỷ cơ chất và các thành phần tham gia tích năng lượng vào ATP (enzyme tổng hợp ATP – photphoryl hoá) được sắp xếp theo một cấu trúc hoàn hảo để thực hiện chức năng của nó.

Trao đổi năng lượng trong hô hấp xảy ra dựa trên hoạt động của hệ thống oxi hoá - khử của tế bào.

5.3.2. Oxi hoá khử sinh học.

5.3.2.1. Các hình thức.

Oxi hoá khử là quá trình có ý nghĩa quyết định đến trao đổi năng lượng của tế bào. Trong tế bào có nhiều hình thức oxi hoá - khử khác nhau, liên quan chặt chẽ với nhau tạo nên chuỗi hô hấp tế bào.

- Khử H_2 của cơ chất do hệ enzyme dehydrogenase xúc tác. Đây là giai đoạn đầu của chuỗi hô hấp.

- Trao đổi điện tử giữa các hệ oxi hoá khử. Đây là giai đoạn giữa của chuỗi hô hấp, giai đoạn này có sự tham gia của hệ enzyme oxidase.

- Kết hợp với O₂ nhờ oxidase xúc tác là hình thức oxi hoá khử thứ ba có ở vị trí cuối chuỗi hô hấp.

5.3.2.2. Năng lượng phản ứng oxi hoá khử.

Phản ứng oxi hoá khử bao giờ cũng kèm theo trao đổi năng lượng. Biến đổi năng lượng tự do trong các phản ứng oxi hoá - khử được thể hiện bằng phương trình

$$\Delta G' = - nF \cdot \Delta E^{\circ}$$

Trong đó:

$\Delta G'$: mức biến đổi năng lượng của phản ứng oxi hoá - khử (Kcalo/M)

- Nếu $\Delta G' > 0$: phản ứng thu năng lượng.

- Nếu $\Delta G' < 0$: phản ứng thải năng lượng.

- Nếu $\Delta G' = 0$: không xảy ra phản ứng

n: Số e tham gia trao đổi trong phản ứng

ΔE° : chênh lệch điện thế oxi hoá khử giữa 2 hệ tham gia phản ứng.

F: số Fara

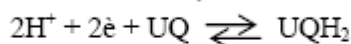
5.3.3. Chuỗi hô hấp.

Chuỗi vận chuyển e hô hấp hay chuỗi hô hấp là hệ thống vận chuyển e xảy ra trên màng ty thể. Thành phần của chuỗi hô hấp gồm 4 tổ hợp:

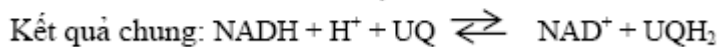
* **Tổ hợp I**: các e từ cơ chất khử trước hết được oxi hoá bởi tổ hợp I. Tổ hợp I chứa NADH-dehydrogenase xúc tác sự chuyển 1 cặp e giữa NADH và ubiquinon (UQ)



$$E^{\circ} = -0,32\text{V}$$

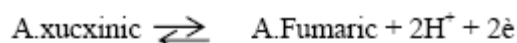


$$E^{\circ} = +0,04\text{V}$$

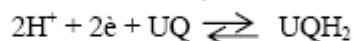


$$\Delta E^{\circ} = +0,36\text{V}$$

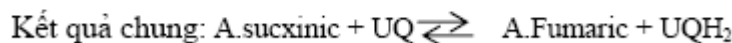
* **Tổ hợp II**: Tổ hợp II chứa succinat-dehydrogenase xúc tác sự chuyển 1 cặp e giữa axit succinic và UQ. A.succinic là thành phần của chu trình Crebs.



$$E^{\circ} = +0,03\text{V}$$



$$E^{\circ} = +0,04\text{V}$$



$$\Delta E^{\circ} = +0,01\text{V}$$

* **Tổ hợp III**: Tổ hợp gồm các xytocrom b,c và phức hợp enzyme xytocrom C-oxidoreductase. Chức năng của tổ hợp II oxi hoá UQH₂ rồi chuyển e đến xytocrom C

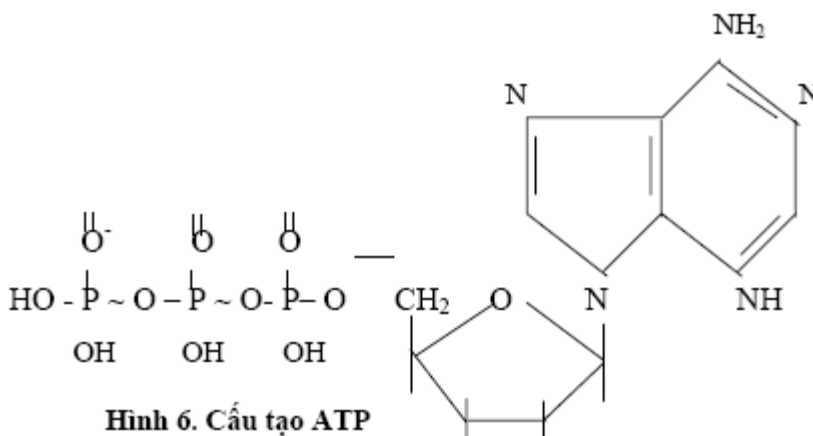
Trong tế bào các hợp chất hữu cơ đều chứa đựng năng lượng. Năng lượng của các phân tử được cố định trên các liên kết. Các liên kết thường có năng lượng khoảng 0,3-3,0

Kcalo/M. Ngoài các liên kết bình thường, một số phân tử còn chứa các liên kết giàu năng lượng – gọi là liên kết cao năng. Những liên kết có năng lượng ≥ 6 Kcalo/M thuộc dạng liên kết cao năng, được ký hiệu (\sim).

Có 3 dạng liên kết cao năng phổ biến trong các hợp chất hữu cơ:

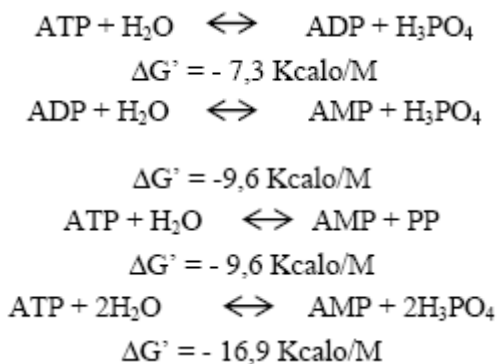
- Liên kết O \sim P: đây là dạng liên kết phổ biến và có vai trò quan trọng nhất trong tế bào. Liên kết cao năng dạng này có trong các nucleotide, Tri.P, một số dạng đường – P (Al3PG, APEP) cacbamyl-P
- Liên kết C \sim P: là dạng liên kết cao năng có trong Acyl \sim CoA (như acetyl CoA, succinyl – CoA)
- Liên kết N \sim P: là liên kết cao năng có trong Creatin – P.

Trong các phân tử chứa liên kết cao năng thì ATP là phân tử có vai trò quan trọng nhất trong tế bào, nó là pin năng lượng của tế bào.



Liên kết cao năng trong ATP có năng lượng tự do 7,3 Kcalo/M trong điều kiện chuẩn. Năng lượng này thay đổi theo sự thay đổi các điều kiện môi trường như pH, nồng độ ATP, áp suất khí quyển. Biến động của năng lượng của liên kết cao năng của ATP trong khoảng 8-12 Kcalo/M.

ATP là một chất linh động nên năng lượng chứa đựng đó dễ được huy động cho cơ thể hoạt động



5.3.4.2. Photphoryl hoá oxy hoá.

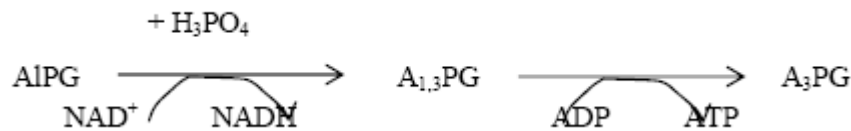
Photphoryl hoá oxi hoá là hình thức tổng hợp ATP nhờ năng lượng thải ra của phản ứng oxi hoá. Loại photphoryl hoá này có hai hình thức:

- Photphoryl hoá mức cơ chất.
- Photphoryl hoá mức coenzyme-chuỗi hô hấp.

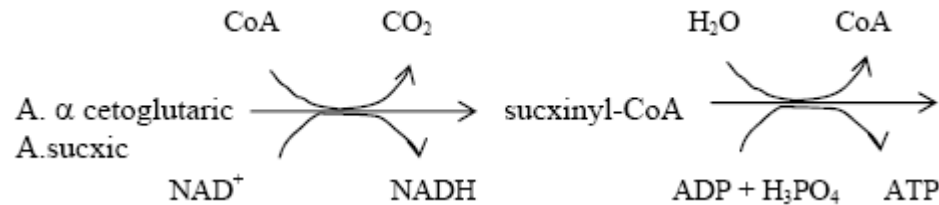
5.3.4.3. Photphoryl hoá mức cơ chất.

Photphoryl hoá mức cơ chất là quá trình tổng hợp ATP nhờ năng lượng thải ra của phản ứng oxi hoá trực tiếp cơ chất. Trên toàn bộ con đường biến đổi oxi hoá phân tử glucose theo đường phân và chu trình crebs có hai phản ứng oxi hoá liên kết với photphoryl hoá ở mức cơ chất.

- Trong giai đoạn đường phân:



Vậy phản ứng tổng hợp ATP: $\text{ADP} + \text{H}_3\text{PO}_4 \rightarrow \text{ATP}$ xảy ra nhờ năng lượng của phản ứng oxi hoá A1PG bởi NAD.



Như vậy phản ứng tổng hợp ATP ở đây xảy ra nhờ năng lượng thải ra trong phản ứng oxi hoá cơ chất A. α cetoglutaric cung cấp.

Quá trình photphoryl hoá ở mức độ cơ chất tích lũy không quá 10% toàn bộ năng lượng của tế bào sống nên ý nghĩa không lớn lắm. 90% năng lượng còn lại được tích lũy qua quá trình photphoryl hoá mức enzyme hay qua chuỗi hô hấp.

5.3.4.4. Photphoryl hoá qua chuỗi hô hấp.

Khi vận chuyển H_2 từ cơ chất khử đến O_2 chuỗi hô hấp thực hiện nhiều phản ứng oxi hoá khử. Các phản ứng đó làm năng lượng giải phóng dần dần. Nếu giai đoạn nào của chuỗi có đủ điều kiện về năng lượng và có enzyme xúc tác thì quá trình tổng hợp ATP được thực hiện. Đó là photphoryl hoá qua chuỗi hô hấp.

Về cơ chế của quá trình photphoryl hoá qua chuỗi hô hấp đã được nhiều tác giả nghiên cứu trong thời gian dài. Thuyết do Mit.chell đưa ra năm 1962, gọi là thuyết hoá thẩm đã giải thích cơ chế photphoryl hoá một cách hợp lý và được quan tâm nhiều hơn cả. Thuyết hoá thẩm nêu lên cơ sở cho sự liên kết dòng điện tử trong chuỗi hô hấp với sự photphoryl hoá ở ty thể là sự chênh lệch về điện tích và H^+ giữa 2 mặt của màng ty thể. Sự chênh lệch này được tạo ra do sự vận chuyển electron qua màng làm cho sự tích lũy electron và H^+ ở 2 phía của màng chênh lệch nhau tạo nên thế năng điện hoá. Thế năng điện hoá này được giải phóng sẽ cung cấp năng lượng cho phản ứng tổng hợp ATP.

Trong quá trình hô hấp các electron tách ra từ cơ chất được chuyển theo chuỗi vận chuyển electron trên màng ty thể. Các electron được chuyển vào mặt trong của màng trong ty thể, tức là

vào cơ chất ty thể làm cho mặt trong màng ty thể tích điện âm. Ngược lại H^+ được vận chuyển qua chuỗi hô hấp để đẩy ra mặt ngoài của màng trong ty thể, tức là vào khoảng không gian giữa màng trong và màng ngoài ty thể làm cho phía này tích điện dương. Kết quả sự vận chuyển đồng thời của H^+ tạo nên sự chênh lệch điện thế giữa 2 mặt của màng trong ty thể – đó là thế điện hoá - còn gọi là “thế năng màng” hay “gradient điện thế”. Sự chênh lệch về nồng độ H^+ hình thành “gradient proton” các gradient điện hoá và gradient proton tạo nên động lực proton. Giá trị thế năng proton này được coi như năng lượng tự do của proton tương đương 7,3 Kcalo đủ để thực hiện phản ứng tổng hợp ATP.

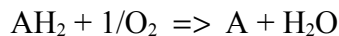
Việc chuyển thế năng proton thành năng lượng để tổng hợp ATP thực hiện nhờ các bơm proton – ATP – sintetase. Bơm proton làm nhiệm vụ bơm proton (H^+) từ lớp đệm giữa 2 màng ty thể, qua màng trong để vào cơ chất ty thể tức là làm cho proton đi ngược chiều vận chuyển của ATP sintetase đã giải phóng năng lượng hoá thắm và năng lượng hoá thắm đó được dùng để tổng hợp ATP.

Cấu tạo ATP sintetase (Bơm proton) rất phức tạp gồm nhiều thành phần khác nhau. Hai thành phần quan trọng nhất của ATP-sintetase là phức hợp F_0 và F_1 .

F_0 được xem là kênh dẫn truyền proton đi qua màng trong ty thể, từ mặt ngoài vào cơ chất ty thể. F_0 có cấu trúc hình trụ của lipid nằm xen vào lớp lipid vắt qua màng để nối mặt tiếp xúc với lớp đệm và mặt trong tiếp xúc với cơ chất ty thể.

F_1 là phần xúc tác quá trình tổng hợp ATP khi F_0 bơm proton đi qua. F_1 có cấu trúc hình cầu, ưa nước nằm nhô ra phía cơ chất ty thể như 1 cái nấm. H^+ được bơm qua kênh. F_0 dưới tác động của lực dẫn proton sẽ hoạt hoá F_1 và tiêu phí lực dẫn này. F_1 được hoạt hoá sẽ xúc tác sự tổng hợp ATP.

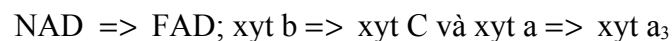
Từ H_2 của cơ chất, 2e được chuỗi hô hấp vận chuyển đến O_2 , với năng lượng tổng số thải ra là:



$$\Delta E^\circ = +1,23 \text{ V } (+0,01 - (-0,22)) = 1,23 \text{ V}$$

$$\Delta G' = -2,23,06 \cdot 1,23 = 57,2 \text{ Kcalo/M}$$

Năng lượng thải ra này có thể tổng hợp được 5 ATP. Nhưng trong thực tế qua chuỗi hô hấp chỉ tạo ra được 3ATP. Sở dĩ như vậy vì từ cơ chất là (H^+) chuyển đến O_2 qua nhiều phản ứng. Mỗi phản ứng thải ra một ít năng lượng. Nếu phản ứng nào đủ điều kiện về năng lượng ($\Delta G' = 7,3 \text{ Kcalo/M}$) và có bơm proton (ATP sintetase) định vị tại vị trí đó của chuỗi hô hấp gắn trên màng ty thể thì phản ứng tổng hợp ATP mới xảy ra. Đó là 3 vị trí



5.3.5. Hiệu quả năng lượng trong hô hấp.

Tế bào là một nhà máy biến đổi năng lượng rất tinh vi với hiệu quả năng lượng rất cao. Đó là nhờ tế bào có thành phần và cấu tạo rất phù hợp với cơ chế biến đổi năng lượng nhất. Ty thể là một nhà máy trao đổi năng lượng rất hoàn hảo. Sự trao đổi năng lượng còn được xúc tác bởi hệ enzyme đặc hiệu, hệ vận chuyển đặc trưng nên hiệu quả năng lượng rất cao. Năng lượng giải phóng trong quá trình phân huỷ cơ chất phần lớn được tích vào ATP cho cơ thể dùng dần.

Hiệu quả trao đổi năng lượng phụ thuộc vào con đường biến đổi cơ chất. Nếu biến đổi cơ chất theo con đường hiếu khí thì hiệu quả năng lượng cao hơn biến đổi theo con đường kỵ khí.

Trong hô hấp kỵ khí hiệu quả năng lượng chỉ đạt khoảng 2%. Phân huỷ 1 glucose chỉ tạo ra 2 ATP

$$\frac{2.7,3}{674} \cdot 100 \approx 2\%$$

Trong hô hấp hiếu khí theo đường phân- chu trình Crebs hiệu quả năng lượng rất cao. Phân huỷ 1 glucose theo con đường này tạo ra được 38 ATP với hiệu suất năng lượng:

$$\frac{38.7,3}{674} \cdot 100 \approx 41\%$$

Trong hô hấp hiếu khí theo con đường pentozo P, hiệu quả năng lượng là:

$$\frac{35.7,3}{674} \cdot 100 \approx 38\%$$

Như vậy so với các máy móc vật lý, hệ trao đổi năng lượng của cơ thể sống có hiệu quả cao hơn nhiều.

5.3.6. Sử dụng ATP.

Mọi hoạt động sống của cơ thể đều cần năng lượng. Nguồn cung cấp năng lượng chủ yếu cho hoạt động sống của cơ thể là ATP. Bởi vì ATP có dự trữ năng lượng đủ lớn thoả mãn nhu cầu cho các hoạt động sống đồng thời ATP dễ được phân huỷ để giải phóng năng lượng nên sử dụng ATP rất thuận lợi cho cơ thể. Như vậy ATP chính là pin năng lượng của cơ thể.

Ngoài ATP, một số dạng liên kết cao năng khác cũng được cơ thể sử dụng cho một số hoạt động sống:

- UTP cung cấp năng lượng cho quá trình sinh tổng hợp disacharit, polysacharit.
- XTP cung cấp năng lượng cho quá trình tổng hợp lipid phức tạp.
- GTP tham gia trong quá trình tổng hợp protein ở riboxom.

5.4. Ảnh hưởng của các điều kiện bên ngoài đến hô hấp.

5.4.1. Ảnh hưởng điều kiện bên trong đến hô hấp.

5.4.1.1. Thành phần loài.

Các loài khác nhau có quá trình hô hấp không giống nhau: cường độ, con đường, hệ số hô hấp.

- Trước hết các loài khác nhau có cường độ hô hấp khác nhau

Bảng: Cường độ hô hấp của một số loài thực vật
(mg/CO₂/1g chất khô /24h)

Nhóm cây	I _{hô hấp}	Nhóm cây	I _{HH}
Lá lúa mì	136,70	Quả chanh	12,40
Củ khoai tây	2,45	Hạt hướng dương	43,70
Rễ củ cải đường	6,70	<i>Asperillus Niger</i> (2 ngày tuổi)	343,20

- Tính chất hệ oxy hoá khử, con đường biến đổi cơ chất cũng mang tính đặc trưng cho loài. Như ở một số nhóm cây trong họ cải, họ bầu bí ... chứa nhiều enzyme ascorbin oxyase và peroxylase nên con đường hô hấp nhóm cây này có nhiều hướng khác các nhóm cây khác về cơ chất hô hấp về chuỗi hô hấp. Hay nhóm cây chứa nhiều lipid thì trong tế bào chứa nhiều hệ enzyme lipase và hệ enzyme chuyển hoá axit béo.

- Hệ số hô hấp ở các loài khác nhau cũng khác nhau do sử dụng cơ chất chủ yếu không giống nhau. Cây nào sử dụng nguyên liệu hô hấp chủ yếu là glucit thì $HS_{HH} = 1$, cây nào sử dụng cơ chất hô hấp là axit hữu cơ thì $HS_{HH} > 1$, còn cây nào chứa nhiều protein, dùng protein làm cơ chất thì $HS_{HH} < 1$.

Bảng: Hệ số hô hấp (CO_2/O_2) ở một số cây

Nhóm cây	HS_{HH}	Nhóm cây	HS_{HH}
Hạt lúa mì mọc mầm	1,0	Hạt lạc nảy mầm	0,70
Quả táo chín	1,0	Hạt gai dầu nảy mầm	1,22
Hạt lanh nảy mầm	0,65	Quả chanh chín	2,09

5.4.1.2. Tuổi cây.

Hô hấp còn chịu ảnh hưởng của quá trình phát triển cá thể của cây. Thường càng về già cường độ hô hấp càng giảm, con đường biến đổi cơ chất chuyển từ đường phân – chu trình Crebs sang pentozo P. Cây càng già hiệu quả năng lượng càng giảm.

Ngoài ảnh hưởng của thành phần loài, tuổi cây đến hô hấp, các cơ quan khác trên cây cũng có quá trình hô hấp khác nhau do đặc trưng sống, chức năng sinh lý của chúng khác nhau.

5.4.1.3. Chất điều hoà sinh trưởng.

Các chất điều hoà sinh trưởng có vai trò quan trọng trong toàn bộ đời sống của thực vật trong đó có hô hấp. Đối với quá trình hô hấp, chất điều hoà sinh trưởng có tác dụng nhiều mặt.

- Chất ĐHST làm tăng cường độ hô hấp vào giai đoạn nảy mầm và giai đoạn sinh trưởng mạnh của cây. Đó là do chất ĐHST đã kích thích hoạt tính nhiều hệ enzyme trong hô hấp.

- Chất ĐHST còn có tác dụng điều chỉnh các con đường hô hấp trong cây. Như theo Seb, Damhorecki, Oaks (1958) cho rằng Auxin làm giảm tỷ lệ C_6/C_1 điều đó chứng tỏ Auxin làm giảm con đường pentozo P mà làm tăng sự biến đổi cơ chất theo con đường Đường phân – chu trình Crebs.

- Chất ĐHST thúc đẩy quá trình trao đổi năng lượng trong hô hấp, tăng hiệu quả năng lượng trong hô hấp. Như theo Benner, Wildmann cho rằng Auxin ảnh hưởng đến sự hình thành các liên kết cao năng, đến quá trình photphoryl hoá theo chiều hướng có lợi cho hô hấp.

5.4.2. Ảnh hưởng các điều kiện bên ngoài đến hô hấp.

5.4.2.1. Ánh sáng.

Trước đây người ta cho rằng hoạt động của hô hấp không chịu ảnh hưởng của ánh sáng. Nhưng nhờ những phương pháp nghiên cứu mới như sử dụng đồng vị phóng xạ các nhà khoa học đã xác định được ánh sáng có ảnh hưởng đến hô hấp.

Trước hết ánh sáng ảnh hưởng đến quang hợp mà quang hợp là quá trình cung cấp nguyên liệu cho hô hấp.

Ánh sáng cũng ảnh hưởng trực tiếp đến hô hấp. ở nhiều loại cây ánh sáng kích thích hô hấp. Cây ưa bóng hô hấp nhạy cảm với ánh sáng hơn cây ưa sáng. Ánh sáng bước sóng ngắn ảnh hưởng đến hô hấp mạnh hơn ánh sáng bước sóng dài.

Đặc biệt quan trọng là ánh sáng là yếu tố trực tiếp của hô hấp sáng. Hô hấp sáng luôn đồng biến với cường độ ánh sáng.

5.4.2.2. Hàm lượng nước.

Trong hô hấp nước vừa là sản phẩm vừa là nguyên liệu trực tiếp tham gia vào cơ chế hô hấp. Nước còn là dung môi hoà tan các chất để tiến hành các phản ứng trong hô hấp.

Cường độ hô hấp liên quan chặt chẽ đến hàm lượng nước trong tế bào. Ở hạt khô, hàm lượng nước thấp ($\leq 15\%$) hô hấp xảy ra rất yếu ớt. Hô hấp tăng cùng với sự tăng hàm lượng nước trong mô và đạt cực đại hô hấp khi hàm lượng nước trong mô đạt 80-90%.

Khi hàm lượng nước trong mô bị giảm đột ngột (hạn hán, nhiệt độ cao) hô hấp lại tăng mạnh nhưng hiệu quả năng lượng lại thấp. Năng lượng thải ra không tích lại ở dạng ATP mà phần lớn thải ra ở dạng nhiệt làm cho nhiệt độ cơ thể tăng lên có thể dẫn đến hiện tượng chết khô của cây.

5.4.2.3. Nhiệt độ.

Hô hấp là một chuỗi các phản ứng hoá sinh xảy ra do sự xúc tác của các enzyme. Hoạt tính enzyme lại phụ thuộc vào nhiệt độ nên nhiệt độ có ảnh hưởng đến hô hấp. Trong giới hạn nhiệt độ sinh lý, nhiệt độ càng cao hô hấp càng mạnh. Sự ảnh hưởng của nhiệt độ phụ thuộc nhóm sinh thái: cây chịu nóng có nhu cầu nhiệt độ đối với hô hấp cao hơn nhóm cây chịu rét.

Bảng: Ngưỡng nhiệt độ của một số cây

Nhiệt độ	Cây hàn đới	Cây ôn đới	Cây nhiệt đới
Tối thiểu	- 40 \rightarrow - 30	-25 \rightarrow -10	1 \rightarrow 10
Tối ưu	-5 \rightarrow + 10	10 \rightarrow 15	25 \rightarrow 30
Tối đa	+15 \rightarrow + 25	30 \rightarrow 35	40 \rightarrow 45

Nhiệt độ không chỉ ảnh hưởng đến cường độ hô hấp mà còn ảnh hưởng đến hiệu quả trao đổi năng lượng trong hô hấp. Nhiệt độ cao làm cho hiệu quả năng lượng giảm.

5.4.2.4. Chất khoáng.

Các nguyên tố khoáng, đặc biệt là các nguyên tố vi lượng có ảnh hưởng nhiều mặt đến hô hấp.

Vai trò quan trọng nhất của chất khoáng đối với hô hấp là ảnh hưởng đến hoạt tính hệ enzyme hô hấp. Phần lớn các chất khoáng có tác dụng kích thích hoạt tính các enzyme nên làm tăng hô hấp. Bên cạnh đó cũng có nhiều chất khoáng có tác dụng ức chế hoạt tính enzyme nên giảm hô hấp. Bởi vậy việc điều hoà tỷ lệ chất khoáng hợp lý có ý nghĩa quan trọng trong việc điều chỉnh hô hấp.

5.4.2.5. Chất khí trong môi trường.

Thành phần và tỷ lệ các chất khí trong môi trường ảnh hưởng rõ rệt đến hô hấp đặc biệt là thay đổi con đường hô hấp.

Hàm lượng O_2 cao kích thích hô hấp hiếu khí, làm tăng quá trình hô hấp. Ngược lại, hàm lượng O_2 giảm hô hấp giảm và chuyển sang dạng hô hấp kỵ khí. Thường nếu hàm lượng O_2 thấp hơn 5% hô hấp xảy ra theo con đường yếm khí là chủ yếu. Hàm lượng O_2 tối ưu cho hô hấp là 20%. Đối với hàm lượng CO_2 của môi trường lại có tác động ngược lại với O_2 .

Hô hấp không chỉ phụ thuộc hàm lượng CO_2 và O_2 trong môi trường mà còn phụ thuộc vào thành phần khí trong gian bào. Thành phần khí trong gian bào rất khác thành phần khí trong môi trường. Trong gian bào hàm lượng O_2 thấp hơn môi trường (7-18%) còn hàm lượng CO_2 cao hơn trong môi trường (0,9-7,5%). Hàm lượng này thay đổi tùy loài cây, tùy loại mô, Các mô càng nằm sâu trong cơ thể thì hàm lượng khí càng thấp nhất là O_2 . Ở những mô này hàm lượng khí trong gian bào ảnh hưởng đến hô hấp mạnh hơn hàm lượng khí trong môi trường.

Ngoài những yếu tố trên còn nhiều yếu tố khác như các yếu tố vật lý, hoá học, sinh học trong môi trường cũng có ảnh hưởng nhất định đến hô hấp.

5.5. Vai trò hô hấp.

Hô hấp là quá trình sinh lý trung tâm có vai trò rất quan trọng đối với thực vật nói riêng và sinh vật nói chung. Có thể xem hô hấp là bạn đồng hành với sự tồn tại của sự sống.

5.5.1. Hô hấp là trung tâm các quá trình trao đổi chất.

Qua quá trình hô hấp, cơ chất biến đổi thành các sản phẩm trung gian. Từ các sản phẩm trung gian làm nguyên liệu cho các quá trình tổng hợp tạo nên các chất hữu cơ khác nhau trong tế bào. Qua hô hấp các chất có thể chuyển đổi lẫn nhau như glucit có thể chuyển đổi thành lipid và ngược lại. Hô hấp đã tạo nên cơ sở vật chất cho các hoạt động sinh lý khác như dinh dưỡng khoáng, trao đổi nước ... trên cơ sở đó ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển của cây.

5.5.2. Hô hấp là trung tâm trao đổi năng lượng.

Quang hợp chuyển năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học chứa đựng trong các HCHC. Cơ thể không thể sử dụng trực tiếp năng lượng hoá học mà phải nhờ hô hấp chuyển đổi năng lượng hoá học thành năng lượng của ATP mới sử dụng được. Năng lượng của ATP do hô hấp tạo nên được sử dụng cho mọi hoạt động sống của cơ thể. Không có ATP các hoạt động sống không thực hiện được nên sự sống cũng không thể tồn tại.

5.5.3. Hô hấp với các hoạt động sinh lý khác.

Do hô hấp là quá trình tạo cơ sở vật chất và năng lượng của cơ thể cho nên có vai trò quan trọng đối với các hoạt động sinh lý khác.

5.5.3.1. Hô hấp với dinh dưỡng khoáng, trao đổi nước.

Trước hết hô hấp có vai trò quan trọng đối với chức năng hút nước và chất khoáng của rễ.

Hô hấp tạo ra các sản phẩm tham gia trực tiếp vào cơ chế hút khoáng, nước và vận chuyển các chất đó qua màng tế bào rễ. Hô hấp tạo các chất ưa nước giúp cho quá trình hút nước chủ động của rễ thuận lợi, tạo các chất mang, chất nhận giúp quá trình hút chất khoáng chủ động của rễ.

Hô hấp còn cung cấp năng lượng cho quá trình hút các chất khoáng, nước theo cơ chế chủ động.

5.5.3.2. Hô hấp với quang hợp.

Hô hấp và quang hợp là hai quá trình sinh lý trung tâm của thực vật. Mỗi quan hệ giữa hô hấp với quang hợp khá phức tạp. Đó là quan hệ vừa cạnh tranh vừa hỗ trợ lẫn nhau. Hô hấp vừa có lợi vừa có hại cho quang hợp.

Trước hết hô hấp cung cấp bổ sung thêm nguồn năng lượng ATP cho quang hợp, đặc biệt trong trường hợp quá trình photphoryl hoá quang hoá bị ức chế. Hô hấp còn cung cấp các sản phẩm trung gian làm nguyên liệu cho quang hợp. Các sản phẩm trung gian trong chu trình pentozo P đều có thể lôi cuốn và làm nguyên liệu cho chu trình C_3 .

Bên cạnh những tác dụng tích cực của hô hấp đến quang hợp. Hô hấp cũng gây cản trở đáng kể cho quang hợp. Hô hấp phân huỷ sản phẩm quang hợp làm cho quang hợp biểu hiện giảm mặc dầu quang hợp thực không giảm. Hô hấp còn cạnh tranh nguồn năng lượng ánh sáng với quang hợp (hô hấp sáng) do đó làm giảm bớt nguồn năng lượng của quang hợp.

Mối quan hệ giữa quang hợp và hô hấp có ý nghĩa quyết định quá trình sinh trưởng và phát triển của cây. Việc điều hoà hợp lý mối quan hệ này có ý nghĩa quan trọng trong việc điều khiển sinh trưởng, phát triển của cây. Hạn chế mặt có hại, kích thích mặt có lợi của hô hấp có tác dụng tốt đến sinh trưởng phát triển của cây.

5.5.4. Ý nghĩa thực tiễn của hô hấp.

5.5.4.1. Hô hấp với trồng trọt.

Do vai trò quan trọng của hô hấp đối với thực vật nên trong trồng trọt cần có những biện pháp thích hợp tạo điều kiện thuận lợi cho hô hấp tiến hành hợp lý. Với hô hấp sáng có hại cho năng suất cần có biện pháp hạn chế hay triệt tiêu.

5.5.4.2. Hô hấp với vấn đề bảo quản.

Bảo quản lương thực, thực phẩm là khoa học liên quan đến nhiều lĩnh vực, trong đó quan trọng nhất là hô hấp. Hô hấp là quá trình sinh lý liên quan trực tiếp đến việc bảo quản. Hiểu được mối liên quan giữa hô hấp với các điều kiện ngoại cảnh có thể điều khiển các đối tượng bảo quản giữ được khối lượng và chất lượng theo mục đích của mình.

Do hô hấp là điều kiện tồn tại của sự sống cho nên trong công tác bảo quản các đối tượng sống cần tạo ra các điều kiện bảo đảm cho hô hấp xảy ra bình thường ở cường độ thấp để duy trì sự sống.

Như vậy để cho nguyên liệu bảo quản vừa không bị giảm về khối lượng và chất lượng do hô hấp, vừa không bị chết do không có hô hấp cần phải duy trì hô hấp ở mức thấp thích hợp.

Để duy trì hô hấp ở mức độ thấp cho nguyên liệu bảo quản cần tác động vào nguyên liệu bảo quản các nhân tố sinh thái thích hợp. Tùy đối tượng bảo quản, thời gian cần bảo quản, mục đích bảo quản mà có các phương pháp bảo quản thích hợp.

- Bảo quản ở độ ẩm thấp.
- Bảo quản ở nhiệt độ thấp.
- Bảo quản bằng khí CO₂.
- Bảo quản bằng hoá chất ức chế hô hấp.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Nguyễn Bá Lộc, Hô hấp thực vật, NXB GD, Hà Nội 1999.
2. Phạm Đình Thái, Nguyễn Duy Minh, Nguyễn Lương Hùng, Sinh lý học thực vật, NXB GD, Hà Nội, 1987.
3. Vũ Văn Vu, Vũ Thanh Tâm, Hoàng Minh Tấn, Sinh lý học thực vật, NXB GD, Hà Nội, 1999.
4. Mohr, H., Schopter, P. 1995. Plant physiology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg-New York.

Chương 6

SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN CỦA THỰC VẬT

6.1. Khái niệm về sinh trưởng và phát triển.

Chúng ta đã nghiên cứu các hoạt động sinh lý của thực vật, được xem như những chức năng sinh lý riêng biệt như: sự trao đổi nước, quang hợp, hô hấp, dinh dưỡng khoáng và nitơ, sự biến đổi và vận chuyển các chất hữu cơ ở trong cây. Các chức năng sinh lý này xảy ra một cách đồng thời và luôn luôn có mối quan hệ khăng khít ràng buộc với nhau. Kết quả hoạt động tổng hợp của các chức năng sinh lý đó đã làm cho cây lớn lên, ra hoa kết quả rồi già đi và chết, hay nói một cách khác đã làm cho cây sinh trưởng và phát triển. Như vậy sinh trưởng và phát triển là một quá trình sinh lý tổng hợp của cây, là kết quả của toàn bộ các chức năng và quá trình sinh lý của cây.

6.1.1. Khái niệm về sinh trưởng.

Theo D.A. Xabinin: Sinh trưởng là quá trình tạo mới các yếu tố cấu trúc của cây một cách không thuận nghịch (các thành phần mới của tế bào, tế bào mới, cơ quan mới...) thường dẫn đến tăng về số lượng, kích thước, thể tích, sinh khối của chúng. Tuy nhiên không nên quan niệm sự sinh trưởng chỉ biểu hiện sự biến đổi về lượng một cách đơn thuần, vì không phải bao giờ sự sinh trưởng cũng dẫn đến sự biến đổi về kích thước và khối lượng. Chẳng hạn, lúc tạo yếu tố cấu trúc mới của nhân, tế bào tạm ngừng lớn lên, khi hạt trương nước thì trọng lượng chất khô không tăng, lúc ra hoa cây ngừng sinh

trưởng về kích thước... Nói chung sự sinh trưởng của cây được biểu hiện ở những đặc điểm sau:

- Sự tăng về khối lượng và kích thước của cơ thể hoặc của từng cơ quan (sự tăng trưởng chiều cao của thân cây, chiều dài của cành, tăng diện tích của lá, tăng khối lượng quả, hạt...).

- Sự tăng thêm số lượng cơ quan, số lượng tế bào (cây mọc thêm cành, cành ra thêm lá, số lượng tế bào ở mô phân sinh tăng lên...).

- Tăng thể tích của tế bào, đặc biệt là tăng khối lượng chất nguyên sinh (tế bào sau khi phân chia xong thì tiến hành quá trình giãn tế bào để tăng kích thước của tế bào và tăng khối lượng chất nguyên sinh của tế bào).

- Tăng các yếu tố cấu trúc của tế bào (hình thành các bào quan bên trong tế bào).

- Tăng trọng lượng chất khô của cây. Chẳng hạn ở thời kỳ chín hạt cây ngừng tăng về kích thước của các cơ quan, nhưng cây vẫn tích lũy thêm các chất hữu cơ về hạt.

6.1.2. Khái niệm về phát triển.

Sự phát triển là sự biến đổi chất lượng về sinh lý và hình thái thể hiện trong suốt chu kỳ sống của thực vật từ sự tạo thành hợp tử trên cây mẹ đến sự diệt vong của chúng khi già. Qua đó một lần nữa thấy rằng sự sinh trưởng cũng như sự phát triển không phải là một chức năng sinh lý riêng biệt mà là quá trình tổng hợp của các chức năng sinh lý và hoạt động sống, mà kết quả của quá trình đó đã dẫn đến sự biến đổi vật chất bên trong và ra hoa kết quả.

Theo Ghenken (1960): Sự phát triển là quá trình biến đổi về chất cần thiết xảy ra trong tế bào và quá trình hình thành cơ quan mới mà cây phải trải qua kể từ khi tế bào trứng được thụ tinh cho đến khi hình thành tế bào sinh sản mới.

Theo D.A.Xabinin (1963): Sự phát triển là sự biến đổi chất trong quá trình tạo ra các cấu trúc mới của cơ thể, do đó nó có thể thực hiện được chu kỳ sống của mình.

Theo Bonner (Bonner 1968): Sự phát triển là quá trình biến đổi sâu sắc trong tế bào trứng đã được thụ tinh nhờ sự phân chia liên tục của nó mà có được các kiểu tế bào riêng biệt (phân hóa tế bào) đặc trưng cho cơ thể trưởng thành.

Theo quan điểm của di truyền học hiện đại thì sự phát triển cá thể là quá trình thực hiện dần các chương trình di truyền đã được mã hóa trong phân tử ADN trong quá trình phát triển cá thể. Chính vì vậy không nên coi sự phát triển chỉ là quá trình dẫn đến ra hoa kết quả đơn thuần, mà đó chỉ là một biểu hiện rõ nhất về sinh lý và hình thái của cây mà thôi. Cho nên sự ra hoa, ra quả đó là một biểu hiện rõ nhất của sự phát triển hay còn gọi là biểu hiện đặc trưng của sự phát triển.

6.1.3. Mối quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển.

Sự sinh trưởng và phát triển là biểu hiện về sự biến đổi về lượng và về chất của cơ thể thực vật trong chu kỳ sống của chúng. Trên quan điểm duy vật biện chứng thì sự biến đổi về lượng là cơ sở của sự biến đổi về chất, cũng như sự sinh trưởng về kích thước, trọng khối và hình thành các yếu tố cấu tạo mới là tiền đề cho sự phát triển và ngược lại sự phát triển là quá trình biến đổi về chất bên trong dẫn đến sự ra hoa kết quả lại thúc đẩy sự sinh trưởng. Như vậy giữa sinh trưởng và phát triển có mối quan hệ rất mật thiết với nhau. Đây là hai mặt của một quá trình biến đổi sinh lý, sinh hóa và hình thái của cây có tác dụng thúc đẩy lẫn nhau và không thể tách rời ra được.

Tuy nhiên hai quá trình đó không phải lúc nào cũng đồng nhất. Sinh trưởng và phát triển yêu cầu các yếu tố ngoại cảnh không giống nhau, vì vậy hai quá trình này có thể xảy ra không đồng nhất, sự không đồng bộ ấy có thể ghép vào ba trường hợp sau đây:

- Sinh trưởng tốt, phát triển chậm (chậm ra hoa kết quả).
- Sinh trưởng xấu, phát triển sớm (sớm ra hoa kết quả).
- Sinh trưởng và phát triển cân đối.

Trong trồng trọt cũng thường thấy trên nhiều thửa ruộng bón nhiều phân, nhất là phân đạm hoặc đất quá tốt và tưới nhiều nước cho cây, cây trồng sinh trưởng thân lá rất mạnh, màu lá xanh biếc, nhưng ra hoa muộn và thường cho năng suất thấp. Hoặc trong trường hợp không bón đạm hoặc đất nghèo dinh dưỡng và không tưới nước cho cây dẫn đến cây sinh trưởng còi cọc, nhưng ra hoa sớm.

Trong thực tế sản xuất chúng ta cần điều khiển ruộng cây trồng sinh trưởng và phát triển cân đối, đó là tác động các biện pháp kỹ thuật như thời vụ gieo trồng, bón phân, tưới nước... hợp lý nhằm làm cho cây trồng ra hoa đúng thời vụ và đạt năng suất cao.

6.2. Cơ quan tiến hành sinh trưởng của cây.

6.2.1. Các mô phân sinh.

Quá trình sinh trưởng của cây được tiến hành ở các mô phân sinh do mô thường xuyên tăng số lượng tế bào. Trong cây có 3 loại mô phân sinh.

** Mô phân sinh đỉnh (sinh trưởng dọc)*

Sinh trưởng đỉnh do mô phân sinh đỉnh đảm nhận. Mô phân sinh đỉnh có ở đầu ngọn, đầu cành và rễ, ở đó luôn có quá trình phân chia tế bào. Số lượng tế bào ở mô phân sinh đỉnh thường xuyên tăng lên kèm theo sự tăng kích thước tế bào. Dẫn đến làm tăng chiều cao của cây, chiều dài của cành và rễ.

** Mô phân sinh lóng, đốt*

Các loại cây có cấu tạo dạng lóng, đốt như mía, tre, nứa... thì ở phần gốc của lóng, đốt có mô phân sinh lóng. Mô phân sinh lóng thường xuyên phân chia tế bào, làm tăng số lượng và kích thước tế bào, dẫn đến tăng chiều dài của các lóng, đốt và chiều cao cây, chiều dài cành.

** Mô phân sinh tượng tầng (sinh trưởng ngang)*

Sinh trưởng ngang do mô phân sinh tượng tầng đảm nhận. Đây là loại mô đặc trưng cho các loại thân gỗ. Mô này nằm giữa phần libe và gỗ ở trong bao bó mạch của cây. Mô phân sinh tượng tầng làm tăng số lượng tế bào. Tạo ra bên ngoài là libe và bên trong là phần gỗ, giúp cây to về bề ngang.

6.2.2. Sự sinh trưởng và sự phân hóa của tế bào.

Sự sinh trưởng và phát triển của cơ thể thực vật cũng như của các mô, cơ quan gắn liền với sự sinh trưởng và phát triển của mỗi tế bào.

Tế bào thực vật được hình thành bằng con đường phân chia trong các mô chuyên hóa gọi là mô phân sinh. Sau đó các tế bào tăng kích thước và thể tích nhanh chóng trong các vùng giãn và cuối cùng được phân hóa thành các mô chức năng đảm nhiệm các chức năng sinh lý riêng biệt gắn liền với sự thay đổi về cấu trúc đặc trưng cho các mô. Rõ ràng, mỗi tế bào thực vật cũng được sinh ra, lớn lên, hóa già và cuối cùng cũng chết phù hợp với chu kỳ phát triển của cây. Sự sinh trưởng của tế bào trải qua 3 pha: pha phân chia, pha lớn lên và pha phân hóa.

6.2.2.1. Pha phân chia tế bào.

Sự sinh trưởng của tế bào bắt đầu bằng sự phân chia tế bào trong các mô chuyên hóa gọi là mô phân sinh.

Sự phân chia tế bào xảy ra qua hai bước kế tiếp: Sự phân chia nhân (mitoz) trong đó có sự phân chia nhân thành hai nhân và sự phân bào (cytokinez) là sự phân chia tế bào hai nhân thành hai tế bào một nhân.

Trước khi xảy ra phân chia nhân thì đòi hỏi nhân đôi lượng ADN của tế bào mẹ, tức là nhân đôi tất cả lượng thông tin di truyền mà tế bào mẹ vốn có. Chính vì vậy mà sự tổng hợp ADN xảy ra rất mạnh mẽ trong tế bào phôi sinh. Sau đó nhân được phân chia thành hai nhân.

Giai đoạn tiếp theo là sự phân bào: Một màng mỏng polisaccarit xuất hiện ở giữa tế bào. Nguồn gốc của lớp màng tế bào này là từ bộ máy Golgyl và Lưới nội chất. Lớp màng này nhanh chóng tăng trưởng để đạt đến thành tế bào chia đôi tế bào mẹ hai nhân thành hai tế bào con một nhân.

Đặc trưng chung của tế bào trong pha phân chia là tế bào bé, đồng nhất, có kích thước như nhau, thành tế bào mỏng, toàn bộ thể tích tế bào chứa chất nguyên sinh và nhân to, chưa xuất hiện không bào. Số lượng tế bào được tăng lên nhanh chóng, nhưng kích thước tế bào chỉ tăng gấp đôi, vì kích thước tế bào đạt như tế bào mẹ thì sự phân chia tế bào lại xảy ra. Để cho quá trình phân chia tế bào thuận lợi thì trước hết phải có phytohormone hoạt hóa sự phân chia tế bào, đó là cytokinine, ngoài ra các chất như auxin, gibberellin cũng có vai trò kích thích nhất định sự phân chia tế bào. Mặt khác điều kiện ngoại cảnh cũng ảnh hưởng tới sự phân chia tế bào, đặc biệt các yếu tố như nước, nhiệt độ, các chất dinh dưỡng....

6.2.2.2. Pha lớn lên của tế bào.

Đây là giai đoạn tế bào tăng nhanh về kích thước và khối lượng. Đặc trưng của pha này là bắt đầu xuất hiện không bào. Ban đầu không bào có kích thước nhỏ và số lượng nhiều. Sau đó các không bào nhỏ liên kết lại với nhau thành không bào to hơn và các không bào to hơn tập hợp thành một không bào trung tâm duy nhất. Không bào trung tâm lớn nhanh và đầy chất nguyên sinh và nhân ra sát thành tế bào. Kích thước của tế bào tăng lên rất nhanh chóng. Sự giãn nhanh chóng của tế bào là kết quả của hai hiệu ứng: Sự giãn thành tế bào và sự tăng thể tích không bào và chất nguyên sinh gắn liền với quá trình sinh tổng hợp các vật liệu cần thiết cho xây dựng thành tế bào và chất nguyên sinh. Chẳng hạn tăng cường tổng hợp cellulose, hemicellulose, pectin... để tạo nên các lớp vỏ tế bào mới và giãn thành tế bào cũ; Tăng cường sinh tổng hợp protein để tăng khối lượng chất nguyên sinh và các bào quan... Ngoài ra, sự hấp thu nước thẩm thấu của không bào có ý nghĩa quan trọng, tạo nên lực đẩy lên thành tế bào làm cho các vi sợi cellulose vốn bị cắt đứt lực liên kết với nhau có điều kiện trượt lên nhau mà giãn ra.

Điều kiện quan trọng nhất cho tế bào giãn được là sự có mặt của các phytohormone kích thích sự giãn của tế bào. Chất quan trọng nhất là auxin và gibberellin. Sự sinh trưởng của tế bào có thể tăng lên 6-8 lần khi có mặt của auxin. Vai trò của auxin hoạt hóa bơm H^+ ở màng ngoài, bơm H^+ vào thành tế bào. Sự giảm pH thành tế bào (pH= 4-5) sẽ hoạt hóa các enzyme phân hủy các cầu nối ngang giữa các bó vi sợi cellulose và làm cho chúng tách rời nhau. Dưới tác động của sức trương do hấp thu nước thẩm thấu vào không bào mà các vi sợi cellulose đó có thể vận động trượt theo các hướng khác nhau và kết quả thành tế bào giãn ra. Song song với quá trình giãn này thì có quá trình sinh tổng hợp

các vật liệu mới xây dựng thành tế bào ở vị trí đã giãn (cellulose, hemicellulose, protopectin...). Gibberellin với sự giãn của tế bào ngoài cơ chế bơm proton như auxin, nó còn kích thích các enzyme thủy phân liên quan đến cơ chế hấp thu nước thẩm thấu của tế bào và tăng cường hàm lượng auxin nhờ tăng hàm lượng triptophan.

Điều kiện ngoại cảnh cực kỳ quan trọng cho sự giãn của tế bào là nước. Vì sự hấp thu nước thẩm thấu vào không bào có ý nghĩa quyết định cho sự giãn của tế bào. Các nguyên tố dinh dưỡng cũng có ý nghĩa quan trọng lên sự giãn tế bào như nitơ, photpho vì chúng là thành phần của prôtêin, photphatit là những hợp chất quan trọng cấu trúc nên chất nguyên sinh và tăng sinh khối.

6.2.2.3. Pha phân hóa của tế bào.

Các tế bào sau khi hoàn thành pha giãn bằng các con đường khác nhau mà chúng phân hóa thành các tế bào của các loại mô thực hiện các chức năng sinh lý riêng biệt, cho nên về hình thái và cấu trúc của tế bào đã thay đổi nhiều. Sự phân hóa này nhờ một số gen ở bên trong tế bào quy định. Chẳng hạn một số tế bào mất hết chất nguyên sinh và hóa gỗ như tế bào của mô dẫn; Một số tế bào theo hướng giảm nhân và ty thể (tế bào rây); Một số tế bào theo hướng hình thành lục lạp (mô đậu) hoặc cutin hóa, suberin hóa (mô bì)... Trong cây có khoảng 15 loại tế bào chuyên hóa của các mô chức năng, nhưng suy cho cùng thì chúng đều được phân hóa từ một tế bào khởi nguyên là hợp tử.

Sở dĩ có sự phân hóa theo các đường hướng khác nhau để hình thành nên nhiều loại tế bào hoàn toàn khác nhau là do sự hoạt hóa phân hóa các gen vốn có trong mỗi tế bào, tức là quá trình mà một gen trước đây không hoạt động nay được hoạt hóa và đồng thời một số gen đang hoạt động thì bị ức chế và ngừng hoạt động. Do đó sự phân hóa tế bào chỉ là sự hoạt hóa phân hóa gen mà không làm cho tế bào có thêm hoặc mất đi vốn gen của chúng.

6.3. Sinh trưởng của các cơ quan, cơ thể.

6.3.1. Sinh trưởng của rễ.

Rễ được tạo thành từ miền sinh trưởng rễ. Trong rễ đang sinh trưởng có 4 miền khác nhau. Chóp rễ là miền phôi thai, tiếp theo là miền kéo dài, miền lông hút và cuối cùng là miền phân nhánh của rễ. Các miền riêng biệt có quá trình sinh trưởng đặc trưng riêng, có hoạt động sinh lý, trao đổi chất phù hợp chức năng miền đó đảm nhận.

Phần đầu tiên của rễ là chóp rễ xảy ra sự phân bào mạnh mẽ mà không tăng kích thước của tế bào, phần này dài khoảng 1,5 mm. Tiếp theo vùng chóp rễ là vùng mà các tế bào lớn lên về thể tích, vùng này có chiều dài khoảng 2,5 mm. Trong 4 mm của vùng sinh trưởng này tiến hành các quá trình phân chia và lớn lên của tế bào. Miền tiếp theo là miền các tế bào phân hóa mà không lớn lên nữa.

Trong rễ đang sinh trưởng, ở vùng đầu tiên của bao rễ người ta tìm thấy một nhóm tế bào đặc biệt có hàm lượng axit nucleic thấp, không có khả năng tổng hợp ADN, do vậy các tế bào này không phân chia, những tế bào này làm nhiệm vụ bảo vệ cho chóp rễ.

Thành phần hóa học ở các miền sinh trưởng khác nhau của rễ rất khác nhau. Lượng nước trong tế bào tăng theo sự sinh trưởng, lượng đường cũng tăng dần theo sự sinh trưởng từ chóp rễ vào đến thân rễ. Hàm lượng protein tăng từ chóp rễ đến miền kéo dài, từ đó lại giảm dần đến thân rễ. Hàm lượng cellulose tăng theo quá trình sinh trưởng. Cường độ hô hấp có thay đổi, tăng lên ở miền kéo dài và sau đó lại giảm.

Quá trình sinh trưởng của rễ chịu sự chi phối của nhiều yếu tố bên trong và bên ngoài. Các điều kiện nhiệt độ, độ ẩm, thoáng khí có ý nghĩa quan trọng đến quá trình sinh trưởng của rễ. Nhiệt độ thích hợp cho sự sinh trưởng của rễ thấp hơn nhiệt độ thích hợp cho sự sinh trưởng của thân và phụ thuộc vào nhóm sinh thái.

Trong điều kiện đất đủ ẩm rễ sinh trưởng tốt, khi đất khô đến mức gây héo thì rễ ngừng sinh trưởng. Khi đất đủ nước (có tưới nước) thì rễ sinh trưởng tập trung ở vùng đất mặt, khi đất thiếu nước thì rễ lại ăn sâu và lan rộng để tìm nguồn nước.

Nồng độ O_2 trong đất có liên quan đến sự sinh trưởng của rễ. Khi nồng độ O_2 giảm đến 10% thì sự sinh trưởng của rễ bắt đầu giảm và rễ ngừng sinh trưởng khi nồng độ $O_2 < 5\%$.

Các chất điều hòa sinh trưởng có tác dụng kích thích quá trình sinh trưởng của rễ. Auxin với nồng độ thấp có tác dụng kích thích (10^{-10} M), ở nồng độ cao hơn (10^{-8} M) lại có tác dụng ức chế sinh trưởng của rễ.

6.3.2. Sinh trưởng của thân.

Sự sinh trưởng của thân được thực hiện bởi hai loại mô khác nhau. Sự tăng chiều cao của thân do sự sinh trưởng của mô phân sinh ngọn, còn sự tăng chiều ngang của thân là do sự sinh trưởng của mô phân sinh tầng.

Do kết quả của sự phân chia tế bào phân sinh làm xuất hiện các tế bào không phân chia để hình thành các mô riêng biệt. Ở các mô phân sinh ngọn nguyên bì sẽ phát triển thành biểu bì, tiền tầng tầng tạo mô dẫn và mô phân sinh chính sẽ tạo nên nhu mô.

Thân cây lớn lên nhờ chóp ngọn. Các cành phát triển ra từ chồi thì các đốt cơ bản được hình thành từ trong chồi. Sự kéo dài của lóng được hình thành ngay trong phôi hay trong mầm của cành. Sự sinh trưởng về bề ngang của thân và cành nhờ sinh trưởng của tượng tầng là nhóm mô phân sinh nằm giữa libe (phloem) và gỗ (xylem). Các tế bào kéo dài của tượng tầng phân chia theo trục dọc. Tượng tầng chỉ hoạt động phân chia trong thời kỳ phát triển cơ quan sinh dưỡng.

Quá trình sinh trưởng của thân chịu ảnh hưởng của nhiều yếu tố bên trong và bên ngoài.

Các chất điều hòa sinh trưởng có vai trò rất quan trọng trong thời kỳ sinh trưởng của thân, trong đó auxin và giberellin có ý nghĩa hơn cả. Auxin kích thích mạnh quá trình sinh trưởng của thân chính, nhưng lại có tác dụng ức chế sinh trưởng của cành bên tạo ra hiện tượng ưu thế ngọn. Giberellin có tác dụng thúc đẩy sự kéo dài các lóng và làm xuất hiện các lóng mới nên làm cho chiều cao của thân tăng lên.

Các yếu tố bên ngoài như nhiệt độ, độ ẩm, ánh sáng, các chất khoáng... cũng có vai trò quan trọng đối với sự sinh trưởng của thân.

Nhiệt độ không khí có vai trò quan trọng đến sự tăng trưởng chiều dài của thân, nhiệt độ quá thấp hay quá cao đều kìm hãm sự sinh trưởng của nó. Sự chênh lệch nhiệt độ ngày đêm cũng là yếu tố kích thích sinh trưởng của thân. Biên độ thay đổi nhiệt càng lớn càng kích thích sinh trưởng của thân. Sự chênh lệch nhiệt độ không khí và nhiệt độ đất cũng ảnh hưởng đến sự sinh trưởng của thân, nhiệt độ đất phải thấp hơn nhiệt độ không khí thì mới thuận lợi cho sự sinh trưởng của nó.

Ánh sáng cũng là một yếu tố quan trọng đến sự sinh trưởng của thân, cây thiếu ánh sáng thường mọc vống, cây yếu dễ đổ do trung trụ và mô cơ phát triển kém, do sắc tố tổng hợp ít nên cây bị bạc trắng.

Nước là yếu tố ảnh hưởng đến sinh trưởng của thân, thiếu nước cây sinh trưởng chậm, nhưng trong môi trường bão hòa nước cũng ức chế sự sinh trưởng của thân.

Các chất khoáng và đạm cũng đóng vai trò quan trọng đối với sự sinh trưởng của thân, đặc biệt là đạm. Nếu thiếu đạm thì sẽ dẫn đến thiếu protein và axit nucleic thì quá trình sinh trưởng bị ngưng trệ. Nếu thiếu P, K sẽ ức chế sinh trưởng của thân mặc dù các nguyên tố này không trực tiếp kích thích sinh trưởng như đạm.

6.3.3. Sinh trưởng của lá.

Lá được hình thành từ nón sinh trưởng của chồi, mầm lá là một nhóm tế bào phân sinh tạo thành. Sự hình thành phiến lá trong chồi có thể được bắt đầu từ dưới lên trên hoặc ngược lại từ trên xuống dưới hoặc hình thành đồng đều trên toàn bộ phiến lá. Trên phiến lá có nhiều điểm sinh trưởng, từ các điểm sinh trưởng đó tạo thành các thùy lá, răng lá.

Sự sinh trưởng của lá cũng chịu ảnh hưởng của nhiều yếu tố bên trong và bên ngoài môi trường.

Auxin có tác dụng kích thích sự sinh trưởng và quá trình tạo hình của lá. Auxin cũng là chất ức chế sự rụng lá của cây.

Các điều kiện bên ngoài như nhiệt độ, ánh sáng, chất khoáng, nước cũng ảnh hưởng đến sự sinh trưởng của lá.

Nhiệt độ quá cao hay quá thấp đều ức chế sự tạo thành lá và sinh trưởng của lá. Khi gặp nhiệt độ thấp lá sinh trưởng chậm nhưng phiến lá dày hơn.

Hàm lượng nước trong môi trường và trong lá cũng ảnh hưởng đến sự sinh trưởng của lá. Lá mất nhiều nước, mất sức trương sẽ ngừng sinh trưởng.

Ánh sáng cũng ảnh hưởng đến sự sinh trưởng của lá. Các tia đỏ kích thích sự sinh trưởng của phiến lá. Sự chiếu sáng mạnh ức chế sự kéo dài tế bào nên lá trong tối thường to hơn lá ngoài sáng, nhưng phiến lá ngoài sáng lại dày hơn.

Các nguyên tố khoáng và đạm cũng cần cho sự sinh trưởng của lá, thiếu dinh dưỡng lá chậm lớn.

6.4. Các chất điều hòa sinh trưởng của thực vật.

Trong đời sống thực vật, ngoài các chất hữu cơ như glucit, protêin, lipit, axit nucleic... để cấu trúc nên tế bào, mô và cung cấp năng lượng cho các hoạt động sống của chúng, thì còn có các chất có hoạt tính sinh lý như vitamin, enzyme và các hormone, trong đó các hormone có một vai trò rất quan trọng trong việc điều hòa quá trình sinh trưởng phát triển và các hoạt động sinh lý của thực vật.

Các chất điều hòa sinh trưởng và phát triển của thực vật là những chất có bản chất hóa học khác nhau, nhưng đều có tác dụng điều tiết các quá trình sinh trưởng, phát triển của cây từ lúc tế bào trứng thụ tinh phát triển thành phôi cho đến khi cây ra hoa kết quả, hình thành cơ quan sinh sản, cơ quan dự trữ và kết thúc chu kỳ sống của mình. Các hormone thực vật (phytohormone) là những chất hữu cơ có bản chất hóa học rất khác

nhau được tổng hợp với một lượng rất nhỏ ở các cơ quan, bộ phận nhất định của cây và từ đó vận chuyển đến tất cả các cơ quan, các bộ phận khác của cây để điều tiết các hoạt động sinh lý, các quá trình sinh trưởng, phát triển của cây và để đảm bảo mối quan hệ hài hòa giữa các cơ quan, bộ phận trong cơ thể.

Bên cạnh các chất điều hòa sinh trưởng tự nhiên (được tổng hợp ở trong cơ thể thực vật) còn có các chất do con người tổng hợp nên (gọi là các chất điều hòa sinh trưởng nhân tạo). Ngày nay bằng con đường hóa học con người đã tổng hợp nên hàng loạt các chất khác nhau nhưng có hoạt tính sinh lý tương tự với các chất điều hòa sinh trưởng tự nhiên (phytohormone) để điều chỉnh quá trình sinh trưởng, phát triển của cây trồng, nhằm tăng năng suất và phẩm chất của cây trồng. Các chất điều hòa sinh trưởng nhân tạo ngày càng phong phú và được ứng dụng rộng rãi trong sản xuất nông nghiệp.

Các chất điều hòa sinh trưởng, phát triển của thực vật được chia thành hai nhóm có tác dụng đối kháng về sinh lý: các chất kích thích sinh trưởng (stimulator) và các chất ức chế sinh trưởng (inhibitor).

6.4.1. Các chất kích thích sinh trưởng thực vật.

Các chất kích thích sinh trưởng của thực vật là những chất ở nồng độ sinh lý có tác dụng kích thích các quá trình sinh trưởng của cây. Các chất kích thích sinh trưởng thực vật gồm có các nhóm chất: auxin, gibberellin, cytokinine.

6.4.1.1. Auxin.

Năm 1880 Saclo Đacuyn (Darwin) đã phát hiện ra rằng ở bao lá mầm của cây họ hòa thảo rất nhạy cảm với ánh sáng. Nếu chiếu sáng một chiều thì gây quang hướng động, nhưng nếu che tối hoặc bỏ đỉnh ngọn thì hiện tượng trên không xảy ra. Ông cho rằng ngọn bao lá mầm là nơi tiếp nhận kích thích của ánh sáng.

Năm 1934 giáo sư hóa học Hà Lan Koc (Kogl) đã tách ra một chất từ dịch chiết nấm men có hoạt tính tương tự chất sinh trưởng và năm 1935 Thiman cũng tách được chất này từ nấm Rhyzopus. Sau đó người ta chiết tách được auxin từ các loại thực vật khác nhau (Hagen Smith, 1941, 1942, 1946...) và đã xác định bản chất hóa học của nó là Axit β -Indol Axetic (AIA). Người ta đã khẳng định rằng Axit β -Indol Axetic là dạng auxin chủ yếu, quan trọng nhất của tất cả các loại thực vật, kể cả thực vật bậc thấp và thực vật bậc cao. Wightman (1977) đã phát hiện ra một chất auxin khác có hoạt tính kém hơn nhiều so với Axit β -Indol Axetic là Axit Phenil Axetic (APA).

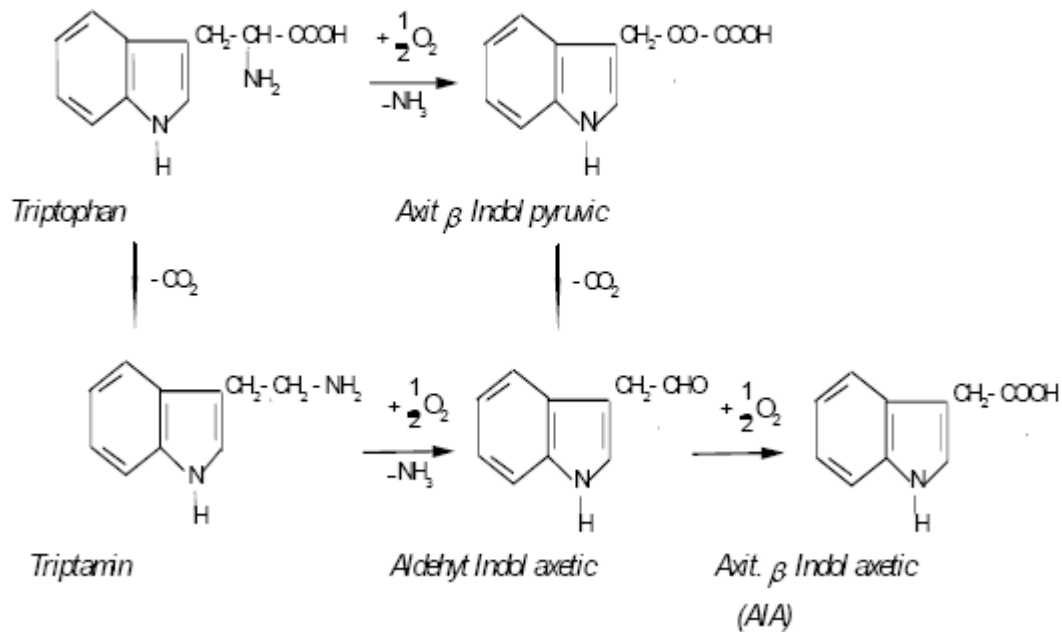
* Sự trao đổi chất của auxin

- Sự tổng hợp AIA: Auxin được tổng hợp ở tất cả các thực vật bậc cao, tảo, nấm và cả ở vi khuẩn. Ở thực vật bậc cao AIA được tổng hợp chủ yếu ở đỉnh chồi ngọn và từ đó được vận chuyển xuống dưới với vận tốc 0,5 - 1,5cm/h. Sự vận chuyển của auxin trong cây có tính chất phân cực rất nghiêm ngặt, tức là chỉ vận chuyển theo hướng gốc. Chính vì vậy mà càng xa đỉnh ngọn, hàm lượng auxin càng giảm dần tạo nên một gradien nồng độ giảm dần của auxin từ đỉnh ngọn xuống gốc của cây. Ngoài đỉnh ngọn ra auxin còn được tổng hợp ở các cơ quan còn non khác như lá non, quả non, phôi hạt đang sinh trưởng, mô phân sinh tầng phát sinh. Quá trình tổng hợp auxin xảy ra thường xuyên và mạnh mẽ ở trong cây dưới xúc tác của các enzyme đặc hiệu. Axit β -Indol Axetic là loại auxin phổ biến trong cây, được tổng hợp từ tryptophan bằng con đường khử amin, cacboxyl và oxy hóa.

Công thức tổng quát của Axit β -Indol Axetic là $C_{10}H_9O_2N$.

- Sự phân hủy auxin: Sự phân hủy auxin cũng là một quá trình quan trọng điều chỉnh hàm lượng auxin trong cây. Auxin sau khi tác dụng có thể bị phân hủy làm mất hoạt tính hoặc trong trường hợp hàm lượng cao và dư thừa auxin có thể bị phân hủy để giảm hàm lượng. Sự phân hủy auxin trong cây chủ yếu xảy ra bằng con đường enzyme AIA-oxidase. AIA-oxidase hoạt động rất mạnh trong cây, đặc biệt trong hệ thống rễ. Dưới tác dụng xúc tác của AIA-oxidase AIA bị oxy hóa và chuyển thành dạng mất hoạt tính là metilen oxindol.

Hình 1. Sơ đồ sinh tổng hợp AIA trong cây



- Sự biến đổi thuận nghịch dạng tự do và dạng liên kết: AIA ở trong cây có thể tồn tại dưới hai dạng là dạng tự do và dạng liên kết. AIA tự do là dạng gây ra hoạt tính sinh lý ở trong cây. Tuy nhiên trong tế bào AIA tự do chiếm một hàm lượng rất thấp so với dạng AIA liên kết. AIA liên kết ở trong cây là dạng chủ yếu, nhưng chúng không có hoạt tính sinh lý hoặc có hoạt tính sinh lý thấp. AIA liên kết chủ yếu với glucit và với axit amin. Dạng liên kết của AIA có ý nghĩa rất lớn trong việc dự trữ AIA, làm giảm hàm lượng AIA tự do, tránh tác dụng của AIA-oxidase và cũng là dạng vận chuyển auxin trong cây.

Nhờ ba quá trình trao đổi chất tiến hành đồng thời của auxin ở trong cây mà hàm lượng auxin trong cây tương đối ổn định bảo đảm sự sinh trưởng, phát triển của các cơ quan và cơ thể cây hài hòa, không bị rối loạn.

Bằng con đường tổng hợp hóa học, hàng loạt hợp chất có bản chất tương tự auxin lần lượt ra đời và có ý nghĩa quan trọng trong việc điều chỉnh sinh trưởng của cây. Có nhiều chất quan trọng như: α -NAA; IAA; IBA; 2,4D; 2,4,5T...

* Vai trò sinh lý của auxin

Auxin có tác dụng sinh lý đến quá trình sinh trưởng của tế bào, hoạt động của tầng phát sinh, sự hình thành rễ, hiện tượng ưu thế ngọn, tính hướng của thực vật, sự sinh trưởng của quả và tạo quả không hạt...

Auxin kích thích sự sinh trưởng giãn của tế bào, đặc biệt giãn theo chiều ngang của tế bào làm tế bào to về chiều ngang, vì vậy làm cho các bộ phận của cây to về chiều ngang. Auxin hoạt hoá bơm proton, bơm các ion H^+ vào trong màng tế bào làm giảm pH của màng tế bào nên hoạt hóa enzyme phân hủy các polisaccarit liên kết giữa các sợi cellulose làm cho chúng lỏng lẻo và tạo điều kiện cho thành tế bào giãn ra dưới tác dụng của áp suất thẩm thấu của không bào trung tâm. Ngoài ra auxin còn kích thích sự tổng hợp các hợp các cấu tử cấu trúc nên thành tế bào như các chất cellulose, pectin, hemicellulose...

Auxin còn ảnh hưởng đến sự phân chia tế bào, tuy nhiên ảnh hưởng của auxin lên sự giãn và sự phân chia tế bào trong mỗi tác động tương hỗ với các phytohormone khác.

Auxin còn có tác dụng hoạt hóa quá trình sinh tổng hợp các chất như protein, cellulose, pectin và kìm hãm sự phân giải chúng, nhờ thế có thể kéo dài tuổi thọ của các cơ quan, đồng thời làm tăng quá trình vận chuyển vật chất (nước, muối khoáng, chất hữu cơ) ở trong cây, đặc biệt về các cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ của cây.

Nhiều công trình nghiên cứu đã chứng minh rằng auxin ảnh hưởng mạnh đến hô hấp và quá trình phosphoryl hóa trong tế bào (Đioding, 1955; Audus, 1959; Bonnet, 1957...). Nồng độ auxin ở mức sinh lý thì tỷ lệ $NADH_2/NAD$, ATP/ADP tăng lên và ngược lại khi nồng độ auxin cao thì tỷ lệ đó lại giảm.

Auxin gây ra tính hướng động của cây (tính hướng quang và tính hướng địa). Bằng phương pháp sử dụng nguyên tử đánh dấu cho thấy AIA phóng xạ được phân bố nhiều hơn ở phần khuất sáng cũng như ở phần dưới của bộ phận nằm ngang và gây nên sự sinh trưởng không đều ở hai phía cơ quan nên gây tính hướng động của các cơ quan, bộ phận của cây.

Auxin gây hiện tượng ưu thế ngọn: Hiện tượng ưu thế ngọn là một hiện tượng phổ biến ở trong cây. Khi chồi ngọn hoặc rễ chính sinh trưởng sẽ ức chế sinh trưởng của chồi bên và rễ bên. Đây là một sự ức chế tương quan vì khi loại trừ ưu thế ngọn bằng cách cắt chồi ngọn và rễ chính thì cành bên và rễ bên được giải phóng khỏi ức chế và lập tức sinh trưởng. Hiện tượng này được giải thích rằng auxin được tổng hợp chủ yếu ở ngọn chính và vận chuyển xuống dưới làm cho các chồi bên tích lũy nhiều auxin nên ức chế sinh trưởng. Khi cắt ngọn chính, lượng auxin tích lũy trong chồi bên giảm sẽ kích thích chồi bên sinh trưởng.

Auxin kích thích sự hình thành rễ của cây: Sự hình thành rễ phụ của các cành giâm, cành chiết có thể chia làm ba giai đoạn: Giai đoạn đầu là phản phân hóa tế bào trước tầng phát sinh, tiếp theo là xuất hiện mầm rễ và cuối cùng mầm rễ sinh trưởng thành rễ phụ chọc thủng vỏ và ra ngoài. Để khởi xướng sự phản phân hóa tế bào mạnh mẽ thì cần hàm lượng auxin khá cao. Các giai đoạn sinh trưởng của rễ cần ít auxin hơn và có khi còn gây ức chế. Nguồn auxin này có thể là nội sinh, có thể xử lý ngoại sinh. Vai trò của auxin cho sự phân hóa rễ thể hiện rất rõ trong nuôi cấy mô. Trong kỹ thuật nhân giống vô tính thì việc sử dụng auxin để kích thích sự ra rễ là cực kỳ quan trọng.

Auxin kích thích sự hình thành, sự sinh trưởng của quả và tạo quả không hạt: Tế bào trứng sau khi thụ tinh tạo nên hợp tử và sau phát triển thành phôi. Phôi hạt là nguồn tổng hợp auxin nội sinh quan trọng, khuếch tán vào bầu và kích thích sự sinh trưởng của bầu

để hình thành quả. Vì vậy quả chỉ được hình thành khi có sự thụ tinh. Nếu không có quá trình thụ tinh thì không hình thành phôi và hoa sẽ bị rụng. Việc xử lý auxin ngoại sinh cho hoa sẽ thay thế được nguồn auxin nội sinh vốn được hình thành trong phôi và do đó không cần quá trình thụ phấn thụ tinh nhưng bầu vẫn lớn lên thành quả nhờ auxin ngoại sinh. Trong trường hợp này quả không qua thụ tinh và do đó không có hạt.

Auxin kìm hãm sự rụng lá, hoa, quả của cây, vì nó ức chế sự hình thành tầng rời ở cuống lá, hoa, quả vốn được cảm ứng bởi các chất ức chế sinh trưởng. Vì vậy phun auxin ngoại sinh có thể giảm sự rụng lá, tăng sự đậu quả và hạn chế rụng nụ, quả non làm tăng năng suất. Cây tổng hợp đủ lượng auxin sẽ ức chế sự rụng hoa, quả, lá.

*** Cơ chế tác dụng của auxin lên sự sinh trưởng của cây**

Auxin có tác dụng mạnh nhất lên sự sinh trưởng giãn của tế bào. Sự giãn của tế bào thực vật xảy ra do hai hiệu ứng: Sự giãn thành tế bào và sự tăng thể tích, khối lượng chất nguyên sinh. Người ta đã phát hiện ra hiện tượng “sinh trưởng axit”, tức là trong điều kiện pH thấp ($\text{pH} = 5$) thì sự sinh trưởng của tế bào và mô được kích thích. Các ion H^+ trong màng tế bào đã hoạt hóa enzyme phân giải các cầu nối ngang polisaccarit giữa các sợi cellulose với nhau làm cho các sợi tách rời nhau và rất dễ dàng trượt lên nhau. Dưới ảnh hưởng của sức trương tế bào do không bào hút nước vào mà các sợi cellulose đã mất liên kết, lỏng lẻo rất dễ trượt lên nhau làm cho thành tế bào giãn ra. Vai trò của auxin là gây nên sự giảm pH của thành tế bào bằng cách hoạt hóa bơm proton (H^+) nằm trên màng ngoại chất. Khi có mặt của auxin thì bơm proton hoạt động và bơm H^+ vào thành tế bào làm giảm pH và hoạt hóa enzyme xúc tác cắt đứt các cầu nối ngang của các polysaccarit. Enzyme tham gia vào quá trình này là pectinmetylesterase khi hoạt động sẽ methyl hóa các nhóm cacboxyl và ngăn chặn cầu nối ion giữa nhóm cacboxyl với canxi để tạo nên pectat canxi, do đó mà các sợi cellulose tách rời nhau.

Ngoài sự giãn của thành tế bào còn xảy ra sự tổng hợp các hợp chất hữu cơ tạo nên thành tế bào và chất nguyên sinh như cellulose, pectin, hemicellulose, protein.... Vì vậy auxin đóng vai trò hoạt hóa gen để tổng hợp nên các enzyme cần thiết cho sự tổng hợp các vật chất đó.

6.4.1.2. Gibberellin.

Gibberellin là nhóm phytohormone thứ hai được phát hiện sau auxin. Từ những nghiên cứu bệnh lý “bệnh lúa von” do loài nấm ký sinh ở cây lúa *Gibberella fujikuroi* (nấm *Fusarium moniliforme* ở giai đoạn dinh dưỡng) gây nên.

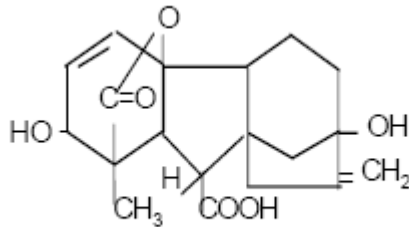
Năm 1926, nhà nghiên cứu bệnh lý thực vật Kurosawa (Nhật Bản) đã thành công trong thí nghiệm gây “bệnh von” nhân tạo cho lúa và ngô.

Yabuta (1934-1938) đã tách được hai chất dưới dạng tinh thể từ nấm lúa von gọi là gibberellin A và B nhưng chưa xác định được bản chất hóa học của chúng.

Năm 1955 hai nhóm nghiên cứu của Anh và Mỹ đã phát hiện ra axit gibberellic ở cây lúa bị bệnh lúa von và xác định được công thức hóa học của nó là $\text{C}_{19}\text{H}_{22}\text{O}_6$.

Năm 1956, West, Phiney, Radley đã tách được gibberellin từ các thực vật bậc cao và xác định rằng đây là phytohormone tồn tại trong các bộ phận của cây. Hiện nay người ta đã phát hiện ra trên 50 loại gibberellin và ký hiệu $\text{A}_1, \text{A}_2, \text{A}_3, \dots, \text{A}_{52}$. Trong đó gibberellin A_3 (GA_3) là axit gibberellic có tác dụng sinh lý mạnh nhất. Người ta đã tìm được gibberellin ở nhiều nguồn khác nhau như ở các loại nấm, ở thực vật bậc thấp và thực vật bậc cao.

Gibberellin được tổng hợp trong phôi đang sinh trưởng, trong các cơ quan đang sinh trưởng khác như lá non, rễ non, quả non... và trong tế bào thì được tổng hợp mạnh ở trong lục lạp. Gibberellin vận chuyển không phân cực, có thể hướng ngọn và hướng gốc tùy nơi sử dụng. Gibberellin được vận chuyển trong hệ thống mạch dẫn với vận tốc từ 5-25 mm trong 12 giờ. Gibberellin ở trong cây cũng tồn tại ở dạng tự do và dạng liên kết như auxin, chúng có thể liên kết với glucose và protein.



Hình 2. Công thức của axit gibberelic (GA₃)

+ Vai trò sinh lý của gibberellin:

Hiệu quả sinh lý rõ rệt nhất của gibberellin là kích thích mạnh mẽ sự sinh trưởng kéo dài của thân, sự vươn dài của lóng. Hiệu quả này có được là do của gibberellin kích thích mạnh lên pha giãn của tế bào theo chiều dọc. Vì vậy khi xử lý của gibberellin cho cây đã làm tăng nhanh sự sinh trưởng dinh dưỡng nên làm tăng sinh khối của cây. Dưới tác động của gibberellin làm cho thân cây tăng chiều cao rất mạnh (đậu xanh, đậu tương thành dây leo, cây đay cao gấp 2-3 lần). Nó không những kích thích sự sinh trưởng mà còn thúc đẩy sự phân chia tế bào.

Gibberellin kích thích sự nảy mầm, nảy chồi của các mầm ngủ, của hạt và củ, do đó nó có tác dụng trong việc phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ của chúng. Hàm lượng gibberellin thường tăng lên lúc chồi cây, củ, cần hành hết thời kỳ nghỉ, lúc hạt nảy mầm. Trong trường hợp này của gibberellin kích thích sự tổng hợp của các enzyme amilaza và các enzyme thủy phân khác như protease, photphatase... và làm tăng hoạt tính của các enzyme này, vì vậy mà xúc tiến quá trình phân hủy tinh bột thành đường cũng như phân hủy các polime thành monome khác, tạo điều kiện về nguyên liệu và năng lượng cho quá trình nảy mầm. Trên cơ sở đó, nếu xử lý gibberellin ngoại sinh thì có thể phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ của hạt, củ, cần hành kể cả trạng thái ngủ sâu.

Trong nhiều trường hợp của gibberellin kích thích sự ra hoa rõ rệt. Ảnh hưởng đặc trưng của sự ra hoa của gibberellin là kích thích sự sinh trưởng kéo dài và nhanh chóng của cụm hoa. Gibberellin kích thích cây ngày dài ra hoa trong điều kiện ngày ngắn (Lang, 1956).

Gibberellin ảnh hưởng đến sự phân hóa giới tính của hoa, ức chế sự phát triển hoa cái và kích thích sự phát triển hoa đực.

Gibberellin có tác dụng giống auxin là làm tăng kích thước của quả và tạo quả không hạt. Hiệu quả này càng rõ rệt khi phối hợp tác dụng với auxin.

+ Cơ chế tác dụng của gibberellin:

Một trong những quá trình có liên quan đến cơ chế tác động của gibberellin được nghiên cứu khá kỹ là hoạt động của enzyme thủy phân trong các hạt họ lúa nảy mầm. Gibberellin gây nên sự giải ức chế gen chịu trách nhiệm tổng hợp các enzyme này mà

trong hạt đang ngủ nghỉ chúng hoàn toàn bị trấn áp bằng các protêin histon. Gibberellin đóng vai trò như là chất cảm ứng mở gen để hệ thống tổng hợp protêin enzyme thủy phân hoạt động. Ngoài vai trò cảm ứng hình thành enzyme thì gibberellin còn có vai trò kích thích sự giải phóng các enzyme thủy phân vào nội nhũ xúc tiến quá trình thủy phân các polime thành các monome kích thích sự nảy mầm của các loại hạt.

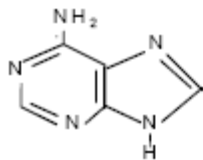
Gibberellin xúc tiến hoạt động của auxin, hạn chế sự phân giải auxin do chúng có tác dụng kìm hãm hoạt tính xúc tác của enzyme phân giải auxin (auxin oxydase, flavin oxydase), khử tác nhân kìm hãm hoạt động của auxin.

Cơ chế kích thích giãn của tế bào bởi gibberellin cũng liên quan đến hoạt hóa bơm proton như auxin. Tuy nhiên các tế bào nhạy cảm với auxin và gibberellin khác nhau có những đặc trưng khác nhau. Điều đó liên quan đến sự có mặt các nhân tố tiếp nhận hormone khác nhau trong các kiểu tế bào khác nhau.

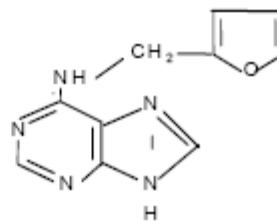
6.4.1.3. Cytokinin.

Việc phát hiện ra xytokinin gắn liền với kỹ thuật nuôi cấy mô tế bào thực vật. Năm 1955 Miller và Skoog phát hiện và chiết xuất từ tinh dịch cá thu một hợp chất có khả năng kích thích sự phân chia tế bào rất mạnh mẽ trong nuôi cấy mô gọi là kinetin (6-furfuryl -aminopurin - $C_{10}H_9N_5O$).

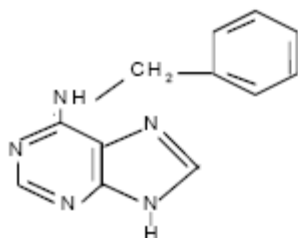
Letham và Miller (1963) lần đầu tiên đã tách được xytokinin tự nhiên ở dạng kết tinh từ hạt ngô gọi là zeatin và có hoạt tính tương tự kinetin. Sau đó người ta đã phát hiện xytokinin có ở trong tất cả các loại thực vật khác nhau và là một nhóm phytohormone quan trọng ở trong cây. Trong các loại xytokinin thì 3 loại sau đây là phổ biến nhất: Kinetin (6-furfuryl-aminopurin), 6-benzin-aminopurin và zeatin tự nhiên.



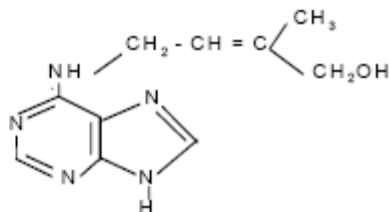
Adenin



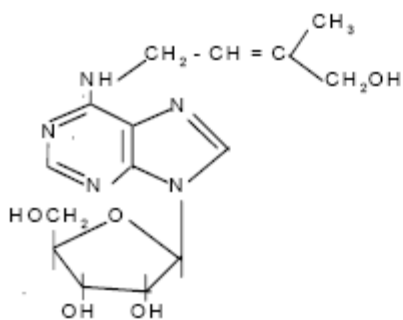
Kinetin



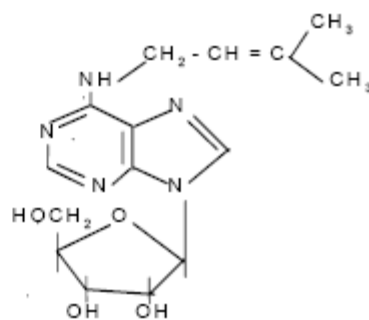
Benzyl Adenin



Zeatin



Zeatin ribozit



Izopenfenil adenozin (IPA)

Hiện nay người ta đã phát hiện ra nhiều loại xytokinin trong các bộ phận đang sinh trưởng của cây. Nhiều nghiên cứu khẳng định rằng xytokinin được hình thành chủ yếu trong hệ thống rễ. Ngoài ra một số cơ quan còn non đang sinh trưởng mạnh cũng có khả năng tổng hợp xytokinin như chồi, lá non, quả non, tầng phát sinh.... Người ta cũng đã phát hiện ra kinetin là loại xytokinin có nhiều ở trong nước dừa. Xytokinin được vận chuyển trong cây không phân cực như auxin, có thể vận chuyển theo hướng ngọn và hướng gốc. Xytokinin có thể ở dạng tự do và dạng liên kết tương tự như các phytohormone khác. Ở trong cây chúng bị phân giải dưới tác dụng của enzyme, tạo nên sản phẩm cuối cùng là urê.

Các xytokinin tổng hợp được sử dụng trong kỹ thuật nuôi cấy mô là kinetin và benzyladenin.

+ Vai trò sinh lý của xytokinin:

Vai trò đặc trưng của xytokinin là kích thích sự phân chia tế bào mạnh mẽ. Vì vậy người ta xem chúng như là các chất hoạt hóa sự phân chia tế bào, nguyên nhân là do xytokinin hoạt hóa mạnh mẽ quá trình tổng hợp axit nucleic và protein dẫn đến kích sự phân chia tế bào.

Xytokinin ảnh hưởng rõ rệt lên sự hình thành và phân hóa cơ quan của thực vật, đặc biệt là sự phân hóa chồi. Người ta đã chứng minh rằng sự cân bằng giữa tỷ lệ auxin (phân hóa rễ) và xytokinin (phân hóa chồi) có ý nghĩa rất quyết định trong quá trình phát sinh hình thái của mô nuôi cấy *in vitro* cũng như trên cây nguyên vẹn. Nếu tỷ lệ auxin cao hơn xytokinin thì kích thích sự ra rễ, còn tỷ lệ xytokinin cao hơn auxin thì kích thích ra chồi. Để tăng hệ số nhân giống, người ta thường tăng nồng độ xytokinin trong môi trường nuôi cấy ở giai đoạn tạo chồi. Ở trong cây rễ là cơ quan tổng hợp xytokinin chủ yếu nên rễ phát triển mạnh thì hình thành nhiều xytokinin và kích thích chồi trên mặt đất cũng hình thành nhiều.

Xytokinin kìm hãm quá trình già hóa của các cơ quan và của cây nguyên vẹn. Nếu như lá tách rời được xử lý xytokinin thì duy trì được hàm lượng protein và chlorophin trong thời gian lâu hơn và lá tồn tại màu xanh lâu hơn. Hiệu quả kìm hãm sự già hóa, kéo dài tuổi thọ của các cơ quan có thể chứng minh khi cành đâm ra rễ thì rễ tổng hợp xytokinin nội sinh và kéo dài thời gian sống của lá lâu hơn. Hàm lượng xytokinin nhiều làm cho lá xanh lâu do nó tăng quá trình vận chuyển chất dinh dưỡng về nuôi lá. Trên cây nguyên vẹn khi bộ rễ sinh trưởng tốt thì làm cho cây trẻ và sinh trưởng mạnh, nếu bộ rễ bị tổn thương thì cơ quan trên mặt đất chóng già.

Xytokinin trong một số trường hợp ảnh hưởng lên sự nảy mầm của hạt và của củ. Vì vậy nếu xử lý xytokinin có thể phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ của hạt, củ và chồi ngủ.

Ngoài ra xytokinin còn có mối quan hệ tương tác với auxin, xytokinin làm yếu hiện tượng ưu thế ngọn, làm phân cành nhiều. Xytokinin còn ảnh hưởng lên các quá trình trao đổi chất như quá trình tổng hợp axit nucleic, protein, chlorophin và vì vậy ảnh hưởng đến các quá trình sinh lý của cây.

+ Cơ chế tác dụng của xytokinin:

Tác dụng chủ yếu của xytokinin là kích thích sự tổng hợp ADN, ARN trong tế bào. Thông qua cơ chế di truyền xytokinin tác động lên quá trình sinh tổng hợp protein, từ đó ảnh hưởng đến sự tổng hợp protein enzyme cần thiết cho sự phân chia và sinh trưởng của tế bào. Hiệu quả của xytokinin trong việc ngăn chặn sự già hóa có liên quan nhiều đến khả năng ngăn chặn sự phân hủy protein, axit nucleic và chlorophin hơn là khả năng kích thích tổng hợp chúng. Có lẽ xytokinin ngăn chặn sự tổng hợp mRNA điều khiển sự tổng hợp nên các enzyme thủy phân.

6.4.2. Các chất ức chế sinh trưởng thực vật.

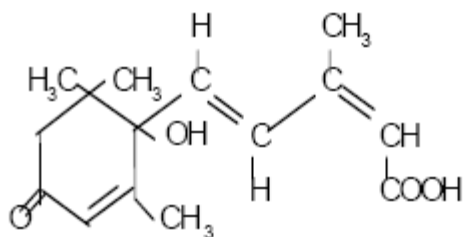
Quá trình sinh trưởng và phát triển của cây được đảm bảo bởi hai tác nhân có tác dụng sinh lý đối lập nhau là tác nhân kích thích và tác nhân ức chế. Sự cân bằng giữa các chất kích thích sinh trưởng và các chất ức chế sinh trưởng có ý nghĩa quan trọng trong việc điều hoà sự sinh trưởng, phát triển của cây. Lần đầu tiên Luckwill (1952) đã tách được auxin và chất ức chế sinh trưởng bằng phương pháp sắc ký trên giấy. Ngày nay người ta đã phát hiện ra nhiều chất ức chế sinh trưởng được hình thành trong cây và được gọi là các chất ức chế sinh trưởng tự nhiên. Các chất ức chế sinh trưởng tự nhiên phân bố rộng rãi trong các bộ phận của cây. Người ta phát hiện chúng không những ở trong các cơ quan dinh dưỡng như thân, lá, chồi, rễ mà còn trong các cơ quan sinh sản như hạt, củ, quả... đặc biệt khi các cơ quan này ở trạng thái ngủ nghỉ.

Đặc tính chung của các chất ức chế sinh trưởng tự nhiên là tích lũy nhiều trong các mô, các cơ quan ở thời kỳ ngủ nghỉ. Ức chế sự lớn lên của tế bào, ức chế sự nảy mầm của hạt, sự sinh trưởng của chồi. Kìm hãm sự hoạt động của các chất kích thích sinh trưởng.

Căn cứ vào bản chất hóa học và tác dụng sinh lý người ta chia các chất ức chế sinh trưởng tự nhiên thành ba nhóm: Nhóm các chất có bản chất tecpenoit mà đại diện là axit absixic (AAB), etylen và nhóm các chất có bản chất phenol.

6.4.2.1. Axit absixic (ABA).

Năm 1961, hai nhà khoa học người Mỹ Liu và Carn đã tách được một chất dưới dạng tinh thể từ quả bông già và khi xử lý cho cuống lá bông non đã gây ra hiện tượng rụng và gọi chất đó là Absixic I.



Hình 4. Công thức cấu tạo của axit absixic (AAB)

Năm 1963, Chkuma và Eddicott đã tách được một chất từ lá già cây đậu ngự và đặt tên là Absixic II. Vào thời gian này Wareing và các cộng sự cũng đã tách được một chất ức chế có trong các chồi đang ngủ và đặt tên là “Đômin”. Năm 1966, dùng phương pháp quang phổ phân cực đã xác định được bản chất hoá học của chất ức chế này. Năm 1967, hội nghị khoa học quốc tế đã đặt tên cho chất ức chế sinh trưởng này là axit absisin (AAB) và có công thức hoá học là C₁₅H₂₀O₄.

Axit absixic được tổng hợp ở hầu hết tất cả các bộ phận của cơ thể như rễ, thân, lá, hoa, quả, hạt, củ... và được tổng hợp nhiều trong các bộ phận già và các bộ phận đang ngủ nghỉ của cây. Nó được vận chuyển trong cây không phân cực (vận chuyển đi mọi hướng).

Khi cây gặp điều kiện ngoại cảnh bất lợi như hạn, úng, đói dinh dưỡng, bị thương tổn, bị bệnh... thì hàm lượng axit absixic ở trong cây tăng lên làm cho cây mau già.

+ Vai trò sinh lý của axit absixic:

Axit absixic kích thích sự xuất hiện và nhanh chóng hình thành tầng rời ở phần cuống, điều chỉnh sự rụng của các cơ quan của cây, vì vậy ở các bộ phận già sắp rụng chứa nhiều axit absixic.

Trong các cơ quan đang ngủ nghỉ, hàm lượng axit absixic tăng gấp 10 lần so với thời kỳ sinh trưởng. Sự ngủ nghỉ kéo dài cho đến khi nào hàm lượng axit absixic trong cơ quan ngủ nghỉ giảm đến mức tối thiểu. Do vậy từ trạng thái ngủ nghỉ chuyển sang trạng thái nảy mầm có sự biến đổi tỷ lệ giữa axit absixic và gibberellin ở trong các cơ quan.

Axit absixic có chức năng điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng. Xử lý axit absixic ngoại sinh cho lá làm khí khổng đóng lại nhanh chóng, vì vậy mà làm giảm sự thoát hơi nước của lá. Chức năng điều khiển sự đóng mở khí khổng có liên quan đến sự vận động nhanh chóng của ion K⁺. Axit absixic gây cho tế bào đóng tạo nên “lỗ thùng” K⁺, mất sức trương và khí khổng đóng lại. Xử lý axit absixic ngoại sinh làm khí khổng đóng lại để hạn chế sự thoát hơi nước qua khí khổng, giảm sự mất nước của lá.

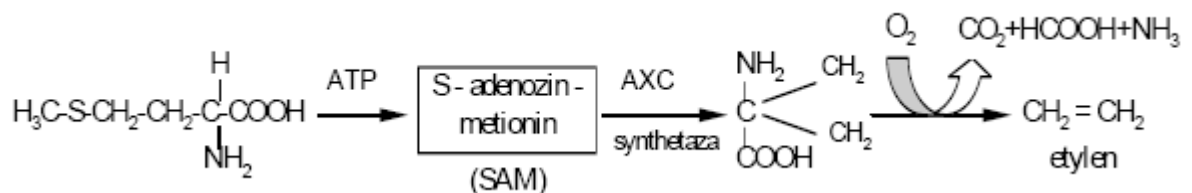
Axit abscisic được xem là một hormone của “Stress” vì khi gặp các điều kiện ngoại cảnh bất lợi thì hàm lượng của nó tăng lên và tăng tính chống chịu của cây. Ví dụ khi gặp hạn hàm lượng axit abscisic trong lá tăng nhanh làm khí khổng đóng lại làm giảm sự thoát hơi nước của cây. Đây là một hình thức thích nghi của cây trong điều kiện khô hạn.

Axit abscisic còn được xem như là một hormone của sự già hóa, mức độ già hóa của cơ quan gắn liền với sự tăng lượng axit abscisic. Trong chu kỳ sống, ở thời kỳ bắt đầu ra hoa tạo quả, hạt, củ... hàm lượng axit abscisic tăng lên cho đến giai đoạn cuối. Vì vậy, sau khi cây ra hoa thì cây mau già và rút ngắn chu kỳ sống của mình.

Axit abscisic ức chế sự tổng hợp axit nucleic trong tế bào, ức chế quá trình tổng hợp protein, từ đó ảnh hưởng đến quá trình sinh trưởng phát triển của cây, làm cây mau già và rút ngắn chu kỳ sống.

6.4.2.2. Etylen ($\text{CH}_2 = \text{CH}_2$)

Etylen là một chất khí đơn giản kích thích sự chín của quả. Năm 1917, khi nghiên cứu quá trình chín của quả thấy có xuất hiện etylen. Từ năm 1933-1937 nhiều nghiên cứu khẳng định nó được sản xuất trong một số nguyên liệu thực vật, đặc biệt là trong thịt quả. Năm 1935, Crocker và một số cộng sự người Mỹ cho rằng etylen là hormone của sự chín. Sau đó bằng các phương pháp phân tích cực nhạy đã được phát hiện ra etylen có trong tất cả các mô của cây và là một sản phẩm tự nhiên của quá trình trao đổi chất trong cây. Etylen được tổng hợp từ metionin qua S-adenozin-metionin (SAM). Sau đó sản phẩm này phân hủy cho etylen, axit fomic và CO_2 .



+ Vai trò sinh lý của Etylen:

Etylen có tác dụng làm quả mau chín. Nhiều nghiên cứu đã chứng minh etylen gây nên hai hiệu quả sinh hóa trong quá trình chín của quả: Gây nên sự biến đổi tính thấm của màng trong các tế bào thịt quả, dẫn đến sự giải phóng các enzyme vốn tách rời do màng ngăn cách, có điều kiện tiếp xúc dễ dàng và gây nên những phản ứng có liên quan đến quá trình chín như enzyme hô hấp, enzyme biến đổi độ chua, độ mềm của quả.... Mặt khác etylen có ảnh hưởng hoạt hóa lên sự tổng hợp các enzyme mới gây những biến đổi trong quá trình chín. Etylen là hormone xúc tiến sự chín quả, được sản sinh mạnh trong quá trình chín và rút ngắn thời gian chín của quả.

Etylen cùng tương tác với axit abscisic gây sự rụng của lá, hoa, quả. Etylen hoạt hóa sự hình thành tế bào tầng rời ở cuống của các bộ phận bằng cách kích thích sự tổng hợp các enzyme phân hủy thành tế bào (xenlulase) và kiểm tra sự giải phóng các cellulose của thành tế bào. Etylen có tác dụng sinh lý đối kháng với auxin, vì vậy sự rụng của các cơ quan phụ thuộc vào tỷ lệ auxin/etylen. Nếu tỷ lệ này cao thì ngăn ngừa sự rụng, còn tỷ lệ này thấp thì ngược lại.

Etylen kích thích sự ra hoa của một số thực vật, nếu xử lý etylen hoặc các chất có bản chất tương tự như etylen (axetylen) có tác dụng kích thích dứa, xoài ra hoa trái vụ, tăng thêm một vụ thu hoạch.

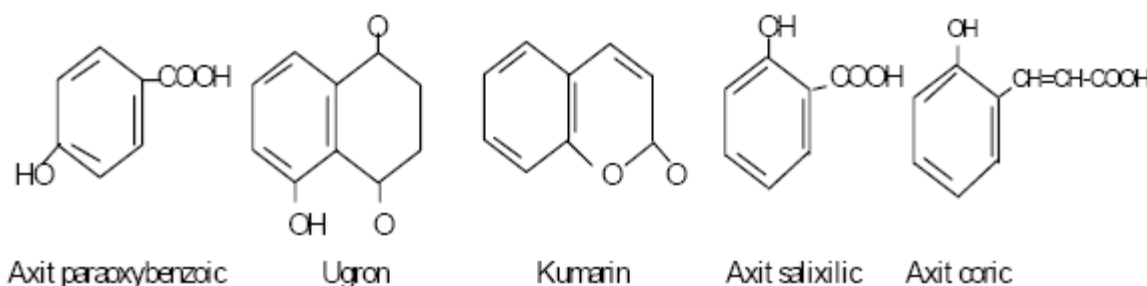
Etylen có tác dụng đối kháng với auxin. Trong tế bào các bộ phận của cây, nếu tỷ lệ auxin/etylen cao sẽ làm cho các bộ phận cây sinh trưởng tốt, cây lâu già và ngược lại. Etylen ảnh hưởng đến sự phân hóa rễ bất định của các cành giâm, cành chiết. Xử lý etylen kết hợp với auxin cho hiệu quả cao hơn việc xử lý auxin riêng rẽ.

Etylen còn gây hiệu quả sinh lý lên nhiều quá trình sinh lý khác nhau như gây nên tính hướng của cây, ức chế sự sinh trưởng của chồi bên, xúc tiến sự vận chuyển của auxin, tăng tính thấm của màng.

6.4.2.3. Nhóm các chất có bản chất phenol.

Các hợp chất có bản chất phenol trong cây là sản phẩm trao đổi chất, có tác dụng ức chế quá trình trao đổi chất và ức chế sự sinh trưởng của cây. Trong cây chúng thường ở dạng liên kết với glucit tạo nên các glucozit làm mất tác dụng ức chế của nó. Khi ở trạng thái tự do chúng có tác dụng ức chế các quá trình trao đổi chất trong cây.

Nhóm các chất có bản chất phenol bao gồm rất nhiều chất khác nhau. Các đại diện của nhóm này gồm các chất như: Axit paraoxybenzoic, ugron, kumarin, axit salixilic, axit coric, axit paracumaric, esculetin...



Hình 6. Một số hợp chất có bản chất phenol ở trong cây

Vai trò sinh lý chủ yếu của các hợp chất có bản chất phenol là hoạt hóa enzyme phân hủy auxin AIA-oxidase làm giảm hàm lượng auxin ở trong cây, do đó kìm hãm sự giãn của tế bào và ức chế sự sinh trưởng của các cơ quan bộ phận trong cây; Xúc tiến hình thành lignin làm tế bào hóa gỗ nhanh. Cùng với axit absixic các chất có bản chất phenol ảnh hưởng đến sự ngủ nghỉ của cây, ức chế sự nảy chồi của cây... Tuy nhiên, vai trò kìm hãm của chúng đối với sự sinh trưởng của cây không có ý nghĩa quyết định.

6.4.2.4. Các chất ức chế sinh trưởng nhân tạo .

Xuất phát từ nhu cầu thực tế sản xuất, bằng con đường công nghiệp người ta đã tổng hợp được nhiều chất có tác dụng ức chế sự sinh trưởng của cây trồng một cách mạnh mẽ. Điều đó có ý nghĩa rất lớn trong việc điều khiển sự sinh trưởng, phát triển của cây trồng. Các hợp chất này đã và đang được ứng dụng rộng rãi trong sản xuất nông nghiệp nhằm tăng năng suất cây trồng.

Căn cứ vào khả năng tác dụng ức chế sinh trưởng của chúng mà được sử dụng vào các mục đích khác nhau như làm chậm sự sinh trưởng của cây, ức chế sự tổng hợp và vận chuyển của auxin, xúc tiến sự ra hoa...

* CCC (CloColinClorít): CCC được xem là chất đối kháng với gibberellin vì nó kìm hãm sự tổng hợp gibberellin. Vì vậy CCC ức chế sự giãn của tế bào, ức chế sự sinh trưởng chiều cao của cây, làm cho cây lùn, có tác dụng chống đổ cho cây. CCC được ứng dụng trong sản xuất lúa mì.

CCC làm tăng sự hình thành chlorophin, xúc tiến sự ra hoa kết quả sớm và không gây độc. Sử dụng CCC có thể phun lên cây hoặc bón vào đất, tốc độ thẩm nhanh, chúng tồn tại trong cây một vài tuần rồi bị phân hủy mất hoạt tính.

* **MH (Malein - Hydrazit):** MH là chất kháng auxin vì nó kích thích hoạt tính của AIA- oxidaza. MH là một chất ức chế sinh trưởng mạnh, nó kìm hãm sự nảy mầm của chồi và hạt và kéo dài thời gian ngủ nghỉ của các bộ phận của cây. Chúng được sử dụng rộng rãi trong việc bảo quản một số các loại củ. MH ức chế sự sinh trưởng không cần thiết của một số cây trồng, làm thui hoa và ức chế sự sinh trưởng của chồi bên nên được sử dụng hiệu quả trong nghề trồng thuốc lá để tránh ngắt hoa bằng tay. MH xúc tiến sự hóa già nhanh làm khô và rụng lá nên có thể sử dụng để thu hoạch cơ giới, chẳng hạn như thu hoạch cây bông.

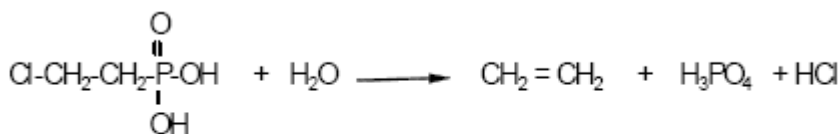
MH là chất ức chế quá trình tổng hợp axit nucleic, do đó phá hủy sự tổng hợp ADN, ARN và kìm hãm sự phân chia tế bào.

* **TIBA (Tri - Iôt - Benzoic - Axit)**

TIBA là một chất ức chế sinh trưởng có tác dụng kháng auxin do tác dụng kìm hãm sự vận chuyển auxin trong cây, làm giảm ưu thế ngọn, làm chậm sinh trưởng của chồi ngọn và xúc tiến sự phân cành. Nó còn xúc tiến sự ra hoa và sự hình thành củ.

* **ACEP (Acid - Clo - Etyl - Photphoric)**

Các chế phẩm của ACEP có tên là Ethrel hay Ethephon. Ethrel được sử dụng hết sức rộng rãi để kích thích sự chín của các loại quả, làm quả chín đồng loạt tạo điều kiện cho việc thu hoạch cơ giới. ACEP ức chế sinh trưởng chiều cao của cây và tăng sự phân cành, kích thích sự chín của thuốc lá, màu sắc đẹp và phẩm chất thuốc lá tăng. Ethrel còn tăng sự tiết nhựa mủ cao su, tăng tỷ lệ hoa cái ở bầu bí. Ethrel khi phun lên cây nó xâm nhập vào tế bào bị phân hủy và giải phóng etylen.



Hình 7. Sự hình thành etylen từ ACEP (ethrel)

* **ADHS (A xit Dimetyl Hydrazit Succinic)**

ADHS có hiệu quả rõ rệt lên sự ra hoa kết quả của cây, ức chế sự sinh trưởng và làm tăng khả năng chống lốp đổ của cây...

6.4.3. Ứng dụng các chất điều hòa sinh trưởng trong trồng trọt.

Hiện nay trong lĩnh vực hóa học nông nghiệp, việc sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng trong trồng trọt đang phát triển mạnh mẽ với những mục đích khác nhau. Các chất điều hòa sinh trưởng của thực vật ngày nay đã và đang được sử dụng rộng rãi trong trồng trọt như là một phương tiện điều chỉnh hóa học quan trọng đối với sự sinh trưởng, phát triển của cây nhằm tăng năng suất của cây trồng, nâng cao hiệu quả lao động, tiết kiệm công sức và thời gian canh tác...

6.4.3.1. Nguyên tắc sử dụng.

Khi sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng trong trồng trọt cần lưu ý các nguyên tắc sau đây.

* *Nồng độ sử dụng*: Hiệu quả tác dụng của các chất điều hòa sinh trưởng phụ thuộc vào nồng độ. Nếu sử dụng để kích thích thì dùng nồng độ thấp, nếu dùng để ức chế sinh trưởng hoặc diệt trừ cỏ thì sử dụng nồng độ cao. Mặt khác các bộ phận khác nhau và tuổi của cây khác nhau cảm ứng với các chất điều hòa sinh trưởng không giống nhau, rễ và chồi có cảm ứng mạnh với auxin hơn thân cây. Cây non có cảm ứng mạnh hơn cây già. Vì vậy muốn sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng có hiệu quả cần phải xác định từng loại cây trồng, thời kỳ sinh trưởng và các chất kích thích sinh trưởng tương ứng khác nhau.

* *Nguyên tắc phối hợp*: Khi sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng phải thỏa mãn được các điều kiện sinh thái và các yếu tố dinh dưỡng cho cây. Vì các chất điều hòa sinh trưởng làm tăng cường các quá trình trao đổi chất mà không tham gia trực tiếp vào trao đổi chất, nên không thể dùng các chất đó để thay thế chất dinh dưỡng. Vì vậy, muốn sử dụng chất điều hòa sinh trưởng có hiệu quả cao cần phải xác định thời vụ và vùng cây trồng thích hợp để có các điều kiện sinh thái phù hợp như yếu tố nhiệt độ, ánh sáng, độ ẩm.... Đồng thời cần đáp ứng đầy đủ nước và phân bón cho cây trồng. Cũng xuất phát từ đó người ta sử dụng biện pháp phun hỗn hợp các chất điều hòa sinh trưởng và các nguyên tố khoáng đa lượng và vi lượng nhằm tăng năng suất một số loại cây trồng. Như vậy rõ ràng giữa các chất điều hòa sinh trưởng và phân bón có mối quan hệ khăng khít. Phân bón làm tăng cường hiệu quả kích thích của các chất điều hòa sinh trưởng. Ngược lại các chất kích thích làm tăng hiệu quả của phân bón. Vì vậy việc sử dụng phối hợp giữa phân bón và chất điều hòa sinh trưởng có ý nghĩa rất lớn và cũng là một hướng quan trọng trong nông nghiệp hiện nay.

* *Nguyên tắc đối kháng sinh lý giữa các chất điều hòa sinh trưởng nội sinh và ngoại sinh*: Khi sử dụng chất điều hòa sinh trưởng cần chú ý nguyên tắc đối kháng giữa các nhóm chất sau: Chẳng hạn sự đối kháng sinh lý giữa auxin xử lý và etylen nội sinh trong việc ngăn ngừa sự rụng lá, hoa, quả; Sự đối kháng giữa gibberellin ngoại sinh và axit abscisic nội sinh trong việc phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ của cây; Sự đối kháng giữa auxin và xytokinin trong sự phân hóa rễ và chồi....

* *Nguyên tắc chọn lọc*: Nguyên tắc này thường áp dụng với các chất diệt trừ cỏ dại. Các chất diệt trừ cỏ có tính độc chọn lọc cao. Một chất diệt cỏ chỉ có tác dụng độc đối với một số loại cây nhất định mà ít hoặc không độc đối với những loại cây khác. Khả năng độc chọn lọc này có thể phụ thuộc vào đặc trưng giải phẫu có khả năng ngăn chặn sự xâm nhập của thuốc hay khả năng phân hủy nhanh trong cây nhờ có các enzyme đặc hiệu... Do đó phải chọn loại thuốc diệt cỏ và không độc cho cây trồng, đồng thời phối hợp một số thuốc khác nhau để diệt hết các đối tượng cỏ vốn miễn cảm với thuốc rất lớn. Chẳng hạn các dẫn xuất của axit phenoxyaxetic chỉ diệt cỏ hai lá mầm mà ít độc với cây một lá mầm nên được sử dụng diệt cỏ trong ruộng cây hòa thảo như lúa, ngô.... Ngược lại IPC (Izopropinphenyl cacbamat) độc đối với cây một lá mầm mà không độc với cây hai lá mầm. Vì vậy để diệt cỏ hỗn hợp cần phải phối hợp hai loại thuốc nói trên.

6.4.3.2. Ứng dụng các chất điều hòa sinh trưởng trong trồng trọt.

Một số ứng dụng của các chất điều hòa sinh trưởng trong trồng trọt như sau.

* *Kích thích sinh trưởng của cây, tăng chiều cao, tăng sinh khối và tăng năng suất cây trồng.*

Trong sản xuất nông nghiệp mục đích cuối cùng là nâng cao sản lượng cơ quan thu hoạch. Khi sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng với nồng độ thấp sẽ có tác dụng kích

thích sự sinh trưởng, tăng lượng chất khô dự trữ, nên làm tăng thu hoạch. Trong lĩnh vực ứng dụng này có thể sử dụng các chất như gibberellin (GA), axit α -naphthol axetic (α -NAA). Đặc biệt sử dụng GA đem lại hiệu quả cao đối với những cây lấy sợi, lấy thân lá vì nó có tác dụng lên toàn bộ cơ thể cây làm tăng chiều cao cây và chiều dài của các bộ phận của cây. Phun dung dịch GA nồng độ 20 - 50 ppm cho cây đay có thể làm tăng chiều cao gấp đôi mà chất lượng sợi đay không kém hơn. Đối với các cây rau việc tăng sinh khối có ý nghĩa quan trọng, người ta thường phun GA cho bắp cải, rau cải các loại với nồng độ dao động trong khoảng 20 -100 ppm làm tăng năng suất rõ rệt. Xử lý GA cho cây chè có tác dụng có tác dụng làm tăng số lượng búp và số lá của chè, khi phun với nồng độ 0,01% có thể làm tăng năng suất chè lên 2 lần, trong một số trường hợp có thể tăng năng suất lên 5 lần.

** Kích thích sự hình thành rễ của cành giâm, cành chiết.*

Phương pháp nhân giống vô tính đối với các loại cây trồng là một phương pháp nhân giống phổ biến trong trồng trọt. Trong giâm cành và chiết cành của các loại cây như cây ăn quả, cây công nghiệp, cây cảnh, cây thuốc thường sử dụng các chất kích thích sinh trưởng. Việc sử dụng một số các chất kích thích sinh trưởng đã nâng cao hiệu quả rõ rệt vì nó kích thích sự phân chia tế bào của mô phân sinh tạo tầng để hình thành mô sẹo (callus) rồi từ đó hình thành rễ mới. Để xử lý ra rễ người ta thường dùng các chất như: Axit β - indol axetic (IAA); Axit β -indol butiric (AIB); α -NAA; 2,4-D; 2,4,5-T... Nồng độ sử dụng tùy thuộc vào phương pháp ứng dụng, đối tượng sử dụng và mùa vụ.

Hiện nay có 2 phương pháp chính xử lý cho cành giâm và cành chiết.

- Phương pháp xử lý ở nồng độ đặc hay phương pháp xử lý nhanh. Nồng độ chất kích thích dao động từ 1.000 - 10.000 ppm. Với cành dâm thì nhúng phần gốc vào dung dịch từ 3-5 giây, rồi cắm vào giá thể. Phương pháp xử lý nồng độ đặc có hiệu quả cao hơn cả đối với hầu hết các đối tượng cành giâm và nồng độ hiệu quả cho nhiều loại đối tượng là 4.000 - 6.000 ppm. Với cành chiết thì sau khi khoanh vỏ, tẩm bông bằng dung dịch chất kích thích đặc rồi bôi lên trên chỗ khoanh vỏ, nơi sẽ xuất hiện rễ bất định. Sau đó bó bầu bằng đất ẩm. Phương pháp này có ưu điểm là hiệu quả cao vì gây nên “cái xóc sinh lý” cần cho giai đoạn đầu của sự xuất hiện rễ.

- Xử lý ở nồng độ loãng - xử lý chậm. Nồng độ chất kích thích sử dụng từ 20 - 200 ppm tùy thuộc vào loài và mức độ khó ra rễ của cành giâm. Đối với cành giâm thì ngâm phần gốc của cành vào dung dịch từ 12 - 24 giờ, sau đó cắm vào giá thể. Với phương pháp này thì nồng độ hiệu quả là 50 - 100 ppm. Đối với cành chiết thì trộn dung dịch vào đất bó bầu để bó bầu cho cành chiết. Ví dụ có thể dùng 2,4D để chiết nhãn với nồng độ 20ppm và chiết cam, quýt với nồng độ 10 -15ppm cho kết quả tốt. Việc xác định nồng độ và thời gian xử lý thích hợp từng loại chất điều hòa sinh trưởng trên từng loại cây trồng trong việc giâm, chiết cành cần được nghiên cứu một cách kỹ lưỡng mới cho kết quả tốt. Thời vụ giâm và chiết cành tốt nhất là vào mùa xuân sang hè (tháng 3,4,5) và mùa thu (tháng 9,10).

** Tăng sự đậu quả và tạo quả không hạt.*

Sau quá trình thụ phấn, thụ tinh thì quả bắt đầu được hình thành và sinh trưởng nhanh chóng. Sự lớn lên của quả là do sự phân chia tế bào và đặc biệt là sự giãn nhanh của tế bào trong bầu. Sự tăng kích thước, thể tích của quả một cách nhanh chóng là đặc trưng sự sinh trưởng của quả. Sự sinh trưởng nhanh chóng như vậy là do được điều chỉnh bằng phytohormone được sản sinh trong phôi hạt. Hạt được hình thành là do quá trình thụ phấn, thụ tinh xảy ra. Nếu chúng ta xử lý auxin và gibberellin ngoại sinh cho hoa trước khi thụ

phần thụ tinh thay nguồn phytohormone nội sinh từ phôi thì quả sẽ được hình thành mà không cần thụ tinh, trong trường hợp này quả sẽ không có hạt. Người ta thường dùng các chất kích thích như α -NAA, GA... phun cho hoa mới nở thì có thể loại bỏ được sự thụ phấn, thụ tinh mà quả vẫn lớn được. Vì vậy làm cho quả lớn lên nhưng không có hạt hoặc ít hạt, năng suất cao và phẩm chất tốt. Nồng độ sử dụng tùy thuộc vào các chất khác nhau và các loài khác nhau. Có thể tạo ra quả không hạt đối với nhiều đối tượng cây trồng như cà chua, nho, cam, quýt, ổi, dưa hấu, dưa chuột... Chẳng hạn phun α -NAA nồng độ 10 - 20 ppm cho cà chua, phun GA cho nho hai lần trong thời kỳ ra hoa rõ và hình thành bầu quả với nồng độ 0,01 - 0,02% (100 - 200 ppm) làm tăng kích thước và trọng lượng quả. Phun GA cho cây trồng thuộc họ cam, chanh trong giai đoạn nở hoa với nồng độ dung dịch 0,025 - 0,1% làm tăng năng suất và phẩm chất quả (vỏ mỏng, màu đẹp, hàm lượng vitamin C tăng). Với táo có thể dùng GA nồng độ 400 ppm hoặc phối hợp giữa GA (250 ppm) với auxin (10 ppm).

Việc xử lý tạo quả không hạt có ý nghĩa quan trọng trong việc làm tăng phẩm chất của quả, đặc biệt là các loại quả chứa nhiều thịt quả.

** Ngăn ngừa sự rụng nụ, hoa và quả.*

Để tăng năng suất cây trồng, bên cạnh biện pháp xúc tiến hình thành quả, cần ngăn ngừa hiện tượng rụng nụ, hoa và quả non. Nguyên nhân của hiện tượng này là khi quả sinh trưởng nhanh thì hàm lượng auxin nội sinh từ hạt không đủ để cung cấp cho quả lớn. Nếu gặp một số điều kiện bất thuận thì sự tổng hợp axit abxixic và etylen tăng nhanh làm cho sự cân bằng hormone thuận lợi cho sự rụng, tăng rồi xuất hiện nhanh chóng.

Để ngăn chặn sự hình thành tăng rồi thì phải bổ sung thêm auxin ngoại sinh. Người ta sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng như α -NAA, GA, SADH cho cây. Nồng độ xử lý thích hợp phụ thuộc vào từng loại chất và loại cây trồng. Để ngăn chặn giai đoạn rụng quả non người ta phun lên hoa hoặc quả non của nho dung dịch GA với nồng độ từ 1- 20 ppm. Đối với lê phun α -NAA với nồng độ 10 ppm hoặc SADH 1000 ppm đều có hiệu quả tốt trong việc ngăn chặn sự rụng của quả trước và lúc thu hoạch. Đối với táo xử lý α -NAA nồng độ 20 ppm vào lúc quả có biểu hiện bắt đầu rụng thì kéo dài thời gian tồn tại của quả trên cây thêm một số ngày nữa.

** Điều chỉnh thời gian ngủ nghỉ của các loại củ, hạt.*

Sự ngủ nghỉ thường xảy ra với các loại hạt sau khi chín, các loại củ, căn hành cũng như các chồi ngủ. Nguyên nhân quyết định sự ngủ nghỉ là do các chất ức chế sinh trưởng. Trong hạt, củ, chồi đang ngủ nghỉ tích lũy một lượng lớn chất ức chế sinh trưởng mà chủ yếu là axit abxixic, đồng thời hàm lượng chất kích thích sinh trưởng giảm đến mức tối thiểu, đặc biệt là gibberellin. Để phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ, người ta sử dụng chủ yếu GA₃. GA₃ khi xâm nhập vào các cơ quan đang ngủ nghỉ sẽ làm lệch cân bằng hormone thuận lợi cho sự nảy mầm. Khi hạt nảy mầm thì quá trình tổng hợp gibberellin diễn ra mạnh, gibberellin hoạt hóa tổng hợp các loại enzyme thủy phân cần thiết cho quá trình nảy mầm. Vì vậy muốn hạt nảy mầm thì tăng hàm lượng gibberellin trong chúng.

Để phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ cho khoai tây thu hoạch vụ đông để trồng vụ xuân bằng cách xử lý GA₃ nồng độ 2 ppm cho khoai tây mới thu hoạch kết hợp với xông hơi hỗn hợp rindit hoặc CS₂ trong hầm đất kín sẽ kích thích nảy mầm trong thời gian từ 5 - 7 ngày. Ngoài ra nếu kết hợp xử lý GA₃ với xử lý nhiệt độ thấp (4 - 10°C) thì có khả năng phá bỏ sự ngủ nghỉ của nhiều đối tượng khác nhau.

Trong kho bảo quản, nhiều trường hợp phải kéo dài thời gian ngủ nghỉ. Để kéo dài thời gian ngủ nghỉ củ khoai tây, người ta thường phun MH với nồng độ 200 - 500 ppm trước thu hoạch. Để chống tóp và chống nảy mầm của các loại củ hành, tỏi trong bảo quản, người ta có thể xử lý IPCC (Izo - Propyl - Cloro - Carbamat) với nồng độ 500 - 2000 ppm.

** Điều chỉnh sự ra hoa của cây.*

Việc sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng để kích thích sự ra hoa sớm cũng là một trong những ứng dụng phổ biến và có hiệu quả trong trồng trọt.

Để cho dưa ra hoa trái vụ làm tăng thêm một vụ thu hoạch, người ta phun α -NAA với nồng độ 25 ppm hoặc bỏ 1g đất đèn (CaC_2) lên nón dưa, khi gặp mưa hoặc tưới nước đất đèn sẽ tác dụng với nước giải phóng axetylen kích thích dưa ra hoa. Táo, lê, hồng khi xử lý ADHS (Acid Dimethyl Hydrazid Succinic) nồng độ 500 - 5.000 ppm có tác dụng kích thích ra hoa sớm và làm tăng năng suất quả. Đối với đu đủ phun axit benzotiazon axetic nồng độ 30 - 50 ppm sẽ ra hoa nhiều, tăng năng suất quả. Xử lý GA_3 cho cây hai năm có thể làm cho cây ra hoa vào năm đầu (xử lý cho su hào, bắp cải, xà lách).

Xử lý các chất điều hòa sinh trưởng để tăng số lượng hoa và rút ngắn thời gian ra hoa của một số loài hoa và cây cảnh. Ví dụ xử lý GA_3 cho cây hoa loa kèn với nồng độ 10 - 30 ppm làm cho cây ra hoa sớm.

** Điều chỉnh giới tính của hoa.*

Nhiều nghiên cứu cho thấy việc sử dụng auxin sẽ làm thay đổi tỷ lệ giữa hoa đực và hoa cái của một số loại cây. Nếu sử dụng gibberellin sẽ kích thích sự hình thành hoa đực, sự phát triển của bao phấn và hạt phấn. Còn nếu sử dụng xytokinin và ethrel sẽ kích thích hình thành hoa cái. Ở cây họ bầu bí và các cây đơn tính khác: sử dụng ethrel 50 - 250 ppm sẽ tạo nên 100% hoa cái nên đã làm tăng năng suất của các cây họ bầu bí. Trong việc sản xuất hạt lai F1 của bầu bí, người ta phun GA_3 để tạo cây mang hoàn toàn hoa đực và trồng cây chỉ mang hoa cái ở cạnh cây hoa đực và sẽ tạo quả cho hạt lai.

** Điều chỉnh sự chín của quả.*

Trong thực tiễn sản xuất, việc làm quả chín nhanh và chín đồng loạt để thu hoạch cơ giới có ý nghĩa rất quan trọng. Một số các loại quả khác như chuối, cà chua...thường thu hoạch xanh để dễ vận chuyển và bảo quản được lâu, vì vậy việc điều khiển quả chín đồng loạt, có màu sắc đẹp là cần thiết. Chất được sử dụng phổ biến hiện nay để điều chỉnh sự chín của quả là ethrel ở dạng dung dịch, khi xâm nhập vào quả sẽ bị thủy phân và giải phóng ra etylen. Phun ethrel cho quả trước khi thu hoạch hai tuần với nồng độ 500 - 5000 ppm sẽ kích thích quả chín đồng loạt. Sử dụng ADHS 5000 ppm cũng có hiệu quả rõ rệt lên sự chín của quả. Xử lý ethrel để kích thích sự chín của nho với nồng độ 500 - 1000 ppm. Phun ethrel với nồng độ 100 - 500 ppm cho hồ tiêu vào thời kỳ quả bắt đầu chín sẽ làm cho quả chín nhanh. Phun ethrel với nồng độ 700 - 1400 ppm làm quả cà phê chín sớm hơn 2 - 4 tuần so với không xử lý. Sử dụng ADHS với nồng độ 1000 - 5000 ppm để xúc tiến nhanh sự chín của quả đào và anh đào.

** Nuôi cấy mô tế bào.*

Trong kỹ thuật nuôi cấy mô tế bào thì việc ứng dụng các chất điều hòa sinh trưởng là hết sức quan trọng. Hai nhóm chất được sử dụng nhiều nhất là auxin và xytokinin. Để nhân nhanh *invitro*, trong giai đoạn đầu cần phải điều khiển mô nuôi cấy phát sinh nhiều chồi để tăng hệ số nhân. Vì vậy người ta tăng nồng độ xytokinin trong môi trường nuôi cấy. Để tạo cây hoàn chỉnh người ta tách chồi vào cây trong môi trường có hàm lượng

auxin cao để kích thích ra rễ nhanh. Như vậy, sự cân bằng auxin/xytokinin trong môi trường nuôi cấy quy định sự phát sinh rễ hay chồi. Các chất thuộc nhóm auxin được sử dụng là IAA, α -NAA và các chất thuộc nhóm xytokinin là kinetin, axit benzoic hoặc lấy từ dung dịch hữu cơ như nước dừa, dịch chiết nấm men... Ngoài các chất kích thích sinh trưởng và dịch hữu cơ, còn bổ sung thêm các hợp chất như đường, axit amin, lipid, một số vitamin, các nguyên tố đa và vi lượng vào môi trường nuôi cấy.

Nồng độ và tỷ lệ của các chất kích thích phụ thuộc vào các loài khác nhau, các giai đoạn nuôi cấy khác nhau... Tỷ lệ auxin/xytokinin cao thì kích thích sự ra rễ, thấp thì kích thích sự ra chồi và trung bình thì hình thành mô sẹo (callus).

** Các chất điều hòa sinh trưởng với mục đích diệt trừ cỏ dại (herbicide).*

Các chất điều hòa sinh trưởng khi sử dụng với nồng độ rất cao cũng có thể gây nên sự hủy diệt. Các chất như 2,4-D; 2,4,5-T; MH... cũng được sử dụng khá phổ biến vào mục đích diệt cỏ. Nguyên tắc cơ bản khi sử dụng thuốc trừ cỏ là phải quan tâm tính chọn lọc của thuốc là chỉ diệt các loại cỏ dại mà không ảnh hưởng xấu đến cây trồng.

Thuốc phòng trừ cỏ dại có thể chia làm hai nhóm vô cơ và hữu cơ. Nhóm hữu cơ lại chia thành hai nhóm nhỏ: nhóm các chất không chứa nitơ và nhóm các chất chứa nitơ.

Nhóm các chất không chứa nitơ thường là dẫn xuất Cl của axit phenoxyaxetic, axit α -phenoxypropionic, axit α -phenoxybutyric, axit β -phenoxyethyl. Các đại diện của nhóm này như: 2,4-D; 2,4,5-T; ACMP... Các dẫn xuất của axit benzoic, axit phenylaxetic như: 2,3,6-ATB; 2,3,5,6-ATB... Nhóm các chất này có ảnh hưởng nghiêm trọng lên quá trình trao đổi chất trong cây và ức chế hoạt tính của các enzyme làm cho quá trình phân chia tế bào trong mô phân sinh và sự sinh trưởng giãn của tế bào bị ngừng...

Nhóm các chất chứa nitơ như các amit, các dẫn xuất của urea, thiacabamat, dithiocabamat, dinitrophenol... Các amit kìm hãm enzyme chứa nhóm -SH, các dẫn xuất của urea kìm hãm sự cố định CO_2 và thải O_2 ở ngoài sáng, các hợp chất chứa nitơ khác cũng vi phạm đến quá trình quang hợp và hô hấp của cây. Các loại thuốc trừ cỏ được sử dụng rất thành công cho một số loại cây trồng như lúa mì, lúa mạch, lúa gạo, cao lương, bông, cà chua, đậu tương, củ cải đường...

Người ta dùng 2,4-D để diệt cỏ hai lá mầm trong ruộng ngô, phun trước hoặc sau khi cỏ xuất hiện với các liều lượng như sau:

- Muối Na của 2,4-D: 1,5 - 2 kg/ha.
- Muối amôn của 2,4-D: 1,0 - 1,5 kg/ha
- Este của 2,4-D: 0,8 - 1,0 kg/ha.

Có thể kết hợp phun 2,4-D và 2,4,5-T với một số loại thuốc trừ cỏ khác có chứa nitơ để diệt cỏ gà và các loại cỏ khác trong ruộng ngô mà không ảnh hưởng đến cây trồng.

Trong một số trường hợp việc duy trì tuổi thọ và hình dạng của cỏ lại rất có ý nghĩa. Ví dụ trong lĩnh vực trang trí, để duy trì các thảm cỏ trang trí ở công viên người ta thường phun các dung dịch kìm hãm sinh trưởng. Đặc biệt là dùng MH với liều lượng 3-6 kg/ha làm kìm hãm sinh trưởng của cỏ, duy trì thảm cỏ bền lâu, đỡ công xén mà lại nâng cao chất lượng trang trí.

6.5. Ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh đến quá trình sinh trưởng của thực vật

Sinh trưởng là kết quả tổng hợp của các chức năng sinh lý và các quá trình trao đổi chất của cây liên quan rất chặt chẽ với các yếu tố của môi trường. Vì vậy ảnh hưởng của các điều kiện sinh thái đến sinh trưởng của cây rất phức tạp nhưng khá rõ rệt. Hiểu biết về mối quan hệ đó giúp chúng ta điều khiển sự sinh trưởng của cây trồng theo ý muốn dựa trên sự hiểu biết về mối quan hệ của điều kiện sinh thái đến quá trình sinh trưởng.

6. 5.1. Nhiệt độ.

Nhiệt độ là yếu tố ảnh hưởng rất lớn đến sinh trưởng của cây. Cây có thể sinh trưởng trong một khoảng nhiệt độ khá rộng, vì vậy các loại cây trồng khác nhau thì tồn tại những điểm nhiệt độ tối thấp và tối cao cũng khác nhau. Trong giới hạn nhiệt độ sinh trưởng của cây thì có nhiệt độ tối thích cho sự sinh trưởng, ở nhiệt độ đó sự sinh trưởng của cây xảy ra thuận lợi nhất, trên dưới nhiệt độ tối thích thì tốc độ sinh trưởng sẽ giảm. Nhiệt độ tối thấp và nhiệt độ tối cao cho sự sinh trưởng của cây đó là điểm nhiệt độ mà ở đó cây ngừng sinh trưởng. Giới hạn nhiệt độ sinh trưởng thay đổi theo sự thích nghi của cây trồng ở những vùng sinh thái khác nhau. Nhiệt độ tối thấp và tối cao của cây vùng nhiệt đới cao hơn cây vùng ôn đới và hàn đới. Ở vùng nhiệt đới nhiều cây ngừng sinh trưởng ở nhiệt độ 100C, trong khi đó ở vùng hàn đới rất nhiều loại cây có khả năng sinh trưởng trong băng tuyết với nhiệt độ - 500C. Biết được yêu cầu nhiệt độ sinh trưởng của từng loại cây trồng có ý nghĩa rất lớn trong việc xác định thời vụ gieo trồng thích hợp, chuyển vùng và nhập nội giống.

Bảng 1. Giới hạn nhiệt độ thích hợp của một số loại cây trồng

Cây trồng	Nhiệt độ	
	Tối thấp	Tối cao
Đậu Hà Lan	-2 ⁰ C	44,5 ⁰ C
Bắp cải, Xà lách	2 - 5 ⁰ C	25 - 30 ⁰ C
Lúa	5 - 10 ⁰ C	35 - 40 ⁰ C
Ngô, Đậu tương	9,5 ⁰ C	46 ⁰ C

Sinh trưởng của các cơ quan khác nhau của cây cũng nằm trong khoảng nhiệt độ khác nhau. Những cơ quan ở trên mặt đất thích nghi với nhiệt độ không khí cao hơn so với những cơ quan ở dưới mặt đất, vì vậy ở nhiệt độ cao sự sinh trưởng của rễ kém hơn thân và cành.

Sự chênh lệch nhiệt độ giữa ban ngày và ban đêm có ảnh hưởng rất lớn đến sự sinh trưởng của cây. Ban ngày nhiệt độ cao thuận lợi cho cây quang hợp và tích lũy chất hữu cơ, ban đêm nhiệt độ hạ thấp sẽ hạn chế hô hấp và tiêu phí chất hữu cơ, giảm sự thoát hơi nước nên sinh trưởng nhanh hơn. Sự chênh lệch nhiệt độ giữa ngày và đêm tạo điều kiện thuận lợi cho sự tích lũy tinh bột trong các cơ quan sinh sản và dự trữ như củ khoai lang, khoai tây, củ sắn, hạt hòa thảo..., do đó làm tăng năng suất mùa màng. Sự chênh lệch nhiệt độ ngày đêm phụ thuộc vào vùng địa lý, biên độ nhiệt độ ngày đêm lớn nhất ở vùng cận nhiệt đới và giảm dần về hai cực của quả đất. Trong một năm thì mùa xuân và mùa thu có biên độ nhiệt độ lớn hơn các mùa khác, vì vậy sự sinh trưởng của cây trồng trong hai mùa này khá thuận lợi cho sự tích lũy chất khô, lại cũng phù hợp với hai mùa chính cho cây trồng ở nước ta.

6.5.2. Ánh sáng.

Ánh sáng là yếu tố vô cùng quan trọng cho sự sinh trưởng của cây vì nó rất cần cho quá trình quang hợp. Nhờ quá trình quang hợp mà cây tổng hợp các hợp chất hữu cơ làm

nguyên liệu để xây dựng nên cơ thể và tích lũy năng lượng ở trong cây để tiến hành sinh trưởng. Cho nên trong một khoảng thời gian nào đó như những ngày đêm mát, những ngày mưa, hay ban đêm không có ánh sáng cây vẫn sinh trưởng được. Nhưng trong suốt chu kỳ sống của cây thì cây rất cần nhiều ánh sáng. Tùy theo nhu cầu ánh sáng đối với sự sinh trưởng của cây mà người ta chia thực vật thành hai nhóm là cây ưa sáng và cây ưa bóng. Cây ưa sáng sinh trưởng mạnh trong điều kiện ánh sáng đầy đủ, còn cây ưa bóng sinh trưởng tốt trong điều kiện bóng râm thích hợp. Đại bộ phận cây trồng ở nước ta là cây ưa sáng như lúa, ngô, khoai, sắn, mía, bông.... Còn những cây ưa bóng thường phân bố dưới tán cây rừng, dưới tán cây ăn quả lâu năm, chúng sử dụng chủ yếu ánh sáng tán xạ để quang hợp.

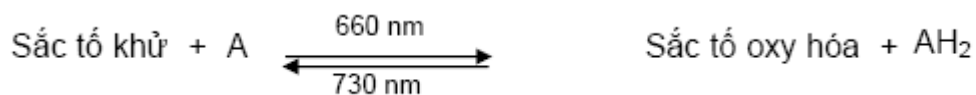
Ánh sáng không những ảnh hưởng đến sự sinh trưởng một cách gián tiếp thông qua quang hợp mà còn tác động trực tiếp đến sự sinh trưởng của tế bào. Cường độ ánh sáng mạnh ức chế pha giãn của tế bào làm cho giai đoạn này kết thúc sớm hơn nên cây ở nơi có ánh sáng chiếu mạnh thường có chiều cao cây thấp. Còn trong bóng tối hoặc bóng râm giai đoạn giãn kéo dài hơn, cây vươn dài và gây ra hiện tượng “vồng”. Cây bị vồng có một số đặc điểm về giải phẫu và hình thái khác với cây sống trong điều kiện ánh sáng đầy đủ.

- Về giải phẫu: Mô xốp, tế bào giãn mạnh dài ra, thành tế bào mỏng, gian bào lớn...

- Về hình thái: màu sắc nhạt và thiếu diệp lục, cây phát triển không cân đối, cây cao gầy yếu, dễ đổ ngã, rễ phát triển không đầy đủ.

Ngoài cường độ ánh sáng thì chất lượng ánh sáng cũng có ảnh hưởng đến sự sinh trưởng. Ánh sáng có bước sóng dài như ánh sáng đỏ hay tia hồng ngoại kích thích giai đoạn giãn của tế bào làm tăng chiều cao, chiều dài của cây. Ngược lại những tia sáng có bước sóng ngắn như tia xanh tím, tia tử ngoại thì kích thích sự phân chia tế bào và ức chế giai đoạn giãn của chúng, làm cho cây thấp lùn. Đây là một trong những lý do mà cây ở trên núi cao thường thấp hơn cây ở dưới thung lũng vì ở trên cao giàu tia sáng có bước sóng ngắn.

Năm 1959 Hendriks, Borthwick và Parker đã chứng minh quá trình sinh trưởng của cây phụ thuộc vào sự hấp thu tia sáng có bước sóng dài 660nm. Dưới tác động của tia sáng này sẽ kích thích sinh trưởng. Nhưng khi hấp thu tia sáng có bước sóng 730nm thì hiệu quả kích thích bị mất đi. Họ cho rằng có một loại sắc tố nào đó đã gây phản ứng quang thuận nghịch khi hấp thu ánh sáng đỏ (660nm) và cuối đỏ (730nm) mà sau này người ta tìm ra sắc tố đó là phytochrome và chúng được biến đổi như sau:



Bản chất của phản ứng và sắc tố này còn tiếp tục nghiên cứu.

6.5.3. Hàm lượng oxy.

Thực vật sử dụng oxy cho hô hấp để giải phóng năng lượng cung cấp cho mọi hoạt động sống của cơ thể. Vì vậy, oxy là yếu tố rất quan trọng cho sự sinh trưởng và phát triển của cây.

Nồng độ oxy trong khí quyển chiếm khoảng 21%, đó là nồng độ thích hợp cho các bộ phận trên mặt đất của cây sinh trưởng. Nếu vượt quá nồng độ đó thì sự sinh trưởng của các bộ phận trên mặt đất bị kìm hãm (Pfeffer, cuối thế kỷ 19).

Đối với rễ cây, vì sinh trưởng ở trong đất trong điều kiện thiếu ôxy, nhất là trong các tầng đất sâu hay bị úng nước nên rất cần ôxy cho sự sinh trưởng. Mặt khác rễ cây cũng là một trung tâm hoạt động sống mạnh mẽ nên cần cung cấp đầy đủ ôxy. Khi lượng ôxy trong đất giảm xuống dưới 10% thì sinh trưởng của rễ bị giảm sút, dưới 5% thì rễ ngừng sinh trưởng, đến 3% thì rễ chết. Tuy nhiên các loại cây khác nhau nhu cầu ôxy cho bộ rễ cũng khác nhau. Chẳng hạn ở cây lúa có hệ thống xoang bào thông từ lá qua thân đến tận rễ nên có thể sống trong ruộng ngập nước mà không thiếu ôxy. Trong khi đó một số loại cây trồng như các loại cây màu, cây ăn quả... rễ của chúng cần rất nhiều ôxy để sinh trưởng và không thể tồn tại trong điều kiện ngập úng. Vì vậy, những biện pháp kỹ thuật như làm cỏ, sục bùn, xới xáo, làm đất tơi xốp, phá váng... đều nhằm tăng lượng ôxy cho đất để rễ sinh trưởng tốt, góp phần tăng năng suất cây trồng.

6.5.4. Nước.

Nước là yếu tố sinh thái tối cần thiết cho sự sinh trưởng của cây, cây sinh trưởng mạnh khi tế bào bão hòa nước. Sự thiếu bão hòa nước ở trong cây dẫn đến làm giảm sự sinh trưởng của cây. Hạt giống phơi khô là một ví dụ điển hình khi hàm lượng nước chỉ còn 10 - 12% trọng lượng khô của hạt thì hạt chuyển sang trạng thái ngừng sinh trưởng. Nếu hạt giống hút nước và lượng nước đạt 50 - 60% lượng nước bão hòa thì sự sinh trưởng lại phục hồi và hạt nảy mầm.

Trong quá trình sinh trưởng của cây, ở giai đoạn giãn của tế bào nước đóng vai trò vô cùng quan trọng. Trong giai đoạn này nếu thiếu nước thì kích thước của tế bào sẽ bị giảm vì giai đoạn giãn kết thúc sớm hơn. Vì vậy ở những vùng đất khô hạn thiếu nước cây sẽ sinh trưởng còi cọc, có kích thước nhỏ bé và năng suất thấp. Ở những nơi khô hạn kèm theo không khí khô nóng như mùa gió Lào ở miền Trung thì sự thoát hơi nước của cây rất mạnh làm cho lá mất nhiều nước nên có sức hút nước lớn sẽ hút nước của mô phân sinh, hoa, quả... làm cho mô phân sinh ngừng sinh trưởng, hoa quả có thể bị rụng. Ngược lại, khi cây sống trong điều kiện ẩm ướt hay được tưới tiêu đầy đủ thì sinh trưởng mạnh mẽ, cho năng suất cao.

Riêng đối với các tế bào đầu rễ vì không có mô che chở như phần đầu ngọn nên đất phải đủ ẩm thì rễ mới sinh trưởng được, hệ thống lông hút có khả năng hấp thụ cao với độ ẩm đất. Để giữ ẩm cho đất, ngoài biện pháp tưới tiêu còn có nhiều khâu kỹ thuật khác như làm đất tơi xốp, phủ luống, tủ gốc... nhằm tạo điều kiện thuận lợi cho sự sinh trưởng phát triển của bộ rễ, nâng cao năng suất cây trồng.

Trong đời sống của cây, thiếu nước ở giai đoạn nào cũng ảnh hưởng đến sinh trưởng, nhưng trong pha lớn lên của tế bào nếu thiếu nước thì sự sinh trưởng bị kìm hãm mạnh. Đối với các loại cây hòa thảo như lúa, ngô lúc cây bắt đầu đầy đủ lông và hình thành hoa thì các tế bào bước sang giai đoạn giãn mạnh, lúc này cây vươn cao rất nhanh gọi là thời kỳ làm thân. Trong giai đoạn này nếu đủ nước thì cây mới cao to, nếu thiếu nước thì cây trở nên thấp nhỏ. Trong trường hợp nếu thấy ruộng lúa đang ở thời kỳ làm thân mà sinh trưởng quá mạnh thì có thể rút nước phơi ruộng trong một thời gian để hạn chế kéo dài của đốt thân, hạn chế sự đổ ngã của cây.

6.6. Sự vận động sinh trưởng của thực vật.

6.6.1. Khái niệm.

Khác với động vật, thực vật có bộ rễ bám chắc vào đất, cố định vị trí ở trong không gian. Tuy vậy thực vật cũng có khả năng vận động những cơ quan, bộ phận của mình để thích ứng với những biến động và tác động của các tác nhân ngoại cảnh. Chúng có thể

vận động chậm chạp nhờ các phản ứng vận động sinh trưởng hướng, được điều chỉnh bằng các tác nhân kích thích như ánh sáng, trọng lực, nước, dinh dưỡng... Ngược lại có những vận động cực kỳ nhanh ở những thực vật rất nhạy cảm khi có tác nhân kích thích cơ học như sự vận động nhanh của lá cây trinh nữ, các thực vật bắt mồi... Một dạng vận động khác rất phổ biến là sự vận động theo nhịp điệu có tính chất chu kỳ (theo đồng hồ sinh học) như một số thực vật thuộc họ đậu. Lá của những thực vật này đóng lại vào ban đêm và mở ra vào ban ngày nên gọi là những thực vật “cảm đêm”. Mỗi một dạng vận động có những ý nghĩa thích nghi riêng của nó. Tất cả những loại vận động đó gọi là sự vận động sinh trưởng của thực vật. Sự vận động sinh trưởng của thực vật là một phản ứng thích nghi và bảo vệ đã được hình thành trong quá trình tiến hóa của thực vật.

Sở dĩ thực vật vận động được là nhờ sự sinh trưởng không đều giữa bên này và bên kia, giữa mặt trên và mặt dưới của cơ quan sinh trưởng dưới tác động của điều kiện ngoại cảnh. Tùy theo phương hướng tác động của yếu tố môi trường mà sự vận động của thực vật được chia thành hai loại, đó là sự vận động hướng (tính hướng động) và chuyển động cảm ứng (tính cảm).

6.6.2. Sự vận động hướng (Tính hướng động - Tropism).

Tính hướng động của thực vật là sự vận động về một hướng nào đó của cơ quan sinh trưởng dưới sự tác động một phía của yếu tố môi trường. Tính hướng là hình thức chuyển động có ý nghĩa quan trọng nhất của thực vật. Tính hướng giúp cho cây tìm đến những yếu tố cần thiết cho cơ thể để sinh trưởng. Tùy theo yếu tố tác động mà gây ra các loại tính hướng động sau.

6.6.2.1. Vận động theo ánh sáng (Tính hướng quang).

Tính hướng quang đã được Darwin nghiên cứu từ năm 1880 và ông cho rằng đỉnh ngọn cây là nơi tiếp nhận kích thích của ánh sáng một chiều. Tính hướng quang là đặc điểm sinh trưởng của cơ quan hướng về phía ánh sáng. Các cơ quan bộ phận khác nhau của cây có tính hướng quang khác nhau. Thân của cây có tính hướng quang dương tức là hướng đến nguồn ánh sáng. Để thấy rõ điều đó ta quan sát thí nghiệm sau: đem hạt hòa thảo gieo vào trong chậu rồi đặt vào một thùng tối có một lỗ cho ánh sáng chui qua. Sau một thời gian những cây con không mọc thẳng mà cong về phía có lỗ ánh sáng. Ta cũng có thể quan sát hiện tượng khi đặt chậu cây ở trên cửa sổ, sau một thời gian cây sẽ hướng ra ngoài ánh sáng. Lá của cây thì có tính hướng quang ngang, tức là nó có xu hướng phân bố vuông góc với ánh sáng mặt trời để hấp thu nhiều ánh sáng cho quá trình quang hợp. Tuy nhiên tùy thuộc vào cường độ chiếu sáng mạnh hay yếu mà sự vận động của lá có khác nhau. Nếu ánh sáng có cường độ quá cao thì tính hướng quang dương có thể chuyển thành hướng quang âm. Tức là chúng sắp xếp song song với hướng tia sáng mặt trời để tránh sự đốt nóng và sự phân hủy sắc tố chlorophin. Tính hướng quang dương thường thể hiện ở các cơ quan trên mặt đất. Còn rễ thì ít cảm ứng với ánh sáng vì chúng đã thích nghi với điều kiện thiếu ánh sáng ở trong đất, vì vậy rễ có tính hướng quang âm. Tuy nhiên cũng có những loại cây mà rễ có tính hướng quang dương như rễ cây họ hành tỏi (*Liliaceae*).

Cơ sở của tính hướng quang có nhiều ý kiến giải thích khác nhau. Theo nhiều tác giả, tính hướng quang xảy ra là do sự phân bố của auxin ở hai phía của thân không đồng đều nhau khi chiếu sáng vào một phía. Khi có ánh sáng chiếu một chiều thì auxin sẽ phân bố ở phía khuất sáng nhiều hơn ở phía chiếu sáng nên kích thích ở phía khuất sáng sinh trưởng mạnh hơn đã gây ra sự uốn cong hướng quang. Nguyên nhân của sự phân bố

auxin ở hai phía của thân không đồng đều có nhiều cách giải thích khác nhau. Theo Boysen-Jensen, auxin có đặc tính di chuyển từ phía có ánh sáng sang phía không có ánh sáng làm cho hàm lượng auxin ở phía khuất sáng nhiều hơn. Có tác giả lại giải thích sự chênh lệch auxin ở hai phía thân khi chiếu sáng một phía là do ánh sáng có tác dụng phân hủy auxin, nên phía chiếu sáng auxin bị phân hủy làm cho hàm lượng giảm xuống. Ngược lại phía đối diện auxin được tổng hợp nên hàm lượng tăng lên. Ý kiến khác lại cho rằng đỉnh sinh trưởng của thân ở phía được chiếu sáng vật chất phân ly và tích điện âm, phía khuất sáng tích điện dương, trong lúc đó auxin tích điện âm sẽ di chuyển phân bố lại và chuyển về phía khuất sáng. Tính hướng quang là một đặc điểm thích nghi của cây. Thân, lá hướng đi tìm ánh sáng để sử dụng, rễ hướng đi tìm nước và chất khoáng ở trong đất.

6.6.2.2. Vận động theo trọng lực (Tính hướng địa).

Tính hướng địa là sự vận động của cây dưới tác động của sức hút trái đất (trọng lực). Rễ cây thường có tính hướng địa dương, còn thân có tính hướng địa âm. Tính hướng địa cũng được giải thích trên quan điểm hormone. Nguyên nhân gây ra tính hướng địa là do sự phân bố của auxin ở mặt trên và mặt dưới của một cơ quan không giống nhau. Cơ chế của tính hướng địa là do tác động của trọng lực mà auxin được phân bố ở phía dưới của đỉnh sinh trưởng rễ nhiều hơn so với phía trên. Rễ lại là cơ quan mẫn cảm với auxin ở nồng độ rất thấp (10^{-12} - 10^{-9} M). Bởi vậy phía trên của đỉnh sinh trưởng rễ có nồng độ auxin thấp nên đã kích thích sinh trưởng của tế bào rễ ở phía trên, phía dưới nồng độ auxin cao hơn lại có tác dụng ức chế sinh trưởng. Kết quả làm cho chóp rễ uốn cong về phía dưới.

Ở thân nằm ngang cũng xảy ra hiện tượng auxin di chuyển từ phía trên xuống phía dưới do tác động của trọng lực làm cho nồng độ auxin phía dưới cao hơn phía trên. Nhưng do nhu cầu auxin đối với thân cao hơn rễ (10^{-6} - 10^{-5} M), nên phía dưới nồng độ cao mới đủ ngưỡng kích thích quá trình sinh trưởng của tế bào, phía trên nồng độ auxin thấp nên không có tác dụng kích thích sinh trưởng. Kết quả là ngọn cây uốn cong lên phía trên, ngược chiều với trọng lực.

Tính hướng đất còn được một số tác giả giải thích theo cơ chế khác. Brauner (1927-1959) giải thích hiện tượng hướng đất bằng sự thay đổi hiện tượng điện sinh học. Mặt trên của cơ quan tích điện âm, mặt dưới tích điện dương, do vậy mà auxin sẽ phân bố về phía mang điện dương một hàm lượng cao hơn phía mang điện âm. Theo Hamberlan, Nemes thì sự uốn cong hướng đất âm của thân và hướng đất dương của rễ là do tác động của trọng lực mà tinh bột ở trong thân và rễ tập trung vào phía dưới gây ra sự uốn cong của thân và rễ theo chiều như trên. Bản chất của tính hướng địa của cây cho đến nay vẫn chưa hoàn toàn sáng tỏ.

Tính hướng địa có ý nghĩa quan trọng trong đời sống của cây. Nhờ đặc tính này mà rễ cây chui vào đất để giữ cho cây đứng vững, đồng thời giúp rễ tìm kiếm thức ăn nước uống ở trong đất. Còn đối với thân nhờ tính hướng đất âm mà thân sinh trưởng lên phía trên, hướng về phía có đủ ánh sáng và không khí cho lá quang hợp. Đó là một phản ứng thích nghi của thực vật để sử dụng tốt các yếu tố của môi trường.

6.6.2.3. Vận động theo nguồn dinh dưỡng (Tính hướng hóa).

Tính hướng hóa là sự vận động sinh trưởng của thực vật đến nguồn các chất hóa học cần thiết cho hoạt động sống của chúng. Rễ cây có xu hướng tìm đến nơi có nguồn phân bón và nước (tính hướng hóa dương). Rễ cây cũng có khả năng sinh trưởng tránh xa

dẫn các yếu tố độc hại đối với cây (tính hướng hóa âm). Tính hướng hóa đã giúp cho rễ cây chủ động tìm kiếm đến các vùng có chất dinh dưỡng trong đất để rễ hút cung cấp cho cây, đồng thời giúp cho cây tránh xa được các chất độc gây tác hại cho cây.

Ngoài rễ có tính hướng hóa, ống phấn cũng có tính hướng hóa rõ rệt. Khi thụ phấn, ống phấn sinh trưởng trong vòi nhụy, nhờ tính hướng hóa mà nó sinh trưởng về phía bầu nhụy để dẫn các tinh tử được vào thụ tinh cho noãn (tính hướng hóa dương).

Ngoài các tính hướng trên thì rễ cây còn có tính hướng thủy (hướng về nguồn nước), hướng nhiệt (hướng về phía có nhiệt độ ấm), hướng thương (bị chấn thương gây sự uốn cong âm).

6.6.3. Chuyển động cảm ứng của thực vật (Tính cảm).

Chuyển động cảm ứng là sự vận động của thực vật do các yếu tố ngoại cảnh tác động đồng đều lên mọi phía của cơ quan, như yếu tố nhiệt độ, ánh sáng, độ ẩm không khí... Chuyển động cảm ứng thể hiện rõ nhất ở các cơ quan có cấu tạo phân lưng và phân bụng (lá cây, cánh hoa). Tính cảm là do sự sinh trưởng không đồng đều ở hai phía lưng và bụng của cơ quan, gây ra sự uốn cong về một phía. Ví dụ khi hoa nở là do mặt trên cánh hoa sinh trưởng mạnh hơn mặt dưới, còn hoa cụp lại là do mặt dưới sinh trưởng mạnh hơn mặt trên. Tùy theo nhân tố ngoại cảnh tác động mà có các loại tính cảm sau.

Tính cảm đêm là do sự xen kẽ giữa ngày và đêm làm cho một số hoa, lá ngày mở đêm khép lại hay cụp xuống. Sự nở hoa ban ngày rất có lợi cho quá trình sinh sản của cây. Ban ngày có điều kiện nhiệt độ và ánh sáng thuận lợi cho quá trình thụ phấn, thụ tinh, kể cả sự thụ phấn chéo nhờ ong bướm. Hiện tượng cảm đêm không những thể hiện ở hoa mà ngay cả ở lá của một số loài thực vật, đặc biệt là cây họ đậu.

Tính cảm quang là ánh sáng mạnh hay yếu tác động lên hoa làm cho hoa nở hoặc đóng lại (hoa dạ hương, hoa quỳnh...).

Tính cảm nhiệt là do nhiệt độ cao tác động làm cho hoa nở ra vào một khoảng thời gian nhất định trong ngày (hoa mười giờ...).

Nguyên nhân gây ra các loại tính cảm trên là do sự sinh trưởng không đồng đều của hai mặt của cơ quan cảm ứng. Đi sâu hơn người ta còn thấy rằng nguyên nhân của sự sinh trưởng không đều đó có lẽ là do sự phân bố của auxin ở hai phía lưng và bụng của cơ quan có khác nhau. Tuy nhiên cơ chế của quá trình này vẫn chưa được nghiên cứu đầy đủ.

Tính cảm chấn là khi cây gặp chấn động hoặc bị lạnh thì hoa đóng lại, lá cụp xuống... Hiện tượng cảm chấn thể hiện rõ ở cây trinh nữ và cây bắt mồi. Cơ chế của tính cảm chấn đến nay vẫn còn chưa rõ, nhưng theo một số nhà nghiên cứu thì sở dĩ có sự cảm chấn ở cây trinh nữ là vì mô của khớp lá có tính cảm ứng không đồng đều giữa mặt trên và mặt dưới. Sự cảm ứng của mặt trên xảy ra mạnh hơn so với mặt dưới (gấp 8 lần). Khi bị chấn động tế bào của mô dưới sinh ra một chất có bản chất oxyaxit làm tính thẩm tăng lên đột ngột, màng tế bào co lại và ép dịch bào ra gian bào làm sức trương nước của tế bào giảm nhanh chóng, lá cụp lại. Chất này di chuyển và gây cảm ứng dây chuyền với tốc độ 15mm/giây. Có giả thiết cho rằng tính cảm chấn có liên quan đến quá trình điện thẩm thấu.

6.7. Sinh lý quá trình thụ phấn, thụ tinh, tạo quả và hạt.

Quá trình thụ phấn, thụ tinh, hình thành quả, hạt và sự chín của quả, của hạt là cơ sở của sự sinh sản và tạo năng suất cây trồng. Vì vậy, nghiên cứu cơ sở sinh lý của các

quá trình đó có ý nghĩa rất lớn trong việc tác động vào quá trình hình thành sản lượng mùa màng.

6.7.1. Sinh lý của quá trình thụ phấn.

Sự thụ phấn là hạt phấn rơi trên núm nhụy của hoa thì nó sẽ nảy mầm để hình thành ống phấn. Ống phấn sinh trưởng nhanh, chui vào vòi nhụy đến túi phôi đưa tinh tử vào thụ tinh với tế bào trứng. Rõ ràng hạt phấn là một cơ quan sinh trưởng của thực vật. Trước đó hạt phấn được hình thành trên nhị đực và nằm trong trạng thái tiềm sinh. Khi hạt phấn rơi vào núm nhụy thì bắt đầu nảy mầm, màng ngoài của hạt phấn vỡ ra, còn màng trong kéo dài thành ống phấn chui vào vòi nhụy. Nhờ đặc tính hướng hóa mà ống phấn kéo dài theo vòi nhụy để dẫn các tinh tử đực vào thụ tinh với tế bào trứng trong bầu nhụy. Nhiệm vụ của ống phấn là đưa các yếu tố di truyền của tế bào đực vào thụ tinh với tế bào cái của hoa. Hạt phấn có thể đảm nhận quá trình nảy mầm là nhờ có chứa thành phần dinh dưỡng phức tạp và hoàn chỉnh, gồm các chất dinh dưỡng như protein, lipid, glucit và những chất có hoạt tính sinh lý cao như vitamin, enzyme, chất kích thích sinh trưởng. Protein trong hạt phấn có thể hút nước và tham gia vào sự biến đổi chuyển hóa tạo nên ống phấn. Còn các chất kích thích sinh trưởng mà chủ yếu thuộc nhóm auxin có tác dụng điều chỉnh sự sinh trưởng và kéo dài của ống phấn. Trong quá trình sinh trưởng, hạt phấn tiêu hao các chất bên trong và sử dụng các chất bên ngoài đặc biệt là các chất do vòi nhụy tiết ra. Vì vậy, sự sinh trưởng của ống phấn trong vòi nhụy xảy ra thuận lợi hơn. Núm nhụy tiết ra một dung dịch gồm các chất bổ sung dinh dưỡng cho hạt phấn sinh trưởng, đồng thời có các chất điều hòa sinh trưởng kích thích hoặc ức chế sự hình thành ống phấn. Hạt phấn chỉ sinh trưởng tốt ở đầu nhụy hoa của cây cùng loài, còn trên hoa của cây khác loài ống phấn không sinh trưởng được. Đối với những cây thụ phấn cùng loài thì đầu núm nhụy cái đã tiết ra những chất kích thích sự nảy mầm hạt phấn của cây cùng loài và có tác dụng ức chế sự nảy mầm của hạt phấn cây khác loài. Đây là một biểu hiện thích nghi của thực vật nhằm chống lại sự tạp giao để bảo vệ tính di truyền của loài. Về mặt tiến hóa, tạp giao dẫn đến sự thoái hóa về nòi giống không có lợi cho sự tiến hóa của loài. Nhưng mặt khác, đối với các loài có khả năng thụ phấn chéo nhờ côn trùng hay nhờ gió như đối với một số loài cây ăn quả thì hạt phấn chỉ sinh trưởng tốt trên hoa của cây khác hoặc của cây khác giống. Nghĩa là thụ phấn trên hoa cùng cây hoặc cùng giống thì có thể xảy ra bất thụ (tuyệt giao). Để khắc phục hiện tượng này trong vườn cây ăn quả người ta trồng xen nhiều giống khác nhau để tạo điều kiện thuận lợi cho quá trình thụ phấn thụ tinh.

6.7.2. Sinh lý của sự thụ tinh.

Tinh tử đực sau khi thụ phấn được dẫn truyền theo ống phấn đến thụ tinh với noãn và tạo hợp tử. Khi ống phấn kéo dài đến noãn sào thì hai tinh tử tiến hành thụ tinh kép. Một tinh tử kết hợp với nhân của tế bào trứng tạo thành hợp tử lưỡng bội, về sau hợp tử phân chia và phát triển thành phôi mầm. Tinh tử còn lại kết hợp với hạch thứ sinh của túi noãn tạo thành nhân tam bội, sau đó trở thành nội nhũ của hạt. Sau khi thụ tinh xong thì phôi và nội nhũ hình thành nên hạt, còn bầu nhụy phát triển thành quả. Người ta cho rằng sự sinh trưởng của hợp tử và bầu quả là nhờ sự kích thích của auxin.

Trước khi thụ tinh thì cả bầu và noãn ở trạng thái ngừng sinh trưởng. Trạng thái này được khắc phục khi quá trình thụ tinh đã xảy ra. Quá trình tổng hợp auxin xảy ra ngay sau khi thụ phấn và tăng dần theo sự vận động của ống phấn vào vòi nhụy. Quan sát ở cây cà chua thấy sau thụ phấn 20 giờ thì auxin được tổng hợp chủ yếu ở phần đầu của

vòi nhụy, sau 50 giờ thì thấy có auxin ở phần gốc của vòi, sau 90 giờ thì auxin có chủ yếu ở phần gốc của bầu. Như vậy sự hình thành auxin là kết quả của quá trình thụ phấn và thụ tinh, chính auxin đã làm cho bầu trở thành trung tâm lôi kéo dòng vận chuyển các hợp chất hữu cơ chảy về. Nhờ đó mà quả lớn lên nhanh chóng và không bị rụng.

Khi phun các chất kích thích sinh trưởng với nồng độ thích hợp lên hoa và bầu trước khi xảy ra thụ phấn thụ tinh, các chất này sẽ khuếch tán vào mô bầu thay auxin nội sinh để kích thích sự phát triển của bầu quả và tạo quả không hạt.

Quá trình thụ phấn và thụ tinh chịu ảnh hưởng rất nhiều của các điều kiện ngoại cảnh, trong đó các yếu tố nhiệt độ, độ ẩm là quan trọng nhất.

Nhiệt độ rất cần cho sự nảy mầm của hạt phấn và sinh trưởng của ống phấn. Nhiệt độ thích hợp là 20°C - 30°C . Nhiệt độ quá thấp sẽ làm hạt phấn nảy mầm kém và ống phấn không sinh trưởng được, ức chế sự thụ phấn thụ tinh, phôi không hình thành, hạt bị lép. Cây ra hoa nếu gặp rét sẽ giảm năng suất, hạt lép nhiều. Nếu nhiệt độ quá cao cũng làm cho sự nảy mầm và sinh trưởng của ống phấn không bình thường, quá trình thụ tinh kém và năng suất cũng thấp.

Độ ẩm không khí ảnh hưởng trực tiếp đến sự nảy mầm của hạt phấn. Không khí bão hòa hơi nước ức chế sự thụ phấn do hạt phấn là một hệ thống thẩm thấu có áp suất khá cao cho nên độ ẩm không khí bão hòa sẽ làm hạt phấn trương mạnh và bị vỡ ra. Mặt khác mưa nhiều có thể làm rửa trôi các chất do đầu nhụy tiết ra kích thích hạt phấn nảy mầm. Trong điều kiện khô hạn, độ ẩm không khí thấp thì hạt phấn không thể nảy mầm được. Vì vậy, khi cây ra hoa nếu gặp khô hạn (gió Lào, hạn hán) thì không có khả năng thụ phấn, thụ tinh và hình thành quả, hạt, dẫn đến mất mùa.

Ngoài ra gió cũng ảnh hưởng lớn đến sự thụ phấn, gió vừa phải sẽ thuận lợi cho cây giao phấn, gió to sẽ cuốn trôi hạt phấn hoặc gây khó khăn cho hạt phấn rơi trên núm nhụy.

Điều khiển nhiệt độ và ẩm độ không khí... những yếu tố vũ trụ là một việc làm hết sức khó khăn. Nhưng bằng biện pháp điều khiển thời vụ, xác định cơ cấu cây trồng hợp lý trên một vùng sinh thái nhất định có thể tạo điều kiện thuận lợi cho sự thụ phấn thụ tinh. Nhiều nghiên cứu cho rằng chọn mốc của thời vụ gieo trồng là dựa vào thời kỳ ra hoa của các loại cây trồng, từ đó xếp lịch thời vụ gieo trồng như thế nào đó để giai đoạn thụ phấn thụ tinh đúng vào thời điểm khí hậu thời tiết thuận lợi nhất. Như vậy, bằng cách điều khiển thời vụ gieo trồng và áp dụng các biện pháp kỹ thuật hợp lý trong trồng trọt, con người có thể tác động vào quá trình thụ phấn thụ tinh để nâng cao năng suất cây trồng.

6.7.3. Sự hình thành và phát triển của quả và hạt, sự chín của quả.

** Sự hình thành quả và hạt.*

Sau khi thụ tinh xong thì phôi phát triển thành hạt và bầu lớn lên thành quả. Đa số thực vật, nếu hoa không được thụ phấn, thụ tinh thì sau đó sẽ rụng toàn hoa. Còn những hoa được thụ phấn, thụ tinh thì cánh hoa, nhị hoa và cả vòi nhụy khô và rụng đi chỉ còn bầu nhụy phát triển. Một số loại hoa khác thì các bộ phận của hoa tồn tại và phát triển đồng thời cùng với bầu thành quả.

Ở một số quả thịt, bầu có thể sinh trưởng trước khi hoa thụ tinh do kết quả tác dụng của ống phấn khi chui vào vòi nhụy. Tuy nhiên nếu hoa không được thụ tinh thì bầu ngừng sinh trưởng và rụng.

Sự sinh trưởng của bầu thành quả và sự lớn lên của quả là kết quả sự phân chia tế bào và sự giãn của tế bào. Ngoài ra, trong một vài trường hợp, sự sinh trưởng của quả còn do sự tăng trưởng của các khoảng gian bào, đặc biệt là các giai đoạn sau của quá trình sinh trưởng. Nhìn chung trong những giai đoạn đầu của sự hình thành quả, sự phân bào chiếm ưu thế, nhưng các giai đoạn sau thì sự giãn của tế bào lại chiếm ưu thế.

Quá trình sinh trưởng của quả có thể chia làm ba giai đoạn: giai đoạn đầu là giai đoạn phân chia tế bào trong đó bầu sinh trưởng nhanh; Giai đoạn hai đặc trưng bằng sự sinh trưởng nhanh của phôi và nội nhũ; Giai đoạn ba là sự sinh trưởng nhanh của quả và tiếp theo là sự chín.

Quá trình sinh trưởng của quả được điều chỉnh bằng hormone nội sinh. Sự sinh trưởng của bầu sẽ mạnh nếu hạt phấn rơi trên núm nhụy càng nhiều vì hạt phấn là nguồn cung cấp auxin. Tuy nhiên, auxin của hạt phấn không đủ để kích thích sự hình thành và lớn lên của bầu quả. Quá trình này được điều chỉnh bằng phức hệ hormone sản sinh từ phôi và sau đó là hạt. Trong phức hệ hormone đó có auxin, gibberellin và xytokinin. Các chất này hình thành trong phôi và được khuếch tán vào trong bầu quả, kích thích sự phân chia và sự giãn của tế bào. Vì vậy số lượng và sự phát triển của hạt có liên quan chặt chẽ với hình dạng và kích thước cuối cùng của quả.

** Cơ sở của việc tạo quả không hạt.*

Nếu loại trừ sớm hạt khỏi quả thì sinh trưởng của quả bị ngừng, nhưng nếu dùng auxin ngoại sinh thì quả vẫn lớn bình thường. Chính vì lý do đó mà chỉ có hoa được thụ phấn, thụ tinh phát triển thành phôi và hạt thì bầu mới phát triển thành quả. Nếu thay thế nguồn phytohormone của phôi bằng chất kích thích sinh trưởng ngoại sinh thì cũng làm cho bầu quả phát triển và tạo quả không hạt. Đó chính là cơ sở của việc sử dụng các chất auxin, gibberellin ngoại sinh để tạo quả không hạt cho nhiều loại cây trồng khác nhau như cà chua, bầu bí, cam, chanh, nho, lê, táo...

** Sinh lý quá trình chín của quả .*

Sự chín của quả bắt đầu từ khi quả ngừng sinh trưởng và đạt kích thước tối đa. Ở thịt quả, khi quả chín đã xảy ra hàng loạt các biến đổi sinh hóa sinh lý một cách sâu sắc và nhanh chóng. Những biến đổi sinh hóa đặc trưng là sự thủy phân mạnh mẽ hàng loạt các chất và xuất hiện nhiều chất mới, gắn liền với những biến đổi màu sắc, hương vị, độ mềm, độ ngọt.... Đặc trưng nhất của biến đổi sinh lý trong quá trình chín là tăng cường độ hô hấp và có sự thay đổi nhanh cân bằng phytohormone trong quả. Sự chín của quả là một quá trình biến đổi sinh lý sinh hóa bên trong vô cùng phức tạp, đồng thời gắn liền với những biến đổi về hình thái bên ngoài.

Khi quả chín có sự biến đổi về màu sắc của quả. Quả còn xanh thì vỏ quả chứa nhiều diệp lục và carotenoid. Khi bắt đầu chín, có sự biến đổi hàm lượng các sắc tố và gây ra sự biến đổi màu sắc của quả. Sự biến đổi này theo hướng phân hủy diệp lục mà không phân hủy carotenoid, trong nhiều loại quả carotenoid lại được tổng hợp trong quá trình chín. Quá trình biến đổi sắc tố xảy ra khác nhau ở mỗi loại quả nên màu sắc của chúng cũng khác nhau. Chẳng hạn ở chuối, hàm lượng diệp lục giảm rất nhanh nhưng hàm lượng carotenoid lại không giảm nên quả chuyển sang màu vàng. Ở táo hàm lượng diệp lục giảm và tăng hàm lượng xanthophin. Ở cam, quýt giảm nhanh hàm lượng diệp lục và tăng hàm lượng carotenoid. Ở quả dâu đất có sự tăng hàm lượng antoxyan.

Khi quả chín thì có sự biến đổi độ mềm của quả. Chất pectat canxi gắn chặt các tế bào với nhau bị phân hủy dưới tác dụng của enzyme pectinase, kết quả là các tế bào rời rạc và thịt quả mềm. Quá trình này xảy ra càng nhanh khi hàm lượng etylen tăng lên.

Khi quả chín thì xuất hiện các hương vị đặc trưng cho từng loại quả. Sự chín đã hoạt hóa quá trình tổng hợp các chất tạo mùi thơm đặc trưng có bản chất este, aldehyt hoặc axeton. Đây là quá trình xảy ra có liên quan đến hoạt động của các enzyme đặc trưng cho từng loại quả.

Cùng với sự biến đổi của mùi vị thì vị chua, vị chát của quả giảm đi và biến mất. Các hợp chất như tanin, axit hữu cơ, alcaloit bị phân hủy nhanh chóng, đồng thời các đường đơn xuất hiện nên vị ngọt tăng lên. Trong quá trình chín quả các phản ứng thủy phân xảy ra rất mạnh tạo thành đường saccarose. Hàm lượng tinh bột giảm để chuyển thành đường đơn, lipit cũng dễ bị thủy phân để tạo thành đường, protein không bị thủy phân trong quá trình quả chín mà trái lại còn được tổng hợp thêm.

Trong quá trình chín của quả có sự biến đổi rất rõ rệt về cường độ hô hấp của quả mà đặc trưng là tăng nhanh cường độ hô hấp và sau đó lại giảm nhanh tạo nên một đỉnh hô hấp gọi là hô hấp bột phát. Hô hấp bột phát thay đổi tùy theo loại quả. Hô hấp bột phát càng mạnh thì tốc độ chín càng nhanh. Chẳng hạn hô hấp bột phát mạnh nhất ở chuối, sau đó là lê và táo.... Trong quá trình chín của quả sự cân bằng hormone giữa etylen và auxin biến đổi theo hướng tăng hàm lượng etylen rất nhanh và giảm hàm lượng auxin trong mô quả. Như vậy có sự tổng hợp mạnh mẽ etylen trong mô quả. Về cơ chế thì etylen làm tăng tính thấm của tế bào, giải phóng enzyme và cơ chất để xúc tiến cho các phản ứng hô hấp và các biến đổi khác. Vì vậy nếu ức chế hô hấp thì ức chế hô hấp bột phát sẽ làm chậm sự chín của quả. Chẳng hạn như bảo quản quả trong polietylen sẽ làm tăng nồng độ CO₂ trong túi, nếu hàm lượng CO₂ tăng đến 10% thì ức chế sự chín vì ức chế sự tạo etylen và hô hấp bột phát. Phân biệt các loại quả dựa vào hô hấp bột phát có ý nghĩa lớn để xác định phương pháp bảo quản thích hợp, thời gian thu hoạch, chế biến xuất khẩu... Dựa vào hô hấp bột phát mà chia thành hai loại quả: loại quả có hô hấp bột phát như chuối, mít, cà chua, xoài, na... và loại quả không có hô hấp bột phát như cam, quýt, dưa hấu, táo, lê...

Theo Rakitin (1955) khi quả chín, cân bằng hormone giữa etylen và auxin biến đổi theo hướng tăng etylen trong mô quả, chẳng hạn ở quả lê tăng 6 lần, ở quả táo tăng 10 lần. Etylen làm tăng tính thấm của màng tế bào, giải phóng các enzyme và cơ chất để xúc tiến cho các phản ứng hô hấp và các biến đổi khác. Hô hấp bột phát và sự chín của quả chịu ảnh hưởng của thời gian thu hái và nhiệt độ... Trong thực tế, để kích thích sự chín của quả nhanh và đồng loạt, người ta đã xử lý các chất có khả năng sinh ra khí etylen hoặc có thể xử lý đất đèn để sản sinh ra khí axetylen trước hoặc sau khi thu hoạch. Để ức chế sự chín của quả, người ta xử lý các chất auxin hoặc bảo quản ở nhiệt độ thấp.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Nguyễn Như Khanh, 1996, Sinh lý học sinh trưởng và phát triển thực vật. NXBGG Hà Nội.
2. Phạm Đình Thái, Nguyễn Duy Minh, Nguyễn Lương Hùng, 1987. Sinh lý học thực vật, NXBGD Hà Nội.
3. Vũ Văn Vũ, Vũ Thanh Tâm, Hoàng Minh Tân, 1999. Sinh lý học thực vật, NXBGD Hà Nội.

4. Bùi Trang Việt, 1998, Sinh lý thực vật đại cương, NXB ĐH quốc gia Tp. Hồ Chí Minh.

Chương 7

SINH LÝ CHỐNG CHỊU CỦA THỰC VẬT VỚI CÁC ĐIỀU KIỆN BẤT LỢI

7.1. Khái niệm chung về tính chống chịu (Stress).

7.1.1. Khái niệm Stress.

Khái niệm Stress được dùng để chỉ những yếu tố bên ngoài gây ảnh hưởng bất lợi cho thực vật và những phản ứng của cơ thể thực vật đối với các tác nhân gây stress. Đó là tính chống chịu của thực vật đối với điều kiện bất lợi của môi trường.

Dưới các điều kiện tự nhiên và nhân tạo thực vật không ngừng chịu các stress. Các tác nhân gây nên stress cho thực vật là khô, hạn, lạnh, nóng, mặn, sự ô nhiễm không khí ... Các tác nhân gây stress sẽ tạo nên những khả năng thích ứng đặc trưng của thực vật. Sinh lý stress nghiên cứu mối quan hệ khăng khít đó giữa cơ thể với môi trường, đồng thời đưa ra những biện pháp nhằm giúp cho cây trồng nâng cao khả năng chống các stress của môi trường.

7.1.2. Tính chất của các tác nhân gây Stress.

Stress có thể làm giảm mạnh sự tăng trưởng và phát triển của cây trồng, qua đó làm giảm năng suất cây trồng. Do đó tìm hiểu cơ chế gây hại của các tác nhân gây stress cũng như những phản ứng thích nghi của cây trồng có vai trò quan trọng trong trồng trọt.

Một số tác nhân gây stress có thể tác động riêng rẽ nhưng cũng có nhiều stress có thể phối hợp với nhau tác động lên cơ thể thực vật. Ví dụ stress thiếu nước thường liên kết với stress nhiễm mặn ở vùng rễ và stress nhiệt độ cao ở lá.

Một số yếu tố môi trường từ tác nhân bình thường chuyển sang tác nhân stress chỉ trong vài phút (ví dụ nhiệt độ) có những yếu tố môi trường phải mất nhiều ngày hay nhiều tháng mới trở nên tác nhân stress (nước trong đất, chất khoáng ...).

Tác nhân gây stress cho loài thực vật này có thể không gây cho loài thực vật khác.

7.1.3. Phản ứng của thực vật với Stress.

Phản ứng của cơ thể thực vật với các tác nhân gây stress có thể là phản ứng đặc thù hay không đặc thù. Phản ứng đặc thù là những phản ứng ngược với những biến đổi theo qui luật tự nhiên bình thường.

Ví dụ khi nhiệt độ cao, qui luật tự nhiên bình thường là độ nhớt của tế bào giảm nhưng ở đây cơ thể phản ứng đặc thù ngược qui luật trên là độ nhớt không bị giảm dưới tác động của nhiệt độ cao - phản ứng này dẫn đến thích nghi. Phản ứng không đặc thù là những phản ứng tuân theo qui luật bình thường của tự nhiên như khi gặp nhiệt độ cao thì độ nhớt giảm.

Tính chống chịu stress của thực vật như là quá trình hình thành các đặc điểm thích nghi đó là những phản ứng tự vệ mang tính đặc thù. Phản ứng trả lời của cây với các điều kiện bất lợi có thể rất khác nhau tùy thuộc vào đặc tính và cường độ của các nhân tố gây ra stress.

Đặc điểm của phản ứng trả lời của thực vật trước hết phụ thuộc vào cường độ của tác nhân gây phản ứng. Ở cường độ các nhân tố còn thấp chưa tới ngưỡng gây stress thì cây trả lời bình thường. Khi tác nhân có cường độ mạnh đến ngừng gây stress cơ thể mới xuất hiện phản ứng tự vệ, lúc đó cơ thể xuất hiện những đặc tính mới mà trước đó chưa có, đó là những đặc điểm chống chịu stress.

Khả năng thích nghi với điều kiện bất lợi là tiềm năng của toàn bộ cơ thể thực vật. Nhưng thường sự chống chịu chỉ xuất hiện từng lúc theo sự xuất hiện từng yếu tố nhất định phát huy ưu thế của nó lên cơ thể, lúc đó cơ thể phát sinh ra khả năng chống chịu yếu tố do tiềm năng chống chịu có sẵn trong cơ thể, khi gặp yếu tố nào sẽ gây phản ứng tự vệ thích ứng của cơ thể với yếu tố đó.

Có hai hình thức chống chịu: chống chịu riêng biệt từng yếu tố gây stress và chống chịu liên kết với nhiều yếu tố gây stress đồng thời.

Theo một số nhà khoa học (Maximop. D. N. Alekxandrov.V.Ia,...) phản ứng tự vệ của cây trước các stress của môi trường thể hiện chung nhất là những biến đổi tính chất của nguyên sinh chất của tế bào.

- Giảm mức độ phân tán của Nguyên sinh chất.
- Tăng tính thấm của Nguyên sinh chất.
- Biến tính protein của Nguyên sinh chất.
- Hoá coaxecca Nguyên sinh chất.

Khi gặp các stress của môi trường phản ứng đặc trưng để tự vệ của thực vật là những phản ứng theo chiều hướng ngược lại những phản ứng bình thường không đặc trưng. Ví dụ khi gặp nhiệt độ cao chiều hướng phản ứng bình thường của cây không có khả năng chịu nóng là độ nhớt giảm. Nhưng với cây chịu nóng khi gặp nhiệt độ cao độ nhớt lại tăng lên để chịu được nhiệt độ cao.

Trong quá trình phản ứng tự vệ với các stress của môi trường nhiều khi cơ thể tạo ra những đặc tính thích nghi của cây với yếu tố bất lợi và chuyển yếu tố bất lợi thành điều kiện sống bình thường của cây, yếu tố cần thiết cho cây sinh trưởng phát triển. Ví dụ một số cây do sống trong môi trường mặn đã hình thành đặc tính thích nghi với môi trường mặn đó, dần dần đất mặn là điều kiện sống thích hợp cho loại

cây này, cây phát triển tốt trong môi trường mặn so với môi trường bình thường. Như vậy từ khả năng chống chịu đã chuyển thành đặc tính thích nghi.

7.2. Sinh lý chống chịu của thực vật.

Thực vật là sinh vật biến nhiệt nên nhiệt độ môi trường có ảnh hưởng lớn đến hoạt động sống của cây. Biên độ nhiệt sinh lý của cây trong khoảng 1-45°C. Tuy nhiên nhiều nhóm cây có thể sống được ở nhiệt độ cao hơn (cây chịu nóng) hay ở nhiệt độ thấp hơn (cây chịu lạnh).

7.2.1. Tính chịu nóng.

Khi gặp nhiệt độ cao sẽ gây sự đông kết protein dẫn đến sự tổn hại Nguyên sinh chất. Đa số cây không chịu được nhiệt độ trên 50°C kéo dài.

Trước hết nhiệt độ cao phá huỷ các cấu trúc của các bào quan của tế bào và của các cơ quan của cây. Ty thể, lục lạp đều bị tổn thương nặng ảnh hưởng đến chức năng hô hấp và quang hợp. Lá bị cháy sém giảm khả năng quang hợp và THN.

Khi gặp nhiệt độ cao cả quang hợp lẫn hô hấp đều bị ảnh hưởng. Khi nhiệt độ tăng mạnh cường độ quang hợp giảm nhanh hơn tốc độ hô hấp. Trên ngưỡng nhiệt sinh lý quang hợp không thể bù đủ lượng cơ chất cho hô hấp, do vậy dự trữ glucit sẽ giảm. Do vậy sự mất cân bằng giữa hô hấp và quang hợp là một trong những nguyên nhân chủ yếu gây hại cho cây của nhiệt độ cao.

Sự tăng cao hô hấp so với quang hợp ở nhiệt độ cao xảy ra rõ rệt ở cây C_3 so với cây C_4 hay CAM. Do ở cây C_3 hô hấp tối và quang hô hấp đều tăng cùng sự tăng nhiệt độ.

Nhiệt độ cao làm giảm tính bền vững của màng và protein. Khi nhiệt độ cao tính lỏng quá cao làm thay đổi cấu trúc của màng làm cho màng mất các chức năng sinh lý, để ngoại thẩm các ion ra ngoại bào.

Nhiệt độ cao kích thích quá trình phân huỷ các chất, đặc biệt là protein. Khi protein bị phân huỷ mạnh sản phẩm tích tụ nhiều trong tế bào là NH_3 gây độc cho tế bào. Nhiệt độ cao cũng làm giảm lượng axit hữu cơ và nhiều hợp chất hữu cơ quan trọng khác do bị phân huỷ.

Đặc biệt là nhiệt độ cao làm cho hô hấp mạnh nhưng sự tích lũy năng lượng vào ATP qua quá trình photphoryl hoá bị hạn chế nên phần lớn nhiệt thải ra trong hô hấp ở dạng nhiệt làm tăng nhiệt nội bào làm cho tế bào bị tổn thương và có thể bị chết.

7.2.1.1. Đặc tính chịu stress nhiệt độ cao của cây.

Thực vật có khả năng chịu nhiệt độ cao nhất định. Giới hạn nhiệt độ cho hoạt động sống bình thường của thực vật là vùng nhiệt độ sinh lý. Những cây có khả năng thích nghi với ngưỡng nhiệt độ cao hơn là những cây chịu nhiệt độ cao.

Có nhiều kiểu phản ứng tự vệ đặc trưng để thích ứng với điều kiện nhiệt độ cao. Mỗi nhóm cây có hình thức thích nghi đặc trưng với nhiệt độ cao.

Đối với cây hạn sinh chịu nóng thì hình thức phổ biến là tăng cường quá trình THN kèm theo tăng hút nước để điều hoà nội nhiệt của cơ thể. Với cây mọng nước có độ nhớt Nguyên sinh chất rất cao nên khả năng chịu nóng cao. Nhiều nhóm cây chịu nóng nhờ thay đổi đặc tính về cấu trúc Nguyên sinh chất, thành phần Nguyên sinh chất. Các nhóm cây có hàm lượng các phức hợp nucleoprotein, lipoprotein cao và bền vững giúp cho cây chịu được nhiệt độ cao. Đặc biệt ở nhóm cây này khả năng tổng hợp loại protein sốc nhiệt (HSP_s-heat shock proteins) mạnh, hàm lượng HSP_s rất cao nên khả năng chịu nhiệt rất cao do các loại protein này có thể chịu được nhiệt độ cao.

7.2.1.2. Các biện pháp nâng cao tính chịu nóng của cây.

Do tác hại của nhiệt độ cao làm giảm sức sống của cây từ đó làm giảm năng suất, cho nên việc nâng cao khả năng chịu nóng cho cây giúp cây khắc phục được những stress nhiệt độ cao là biện pháp quan trọng góp phần nâng cao năng suất cây trồng ngay cả trong điều kiện nhiệt độ cao.

Có nhiều biện pháp nâng cao tính chịu nóng của cây. Trước hết chọn giống có khả năng chịu nhiệt độ cao là biện pháp hữu hiệu. Qua ngân hàng giống chúng ta có thể chọn lọc, lai tạo ... để tạo ra giống cây thích ứng điều kiện nhiệt độ cao của từng vùng sinh thái, góp phần xây dựng cơ cấu cây trồng hợp lý cho từng địa phương, từng vùng sinh thái.

Việc rèn luyện cây thích ứng dần với điều kiện nhiệt độ cao bằng cách ngâm hạt giống trước khi gieo vào nước lạnh sau đó chuyển sang nước nóng ... nhiều lần là biện pháp có hiệu quả cao. Nhờ gây stress nhiệt độ cao nhân tạo nên phôi đã thích nghi dần với điều kiện nhiệt độ cao. Trong phôi đã có những biến đổi thích hợp để chịu được điều kiện nhiệt độ cao nên khi cây mọc lên nếu gặp điều kiện nhiệt độ cao nó đã thích nghi nên ít bị ảnh hưởng bất lợi.

Ngoài ra việc phối hợp các biện pháp kỹ thuật như bón phân hợp lý, tưới nước hợp lý, chăm sóc hợp lý ... cùng góp phần giúp cây trồng chịu đựng được điều kiện nhiệt độ cao để duy trì quá trình sinh trưởng phát triển của cây.

7.2.2. Tính chịu lạnh của cây.

7.2.2.1. Tác hại của nhiệt độ thấp.

Nhiệt độ thấp làm cho lá cây bị héo mặc dầu môi trường vẫn đủ nước do nhiệt độ thấp ức chế sự hút nước của hệ rễ và sự vận chuyển nước của hệ mạch. Đồng thời nhiệt độ thấp cũng gây ức chế quang hợp của lá, làm giảm hô hấp, ức chế các quá trình tổng hợp nhất là tổng hợp protein do các enzym hoạt động yếu. ở nhiệt thấp màng Nguyên

sinh chất bị tổn hại làm tăng tính ngoại thẩm nên thất thoát chất dinh dưỡng của tế bào.

Nhiệt độ thấp ảnh hưởng đến cấu trúc và chức năng bộ rễ. Sự hút nước và chất khoáng bị giảm mạnh làm cho cây thiếu nước và chất dinh dưỡng.

Nhiệt độ thấp làm tổn hại đến màng tế bào, màng các bào quan như lục lạp, ty thể từ đó ảnh hưởng sâu sắc đến các quá trình sinh lý của cây như quang hợp, hô hấp. Ở các cây không chịu lạnh các lipid của màng có tỷ lệ chuỗi axit béo bão hòa cao hơn cây chịu lạnh, do đó gặp lạnh màng có khuynh hướng đổi thành trạng thái bán tinh thể. Khi tính lỏng của màng kém, các protein của màng không hoạt động bình thường dẫn đến hậu quả xấu cho sự vận chuyển các chất, sự biến đổi năng lượng và hoạt động enzym.

7.2.2.2. Đặc tính thích nghi của cây với nhiệt độ thấp.

Những cây chịu nhiệt độ thấp có độ nhớt giảm, trao đổi chất mạnh, các quá trình tổng hợp nhất là tổng hợp protein xảy ra mạnh hơn cây không chịu nhiệt độ thấp.

Đa số cây trồng ở Việt Nam là cây ưa nóng, chỉ có một số cây có nguồn gốc ôn đới mới có khả năng chịu rét như su hào, bắp cải, khoai tây ... Cùng một số cây nhưng sống ở các vùng địa lý khác nhau có khả năng chịu nhiệt độ thấp khác nhau. Các cơ quan trong cùng một cây cũng có khả năng chịu nhiệt độ cao khác nhau.

7.2.2.3. Các biện pháp nâng cao tính chịu nhiệt độ thấp.

Bên cạnh nhiệt độ cao gây tác hại cho cây trồng, nhiệt độ thấp cũng làm giảm sinh trưởng phát triển của cây từ đó làm giảm năng suất cây trồng. Do vậy việc nâng cao khả năng chịu nhiệt độ thấp cũng góp phần tăng năng suất cây trồng, nhất là khi gặp điều kiện nhiệt độ. Có thể nâng cao khả năng chống chịu nhiệt độ thấp bằng nhiều biện pháp:

- Chọn lọc lai tạo giống chịu nhiệt độ thấp.
- Rèn luyện cây con thích nghi dần với điều kiện nhiệt độ thấp bằng cách ngâm hạt giống trước khi gieo vào nước có nhiệt độ thấp một thời gian.
- Bón phân hợp lý, nhất là phân kali là dạng phân có khả năng giúp cây chống rét tốt.
- Thực hiện các biện pháp chăm sóc hợp lý.

7.2.3. Tính chịu hạn của cây (chịu stress nước).

7.2.3.1. Tác hại của stress nước.

Hạn hán là một nguyên nhân quan trọng làm giảm năng suất cây trồng.

Có hai loại hạn hán: hạn trong đất và hạn trong không khí. Có loại hạn thực do thiếu nước trong môi trường gây nên nhưng cũng có loại hạn sinh lý là loại hạn không phải do môi trường thiếu nước mà do

cây không hút được nước trong môi trường do nhiệt độ thấp, do nồng độ dung dịch môi trường quá cao ...

Khi hạn hán cây bị stress nước dẫn đến nhiều hậu quả nghiêm trọng:

- Gây nên hiện tượng co nguyên sinh và làm cho cây bị héo. Sự co nguyên sinh các tế bào diễn ra khi nồng độ nước trong môi trường quá cao hay do stress nước làm cho nước trong tế bào thất thoát ra ngoài nên khối Nguyên sinh chất của tế bào co lại, thể tích không bào thu hẹp.

Khi môi trường thiếu nước kéo dài, tế bào mất nước không bào co lại, mô trở nên mềm yếu và sự héo xảy ra. Sự héo tạm thời nhưng cũng có thể vĩnh viễn nếu sự thiếu nước nghiêm trọng và kéo dài.

- Hạn hán cản trở sự vận chuyển nước trong mạch gỗ. Khi thiếu nước do hạn hán sự cung cấp nước cho rễ không đủ trong đêm để thủy hoá các mô đã bị thiếu nước ban ngày, các lông hút bị tổn thương lớp ngoài vùng vỏ bị phủ suberin... đã làm giảm áp suất rễ để đẩy cột nước lên trong mạch gỗ. Đặc biệt khi thiếu nước sẽ hình thành nhiều bọt khí trong mạch gỗ phá vỡ tính liên tục của cột nước nên cột nước trong mạch gỗ không được đẩy lên liên tục.

- Hạn hán làm dày lớp cutin trên bề mặt lá làm giảm sự THN qua biểu bì.

- Hạn hán làm giảm mạnh quang hợp. Sự thiếu nước làm giảm cường độ quang hợp. Khi hàm lượng nước trong lá còn khoảng 40-50% quang hợp của lá bị đình trệ.

- Hạn hán cản trở sự sinh trưởng của cây. Do thiếu nước ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lý nhất là quang hợp, nên làm giảm sinh trưởng, cây chậm lớn, năng suất giảm sút.

7.2.3.2. Tính chịu hạn của cây.

Có nhiều hình thức thích nghi với điều kiện hạn hán và chịu đựng Stress nước khác nhau:

- Giảm bề mặt lá và giảm thoát hơi nước. Thiếu nước làm sinh trưởng lá chậm lại. Bề mặt lá thu hẹp. Sự thu hẹp đó lại thích nghi với điều kiện thiếu nước. Stress nước còn làm đóng khí khổng qua tác dụng của axit abxixic và kích thích sự rụng lá do tác dụng của etylen.

- Lá biến đổi về hình thái, giải phẫu theo chiều hướng giảm THN: lớp sáp dày, nhiều lông phủ trên lá, giảm số lượng khí khổng, lá có dạng hình kim ...

- Khi thiếu nước tăng trưởng của lá và quang hợp đều giảm nhưng quang hợp giảm ít hơn so với giảm tăng trưởng lá. Điều này khiến cho phần lớn sản phẩm quang hợp được chuyển xuống rễ làm cho bộ rễ phát triển mạnh. Mặt khác khi thiếu nước lớp đất mặt thường khô trước và cứng nên rễ thường có khuynh hướng phát triển theo chiều sâu. Như vậy việc phát triển bộ rễ là hình thức thích nghi với hạn.

- Khả năng điều chỉnh áp suất thẩm thấu để duy trì cân bằng thể nước giữa tế bào với môi trường là hình thức thích nghi với hạn hán của nhiều cây. Khi đất khô hạn, áp suất thẩm thấu của dung dịch đất rất cao, cây muốn hút được nước vào phải điều chỉnh áp suất thẩm thấu theo hướng tăng lên cao hơn áp suất thẩm thấu của môi trường để có thể hút được nước. Sự điều chỉnh áp suất thẩm thấu bằng cách tích tụ các chất hoà tan trong tế bào làm tăng áp suất thẩm thấu của dịch bào. Tích tụ ion để điều chỉnh áp suất thẩm thấu xảy ra chủ yếu trong không bào nhờ vậy các ion không ảnh hưởng đến hoạt động của các enzym trong tế bào chất.

- Đối với cây trong nhóm thực vật CAM hình thức thích ứng với thiếu nước là dự trữ nước trong cây (cây mọng nước) sử dụng nước tiết kiệm (photphoryl hoá vòng giả) và thay đổi cơ chế đóng mở khí khổng. Nhóm thực vật CAM chỉ mở khí khổng vào ban đêm và đóng lại vào ban ngày do đó rất tiết kiệm nước.

7.2.3.3. Các hình thức chịu hạn của cây.

Có nhiều hình thức thích nghi với chế độ nước trong môi trường như nhóm cây thủy sinh, nhóm cây ưa ẩm, nhóm cây trung sinh và nhóm cây hạn sinh. Nhóm cây thủy sinh sống trong môi trường nước, nhóm cây ưa ẩm sống trong môi trường có độ ẩm cao cho nên những nhóm cây này không thể sống trong môi trường khô hạn. Nhóm cây trung sinh sống trong môi trường có độ ẩm thích hợp, nếu thiếu nước nhóm cây này sinh trưởng phát triển chậm. Nhóm cây hạn sinh có những đặc điểm thích nghi với môi trường khô hạn.

Trong nhóm cây hạn sinh có 4 hình thức chịu hạn khác nhau:

- Cây mọng nước (xuculen): Đây là nhóm cây vừa chịu hạn vừa chịu nóng rất cao, có thể sống trong vùng có khí hậu khô nóng kéo dài. Hình thức thích nghi với hạn hán của nhóm cây này là tiêu giảm lá, rễ cây lan rộng, dự trữ nước trong cây, lớp cuticun trên lá dày giảm THN, độ nhớt cao và sử dụng nước tiết kiệm. Một số cây chỉ mở khí khổng vào đêm (cây CAM).

- Cây nửa hạn sinh (hemi xerophit): Đây là nhóm cây chịu hạn trung bình. đặc điểm chính của nhóm cây này là bộ rễ phát triển để hút nước mạnh. Thoát hơi nước cũng xảy ra mạnh. Độ nhớt không cao.

- Cây hạn sinh thực: là nhóm cây có khả năng chịu hạn cao. Cây hạn sinh thực có độ nhớt Nguyên sinh chất cao, áp suất thẩm thấu cao, tính đàn hồi của Nguyên sinh chất cao, quá trình THN yếu. Sử dụng nước tiết kiệm .. là những đặc điểm giúp nhóm cây này chịu hạn tốt.

- Cây không điều tiết chế độ nước: Đây là nhóm thực vật có lối sống đặc biệt thích nghi với chế độ nước trong môi trường. Khi khô hạn nhóm thực vật này sống ở trạng thái tiềm sinh hay sống ngầm. Khi gặp mưa môi trường đủ nước chúng tiến hành mọi quá trình sinh trưởng, phát triển mạnh mẽ và nhanh chóng kết thúc vòng đời

7.2.3.4. Biện pháp nâng cao tính chịu hạn của cây.

Phần lớn cây trồng thuộc nhóm cây trung sinh, khả năng chịu hạn yếu. Do đó nếu gặp hạn năng suất giảm. Để đảm bảo năng suất cây trồng ngay cả trong trường hợp bị hạn, ngoài các biện pháp chống hạn thì việc nâng cao khả năng chịu hạn cho cây để cây duy trì hoạt động sống bình thường trong điều kiện hạn là biện pháp quan trọng.

Để nâng cao tính chịu hạn của cây trước hết phải xác định khả năng chịu hạn của chúng, tùy mức độ chịu hạn mà có biện pháp tác động thích hợp.

Có nhiều phương pháp xác định tính chịu hạn của cây. Có thể dựa vào những đặc điểm gián tiếp đến khả năng chịu hạn của cây như hình thái giải phẫu, đặc điểm sinh lý đặc trưng của cây chịu hạn: như cường độ thoát hơi nước, sức hút nước của tế bào, độ thiếu nước của cây, khả năng chịu héo của lá ... Cuối cùng một chỉ tiêu rất quan trọng để xác định khả năng chịu hạn của cây trồng đó là năng suất của cây khi gặp hạn hán. Nên gặp điều kiện hạn hán mà cây vẫn sinh trưởng phát triển tốt nên năng suất vẫn bình thường gần như khi không bị hạn thì cây đó có khả năng thích nghi với hạn cao, có thể chọn là giống cây chịu hạn.

Ngoài phương pháp xác định gián tiếp trên thì phương pháp trực tiếp hỏi khả năng chịu hạn của cây là phương pháp cơ bản. Đó là việc xác định các chỉ tiêu liên quan trực tiếp đến khả năng chịu hạn của cây như độ nhớt của nguyên sinh chất, hàm lượng nước liên kết trong tế bào, tính đàn hồi của nguyên sinh chất, khả năng giữ nước của Nguyên sinh chất, khả năng duy trì các hoạt động sinh lý, Trao đổi chất khi gặp hạn hán. Dựa vào những chỉ tiêu liên quan trực tiếp, quyết định khả năng chịu hạn của cây đó để xác định mức độ chịu hạn của cây, từ đó có biện pháp xử lý thích hợp.

Để nâng cao năng suất cây trồng trong điều kiện hạn hán. Sau khi xác định khả năng chịu hạn của cây, việc nâng cao khả năng chịu hạn của cây là biện pháp cần thiết. Có nhiều biện pháp nâng cao khả năng chịu hạn của cây:

- Rèn luyện hạt giống trước khi gieo là biện pháp có hiệu quả cao nhất. Bằng cách ngâm hạt giống xen kẽ với phơi khô hạt nhiều lần trước khi gieo đã rèn luyện cho phôi làm quen với điều kiện thiếu nước tức là thích nghi với stress nước ngay giai đoạn phôi. Bằng biện pháp này nhiều biến đổi về tính chất nguyên sinh chất, về quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lý của cây đã xảy ra theo chiều hướng thích nghi điều kiện hạn nên đã tạo ra cây có khả năng chịu hạn cao.

- Chọn giống cây chịu hạn là biện pháp quan trọng. Dựa vào những nhóm cây chịu hạn có sẵn để chọn lọc những nhóm thích hợp với điều kiện của các vùng địa lý khác nhau. Bằng biện pháp này ta có

thể tạo nên cơ cấu cây trồng hợp lý cho từng vùng sinh thái khác nhau, đảm bảo chủ động đối phó với hạn hán.

- Các biện pháp kỹ thuật liên quan như bón phân hợp lý, chăm sóc đúng kỹ thuật ... cũng góp phần nâng cao khả năng chịu hạn của cây trồng.

Bằng những biện pháp thích hợp có thể làm tăng khả năng chịu hạn cho cây trồng góp phần vào việc duy trì và tăng năng suất cây trồng ngay trong điều kiện hạn hán.

7.2.4. Tính chịu mặn của cây (tính chịu stress muối).

7.2.4.1. Tác hại của muối.

Đất mặn là loại đất chứa hàm lượng muối cao ($>0,2\%$) có nhiều ion độc. Do nồng độ muối cao nên áp suất thẩm thấu của dung dịch đất ở đây rất cao, có thể đạt 200-300atm hay còn có thể cao hơn.

Do đất mặn có áp suất thẩm thấu cao cho nên cây không thể hút được nước nếu không có cơ chế thích nghi, do đó gây nên hiện tượng hạn sinh lý. Cây bình thường không thể sống trong môi trường có áp suất thẩm thấu trên 40 atm.

Một tác hại khác của đất mặn là trong dung dịch đất chứa nhiều ion độc. Một số ion ở nồng độ thấp không độc nhưng ở nồng độ cao lại gây độc. Các ion này lại cạnh tranh với chất dinh dưỡng trong quá trình hút của rễ làm cho rễ khó hút chất dinh dưỡng. Thành phần các muối trong đất mặn phổ biến là NaCl , Na_2SO_2 , Na_2SO_4 , Na_2CO_3 , MgCl_2 , MgSO_4 ... các muối đó ở nồng độ cao đều gây độc cho cây.

Đặc biệt khi cây hút các ion độc vào trong tế bào sẽ gây rối loạn Trao đổi chất của tế bào. Các ion độc sẽ ức chế hoạt động các enzym, các chất kích thích sinh trưởng cho nên làm rối loạn hoạt động trao đổi chất-năng lượng, các hoạt động sinh lý bình thường của tế bào. Các chất độc còn ảnh hưởng theo chiều hướng bất lợi đến nguyên sinh chất như làm giảm mạnh độ nhớt, tính thấm của nguyên sinh chất tăng mạnh nhất là tăng mạnh ngoại thẩm làm cho tế bào mất chất dinh dưỡng. Các hoạt động sinh lý của tế bào cũng bị ảnh hưởng: quá trình quang hợp giảm mạnh do lá kém phát triển, sắc tố ít do các chất độc ức chế quá trình tổng hợp sắc tố, các quá trình xảy ra trong quang hợp bị giảm sút do ảnh hưởng của chất độc và thiếu nước. Quá trình hô hấp tăng mạnh, các cơ chất bị phân huỷ mạnh, nhưng hiệu quả năng lượng thấp, phần lớn năng lượng của các quá trình phân huỷ đều thải ra dưới dạng nhiệt làm cho tế bào thiếu ATP để hoạt động. Phân huỷ mạnh, tổng hợp lại yếu nên không bù đủ lượng vật chất do hô hấp phân huỷ, chất dự trữ dần dần bị hao hụt, cây không sinh trưởng được, do vậy cây còi cọc, năng suất thấp. Nếu cây bị mặn nặng hay mặn kéo dài sẽ bị chết.

7.2.4.2. Các hình thức chịu mặn của cây.

Thực vật có thể tránh khỏi tác hại của mặn bằng cách loại muối hay cách ly muối. Tùy theo hình thức chịu mặn, có thể chia cây chịu mặn thành các nhóm cây chịu mặn:

- Cây chịu mặn thực sự. Đây là nhóm cây có khả năng chịu mặn cao nhất. Nhóm cây này có khả năng sống trong môi trường có độ mặn cao đến 10‰ do áp suất thẩm thấu của dịch bào ở nhóm cây này có thể đạt 200-300 atm, cao gấp hàng chục lần so với các nhóm cây bình thường khác.

- Cây thải muối. Là nhóm cây có khả năng tiết muối đã tích lũy trong cơ thể ra ngoài qua khí khổng hay tuyến muối. Ở nhóm cây này muối từ môi trường thẩm vào cơ thể được tập trung vào các tuyến muối mà không phát tán đi các thành phần khác của cơ thể nên không gây độc cho cơ thể. Sau khi tích một lượng muối nhất định, muối sẽ được tiết ra ngoài qua tuyến muối hay khí khổng.

- Cây cách ly muối. Ở nhóm cây này trên lá, thân rất nhiều lông. Các lông này làm thành lớp cách ly cơ thể với muối trong môi trường. Muối được tích lũy trên các lông phủ dày trên lá, trên thân nên muối không tiếp xúc với cơ thể, không thẩm vào được thể nên không gây độc cho cơ thể. Nhóm cây này có thể sống trong môi trường có độ mặn cao.

- Cây không thẩm muối. Đây là nhóm cây có màng nguyên sinh chất với khả năng chọn lọc rất cao nên không cho các loại muối độc thẩm vào tế bào. Nhóm cây này có thể sống trong môi trường độ mặn vừa.

Các nhóm cây chịu mặn trên tùy mức độ, điều kiện mà có thể thích nghi với các mức độ mặn khác nhau. Phản ứng chung đặc trưng của nhóm cây chịu mặn là tăng nồng độ dịch bào, giảm tính thẩm của màng nguyên sinh chất với muối, tăng hàm lượng albumin và globulin để tăng khả năng giải độc của tế bào. Các quá trình tổng hợp xảy ra mạnh, nhất là tổng hợp các axit hữu cơ, protein, axit nucleic ... để tăng cường tạo ra các yếu tố giải độc cho tế bào.

Một đặc điểm thích nghi đặc trưng của nhóm cây chịu mặn là thay đổi hình thái giải phẫu cơ thể theo chiều hướng thích nghi với môi trường mặn như hầu hết cây chịu mặn đều có rễ bành (rễ phụ) to, có nhiều rễ hô hấp, lá dày mỏng nước.

Hiện tượng sinh con của một số cây chịu mặn là đặc điểm rất đặc biệt của nhóm cây này. Nhờ sự sinh con mà bảo đảm sự phát tán mạnh nhằm duy trì được nòi giống trong điều kiện sống không thuận lợi

7.2.4.3. Các biện pháp nâng cao tính chịu mặn của cây.

Để góp phần nâng cao năng suất cây trồng trong điều kiện mặn, cần có các biện pháp thích hợp. Ngoài việc chủ động thau chua, rửa mặn cải tạo môi trường trồng trọt, biện pháp trực tiếp nâng cao khả năng chịu mặn của cây trồng có vai trò quan trọng.

Trước hết việc chọn giống chịu mặn thích nghi cho từng vùng sinh thái khác nhau sẽ góp phần tạo cơ cấu cây trồng thích hợp cho từng vùng mặn khác nhau. Biện pháp rèn luyện hạt giống bằng cách ngâm hạt giống trong dung dịch muối mặn một thời gian thích hợp giúp phôi thích nghi dần với môi trường mặn. Trong môi trường mặn phôi có những biến đổi về tính chất nguyên sinh chất, về các hoạt động trao đổi chất, các hoạt động sinh lý thích ứng dần với môi trường mặn. Do vậy cây mọc lên sẽ có khả năng chịu mặn tốt. Ngoài ra có thể kết hợp với các biện pháp bón phân hợp lý, chăm sóc theo chế độ thích hợp ... cũng góp phần tăng khả năng chịu mặn của cây trồng từ đó góp phần duy trì và nâng cao năng suất cây trồng trong điều kiện bị nhiễm mặn.

7.2.5. Tính chịu sâu bệnh.

7.2.5.1. Đặc điểm vi sinh vật gây bệnh.

Vi sinh vật gây bệnh cho cây thuộc nhóm ký sinh. Dạng ký sinh hoàn hảo nhất của VSV trên thực vật là ký sinh bắt buộc. Các ký sinh bắt buộc chỉ có khả năng dinh dưỡng nhờ các tế bào sống của cây và không thể phát triển trên môi trường nào khác ngoài cây chủ của nó. Cây ký sinh bắt buộc phải có khả năng sống cao để thích ứng với hoạt động của ký sinh.

Cây có các VSV ký sinh thuộc loại bán ký sinh lại có các đặc điểm khác. Các VSV dạng này không có khả năng vào tế bào sống mà chỉ dinh dưỡng bằng các mô đã bị các chất độc do chúng tiết ra giết chết.

Các nhóm VSV ký sinh có những đặc điểm đặc trưng. Tính chất sử dụng các chất dinh dưỡng của các VSV ký sinh rất khác nhau. Các VSV ký sinh không bắt buộc tạo lượng lớn các enzyme, các enzyme này phần lớn được tiết ra môi trường xung quang. Trong số các enzyme ngoại bào ta thấy có nhiều enzyme phân giải và chuyển hoá các chất dinh dưỡng của tế bào thực vật thành dạng dễ tiêu như biến đổi protein thành axit amin, biến đổi tinh bột thành glucoza ... Hoạt tính và thành phần các enzyme thải ra môi trường thay đổi theo quá trình phát triển của VSV.

Hoạt động hô hấp của VSV ký sinh thường xảy ra rất mạnh. Có nhóm VSV hô hấp hiếu khí nhưng cũng có nhóm hô hấp kỵ khí. Các VSV ký sinh có khả năng sử dụng nhiều dạng chất khác nhau làm cơ chất hô hấp

Ngoài các enzyme khác nhau, VSV ký sinh còn tiết ra môi trường nhiều sản phẩm của quá trình trao đổi chất. Những chất này gây độc cho cây chủ. Bản chất hoá học của các chất độc do VSV tiết ra rất đa dạng, gồm nhiều thành phần khác nhau: các axit hữu cơ, protein và sản phẩm phân giải protein, nhiều loại độc tố ...

Độc tính của các chất do VSV tiết ra gồm các amid, axit amin, ure, amoniac, các polysaccharit, các aldehyt, aceton, rượu ...

Tác động độc của VSV đến cây chủ không phải chỉ do 1 thành phần quyết định mà do sự tác động phối hợp của nhiều chất gây nên.

Một đặc tính rất quan trọng của VSV gây bệnh là chúng có tính thích ứng rất cao. VSV có khả năng thích ứng với điều kiện môi trường thay đổi. Nhờ khả năng này mà VSV có thể tồn tại ngay trong các điều kiện rất khắc nghiệt như môi trường có chất diệt vi khuẩn. Khả năng thích ứng này nhờ tính mềm dẻo, linh hoạt trong hoạt động trao đổi chất, hoạt động sống. Tính thích ứng đó giúp cho VSV vượt qua được sự chống đối của cây chủ. Kết quả của tính thích ứng là xuất hiện những nòi mới có khả năng gây bệnh cho các cây trước đó đã miễn dịch được. Do vậy các giống cây trồng có khả năng chống chịu đối với bệnh nào đó thì cũng chỉ có khả năng giữ được đặc tính miễn dịch đó trong vài năm.

7.2.5.2. Tác hại của VSV gây bệnh cho cây.

Sâu bệnh là một nguy cơ gây bệnh làm thất thu hoạch mùa màng rất lớn. Theo thống kê của tổ chức lương thực thế giới hàng năm sâu bệnh đã làm giảm năng suất mùa màng đến 20-30%. Trong lịch sử sản xuất nông nghiệp đã xuất hiện những trận dịch bệnh cây trồng như vàng lụi, đạo ôn, tiềm lửa ... làm thiệt hại nặng nề cho nền sản xuất nông nghiệp.

Cây bị bệnh thường do các loại VSV gây nên. Cây bị bệnh bị tổn thương lớn về nhiều mặt.

- VSV gây bệnh làm thay đổi tính chất nguyên sinh chất của tế bào cây chủ theo hướng bất lợi. Tính thẩm tăng đột ngột nhất là tăng ngoại thẩm làm cho tế bào mất dần chất dinh dưỡng, cây kiệt quệ dần dần và chết. Độ nhớt của nguyên sinh chất giảm mạnh làm tăng các quá trình phân huỷ, giảm quá trình tổng hợp cho nên nguồn nguyên liệu dự trữ cạn kiệt dần. Khả năng giữ nước của tế bào giảm, tế bào mất nước. Tăng cường thoát hơi nước mạnh cây không hút kịp nước bù vào nên cây thiếu nước.

- VSV phá huỷ cấu trúc các mạch dẫn, các sợi polysacarit do nấm tạo ra làm tắc nghẽn các mạch dẫn, quá trình vận chuyển các chất bị ức chế, cây không đủ chất dinh dưỡng và chất khoáng nên sinh trưởng, phát triển bị ngừng trệ.

- Các hoạt động sinh lý cũng bị ảnh hưởng nghiêm trọng khi cây bị VSV xâm nhiễm. Quang hợp bị giảm sút do các phản ứng trong pha sáng và pha tối đều bị ức chế. Hô hấp xảy ra mạnh đó là hô hấp vết thương. Cơ chất bị phân huỷ mạnh nhưng hiệu quả năng lượng thấp, phần lớn năng lượng thải ra ở dạng nhiệt làm cho nội nhiệt cơ thể tăng lên cao, cây có thể bị chết bởi nhiệt độ tăng cao đó.

- Quá trình hút nước và chất khoáng của hệ rễ cũng bị ức chế cây không hút đủ nước và chất dinh dưỡng cần thiết nên ảnh hưởng đến các hoạt động trao đổi chất và năng lượng của cây.

Tóm lại do tác hại của các hoạt động của VSV khi xâm nhiễm vào cơ thể thực vật gây ra nhất là các chất độc do VSV tiết ra đã ảnh hưởng sâu sắc đến mọi quá trình trao đổi chất-năng lượng, mọi hoạt động sinh lý của cây, từ đó là cho cây sinh trưởng chậm, nếu bị nặng cây có thể bị chết gây tổn thất lớn cho mùa màng.

7.2.5.3. Khả năng chịu bệnh của cây.

Khả năng chịu bệnh của cây là khả năng miễn dịch của cây. Bệnh của cây do nhiều nguyên nhân gây ra nhưng chủ yếu là do các VSV gây bệnh lây nhiễm vào cơ thể thực vật gây nên. Sau khi cây bị nhiễm bệnh cơ thể thực vật xảy ra những biến đổi phức tạp và sâu sắc về quá trình trao đổi chất cũng như các hoạt động sinh lý. Các biến đổi đó xảy ra theo chiều hướng bất lợi cho cây. Trong quá trình chịu tác động bất lợi của VSV gây bệnh, cơ thể thực vật phát sinh những phản ứng tự vệ để chống lại bệnh làm cho cơ thể huy động hết nguồn năng lượng và vật chất dự trữ dẫn đến cơ thể sẽ bị yếu dần và có thể bị chết. Cũng có một số cơ thể có khả năng tự vệ cao sẽ khỏi bệnh và tiếp tục sinh trưởng phát triển. Trong số những cây khỏi bệnh đó có một số sẽ không bao giờ bị mắc lại bệnh đó nữa, đó là sự miễn dịch của cây. Cũng có một số cây do đặc tính của loài mà có khả năng miễn dịch với một số bệnh.

Khả năng miễn dịch của thực vật phụ thuộc vào nhiều yếu tố: đặc điểm giải phẫu của cây, thành phần hoá học của tế bào, quá trình trao đổi chất, các hoạt động sinh lý...

Đặc điểm giải phẫu-hình thái của cây có vai trò quan trọng đối với khả năng chống chịu của cây với VSV gây bệnh. Trong nhiều trường hợp các đặc điểm giải phẫu-hình thái có ảnh hưởng cơ bản đến tính chống chịu của cây. Ảnh hưởng này chủ yếu xuất hiện ở thời kỳ đầu của quá trình nhiễm bệnh, lúc VSV ký sinh mới xâm nhập vào mô cây.

Trong nhiều trường hợp sự nảy mầm của bào tử rơi trên mặt cây là thời kỳ đầu tiên của quá trình nhiễm VSV gây bệnh của cây. Để bào tử nảy mầm có môi trường nước ở trên bề mặt cây nơi bào tử tiếp xúc. Một số cây do đặc điểm hình thái đặc biệt làm cho không khí dễ lưu thông, không tạo ra môi trường có độ ẩm cao trên bề mặt cây nên bào tử không có điều kiện nảy mầm.

Bề mặt lá, thân có phủ lớp sáp mỏng hay lớp lông dày khó thấm nước, nước khó đọng lại đó nên bào tử khó nảy mầm ở đó.

Cấu tạo và độ chắc của mô bì cũng là yếu tố giúp cây ngăn cản sự xâm nhiễm của VSV gây bệnh.

Thành phần hoá học của tế bào có vai trò rất quan trọng trong khả năng chống chịu VSV gây bệnh của cây. Thành phần có ý nghĩa nhất đối với khả năng chống chịu bệnh của cây là nhóm chất phenol. Phenol do cây tổng hợp nên không có tác dụng với VSV gây bệnh chuyển hoá với cây đó, do nó đã thích ứng. Như vi khuẩn gây bệnh chết hoại của cam quýt không cảm thụ với những phenol của cam

quýt do nó đã thích ứng với sự có mặt của các phitonxin này trong cây. Nhưng chỉ những VSVS nào trong quá trình tiến hoá đã thích ứng với phitoxit của một cây nhất định nên đã chống lại được tác dụng của các phitoxit của cây mới ký sinh được ở cây đó. Còn các trường hợp khác VSV đều bị các phitoxit của cây tiêu diệt khi xâm nhập vào cây. Phitoxit tạo ra tính chống chịu không chuyển hoá của mô cây đồng thời nó cũng tạo ra tính không mẫn cảm của cây với những VSV nhất định gây bệnh cây.

Ngoài phitonxit nhiều chất diệt khuẩn khác cũng có trong cây với vai trò giúp cho cây chống lại các VSV gây bệnh xâm nhập như các hợp chất phenol, các protein miễn dịch, các glucosid, các hợp chất tanin ...

Tính miễn dịch của cây chống những cơ thể VSV gây hại chủ yếu phụ thuộc vào khả năng cây phản ứng ở mức độ nhất định khi tiếp xúc với tác nhân gây bệnh và hình thành các phản ứng bảo vệ. Kết quả của những phản ứng chống đỡ là làm bệnh không phát sinh, chậm lây lan hay hạn chế được bệnh làm cây phục hồi.

Có hai loại phản ứng tự vệ của cây với VSV gây hại: Tổng hợp mạnh các chất có tác dụng khử các chất độc do VSV tiết ra và phản ứng chống lại, tiêu diệt ngay nguồn VSV gây bệnh. Trong đó loại phản ứng thứ hai có vai trò chính.

7.2.5.4. Biện pháp nâng cao tính miễn dịch của cây.

Để nâng cao tính miễn dịch của cây, giúp cho cây tránh được các bệnh do VSV gây ra, có thể áp dụng nhiều biện pháp. Trước hết có thể dùng các chất hoá học như các loại vacxin thực vật giúp cây phòng bệnh hữu hiệu. Ví dụ có thể xử lý Rodam cho hạt giống trong vài thế hệ giúp cây chống được bệnh gỉ sắt. Cung cấp Stretomixin giúp cây tăng tính chống bệnh ở khoai tây.

Các nguyên tố khoáng, đặc biệt các nguyên tố vi lượng cũng góp phần giúp cho cây tăng cường khả năng miễn dịch kali làm tăng tính miễn dịch nhiều bệnh cho cây trồng, N sử dụng quá nhiều không hợp lý làm cho cây dễ bị nhiễm bệnh.

Biện pháp lai tạo, chọn giống kháng bệnh góp phần tạo nên các giống cây trồng có khả năng miễn dịch cao. Đặc biệt có thể dùng công nghệ nuôi cấy mô tế bào và Công nghệ gen tạo giống kháng bệnh.

Công nghệ nuôi cấy mô-tế bào sử dụng đỉnh sinh trưởng làm mẫu vật nuôi cấy sẽ tạo được các cây trồng sạch virus, không bị nhiễm bệnh.

Công nghệ gen chuyển ghép các gen kháng bệnh vào cho cây trồng cũng tạo nên các cây trồng có khả năng kháng bệnh tốt.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Phạm Đình Thái, Nguyễn Duy Minh, Nguyễn Lương Hùng, Sinh lý học thực vật, NXB GD, Hà Nội, 1987.
2. Vũ Văn Vụ, Vũ Thanh Tâm, Hoàng Minh Tấn, Sinh lý học thực vật, NXB GD, Hà Nội, 1999.