

BỘ GIÁO DỤC VÀ ĐÀO TẠO  
TRƯỜNG ĐẠI HỌC NÔNG NGHIỆP I HÀ NỘI

**GS.TS. Hoàng Minh Tấn (Chủ biên)**  
**GS.TS. Nguyễn Quang Thạch, PGS.TS. Vũ Quang Sáng**

**GIÁO TRÌNH**  
**SINH LÝ THỰC VẬT**

HÀ NỘI - 2006

# MỞ ĐẦU

## ■ Sinh lý thực vật là gì?

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

## ■ Đối tượng và nhiệm vụ của môn học sinh lý thực vật

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

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

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

3. *Quá trình vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ* từ nơi sản xuất trước tiên là lá đến tất cả các cơ quan cần thiết chất dinh dưỡng và cuối cùng chúng được tích lũy về các cơ quan dự trữ của cây để tạo nên năng suất kinh tế.

4. *Quá trình hô hấp* là quá trình phân giải oxi hóa các chất hữu cơ để giải phóng năng lượng cung cấp cho các hoạt động sống và tạo nên các sản phẩm trung gian cho các quá trình sinh tổng hợp các chất hữu cơ khác của cây.

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

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

Sinh lý thực vật còn nghiên cứu phản ứng thích nghi của cây đối với điều kiện ngoại cảnh bất lợi để tồn tại và phát triển - *Sinh lý tính chống chịu của cây*.

Tất cả các hoạt động sinh lý của cây đều diễn ra trong đơn vị cơ bản là tế bào. Để nghiên cứu các hoạt động sinh lý của cây thì trước tiên chúng ta tìm hiểu các *hoạt động sinh lý diễn ra trong tế bào*.

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

*\* Trên cơ sở những hiểu biết về các hoạt động sinh lý diễn ra trong cây mà con người có khả năng điều chỉnh cây trồng theo hướng có lợi cho con người.*

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

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

#### ■ Vị trí của môn học Sinh lý thực vật

Trong chương trình học tập của ngành nông học, sinh lý thực vật được xem là môn học cơ sở nhất có quan hệ trực tiếp đến các kiến thức cơ sở và chuyên môn của ngành học.

Các kiến thức của môn: Hóa sinh học, công nghệ sinh học, sinh thái học, di truyền học, tài nguyên khí hậu, nông hóa, thổ nhưỡng... làm nền tảng cho việc nghiên cứu và tiếp thu kiến thức môn học sinh lý thực vật sâu sắc hơn. Ngược lại, các kiến thức sinh lý thực vật có quan hệ hỗ trợ cho việc tiếp thu kiến thức của các môn học đó.

Với các môn học chuyên môn của ngành, sinh lý thực vật có vai trò cực kỳ quan trọng. Các kiến thức sinh lý thực vật chẳng những giúp cho việc tiếp thu môn học tốt hơn mà còn làm cơ sở khoa học cho việc đề xuất các biện pháp kỹ thuật tác động lên cây trồng để tăng năng suất và chất lượng nông sản phẩm.

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

#### ■ Kết cấu của giáo trình Sinh lý Thực vật

Giáo trình Sinh lý thực vật này được chúng tôi trình bày trong 8 chương:

Chương 1: Sinh lý tế bào thực vật

Chương 2: Sự trao đổi nước

Chương 3: Quang hợp

Chương 4: Hô hấp

Chương 5: Sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hóa trong cây

Chương 6: Dinh dưỡng khoáng

Chương 7: Sinh trưởng và phát triển

Chương 8: Sinh lý tính chống chịu của cây với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận.

Từ chương 2 đến chương 6, chúng tôi trình bày 5 chức năng sinh lý cơ bản xảy ra trong cây có tính độc lập tương đối. Chương 7 - Sinh trưởng và phát triển - là kết quả hoạt động tổng hợp của các chức năng sinh lý cơ bản trên. Chương 8 trình bày các hoạt động thích nghi về mặt sinh lý của cây để có thể tồn tại và phát triển trong các điều kiện ngoại cảnh luôn luôn biến động vượt quá giới hạn bình thường (Điều kiện stress). Tất nhiên, tất cả các hoạt động sinh lý của cây đều xảy ra trong đơn vị cơ bản là tế bào. Vì vậy mà chương đầu tiên của giáo trình Sinh lý thực vật (Chương 1) đề cập đến cấu trúc và chức năng sinh lý của tế bào thực vật (Sinh lý tế bào thực vật).

#### ■ Cách trình bày của giáo trình

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

Chúng tôi hy vọng với các kiến thức và cách trình bày của chúng tôi, cuốn giáo trình này sẽ là tài liệu học tập tốt và rất bổ ích cho các sinh viên ngành Nông học (Cây trồng, Bảo vệ thực vật, Giống cây trồng, Công nghệ sinh học thực vật...) của các Trường Đại học Nông nghiệp. Đồng thời nó cũng là tài liệu tham khảo tốt cho các cán bộ giảng dạy và nghiên cứu có liên quan đến cây trồng.

#### ■ Tập thể tác giả biên soạn cuốn giáo trình này:

**GS.TS. Hoàng Minh Tấn**, chủ biên và biên soạn chính

**GS.TS. Nguyễn Quang Thạch** (tham gia biên soạn chương Sinh lý tế bào, chương dinh dưỡng khoáng và chương sinh lý tính chống chịu của cây với điều kiện ngoại cảnh bất thuận)

**PGS.TS. Vũ Quang Sáng** (tham gia biên soạn chương quang hợp) rất mong nhận được nhiều ý kiến đóng góp bổ ích để có thể bổ sung cho cuốn giáo trình Sinh lý thực vật này càng hoàn chỉnh hơn, phục vụ có hiệu quả cho việc học tập và tham khảo của sinh viên ngành Nông học...

Xin chân thành cảm ơn!

## Chương 1

# SINH LÝ TẾ BÀO

■ Vì tế bào thực vật là đơn vị cơ bản về cấu trúc và thực hiện các chức năng sinh lý của cơ thể thực vật, nên trước tiên sinh viên cần phải nắm một cách khái quát về cấu trúc và chức năng của thành tế bào, chất nguyên sinh và không bào.

■ Tất cả các hoạt động sống đều diễn ra trong chất nguyên sinh nên cần nắm chắc các đặc tính của chất nguyên sinh.

- Về thành phần hoá học chủ yếu cấu tạo nên chất nguyên sinh, sinh viên cần quan tâm đến ba chất: protein, nước và lipit, đặc biệt là protein.

- Tính chất vật lý của chất nguyên sinh biểu thị nó vừa có tính lỏng vừa có đặc tính của vật chất có cấu trúc.

- Các trạng thái hoá keo của chất nguyên sinh và ý nghĩa của chúng đối với hoạt động sống của tế bào và của cây.

■ Cần nắm vững các hoạt động sinh lý quan trọng diễn ra trong tế bào.

- Quá trình trao đổi nước của tế bào bằng phương thức thẩm thấu và hút trương.

- Sự xâm nhập chất tan vào tế bào thực vật bằng cơ chế bị động và cơ chế chủ động cần năng lượng...

## 1. ĐẠI CƯƠNG VỀ TẾ BÀO THỰC VẬT

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

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

Bước nhảy vọt trong việc nghiên cứu tế bào học là phát hiện ra kính hiển vi điện tử có độ phân giải cao với vật liệu sinh học có kích thước vô cùng nhỏ (0,0015-0,002  $\mu\text{m}$ ), gấp 100 lần so kính hiển vi thường. Nhờ kính hiển vi điện tử mà người ta có thể quan sát thế giới nội tế bào có cấu trúc rất tinh vi, phát hiện ra rất nhiều cấu trúc siêu hiển vi mà kính hiển vi thường không nhìn thấy được.

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

Các cơ thể khác nhau có các tế bào hoàn toàn khác nhau về hình dạng và cấu trúc. Ngay trong cùng một cơ thể, ở các cơ quan, bộ phận khác nhau, các tế bào của chúng cũng rất khác nhau. Ví dụ như ở rễ, tế bào lông hút hoàn toàn khác với tế bào biểu bì, tế bào mô dẫn... Mặc dù các tế bào có tính đa dạng như vậy, nhưng chúng tuân theo những nguyên tắc cấu trúc thống nhất. Mỗi một tế bào có tất cả đặc tính của hệ thống sống: Trao đổi chất và năng lượng, sinh trưởng, phát triển, sinh sản và di truyền cho thế hệ sau...

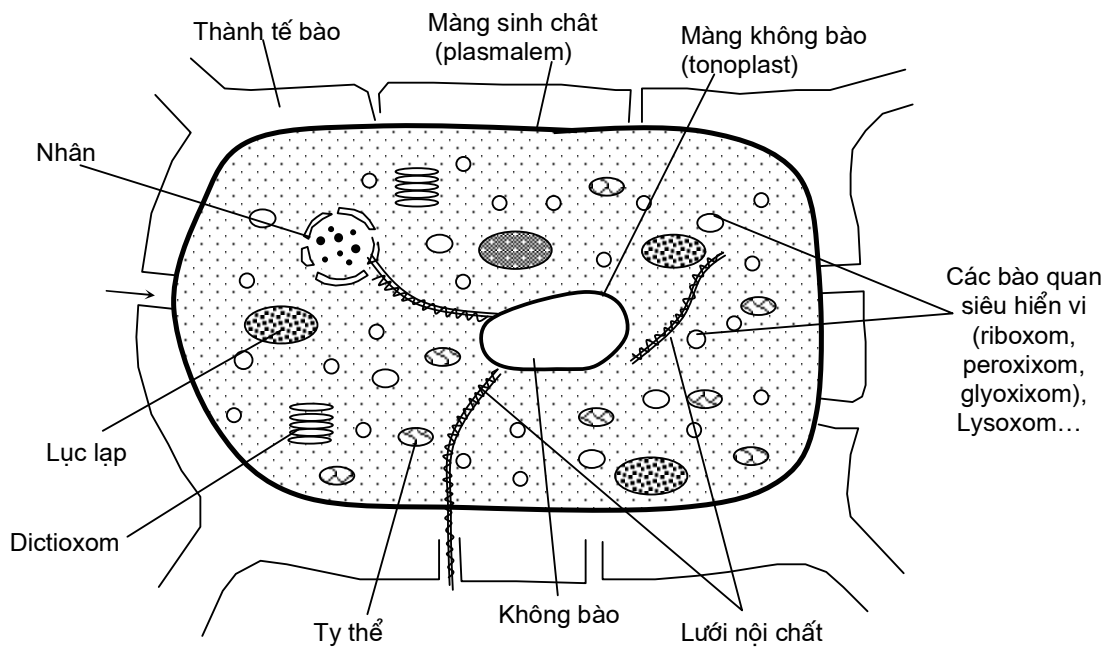
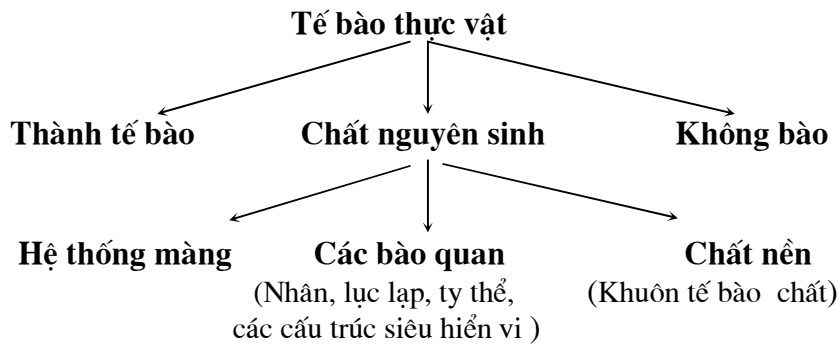
Học thuyết tế bào khẳng định rằng tế bào là đơn vị cấu trúc và chức năng của cơ thể sống. Sự sống của một cơ thể là sự kết hợp hài hòa giữa cấu trúc và chức năng của từng tế bào hợp thành. Theo quan niệm về tính toàn năng của tế bào thì mỗi một tế bào chứa một lượng thông tin di truyền tương đương với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

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

### **2.1. Sơ đồ cấu trúc tế bào thực vật**

Thế giới thực vật vô cùng đa dạng, vô cùng phức tạp, nhưng chúng cùng có một điểm chung nhất, đó là chúng đều xây dựng từ đơn vị cơ bản là tế bào. Với các loài thực vật khác nhau, các mô khác nhau thì các tế bào của chúng cũng khác nhau về hình dạng, kích thước và thực hiện các chức năng khác nhau. Tuy nhiên, tất cả các tế bào thực vật đều giống nhau về mô hình cấu trúc. Chúng được cấu trúc từ ba bộ phận là thành tế bào, không bào và chất nguyên sinh. Chất nguyên sinh là thành phần sống thực hiện các chức năng cơ bản của tế bào. Nó bao gồm hệ thống màng, các bào quan và chất nền cơ bản (Hình 1.1)

Tế bào thực vật khi tách rời ra khỏi mô thì thường có dạng hình cầu, nhưng khi nằm trong một tập hợp các tế bào của mô thì chúng bị nén ép nên thường có hình đa giác. Tế bào thực vật có kích thước rất nhỏ. Khoảng 100 triệu tế bào tạo nên được một hình khối có thể tích 1 cm<sup>3</sup>. Do đó, một cây có thể do hàng tỷ tế bào tạo nên.



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

## 2.2. Thành tế bào

Đặc trưng khác nhau cơ bản giữa tế bào thực vật và động vật là cấu trúc thành tế bào. Tế bào thực vật có cấu trúc thành tế bào khá vững chắc bao bọc xung quanh. Về ý nghĩa ứng dụng, thành tế bào là nguyên liệu chính của các sản phẩm gỗ, giấy và dệt may. Thành tế bào cũng là thành phần chính trong quả, rau tươi và chứa thành phần chất xơ quan trọng trong khẩu phần ăn hàng ngày của con người.

### \* Chức năng của thành tế bào

Thành tế bào thực vật có hai chức năng chính:

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

- Chống lại áp lực của áp suất thẩm thấu do không bào trung tâm gây nên.

Không bào chứa dịch bào và tạo nên một áp suất thẩm thấu. Tế bào hút nước vào không bào và tạo nên áp lực trương lớn hướng lên trên chất nguyên sinh. Nếu không có thành tế bào bảo vệ thì tế bào dễ bị vỡ tung.

**\* Đặc trưng cơ bản của thành tế bào**

Để đảm nhiệm hai chức năng đó, thành tế bào cần phải bền vững về cơ học nhưng cũng phải mềm dẻo để có thể sinh trưởng được. Hai đặc tính này của thành tế bào có tính đối kháng nhau, nhưng cần phải có trong tế bào thực vật.

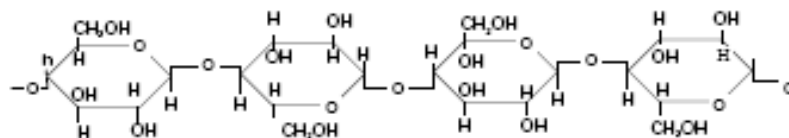
- Tính bền vững về cơ học có được là nhờ vật liệu cấu trúc có tính đàn hồi và ổn định của các phân tử xelulose.

- Tính mềm dẻo của thành tế bào là do các vật liệu cấu trúc mềm mại dưới dạng khuôn vô định hình của các phân tử protopectin, hemixelulose... Hai loại vật liệu đó cùng cấu trúc nên thành tế bào ở một tỷ lệ nhất định tùy theo giai đoạn phát triển của tế bào. Tế bào càng trưởng thành thì tính bền vững của thành càng tăng và tính mềm dẻo càng giảm.

**\* Thành phần hóa học**

Các thành tế bào được cấu tạo từ các polysaccarit, protein và các hợp chất thơm.

- **Xelulose:** Đây là thành phần cơ bản cấu trúc nên thành tế bào thực vật. Thành phần cấu trúc nên phân tử xelulose là các phân tử glucose. Mỗi phân tử xeluloza có khoảng 10 000 gốc glucose với phân tử lượng gần 2 triệu. Các phân tử xelulose liên kết với nhau tạo nên các sợi xelulose. Đây là đơn vị cấu trúc nên thành tế bào.



Thành tế bào được cấu tạo từ các bó sợi xelulose. Các bó sợi này được nhúng vào một khối khuôn mềm dẻo vô định hình được tạo thành từ hemixelulose, pectin và protein. Thông thường thì khoảng 100 phân tử xelulose hợp thành một mixen, 20 mixen hợp thành một vi sợi và 250 vi sợi tạo nên một bó sợi xelulose. Các bó sợi này liên kết với nhau bằng liên kết hydro. Các sợi xelulose hình thành một dàn khung và buộc chặt với nhau bởi các glycan nối bắc ngang.

Xelulose là thành phần cấu tạo cơ bản của thành tế bào. Hàm lượng của nó trong thành tế bào thay đổi theo loại tế bào và tuổi của tế bào.

- **Hemixelulose:** Đây là các polyxacarit gồm các monoxacarit khác nhau liên kết với nhau tạo nên: Galactose, manose, xylose, arabinose... (gồm 150-300 monome).

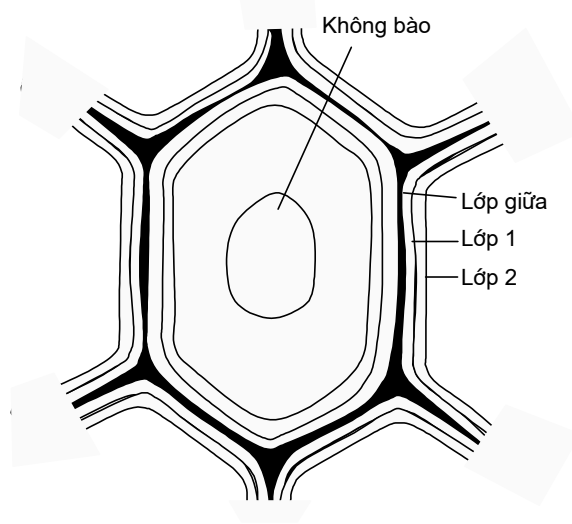


- **Các chất pectin** là thành phần quan trọng cấu trúc nên thành tế bào. Pectin kết dính các tế bào với nhau tạo nên một khối vững chắc của các mô. Đặc biệt quan trọng là các protopectin. Nó gồm chuỗi axit pectinic kết hợp với canxi tạo nên pectat canxi.

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

**\* Cấu trúc của thành tế bào**

Thành tế bào có cấu trúc ba lớp chủ yếu: lớp giữa, lớp 1 và lớp 2 (Hình 1.3).



**Hình 1.3.** Sơ đồ cấu trúc của thành tế bào

- **Lớp giữa** được hình thành khi tế bào phân chia. Phần cấu trúc nằm giữa ranh giới hai tế bào biến đổi thành lớp giữa và có nhiệm vụ gắn kết các tế bào với nhau. Thành phần cấu trúc chủ yếu là pectin dưới dạng pectat canxi. Pectat canxi như là chất “xi măng” gắn các tế bào với nhau thành một khối vững chắc. Khi quả chín, pectat canxi bị phân huỷ nên các tế bào rời nhau ra và quả mềm đi. Trong kỹ thuật tách protoplast (tế bào trần), người ta sử dụng enzym pectinase để phân huỷ thành tế bào, mất sự gắn kết các tế bào trong mô. để tạo nên các tế bào không có thành tế bào bao bọc gọi là các tế bào trần (protoplast).

- **Lớp thành thứ 1** được hình thành trong quá trình sinh trưởng của tế bào. Vì lớp 1 được hình thành trong quá trình tế bào đang giãn nên nó được cấu tạo từ các vật liệu vừa mềm dẻo, vừa đàn hồi để điều tiết sự sinh trưởng của tế bào. Lớp này có khoảng 30% xellulose dưới dạng các bó sợi xellulose với độ dài phân tử xellulose tương đối ngắn (khoảng 2000 gốc glucose) và các bó sợi được sắp xếp lộn xộn. Thành phần còn lại là

hemixellulose, protopectin và một số thành phần khác. Các bó sợi xellulose được nhúng trong khuôn (gồm hemixellulose và protopectin) mà không liên kết với nhau bằng liên kết hoá học, nên chúng rất dẻo để thay đổi, dễ biến dạng.

- **Lớp thành thứ 2** được hình thành khi tế bào ngừng sinh trưởng. Nó được hình thành do bồi đắp thêm vào trong lớp 1 làm cho độ bền vững cơ học của thành tế bào tăng lên rất nhiều. Vì tế bào đã ngừng sinh trưởng, nên vai trò của lớp 2 là làm tăng tính bền vững cơ học của thành tế bào. Vì vậy, hàm lượng xellulose của lớp 2 chiếm đến 60% với độ dài phân tử xellulose lớn hơn của lớp 1 (14000 gốc glucoza) và các bó sợi được xếp song song làm mức độ bền vững tăng lên... Với cấu trúc như thế này thì thành tế bào mất khả năng sinh trưởng (dãn) nhưng nước và các chất tan vẫn thấm qua thành tế bào dễ dàng.

#### **\* Những biến đổi của thành tế bào**

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

- **Hóa gỗ:** Một số mô như mô dẫn truyền có thành tế bào bị hóa gỗ do các lớp xelluloza ngấm hợp chất lignin làm cho thành tế bào rất rắn chắc. Ở mô dẫn, các tế bào hóa gỗ bị chết tạo nên hệ thống ống dẫn làm nhiệm vụ vận chuyển nước đi trong cây. Hệ thống mạch gỗ này thông suốt từ rễ đến lá tạo nên mạch máu lưu thông trong toàn cơ thể.

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

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

Sự tăng kích thước tế bào phụ thuộc vào hoạt động của enzym endoglycosidase, hoặc expansin hoặc một số tổ hợp của chúng. Tuy nhiên, hình dạng tế bào chủ yếu do kiểu cấu trúc xellulose quyết định. Sự tăng kích thước tế bào cũng kèm theo một số thay đổi trong khuôn glycan và pectin. Các protein và các hợp chất thơm được kết hợp vào thành tế bào khi tế bào kết thúc sinh trưởng.

### 2.3. Không bào

#### \* *Quá trình hình thành không bào*

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

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

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

#### \* *Vai trò sinh lý của không bào*

- Không bào chứa các chất bài tiết do quá trình hoạt động trao đổi chất của tế bào sản sinh ra. Chúng gồm các chất hữu cơ và vô cơ. Các chất hữu cơ bao gồm các axit hữu cơ, đường, vitamin, các sắc tố dịch bào như antoxyan, các chất tanin, alcaloit, các muối của các axit hữu cơ như oxalat canxi. Các chất vô cơ gồm các muối của kim loại như Na, Ca, K... Các chất tan này tạo nên một dung dịch gọi là dịch bào. Dịch bào có độ pH trong khoảng 3,5 - 5,5, có khi thấp hơn do chúng chứa nhiều axit hữu cơ; trong khi đó pH của tế bào chất thường trung tính (pH = 7). Việc duy trì độ pH trung tính của tế bào chất là do các bơm  $H^+$  trên màng không bào (màng tonoplast) đã bơm ion  $H^+$  từ tế bào chất vào không bào một cách thường xuyên.

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

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

## 2.4. Chất nguyên sinh (Protoplasm)

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

### 2.4.1. Hệ thống màng (Membran)

Membran trong tế bào còn gọi là màng sinh học, là tổ chức có cấu trúc đặc trưng. Trong các loại membran thì membran bao bọc chất nguyên sinh gọi là plasmalemma là membran quan trọng nhất. Plasmalemma bao quanh tế bào riêng biệt tạo ra ranh giới giữa các tế bào, vừa tạo nên vừa duy trì một sự khác biệt về điện hóa giữa bên trong và bên ngoài tế bào. Ngoài ra, còn có các membran khác bao bọc quanh các cơ quan tử như nhân, lục lạp, ty thể... Membran cũng tạo nên các khoang nội bào như màng lưới nội chất (ER) trong tế bào chất và thylacoit trong lục lạp. Membran cũng có thể dùng làm các dàn đỡ cho một số protein trong tế bào.

#### \* Chức năng của màng

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

- Điều chỉnh tính thấm của các chất đi ra hoặc đi vào tế bào và các bào quan. Sự xâm nhập các chất tan vào tế bào và các bào quan được kiểm tra rất chặt chẽ và mỗi một màng có tính đặc hiệu riêng của mình đối với từng chất tan riêng biệt. Chính vì vậy mà nồng độ chất tan ở trong và ngoài màng chênh lệch nhau rất nhiều. Ví dụ như nồng độ ion  $H^+$  trong không bào cao hơn rất nhiều so với trong tế bào chất. Quá trình quang hợp có được tiếp tục hay không được quyết định bởi các sản phẩm quang hợp có được thấm nhanh qua màng lục lạp để vận chuyển ra khỏi lục lạp và lá để đi đến mạch dẫn.

Khi sự điều chỉnh tính thấm của màng bị rối loạn, sự dò rỉ chất tan và ion ra ngoài tế bào làm rối loạn quá trình trao đổi chất, cây có thể chết. Chẳng hạn, khi gặp điều kiện ngoại cảnh bất thuận hoặc độc tố nấm bệnh..., cấu trúc nguyên vẹn của màng bị ảnh hưởng và sẽ rối loạn tính thấm của màng...

- Tiến hành quá trình trao đổi chất và năng lượng. Các màng ăn sâu vào trong lục lạp (màng thylacoit) làm nhiệm vụ biến quang năng thành hóa năng trong quang hợp (Quang phosphoryl hoá) và hệ thống màng trong ăn sâu vào trong ty thể làm nhiệm vụ tổng hợp ATP để cung cấp năng lượng cho các hoạt động sống của cơ thể (Phosphoryl hoá oxi hoá). Sự sinh tổng hợp protein có thể được tiến hành trên các riboxom được định vị trên màng lưới nội chất...

### **\* Phân loại màng**

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

- **Màng bao bọc:** Vị trí của màng này là bao bọc các bào quan và tế bào chất... Chúng gồm: Màng sinh chất (plasmalemma) bao bọc quanh chất nguyên sinh và nằm sát thành tế bào; màng không bào (tonoplast) ngăn cách chất nguyên sinh và không bào và các màng bao bọc xung quanh các bào quan như màng nhân, lục lạp, ty thể và các bào quan siêu hiển vi... Màng bao bọc có thể là màng kép gồm hai lớp màng cơ sở (Màng nhân, lục lạp, ty thể) và cũng có thể chỉ một lớp màng cơ sở mà thôi (Màng của các bào quan siêu hiển vi như peroxisom, lysosom, dictyosom...). Màng bao bọc thường làm chức năng bảo vệ và kiểm tra tính thấm của các chất qua màng.

- **Màng trong:** Đây là hệ thống màng ăn sâu vào trong một số cơ quan. Có hai bào quan quan trọng có hệ thống màng trong là lục lạp và ty thể. Hệ thống màng trong của lục lạp gọi là màng quang hợp hay thylacoit; còn ở ty thể là hệ thống màng trong. Chức năng của màng trong là tiến hành quá trình trao đổi chất và năng lượng trong tế bào.

- **Màng lưới nội chất:** Đây là một hệ thống màng chằng chịt ăn sâu vào trong chất nguyên sinh ngăn cách chất nguyên sinh thành các khoang riêng biệt, nối liền không bào với nhân và các cơ quan, xuyên qua các sợi liên bào để nối liền các tế bào với nhau... Trên chúng có thể có nhiều ribosom - cơ quan tổng hợp protein.

Chức năng của hệ thống màng lưới nội chất chưa hoàn toàn sáng tỏ, nhưng một trong những vai trò quan trọng là làm cầu nối lưu thông giữa các cơ quan, các tế bào với nhau và là nơi vận chuyển các chất bài tiết, các nguyên liệu để xây dựng thành tế bào, nơi tổng hợp protein...

### **\* Cấu trúc của màng (membran)**

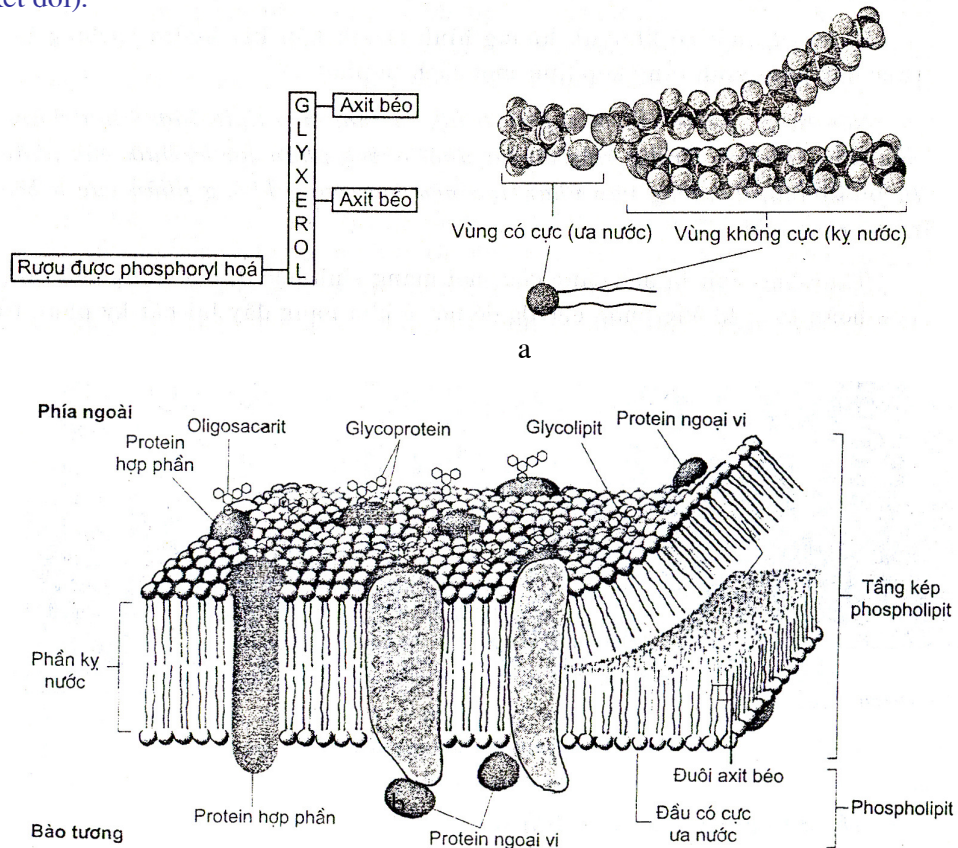
Toàn bộ các membran sinh học đều có cùng tổ chức phân tử cơ sở. Chúng đều bao gồm một lớp kép (bilayer) của các phân tử phospholipit ở màng plasmalemma hoặc là glycosylglycerit ở màng của lục lạp và các lạp thể. Các phân tử protein được nằm chìm trong lớp kép lipit này. Mỗi lớp kép như vậy còn được gọi là đơn vị membran. Thành phần lipit và đặc tính protein thay đổi tùy loại membran tạo cho membran có những đặc trưng về chức năng nhất định.

Các phospholipit là thành phần quan trọng nhất của màng sinh học. Phospholipit là một loại lipit trong đó hai axit béo được kết hợp với glyceril. Phân tử phospholipit vừa có tính ưa nước (hòa tan trong nước và tạo liên kết hydro với nước), vừa có đặc tính kỵ nước (không hòa tan trong nước và không tạo liên kết hydro với nước). Chúng là các chất lưỡng cực. Chuỗi hydro cacbon của axit béo không phân cực tạo nên một vùng kỵ nước không cho nước thâm nhập.

Nền tảng cơ bản của màng sinh học là tầng kép lipit, trong đó, các đuôi không phân cực kỵ nước của phospholipit hướng vào nhau tạo nên một vùng không phân cực ở bên

trong tầng kép. Do vậy nó có khả năng đẩy lùi bất kỳ phân tử chất tan nào hòa tan trong nước đi qua màng tế bào giống như một lớp dầu ngăn chặn giọt nước đi qua.

Cũng như tất cả các chất béo khác, lipid membran cũng tồn tại ở hai trạng thái vật lý khác nhau đó là thể gel bán tinh thể và thể lỏng. Trạng thái gel bán tinh thể có thể chuyển sang thể lỏng khi nhiệt độ môi trường tăng lên. Sự thay đổi trạng thái này gọi là sự chuyển pha. Mỗi loại lipid có sự chuyển pha ở một nhiệt độ nhất định gọi là nhiệt độ nóng chảy. Ở nhiệt độ thấp xảy ra sự đông kết (gelling) lipid làm mất hoạt tính membran và tăng cường tính thấm membran. Khi ở nhiệt độ cao, lipid tỏ ra quá linh động để duy trì trạng thái ngăn chặn của “hàng rào” membran. Như vậy, thực vật sẽ có những phản ứng thích nghi với môi trường bằng cách điều chỉnh độ linh động của membran. Membran sẽ có khả năng bổ sung thành phần lipid của membran để thích ứng với nhiệt độ môi trường. Chính vì thế, các phospholipit thực vật thường có tỷ lệ các axit béo chưa no cao như axit oleic (có một liên kết đôi), linoleic (hai liên kết đôi) và  $\alpha$ -linoleic (ba liên kết đôi).



**Hình 1.4.** Mô hình cấu trúc của màng sinh học cơ sở (tầng kép lipid và protein màng)

**a. Cấu trúc của phân tử phospholipit    b. Protein xuyên qua tầng kép lipid**

Các protein liên kết với các lớp kép lipid thường có hai loại: Loại hoà nhập (xuyên màng) và loại ngoại vi.

Protein hoà nhập thường xuyên qua lớp kép lipid. Các protein này xuyên qua màng nhiều lần tạo nên các ống dẫn qua tầng kép để hình thành nên các kênh cho các ion xuyên qua. Một phần protein vươn ra ngoài như là thụ quan tương tác với phía ngoài của màng tế bào, phần khác tương tác với phần ưa nước có trong membran. Các protein có chức năng là các kênh ion gồm các protein hoà nhập của membran.

Các protein ngoại vi thường được gắn vào bề mặt membran với các cầu không hoá trị như các cầu ion hoặc liên kết hydro. Các protein ngoại vi có một số vai trò trong chức năng của membran tương tác giữa plasmalem và các thành phần khác của tế bào.

Protein màng có các chức năng sau: vận chuyển các ion, phân tử; di trú các tín hiệu qua membran; biến hóa thành phần lipid nhờ enzym; lắp ráp các glycoprotein và polysaccarit, tạo ra sự liên kết cơ học giữa vùng tế bào chất và thành tế bào. Thành phần của protein trong membran sẽ quyết định tính đặc hiệu của membran. Với cấu trúc membran như trên cho thấy toàn bộ các phân tử của membran có thể khuếch tán tự do cho phép membran thay đổi cấu hình và sắp xếp lại một cách nhanh chóng.

#### **2.4.2. Các bào quan**

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

##### **2.4.2.1. Nhân**

\* Hình thái, cấu trúc

- Mỗi tế bào có một nhân hình cầu hay hình trứng với kích thước 7-8  $\mu\text{m}$ .
- Nhân được bao bọc bằng một màng kép. Trên bề mặt của màng có rất nhiều lỗ để các thông tin di truyền được truyền ra ngoài dễ dàng.
- Lỗ nhân là một cấu trúc gồm hàng trăm các protein khác nhau sắp xếp theo dạng bát giác. Trên màng nhân có thể có từ vài lỗ cho đến hàng ngàn lỗ nhân. Các đại phân tử từ nhân (kể cả các cấu phần của ribosom) có thể đi qua màng nhân để vào tế bào chất.
- Nhân chứa AND của chromosom (nhiễm sắc thể) và ARN của hạch nhân. AND và ARN nhúng chìm trong khối nucleoplasma chứa nhiều protein có hoạt tính enzym.
- Thành phần hóa học chủ yếu của nhân là ADN, ARN và protein. ADN chứa thông tin di truyền của cơ thể mà đơn vị di truyền là các gen. Các gen xác định các tính trạng của tế bào và của cơ thể, điều hoà các hoạt động của tế bào.

\* Vai trò của nhân

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

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

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

#### **2.4.2.2. Lạp thể**

- Lạp thể là các bào quan làm nhiệm vụ tổng hợp và tích lũy chất hữu cơ. Chúng bao gồm lục lạp (chloroplast) làm nhiệm vụ quang hợp, sắc lạp (chromoplast) chứa các sắc tố như carotenoid tạo nên màu sắc của hoa, quả và vô sắc lạp (leucoplast) là trung tâm tích lũy tinh bột và các chất khác. Chúng chứa nhiều enzym tổng hợp glucit phức tạp từ các đường đơn.

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

#### **2.4.2.3. Ty thể**

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

(Hình thái và cấu tạo của ty thể sẽ đề cập trong chương Hô hấp).

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

- Ngoài ra, cũng giống như lục lạp, ty thể còn có chức năng thực hiện di truyền tế bào chất một số tính trạng đặc trưng vì chúng có ADN, ARN và riboxom độc lập của mình. (Cấu trúc và chức năng của ty thể sẽ được trình bày trong chương Hô hấp của thực vật).

#### **2.4.2.4. Các bào quan có cấu trúc siêu hiển vi**

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

- **Riboxom:** Riboxom là các tiểu phân ribonucleotit hình cầu, đường kính 15 nm, không quan sát được dưới kính hiển vi thường. Thành phần hoá học của nó gồm ARN



(60%) và protein (40%). Chúng có thể tồn tại độc lập trong tế bào chất hoặc gắn với lưới nội chất, hoặc nằm trong nhân, lục lạp và ty thể. Riboxom là địa điểm diễn ra quá trình tổng hợp protein của tế bào.

- **Peroxisom:** Đây là những thể hình hạt có màng đơn bao bọc. Chúng có số lượng rất nhiều trong tế bào, đặc biệt là tế bào của thực vật  $C_3$ , là thực vật có quang hô hấp mạnh. Peroxisom đảm nhiệm chức năng quang hô hấp, tức quá trình thải  $CO_2$  ở ngoài sáng, một chức năng làm tổn hại đến năng suất của cây. Thực ra nó chỉ đảm nhiệm một khâu trong quang hô hấp, oxi hoá glycolat thành glyoxilat và giải phóng  $H_2O_2$ .

- **Glyoxisom:** Cơ quan này có mặt chủ yếu khi các hạt có chứa lipid nảy mầm. Chúng chứa rất nhiều enzym của chu trình glyoxilic. Chức năng của glyoxisom là thực hiện chu trình glyoxilic nhằm chuyển hóa axit béo thành đường ở các hạt dự trữ chất béo phục vụ cho quá trình nảy mầm của các hạt này.

- **Lysoxom:** Cơ quan siêu hiển vi này thực hiện chức năng tiêu hóa trong tế bào. Chúng chứa nhiều enzym thủy phân như nucleaza, proteaza, lipaza... để phân giải các vật lạ khi xâm nhập vào tế bào. Khi ở trạng thái nguyên vẹn, các enzym thủy phân này không tiếp xúc với tế bào chất và không hoạt động. Nhưng khi có vật lạ xâm nhập, màng bị thương tổn giải phóng các enzym để tiếp xúc với vật lạ và tiến hành thủy phân chúng.

- **Dictioxom (bộ máy golgi):** Chúng bao gồm một tập hợp màng có 3 - 12 đĩa chồng lên nhau. Mỗi tế bào thực vật có tới hàng nghìn thể golgi.

Chức năng của bộ máy golgi là hình thành và tiết ra những chất bài tiết như các dịch nhầy. Chúng còn có vai trò trong việc hình thành thành tế bào qua việc hình thành các glucit thành tế bào...

#### - **Oleoxom**

Nhiều thực vật tổng hợp và dự trữ một lượng lớn các triacylglycerol dưới dạng dầu thực vật trong quá trình hình thành hạt. Các dầu này được tích lũy trong các cơ quan dự trữ gọi là olexom còn gọi là thể mỡ hay spheroxom. Khi hạt nảy mầm dầu trong olexom sẽ bị phân giải bởi lipase và biến đổi thành đường nhờ glyoxisom.

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

### **2.4.3. Khuôn tế bào chất**

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

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

#### **2.4.4. Các sợi liên bào (Plasmodesma)**

Plasmodesma là một dạng màng hình ống có đường kính 40-50 nm. Chúng xuyên qua thành tế bào và nối tế bào chất với tế bào bên cạnh. Do hầu hết các tế bào thực vật liên thông với nhau theo kiểu này, tế bào chất của chúng tạo nên một hệ kết nối liên tục gọi là symplast. Sự vận chuyển nội bào các chất tan và nước qua các sợi liên bào gọi là sự vận chuyển symplast.

### **3. CÁC ĐẶC TÍNH CƠ BẢN CỦA CHẤT NGUYÊN SINH**

Chất nguyên sinh là thành phần sống duy nhất của tế bào. Mọi hoạt động sinh lý đều diễn ra trong chất nguyên sinh. Chính vì vậy mà chúng ta cần đề cập đến các đặc tính cơ bản của chất nguyên sinh gồm tính chất hóa học, hóa keo và vật lý của nó...

#### **3.1. Thành phần hóa học chủ yếu của chất nguyên sinh**

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

##### **3.1.1. Protein**

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

Protein là các đại phân tử có phân tử lượng dao động rất lớn từ 10 000 đến hàng triệu tùy thuộc vào loại protein và chức năng của chúng trong tế bào. Chúng có thể ở dạng đơn giản chỉ do các axit amin liên kết thành, cũng có thể ở dạng phức tạp khi chúng liên kết với các chất khác như với kim loại (metalloprotein), với lipit (lipoprotein), với glucit (glucoprotein), với axit nucleic (nucleoprotein)...

##### **3.1.1.1. Cấu trúc của protein**

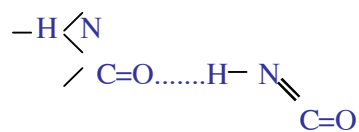
Các axit amin liên kết với nhau bằng các liên kết peptit tạo nên các phân tử protein.

Tuy nhiên, tùy theo chức năng của chúng trong tế bào mà protein có cấu trúc rất khác nhau và cấu trúc của chúng quyết định hoạt tính sinh học của chúng.

Có bốn loại cấu trúc của protein:

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

\* **Cấu trúc bậc hai** là cấu trúc không gian của phân tử protein. Ngoài liên kết peptit ra, phân tử protein còn được bổ sung thêm các liên kết hydro được hình thành giữa nguyên tử hydro của nhóm -NH- của một liên kết peptit với nguyên tử oxi của nhóm =C=O của một liên kết khác:



Do các cầu nối hydro mà các chuỗi polypeptit có dạng hình xoắn theo kiểu xoắn  $\alpha$  (tương tự kiểu cấu trúc xoắn của ADN) và xoắn  $\beta$  có dạng gấp khúc. Các protein ở dạng sợi là điển hình cho cấu trúc bậc hai.

\* **Cấu trúc bậc ba** là cấu trúc không gian của phân tử protein. Chuỗi polypeptit trong protein cuộn tròn lại gọn hơn nhờ có 4 liên kết bổ sung: liên kết hydro, liên kết ion giữa các nhóm mang điện tích trái dấu, liên kết kỵ nước giữa các nhóm ghét nước, liên kết disulfit giữa các nguyên tử S trong protein (-S-S-). Trừ liên kết disulfit có năng lượng liên kết lớn hơn, còn các liên kết khác có vai trò quan trọng trong ổn định cấu trúc của protein đều là các liên kết yếu, có năng lượng liên kết nhỏ nên rất dễ bị cắt đứt. Chức năng của protein liên quan chặt chẽ đến cấu trúc bậc ba. Sự kết hợp bất kỳ một chất nào với phân tử protein đều làm thay đổi cấu trúc bậc ba và làm thay đổi hoạt tính của protein.

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

### 3.1.1.2. Sự biến tính của protein

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

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

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

\* **Bản chất của sự biến tính protein**

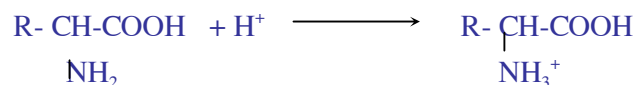
- Các liên kết vốn ổn định cấu trúc của phân tử protein là những liên kết yếu và chúng rất dễ dàng bị cắt đứt khi gặp tác nhân gây biến tính. Chẳng hạn, khi rễ cây gặp điện thế oxi hóa khử của đất thay đổi nhiều thì liên kết disulfit bị phá vỡ mặc dù năng lượng liên kết khá lớn. Nhiệt độ môi trường cao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

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

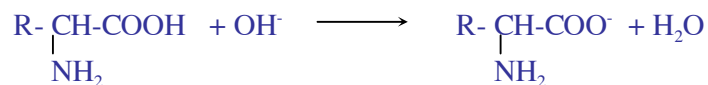
**3.1.1.3. Tính lưỡng tính và điểm đẳng điện của protein**

\* **Tính lưỡng tính của phân tử protein**

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



Ngược lại, trong môi trường kiềm ( $OH^-$ ) thì nhóm  $-NH_2$  bị ức chế nên axit amin phân ly cho ion mang điện âm:



Ở một trị số pH nhất định, phân tử axit amin trung hòa về điện tích ( $R-\text{CH}-\text{COO}^-$ ).

Trị số pH đó được gọi là điểm đẳng điện của phân tử axit amin (pI).  $NH_3^+$

- Trong cấu trúc của phân tử protein thì các nhóm -COOH và  $-NH_2$  được sử dụng vào việc hình thành nên các liên kết cơ bản peptit ( $-\text{CO}-\text{NH}-$ ). Tuy nhiên, ở cuối cùng

của mạch peptit và các mạch nhánh tồn tại rất nhiều các nhóm  $-COOH$  và  $-NH_2$  tự do nên chúng cũng bị phân ly trong môi trường có pH khác nhau. Nếu sau khi phân ly mà số gốc  $COO^-$  nhiều hơn số gốc  $NH_3^+$  thì phân tử protein đó tích điện âm và ngược lại thì tích điện dương. Kết quả này hoàn toàn phụ thuộc vào độ pH của môi trường

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

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

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

- Điểm đẳng điện phụ thuộc không những vào hàng số phân ly của phân tử protein mà còn phụ thuộc rất nhiều đến số lượng các nhóm axit và kiềm tự do có trong phân tử của chúng. Vì vậy, mỗi protein khác nhau thì có điểm đẳng điện khác nhau. Ví dụ pI của pepxin bằng 1, của globulin đại mạch là 4,9...

Điểm đẳng điện của chất nguyên sinh là trị số trung bình của tất cả các điểm đẳng điện của các phân tử protein có trong chất nguyên sinh và thường bằng 5,5. Khi pH môi trường lớn hơn pI ( $pH > 5,5$ ) thì tế bào thực vật tích điện âm. Ngược lại,  $pH < pI$  thì cây tích điện dương. Vì vậy, trong môi trường trung tính ( $pH = 7$ ) thì cây thường tích điện âm.

- Tại điểm đẳng điện, protein giảm độ trương, độ hòa tan và không bền, dễ dàng bị sa lắng. Keo nguyên sinh chất duy trì được cấu trúc bền vững của nó nhờ mang điện tích nên nếu trung hòa về điện thì sẽ bị biến tính và sẽ chết. Thực vật gặp điểm đẳng điện thì cũng không tồn tại được.

Tuy nhiên, thực vật có khả năng tự điều chỉnh để tránh điểm đẳng điện. Đó là một thuộc tính thích nghi của thực vật vì nó phải sống trong môi trường luôn có sự biến động về độ pH.

#### 3.1.2. Lipit

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

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

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

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

### 3.1. 3. Nước

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

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

- Nước là dung môi lý tưởng hòa tan các chất để thực hiện các phản ứng hóa sinh xảy ra trong tế bào.

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

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

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

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

#### \* Tính chất lý hoá của nước

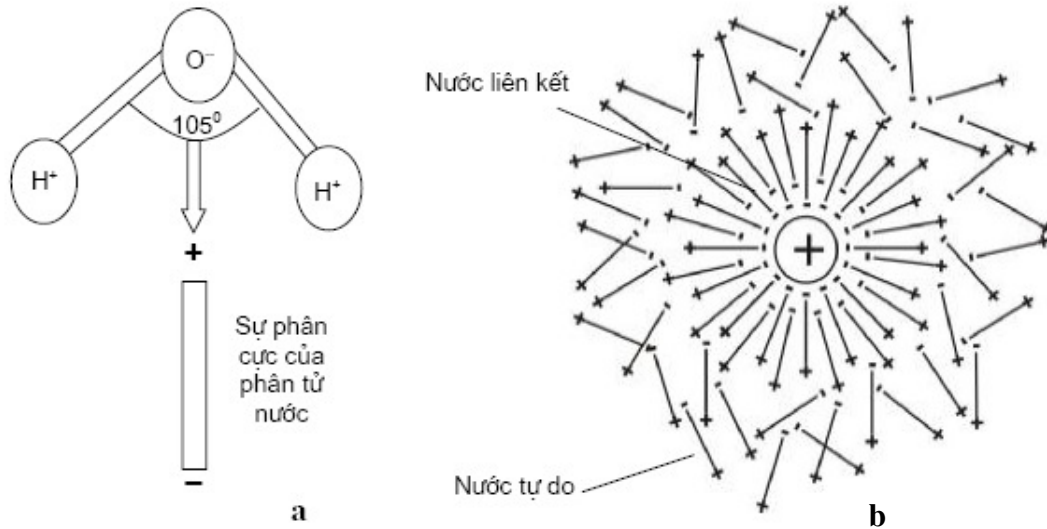
Vai trò quan trọng của nước trong tế bào được quyết định bởi các đặc tính lý hóa của phân tử nước.

- Phân tử nước có khả năng bay hơi bất cứ nhiệt độ nào nên cây luôn luôn thoát hơi nước, có khả năng cho ánh sáng xuyên qua nên thực vật thủy sinh có thể sống được, có khả năng giữ nhiệt cao...

- Một trong những đặc tính quan trọng nhất là tính phân cực của phân tử nước. Phân tử nước gồm hai nguyên tử hydro và một nguyên tử oxy nối với nhau nhờ liên kết cộng hóa trị. Góc liên kết giữa oxy và hai hydro là  $105^\circ$  nên trung tâm điện dương và điện âm không trùng nhau, hơn nữa oxy hút điện tử mạnh hơn nên hydro thường thiếu điện tử và tích điện dương. Kết quả là phân tử nước có mô men lưỡng cực, một đầu là điện dương và đầu kia là điện âm (Hình 1.6a).

- Do sự phân cực mạnh của liên kết  $O^- - H^+$  nên chúng dễ dàng tương tác với nguyên tử oxi của các phân tử khác tạo nên liên kết hydro. Giữa các phân tử nước cũng tạo nên các liên kết hydro nên chúng có thể tạo nên mạng liên kết. Khi nước đóng băng, cấu trúc mạng liên kết là lớn nhất. Khi nhiệt độ trên  $4^\circ C$ , các liên kết của mạng bị bẻ gãy do sự vận chuyển của các phân tử nước tăng. Khi nhiệt độ trên  $100^\circ C$ , các liên kết hydro bị phá vỡ hoàn toàn và nước sôi. Cũng do tính phân cực của phân tử nước tạo nên liên kết hydro mà nước có tính dính (độ nhớt) và chúng có khả năng liên kết với nhau để vận chuyển lên cao trong cây. Sự phân cực của nước đã tạo cho chúng khả năng thủy hoá

mạnh trong chất nguyên sinh, một đặc tính vô cùng quan trọng quyết định đến các hoạt động sống của cây (Hình 1.6b)...



**Hình 1.6.** Cấu trúc của phân tử nước (a) và khả năng thủy hóa trong chất nguyên sinh (b)

**\* Sự thủy hóa trong chất nguyên sinh**

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

- Màng nước thủy hóa này có hai loại nước (Hình 1.6b). Các phân tử nước gần với keo mang điện bị hấp dẫn một lực lớn có thể đến 1000 atm nên chúng sắp xếp rất trật tự và rất khó có thể tách ra khỏi keo mang điện, tạo nên dạng nước liên kết. Nước liên kết không còn các tính chất thông thường như không bốc hơi ngay ở 100°C, không đóng băng ở 0°C, không tham gia vào các phản ứng hóa học... Chúng bảo vệ cho keo nguyên sinh chất khỏi dính kết nhau.

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

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

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

- Dạng nước tự do là dạng nước rất linh động. Nó tham gia vào các phản ứng hóa sinh trong cây như các phản ứng trong quang hợp, hô hấp, sinh tổng hợp... Ngoài ra, nước tự do tham gia vào dòng vận chuyển, lưu thông phân phối trong cơ thể, vào quá trình thoát hơi nước... nên nó quyết định hoạt động sinh lý trong cây.

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

## **3.2. Đặc tính vật lý của chất nguyên sinh**

### **3.2.1. Tính lỏng của chất nguyên sinh**

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

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

\* **Sức căng bề mặt đặc trưng cho chất lỏng.** Đây là một đặc tính của chất lỏng. Nhờ sức căng bề mặt mà chất lỏng có thể co tròn lại. Bằng kỹ thuật đặc biệt, người ta phá bỏ lớp vỏ tế bào tạo ra tế bào trần (protoplast). Các tế bào trần cũng co tròn lại như giọt nước vì chúng có sức căng bề mặt.

### **3.2.2. Độ nhớt của chất nguyên sinh**

#### **\* Khái niệm về độ nhớt**

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

#### **\* Độ nhớt của chất nguyên sinh**



Độ nhớt của chất nguyên sinh là khả năng cản trở sự vận động của các chất và các bào quan trong nguyên sinh chất. Chất nguyên sinh là một hệ thống keo, nên các đặc điểm cấu trúc của hệ thống keo và các điều kiện ảnh hưởng đến keo nguyên sinh chất đều ảnh hưởng đến độ nhớt của chất nguyên sinh. Độ nhớt chất nguyên sinh của tế bào thường bằng 10 - 18 centipoi, nghĩa là bằng 10 - 20 lần độ nhớt nước, kém độ nhớt dầu thầu dầu 80 - 100 lần. Điều đó chứng tỏ chất nguyên sinh gần với chất lỏng hơn.

#### **\* Độ nhớt cấu trúc**

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

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

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

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

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

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

+ Các ion có mặt trong môi trường cũng tác động đến thay đổi độ nhớt chất nguyên sinh.

Các ion có hóa trị một như  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ ... làm giảm độ nhớt và tăng hoạt động sinh lý; Còn các ion có hóa trị cao như  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ... làm đặc chất nguyên sinh và tăng độ nhớt, làm giảm hoạt động sống.

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

#### **3.2.3. Tính đàn hồi của chất nguyên sinh**

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

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

#### **\* Ý nghĩa của tính đàn hồi**

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

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

### **3.3. Đặc tính hóa keo của chất nguyên sinh**

#### **3.3.1. Chất nguyên sinh là một dung dịch keo**

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

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

#### **3.3.2. Đặc điểm của dung dịch keo nguyên sinh chất**

- Chất nguyên sinh là một dung dịch keo rất phức tạp vì nó có rất nhiều loại chất tan có kích thước khác nhau, mức độ phân tán khác nhau và hoạt tính cũng rất khác nhau.

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

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

#### **3.3.3. Các trạng thái keo nguyên sinh chất**

Tùy theo mức độ thủy hóa và khả năng hoạt động của chúng mà keo nguyên sinh chất có thể tồn tại dưới ba dạng: sol, coaxecva và gel (Hình 1.7).

#### **- Trạng thái sol**

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

#### **- Trạng thái coaxecva**

Có thể xem coaxecva như là một dung dịch keo đậm đặc. Các hạt keo không mất hoàn toàn nước mà chúng còn một màng nước mỏng. Hạt keo không dính nhau thành khối mà tồn tại độc lập và rút ngắn cự li giữa chúng. Kết cấu hạt keo không thay đổi, chỉ giảm màng thủy hóa. Thông thường thì ngoài màng nước thủy hoá riêng, một số hạt keo ở gần nhau còn chung nhau một màng nước nữa tạo nên các thể coaxecva. Tuy nhiên, hoạt động sống và các quá trình trao đổi chất diễn ra trong keo nguyên sinh chất *coaxecva* giảm đi nhiều so với trạng thái *sol*. Do vậy, trạng thái coaxecva tương ứng với cây ở tuổi trưởng thành đến già, hoạt động sống của chúng giảm dần.

#### **- Trạng thái gel**

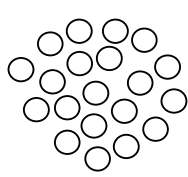
+ Đây là trạng thái rắn của dung dịch keo. Hạt keo ở trạng thái coaxecva có màng thủy hóa mỏng đi nhưng đồng đều, còn hạt keo ở trạng thái gel có màng nước mỏng đi không đều. Tại những điểm có màng thủy hóa mất đi thì hạt keo có cơ hội dính kết với nhau tạo thành chuỗi dài tạo nên kết cấu võng lập thể.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

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

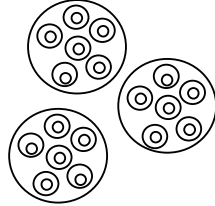
+ Chất nguyên sinh ở trạng thái gel có khả năng hút nước rất mạnh. Lực trương nước ở hạt giống phơi khô có thể lên đến 1000 atm. Khi hấp thu nước vào nhất là khi có nhiệt độ tăng lên thì các hạt keo ở trạng thái gel có thể chuyển về trạng thái sol và hoạt động sống lại tăng lên, chẳng hạn như lúc hạt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

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

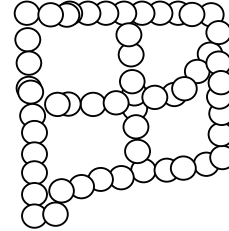
ngủ nghỉ thì keo nguyên sinh từ trạng thái sol và coaxecva có thể chuyển sang trạng thái gel...



a. Trạng thái sol: Các hạt keo phân tán đồng đều trong chất nguyên sinh



b. Trạng thái coaxecva: Nhiều hạt keo chung nhau một màng nước



a. Trạng thái gel: Các hạt keo tạo thành chuỗi có cấu trúc vòng lập thể

**Hình 1.7.** Các trạng thái của keo nguyên sinh chất

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

#### 4. SỰ TRAO ĐỔI NƯỚC CỦA TẾ BÀO THỰC VẬT

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

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

###### 4.1.1. Hiện tượng thẩm thấu

\* **Hiện tượng khuếch tán:** Phân tử của bất kỳ một vật chất nào cũng đều có một động năng nhất định và nhờ đó mà nó không ngừng vận động. Sự vận động của các phân tử từ nơi có nồng độ cao (thế hoá học cao) đến nơi nồng độ thấp (thế hoá học thấp) cho đến khi cân bằng nồng độ trong toàn hệ thống gọi là hiện tượng khuếch tán. Ví dụ như ta hòa tan đường vào nước hay sự di chuyển của các phân tử nước hoa trong phòng....Tốc độ khuếch tán của các phân tử tỷ lệ thuận với sự chênh lệch nồng độ trên một đơn vị khoảng cách (gradient nồng độ), tỷ lệ thuận với nhiệt độ và tỷ lệ nghịch với kích thước phân tử và độ nhớt của môi trường.

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

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

#### **4.1.2 Áp suất thẩm thấu**

##### **\* Áp suất thẩm thấu của dung dịch**

Năm 1877, nhà Bác học Đức Pfeffer đã chế tạo ra một dụng cụ để đo áp suất thẩm thấu gọi là thẩm thấu kế (Hình 1.6a). Thẩm thấu kế gồm một túi được tạo từ một màng bán thấm (feroxyanua đồng). Bên trong túi chứa dung dịch đường. Khi nhúng túi thẩm thấu này vào trong một cốc nước thì theo qui luật thẩm thấu, nước sẽ đi từ ngoài vào túi nhanh hơn nước đi từ trong ra ngoài làm cột nước trong ống thủy tinh dâng cao. Nước càng đi vào thì áp lực thủy tĩnh trong túi càng tăng dần và nước trong túi đi ra cũng tăng dần. Đến một lúc nào đó thì trạng thái cân bằng động được thiết lập (tốc độ nước đi ra bằng tốc độ nước đi vào). Áp suất thủy tĩnh ứng với trạng thái cân bằng động đó gọi là áp suất thẩm thấu của dung dịch trong thẩm thấu kế. Chiều cao của cột nước dâng lên trong ống thủy tinh tỷ lệ thuận với nồng độ dung dịch đường hay các chất tan chứa trong túi.

Mỗi một dung dịch bất kỳ đều tồn tại một áp suất thẩm thấu tiềm tàng của mình (mặc dù không phải đi qua màng bán thấm).

Áp suất thẩm thấu của dung dịch được tính theo công thức của Vant Hoff:

$$\Pi = RTC_i$$

Trong đó:  $\Pi$  là áp suất thẩm thấu của dung dịch (atm)

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

C là nồng độ dung dịch (Mol/lit)

R là hằng số khí = 0,082

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

$\alpha$  là hệ số điện ly

n là số ion hình thành khi phân tử phân ly, ví dụ NaCl có  $n = 2$ ,

còn dung dịch không điện ly như sacaroza thì  $n = 1$ .

##### **\* Áp suất thẩm thấu của tế bào**

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

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

##### **\* Hệ thống thẩm thấu**

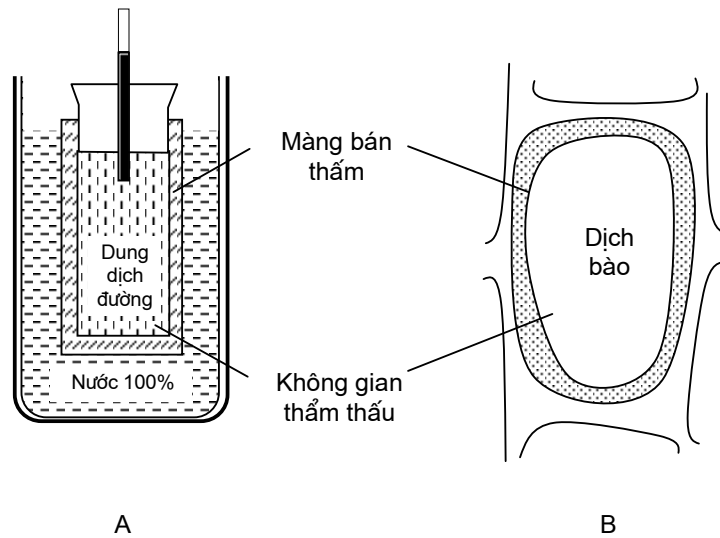
Nếu có hai dung dịch hay một dung dịch và nước ngăn cách với nhau bằng một màng bán thấm thì tạo nên một hệ thống thẩm thấu. Hệ thống thẩm thấu ngoài cơ thể là hệ thống thẩm thấu vật lý. Chẳng hạn như dụng cụ đo áp suất thẩm thấu gọi là thẩm thấu kế là một hệ thống thẩm thấu vật lý.

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

Tế bào trưởng thành có một không bào trung tâm và trong đó dịch bào của nó có áp suất thẩm thấu nhất định. Bao bọc xung quanh không bào là một lớp nguyên sinh chất mỏng như một màng bán thấm. Nếu ta so sánh tế bào với thẩm thấu kế thì ta thấy (Hình 1.6): Dịch bào tương đương với dung dịch trong thẩm thấu kế; Lớp nguyên sinh chất tương đương với màng bán thấm bao bọc dung dịch của thẩm thấu kế và dung dịch ngoài thẩm thấu kế (nước) tương đương với dung dịch bên ngoài tế bào (nếu ta nhúng tế bào vào nước hay tế bào rễ ngâm trong dung dịch đất). Do đó, có thể nói rằng tế bào thực vật cũng là một hệ thẩm thấu.

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

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



**Hình 1. 8.** So sánh tế bào thực vật với thẩm thấu kế  
 A. Thẩm thấu kế                      B. Tế bào thực vật

+ Lớp chất nguyên sinh thực hiện các hoạt động sống của tế bào nên không những chỉ cho nước đi qua mà còn cho các chất tan cần thiết đi qua. Nó có tính thẩm chọn lọc,

hay còn gọi là màng bán thấm sống. Nếu là màng bán thấm đơn thuần như thẩm thấu kế thì tế bào sẽ chết.

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

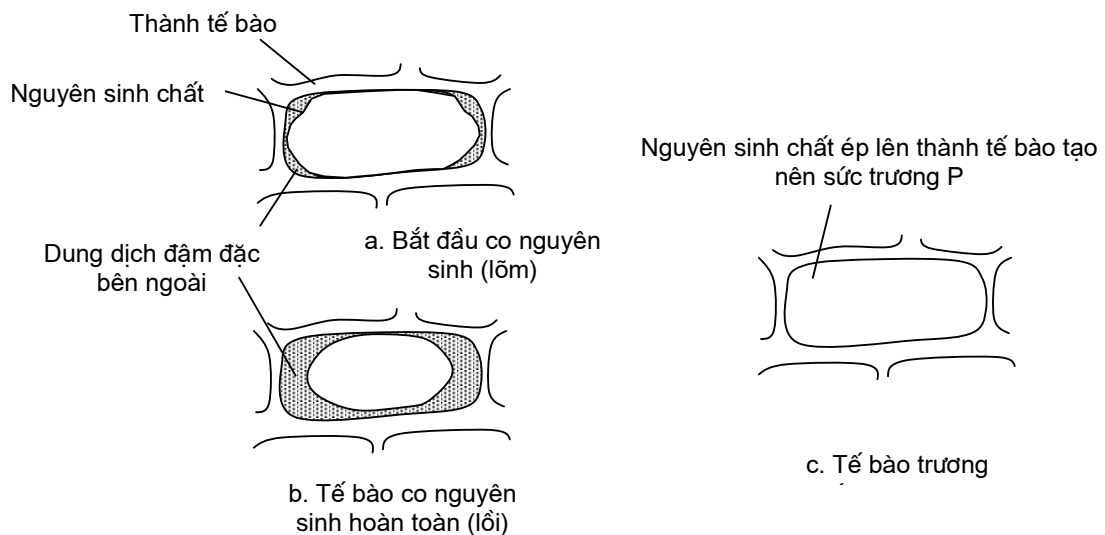
#### 4.1.4. Hoạt động thẩm thấu của tế bào thực vật

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

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

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

\* **Nồng độ dịch bào nhỏ hơn nồng độ dung dịch (dung dịch ưu trương):**



**Hình 1.9.** Hiện tượng co nguyên sinh

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

*nguyên sinh lõm*, nhưng về sau, khi mất nước nhiều thì chất nguyên sinh tách hoàn toàn khỏi thành tế bào gọi là *co nguyên sinh lõi*.

Nếu ta đưa tế bào đã *co nguyên sinh* vào dung dịch loãng hơn hay nước thì nước lại xâm nhập vào không bào và tế bào dần quay lại trạng thái ban đầu gọi là *phản co nguyên sinh*.

### ***Ý nghĩa của co nguyên sinh***

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

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

- Thời gian chuyển tiếp từ *co nguyên sinh lõm* sang *co nguyên sinh lõi* nhanh hay chậm là do độ nhớt chất nguyên sinh quyết định. Do vậy, ta có thể sử dụng *co nguyên sinh* để xác định độ nhớt tương đối của tế bào (thời gian từ *co nguyên sinh lõm* sang *co nguyên sinh lõi*). Thời gian từ *co nguyên sinh lõm* sang *lõi* càng lâu thì độ nhớt chất nguyên sinh càng cao.

Độ nhớt chất nguyên sinh cũng là một chỉ tiêu đánh giá mức độ chống chịu của cây đối với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận.

### **\* Nồng độ dịch bào lớn hơn nồng độ của dung dịch bên ngoài (dung dịch nhược trương)**

- *Phương trình thẩm thấu nước của tế bào thực vật*

Theo qui luật thẩm thấu thì dưới tác động của áp suất thẩm thấu của dịch bào ( $\pi$ ), nước từ ngoài đi vào không bào qua chất nguyên sinh. Kết quả là làm cho thể tích không bào tăng lên, ép lên chất nguyên sinh và thành tế bào một lực chống lại dòng nước đi vào tế bào. Lực đó gọi là sức trương của tế bào (ký hiệu là P). Nước càng vào tế bào thì thể tích tế bào càng tăng và P cũng tăng lên. P càng tăng thì càng cản trở dòng nước vào tế bào, tốc độ xâm nhập nước càng chậm dần. Đến một thời điểm nào đó khi áp suất thẩm thấu  $\pi$  phát triển hết thành sức trương P thì nước không thể xâm nhập vào tế bào được nữa, tế bào ở trạng thái cân bằng động. Đó là trạng thái no nước hay bão hòa nước của tế bào và ta có  $\pi = P$ . Tuy nhiên, thực vật trên cạn luôn có quá trình bay và thoát hơi nước từ các bộ phận của cây, đặc biệt là bộ lá nên tế bào thực vật thường thiếu bão hòa



nước ít nhiều. Do vậy ta có  $\Pi > P$  tức  $\Pi - P > 0$ . Hiệu số giữa áp suất thẩm thấu và sức trương của tế bào quyết định sự xâm nhập của nước vào tế bào và người ta gọi là *sức hút nước của tế bào*. Sức hút nước của tế bào được ký hiệu là  $S$  (atm).

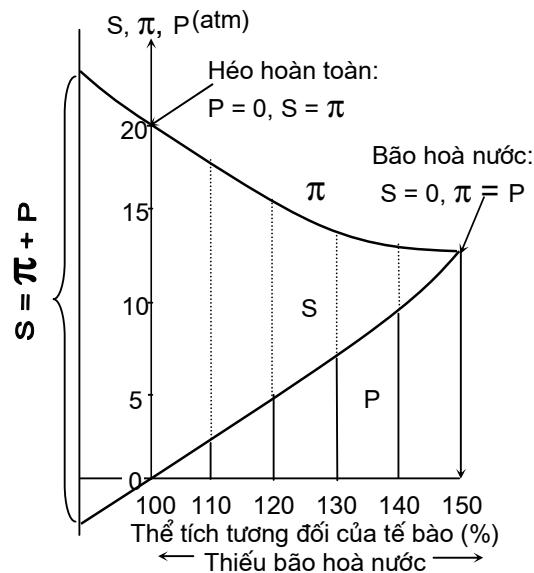
Ta có phương trình thẩm thấu nước vào tế bào thực vật như sau:

$$S = \Pi - P$$

- Các trạng thái nước của tế bào (Hình 1.9)

Có bốn trạng thái khác nhau của tế bào như sau:

- Tế bào bão hòa hoặc no nước hoàn toàn và lúc đó ta có  $\Pi = P$ . Tế bào ở trạng thái rắn. Tuy nhiên cây bão hòa nước hoàn toàn chỉ xảy ra khi gặp mưa kéo dài và độ ẩm không khí bão hòa làm cây không thoát nước được.
- Tế bào héo hoàn toàn xảy ra khi dung dịch bên ngoài đậm đặc nên tế bào mất nhiều nước và tế bào không còn sức trương nước nữa, thành tế bào xẹp xuống. Lúc này tế bào có sức hút nước rất lớn và bằng áp suất thẩm thấu, tức  $S = \Pi$  và  $P = 0$ . Đây là trường hợp rất hãn hũu, ví dụ khi gặp mặn, nồng độ dung dịch bên ngoài cây quá cao.
- Tế bào thiếu bão hòa nước, tức là  $S > 0$  và  $\Pi > P$ . Đây là trạng thái quan trọng nhất và thường xuyên xảy ra trong cây. Do thiếu bão hòa nên tế bào hút nước để đạt bão hòa và đó là động lực để đưa nước vào tế bào và vào cây. Tùy theo mức độ thiếu bão hòa nước của tế bào mà cây hút nước nhiều hay ít.



**Hình 1.10.** Mối quan hệ giữa  $S$ ,  $\Pi$  và  $P$  khi tế bào ở các trạng thái nước khác nhau

- Khi sự mất nước của tế bào và của cây không phải bằng con đường thẩm thấu mà bằng con đường bay hơi nước, thì thành tế bào co lại và sức trương  $P$  hướng vào

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

Mối quan hệ giữa các đại lượng trong phương trình thẩm thấu của tế bào được biểu thị bằng sơ đồ ở hình 1.10.

#### **4.1.5. Thế nước và phương trình thế nước của tế bào thực vật**

##### **\* Thế nước và các đại lượng của nó**

- Thế nước: Khi xem xét về mặt nhiệt động học của quá trình xâm nhập nước vào tế bào thực vật, người ta đưa ra khái niệm về thế nước. Mức năng lượng của một phân tử vật chất nào đó được biểu thị bằng tốc độ khuếch tán của nó trong dung dịch gọi là thế hoá học của nó. Thế hoá học của một chất trong điều kiện không đổi về áp suất và nhiệt độ phụ thuộc vào số mol có mặt của chất đó. Thế hoá học của nước được gọi là thế nước và được biểu thị bằng kí hiệu  $\Psi_w$ . Thế hoá học của phân tử nước biểu thị hoạt tính của phân tử nước tức là năng lượng tự do để di chuyển các phân tử nước từ vị trí này đến vị trí khác.

Thế nước của dung dịch nào đó chính là sự chênh lệch giữa thế hoá học của nước tại thời điểm bất kỳ nào của hệ thống ( $\mu_w$ ) và thế hoá học của nước nguyên chất trong điều kiện tiêu chuẩn ( $\mu_{w_0}$ ):

$$\Psi_w = \mu_w - \mu_{w_0} = R.T.\ln e/e^0$$

Trong đó: R: hằng số khí; T: nhiệt độ tuyệt đối; e: áp suất hơi nước của dung dịch ở  $T^0$  và  $e^0$ : áp suất hơi nước của nước nguyên chất ở cùng  $T^0$ .

Với nước nguyên chất thì  $e = e^0$  nên  $e/e^0 = 1$  mà  $\ln 1 = 0$ , ta có  $R.T.\ln e/e^0 = 0$ .

Do vậy,  $\Psi_w$  của nước nguyên chất bằng 0.

Với dung dịch thì  $e^0 > e$  và  $e/e^0 < 1$  (số thập phân) nên  $R.T.\ln e/e^0 < 0$ . Do vậy, thế nước của dung dịch luôn luôn là một số âm. Hay nói cách khác các phân tử nước trong dung dịch bị các phân tử chất tan khác hấp dẫn, cản trở vận động làm giảm hoạt tính của chúng. Dung dịch có nồng độ càng cao thì thế nước càng giảm (càng âm). Trong quá trình thẩm thấu thì các phân tử nước sẽ được vận chuyển từ nơi có thế nước cao đến nơi có thế nước thấp hơn (âm hơn).

Đơn vị đo thế nước cũng tương tự như sức hút nước tức atmopher hay bar (1bar=0,987atm).

- Các đại lượng khác của thế nước

Thế thẩm thấu ( $\Psi\pi$ ) có quan hệ trực tiếp với chất tan trong dung dịch và phụ thuộc vào nồng độ chất tan. Thế thẩm thấu cũng có trị số âm như thế nước. Nồng độ chất tan càng cao thì thế thẩm thấu càng thấp (càng âm). Nó là đại lượng tương đương với áp suất thẩm thấu nhưng có giá trị âm.

Thế trương ( $\Psi p$ ) biểu thị sức trương của tế bào khi nước xâm nhập vào tế bào và có giá trị tương đương với sức trương (P) của tế bào. Thế trương luôn luôn có giá trị dương.

**\* Phương trình thế nước của tế bào thực vật**

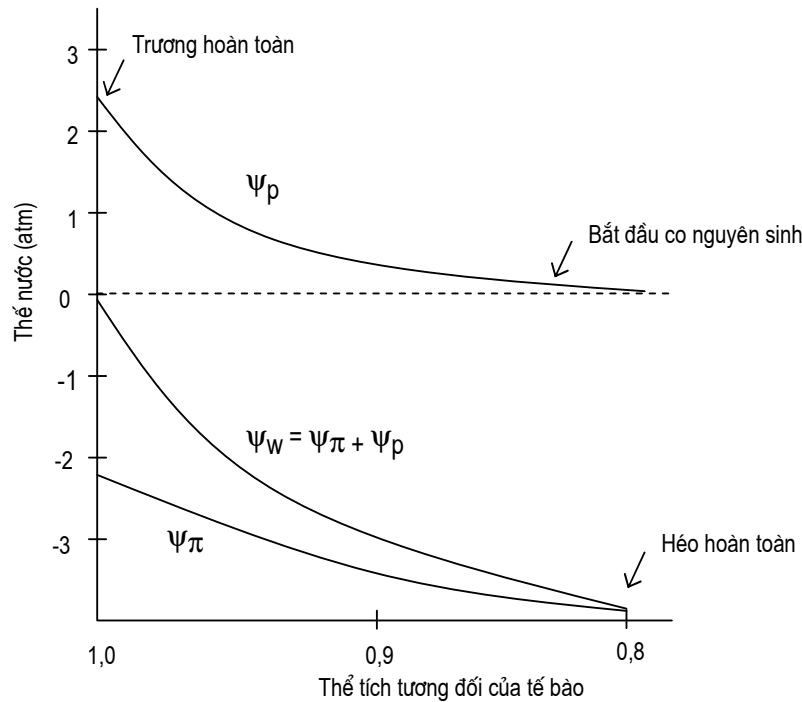
Như trên đã trình bày, phương trình thẩm thấu nước vào tế bào là  $S = \pi - P$ .

Xét về mặt nhiệt động học thì quá trình trao đổi nước của tế bào được biểu thị dưới dạng thế năng. Khi xem xét các đại lượng tương đương thì sức hút nước tương đương với thế nước ( $S = -\Psi_w$ ), áp suất thẩm thấu tương đương với thế thẩm thấu ( $\pi = -\Psi\pi$ ) và sức trương tương đương với thế trương ( $P = \Psi p$ ).

Từ phương trình thẩm thấu ta suy ra phương trình thế nước như sau:

$$-\Psi_w = -\Psi\pi - \Psi p \quad \text{hay} \quad \Psi_w = \Psi\pi + \Psi p$$

Mối quan hệ giữa thế nước và các đại lượng của thế nước được biểu diễn hình 1.11



**Hình 1.11.** Sơ đồ minh họa thế nước và các đại lượng của thế nước trong tế bào

Trong cây, thế nước thay đổi theo từng loại tế bào khác nhau. Theo quy luật chung thì càng lên cao, các cơ quan có thế nước càng thấp (càng âm). Do vậy,  $\Psi_w$  của rễ >  $\Psi_w$

của thân >  $\Psi_w$  của lá. Chính vì vậy mà nước đi liên tục từ rễ lên lá và thoát ra ngoài không khí (không khí có thế nước rất thấp). Sự chênh lệch thế nước của các cơ quan trong cây theo hướng giảm dần từ gốc đến ngọn là động lực cho dòng nước đi liên tục trong cây. Phương trình thế nước được minh họa bằng hình 1.9.

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

##### \* *Khái niệm hút trương*

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

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

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

- **Hiệu ứng keo:** Các cao phân tử trong tế bào thường ở dạng keo ưa nước. Vì vậy mà khi thiếu bão hòa nước thì các keo hút nước vào gây nên sự trương của các thể keo.

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

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

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

##### \* *Bản chất của sự hút trương*

Sự hút trương và thẩm thấu có bản chất như nhau. Ta gọi áp suất của thể trương là  $J$ , trương tự như áp suất thẩm thấu  $\pi$ . Phương trình hút nước của thể trương là:  $S = J - P$  (trương tự trong trường hợp thẩm thấu:  $S = \pi - P$ ). Ứng với thế thẩm thấu, ta có thế trương của thể trương  $\Psi_j$  (Để phân biệt với thế trương  $\Psi_p$  do sức trương  $P$  gây ra của tế bào, ta gọi  $\Psi_j$  là thế cơ chất hay thế khuôn do thể trương gây ra).

Sự hút trương của keo nguyên sinh chất cũng chịu tác động của lực trương của tế bào như trường hợp thẩm thấu. Do vậy, ta có phương trình thế nước trong trường hợp hút trương của chất nguyên sinh là:  $\Psi_w = \Psi_j + \Psi_p$ .

Tuy nhiên, nước đi vào tế bào được là nhờ cả hai phương thức thẩm thấu và hút trương. Ta có phương trình thế nước tổng hợp của tế bào là:

- Với các tế bào chưa xuất hiện không bào như tế bào mô phân sinh thì sự xâm nhập nước vào tế bào chỉ nhờ hút trương. Phương trình thế nước của tế bào chưa có không bào là:

$$\Psi_w = \Psi_j + \Psi_p.$$

- Với tế bào trưởng thành đã xuất hiện không bào như tế bào của các mô chuyên hoá thì chúng vừa có cả hút trương và thẩm thấu. Phương trình thế nước của các tế bào này là:

$$\Psi_w = \Psi_{\pi} + \Psi_j + \Psi_p.$$

#### **\* Ý nghĩa của hút trương**

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

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

Có thể nói rằng, với các tế bào trưởng thành có không bào thì chúng hút nước theo hai phương thức: thẩm thấu và hút trương, trong đó, phương thức thẩm thấu là chủ yếu; Còn với các tế bào chưa có không bào thì hút trương là phương thức hút nước duy nhất.

### **5.1. Sự xâm nhập chất tan thụ động vào tế bào thực vật**

#### **\* Đặc trưng của cơ chế xâm nhập chất tan thụ động là:**

- Quá trình xâm nhập chất khoáng không cần cung cấp năng lượng, không liên quan đến trao đổi chất và tự diễn ra.

- Phụ thuộc vào sự chênh lệch nồng độ ion ở trong và ngoài tế bào (gradient nồng độ). Nồng độ bên ngoài lớn hơn bên trong tế bào.

- Chỉ vận chuyển các ion có tính thấm đối với màng, tức phải có tính tan trong màng lipit vì hệ thống membran cấu tạo chủ yếu bằng phospholipit.

Có rất nhiều quan điểm giải thích sự xâm nhập của chất tan vào tế bào thực vật theo cơ chế bị động.

#### **\* Sự khuếch tán chất tan vào trong tế bào**

Khuếch tán là quá trình vận động của các phân tử vật chất từ nơi có nồng độ cao đến nơi có nồng độ thấp cho đến khi cân bằng nồng độ trong hệ thống.

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

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

Trong đó:  $K$  : hệ số biểu thị tính tan của ion trong lipit

$M$ : phân tử lượng của chất tan khuếch tán

$C_o$  và  $C_i$  là nồng độ của chất khuếch tán bên ngoài và bên trong tế bào.

Const. : hằng số khuếch tán

Như vậy thì tốc độ xâm nhập chất tan vào tế bào phụ thuộc vào 3 điều kiện:

- Tính hòa tan của ion trong lipit ( $K$ ) càng cao thì xâm nhập càng nhanh.
- Phân tử lượng của chất tan ( $M$ ) càng nhỏ thì càng dễ xâm nhập
- Sự chênh lệch nồng độ chất khuếch tán (gradient nồng độ) càng lớn thì ion xâm nhập càng nhanh.

Đây là các điều kiện cần thiết cho một ion có thể xâm nhập vào tế bào bằng con đường khuếch tán. Nếu thiếu một trong các điều kiện trên thì sự khuếch tán sẽ không diễn ra. Tuy nhiên, công thức này chỉ đúng khi  $M > 70$  và đường kính ion khuếch tán  $> 0,5 \text{ nm}$ . Các ion nhỏ hơn có thể khuếch tán qua các lỗ xuyên màng nhanh hơn mà không cần tan trong lipit của màng, vì trên màng có vô số lỗ xuyên màng có đường kính lỗ khoảng  $0,5 - 0,8 \text{ nm}$ .

Thực tế thì khi có đủ các điều kiện cho sự khuếch tán thì tốc độ khuếch tán tự nhiên chậm hơn rất nhiều lần so với khuếch tán của chất tan trong tế bào. Như vậy, ở trong tế bào tồn tại một cơ chế hỗ trợ nào đó cho sự khuếch tán để làm nhanh tốc độ khuếch tán. Đó chính là sự khuếch tán có xúc tác.

#### \* *Sự khuếch tán có xúc tác*

Tồn tại một số cơ chế hỗ trợ có thể làm cho tốc độ khuếch tán tăng nhanh lên rất nhiều gọi là khuếch tán có xúc tác. Đây cũng là cơ chế xâm nhập chất tan thụ động vì không tiêu tốn năng lượng của quá trình trao đổi chất.

Có thể có một số cơ chế sau:

- **Ionophor:** Đây là các chất hữu cơ trên màng mà chúng có thể dễ dàng liên kết có chọn lọc với ion và đưa ion qua màng mà không cần năng lượng. Người ta đã nghiên cứu nhiều chất đóng vai trò là các ionophor về bản chất hóa học và cơ chế hoạt động mang ion của chúng. Các chất này thường được chiết xuất từ các vi sinh vật như *valinomycin* từ *streptomyces*, chất *nonactin* từ *actinomyces*... Khi các chất này tác động lên màng thì làm cho tính thấm của màng tăng lên và sự xâm nhập của ion qua màng rất dễ dàng. Sự liên kết giữa ionophor với các ion mang tính đặc hiệu cao...

- **Kênh ion:** Trên màng sinh chất và màng không bào có rất nhiều lỗ xuyên màng có đường kính lớn hơn kích thước của ion, tạo nên các kênh cho các ion dễ dàng xuyên qua. Tuy nhiên các kênh ion cũng có tính đặc hiệu. Mỗi ion có kênh hoạt động riêng và cũng có thể chúng đóng và mở tùy theo điều kiện cụ thể.

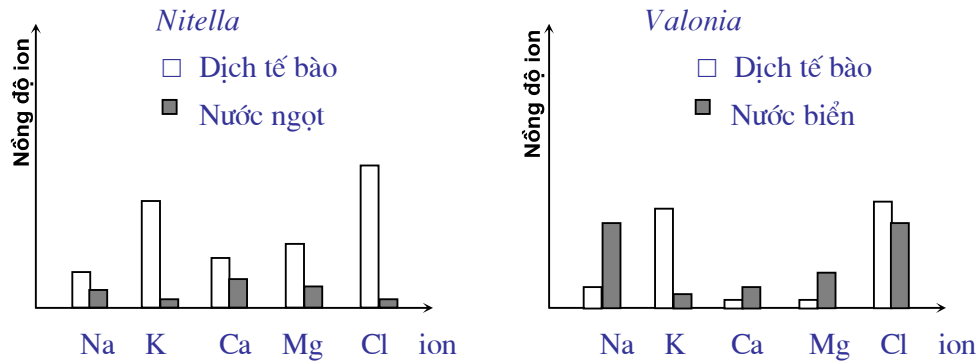
- **Thế xuyên màng:** Trong quá trình vận chuyển của các ion đi qua màng thì dẫn đến sự chênh lệch nồng độ ion hai phía của màng và tạo nên một thế hiệu xuyên màng. Hiệu điện thế được có thể đạt 50 - 200 mV và thường âm phía bên trong tế bào. Nhờ thế xuyên màng này mà các cation có thể đi theo chiều điện trường từ ngoài vào trong tế bào, còn các anion thì có thể liên kết với ion H<sup>+</sup> để chuyển thành dạng cation vận chuyển vào trong.

### 5.2. Sự xâm nhập chất khoáng chủ động

\*Trong nhiều trường hợp sự xâm nhập các chất khoáng vào cây vẫn tiến hành được mặc dù nồng độ của ion đó bên trong tế bào cao hơn bên ngoài tế bào (ngược với gradient nồng độ). Ví dụ nh khi phân tích hàm lượng các ion khoáng trong tế bào và ngoài tế bào của 2 loài tảo *Nitella* và *Valonia* ta thấy sự tích lũy các ion khoáng trong cơ thể là quá trình chọn lọc mà không hoàn toàn phụ thuộc vào gradient nồng độ trong và ngoài tế bào (Hình 1.11).

Như vậy thì quan điểm khuếch tán và khuếch tán có xúc tác không thể giải thích được trường hợp tích lũy ion khác nhau ở trên. Hơn nữa sự tích lũy này bị ức chế khi kìm hãm hoạt động trao đổi chất của cây như giảm hàm lượng oxi trong môi trường hay sử dụng chất kìm hãm hô hấp.

Có thể nói rằng sự hút và tích lũy ion khoáng rất cần năng lượng của quá trình trao đổi chất, là một quá trình chọn lọc và chủ động. Đó là sự vận chuyển tích cực.



**Hình 1.11.** Nồng độ của một số ion trong dịch bào và ngoài dung dịch nuôi tảo nước ngọt *Nitella* và tảo biển *Valonia*

Sự vận chuyển chủ động (Active transport) khác với sự vận chuyển thụ động (Passive transport) ở những đặc điểm sau:

- Có sử dụng năng lượng của quá trình trao đổi chất.

- Có thể vận chuyển ngược chiều gradient nồng độ (từ nồng độ thấp bên ngoài đến nồng độ cao trong tế bào).

- Có thể xâm nhập các ion khoáng không thấm hay thấm ít với màng lipid.

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

Có rất nhiều quan điểm đưa ra giải thích sự vận chuyển chủ động, nhưng quan niệm về *chất mang* được thừa nhận rộng rãi nhất.

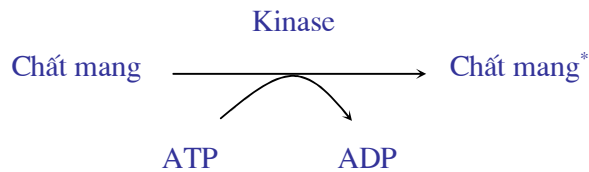
**\* Quan niệm chất mang**

Theo quan điểm này thì trên màng sinh chất và màng không bào tồn tại các chất đặc hiệu chuyên làm nhiệm vụ mang các ion đi qua màng từ ngoài vào trong gọi là các *chất mang*. Chúng có nhiệm vụ tổ hợp với các ion ở phía ngoài của màng và giải phóng ion phía trong màng.

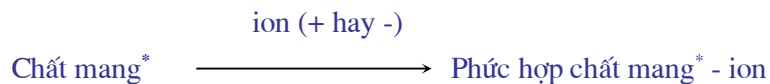
Điều quan trọng là thừa nhận một phức hợp trung gian *chất mang-ion* như là một phương tiện thuận lợi cho việc vận chuyển ion đi qua màng. Để phức hợp này được hình thành thì trước tiên chất mang phải được hoạt hóa bằng năng lượng của ATP và enzym phosphokinase. Vì vậy, đây là một quá trình vận chuyển tích cực ion liên quan đến quá trình trao đổi chất của tế bào. Khi chất mang được hoạt hóa thì nó dễ dàng kết hợp với ion và đưa ion vào bên trong. Nhờ enzym photphatase mà ion được tách khỏi phức hệ để giải phóng vào bên trong màng.

Quá trình này có thể chia làm ba giai đoạn:

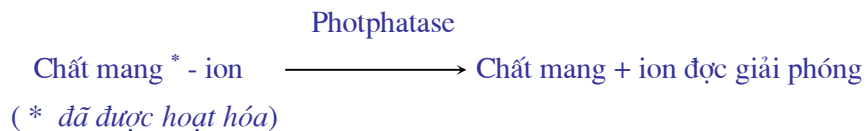
1)Hoạt hóa chất mang



2) Tạo phức hệ ion-chất mang



3) Giải phóng ion





Trong ba giai đoạn thì chỉ có giai đoạn đầu tiên là cần năng lượng để hoạt hóa chất mang mà thôi. phương thức kết hợp giữa chất mang và ion cũng tương tự nh sự kết hợp giữa enzym và cơ chất khi tiến hành xúc tác phản ứng hóa học. Hai phương thức hoạt động này cũng giống nhau ở hai đặc điểm:

**- Hiệu ứng bão hòa**

Khi ta tăng nồng độ ion khoáng nào đó trong môi trường thì tốc độ của sự hấp thu ion khoáng đó của mô tăng lên rồi sẽ đạt được bão hòa. Sau một thời gian nào đó thì mô mới tiếp tục hút ion đó. Điều đó có thể giải thích là các chất mang đã bị chiếm chỗ. Hiệu ứng bão hòa của các phản ứng enzym cũng tương tự nh vậy.

**- Tính đặc hiệu**

Các ion khác nhau sẽ được hấp thu và tích lũy với lượng khác nhau trong tế bào và trong mô. Sở dĩ như vậy là vì các chất mang có tính đặc hiệu cao. Mỗi chất mang chỉ có nhiệm vụ mang một loại ion qua màng, hoặc có thể một vài ion có đặc tính hóa học rất giống nhau. Tính đặc hiệu này rất chặt chẽ với các ion khác hẳn nhau, nhưng không chặt chẽ với các ion có tính chất tương tự nhau... Tính chất đặc hiệu này cũng hoàn toàn giống với các phản ứng enzym.

Như vậy, sự xâm nhập chất khoáng vào tế bào được thực hiện bởi hai cơ chế: thụ động và chủ động. Tùy theo trường hợp cụ thể, điều kiện cụ thể mà cơ chế nào là ưu thế. Nhìn chung thì cả hai cơ chế này đều diễn ra song song trong cây. Nếu một trong hai phương thức bị ức chế thì cũng có nghĩa là sự hút khoáng bị ức chế. Ví dụ khi cây bị yếm khí (thiếu  $O_2$  cho hô hấp của rễ) thì sự hút khoáng cũng bị ngừng trệ.

## TÓM TẮT CHƯƠNG 1

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

■ Thành phần hóa học cấu tạo nên chất nguyên sinh quan trọng nhất là protein và nước.

Protein rất dễ bị biến tính do các liên kết yếu ổn định cấu trúc của phân tử protein dễ bị phá vỡ dưới tác động của điều kiện bất thuận của môi trường và cũng gây nên sự biến tính của chất nguyên sinh. Protein có tính lưỡng tính do còn các gốc -COOH và -NH<sub>2</sub> tự do và chúng có điểm đẳng điện đặc trưng cho từng protein và gây nên điểm đẳng điện của chất nguyên sinh.

Phân tử nước có tính lưỡng cực nên trong chất nguyên sinh chúng gây nên hiện tượng thủy hóa các keo mang điện tạo nên tính ổn định cho hệ thống keo nguyên sinh chất. Có hai dạng nước trong chất nguyên sinh: nước tự do linh động quyết định hoạt động sinh lý của cây và nước liên kết quyết định khả năng chống chịu của cây.

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

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

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

■ Sự xâm nhập chất tan vào tế bào là một hoạt động sinh lý quan trọng và phức tạp gắn liền với các hoạt động trao đổi chất và sinh lý của cây. Chất tan có thể xâm nhập thụ động hay chủ động vào tế bào. Sự xâm nhập thụ động không cần cung cấp năng lượng và tự diễn ra có thể bằng cơ chế khuếch tán. Khuếch tán có xúc tác hay nhờ thế hiệu xuyên màng. Sự xâm nhập chủ động luôn luôn cần năng lượng của hô hấp cung cấp và có thể thực hiện theo cơ chế chất mang.

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

### CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Hãy vẽ sơ đồ cấu trúc của tế bào thực vật và:
  - Cấu trúc và chức năng của thành tế bào thực vật.
  - Không bào và chức năng của không bào đối với hoạt động sinh lý của chúng.
  - Cấu trúc và chức năng của hệ thống màng sinh học.
  - Các bào quan trong chất nguyên sinh và chức năng của chúng.
2. Sự biến tính của chất nguyên sinh: Cơ sở của sự biến tính, điều kiện biến tính và ý nghĩa của sự biến tính.
3. Tính lưỡng tính và điểm đẳng điện của protein và của chất nguyên sinh. Ý nghĩa của nó đối với hoạt động sống của tế bào và của cây?
4. Sự thủy hóa trong chất nguyên sinh và ý nghĩa của nó đến cấu trúc của chất nguyên sinh? Vai trò sinh lý của nước tự do và nước liên kết đối với hoạt động sống của cây?
5. Tại sao có thể nói chất nguyên sinh là một dung dịch keo? Đặc tính của keo nguyên sinh chất? Đặc trưng của các trạng thái hóa keo của chất nguyên sinh và ý nghĩa của các trạng thái này đối với đời sống của cây?
6. Hãy trình bày sự xâm nhập nước của tế bào bằng phương thức hút trương và nêu ý nghĩa của nó trong sự trao đổi nước của tế bào?
7. Sự trao đổi nước của tế bào theo phương thức thẩm thấu:
  - Khái niệm về thẩm thấu và áp suất thẩm thấu
  - Tế bào thực vật là một hệ thống thẩm thấu sinh học
  - Phương trình thẩm thấu nước vào tế bào thực vật và minh họa bằng sơ đồ.
  - Phương trình thế nước và sơ đồ minh họa.
8. Hiện tượng co nguyên sinh và ý nghĩa của nó?
9. Hãy giải thích sự xâm nhập chất tan vào tế bào theo cơ chế thụ động.
10. Hãy trình bày sự xâm nhập chất tan vào tế bào nhờ các chất mang.

## CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM

- Thành phần hóa học quan trọng nhất cấu tạo nên thành tế bào là:  
A. Pectin  
B. Protopectin  
C. Hemixelulose  
D. Xelulose
- Độ bền vững cơ học của thành tế bào được quyết định bởi thành phần nào?  
A. Pectin  
B. Protopectin  
C. Hemixelulose  
D. Xelulose
- Tính mềm dẻo của thành tế bào được quyết định bởi thành phần cấu tạo nào?  
A. Protopectin + Xelulose  
B. Hemixelulose + Protopectin  
C. Xelulose + Hemixelulose  
D. Xelulose + Pectin
- Trong các chức năng của thành tế bào thực vật, chức năng nào là không có ý nghĩa?  
A. Cho nước và chất tan đi qua  
B. Bao bọc và bảo vệ  
C. Chống lại sự phá vỡ tế bào do hút nước thẩm thấu  
D. Cho tế bào có khả năng sinh trưởng
- Nhân, lục lạp và ty thể được gọi là các yếu tố cấu trúc vì:  
A. Có kích thước hiển vi  
B. Có ADN và ARN riêng  
C. Có cả riboxom  
D. Có khả năng di truyền độc lập
- Các cơ quan siêu hiển vi có đặc trưng chung là:  
A. Kích thước siêu hiển vi  
B. Có màng đơn bao bọc  
C. Thực hiện chức năng sinh lý đặc trưng  
D. Quan điểm khác
- Thành phần hóa học cấu trúc nên màng cơ sở là:  
A. Gluxit + Protein  
B. Lipit + Protein  
C. ARN + Protein  
D. Photpholipit + Protein
- Màng nào thuộc loại màng trong?  
A. Màng lục lạp  
B. Màng thilacoit  
C. Màng nhân  
D. Màng lưới nội chất
- Chức năng nào không thuộc hệ thống màng sinh học?  
A. Kiểm tra tính thấm  
B. Kiểm tra tổng hợp ATP  
C. Kiểm tra tổng hợp protein  
D. Kiểm tra chuyển vận điện tử.
- Ý nghĩa quan trọng nhất của không bào là:  
A. Chứa chất bài tiết  
B. Tạo nên dịch bào  
C. Chứa các sản phẩm trao đổi chất  
D. Tạo nên áp suất thẩm thấu
- Không bào được hình thành khi:  
A. Tế bào đang phân chia  
B. Tế bào đang dẫn  
C. Tế bào đang phân hóa  
D. Tế bào đang hóa già
- Nguyên nhân chính gây biến tính protein:  
A. Tích điện  
B. Mất màng thủy hóa  
C. Phá vỡ liên kết yếu  
D. Kích thước phân tử lớn
- Protein trong môi trường pH khác nhau thì:  
A. Môi trường axit thì tích điện + , môi trường bazơ thì tích điện -  
B. \_\_\_\_\_ - \_\_\_\_\_ +  
C. \_\_\_\_\_ - \_\_\_\_\_ -  
D. \_\_\_\_\_ + \_\_\_\_\_ +
- Dạng lipit nào là quan trọng nhất trong tế bào thực vật:

- A. Dầu dự trữ trong chất nguyên sinh  
 B. Photpholipit trong màng tế bào  
 C. Axit béo trong chất nguyên sinh  
 D. Sáp + suberin trong thành tế bào
15. Đặc tính quan trọng nhất của phân tử nước quyết định cấu trúc chất nguyên sinh là:  
 A. Trung hòa điện  
 B. Phân cực về điện  
 C. Bay hơi mọi nhiệt độ  
 D. Hòa tan tốt các chất
16. Vai trò quan trọng của nước liên kết đối với cây là:  
 A. Tham gia phản ứng hoá sinh  
 B. Điều hòa nhiệt trong cây  
 C. Quyết định tính chống chịu  
 D. Quan điểm khác
17. Vai trò quan trọng nhất của nước tự do là:  
 A. Cấu tạo nên chất nguyên sinh  
 B. Tạo nên màng thủy hóa của keo  
 C. Tham gia hoạt động sinh lý  
 D. Tham gia vào khả năng chống chịu
18. Độ nhớt chất nguyên sinh cao nhất lúc nào?  
 A. Giai đoạn non  
 B. Ra hoa  
 C. Trông thành  
 D. Già chín
19. Mùa nào có độ nhớt của cây cao nhất (hay thấp nhất)?  
 A. Xuân  
 B. Hè  
 C. Thu  
 D. Đông
20. Ion của nguyên tố nào làm giảm (hat tăng) độ nhớt chất nguyên sinh nhiều nhất?  
 A. Ca  
 B. Na  
 C. Mg  
 D. Al
21. Trạng thái keo Sol (hay Coaxecva, Gel) tong ứng với giai đoạn nào của cây:  
 A. Non  
 B. Trông thành  
 C. Già  
 D. Đang ngủ nghỉ
22. Tế bào thực vật là một hệ thống thẩm thấu sinh học vì:  
 A. Chất nguyên sinh như một màng bán thấm  
 B. Dịch bào là sản phẩm trao đổi chất  
 C. Màng sinh chất có tính thẩm chọn lọc  
 D. Có ý kiến khác
23. Xác định cơ nguyên sinh của tế bào không có ý nghĩa trong việc:  
 A. Xác định tế bào sống hay chết  
 B. Xác định áp suất thẩm thấu của tế bào  
 C. Xác định nồng độ dịch bào  
 D. Xác định mức độ chống chịu của cây.
24. Trạng thái nào của tế bào là quan trọng và chủ yếu trong cây?  
 A.  $S = 0$   
 B.  $S > 0$   
 C.  $S = \Pi$   
 D.  $S = \Pi + P$
25. Khi nào tế bào có sức hút nước lớn nhất?  
 A. Tế bào héo hoàn toàn  
 B. Tế bào thiếu bão hòa nước  
 C. Tế bào không còn sức trương P  
 D. Tế bào có sức trương âm (-P)
26. Sự hút trương không xảy ra ở:  
 A. Thành tế bào  
 B. Không bào  
 C. Các bào quan  
 D. Chất nguyên sinh
27. Sự hút trương xảy ra chính xác ở:  
 A. Mô dậu  
 B. Mô bì  
 C. Mô phân sinh  
 D. Nhu mô
28. Trong cây, nước đi theo hống:  
 A. Tế bào có S cao đến TB có S thấp  
 B. Tế bào có  $\Pi$  cao đến TB có  $\Pi$  thấp  
 C. TB có  $\Psi_w$  cao đến TB có  $\Psi_w$  thấp  
 D. Có ý kiến khác
29. Tế bào của lá, hoa, quả hút nước chủ yếu theo cơ chế nào?  
 A. Chủ động  
 B. Bị động  
 C. Hút trương  
 D. Thẩm thấu
0. Phương trình thế nước  $\Psi_w = \Psi_j + \Psi_p$  đại diện cho loại tế bào nào?

- A. Tế bào non  
C. Mô phân sinh
- B. Chồi ngọn  
D. Chóp rễ
31. Phương trình thế nước  $\Psi_w + \Psi_n + \Psi_j + \Psi_p$  đại diện cho loại tế bào nào?  
A. Tế bào non  
C. Mô phân sinh  
B. Chồi ngọn  
D. Lá
32. Sự hút ion khoáng bị động phụ thuộc vào:  
A. Hoạt động trao đổi chất  
C. Cung cấp năng lượng  
B. Chênh lệch nồng độ ion  
D. Hoạt động thẩm thấu
33. Sự xâm nhập chất khoáng chủ động vào tế bào phụ thuộc vào:  
A. Gradient nồng độ chất tan  
C. Trao đổi chất của tế bào  
B. Hoạt động thẩm thấu  
D. Thế hiệu qua màng
34. Năng lượng ATP của hô hấp có vai trò gì trong việc đa ion qua màng?  
A. Vận chuyển chất mang  
C. Liên kết chất mang và ion  
B. Hoạt hoá chất mang  
D. Giải phóng ion khỏi chất mang
35. Cơ chế nào không có ý nghĩa trong việc đa ion qua màng tế bào?  
A. Chui qua lỗ xuyên màng  
C. Hoạt động thẩm thấu của tế bào  
B. Liên kết với chất mang  
D. Khuếch tán qua màng
36. Hai đặc điểm quan trọng nhất để phân biệt tế bào thực vật và động vật là:  
A. Thành tế bào + Lục lạc  
B. Thành tế bào + Không bào  
C. Lục lạc + Không bào  
D. Quan điểm khác
37. Khi tế bào hoá gỗ thì thành tế bào biến đổi như thế nào:  
A. Ngấm cutin  
B. Ngấm suberin  
C. Ngấm sáp  
D. Ngấm linhin
38. Khi tế bào hoá bản (vỏ củ khoai tây) thì thành tế bào biến đổi như thế nào:  
A. Ngấm cutin  
B. Ngấm suberin  
C. Ngấm sáp  
D. Ý kiến khác
39. Ở biểu bì lá, quả..., thành tế bào biến đổi như thế nào:  
A. Ngấm cutin  
B. Ngấm suberin  
C. Ngấm sáp  
D. Ý kiến khác
40. Chất nào thông thường không chứa trong dịch bào:  
A. Axit hữu cơ  
B. Muối khoáng  
C. Sắc tố  
D. Protein
41. Tế bào mô nào không có không bào:  
A. Mô phân sinh  
B. Nhu mô  
C. Mô biểu bì  
D. Mô đồng hoá
42. Chức năng điều chỉnh thẩm thấu của không bào liên quan trực tiếp đến chức năng sinh lý nào:  
A. Trao đổi nước  
B. Trao đổi chất khoáng  
C. Trao đổi chất  
D. Trao đổi năng lượng
43. Thành phần hoá học nào quyết định khả năng điều chỉnh tính thẩm của hệ thống màng:  
A. Protein  
B. Photpholipit  
C. Axit nucleic  
D. Polysacarit
44. Loại màng nào không thuộc màng bao bọc:  
A. Màng lục lạc  
B. Màng thylacoit  
C. Màng ty thể  
D. Màng nhân
45. Loại màng nào không thuộc màng trong:  
A. Màng trong ty thể  
B. Màng thylacoit  
C. Màng ty thể  
D. Màng lưới nội chất
46. Loại màng nào không tham gia vào trao đổi chất trong tế bào:  
A. Màng trong ty thể  
B. Màng thylacoit  
C. Màng ty thể  
D. Màng lưới nội chất
47. Loại màng nào không tham gia điều chỉnh tính thẩm của tế bào:

- A. Màng lục lạp      B. Màng thilacoit      C. Màng ty thể      D. Màng nhân
48. Trong các chức năng sau đây, chức năng nào không thuộc về màng sinh học:  
 A. Bảo vệ và phân định ranh giới      B. Định khu trao đổi chất và năng lượng      C. Tham gia điều chỉnh tính thấm      D. Tham gia điều chỉnh thẩm thấu
49. Cấu trúc nào sau đây không thuộc khái niệm membran:  
 A. Màng sinh chất      B. Màng xellulose      C. Màng lưới nội chất      D. Màng trong
50. Chức năng quan trọng nhất của nhân tế bào thực vật là:  
 A. Duy trì thông tin di truyền      B. Nhân thông tin di truyền      C. Truyền thông tin di truyền      D. Quan điểm khác
51. Nhân có 1 đặc điểm gì chung so với lục lạp và ty thể:  
 A. Cấu trúc      B. Kích thước      C. Số lượng      D. Chức năng
52. Thành phần hoá học quan trọng nhất của nhân là gì:  
 A. ADN      B. ARN      C. Protein      D. Lipit
53. Lục lạp và ty thể có điểm giống nhau:  
 A. Màng bao bọc      B. Hình thái      C. Phân bố      D. Chức năng
54. Cơ quan nào không chứa lục lạp:  
 A. Rễ      B. Thân      C. Lá      D. Hoa
55. Màng bao bọc của ty thể và lục lạp giống màng trong và thilacoit ở điểm này:  
 A. Cấu tạo      B. Phân bố      C. Chức năng      D. Quan điểm khác
56. Trong cây, ty thể chứa ở loại tế bào nào:  
 A. Tế bào mô phân sinh      B. Tế bào mô dẫn      C. Tế bào mô bì      D. Tế bào mô sống
57. Ty thể chứa ở cơ quan nào là nhiều nhất:  
 A. Hạt      B. Quả      C. Thân      D. Rễ
58. Số lượng ty thể vào giai đoạn nào là nhiều nhất:  
 A. Non      B. Ra hoa      C. Già      D. Chín
59. Quang hô hấp xảy ra ở cơ quan nào:  
 A. Riboxom      B. Peroxixom      C. Lysoxom      D. Glyoxixom
60. Tổng hợp protein xảy ra ở cơ quan nào:  
 A. Riboxom      B. Peroxixom      C. Lysoxom      D. Glyoxixom
61. Sự chuyển hoá lipit thành đường trong hạt nảy mầm xảy ra ở cơ quan nào:  
 A. Riboxom      B. Peroxixom      C. Lysoxom      D. Glyoxixom
62. Tiêu hoá các vật thể lạ xảy ra ở cơ quan nào:  
 A. Riboxom      B. Peroxixom      C. Lysoxom      D. Glyoxixom
63. Chức năng nào của protein là không đúng:  
 A. Tham gia cấu tạo nên chất nguyên sinh      B. Tham gia cấu tạo nên các enzym      C. Tham gia cấu tạo nên thành tế bào      D. Tham gia cấu tạo màng tế bào
64. Chức năng nào của protein có ý nghĩa quyết định nhất đối với cây:  
 A. Cấu tạo nên toàn bộ chất nguyên sinh      B. Cấu tạo nên các enzym      C. Điều chỉnh tính chống chịu      D. Điều chỉnh khả năng thích ứng
65. Khi bị biến tính, protein thường ở trạng thái nào:  
 A. Cấu trúc nguyên vẹn      B. Mang điện tích      C. Lắng kết      D. Phân giải
66. Stress nhiệt độ gây biến tính protein đã phá vỡ liên kết nào:  
 A. Liên kết ion      B. Liên kết kỵ nước      C. Liên kết hydro      D. Liên kết disulfit
67. Stress pH của đất gây biến tính protein đã phá vỡ liên kết nào:  
 A. Liên kết ion      B. Liên kết kỵ nước      C. Liên kết hydro      D. Liên kết disulfit
68. Stress điện thế oxi hoá khử của đất gây biến tính protein đã phá vỡ liên kết nào:

- A. Liên kết ion    B. Liên kết kỵ nước    C. Liên kết hydro    D. Liên kết disulfit
69. Dung môi hữu cơ gây biến tính protein đã phá vỡ liên kết nào:  
A. Liên kết ion    B. Liên kết kỵ nước    C. Liên kết hydro    D. Liên kết disulfit
70. Với các hoạt động sinh lý của màng sinh học thì thành phần cấu trúc nào có ý nghĩa quan trọng hơn:  
A. Protein    B. Phospholipid    C. Cả hai    D. Quan điểm khác
71. Loại cây nào có hàm lượng nước tự do cao nhất:  
A. Thủy sinh    B. Trung sinh    C. Ẩm sinh    D. Hạn sinh
72. Loại cây nào có hàm lượng nước liên kết cao nhất:  
A. Thủy sinh    B. Trung sinh    C. Ẩm sinh    D. Hạn sinh
73. Bộ phận nào của tế bào thực vật có hàm lượng nước cao nhất:  
A. Thành tế bào    B. Chất nguyên sinh    C. Các bào quan    D. Không bào
74. Nước tự do trong keo sinh chất và trong không bào có điểm giống nhau là:  
A. Tham gia phản ứng sinh hoá    B. Tham gia vào hoạt động thẩm thấu    C. Tham gia vào bay hơi nước    D. Tham gia vào cấu trúc chất nguyên sinh
75. Những thực vật có khả năng chống chịu cao thường có độ nhớt chất nguyên sinh:  
A. Thấp    B. Trung bình    C. Cao    D. Quan điểm khác
76. Biện pháp bón tro bếp (K) chống rét cho mạ xuân lúc gặp rét có ý nghĩa gì:  
A. Cung cấp dinh dưỡng    B. Giảm độ nhớt CNS về mức bình thường    C. Tăng quá trình trao đổi chất    D. Tăng trao đổi năng lượng
77. Thực vật có khả năng gì để tránh điểm đẳng điện gây biến tính protein:  
A. Điều chỉnh khả năng giữ nước    B. Điều chỉnh độ pH của chất nguyên sinh    C. Điều chỉnh trao đổi chất    D. Điều chỉnh khả năng thoát hơi nước
78. Về đặc tính chất lỏng thì chất nguyên sinh khác với nước ở đặc điểm nào:  
A. Khả năng vận động như chất lỏng    B. Khả năng căng bề mặt của chất lỏng    C. Khả năng tương tác trong chất lỏng    D. Khả năng co tròn lại của chất lỏng
79. Tại sao gọi chất nguyên sinh là chất nửa lỏng:  
A. Có sức căng bề mặt    B. Có độ nhớt    C. Có tính đàn hồi    D. Quan điểm khác
80. Đặc điểm nào có quan hệ nhiều nhất đến đặc tính chống chịu của cây:  
A. Khả năng vận động linh hoạt của chất nguyên sinh    B. Khả năng biến đổi độ nhớt của chất nguyên sinh    C. Khả năng đàn hồi của chất nguyên sinh    D. Khả năng căng bề mặt của chất nguyên sinh
81. Khi nào tế bào có sức hút nước bé nhất?  
A. Tế bào héo hoàn toàn    B. Tế bào thiếu bão hòa nước    C. Tế bào không còn sức trương P    D. Tế bào có sức trương âm (-P)
82. Sự hút trương chỉ xảy ra ở:  
A. Thành tế bào    B. Không bào    C. Các bào quan    D. Chất nguyên sinh
83. Trong cây, nước không đi theo hướng này:  
A. Tế bào có  $\Psi$  thấp đến TB có  $\Psi$  cao    B. Tế bào có  $\Pi$  thấp đến TB có  $\Pi$  cao    C. TB có  $\Psi_w$  cao đến TB có  $\Psi_w$  thấp    D. TB có  $\Psi_w$  thấp đến TB có  $\Psi_w$  cao
84. Loại cây nào có sức hút nước (S) cao nhất:  
A. Cây thủy sinh    B. Cây trung sinh    C. Cây hạn sinh    D. Cây mặn sinh
85. Loại cây nào có sức hút nước (S) thấp nhất:  
A. Cây thủy sinh    B. Cây trung sinh    C. Cây hạn sinh    D. Cây mặn sinh







## SỰ TRAO ĐỔI NƯỚC

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

■ *Nước từ đất vào rễ qua hệ thống lông hút, qua các tế bào nhu mô, các tế bào nội bì rồi vào mạch dẫn của rễ. Sức hút nước tăng dần là động lực cho nước đi từ đất vào rễ. Nước được vận chuyển từ rễ đi qua thân rồi đến bề mặt lá để thoát ra ngoài. Nước đi trong hệ thống mạch gỗ có cấu trúc chuyên hoá cho sự vận chuyển nước và động lực cơ bản để nước đi lên cao là sức kéo của thoát hơi nước ở lá. Sự thoát hơi nước đã mất đi 99% lượng nước hút vào nhưng là một quá trình sinh lý rất quan trọng liên quan chặt chẽ đến các hoạt động sinh lý khác trong cây.*

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

■ *Cần hiểu được các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, độ ẩm, pH của đất, nồng độ dung dịch đất, hàm lượng oxi trong đất... ảnh hưởng mạnh đến sự hút, vận chuyển và thoát hơi nước của cây.*

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

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

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

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

Để cho các hoạt động sống tiến hành bình thường thì các tế bào, mô và cây phải chứa một hàm lượng nước rất lớn. Nhìn chung thì hàm lượng nước trong cây đạt khoảng 70 - 90% khối lượng của cây. Tuy nhiên, hàm lượng nước trong cây thay đổi rất nhiều tùy theo các loại thực vật và mô khác nhau (Bảng 2.1.).

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

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

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

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

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

**\* Nước tham gia vào các phản ứng hóa sinh, các biến đổi chất trong tế bào.** Nước vừa là dung môi đặc hiệu cho các phản ứng, vừa tham gia trực tiếp vào các phản ứng trong cây. Chẳng hạn, nước cung cấp điện tử và H<sup>+</sup> cho việc khử CO<sub>2</sub> trong quang hợp, tham gia oxi hóa nguyên liệu hô hấp, tham gia vào các phản ứng thủy phân...

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

\* **Nước là chất điều chỉnh nhiệt trong cây.** Khi gặp nhiệt độ cao, quá trình bay hơi nước sẽ làm giảm nhiệt độ đặc biệt là của bộ lá, đảm bảo hoạt động quang hợp và các chức năng sinh lý khác tiến hành thuận lợi. Đồng thời, quá trình thoát hơi nước ở lá là động lực quan trọng nhất để hút nước và chất khoáng từ đất cung cấp cho các bộ phận trên mặt đất.

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

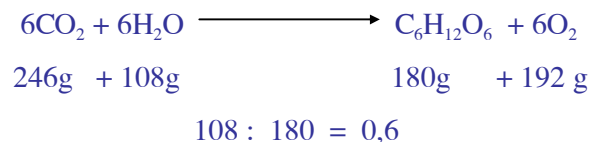
\* **Tế bào thực vật duy trì một sức trương P nhất định nhờ hấp thu nước** bằng con đường thẩm thấu vào không bào. Nhờ có sức trương P lớn mà đảm bảo cho tế bào luôn ở trạng thái no nước và cây ở trạng thái căng, tươi thuận lợi cho các hoạt động sinh lý và sinh trưởng phát triển của cây. Ngược lại, nếu thiếu nước thì sức trương của tế bào giảm xuống, tế bào co lại gây nên hiện tượng héo cho cây.

Như vậy, nước vừa tham gia cấu trúc nên cơ thể thực vật, vừa tham gia các biến đổi hóa sinh và các hoạt động sinh lý của cây, cũng như quyết định quá trình sinh trưởng phát triển, khả năng chống chịu của cây nên quyết định đến năng suất cây trồng. Khi thiếu nước, tất cả các quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lý diễn ra trong cơ thể đều bị đảo lộn, quá trình sinh trưởng và phát triển của cây bị kìm hãm, quá trình thụ phấn, thụ tinh không xảy ra làm giảm năng suất cây trồng.

### 1.3. Sự cân bằng về nước trong cây

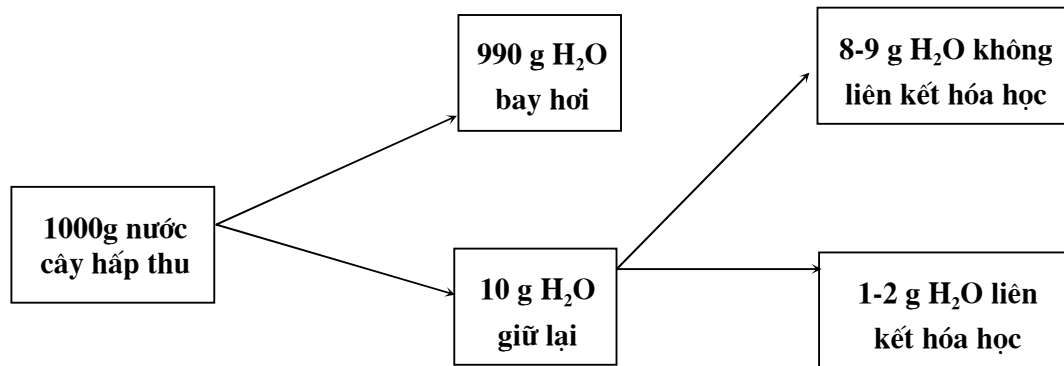
Do nước có nhiều vai trò sinh lý quan trọng như vậy đối với cây, nên trong đời sống của cây, chúng tiêu hao một lượng nước khổng lồ.

Về mặt lý thuyết, muốn tạo nên 1 gam glucit, cây phải tiêu tốn chỉ 0,6 gam nước:



Tuy nhiên, trong thực tế thì cây cần một lượng nước lớn hơn rất nhiều lần để tạo nên một đơn vị chất khô. Chẳng hạn, để tạo nên 1kg chất khô, cây lúa cần 300 kg nước, cây mía cần 200 kg còn cây lạc thì cần 400 kg nước... Như vậy, phần lớn lượng nước cây lấy vào cơ thể đều bị mất đi ngay qua quá trình thoát hơi nước diễn ra thường xuyên ở cây.

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



Nước không liên kết hóa học là nước cần để gây nên sự trương của keo nguyên sinh chất và thành tế bào, bảo đảm tính ổn định của keo sinh chất và biến đổi hóa sinh trong tế bào. Nước liên kết hóa học là nước được sử dụng trong quá trình quang hợp để tổng hợp nên chất hữu cơ cho cơ thể. Như vậy thì lượng 0,6 g nước đề cập ở trên là nước liên kết hoá học. Nó chiếm một phần rất nhỏ so với lượng nước tổng số mà cây cần để tồn tại và phát triển.

#### 1.4. Nước và sự phân bố của thực vật

Dựa vào mối quan hệ giữa thực vật và nhu cầu nước của chúng mà người ta chia thực vật thành các nhóm sinh thái khác nhau:

\* **Nhóm thực vật thủy sinh** bao gồm các thực vật sống trong nước, như các thực vật sống trong biển, sông, hồ ao hoặc trong ruộng nước...

**Thực vật sống trên cạn** bao gồm:

Thực vật ẩm sinh (*Hydrophyt*) gồm các thực vật sống ở nơi ẩm ướt, có độ ẩm không khí cao.

Thực vật trung sinh (*Mesophyt*) sống ở nơi có độ ẩm trung bình như đa số cây trồng của chúng ta. Đa số cây trồng của chúng ta thuộc nhóm này.

Thực vật hạn sinh (*Xelophyt*) là những thực vật thích ứng với những nơi khô hạn như các vùng sa mạc, các vùng cát Miền Trung... Thực vật hạn sinh bao gồm cả thực vật mọng nước (*Succulent*) và thực vật chịu mặn (*Halophyt*)

Sự trao đổi nước của thực vật bao gồm các quá trình diễn ra liên tục như sau: Sự hút nước từ đất vào rễ, sự vận chuyển nước đi trong cây và cuối cùng là sự thoát hơi nước qua bề mặt lá vào không khí xung quanh. Mối quan hệ giữa các quá trình trao đổi nước trong cây được thể hiện qua sự cân bằng nước.

## 2. SỰ HÚT NƯỚC CỦA RỄ CÂY

### 2.1. Cơ quan hút nước

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

- Để thỏa mãn nhu cầu nước của cây, hệ thống lông hút của rễ phát triển với qui mô và tốc độ rất cao. Chúng ta tham khảo bộ rễ của một cây lúa mì mùa đông của Potmitrop và Ditme như sau: Tổng chiều dài của lông hút hơn 10 000 km; tổng diện tích bề mặt của nó lớn gấp 230 lần các bộ phận trên mặt đất. Mỗi ngày có khoảng 110 triệu lông hút mới ra đời với chiều dài 80 km. Đối với cây to thì số lượng của lông hút càng lớn hơn rất nhiều. Ví dụ như trên 1 mm<sup>2</sup> bề mặt rễ ngô có đến 400 lông hút, đậu Hà Lan có 230 lông hút và cây rừng có khoảng 700 đến 1200 lông hút. Các cây hòa thảo có bộ rễ ăn sâu 60 - 160 cm, cây song tử diệp (như các cây họ đậu) rễ có thể ăn sâu đến 180 - 520 cm, các cây ăn quả có rễ ăn sâu trên 5 m.

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

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

#### \* Các dạng nước trong đất

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

và nước càng tăng lên, độ linh động của nước trong đất giảm xuống, khả năng giữ nước của đất tăng lên và rễ cây hút nước khó khăn hơn. Vậy, trong đất tồn tại dạng nước nào và khả năng sử dụng của chúng như thế nào?

**- Nước trọng lực**

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

**- Nước mao quản**

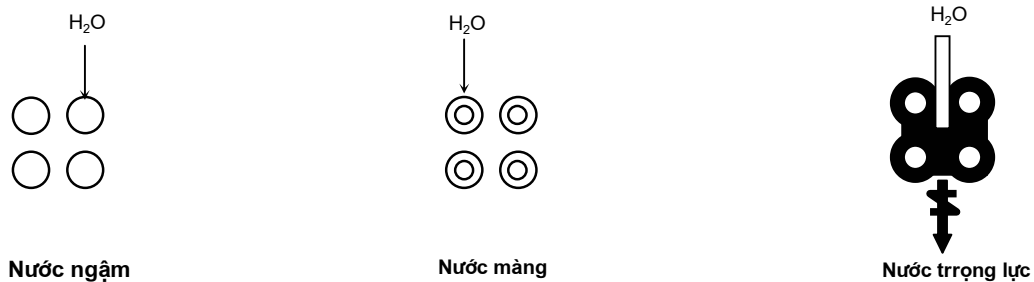
Đất có kết cấu hạt và tạo nên rất nhiều mao quản trong đất. Nhờ lực mao quản mà nước được lấp đầy trong các mao quản tạo nên nước mao quản. Nước mao quản là dạng nước chủ yếu rất có ý nghĩa sinh học đối với cây và cây có khả năng lấy dễ dàng.

**- Nước màng và nước ngậm**

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

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

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



**Hình 2.1.** Các dạng nước trong đất



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

**\* Hệ số héo của đất**

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

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

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

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

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

Mối quan hệ giữa hệ số héo của các loại đất khác nhau đối với các cây trồng khác nhau có thể tham khảo ở bảng 2.2 và 2.3.

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

Loại đất	Hệ số héo (%)	Nước ngậm (%)	Hàm lượng nước bão hòa hoàn toàn (%)	Nước sử dụng được (%)
Cát khô	0,9	0,5	23,4	22,5
Cát mịn	2,6	1,5	28,0	25,4
Sét pha nhẹ	4,8	2,3	33,4	28,6
Sét pha nặng	9,7	6,5	47,2	37,5
Đất sét nặng	16,2	13,2	64,6	48,4

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

Loại Thực vật	Cát		Sét pha		Đất sét nặng
	Cát khô	Cát mịn	Nhẹ	Nặng	
Ngô	1,07	3,1	6,5	9,9	15,5
Cao lương	0,94	3,6	5,9	10,0	14,1
Lúa mì	0,88	3,3	6,3	10,3	14,5
Đậu	1,02	3,3	6,9	12,4	16,6
Cà chua	1,11	3,3	6,9	11,7	15,3
Lúa	0,96	2,7	5,6	10,1	15,0

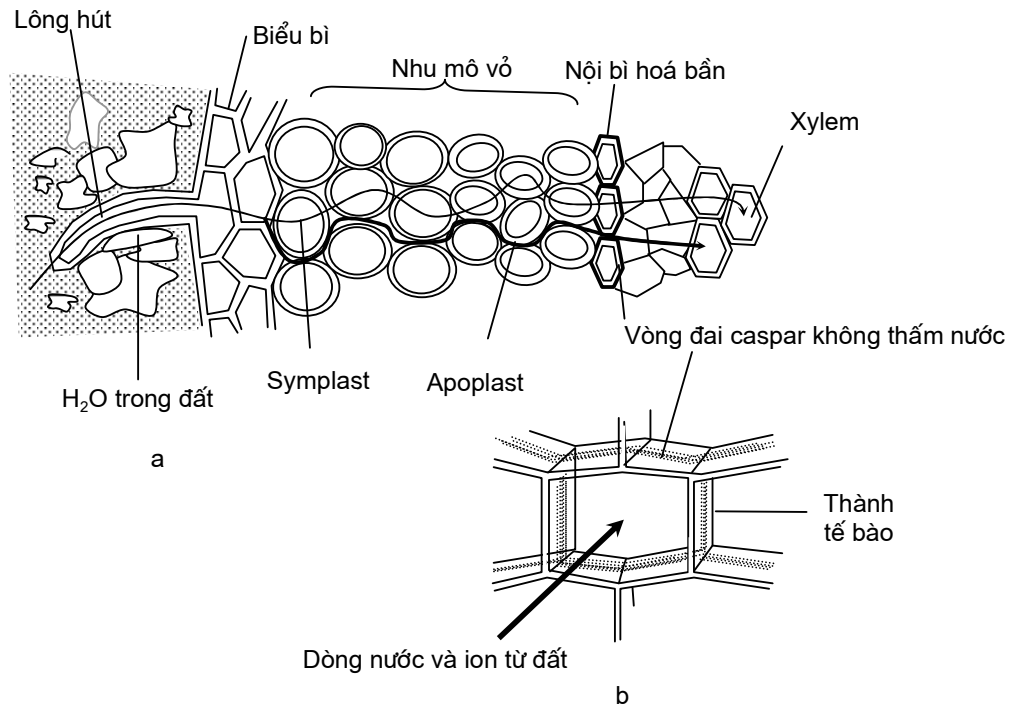
Như vậy, hệ số héo chỉ sai khác đáng kể giữa các loại đất khác nhau mà không sai khác mấy giữa các thực vật khác nhau trong cùng một loại đất vì khi lượng nước mao quản đã hết thì sức giữ nước của đất tăng lên mạnh nên dù các hệ rễ có khác nhau về sức hút nước cũng không có khả năng lấy được nước nữa.

### **2.3. Sự vận động của nước từ đất vào rễ**

#### **\* Con đường nước đi từ đất vào mạch dẫn**

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

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



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

**\* Các con đường nước đi trong tế bào (Hình 2.3)**

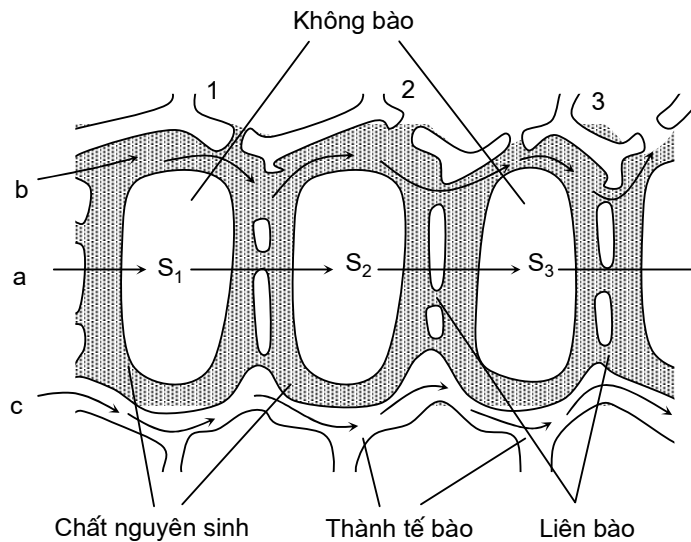
Nước đi qua hàng loạt các tế bào sống trước khi vào mạch gỗ bằng ba con đường:

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

- Nước đi trong hệ thống chất nguyên sinh gọi là *symplast*. Chất nguyên

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

- Nước đi trong hệ thống thành vách tế bào gọi là *apoplast*. Trong thành vách tế bào có cả một hệ thống mao quản thông suốt với nhau, qua đó nước có thể chảy từ ngoài vào trong. Tuy nhiên đến vòng đai caspar (tế bào nội bì hoá bản 4 mặt, 2 mặt không hoá bản) thì nước bị chặn lại, nước phải xuyên qua tế bào nội bì nhờ hệ thống chất nguyên sinh (symplast) ở hai mặt thành chưa hoá bản, sau đó lại đi vào thành tế bào của tế bào nhu mô ruột để vào mạch dẫn. Động lực chi phối nước đi trong hệ thống apoplast là lực hút của các mao quản, lực trương của keo trong thành tế bào...



**Hình 2.3.** Sơ đồ về các con đường đi của nước trong các tế bào rễ

a. Con đường không bào    b. Con đường symplast    c. Con đường apoplast

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

### 2.4.1. Nhân tố ngoại cảnh và sự hút nước

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

#### \* Nhiệt độ của đất

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

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

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

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

- Sự thoát hơi nước trên bề mặt lá bị giảm làm giảm động lực quan trọng cho dòng nước đi trong mạch dẫn tức làm giảm lực kéo của sự thoát hơi nước ở lá.

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

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

Ở nước ta, về mùa đông khi nhiệt độ hạ thấp đến mức rét hại (< 12°C) thì một số cây trồng như mạ xuân thường bị chết rét. Rễ cây một mặt bị tổn thương, mặt khác không thể lấy nước được nên mất cân bằng nước thường xuyên. Trong trường hợp đó ta cần có biện pháp chống rét như che chắn bằng polyetylen, bón tro bếp, tốt hơn là tránh gieo vào các đợt có rét đậm...

Nhiệt độ tối ưu cho sự hút nước ở các cây trồng nhiệt đới vào khoảng 25 - 30°C. Đây là nhiệt độ sinh lý tối ưu đối với thực vật nên nó kích thích sự hút nước.

Nhiệt độ của đất tăng lên trên giới hạn 30 - 40°C thì sự hút nước của các cây trồng bị ức chế. Sự ức chế này là do hoạt động sống của chất nguyên sinh bị rối loạn khi gặp nhiệt độ cao và có thể bị biến tính, đặc biệt là hệ thống lông hút vốn rất mẫn cảm với nhiệt độ.

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

#### **\* Nồng độ oxi trong đất**

- Sự hút nước của rễ cây là một quá trình sinh lý nên rất cần năng lượng của quá trình hô hấp của rễ. Vì vậy, nồng độ oxi trong đất có ảnh hưởng đáng kể đến sự hút nước. Do vậy, nếu thiếu oxi trong đất như đất bí, đất ngập nước... hệ rễ sẽ hô hấp yếm khí và thiếu năng lượng cho hút nước. Điều đó thường xảy ra với các cây trồng trên cạn khi ngập nước vì oxi đã bị đuổi ra khỏi các mao quản của đất. Một số cây có hệ rễ luôn ngập trong nước như lúa, sù vẹt, cói, sen súng... thường xuyên thiếu oxi trong đất, nhưng các thực vật này có hệ thống thông khí từ các cơ quan trên mặt đất xuống rễ để dẫn oxi xuống cung cấp cho hệ rễ, đồng thời hệ rễ của chúng có khả năng chịu được hàm lượng oxi trong đất thấp hơn các thực vật khác.

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

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

#### **\* Nông độ dung dịch đất**

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

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

- Trong sản xuất, người ta chọn tạo các giống chống chịu mặn cho các vùng đất nhiễm phèn, mặn. Các giống này một mặt có áp suất thẩm thấu cao mặt khác chúng có khả năng điều chỉnh thẩm thấu để tự tăng áp suất thẩm thấu khi gặp môi trường mặn. Trong trường hợp gặp mặn, cần làm giảm nồng độ dung dịch đất bằng biện pháp tháo chua, rửa mặn bằng nước ngọt, đào rãnh lên liếp để hạ phèn xuống tầng đất sâu, giảm nồng độ khoáng ở tầng canh tác...

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

#### **2.4.2. Hạn sinh lý**

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

#### **\* Các trường hợp hạn sinh lý**

- Nhiệt độ đất quá thấp: Khi nhiệt độ của đất quá thấp, rễ cây không thể hấp thu được nước do:

+ Độ nhớt của nước và độ nhớt của chất nguyên sinh của rễ đều tăng nên cản trở sự vận động của nước vào rễ.

+ Hô hấp của rễ giảm nên năng lượng cho sự hút nước thiếu.

Rễ cây không lấy được nước mặc dù trong đất có nhiều nước sử dụng, trong lúc đó các bộ phận trên mặt đất vẫn bay hơi nước. Kết quả là cây mất cân bằng nước và bị héo.

Trường hợp này thường xảy ra vào mùa đông khi nhiệt độ không khí và đất xuống quá thấp, một số cây trồng kém chịu rét thường héo và có thể chết. Chẳng hạn, mạ xuân khi gặp nhiệt độ hạ thấp không lấy được nước và chết. Nhiều năm, nông dân phải gieo mạ nhiều lần.

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

- Nồng độ dung dịch đất quá cao: Nếu nồng độ dung dịch đất cao hơn nồng độ dịch bào của rễ thì rễ cây không lấy được nước, mất cân bằng nước xảy ra gây hạn sinh lý. Đây là trường hợp thường gặp khi nước mặn tràn qua làm cho cây trồng bị héo hoặc bón phân khoáng tập trung đồng thời làm rễ cây không lấy được nước, nhất là lúc gieo hạt, hạt không nảy mầm được.

#### **\* Biện pháp khắc phục hạn sinh lý**

Nếu gặp hạn đất và hạn không khí thì biện pháp chống hạn là tưới nước vào đất hay phun lên cây. Trong trường hợp hạn sinh lý, để khắc phục hạn, người ta không thể dùng biện pháp tưới nước cho cây mà cần có các biện pháp khắc phục nguyên nhân gây hạn sinh lý.

Trong trường hợp gặp hạn sinh lý do thiếu oxi trong đất thì phải tìm cách cung cấp oxi cho rễ cây như các biện pháp làm đất, phá váng, sục bùn...

Trong trường hợp đất mặn, ta tìm biện pháp giảm nồng độ dung dịch đất như cho nước vào pha loãng nồng độ muối, đào rãnh sâu ép phèn để giảm nồng độ ion ở lớp đất mặt...

Ta cần bố trí thời vụ hợp lý để tránh các đợt rét trong năm và có thể che chắn để chống rét cho cây trồng lúc có nhiệt độ không khí hạ thấp...

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

### 3. QUÁ TRÌNH VẬN CHUYỂN NƯỚC TRONG CÂY

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

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

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

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

Trong chặng thứ nhất và thứ ba, nước đi trong một vài lớp tế bào nên gọi là sự vận chuyển nước gần. Còn ở chặng thứ hai, nước đi trong hệ thống mạch dẫn với khoảng cách có khi đến hàng chục mét (với các cây cao) hay trên trăm mét (với các cây dây leo trong rừng) nên được gọi là sự vận chuyển nước xa.

#### 3.1. Sự vận chuyển nước gần

##### \* Đặc trưng của sự vận chuyển gần

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

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

##### \* Các con đường nước đi của nước trong các tế bào sống

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

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

#### 3.2. Sự vận chuyển nước xa

##### \* Đặc trưng của sự vận chuyển xa

- Nước đi với khoảng cách rất dài trong hệ thống mạch dẫn từ rễ đến lá. Độ dài của hệ thống này phụ thuộc vào chiều cao của cây.



- Điều quan trọng là nước được vận chuyển trong một hệ thống có cấu trúc chuyên hóa cho sự vận chuyển nước. Đó là hệ thống mạch dẫn nước gồm các quản bào và mạch gỗ tạo nên một hệ thống mao quản thông suốt từ rễ đến lá.

**\* Cấu trúc của hệ thống vận chuyển nước**

Hệ thống mạch dẫn nước trong cây là một tổ chức có cấu trúc hoàn hảo cho sự vận chuyển nước một cách hiệu quả nhất. Tùy theo mức độ tiến hóa mà có hai loại cấu trúc: Các quản bào phát triển mạnh nhất ở thực vật hạt trần như thông, phi lao... Còn cấu trúc mạch gỗ thì lại phát triển mạnh ở thực vật hạt kín như các cây trồng của chúng ta.

**- Hệ thống quản bào**

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

**- Hệ thống mạch gỗ (xylem)**

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

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

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

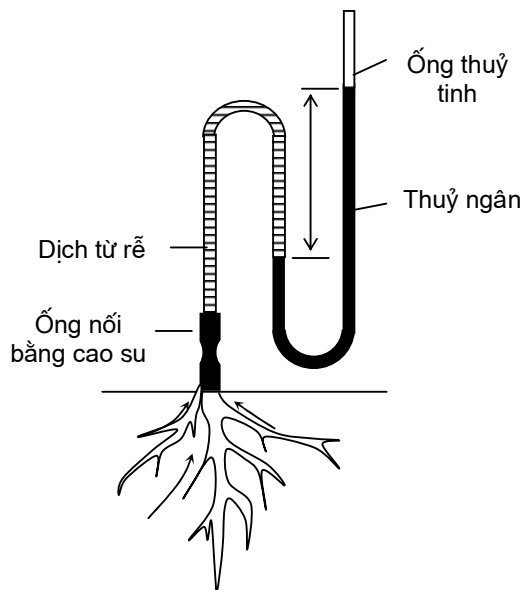
**\* Động lực của sự vận chuyển nước trong cây**

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

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

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

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



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

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

Nếu ta dùng một chuông thủy tinh chụp lên cây lúa chẳng hạn thì một thời gian sau hơi nước trong chuông sẽ bão hòa và nước không bay hơi nữa. Ta thấy có những giọt nước ứ đọng lại đầu các lá như những giọt sương, đó là hiện tượng ứ giọt. Hiện tượng

này cũng chứng tỏ có một áp suất rễ đẩy nước đi lên và chúng đi qua các thủy khổng trên đầu các lá tạo nên các giọt sương.

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

#### **- Sức kéo của thoát hơi nước**

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

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

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

#### **- Động lực hỗ trợ khác**

Các mao quản nước trong mạch dẫn tạo nên các sợi nước rất mỏng manh. Các sợi nước này có đầu trên bị kéo một lực rất căng do thoát hơi nước, nhưng các sợi nước mỏng manh này không hề bị đứt đoạn tạo nên các bọt khí làm tắc nghẽn mạch. Có được điều đó là do có hai lực hỗ trợ là lực liên kết giữa các phân tử nước (lực nội tụ) và lực bám giữa các phân tử nước với thành mạch dẫn. Giữa các phân tử nước tồn tại lực liên kết hydro. Tuy đây là lực liên kết yếu, nhưng các phân tử nước đã tạo thành một chuỗi liên tục kéo theo nhau đi lên cao.

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

Nước đi trong hệ thống mạch dẫn của cây là một bộ phận quan trọng trong vòng tuần hoàn nước trong hệ thống sinh thái đất - cây - không khí. Vòng tuần hoàn đó quyết định bởi sự chênh lệch khá lớn giữa sức hút nước (thế nước) giữa đất, cây và khí quyển. Đây cũng chính là động học của dòng nước đi liên tục trong cây (Bảng 2.4.).

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

Hệ thống sinh thái	S (atm)	$\Delta S$ (atm)
Đất	0,5	
Rễ cây	2,0	1,5
Thân cây	5,0	3,0
Lá cây	15,0	10
Không khí	1000	985

#### 4. SỰ THOÁT HƠI NƯỚC CỦA LÁ

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

Hai quá trình *bay hơi nước* và *thoát hơi nước* có chung bản chất vật lý là nước từ thể lỏng chuyển thành thể hơi và khuếch tán vào môi trường xung quanh. Tuy nhiên, *sự bay hơi nước* chỉ sự khuếch tán của nước qua mặt thoáng có diện tích lớn như ao, hồ, biển hay vũng nước...(sự bay hơi nước qua lỗ lớn). Còn *sự thoát hơi nước* là quá trình bay hơi nước qua các lỗ có kích thước rất bé như các lỗ khí khổng thông giữa gian bào thịt lá và không khí xung quanh lá (bay hơi nước qua lỗ bé).

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

#### 4.1. ý nghĩa của quá trình thoát hơi nước

\* *Thoát hơi nước để cho khí khổng mở ra*, qua đó CO<sub>2</sub> xâm nhập vào lá để cung cấp cho quá trình quang hợp tổng hợp nên các chất hữu cơ cho cây. Như vậy, sự thoát hơi nước và quang hợp của lá có mối quan hệ mật thiết với nhau. Nhờ có thoát hơi nước mà khí khổng mới mở ra để cho CO<sub>2</sub> đi vào. Nếu hạn chế mất nước bằng cách đóng khí khổng thì CO<sub>2</sub> không thể vào lá và quang hợp bị ức chế. Chính vì vậy mà nhà sinh lý thực vật nổi tiếng người Nga Timiriadep đã nói: "*Cây phải chịu thoát hơi nước một cách bất hạnh để mà dinh dưỡng tốt...*" Stocker đã ví mối quan hệ giữa hai quá trình đó là sự mâu thuẫn giữa "*đói*" và "*khát*". Thực vậy, cây muốn hạn chế hạn nguy hiểm bằng cách đóng khí khổng lại để tránh cơn "*khát*" nước thì sẽ tự đưa mình vào chỗ "*đói*" không thể cứu vãn nổi...

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

\* *Thoát hơi nước sẽ tạo nên một động lực quan trọng nhất cho sự hút và vận chuyển của dòng nước đi trong cây.*

Như phần trên đã trình bày, do sự chênh lệch quá lớn của sức hút nước (thế nước) giữa lá và khí quyển mà làm cho quá trình thoát hơi nước diễn ra thường xuyên, tạo nên động lực cho dòng nước đi lên. Sức kéo của thoát hơi nước ở lá là rất lớn, có thể vài chục atm và là động lực quan trọng nhất để đưa dòng nước đi lên cao. Với những cây cao lớn thì động lực này có ý nghĩa quyết định để đưa nước lên tận đỉnh ngọn.

\* *Sự thoát hơi nước làm giảm nhiệt độ bề mặt lá.*

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

\* *Sự thoát hơi nước và dinh dưỡng khoáng có quan hệ mật thiết.*

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

## 4.2. Các chỉ tiêu đánh giá sự thoát hơi nước

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

### \* *Cường độ thoát hơi nước*

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

Cường độ thoát hơi nước là một chỉ tiêu biến động rất nhiều tùy theo các loài thực vật, các giai đoạn sinh trưởng khác nhau và điều kiện sinh thái khác nhau. Cường độ thoát hơi nước của các thực vật khác nhau dao động nhiều trong phạm vi 15 - 250 g/  $\text{m}^2$  lá/ giờ.

### Ý nghĩa của chỉ tiêu này

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

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

### \* *Hệ số thoát hơi nước*

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

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

### \* *Hiệu suất thoát hơi nước*

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

### \* *Thoát hơi nước tương đối*

Thoát hơi nước tương đối là tỷ số so sánh giữa lượng nước thoát đi qua bề mặt lá so với lượng nước bay hơi qua mặt thoáng có cùng diện tích với lá trong cùng một thời gian

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

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

### 4.3. Sự thoát hơi nước qua cutin

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

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

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

### 4.4. Sự thoát hơi nước qua khí khổng

Khí khổng là những khe hở nhỏ trên biểu bì của lá (cả mặt trên và dưới) thông giữa các khoảng gian bào của thịt lá với không khí bên ngoài, qua đó hơi nước từ bên trong các khoảng gian bào khuếch tán ra ngoài không khí và ngược lại  $\text{CO}_2$  từ không khí đi vào lá.

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

\* **Giai đoạn thứ nhất** là nước từ thể lỏng chuyển thành thể hơi trong các tế bào thịt lá và khuếch tán vào các khoảng gian bào thịt lá. Giai đoạn này phụ thuộc vào tổng diện tích các khoảng gian bào thịt lá. Ở dưới lớp biểu bì, đặc biệt là biểu bì dưới, các tế bào

mô khuyết sắp xếp không chặt như mô đậu nên để nhiều khoảng trống tạo nên một hệ thống gian bào thông với các khí khổng. Nói chung thì tổng diện tích các khoảng gian bào thịt lá là rất lớn, có thể gấp 6 - 9 lần diện tích của lá. Như vậy thì thể tích các gian bào trong lá là rất lớn và hơi nước trong khoảng gian bào gần như luôn bão hòa.

**Bảng 2.5. Sự thoát hơi nước cực đại và qua cutin trong điều kiện tự nhiên**  
(mg nước/ dm<sup>2</sup> lá / giờ trên cả hai mặt lá)

Loại thực vật	Lượng hơi nước thoát ra		
	Tổng số (khí khí khổng mở)	Qua cutin (khí khí khổng khép)	Qua cutin so với tổng số (%)
Cỏ hai lá mầm ưa sáng	1700 - 2500	200 - 300	10 - 20
Cỏ hai lá mầm ưa tối	500 - 1000	50 - 250	10 - 25
Cây thảo chịu hạn	1500 - 3000	250 - 300	15 - 25
Cây lá cứng thường xanh	500 - 1100	50 - 100	7 - 15
Cây lá kim thường xanh	450 - 550	12 - 15	3
Cây rừng ưa sáng	800 - 1200	90 - 110	10 - 20
Cây rừng chịu bóng	400 - 700	80 - 110	15 - 18
Cây ăn quả	400 - 1000	80 - 160	10 - 20
Nho	400 - 500	80 - 90	17 - 24

- **Giai đoạn thứ hai** là sự khuếch tán của hơi nước trong các khoảng gian bào qua khí khổng để ra ngoài không khí. Khi khí khổng hé mở thì quá trình này diễn ra ngay lập tức. Đây là giai đoạn quan trọng nhất quyết định cho toàn bộ quá trình thoát hơi nước của cây.

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

#### **4.4.1. Hình thái và phân bố của khí khổng**

- Khí khổng là do tế bào biểu bì lá tạo nên để làm chức năng thoát hơi nước và cho khí CO<sub>2</sub> xâm nhập. Nó phân bố ở hai mặt của lá và các phần non của thân, cành, quả... Thông thường thì mặt dưới lá có số khí khổng nhiều hơn mặt trên, nhưng các thực vật có lá phân bố thẳng đứng như lúa thì khí khổng hai mặt gần bằng nhau, còn thực vật nằm trên mặt nước như lá sen thì khí khổng chỉ có mặt trên mà thôi.



- Kích thước và số lượng khí khổng thay đổi tùy theo loài thực vật và các giai đoạn phát triển khác nhau. Nhìn chung, trên 1 cm<sup>2</sup> bề mặt lá số lượng khí khổng dao động từ vài nghìn đến vài chục vạn cái.

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

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

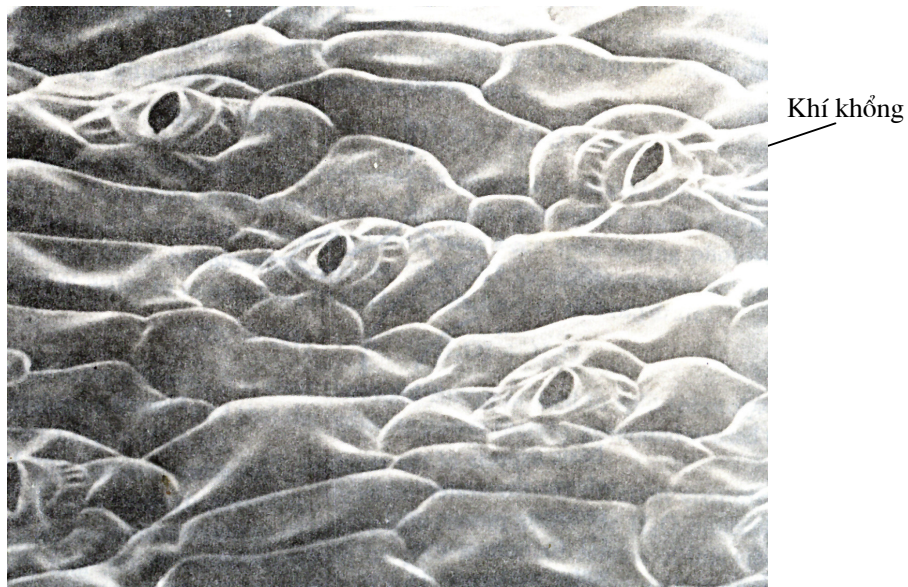
Loại thực vật	Số khí khổng/mm <sup>2</sup>		Kích thước khí khổng (dài x rộng) ( μm )	Diện tích khí khổng mở to nhất (μm <sup>2</sup> )	Diện tích k.không so dt lá (%)
	Biểu bì trên	Biểu bì dưới			
Lúa mì	33	14	38 x 7	209	0,52
Ngô	52	68	19 x 5	75	0,82
Kiều mạch	25	23	38 x 8	239	0,98
Hương dương	85	156	22 x 8	136	3,13
Đậu đũa	40	281	7 x 3	17	0,54
Khoai tây	51	161	13 x 6	61	0,85
Cà chua	12	130	-	-	-
Táo	-	400	14 x 12	132	3,28
Sen	46	-			

Điều đó được giải thích bằng hiện tượng được gọi là *hiệu quả mép*. Các phân tử hơi nước ở mép lỗ khuếch tán nhanh hơn những phân tử nước ở giữa lỗ vì các phân tử nước ở giữa va chạm nhau và rất khó thoát ra khỏi lỗ để bay ra ngoài. Sự khuếch tán của các phân tử hơi nước ở mép lỗ nhanh hơn ở giữa gọi là *hiệu quả mép*. Sự bay hơi nước qua lỗ nhỏ có hiệu quả mép lớn hơn nhiều so với qua lỗ lớn vì tổng chu vi của các lỗ nhỏ sẽ lớn

#### 4.4.2. Cấu tạo của khí khổng

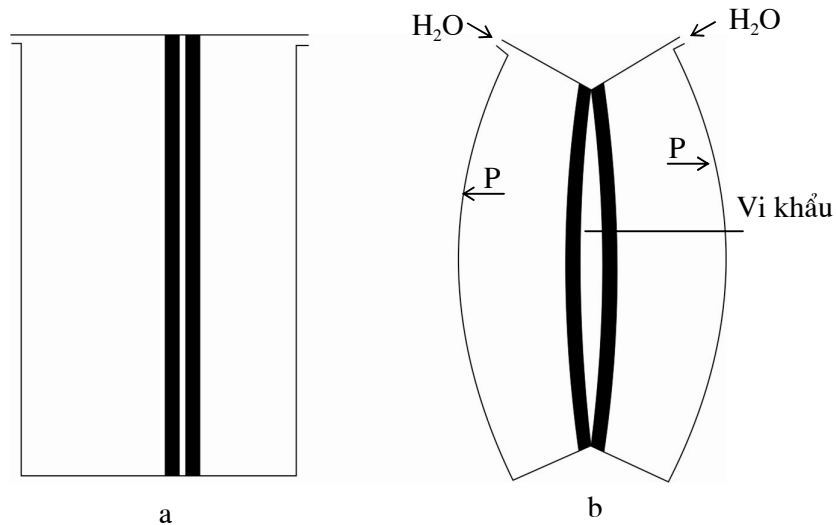
Khí khổng được cấu tạo từ hai tế bào bảo vệ có hình bầu dục như quả thận hay hạt đậu quay vào nhau để một khe hở nhỏ liên thông giữa khoảng gian bào thịt lá với không khí xung quanh gọi là vi khẩu (Hình 2.7). Các tế bào khí khổng có đặc điểm sau:

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



**Hình 2.5.** Khí khổng mở ở biểu bì mặt dưới của lá (ảnh kính hiển vi điện tử)

Để chứng minh cho vai trò của cấu trúc đó trong sự vận động đóng mở của khí khổng, ta quan sát mô hình sau (Hình 2.6. ). Ta tạo ra một khí khổng nhân tạo bằng cao su với 2 khối chữ nhật dính nhau ở đầu trên và dưới. Mép trong rất dày mà mép còn lại rất mỏng. Ta bơm không khí (hoặc nước vào) để tạo nên sức trương nước như trong tế bào khí khổng khi hút nước vào. Nếu sức trương ép lên thành còn nhỏ thì hai “tế bào” còn khép lại. Nhưng nếu sức trương tăng lên thì hai “tế bào” cong lại để khe hở ngày càng lớn (tức khí khổng mở ra). Nếu thoát hơi hoặc nước ra thì chúng quay dần về như cũ (tức khí khổng đóng lại). Hoạt động của mô hình này cũng tương tự như hoạt động đóng mở của tế bào khí khổng khi hút nước vào.



**Hình 2.6.** Mô hình bằng cao su mô phỏng sự đóng mở của khí khổng nhờ mép trong dày hơn mép ngoài và do sức trương gây ra

a. Mép trong dày hơn mép ngoài

b. Khi bơm căng nước vào mép ngoài dẫn nhanh hơn tạo nên vi khẩu ở giữa (giống như hai tế bào khí khổng)

- Tế bào khí khổng có chứa nhiều lục lạp và các hạt tinh bột. Đây là đặc điểm mà các tế bào biểu bì khác không có. Đặc điểm cấu tạo này giúp cho sự điều chỉnh tế bào khí khổng đóng mở nhờ tế bào khí khổng hoạt động quang hợp. Lúc cần thiết thì tinh bột sẽ phân huỷ thành đường để làm tăng áp suất thẩm thấu của tế bào khí khổng giúp cho tế bào khí khổng hút nước vào để tăng sức trương.

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

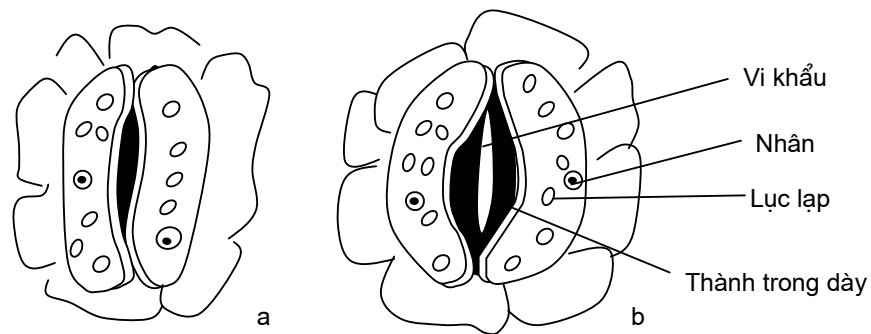
#### 4.4.3. Quy luật vận động của khí khổng

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

Các thực vật mọng nước (CAM) sống ở sa mạc khô nóng có sự thích nghi bằng cách đóng khí khổng vào ban ngày để hạn chế thoát hơi nước còn ban đêm thì mở ra để đồng hóa CO<sub>2</sub>.

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

Lúc mưa to và kéo dài thì khí khổng có thể bị đóng lại do các tế bào xung quanh trương nước và ép lên tế bào khí khổng làm khí khổng khép một cách thụ động.



**Hình 2.7.** Cấu tạo của tế bào khí khổng điển hình

a. Khí khổng đóng      b. Khí khổng mở

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

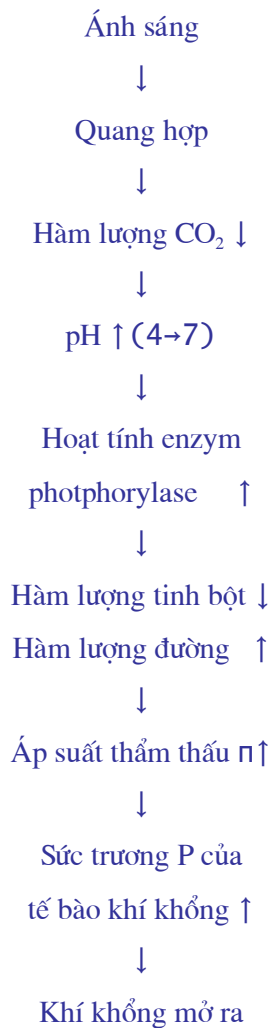
Lý thuyết giải thích cơ chế điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng dựa trên sự thay đổi sức trương P của tế bào khí khổng và cấu trúc khác nhau của mép ngoài và trong của tế bào khí khổng là quan điểm đúng đắn. Khi tế bào khí khổng hút nước vào thì sức trương P tăng lên, tế bào khí khổng no nước và do cấu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

Nguyên nhân nào gây nên sự biến đổi của P? Có nhiều quan điểm giải thích cơ chế gây nên sự biến đổi sức trương P trong tế bào khí khổng. Nhìn chung, khi có ánh sáng thì khí khổng mở ra và không có ánh sáng thì khí khổng đóng lại. Vậy mối quan hệ giữa ánh sáng và dòng mở khí khổng là gì? Có 2 quan điểm giả thích vai trò của ánh sáng là hoạt động quang hợp (ánh sáng đỏ) và vai trò ánh sáng xanh.

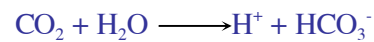
- **Hoạt động quang hợp (ánh sáng đỏ):** Quan điểm điều chỉnh đóng mở khí khổng được sử dụng lâu nay dựa trên hoạt động quang hợp của tế bào khí khổng. Có thể gọi

quan điểm giải thích cơ chế đóng mở khí khổng này là lý thuyết cổ điển của sự đóng mở khí khổng.

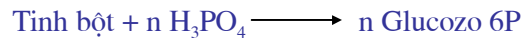
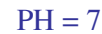
Lý thuyết cổ điển được minh họa và giải thích ở hình 2.8.



Ngoài sáng, do có lực lạp nên tế bào khí khổng làm nhiệm vụ quang hợp, dẫn đến giảm hàm lượng CO<sub>2</sub> trong tế bào khí khổng. Do hàm lượng CO<sub>2</sub> giảm mà pH tăng lên từ 4 đến 7 vì CO<sub>2</sub> trong môi trường thể hiện một axit yếu:



pH tối thích cho hoạt động của photphorylase là 7. Phản ứng thủy phân tinh bột diễn ra (Tế bào khí khổng có nhiều hạt tinh bột) nhờ sự xúc tác của enzym photphorylase:



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

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

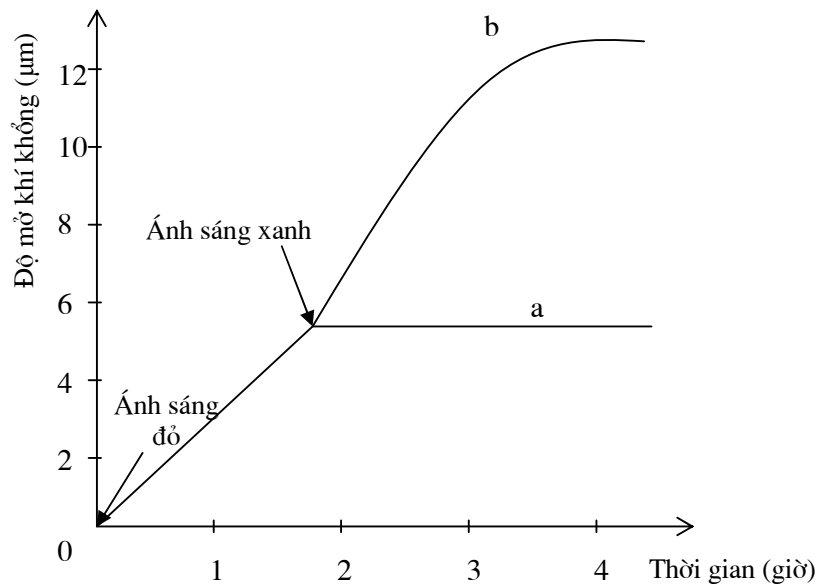
**Hình 2.8. Sơ đồ các giai đoạn cơ bản dẫn đến sự mở của khí khổng**

### - Vai trò điều chỉnh của ánh sáng xanh

Gần đây các nhà khoa học đã phát hiện ra phổ ánh sáng xanh (400-600 nm) có khả năng kích thích nhiều phản ứng biến đổi ở thực vật trong đó có việc điều chỉnh đóng mở

của khí khổng. Các nghiên cứu chỉ ra rằng phản ứng mở khí khổng được kích thích bởi ánh sáng là kết quả đan xen của hai hệ thống quang nhận tách biệt: một phụ thuộc vào quang hợp của tế bào khí khổng và một phụ thuộc vào ánh sáng xanh.

Một thí nghiệm đã chứng minh rõ sự mở khí khổng là bằng chứng của hai phản ứng đó là thí nghiệm chiếu hai dòng ánh sáng (đỏ và xanh) và quan sát sự mở của khí khổng. Trong thí nghiệm này, ánh sáng đỏ được chiếu để bảo hoà phản ứng quang hợp và sau đó chiếu bổ sung ánh sáng xanh khi kích thước khí khổng đã mở bão hoà (Hình 2.7). Kết quả là việc cộng thêm ánh sáng xanh đã gây ra sự mở rất nhanh khí khổng để đạt đến kích thước cực đại. Điều này không thể giải thích chỉ trên cơ sở phản ứng quang hợp mà sự mở khí khổng là do cả hai phản ứng, trong đó phản ứng ánh sáng xanh có vai trò rất quan trọng trong việc mở khí khổng.



**Hình 2.9.** Ảnh hưởng của ánh sáng xanh đến sự mở của khí khổng (trên nền ánh sáng đỏ)

- a. Độ mở khí khổng bão hoà khi chiếu ánh sáng đỏ.
- b. Khí khổng tiếp tục mở to khi bổ sung ánh sáng xanh.

Bản chất của phản ứng ánh sáng xanh lên sự đóng mở của khí khổng:

Bất cứ một phản ứng nào của cây liên quan đến ánh sáng thì phải có một sắc tố hấp thụ ánh sáng đó và từ đó gây nên những biến đổi đặc trưng trong cây. Trong quang hợp thì diệp lục (chlorophin) là chất quang nhận ánh sáng để biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học tích lũy trong các chất hữu cơ. Trong phản ứng mở khí khổng thì diệp lục cũng hấp thụ ánh sáng đỏ để gây nên phản ứng quang hợp của tế bào khí khổng. Còn trong phản ứng mở khí khổng bởi ánh sáng xanh thì chất quang nhận ánh

sáng là một carotenoid là zeaxanthin. Zeaxanthin hấp thu ánh sáng xanh và gây nên biến đổi trong tế bào khí khổng theo hướng tăng áp suất thẩm thấu của tế bào khí khổng bằng hai cơ chế:

*Thứ nhất* là kích thích hoạt động của bơm  $H^+$  ( $H^+$ -ATP-ase) nằm trên màng tế bào khí khổng. Ion  $H^+$  được bơm ra khỏi tế bào khí khổng và kèm theo là sự hấp thu bị động  $K^+$  qua kênh  $K^+$  trên màng tế bào khí khổng và đồng thời xuất hiện các anion để trung hoà điện tích là  $Cl^-$  và malat.  $K^+$  và  $Cl^-$  được hấp thu vào và tiết ra khỏi tế bào khí khổng, còn malat thì được tổng hợp ngay trong tế bào khí khổng.  $K^+$ ,  $Cl^-$  và malat chính là các chất tham gia điều chỉnh thẩm thấu, trong đó  $K^+$  có ý nghĩa quan trọng nhất. Nồng độ  $K^+$  có thể tăng từ 100mM ở trạng thái khí khổng đóng đến 400-800mM khi khí khổng mở dẫn đến tế bào khí khổng hấp thu nước, tăng sức trương P và khí khổng mở ra.

*Thứ hai* là kích thích hoạt tính của enzym biến đổi tinh bột thành đường để tăng áp suất thẩm thấu trong tế bào khí khổng tương tự như phản ứng quang hợp của tế bào khí khổng.

Trong các chất điều chỉnh thẩm thấu thì  $K^+$  là tác nhân quan trọng nhất điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng, Vì vậy mà hàm lượng  $K^+$  trong tế bào khí khổng tăng lên rất nhanh vào ban ngày khi khí khổng mở và giảm vào ban đêm khi khí khổng đóng.

#### **- Lý thuyết hocmon - Vai trò của axit abxixic (ABA)**

Việc đóng khí khổng khi thực vật thiếu hụt nước là cơ chế đầu tiên của cây ngăn chặn sự héo. Thực vật có con đường rất nhanh chóng và hiệu quả để chấm dứt sự thoát hơi nước. Đó là tăng nhanh hàm lượng ABA trong tế bào khí khổng đồng thời vận chuyển nhanh chóng  $K^+$  ra khỏi tế bào khí khổng và khí khổng lập tức đóng lại khi cây gặp hạn.

Tuy nhiên, cơ chế điều chỉnh sự đóng mở khí khổng bởi ABA đến nay vẫn chưa hoàn toàn sáng tỏ. Có ý kiến cho rằng ABA ngăn chặn sự tiết  $H^+$  từ tế bào khí khổng vào các tế bào xung quanh và cũng có thể nó kìm hãm hoạt tính của enzym phân hủy tinh bột thành đường trong tế bào khí khổng...

Nhưng dù giải thích theo cơ chế nào thì sự đóng mở của khí khổng liên quan trực tiếp đến sự biến đổi của sức trương P trong tế bào khí khổng. Các cơ chế khác nhau có thể chỉ là các cách khác nhau gây nên sự biến đổi sức trương mà thôi.

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

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

Thoát hơi nước ở bề mặt lá cũng là một quá trình bay hơi nước mang bản chất vật lý nên nó tuân theo công thức bay hơi nước của Dalton:

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

Trong đó: V: tốc độ thoát hơi nước

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

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

f: áp suất hơi nước của khí quyển

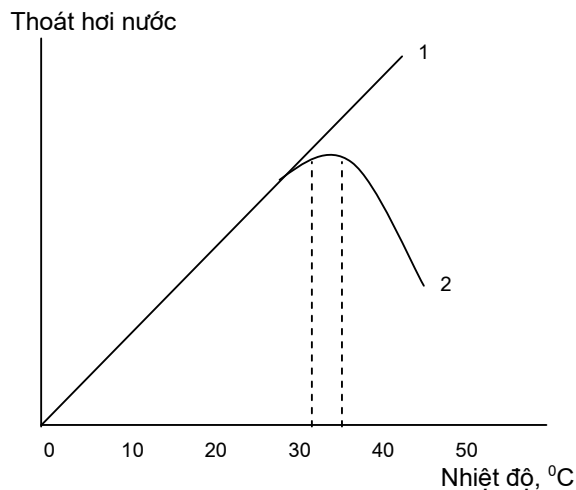
S: diện tích bay hơi nước

P: áp suất không khí nơi thí nghiệm

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

**\* Ảnh hưởng của nhiệt độ:**

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



**Hình 2.10.** Quan hệ giữa bay hơi nước (1) và thoát hơi nước (2) với nhiệt độ không khí.

Trong hình 2.7, đồ thị 1 biểu diễn sự phụ thuộc tuyến tính giữa quá trình bay hơi nước trên mặt thoáng với nhiệt độ không khí. Sự phụ thuộc này là không giới hạn. Đồ thị



2 biểu diễn sự phụ thuộc giữa quá trình thoát hơi nước ở bề mặt lá và nhiệt độ. Đây là một đường cong mà cực đại ở 30 – 35°C do khí khổng đóng lại khi gặp nhiệt độ cao.

**\* Ảnh hưởng của ẩm độ không khí**

Ẩm độ không khí (tương đương  $f$ ) càng thấp thì  $(F - f)$  càng tăng và cường độ thoát hơi nước càng mạnh. Nếu ẩm độ không khí giảm từ 95% xuống 50% thì cường độ thoát hơi nước tăng lên đến 5 - 6 lần. Ở nước ta, miền Bắc có gió mùa Đông - Bắc, miền Trung có gió Tây - Nam hoặc mùa khô ở Tây Nguyên thường có độ ẩm không khí rất thấp và sự thoát hơi nước sẽ diễn ra rất mạnh. Nếu kết hợp độ ẩm thấp với nhiệt độ cao thì thoát hơi nước diễn ra càng mạnh có thể gây ra hạn không khí.

Trong trường hợp độ ẩm không khí cao thì  $(F - f)$  giảm và thoát hơi nước giảm. Đây là trường hợp mưa to và kéo dài hoặc tiết trời đầu xuân có mưa phùn...

**\* Ảnh hưởng của ánh sáng**

Ảnh hưởng của ánh sáng đến thoát hơi nước của lá thông qua hiệu quả làm mở khí khổng. Do vậy, do khí khổng mở ban ngày và đóng ban đêm nên thoát hơi nước chủ yếu xảy ra vào ban ngày, còn ban đêm chỉ xảy ra thoát hơi nước qua cutin.

Ngoài ra, hiệu quả tăng nhiệt độ của ánh sáng cũng ảnh hưởng đáng kể đến thoát hơi nước của lá. Vì vậy, cường độ ánh sáng càng mạnh thì thoát hơi nước càng mạnh.

**\* Ảnh hưởng của gió**

Gió càng mạnh thì thoát hơi nước càng mạnh. Gió đã cuốn đi lớp không khí đã làm ẩm trên bề mặt lá ( $f$ ) và thay vào đó lớp không khí kém bão hòa ẩm, nên làm tăng  $(F - f)$  và tăng thoát hơi nước. Vì vậy, gió càng mạnh thì thoát hơi nước cũng càng nhanh. Nếu gió khô nóng (hiệu quả nhiệt độ và ẩm độ) thì thoát hơi nước mạnh hơn nhiều. Chẳng hạn, gió khô nóng Tây - Nam của các tỉnh miền Trung hay của các tỉnh Tây Nguyên vào mùa khô có thể gây ra khô héo cây cỏ.

**4.4.6. Bản chất sự thoát hơi nước**

Thoát hơi nước trên bề mặt lá là một quá trình mang bản chất vật lý nhưng nó được điều chỉnh bằng quy luật sinh học.

**\* Về bản chất vật lý của thoát hơi nước**

- Sự thoát hơi nước và bay hơi nước là hai quá trình khác nhau nhưng có quan hệ với nhau. Sự bay hơi nước là quá trình khuếch tán của nước qua mặt thoáng có diện tích lớn như qua ao, hồ, biển, sông, vũng nước... nên người ta gọi là bay hơi qua lỗ lớn. Thoát hơi nước là sự bay hơi nước qua lỗ có kích thước rất nhỏ như qua các lỗ khí khổng và được gọi là bay hơi qua lỗ nhỏ.

- Bản chất vật lý chung giữa hai quá trình này là các phân tử nước từ thể lỏng chuyển thành thể hơi nước và khuếch tán vào môi trường xung quanh.

- Cả hai quá trình đều tuân theo công thức bay hơi nước vật lý của Dalton. Các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến cả hai quá trình này là giống nhau: nhiệt độ, ẩm độ không khí, gió...(Xem phần 4.4.5).

#### **\* Về bản chất sinh học của thoát hơi nước**

- *Giới hạn sinh học*: Quá trình bay hơi nước qua mặt thoáng là quá trình không có giới hạn. Trong khi đó, quá trình thoát hơi nước qua bề mặt lá là một quá trình có giới hạn. Lá cây là một thực thể sống nên nó phải có sự điều chỉnh sinh học mà nếu không tự điều chỉnh thì cơ thể thực vật sẽ chết. Sự điều chỉnh đó chính là sự điều chỉnh đóng mở của khí khổng.

Chẳng hạn ta lấy một ví dụ về mối quan hệ giữa bay hơi nước qua mặt thoáng, thoát hơi nước qua khí khổng và nhiệt độ. Sự phụ thuộc giữa quá trình bay hơi nước và nhiệt độ là sự phụ thuộc tuyến tính, không có giới hạn (Hình 2.8). Còn sự phụ thuộc giữa thoát hơi nước qua khí khổng và nhiệt độ là có giới hạn. Trong phạm vi nhiệt độ từ 0 đến 30-35°C thì cả hai quá trình là như nhau, nhưng nếu nhiệt độ tăng lên nữa thì thực vật buộc phải đóng khí khổng lại để làm giảm thoát hơi nước. Nếu khí khổng không tự điều chỉnh để đóng lại thì thực vật có nguy cơ mất nước nhiều và chết.

- Sự điều chỉnh sinh học của quá trình thoát hơi nước được thực hiện nhờ một cấu trúc đặc biệt là khí khổng nằm trên bề mặt lá. Các đặc điểm về hình thái, cấu tạo và nhất là sự đóng mở của khí khổng trong các điều kiện khác nhau là những đặc trưng điển hình cho sự điều chỉnh sinh học của quá trình thoát hơi nước của lá.

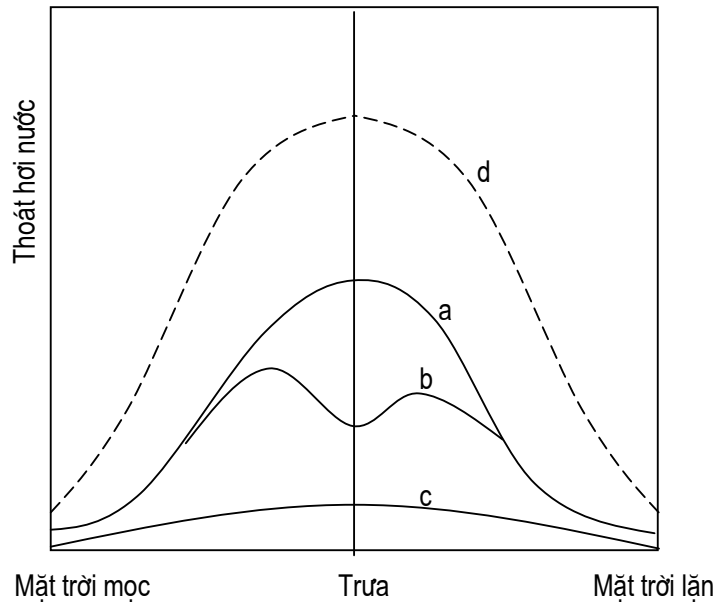
- Do sự điều chỉnh sinh học qua điều chỉnh đóng mở khí khổng mà tạo nên động thái thoát hơi nước trong ngày là khác nhau trong các điều kiện khác nhau (Hình 2.8).

Trong một ngày, vào lúc sáng sớm, khi có ánh sáng mặt trời thì cây bắt đầu quang hợp và khí khổng mở ra. Hơi nước trong các khoảng gian bào của thịt lá khuếch tán qua vi khẩu để bay vào không khí. Do cường độ ánh sáng và nhiệt độ tăng dần và khí khổng cũng mở to dần nên cường độ thoát hơi nước cũng tăng dần và đạt cực đại vào buổi trưa. Vào buổi chiều, nhiệt độ và cường độ ánh sáng cũng giảm dần và khí khổng cũng khép dần; Đồng thời, cường độ thoát hơi nước cũng giảm dần. Động thái thoát hơi nước trong những ngày ôn hòa và cung cấp đủ nước có dạng đường cong một đỉnh vào các giờ trưa (Hình 2.9a)).

Trong những ngày có nhiệt độ quá cao và ánh sáng quá mạnh vào buổi trưa hè, khí khổng khép tạm thời vào các giờ trưa để giảm thoát hơi nước và do đó mà động thái thoát hơi nước có dạng đường cong 2 đỉnh (Hình 2.8.b).

Trong trường hợp bị hạn nặng, cây héo thường xuyên và khí khổng đóng cả ngày lẫn đêm thì thoát hơi nước chỉ xảy ra qua cutin mà thôi (Hình 2.8.c).

Ngoài ra động thái thoát hơi nước còn thay đổi theo mùa và theo thời gian sinh trưởng của cây.



**Hình 2.11.** Động thái thoát hơi nước trong ngày

- a: Ngày có khí hậu ôn hoà, b: Ngày trưa hè có nhiệt độ cao, ánh sáng mạnh  
c-Thoát hơi nước qua cutin khi khí khổng đóng hoàn toàn,  
d-Bay hơi nước qua mặt thoáng cùng diện tích với lá.*

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

### 5.1. Khái niệm về cân bằng nước

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

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

### 5.2. Độ thiếu hụt bão hoà nước (THBH)

Độ thiếu hụt bão hoà nước là một chỉ tiêu sinh lý đánh giá mức độ cân bằng nước trong cây. Độ thiếu hụt bão hoà nước được đo bằng hiệu số giữa hàm lượng nước bão hoà cực đại trong cây và hàm lượng nước tại thời điểm xác định và được tính bằng tỷ lệ

% so với hàm lượng nước bão hòa hoàn toàn. Độ thiếu hụt bão hòa nước được tính bằng công thức:

$$\text{ĐTHBH} = \frac{w_s - w_t}{w_s - w_k} \cdot 100$$

Trong đó:  $w_s$  - Khối lượng tươi của cây khi bão hòa nước hoàn toàn

$w_t$  - Khối lượng tươi của cây tại thời điểm xác định

$w_k$  - Khối lượng khô của cây

Nếu cây mất ít nước thì ĐTHBH nhỏ và cây dễ dàng hút nước để đạt trạng thái bão hòa nước. Nếu cây mất nhiều nước thì độ thiếu hụt bão hòa nước tăng lên, cây có thể bị mất cân bằng nước và héo rũ.

Độ thiếu hụt bão hòa nước mà tại đây cây có thể dễ dàng khôi phục lại trạng thái bão hòa nước gọi là độ thiếu hụt bão hòa tới hạn. Còn độ thiếu hụt bão hòa nước mà cây bắt đầu có dấu hiệu thương tổn và nếu duy trì lâu hơn thì cây sẽ chết gọi là độ thiếu hụt bão hòa nước gây chết. ĐTHBH nước tới hạn và gây chết thay đổi tùy theo từng loại cây trồng (Bảng 2.7).

Độ THBH nước đánh giá mức độ cân bằng nước trong cây và do đó mà ảnh hưởng đến các quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lý trong cây. Tùy theo mức độ THBH nước mà các quá trình đó bị ức chế nhiều hay ít và làm giảm năng suất nhiều hay ít.

**Bảng 2.7. Một vài số liệu về độ THBH nước tới hạn và gây chết của một số cây trồng (theo R.O. Knight, 1974)**

Cây trồng	Giới hạn độ THBH tới hạn (%)	ĐTHBH tới hạn (%)	Giới hạn ĐTHBH gây chết (%)	ĐTHBH gây chết (%)
Đậu Hà Lan	63 – 65	65	65 – 68	68
Củ cải đường	59 – 6	62	62 – 66	66
Hành, tỏi	58 – 60	60	60 – 62	62
Đậu	51 – 54	54	54 – 59	59
Cà chua	48 – 52	52	52 – 56	56
Bí ngô	49 – 51	51	51 – 56	56
Cà rốt	40 - 42	42	42 - 44	44

### 5.3. Các loại cân bằng nước

#### \* *Sự cân bằng nước dương*

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

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

#### \* *Sự cân bằng nước âm*

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

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

Các cây trồng khác nhau cũng phản ứng khác nhau về trạng thái cân bằng nước. Có những cây trồng chịu được thiếu nước, nhưng có những cây trồng không có khả năng chịu được cân bằng nước âm. Những thực vật có khả năng chịu hạn có thể chịu được sự mất cân bằng nước trong thời gian dài hơn các thực vật kém chịu hạn.

### 5.4. Sự héo của thực vật

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

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

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

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

#### \* **Tác hại của héo**

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

- Khi héo tức thiếu nước thì hệ thống keo nguyên sinh chất có thể thay đổi trạng thái từ trạng thái sol sang trạng thái coaxecca hoặc gel và mức độ trầm trọng có thể biến tính. Sự thay đổi trạng thái keo nguyên sinh chất làm cho các hoạt động sinh lý bị giảm sút theo.

- **Các hoạt động sinh lý bị rối loạn:** Ngừng quang hợp do khí khổng đóng và bộ máy quang hợp không hoạt động, hô hấp vô hiệu tăng, rối loạn trao đổi chất theo hướng tăng cường các quá trình phân giải, quá trình vận chuyển và phân bố vật chất trong cây bị ức chế, ngừng sinh trưởng và phát triển...

- **Hệ thống lông hút bị chết** vì chúng rất nhạy cảm với thiếu nước và khó có thể tái tạo được hệ lông hút mới nên quá trình hút nước và hút khoáng gặp khó khăn.

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

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

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

## **6. CƠ SỞ SINH LÝ CỦA VIỆC TƯỚI NƯỚC HỢP LÝ CHO CÂY TRỒNG**

Những người làm nghề nông luôn ghi nhớ câu:

*“Nhất nước, nhì phân, tam cần, tứ giống”.*

Nước là biện pháp kỹ thuật hàng đầu trong việc thâm canh tăng năng suất cây trồng. Tuy nhiên, việc tưới nước cho cây trồng như thế nào là hợp lý nhất? Tưới nước hợp lý là hoàn toàn dựa vào yêu cầu sinh lý của các cây trồng đối với nước. Nói như vậy có nghĩa là cần thỏa mãn các yêu cầu: khi nào cây cần nước, cần bao nhiêu và cung cấp

bằng cách nào. Cần phải xác định được nhu cầu nước của các cây trồng, thời điểm tưới nước hợp lý nhất và phương pháp tưới thích hợp.

### **6.1. Xác định nhu cầu nước của cây trồng**

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

Ta có thể đo cường độ thoát hơi nước của cây để tính được lượng nước tổng số và từng giai đoạn của từng cây trồng vì rằng trên 99% lượng nước hút vào đều bay hơi đi. Xác định cường độ thoát hơi nước cho từng giai đoạn rồi tính ra lượng nước mất đi trong từng giai đoạn và trong suốt đời sống của cây trồng. Đây chính là nhu cầu nước của cây. Dựa trên nhu cầu nước của cây trồng mà ta dự tính được tổng lượng nước cần tưới trên một diện tích gieo trồng của một cây trồng nào đó. Nhu cầu nước thay đổi rất nhiều theo từng loại cây trồng, theo mùa vụ và cả mức độ thâm canh. Nên khi xác định nhu cầu nước cho một cây trồng nào đó, ta cần lưu ý đến các điều kiện đó.

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

Việc cung cấp nước cho cây phải dựa vào yêu cầu sinh lý của cây. Khi nào cây đòi hỏi nước thì ta cung cấp, còn cây không yêu cầu mà ta vẫn tưới là không cần thiết và lãng phí nước. Có nhiều cách xác định thời điểm tưới nước:

- Dựa vào kinh nghiệm: Người nông dân nhìn đất, nhìn cây để chẩn đoán cây thiếu nước và quyết định tưới. Chẳng hạn, khi quan sát cây trồng có dấu hiệu héo hay khi màu sắc của cây trồng biểu hiện thiếu nước... thì ta tưới cho chúng.

- Xác định hệ số héo của đất, tức lượng nước còn lại trong đất mà cây không có khả năng hút được, tức là đất đã hết nước sử dụng được.

Cả hai cách trên đều không thích hợp vì vào thời điểm đó, cây trồng đã thiếu nước và đã ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lý của cây rồi.

- Dựa trên các chỉ tiêu sinh lý của cây trồng. Ví dụ như độ mở của khí khổng, nồng độ dịch bào, áp suất thẩm thấu và sức hút nước của lá cây... Đây là các chỉ tiêu có quan hệ rất nhạy đến tình trạng nước trong cây.

Độ mở của khí khổng phụ thuộc vào hàm lượng nước trong tế bào khí khổng và trong lá. Khí khổng mở càng to thì càng đủ nước và ngược lại. Tại thời điểm khi cây bắt đầu đòi hỏi tưới nước tương ứng với độ mở khí khổng nhất định gọi là ngưỡng tưới. Nếu độ mở khí khổng tại thời điểm xác định mà lớn hơn trị số ngưỡng thì không cần phải tưới và ngược lại.

Ta chỉ cần quan sát nhanh trên kính hiển vi để xác định độ mở của khí khổng và quyết định cây có cần nước hay không để tưới cho chúng.

Các chỉ tiêu về nồng độ dịch bào, áp suất thẩm thấu và sức hút nước biến động rất nhanh theo hàm lượng nước trong lá, trong đó, chỉ tiêu sức hút nước S là tin cậy nhất vì nó biến đổi mạnh nhất: từ 0 đến tối đa bằng áp suất thẩm thấu. Vì vậy, chỉ cần một thay đổi nhỏ của S là ta biết được trạng thái nước trong cây. Để tiến hành tưới nước theo các chỉ tiêu sinh lý, ta chỉ cần làm các thí nghiệm để xác định trị số ngưỡng tưới của từng chỉ tiêu, tức tại trị số ngưỡng đó, cây bắt đầu cần nước để quyết định thời điểm tưới.

Ví dụ, ta xác định nhanh S trên đồng ruộng và nếu S xác định mà lớn hơn S ngưỡng tưới thì phải tưới ngay, còn nếu ngược lại thì ta chưa cần tưới.

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

### **6.3. Xác định phương pháp tưới thích hợp**

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

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

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

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

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

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



## TÓM TẮT CHƯƠNG 2

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

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

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

■ Trên 99% lượng nước cây hút vào để thoát hơi nước qua bề mặt lá. Tuy nhiên đây là một quá trình sinh lý rất quan trọng nên thực vật buộc phải tiến hành. Sự thoát hơi nước là một quá trình mang bản chất vật lý như quá trình bay hơi nước qua mặt thoáng, và tuân theo công thức bay hơi vật lý của Dalton; nhưng nó được điều chỉnh bằng các quy luật sinh học thông qua khí khổng. Sự thoát hơi nước phụ thuộc vào số lượng, kích thước, phân bố, cấu tạo của khí khổng, đặc biệt quan trọng là hoạt động đóng mở của khí khổng. Cơ chế điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng phụ thuộc vào cấu tạo khác nhau của hai mép tế bào khí khổng và hoạt động thẩm thấu dẫn đến biến đổi sức trương trong tế bào khí khổng. Thoát hơi nước còn phụ thuộc vào điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, ẩm độ không khí, ánh sáng và gió. Xác định cường độ thoát hơi nước qua lá cho chúng ta biết nhu cầu nước của cây trồng.

■ Sự cân bằng nước trong cây được biểu thị bằng tỷ lệ giữa lượng nước thoát đi  $T$ /lượng nước hút vào  $A$ . Tỷ lệ  $T/A$  xấp xỉ 1 tương ứng với trạng thái cân bằng nước của cây (cân bằng nước dương), khi đó các tế bào gần bão hòa nước và cây tươi thuận lợi

cho hoạt động sinh lý và sinh trưởng, phát triển. Còn tỷ lệ  $T/A > 1$  là cây mất cân bằng nước (cân bằng nước âm), thể hiện bằng hình thái héo. Sự héo của cây là do cây mất cân bằng nước và có hai mức độ: héo tạm thời và héo lâu dài. Héo có tác hại rất lớn đến các hoạt động sinh lý, quá trình sinh trưởng và hình thành năng suất kinh tế của cây trồng, nên cần hạn chế hiện tượng héo đối với cây trồng.

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

## CÂU HỎI ÔN TẬP

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

## CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM

- Giai đoạn nào của cây có hàm lượng nước cao nhất?  
A. Non  
B. Ra hoa  
C. Già  
D. Chín
- Vai trò quan trọng nhất của nước đối với cây là:  
A. Cấu trúc chất nguyên sinh  
B. Vận chuyển vật chất  
C. Hoạt động sinh lý  
D. Có ý kiến khác
- Loại cây nào có hàm lượng nước cao nhất:  
A. Cây thủy sinh  
B. Cây trung sinh  
C. Cây hạn sinh  
D. Cây mặn sinh
- Loại cây nào có hàm lượng nước cao nhất:  
A. TV C3  
B. TV C4  
C. TV CAM  
D. TV chịu mặn
- Nước trong tế bào chủ yếu chứa ở bộ phận nào:  
A. Thành tế bào  
B. Chất nguyên sinh  
C. Các bào quan  
D. Không bào
- Dạng nước nào quyết định nhất đến các hoạt động trao đổi chất trong cây:  
A. Nước tự do trong chất nguyên sinh  
B. Nước tự do của tế bào  
C. Nước tự do trong không bào  
D. Nước liên kết của tế bào
- Dạng nước nào quyết định nhất đến khả năng chống chịu của cây:  
A. Nước tự do của tế bào  
B. Nước liên kết của tế bào  
C. Nước liên kết keo của chất nguyên sinh  
D. Nước liên kết thẩm thấu trong không bào
- Nước đi từ lông hút vào mạch dẫn rễ bằng con đường nào?  
A. Apoplast  
B. Symplast  
C. Không bào  
D. Có ý khác
- Nước đi trong các tế bào sống từ lông hút vào mạch dẫn chủ yếu nhờ động lực nào:  
A. Áp lực đẩy của rễ  
B. Sức hút nước của các tế bào tăng dần  
C. Sức kéo của thoát hơi nước  
D. Lực liên kết hydro giữa các phân tử nước
- Trong các nguyên nhân làm giảm sự hút nước của rễ khi nhiệt độ của đất giảm, nguyên nhân nào ít có ý nghĩa:  
A. Hô hấp của rễ giảm  
B. Lông hút bị chết  
C. Độ nhớt của chất nguyên sinh tăng  
D. Độ nhớt của nước tăng
- Khi nhiệt độ tăng cao ( $40^{\circ}\text{C}$ ), rễ cây không lấy được nước là do:  
A. Độ nhớt chất nguyên sinh giảm  
B. Chất nguyên sinh của lông hút bị biến tính và lông hút chết  
C. Hô hấp vô hiệu tăng  
D. Hoạt động sinh lý của rễ rối loạn
- Cơ quan nào có chức năng cung cấp nước chủ yếu cho cây:  
A. Hệ thống rễ  
B. Hệ thống lông hút  
C. Bề mặt thân  
D. Bề mặt lá
- Khi nồng độ muối trong đất tăng, rễ cây không lấy được nước. Nguyên nhân chủ yếu là:  
A. Áp suất thẩm thấu của đất tăng  
B. Các ion khoáng gây độc cho hệ rễ  
C. Áp suất thẩm thấu của đất > rễ  
D. Điện thế oxi hoá khử của đất tăng
- Khi ngập úng, rễ cây không lấy được nước là do:  
A. Các vi sinh vật trong đất bị chết  
B. Hệ thống rễ bị chết  
C. Hô hấp của rễ bị giảm  
D. Các chất độc đầu độc hệ rễ
- Hạn sinh lý và hạn đất có điểm chung nhất là:  
A. Rễ không lấy được nước  
B. Mất cân bằng nước  
C. Thiếu nước trong cây  
D. Thiếu nước trong đất
- Cây lúa sống được trong điều kiện thường xuyên ngập nước chủ yếu do:

- A. Hệ rễ ít mẫn cảm với thiếu oxi  
 B. Có hệ thống thông khí xuống rễ  
 C. Hệ rễ không bị độc bởi các ion  
 D. Dự trữ nhiều oxi trong cây
17. Cây bị héo khi ngập úng không phải do nguyên nhân này:  
 A. Hệ thống lông hút bị chết  
 B. Mất cân bằng nước  
 C. Sự hút khoáng không tiến hành được  
 D. Hô hấp yếm khí nên thiếu năng lượng
18. Trường hợp nào không gây nên hạn sinh lý:  
 A. Đất ngập úng làm cây héo  
 B. Nhiệt độ đất hạ thấp làm cây héo  
 C. Đất phèn mặn làm cây héo  
 D. Nhiệt độ không khí cao làm cây héo
19. Biện pháp nào không có ý nghĩa khi khắc phục hạn sinh lý:  
 A. Tưới nước lên cây  
 B. Tháo nước thêm vào ruộng  
 C. Sục bùn, xới xáo  
 D. Ép phèn mặn
20. Động lực quan trọng nhất để dòng nước lên cao trong cây:  
 A. Áp lực rễ  
 B. Sức kéo của thoát hơi nước  
 C. Lực liên kết hydro  
 D. Lực liên kết giữa nước với thành mạch dẫn
21. Nước vận chuyển được trong các tế bào sống không phải nhờ lực này:  
 A. Thoát hơi nước tạo nên sức kéo  
 B. Áp lực rễ đẩy nước lên  
 C. Sức hút nước của các tế bào tăng dần  
 D. Lực liên kết hydro giữa các phân tử nước
22. Sự khác nhau giữa bay hơi nước qua mặt thoáng và thoát hơi nước qua mặt lá là:  
 A. Nước từ thể lỏng chuyển thành hơi  
 B. Chịu ảnh hưởng của nhiệt độ  
 C. Chịu ảnh hưởng của độ ẩm  
 D. Chịu sự điều chỉnh của khí khổng
23. Cây cần một lượng nước khổng lồ chủ yếu để làm gì:  
 A. Cấu tạo nên cơ thể (hàm lượng trong cây > 90%)  
 B. Để bay vào không khí  
 C. Để điều hoà nhiệt độ cơ thể  
 D. Để tiến hành các hoạt động sinh lý
24. Vai trò quan trọng nhất của thoát hơi nước là gì:  
 A. Giảm nhiệt độ bề mặt lá  
 B. Để mở khí khổng  
 C. Để hút khoáng  
 D. Để có động lực hút nước
25. Cường độ thoát hơi nước phụ thuộc chủ yếu vào yếu tố nào?  
 A. Phụ thuộc vào số lượng khí khổng  
 B. Phụ thuộc vào diện tích lá  
 C. Phụ thuộc vào độ thiếu hụt bão hoà nước  
 D. Phụ thuộc vào giống cây trồng
26. Khí khổng phân bố như thế nào trên bề mặt lá:  
 A. Mặt dưới > mặt trên  
 B. Mặt trên < mặt dưới  
 C. Mặt dưới = mặt trên  
 D. Không tán thành
27. Tỷ lệ lượng nước bay hơi qua bề mặt lá so với lượng nước hút vào là:  
 A. 90%  
 B. 95%  
 C. 99%  
 D. 99,9%
28. Tỷ lệ lượng nước được giữ lại trong cây so với lượng nước hút vào là:  
 A. 10%  
 B. 1%  
 C. 0,1%  
 D. 0,01%
29. Tỷ lệ lượng nước cây giữ lại để duy trì cấu trúc trong cây so với lượng nước hút vào là:  
 A. 1%  
 B. 0,9%  
 C. 0,1%  
 D. 0,01%
30. Tỷ lệ lượng nước cây giữ lại cho quá trình trao đổi chất so với lượng nước hút vào là:  
 A. 1%  
 B. 0,9%  
 C. 0,1%  
 D. 0,01%
- 31.. Cấu trúc nào của tế bào khí khổng không liên quan đến điều chỉnh đóng mở của nó?  
 A. Có lục lạp  
 B. Có các hạt tinh bột  
 C. Có nhân to  
 D. Độ dày của 2 mép khí khổng khác nhau
32. Nguyên nhân trực tiếp nhất điều chỉnh đóng mở khí khổng:  
 A. Tế bào khí khổng quang hợp  
 B. Tế bào khí khổng thay đổi sức trương P

- C. Tế bào khí khổng mất nước  
D. Tế bào khí khổng hút nước.
33. Vai trò nào của K có ý nghĩa nhất trong việc điều chỉnh đóng mở khí khổng:  
A. Có khả năng tích điện  
B. Có khả năng thủy hoá lớn  
C. Có khả năng vận động linh hoạt  
D. Có khả năng thay đổi nhanh sức trương P
34. Cây mất cân bằng nước khi nào?  
A. Hút nước quá ít  
B. Thoát nước quá mạnh  
C. Hút nước nhiều hơn thoát nước  
D. Hút nước ít hơn thoát hơi nước
35. Cây đạt trạng thái cân bằng nước khi:  
A. Hút nước bằng thoát hơi nước  
B. Hút nước nhiều hơn thoát hơi nước  
C. Hút nước ít hơn thoát hơi nước  
D. Có quan điểm khác
36. Nguyên nhân quyết định hiện tượng héo:  
A. Giảm sức trương P  
B. Mất cân bằng nước trong cây  
C. Hút nước quá ít  
D. Thoát nước quá nhiều
37. Nhân tố nội tại nào quyết định nhất đến thoát hơi nước?  
A. Số lượng khí khổng  
B. Kích thước khí khổng  
C. Phân bố của khí khổng ở lá  
D. Sự đóng mở của khí khổng
38. Biện pháp nào khắc phục hiện tượng héo quan trọng nhất:  
A. Tưới nước vào đất  
B. Khắc phục nguyên nhân gây héo  
C. Tưới nước lên cây  
D. Cung cấp oxi cho rễ cây
39. Tác hại nào của héo ảnh hưởng nghiêm trọng đến năng suất kinh tế?  
A. Giảm hoạt động sinh lý  
B. Khí khổng đóng  
C. Vận chuyển vật chất ngừng trệ  
D. Giảm khả năng thụ phấn thụ tinh
40. Chỉ tiêu sinh lý nào sử dụng để xác định nhu cầu nước của cây trồng:  
A. Cường độ thoát hơi nước  
B. Hệ số thoát hơi nước  
C. Hiệu suất thoát hơi nước  
D. Thoát hơi nước tương đối
41. Chỉ tiêu sinh lý nào đáng tin cậy nhất dùng để xác định thời điểm tưới nước thích hợp:  
A. Áp suất thẩm thấu  
B. Sức hút nước  
C. Độ mở khí khổng  
D. Nồng độ dịch bào
42. Khi gặp nước mặn, cây héo chủ yếu do:  
A. Áp suất thẩm thấu của đất lớn  
B. Áp suất thẩm thấu của đất > của rễ  
C. Ion  $Na^+$  và  $Cl^-$  gây độc cho rễ  
D. Sức hút nước của rễ < S của đất
43. Đặc điểm nào của lá không liên quan đến thoát nước qua cutin?  
A. Tuổi lá  
B. Độ dày của lá  
C. Độ dày lớp cutin  
D. Diện tích lá
44. Nhân tố nào có ý nghĩa quyết định đến sự thoát hơi nước?  
A. Diện tích lá  
B. Độ ẩm không khí  
C. Áp suất khí quyển  
D. Độ thiếu hụt bão hoà hơi nước
45. Dạng nước nào trong đất có ý nghĩa sinh lý nhất đối với cây?  
A. Nước trọng lực  
B. Nước mao quản  
C. Nước màng  
D. Nước ngậm
46. Hệ số héo của đất nào là thấp nhất?  
A. Cát  
B. Đất thịt  
C. Sét pha  
D. Sét nặng
47. Phương pháp tưới nước nào là quan trọng nhất đối với các cây trồng?  
A. Tưới ngập  
B. Tưới phun mưa  
C. Tưới rãnh  
D. Không tán thành
48. Tác hại nào của héo không ảnh hưởng nhiều đến cây:

- A. Khí khổng đóng lại  
B. Hoạt động sinh lý giảm sút  
C. Quá trình thụ phấn thụ tinh không xảy ra  
D. Lông hút bị chết
49. Bản chất vật lý của sự thoát hơi nước của lá là:  
A. Có sự điều chỉnh của khí khổng  
B. Có sự khuếch tán của các phân tử nước  
C. Có giới hạn  
D. Có dạng đường cong 1 đỉnh
50. Nhiệt độ tăng, cường độ thoát hơi nước tăng chủ yếu do:  
A. Sự vận động của các phân tử nước tăng  
B. Khí khổng mở to hơn  
C. Độ nhớt chất nguyên sinh giảm  
D. Độ thiếu hụt bảo hoà hơi nước tăng
51. Khi độ ẩm không khí tăng thì cường độ thoát hơi nước giảm chủ yếu do:  
A. Sự vận động của các phân tử nước giảm  
B. Áp suất hơi nước bảo hoà giảm  
C. Độ thiếu hụt bảo hoà hơi nước giảm  
D. Tốc độ dòng nước lên lá giảm
52. Đặc điểm nào của lá không ảnh hưởng đến thoát hơi nước qua cutin:  
A. Tuổi của lá  
B. Độ dày cutin  
C. Độ dày của lá  
D. Diện tích lá
53. Nhân tố nội tại nào của lá ít ảnh hưởng đến thoát hơi nước nhất:  
A. Số lượng khí khổng trên đơn vị diện tích  
B. Thể tích các khoảng gian bào thịt lá  
C. Sự phân bố của khí khổng ở 2 mặt lá  
D. Độ lớn của diện tích lá
54. Chỉ tiêu sinh lý nào ảnh hưởng trực tiếp đến đóng mở của khí khổng:  
A. Sức hút nước (S) của tế bào khí khổng  
B. Sức trương (P) của tế bào khí khổng  
C. Áp suất thẩm thấu  
D. Kích thước khí khổng
55. Khi cây gặp hạn, thế nước của cây sẽ là:  
A. Tăng  
B. Không tăng  
C. Giảm  
D. Không giảm
56. Dạng nước nào trong đất không có ý nghĩa sinh lý nhất đối với cây?  
A. Nước trọng lực  
B. Nước mao quản  
C. Nước màng  
D. Nước ngậm
57. Hệ số héo của loại đất nào là cao nhất?  
A. Cát  
B. Đất thịt  
C. Sét pha  
D. Thịt nặng
58. Sự cân bằng nước âm trong cây xảy ra khi nào:  
A. Cây bay hơi nước quá nhiều  
B. Không thể khôi phục cân bằng nước  
C. Độ thiếu hụt bảo hoà lớn  
D. Có thể khôi phục dễ dàng cân bằng nước
59. Sự cân bằng nước dương trong cây xảy ra khi nào:  
A. Cây bay hơi nước không nhiều  
B. Không thể khôi phục cân bằng nước  
C. Độ thiếu hụt bảo hoà nhỏ  
D. Có thể khôi phục dễ dàng cân bằng nước
60. Để xác định lượng nước cây cần tưới, ta cần xác định chỉ tiêu sinh lý nào:  
A. Cường độ thoát hơi nước  
B. Hệ số thoát hơi nước  
C. Hiệu suất thoát hơi nước  
D. Thoát hơi nước tương đối
61. Để xác định thời điểm tưới nước thích hợp, chỉ tiêu sinh lý nào đáng tin cậy nhất:  
A. Sức hút nước  
B. Áp suất thẩm thấu  
C. Độ mở khí khổng  
D. Nồng độ dịch bào
62. Để xác định thời điểm tưới nước thích hợp, nên sử dụng loại chỉ tiêu nào:  
A. Các chỉ tiêu hình thái  
B. Các chỉ tiêu sinh lý  
C. Các chỉ tiêu về khí khổng  
D. Các chỉ tiêu về nước trong đất
63. Với các loại rau và hoa, nên lựa chọn phương pháp tưới nào:  
A. Ngập  
B. Tràn  
C. Rãnh  
D. Phun mưa
64. Với lúa, nên lựa chọn phương pháp tưới nào:  
A. Ngập  
B. Tràn  
C. Rãnh  
D. Phun mưa

65. Với các loại câu màu, nên lựa chọn phương pháp tưới nào:

A. Ngập                      B. Tràn                      C. Rãnh                      D. Phun mưa

66. Đặc điểm sinh học nào liên quan đến sự thoát hơi nước là có ý nghĩa nhất:

A. Số lượng khí khổng trên lá                      B. Diện tích lá  
C. Sự điều chỉnh của khí khổng                      D. Kích thước của khí khổng

### Chương 3

## QUANG HỢP

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

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

■ *Hiểu được một cách cơ bản về bản chất của quá trình quang hợp diễn ra trong cây: Nội dung cơ bản của pha sáng và pha tối. Quá trình biến đổi quang năng thành hoá năng tích lũy trong liên kết cao năng của ATP và hình thành NADPH trong pha sáng và quá trình khử  $CO_2$  nhờ ATP và NADPH của pha sáng diễn ra trong pha tối.*

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

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

### 1. KHÁI NIỆM CHUNG VỀ QUANG HỢP

#### 1.1. Định nghĩa quang hợp

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

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

Sản phẩm quan trọng nhất của quang hợp là đường.

- Xét về bản chất của quá trình biến đổi năng lượng trong quang hợp thì quang hợp có thể định nghĩa là: *Quang hợp là quá trình biến đổi quang năng thành hoá năng xảy ra ở thực vật.*

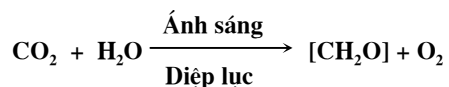
Thực vậy, chỉ có những cơ thể chứa sắc tố quang hợp mới có khả năng biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng của các liên kết hoá học tích lũy trong các hợp chất hữu cơ để cung cấp cho các hoạt động sống của tất cả sinh vật.



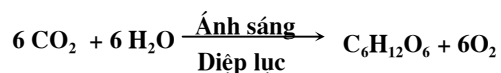
- Xét về bản chất hoá học thì quang hợp là một quá trình oxi hoá khử, trong đó CO<sub>2</sub> được khử thành sản phẩm quang hợp.

### 1.2. Phương trình tổng quát của quang hợp

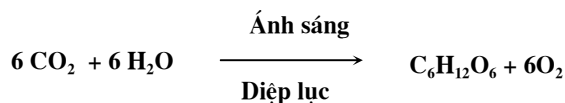
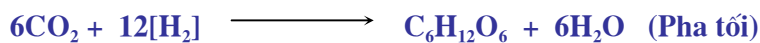
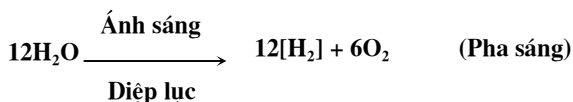
Đối với tất cả thực vật và hầu hết vi sinh vật quang hợp thì nguồn hydro để tổng hợp chất hữu cơ là H<sub>2</sub>O. Vì vậy phản ứng tổng quát chung của quang hợp được viết như sau:



Sản phẩm quan trọng nhất của quang hợp là đường glucose. Để tổng hợp một phân tử glucose phải cần 6 phân tử CO<sub>2</sub> và 6 phân tử H<sub>2</sub>O nên ta có phương trình tổng quát của quang hợp là:



Tuy nhiên, quá trình này diễn ra trong cây vô cùng phức tạp. Khi nghiên cứu bản chất của quá trình quang hợp, người ta đã chia quá trình này thành hai pha: Pha sáng (các phản ứng cần ánh sáng) và pha tối (các phản ứng hoá học). Có thể biểu diễn phương trình tổng quát của từng pha như sau:



### 1.3. ý nghĩa của quang hợp

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 2.1. Lá

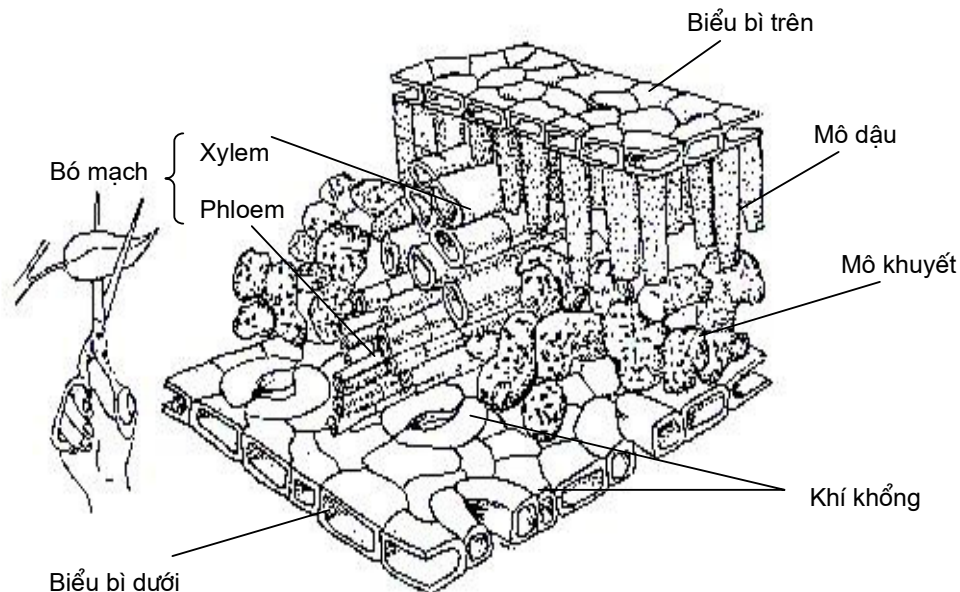
Ngày nay, chúng ta đã biết rõ rằng cơ quan làm nhiệm vụ quang hợp ở thực vật chủ yếu là lá. Sau đó, các phần xanh khác như bông lúa còn xanh, bẹ lá, phần xanh của thân cây, rễ cây, quả xanh... cũng có khả năng quang hợp. Do đó, lá có những đặc điểm đặc biệt về hình thái, cấu tạo giải phẫu thích hợp với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

#### \* Hình thái của lá

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

#### \* Giải phẫu của lá

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



**Hình 3.1.** Sơ đồ giải phẫu của lá

Nằm sát ngay dưới các lớp tế bào mô dậu là các tế bào mô khuyết. Đặc trưng của lớp mô khuyết là giữa các tế bào có rất nhiều các khoảng trống gọi là gian bào. Gian bào thường thông với không khí bằng các lỗ khí khổng. Các khoảng gian bào của lá chứa  $\text{CO}_2$  và hơi nước để cung cấp cho quá trình quang hợp. Trong các tế bào mô khuyết cũng có chứa lục lạp nhưng số lượng ít hơn của mô dậu và cũng có khả năng thực hiện quang hợp cùng với mô dậu.

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

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

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

## **2.2. Lục lạp (chloroplast)**

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

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

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

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

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

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

Ví dụ: Trên  $1 \text{ mm}^2$  của lá thầu dầu có  $3 \cdot 10^7 - 5 \cdot 10^7$  lục lạp với tổng diện tích bề mặt của chúng lớn hơn diện tích lá. Do đó, diện tích tiếp nhận ánh sáng bên trong lá là rất lớn tạo điều kiện cho hoạt động quang hợp xảy ra mạnh.

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

### 2.2.2. Cấu trúc của lục lạp

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

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

- **Hệ thống màng quang hợp hay gọi là thilacoit.** Chúng bao gồm một tập hợp màng có chứa sắc tố quang hợp nên có màu xanh. Màng thilacoit có cấu tạo như các màng khác, gồm protein và photpholipit sắp xếp gần như màng cơ sở. Các tập hợp màng như các chồng đĩa chồng lên nhau tạo ra cấu trúc dạng hạt (grana).

Thành phần hoá học chủ yếu của thilacoit là protein và photpholipit. Ngoài protein và lipit, các sắc tố quang hợp gồm diệp lục và carotenoit cũng được sắp xếp một cách có định hướng trên màng thilacoit.

- **Đơn vị quang hợp** là cấu phần tối thiểu của màng thilacoit đảm bảo cho sự vận chuyển của điện tử từ nước đến  $\text{NADP}^+$  khi được cảm ứng ánh sáng (Libbert, 1987). Đơn vị quang hợp gồm hệ thống sắc tố I và hệ thống sắc tố II và một số cấu tử khác làm nhiệm vụ vận chuyển điện tử.

+ Hệ thống sắc tố I gồm nhiều phân tử diệp lục a và một ít phân tử diệp lục b. Phân tử diệp lục ở trung tâm phản ứng là diệp lục a có cực đại hấp thụ ở bước sóng 700 nm gọi là P700.

+ Hệ thống sắc tố II cũng gồm một số phân tử diệp lục a, ít phân tử diệp lục b và  $\beta$ caroten. Trung tâm phản ứng của hệ thống sắc tố II là phân tử diệp lục a có cực đại hấp thụ ở bước sóng 680 nm gọi là P680.

Cả hai hệ thống sắc tố phối hợp với nhau để vận chuyển điện tử từ nước đến  $\text{NADP}^+$  khi hấp thụ năng lượng ánh sáng.

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

- **Cơ chất (stroma)** là không gian còn lại trong lục lạp. Nó không chứa sắc tố nên không mang màu. Đây là chất nền nửa lỏng mà thành phần chính là protein, các enzym của quang hợp và các sản phẩm trung gian của quá trình quang hợp. Tại đây, xảy ra các chu trình quang hợp tức thực hiện pha tối của quang hợp (Hình 3. 2).

### 2.2.3. Các loại lục lạp

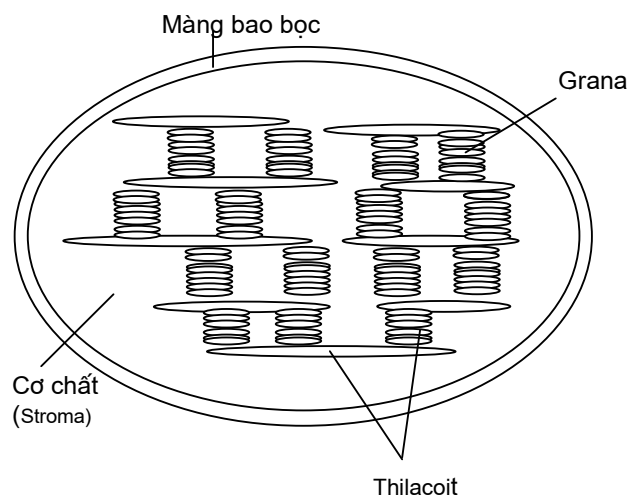
Ở thực vật bậc cao, người ta thấy có hai loại lục lạp có cấu trúc và chức năng khác nhau. Đó là lục lạp của tế bào thịt lá và lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch.

- Trong các thực vật  $C_4$  như ngô, mía, cao lương..., tồn tại đồng thời hai loại lục lạp là lục lạp của tế bào thịt lá (mesophil) và lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch.

Lục lạp của tế bào thịt lá chứa trong các tế bào mô dậu và mô khuyết của lá và có cấu trúc grana (màng thylacoit) rất phát triển. Chúng có nhiệm vụ thực hiện chu trình  $C_4$  (cố định  $CO_2$ ) của quang hợp.

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

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



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

#### **2.2.4. Thành phần hoá học của lục lạp**

- Thành phần hoá học của lục lạp rất phức tạp. Hàm lượng nước của lục lạp chiếm 75%, còn lại là chất khô mà chủ yếu là chất hữu cơ (70 - 72%).
- Thành phần hoá học quan trọng nhất trong lục lạp là protein (chiếm 30 - 45% khối lượng chất hữu cơ), rồi đến lipid (20 - 40%).
- Trong lục lạp, có rất nhiều nguyên tố khoáng mà thường gặp nhất là Fe (có đến 80% Fe trong mô lá nằm trong lục lạp), ngoài ra còn có Zn, Cu, K, Mg, Mn
- Lục lạp còn chứa nhiều loại vitamin như A, D, K, E và có trên 30 loại enzym khác nhau tham gia các phản ứng của quang hợp.
- Thành phần hoá học có chức năng quan trọng nhất là các sắc tố quang hợp bao gồm nhóm sắc tố xanh (diệp lục) và nhóm sắc tố vàng, da cam (carotenoid).
- Lục lạp là bào quan có chứa axit nucleic (ADN và ARN). Cùng với các riboxom chứa trong lục lạp, ADN và ARN tạo nên tổ hợp có khả năng tổng hợp protein riêng. Nhiều đặc tính di truyền được di truyền qua lục lạp gọi là di truyền tế bào chất.

#### **2.2.5. Chức năng của lục lạp**

- Thực hiện quá trình quang hợp tức là biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học tích lũy trong các chất hữu cơ. Pha sáng được thực hiện trong thylacoit còn pha tối được thực hiện trong cơ chất của lục lạp. Đây là chức năng quan trọng nhất có ý nghĩa quyết định đến mọi hoạt động của sinh vật.
- Thực hiện di truyền tế bào chất, di truyền một số tính trạng ngoài nhân vì nó có ADN và ARN riêng cho lục lạp.

### **2.3. Các sắc tố quang hợp**

Thực vật thượng đẳng có hai nhóm sắc tố tham gia quang hợp là diệp lục (chlorophyll) và carotenoid, trong đó diệp lục là sắc tố chính có vai trò quan trọng nhất trong quang hợp.

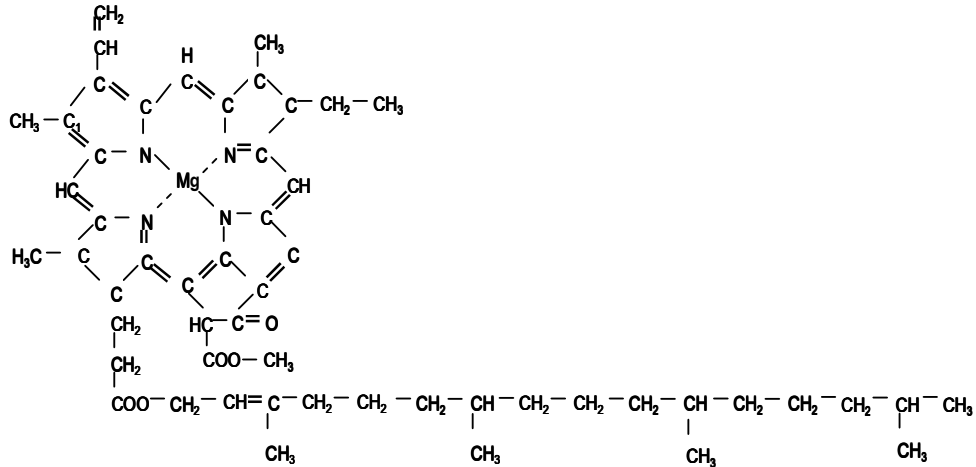
#### **2.3.1. Nhóm sắc tố xanh - Diệp lục (Chlorophyll)**

##### **2.3.1.1. Bản chất hoá học của diệp lục**

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



- Về công thức cấu tạo, phân tử diệp lục có thể được chia ra hai phần: Nhân diệp lục (vòng Mg-porphirin) và đuôi diệp lục (Hình 3.3).



**Hình 3.3.** Công thức cấu tạo của diệp lục a

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

Điều quan trọng nhất của phần này là nó có một hệ thống nối đôi đơn cách đều (nối đôi liên hợp) tạo nên phân tử diệp lục có hoạt tính quang hoá mạnh. Khả năng hấp thụ ánh sáng phụ thuộc số lượng liên kết đôi trong phân tử. Trong hệ thống liên kết đó tồn tại một đám mây điện tử π rất linh động, có năng lượng liên kết rất nhỏ nên dễ dàng bị kích động khi tiếp nhận năng lượng ánh sáng để bật ra khỏi quỹ đạo cơ bản của mình. Đây là trạng thái kích thích của phân tử diệp lục khi nhận năng lượng ánh sáng và là bước đầu tiên của quang hợp.

+ Đuôi phân tử diệp lục

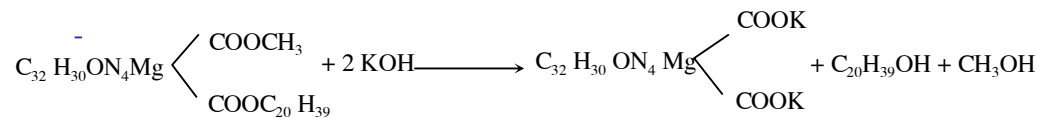
Diệp lục có đuôi rất dài gồm gốc rượu phytol có 20 nguyên tử cacbon. Đuôi diệp lục có tính ưa lipid nên nó có vai trò định vị phân tử diệp lục trên màng thilacoit vì màng quang hợp có tính lipid.

### 2.3.1.2. Đặc tính hoá học của chlorophyll

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



- Chlorophyll là este của axit chlorophyllic với hai rượu phytol (C<sub>20</sub>H<sub>39</sub>OH) và metanol (CH<sub>3</sub>OH), nên nó có phản ứng đặc trưng của một este là phản ứng xà phòng hoá khi tác dụng với kiềm để tạo nên muối chlorophyllat. Chlorophyllat kali vẫn có màu xanh:

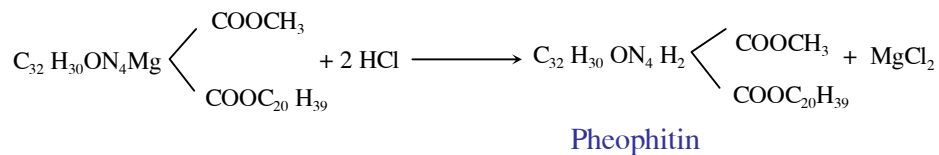


Chlorophyll a

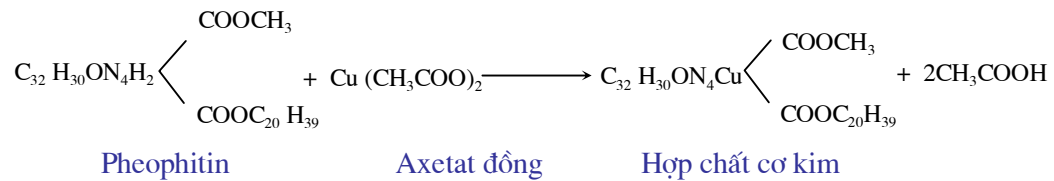
Chlorophyllat kali

Phytol Metanol

- Tác dụng với axit để tạo nên hợp chất pheophitin có kết tủa màu nâu, trong đó nhân Mg bị thay thế bởi H<sub>2</sub>. Pheophitin không có khả năng huỳnh quang như diệp lục. Điều đó chứng tỏ nguyên tử Mg có vai trò rất quan trọng quyết định tính chất của diệp lục

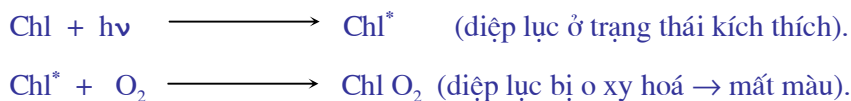


- Pheophytin có thể tác dụng với một kim loại khác và kim loại này sẽ đẩy H<sub>2</sub> ra khỏi phân tử pheophitin để thay thế vào vị trí của Mg trong phân tử diệp lục, tạo nên một hợp chất cơ kim có màu xanh rất bền.



- Sự mất màu của diệp lục

Diệp lục ở trong tế bào khó bị mất màu vì nằm trong phức hệ với protein và lipid. Song, dung dịch chứa diệp lục ngoài ánh sáng khi có mặt của O<sub>2</sub> sẽ mất màu vì nó bị quang oxy hoá theo phản ứng sau:



### 2.3.1.3. Đặc tính quang học của diệp lục

#### \* Tính huỳnh quang của diệp lục

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

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

#### \* Tính lân quang của diệp lục

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

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

#### \* Quang phổ hấp thu của diệp lục (Hình 3.4)

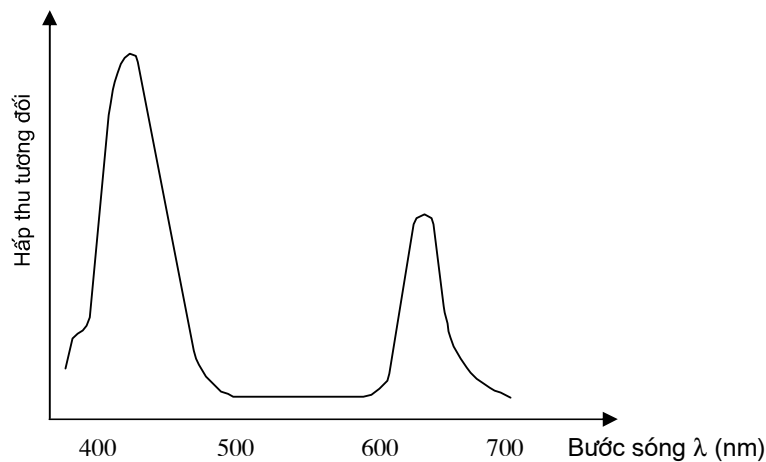
- Nếu ta quan sát khả năng hấp thu ánh sáng của dung dịch diệp lục bằng quang phổ kế, ta thấy một số vùng ánh sáng đơn sắc được diệp lục hấp thu mạnh nhất, một số vùng bị hấp thu ít hơn và có vùng thì hầu như không bị hấp thu. Sự hấp thu ánh sáng có tính chọn lọc đó tạo nên quang phổ hấp thu của diệp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

- Trong quang phổ hấp thu của diệp lục, có hai vùng ánh sáng mà diệp lục hấp thu mạnh nhất tạo nên hai đỉnh hấp thu cực đại. Đó là vùng ánh sáng đỏ với cực đại là 662 nm và vùng ánh sáng xanh tím với cực đại là 430 nm. Ánh sáng xanh lá cây không được diệp lục hấp thu mà phản xạ toàn bộ nên ta thấy cây có màu xanh lá cây.

- Trong lá cây, do phân tử diệp lục liên kết với các phân tử protein khác nhau nên chúng có cực đại hấp thu sai khác nhau ít nhiều tạo nên các phân tử diệp lục có cực đại hấp thu khác nhau và được ký hiệu bằng  $P_{700}$ ,  $P_{680}$ ,  $P_{685}$ ...mặc dù chúng đều là diệp lục a cả...

- Trong lá cây, do phân tử diệp lục liên kết với các phân tử protein khác nhau nên chúng có cực đại hấp thu sai khác nhau ít nhiều tạo nên các phân tử diệp lục có cực đại hấp thu khác nhau và được ký hiệu bằng  $P_{700}$ ,  $P_{680}$ ,  $P_{685}$ ...mặc dù chúng đều là diệp lục a cả...

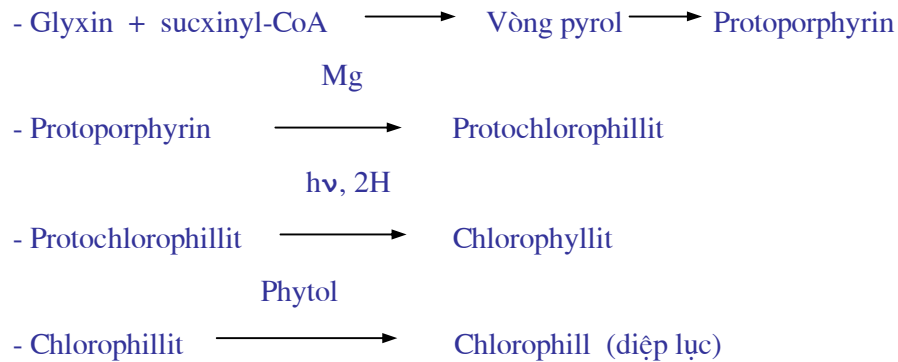
- Ý nghĩa của quang phổ hấp thu của diệp lục: Có thể nói rằng chỉ có ánh sáng được diệp lục hấp thu mới có khả năng quang hợp. Do vậy, trong ánh sáng mặt trời chiếu đến lá cây thì chỉ có ánh sáng đỏ và ánh sáng xanh tím mới có khả năng biến đổi thành năng lượng hoá học trong quang hợp mà thôi.



**Hình 3.4.** Quang phổ hấp thu của diệp lục a

#### 2.3.1.4. Sinh tổng hợp diệp lục

Diệp lục được tổng hợp từ axit succinic và glyxin qua nhiều giai đoạn rất phức tạp. Có thể tóm tắt các giai đoạn tổng hợp diệp lục như sau:



Điều kiện ngoại cảnh quan trọng cho quá trình tổng hợp diệp lục là ánh sáng, nhiệt độ và các nguyên tố khoáng như N, Mg, P, Fe... Do đó, diệp lục không được hình thành khi thiếu ánh sáng, nhiệt độ thấp và thiếu N, Mg... Trong điều kiện đó, diệp lục cũng bị phân hủy nên lá có màu vàng hoặc bạc trắng.

#### 2.3.1.5. Vai trò của diệp lục trong quang hợp

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

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

- Di trú năng lượng (vận chuyển năng lượng) vào trung tâm phản ứng. Từ phân tử diệp lục hấp thu ánh sáng đầu tiên cho đến trung tâm phản ứng của quang hợp là phải qua một hệ thống cấu trúc trong màng thylacoit gồm rất nhiều phân tử diệp lục khác nhau. Năng lượng ánh sáng phải truyền qua các phân tử diệp lục để đến được trung tâm phản ứng ( $P_{700}$ ).

- Tham gia biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học tại trung tâm phản ứng ( $P_{700}$ ) nhờ quá trình quang phosphoryl hoá để hình thành nên ATP và NADPH.

### **2.3.2. Nhóm sắc tố vàng - Carotenoid**

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

\* Carotenoid được chia thành 2 nhóm theo cấu tạo hoá học: Caroten và xantophyll.

- Caroten ( $C_{40}H_{56}$ ) là một loại cacbua hydro chưa bão hoà, chỉ tan trong dung môi hữu cơ. Trong thực vật thường có 3 loại:  $\beta$ ,  $\alpha$ ,  $\delta$  caroten. Nếu cắt đôi phân tử  $\beta$ -caroten ta có 2 phân tử vitamin A, nên  $\beta$ -caroten được xem là tiền vitamin A. Rất nhiều cơ quan thực vật có hàm lượng caroten (vitamin A) rất cao như quả gấc, đu đủ chín, củ cà rốt... Đây là nguồn vitamin A quan trọng cung cấp cho con người.

- Xantophyl: Đây là nhóm sắc tố có màu vàng sẫm. Công thức hoá học của chúng là  $C_{40}H_{56}O_n$  (n từ 1 - 6). Vì số lượng nguyên tử oxy có thể từ 1 đến 6 nên có nhiều loại xantophyl: Kriptoxantin ( $C_{40}H_{56}O$ ), lutein ( $C_{40}H_{56}O_2$ ), violaxantin ( $C_{40}H_{56}O_4$ )...

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

\* Nhóm carotenoid được chia thành hai nhóm nhỏ theo tính chất sinh lý của chúng:

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

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

\* Vai trò của carotenoid

- Lọc ánh sáng và bảo vệ cho diệp lục. Diệp lục dễ bị phá huỷ khi có cường độ ánh sáng cao. Carotenoid có khả năng ngăn cản phản ứng quang oxi hoá diệp lục để bảo vệ cho diệp lục khỏi bị phân hủy. Vì vậy, chúng bao giờ cũng nằm cạnh diệp lục.

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



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

- Người ta còn cho rằng xantophyl tham gia vào quá trình quang phân ly H<sub>2</sub>O để giải phóng O<sub>2</sub> vào không khí và cung cấp điện tử và H<sup>+</sup> cho quá trình khử CO<sub>2</sub> trong quang hợp.

Ngoài hai nhóm sắc tố quang hợp của thực vật bậc cao là diệp lục và carotenoit, các thực vật bậc thấp thuỷ sinh còn có nhóm sắc tố phycobilin đóng vai trò quan trọng trong quá trình quang hợp của các thực vật này. Phycobilin có hai dạng quan trọng là phycocyanin (màu xanh) và phycoerithrin (màu đỏ). Chúng hấp thu ánh sáng xanh và vàng rồi truyền năng lượng hấp thu cho diệp lục. Vì vậy mà chúng có thể sống ở dưới biển sâu.

### 3. BẢN CHẤT CỦA QUÁ TRÌNH QUANG HỢP

Làm thế nào để năng lượng ánh sáng mặt trời chuyển thành năng lượng của các liên kết hoá học trong các chất hữu cơ được? Bằng cách nào mà CO<sub>2</sub> và H<sub>2</sub>O nghèo năng lượng có thể trở thành các chất hữu cơ giàu năng lượng được?

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

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

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

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

Pha sáng của quang hợp xảy ra trong hệ thống màng thilacoit của lục lạp, nơi chứa diệp lục và carotenoit.

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

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

### **3.1.1. Giai đoạn quang vật lý**

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

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

Bản chất sự hấp thu năng lượng ánh sáng của diệp lục cũng tương tự như của các chất khác. Phân tử diệp lục có hệ thống nối đôi cách đều nên nó có khả năng hấp thu ánh sáng rất mạnh. Khi hấp thu năng lượng của lượng tử ánh sáng thì phân tử diệp lục chuyển sang trạng thái kích thích điện tử. Thực chất là khi nhận ánh sáng đỏ hay xanh tím thì một điện tử rất linh động trong phân tử diệp lục (điện tử  $\Pi$ ) sẽ vượt ra ngoài quỹ đạo cơ bản của mình để đến một quỹ đạo xa hơn, tức là đã nâng mức năng lượng của nó cao hơn trạng thái cũ. Có thể nói rằng năng lượng ánh sáng đã chuyển thành năng lượng của điện tử được kích thích của phân tử diệp lục. Năng lượng của lượng tử hấp thu càng lớn thì điện tử nhảy lên quỹ đạo xa hơn và mức năng lượng kích thích cũng lớn hơn.

*Có hai trạng thái kích thích điện tử của phân tử diệp lục (Hình 3.5):*

- Trạng thái kích thích sơ cấp (*trạng thái singlet*) với thời gian tồn tại của điện tử trên quỹ đạo đó rất ngắn ( $10^{-9}$  giây khi hấp thu ánh sáng đỏ – Trạng thái singlet 2, và  $10^{-12}$  giây khi hấp thu ánh sáng xanh – Trạng thái singlet 1). Sau thời gian ngắn ngủi đó, điện tử quay trở về quỹ đạo cơ bản ban đầu. Năng lượng dư thừa khi điện tử quay về quỹ đạo xuất phát sẽ chuyển thành các dạng sau: toả nhiệt, phát ra ánh sáng huỳnh quang hoặc kích thích phân tử diệp lục khác bên cạnh (Hình 3.5). Với thời gian sống quá ngắn ngủi như vậy thì khả năng sử dụng năng lượng vào quang hợp là rất khó khăn.

- Trạng thái kích thích thứ cấp (*trạng thái triplet. Trạng thái T*) với thời gian tồn tại của điện tử kích thích lâu hơn nhiều ( $10^{-3}$  giây) nên xác suất sử dụng năng lượng kích thích điện tử vào quang hợp cao hơn. Nếu sau thời gian đó mà năng lượng không sử dụng vào phản ứng quang hoá thì điện tử lại quay trở về quỹ đạo cơ bản và năng lượng thừa có thể chuyển thành: nhiệt, phát ánh sáng lân quang hoặc kích thích phân tử sắc tố khác (Hình 3.5).

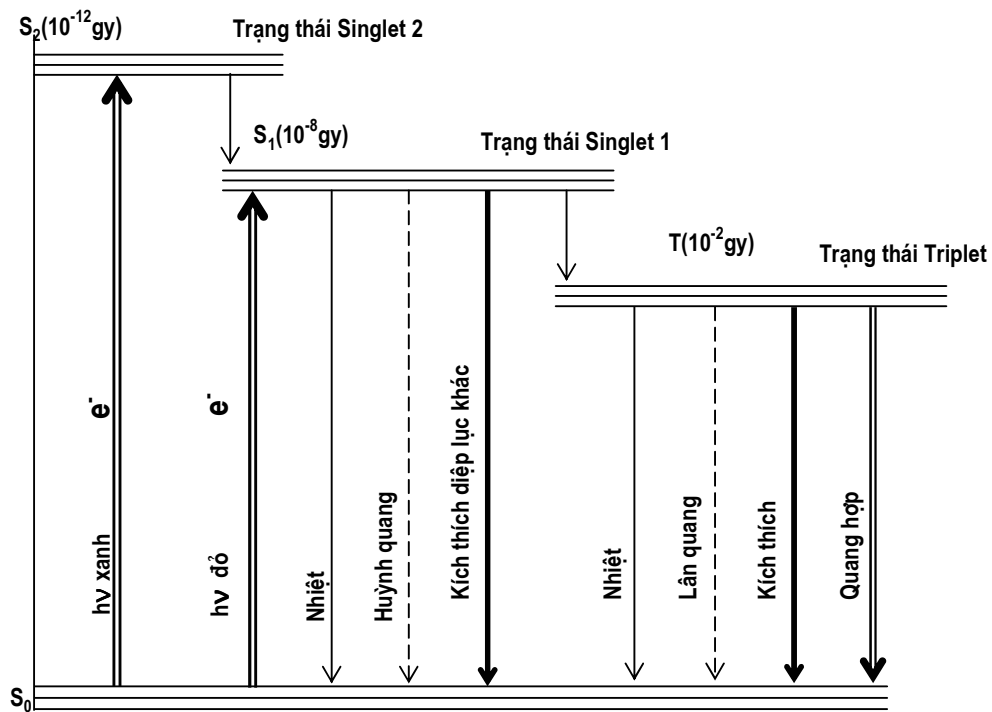
\* **Quá trình vận chuyển năng lượng** từ phân tử diệp lục đã được hoạt hoá bởi ánh sáng dưới dạng năng lượng của điện tử được kích thích vào trung tâm phản ứng. Hàng loạt các phân tử diệp lục được sắp xếp một cách có trật tự trên màng thylacoit làm phương tiện để chuyển năng lượng vào phân tử diệp lục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

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



*Giai đoạn hấp thu ánh sáng*    *Giai đoạn vận chuyển năng lượng vào trung tâm phản ứng*

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



**Hình 3.5.** Các trạng thái kích thích điện tử của phân tử diệp lục khi tiếp nhận năng lượng của lượng tử ánh sáng

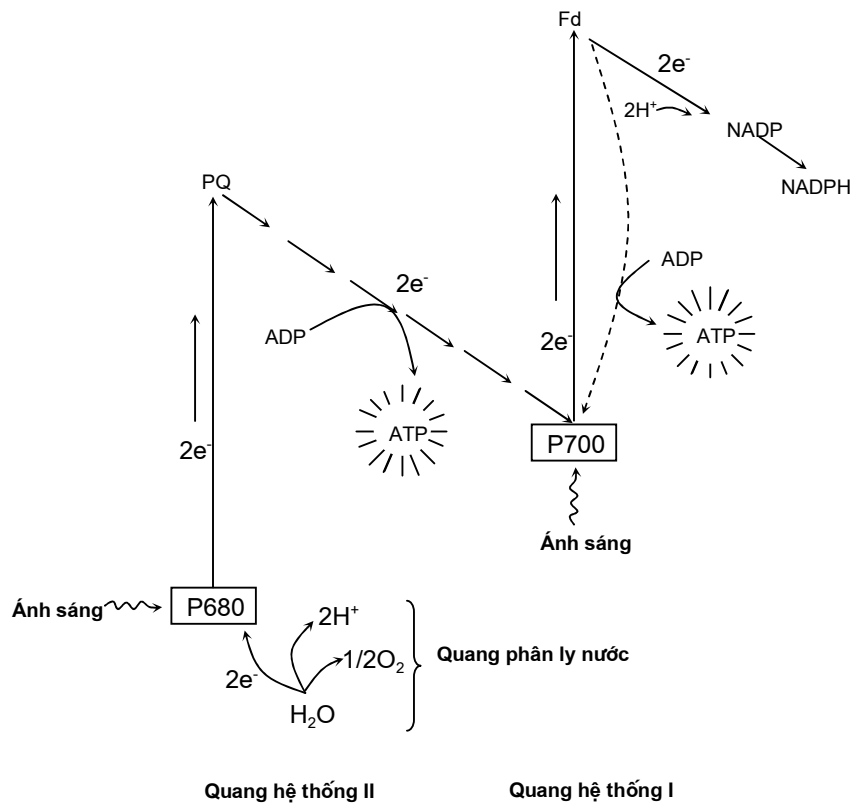
*S<sub>0</sub>: Quỹ đạo cơ bản, S<sub>1</sub>: Trạng thái kích thích singlet khi hấp thu ánh sáng đỏ,*

*S<sub>2</sub>: Trạng thái kích thích singlet khi hấp thu ánh sáng xanh, T: Trạng thái kích thích triplet*

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

### 3.4.1.2. Giai đoạn quang hoá học

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



**Hình 3.6.** Sơ đồ quang phosphoryl hoá trong quang hợp

Ghi chú: PQ: Plastoquinon, Fd: Ferredoxin



Thực ra thì đây là hệ quả của hai quá trình diễn ra song song với nhau là quá trình chuyển vận điện tử và quá trình tổng hợp ATP diễn ra trên màng thilacoit của lục lạp.

#### **- Quá trình chuyển vận điện tử**

Điện tử sẽ được chuyển vận từ H<sub>2</sub>O (có thế oxy hoá khử là + 0,8V) đến NADP<sup>+</sup> (-0,32V). Điện tử chuyển vận ngược chiều điện trường (từ + đến -) nên quá trình này không tự diễn ra được mà cần được hoạt hoá bởi năng lượng ánh sáng do diệp lục hấp thụ. Ở đây, diệp lục phải hấp thụ 2 quang tử ánh sáng để cho 2 điện tử đi ngược gradient điện trường. Để hướng dẫn đường đi của điện tử đúng hướng (từ H<sub>2</sub>O đến NADP<sup>+</sup>), một loạt các chất đặc hiệu sắp xếp một cách có trật tự trong màng thilacoit tạo nên chuỗi chuyển vận điện tử (CCVĐT). Chuỗi CVĐT có nhiệm vụ chuyển điện tử từ phân tử H<sub>2</sub>O đến chất nhận cuối cùng là NADP<sup>+</sup> để khử nó thành NADPH (cùng với H<sup>+</sup>).

Các thành viên chủ yếu của chuỗi chuyển vận điện tử quang hợp gồm: Plastoquinon (PQ), xytocrom f, plastocyanin (PC), ferredoxin, NADP<sup>+</sup>. CCVĐT còn có hai trung tâm phản ứng của hai hệ thống sắc tố là P<sub>680</sub> và P<sub>700</sub>. Chúng sắp xếp trong màng thilacoit lần lượt theo thứ tự giảm dần của thế oxy hoá khử. Qua các thành viên của CCVĐT, điện tử có thể vận chuyển từ H<sub>2</sub>O (+0,81V) đến NADP<sup>+</sup> (-0,32V). Tất nhiên vì điện tử đi ngược chiều điện trường nên diệp lục P<sub>680</sub> và P<sub>700</sub> phải nhận thêm năng lượng ánh sáng để CCVĐT này hoạt động được.

#### **- Quá trình quang phosphoryl hoá tổng hợp ATP**

Trên đường đi của điện tử qua nhiều thành viên của CCVĐT có mức năng lượng khác nhau, năng lượng thừa được giải phóng ra lập tức liên kết vào liên kết cao năng photphat của phân tử ATP nhờ phản ứng:



Tất nhiên, quá trình phosphoryl hoá quang hoá có sự tham gia của NADP<sup>+</sup> và có giải phóng oxy, nên phản ứng phosphoryl hoá đầy đủ có phương trình sau:

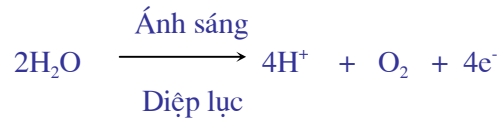


Như vậy, hai quá trình chuyển vận điện tử và phosphoryl hoá xảy ra song song với nhau. Nếu như hai quá trình đó liên kết với nhau thì ATP được hình thành, còn nếu không tiếp hợp nhau thì năng lượng được giải phóng dưới dạng nhiệt vô ích. Ví dụ trong trường hợp gặp điều kiện "stress", màng thilacoit bị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

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

### - Quang phân ly nước:

Quang phân ly nước là quá trình khởi nguồn cho quá trình phosphoryl hoá này. Quá trình quang phân ly nước có thể biểu diễn bằng phản ứng sau:



Như vậy, 1 phân tử  $\text{H}_2\text{O}$  sẽ được phân ly cho:

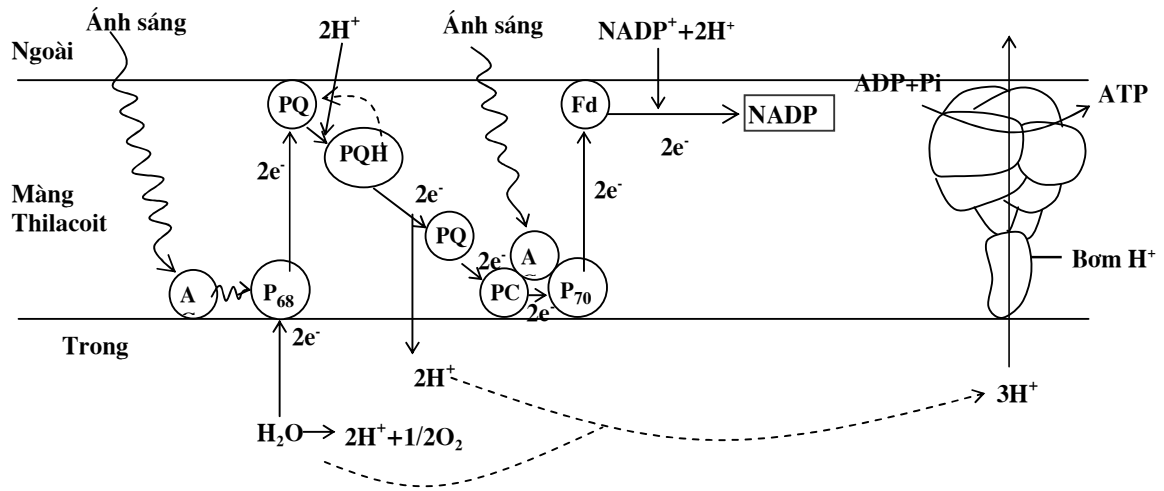
- + Điện tử ( $2\text{e}^-$ ) đưa vào chuỗi CVĐT quang hợp.
- +  $\text{H}^+$  ( $2\text{H}^+$ ) để khử  $\text{NADP}^+$  thành NADPH.
- + Giải phóng  $1/2\text{O}_2$  vào không khí để điều hoà nồng độ oxi trong không khí.

Khi kết thúc pha sáng, có 3 sản phẩm sẽ được tạo thành là ATP, NADPH và  $\text{O}_2$ . Oxi sẽ bay vào không khí, còn năng lượng ATP và chất khử NADPH sẽ được sử dụng để khử  $\text{CO}_2$  trong pha tối của quang hợp để tạo nên các chất hữu cơ cho cây.

### - Cơ chế hình thành ATP trong quang hợp

Cơ chế giải thích sự hình thành ATP trong quang hợp cũng như trong hô hấp đến nay chưa sáng tỏ hoàn toàn. Một giả thuyết được nhiều người thừa nhận là giả thuyết hoá thẩm của Peter Mitchell (1961). Theo thuyết hoá thẩm thì sự chênh lệch điện thế giữa hai phía của màng thilacoit trong quá trình quang hợp đã tạo nên thế năng cho quá trình tổng hợp ATP (Hình 3.7).

Trong quá trình chuyển vận điện tử của CCVĐT ở màng thilacoit từ  $\text{H}_2\text{O}$  đến  $\text{NADP}^+$  thì  $\text{H}^+$  được chuyển từ mặt ngoài vào mặt trong của màng. Đặc biệt chuỗi CVĐT có thành viên PQ vừa vận chuyển điện tử, vừa vận chuyển  $\text{H}^+$ . Ion  $\text{H}^+$  được PQ nhận từ mặt ngoài của màng để tạo thành  $\text{PQH}_2$ . Điện tử được theo CCVĐT còn  $\text{H}^+$  được đẩy vào trong màng thilacoit. Đồng thời do quá trình quang phân ly nước diễn ra ở phía trong để cung cấp điện tử cho CCVĐT mà  $\text{H}^+$  được bổ sung thêm phía trong màng. Kết quả là có sự chênh lệch nồng độ ion  $\text{H}^+$  đáng kể ở hai phía màng tạo nên thế điện hoá hai phía màng và đây là nguồn thế năng. Để giải toả sự chênh lệch đó, các bơm  $\text{H}^+$  nằm trên màng hoạt động để bơm ion  $\text{H}^+$  từ trong ra ngoài màng tạo nên dòng ion  $\text{H}^+$  qua màng. Dòng ion này kích thích hoạt động của enzyme ATP-synthetase tổng hợp ATP từ ADP và P vô cơ do năng lượng của dòng ion toả ra (Hình 3.7).



**Hình 3.7.** Sơ đồ về chuỗi CVĐT trong màng Thilacoit và sự hình thành ATP theo thuyết Hoá thẩm của Michael.

- AC: *Cholorophin amten*
- PQ: *Plastoquinon*
- Cytf: *Cytochrom f*
- PC: *Plastocyanin*
- Fd: *Feredoxin*
- NADP: *Nicotinamit Adenin Dinucleotit Photphat*
- ADP - ATP: *Adenosin Di-Tri Photphat*
- Pi: *Photphat vô cơ*

### 3.2. Pha tối và sự đồng hoá CO<sub>2</sub> trong quang hợp

Như đã nói ở trên pha sáng trong quang hợp tạo ra nguồn năng lượng ATP và hợp chất khử NADPH để khử CO<sub>2</sub> thành gluxit và các chất hữu cơ khác trong pha tối. Nơi xảy ra pha tối là phần cơ chất trong lục lạp.

Pha tối diễn ra với hai nội dung cơ bản: Cố định CO<sub>2</sub> và khử CO<sub>2</sub>.

Tùy thuộc vào con đường đồng hoá CO<sub>2</sub> trong quang hợp khác nhau mà người ta chia thế giới thực vật thành 3 nhóm:

- **Nhóm thực vật C<sub>3</sub>** bao gồm các thực vật mà con đường quang hợp của chúng chỉ thực hiện duy nhất một chu trình quang hợp là C<sub>3</sub> (chu trình Calvin). Hầu hết cây trồng của chúng ta thuộc thực vật C<sub>3</sub> như lúa, đậu đỗ, khoai, sắn, cam chanh, nhãn vãi....

- **Nhóm thực vật C<sub>4</sub>** gồm các thực vật mà con đường quang hợp của chúng là sự liên hợp giữa 2 chu trình quang hợp là chu trình C<sub>4</sub> và chu trình C<sub>3</sub>. Một số cây trồng thuộc nhóm này như mía, ngô, kê, cao lương...

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

### 3.2.1. Con đường quang hợp của thực vật $C_3$

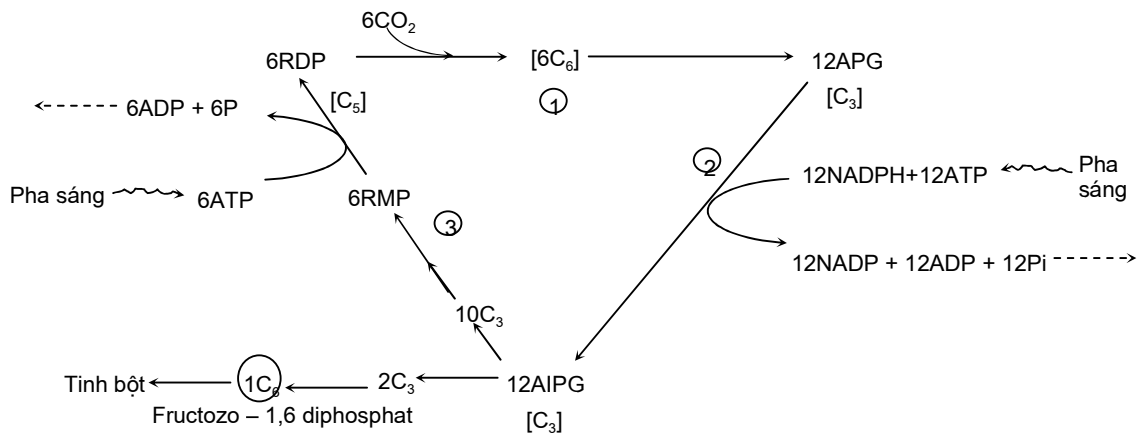
Các thực vật  $C_3$  chỉ tiến hành một chu trình quang hợp là chu trình  $C_3$  hay còn gọi là chu trình Calvin, tên nhà Bác học Mỹ đầu tiên phát hiện ra chu trình này. Người ta gọi tên chu trình  $C_3$  vì sản phẩm đầu tiên tạo nên trong chu trình này là một hợp chất có 3C là axit phosphoglyxeric (APG).

Hai nhà khoa học Mỹ là Melvin Calvin và Andrew Benson đã sử dụng cacbon đánh dấu phóng xạ ( $^{14}CO_2$ ) cho tảo *Chlorella* quang hợp và theo dõi số phận của  $^{14}C$  trong các sản phẩm quang hợp theo thời gian. Cuối cùng họ đã tìm ra chu trình đồng hoá  $CO_2$  quan trọng của thực vật mang tên chu trình quang hợp Calvin-Benson (Chu trình  $C_3$ ). Với phát minh quan trọng này, Calvin và Benson đã nhận được giải thưởng Nobel năm 1961.

Sơ đồ chu trình  $C_3$  vẫn tất được trình bày ở hình 3.8.

*Chu trình này có thể chia thành 3 giai đoạn:*

**\* Giai đoạn cố định  $CO_2$**



**Hình 3.8.** Sơ đồ đơn giản của chu trình  $C_3$  (chu trình Calvin)

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

③ Giai đoạn tái tạo chất nhận  $CO_2$ .

RDP: Ribulozo-1,5 diphosphat ( $C_5$ )

APG: Axit 3 phosphoglyxeric ( $C_3$ )

AIPG: Aldehyt 3 phosphoglyxeric ( $C_3$ )

- Chất nhận  $\text{CO}_2$  đầu tiên và cũng là duy nhất của chu trình là một hợp chất có 5C: Ribulozo-1,5 diphosphat (RDP).

- Sản phẩm đầu tiên ổn định của chu trình này là một hợp chất 3C: Axit phosphoglyxeric (APG).

- Phản ứng cacboxyl hoá được xúc tác bởi enzym rất đặc trưng và phổ biến nhất cho cây  $\text{C}_3$  là RDP-cacboxylase.

Sản phẩm của giai đoạn này là hợp chất có 3 C - axit phosphoglyxeric (12 APG). Vì vậy người ta gọi chu trình này là chu trình  $\text{C}_3$  và thực vật thuộc nhóm này là thực vật  $\text{C}_3$ .

#### **\* Giai đoạn khử $\text{CO}_2$**

- Sản phẩm quang hợp đầu tiên là APG sẽ bị khử ngay để hình thành nên AIPG, tức có sự khử từ chức axit thành chức aldehyt.

- Pha sáng cung cấp năng lượng ATP và lực khử NADPH cho phản ứng khử này. Để tạo nên 1 phân tử glucose thì pha sáng cần cung cấp cho phản ứng khử này 12 ATP + 12 NADPH.

Như vậy thì  $\text{CO}_2$  vừa được cố định trong APG đã bị khử. Đây có thể xem là phản ứng quan trọng nhất trong pha tối.

#### **\* Giai đoạn tái tạo chất nhận $\text{CO}_2$ (RDP)**

- Một bộ phận AIPG ( $2\text{C}_3$ ) tách ra khỏi chu trình để đi theo hướng tổng hợp nên đường và tinh bột và các sản phẩm khác của quang hợp. Các sản phẩm này sau đó được vận chuyển ra khỏi lá để đến các cơ quan khác.

- Đại bộ phận AIPG ( $10\text{C}_3$ ) trải qua hàng loạt các phản ứng phức tạp, cuối cùng tái tạo lại chất nhận  $\text{CO}_2$  là RDP để khép kín chu trình.

- Giai đoạn tái tạo chất nhận  $\text{CO}_2$  cũng cần năng lượng ATP của pha sáng đưa đến. Giai đoạn này cần 6ATP để tạo đủ chất nhận  $\text{CO}_2$  cho việc hình thành nên 1 phân tử glucose. Như vậy, sản phẩm pha sáng không những cần cho việc khử  $\text{CO}_2$  thành các chất hữu cơ mà còn cần cho việc tái tạo lại chất nhận  $\text{CO}_2$  là RDP.

Như vậy thì để tạo nên 1 phân tử glucose trong pha tối thì pha sáng cần cung cấp 18 ATP và 12 NADPH. Đây là một lượng năng lượng lớn mà pha sáng phải bảo đảm đủ. Nếu vì lý do nào đó mà thiếu năng lượng thì quá trình khử  $\text{CO}_2$  sẽ bị ức chế.

#### **\* Ý nghĩa của chu trình $\text{C}_3$**

- Chu trình  $\text{C}_3$  là chu trình quang hợp cơ bản nhất của thế giới thực vật và nó xảy ra trong tất cả thực vật dù là thực vật thượng đẳng hay hạ đẳng, dù thực vật  $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  hay thực vật CAM. Đây là chu trình khử  $\text{CO}_2$  duy nhất để tạo nên các sản phẩm quang hợp trong thế giới thực vật.

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

### **3.2.2. Con đường quang hợp của thực vật $C_4$**

#### **\* Xuất xứ**

- Sau khi phát hiện ra chu trình Calvin (chu trình  $C_3$ ), người ta cho đây là chu trình quang hợp duy nhất của thực vật. Tuy nhiên, sau đó một số nhà khoa học mà đứng đầu là Hatch và Slack đã phát hiện ra rằng ở một số cây trồng có nguồn gốc nhiệt đới như mía, ngô, cao lương, rau dền, cỏ gấu... có một con đường quang hợp rất đặc trưng mà sản phẩm tạo ra đầu tiên không phải là một hợp chất có 3C mà là một hợp chất có 4C. Chúng hoạt động quang hợp theo một con đường riêng gọi là con đường quang hợp của thực vật  $C_4$  (tên sản phẩm đầu tiên có 4C là axit oxaloacetic).

- Thực ra, những thực vật  $C_4$  thực hiện đồng thời hai chu trình quang hợp liên hợp với nhau: Chu trình  $C_4$  (Chu trình Hatch-Slack) và chu trình  $C_3$  (Chu trình Calvin-Benson). Chu trình  $C_4$  có nhiệm vụ cố định  $CO_2$ , còn chu trình  $C_3$  thì khử  $CO_2$  để tạo nên các sản phẩm quang hợp.

#### **\* Đặc điểm của thực vật $C_4$**

- Về giải phẫu, lá của cây  $C_4$  có hai loại tế bào đồng hoá và hai loại lục lạp có cấu trúc và chức năng khác nhau (kiểu cấu trúc Kranz – Hình 3.9.)

+ Tế bào thịt lá (mesophyll) chứa lục lạp của tế bào thịt lá. Lục lạp tế bào thịt lá có cấu trúc grana (màng thylacoit) rất phát triển. Chức năng của chúng là thực hiện chu trình  $C_4$  tức là cố định  $CO_2$  có hiệu quả nhất.

+ Tế bào bao quanh bó mạch nằm sát cạnh các bó mạch dẫn. Tế bào này chứa lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch với cấu trúc grana rất kém phát triển. Các lục lạp này chứa rất nhiều hạt tinh bột. Chức năng của chúng là thực hiện chu trình  $C_3$  để khử  $CO_2$  tạo nên các sản phẩm quang hợp.

Kiểu cấu trúc của lá thực vật  $C_4$  như trên được gọi là *cấu trúc Kranz*.

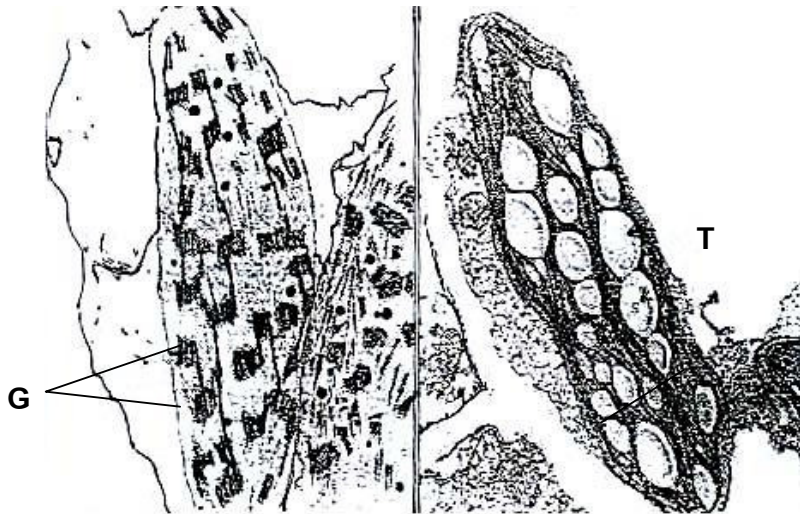
- Chất nhận  $CO_2$  đầu tiên không phải là hợp chất 5C (RDP) như ở thực vật  $C_3$  mà một hợp chất 3C là phosphoenol pyruvic (PEP). Phản ứng cacboxylhoas đầu tiên xảy ra rất mạnh mẽ trong lục lạp của tế bào thịt lá. Do vậy, sản phẩm đầu tiên trong quang hợp của thực vật này là một hợp chất có 4C. Đó là axit oxaloacetic (AOA).

- Enzym cố định  $CO_2$  đầu tiên là PEP-cacboxylase. Đây là một enzym có hoạt tính cực mạnh, có ái lực với  $CO_2$  gấp 100 lần so với enzym RDP-cacboxylase. Do vậy, năng lực cố định  $CO_2$  của thực vật  $C_4$  là rất lớn và rất hiệu quả. Nó có thể cố định  $CO_2$  ở nồng

độ cực kỳ thấp. Chính vì vậy mà chu trình  $C_4$  được chuyên hoá cho việc cố định  $CO_2$  có hiệu quả nhất.

Do vậy, các thực vật  $C_4$  có 2 enzym cố định  $CO_2$  là PEP-cacboxylase của chu trình  $C_4$  và RDP-cacboxylase của chu trình  $C_3$ , trong đó PEP-cacboxylase có nhiệm vụ cố định  $CO_2$  đầu tiên và quan trọng nhất.

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



**Hình 3.9.** Hai loại lục lạp trong lá ngô (ảnh kính hiển vi điện tử)

Lục lạp của tế bào thịt lá (bên trái) có cấu trúc grana (G) rất phát triển  
Lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch (bên phải) không có grana và rất nhiều tinh bột (T) (ảnh kính hiển vi điện tử, A.J. Kirchanski, 1975)

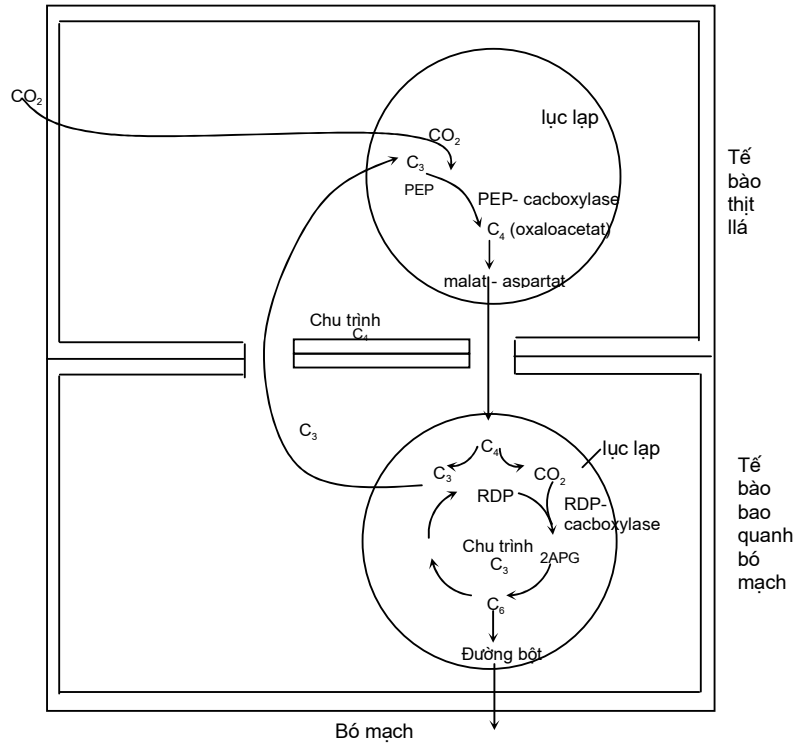
**\* Sơ đồ vắn tắt con đường quang hợp của cây  $C_4$  (Hình 3.10)**

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

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

+ Chất nhận  $CO_2$  đầu tiên là phosphoenolpyruvic (PEP) và sản phẩm tạo nên đầu tiên là một hợp chất có 4C là axit oxaloaxetic (AOA). Vì vậy mà ta gọi chu trình này là chu trình  $C_4$ . Phản ứng cacboxyl hoá được xúc tác bằng enzym PEP-cacboxylase, là enzym có hoạt tính cực kỳ mạnh, hơn hoạt tính của RDP-cacboxylase đến 100 lần. Đây

chính là mấu chốt làm cho hoạt động quang hợp của cây  $C_4$  mạnh mẽ và có hiệu quả hơn so với thực vật khác.



**Hình 3.10.** Sơ đồ con đường quang hợp của thực vật  $C_4$

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

- Chu trình  $C_3$  được tiến hành trong lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch bằng việc tiếp nhận  $CO_2$  do chu trình  $C_4$  cố định được. Hợp chất  $C_4$  là malat hoặc aspartat sẽ bị phân huỷ để giải phóng  $CO_2$  và axit pyruvic. Axit pyruvic quay lại lục lạp tế bào thịt lá và biến đổi thành PEP - chất tiếp nhận  $CO_2$  đầu tiên của chu trình  $C_4$ , còn  $CO_2$  được sử dụng trong chu trình  $C_3$  để khử thành các sản phẩm quang hợp.

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

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



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

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

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

- Xét về mặt tiến hoá thì các cây  $C_4$  có con đường quang hợp hoàn thiện hơn, tiến hoá hơn thực vật  $C_3$  và CAM.

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

\* **Một số thực vật**, thường là các cây mọng nước, sống trong điều kiện khô hạn, nhất là sống nơi hoang mạc thường xuyên gặp nóng hạn. Chúng không được phép mở khí khổng vào ban ngày để tránh sự bay hơi nước quá mạnh làm cây chết mà chỉ mở vào ban đêm, khi nhiệt độ không khí giảm xuống. Do vậy,  $CO_2$  chỉ được xâm nhập vào lá vào ban đêm mà thôi.

Để thích nghi với điều kiện khó khăn như vậy, các cây mọng nước chọn một con đường quang hợp đặc trưng riêng cho mình trong điều kiện khô hạn. Đó là sự cố định  $CO_2$  được tiến hành vào ban đêm và khử  $CO_2$  vào ban ngày (Các thực vật  $C_3$  và  $C_4$  mở khí khổng vào ban ngày và đóng vào ban đêm nên quá trình cố định  $CO_2$  xảy ra vào ban ngày).

**\* Sơ đồ con đường quang hợp của thực vật CAM (Hình 3.11)**

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

- Vào ban đêm, khi nhiệt độ không khí giảm xuống thì khí khổng mở ra để thoát hơi nước và  $CO_2$  sẽ xâm nhập vào lá qua khí khổng mở và quá trình cố định  $CO_2$  cũng được xảy ra.

- Chất nhận  $CO_2$  đầu tiên cũng là PEP và sản phẩm đầu tiên cũng là AOA như cây  $C_4$ . Phản ứng cacboxyl này diễn ra trong lục lạp.

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

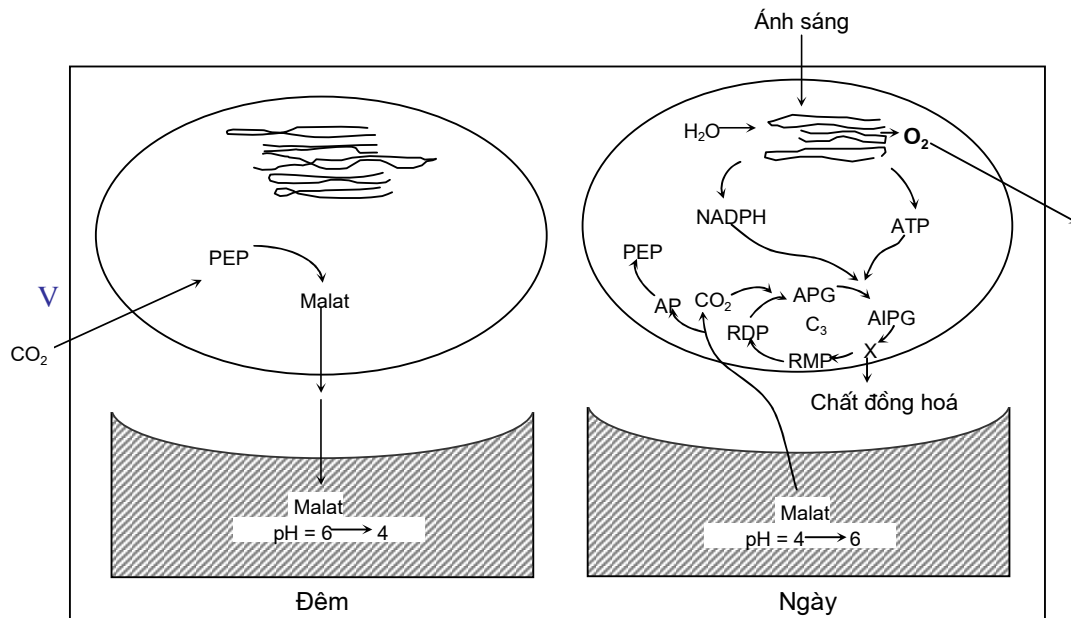
- Vào ban ngày, khí khổng đóng lại và  $CO_2$  không thể xâm nhập vào lá được và quá trình cố định  $CO_2$  sẽ không diễn ra. Do đó, chỉ có quá trình khử  $CO_2$  diễn ra vào ban ngày mà thôi. Thực ra, có 3 hoạt động diễn ra đồng thời vào ban ngày trong lục lạp:

+ Một là hệ thống quang hoá hoạt động. Khi có ánh sáng thì hệ sắc tố quang hợp hấp thu ánh sáng và pha sáng của quang hợp diễn ra. Kết quả là hình thành nên ATP và NADPH và giải phóng oxi. ATP và NADPH sẽ được sử dụng cho khử CO<sub>2</sub> trong pha tối.

+ Hai là malat lập tức bị phân huỷ. CO<sub>2</sub> được giải phóng từ malat sẽ cung cấp cho chu trình C<sub>3</sub>, còn axit pyruvic biến đổi thành chất nhận CO<sub>2</sub> là PEP.

+ Ba là thực hiện chu trình C<sub>3</sub> như các thực vật khác để tổng hợp nên các chất hữu cơ cho cây.

Như vậy, thực vật CAM cũng có hai enzym cố định CO<sub>2</sub> như thực vật C<sub>4</sub>.



**Hình 3.11.** Sơ đồ vận tất con đường quang hợp thực vật CAM

*Ghi chú: PEP: phosphoenolpyruvic, AP: axit pyruvic, RMP: Ribulozomonophosphat, RDP: ribulozodiphosphat, APG: axit phosphoglyxeric, AIPG: aldehyt phosphoglyxeric*

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

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

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

\* Như vậy, con đường quang hợp của thực vật C<sub>4</sub> và thực vật CAM giống nhau ở phản ứng cố định và khử CO<sub>2</sub> (chất nhận CO<sub>2</sub>, enzym cacboxyl hoá và sản phẩm đầu tiên của quang hợp). Khác nhau cơ bản giữa hai nhóm thực vật này là chúng phân biệt về thời gian và không gian của quá trình cố định CO<sub>2</sub> và khử CO<sub>2</sub> (Hình 3.12.).

**Quang hợp của thực vật C<sub>3</sub>**

**Quang hợp của thực vật C<sub>4</sub>**

Sự khử CO <sub>2</sub> tạo nên sản phẩm quang hợp	Sự cố định CO <sub>2</sub> (Phản ứng cacboxyl hoá)	Sự khử CO <sub>2</sub> tạo nên sản phẩm quang hợp	Sự cố định CO <sub>2</sub> (Phản ứng cacboxyl hoá)
<i>Tế bào bao quanh bó mạch</i>	<i>Tế bào thịt lá</i>	<i>Ban ngày</i>	<i>Ban đêm</i>
<i>Không gian</i>		<i>Thời gian</i>	

**Hình 3.12.** Sự khác nhau về không gian và thời gian của quá trình cố định

**CO<sub>2</sub> và khử CO<sub>2</sub> của thực vật C<sub>4</sub> và thực vật CAM**

\* **Về khái quát** thì ba nhóm thực vật C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> và CAM có nhiều đặc điểm khác nhau về quang hợp (Bảng 3. 1).

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

Đặc điểm	Thực vật C <sub>3</sub>	Thực vật C <sub>4</sub>	Thực vật CAM
Giải phẫu Kranz	Không	Có	Không
Chất nhận CO <sub>2</sub> đầu tiên	RDP	PEP	PEP
Sản phẩm đầu tiên	APG (C <sub>3</sub> )	AOA (C <sub>4</sub> )	AOA (C <sub>4</sub> )
Enzym cacboxyl hoá	RDP-cacboxylase	PEP-cacboxylase RDP-cacboxylase	PEP-cacboxylase RDP-cacboxylase
Thời gian cố định CO <sub>2</sub>	<i>Ngoài sáng*</i>	<i>Ngoài sáng*</i>	Trong tối
Quang hô hấp	Cao	Rất thấp	Rất thấp
Ức chế quang hợp bởi O <sub>2</sub>	Có	Không	Có
Hiệu ứng nhiệt độ cao lên quang hợp (30-40°C)	Kìm hãm	Kích thích	Kích thích
Điểm bù CO <sub>2</sub>	Cao(25-100 ppm)	Thấp (0-10 ppm)	Thấp (0-5 ppm)
Năng suất sinh vật học	Trung bình đến cao	Cao	Thấp
Sự thoát hơi nước	Cao	Thấp	Rất thấp

\* Sự cố định CO<sub>2</sub> có thể xảy ra trong tối nhưng ở ngoài sáng mạnh mẽ hơn nhiều do ATP và NADPH tổng hợp nhiều ngoài sáng và khí khổng mở.

### 3.2.4. Quang hô hấp (Hô hấp sáng)

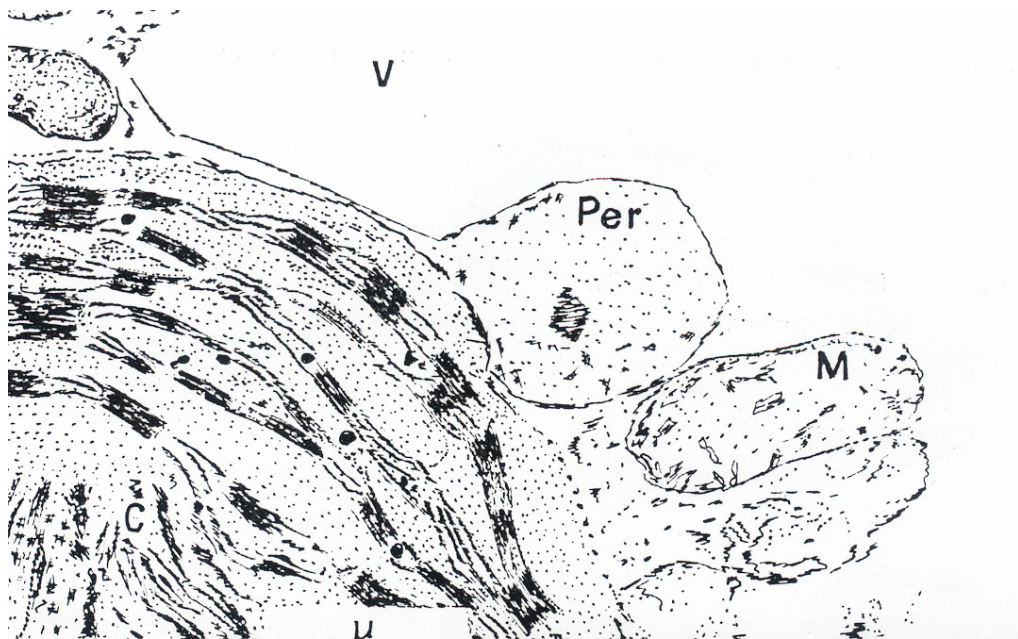
#### \* Khái niệm về hô hấp sáng

- Hô hấp nói chung có thể xem là quá trình phân giải chất hữu cơ khi hấp thu oxi và giải phóng cacbonic vào không khí.

- Có hai loại hô hấp xảy ra ở thực vật: Hô hấp tối và hô hấp sáng.

+ Hô hấp tối là quá trình phân giải oxi hoá chất hữu cơ nhờ hấp thu oxi không khí và kết quả là giải phóng  $\text{CO}_2$  và năng lượng. Quá trình này có thể xảy ra trong tối và cả ngoài sáng. Đây là chức năng sinh lý cơ bản của tất cả thế giới sinh vật.

+ Hô hấp sáng là quá trình phân giải chất hữu cơ và giải phóng  $\text{CO}_2$  như hô hấp tối nhưng không giải phóng năng lượng. Quá trình này chỉ xảy ra ngoài sáng và chỉ ở một số thực vật nhất định mà thôi (Đặc biệt là nhóm thực vật  $\text{C}_3$ ).



**Hình 3.13.** Các bào quan tham gia quang hô hấp (ảnh kính hiển vi điện tử)

C: Lục lạp    Per: Peroxisom    M: Ty thể

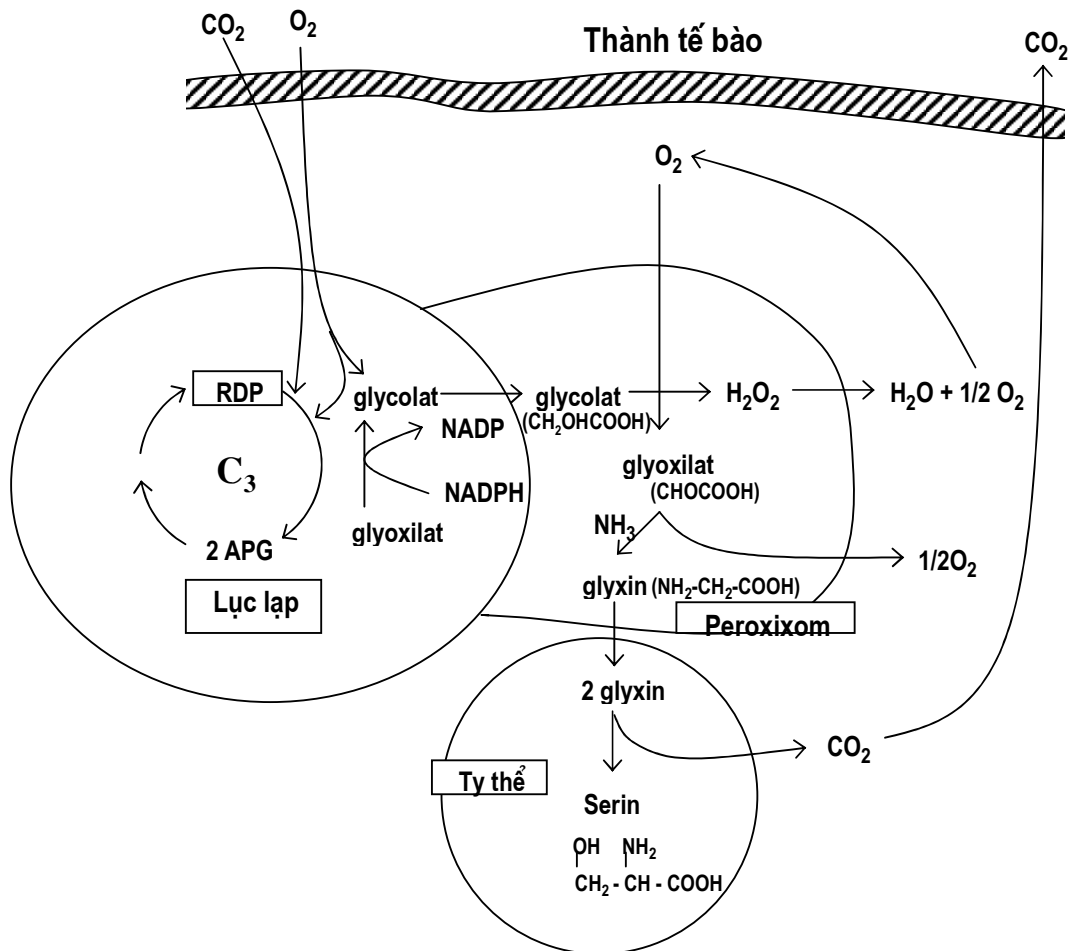
**\* Điều kiện để xảy ra hô hấp sáng**

- Điều kiện trước tiên là có chiếu sáng. Khi có chiếu sáng thì các thực vật có hô hấp sáng mới xảy ra quá trình phân huỷ chất hữu cơ để giải phóng CO<sub>2</sub>, còn trong tối thì quá trình này không diễn ra. Tuy nhiên, quá trình hô hấp sáng thường xảy ra mạnh mẽ khi gặp nhiệt độ cao, cường độ ánh sáng mạnh và nồng độ oxi cao.

- Hô hấp sáng chỉ xảy ra ở các thực vật C<sub>3</sub>, còn nhóm thực vật C<sub>4</sub> và thực vật CAM thì quang hô hấp không xảy ra hoặc rất yếu.

- Có 3 bào quan tham gia vào việc thải CO<sub>2</sub> ngoài sáng (quang hô hấp) là lục lạp, ty thể và peroxisom. Ba cơ quan này trong lá luôn nằm cạnh nhau khi thực hiện quang hô hấp (Hình 3.13).

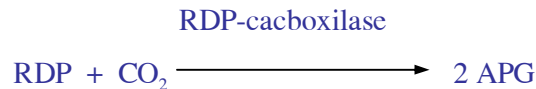
**\* Bản chất hoá học của quang hô hấp (Hình 3.14)**



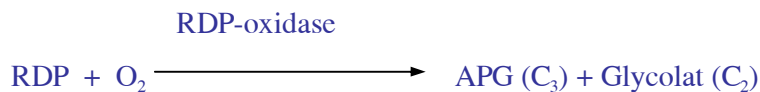
**Hình 3.14.** Sơ đồ tổng quát của quá trình quang hô hấp

- Điều mấu chốt của quá trình quang hô hấp là tính chất hoạt động 2 chiều của enzym RDP-cacboxilase:

+ Trong điều kiện bình thường, emzym này xúc tác cho phản ứng cacboxyl hoá RDP (C<sub>5</sub>) để hình thành nên 2 phân tử APG và chu trình C<sub>3</sub> của quang hợp diễn ra bình thường trong cây.



+ Ở một số thực vật như các thực vật C<sub>3</sub> và nhất là khi có cường độ ánh sáng mạnh, nhiệt độ cao, nồng độ oxi cao thì emzym RDP-cacboxilase hoạt động như một emzym oxi hoá (RDP-oxidase). Phản ứng oxi hoá RDP sẽ tạo ra 1 phân tử APG và một hợp chất có 2 C là glycolat. Phân tử APG sẽ đi vào chu trình quang hợp C<sub>3</sub> để tạo nên các sản phẩm quang hợp, còn glycolat thì bị oxi hoá tiếp tục để giải phóng CO<sub>2</sub> ra không khí.



- Chức năng của các bào quan tham gia quang hô hấp là:

+ Trong lục lạp, quá trình oxi hoá RDP tạo nên axit phosphoglyxeric (APG) và glycolat.

+ Trong peroxisom, glycolat bị oxi hoá tạo nên glyoxilat và H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, sau đó, glyoxilat bị amin hoá để tạo nên axit amin glyxin, còn H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> bị phân giải cho H<sub>2</sub>O và O<sub>2</sub>.

+ Trong ty thể, 2 phân tử glyxin kết hợp với nhau để tạo nên axit amin serin và giải phóng CO<sub>2</sub> ra không khí.

Sơ đồ đơn giản của quá trình quang hô hấp được biểu thị ở hình 3.14.

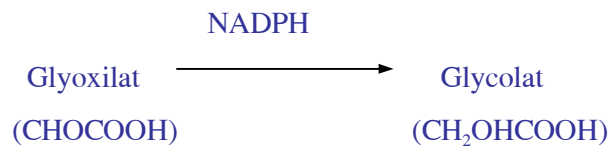
### \* Ý nghĩa của quang hô hấp

- Hô hấp tối thường tiêu hao khoảng 20% lượng chất hữu cơ tạo ra trong quang hợp, còn hô hấp sáng phân giải một lượng chất hữu cơ lớn hơn nhiều. Với các cây C<sub>3</sub> thì quang hô hấp có thể làm giảm từ 30 đến 50% năng suất cây trồng. Do vậy mà một trong những phương hướng chọn tạo giống cây trồng là chọn tạo các giống có quang hô hấp thấp để giảm tiêu hao chất hữu cơ sẽ làm tăng năng suất.

- Tuy vậy, có thể xem đây là một hướng biến đổi sản phẩm quang hợp có tính chất thích nghi của một số thực vật. Trong các điều kiện đặc biệt như nhiệt độ, ánh sáng và nồng độ oxy cao sẽ ức chế quang hợp thì cây buộc phải giành một lượng sản phẩm nhất định để đạt được hai mục đích:

+ Đi theo hướng trao đổi axit amin và protein: Quá trình này hình thành nên 2 axit amin quan trọng là glyxin và serin và từ đó mà tổng hợp nên các protein cho cây.

+ Khi cường độ ánh sáng mạnh thì quá trình tổng hợp NADPH ưu thế trong pha sáng dẫn đến dư thừa NADPH trong lục lạp gây ức chế quang hợp. Để giảm nồng độ NADPH trong lá, phản ứng khử glyoxilat diễn ra với sự tham gia của NADPH để hình thành glycolat khép kín chu trình quang hô hấp.



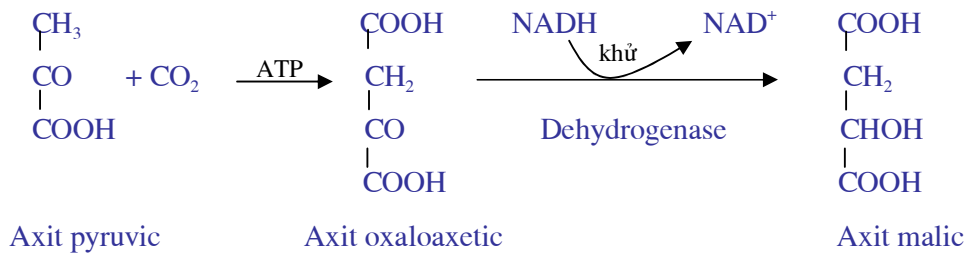
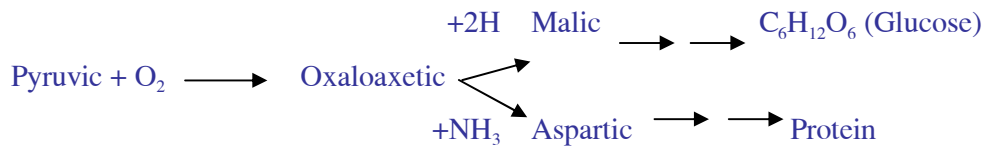
Quá trình này sẽ làm giảm nồng độ NADPH trong lục lạp xuống và quang hợp sẽ tiến hành bình thường...

### 3.2.5. Đồng hoá CO<sub>2</sub> qua rễ.

Khi bón phân có chứa CO<sub>2</sub> (phân cacbonat) vào đất thì thấy năng suất cây trồng tăng. Nghiên cứu của Kursanov và Kuzan khi sử dụng nguyên tử đánh dấu <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> thì thấy rễ cây có khả năng đồng hoá sơ bộ CO<sub>2</sub> và tạo ra các hợp chất hữu cơ như axit oxaloaxetic, axit aspartic, axit malic... Các hợp chất này được vận chuyển lên lá để tiếp tục đồng hoá. Lượng CO<sub>2</sub> mà cây đồng hoá được qua rễ có thể đạt từ 5 – 7% tổng lượng CO<sub>2</sub> mà cây đồng hoá được. Theo Midmore D.J (1993), Carbonell – Barrachina (1994), Asao. T và Umeyama (1998)... thì trồng cây không dùng đất (thủy canh) khả năng đồng hoá CO<sub>2</sub> qua rễ có thể đạt trên 10%. Chính vì vậy, các cây trồng theo kỹ thuật thủy canh sinh trưởng và tích lũy chất khô nhanh nên cho năng suất cao hơn nhiều so với cây trồng ngoài đất.

CO<sub>2</sub> vào rễ cùng với dung dịch đất, tham gia vào phản ứng cacboxyl hoá bằng cách kết hợp với axit pyruvic chuyển từ lá xuống để hình thành axit oxalo acetic. Axit này bị khử để tạo axit malic và được chuyển lên lá rồi lại phân huỷ giải phóng CO<sub>2</sub> đi vào chu trình C<sub>3</sub> tạo tinh bột, đường... Mặt khác axit oxalo axetic có thể được amin hoá để tạo axit aspartic rồi tổng hợp protein trong cây.

Sự đồng hoá CO<sub>2</sub> qua rễ của cây được diễn ra như sau :



Axit malic chuyển lên lá rồi phân giải cho CO<sub>2</sub> đi vào chu trình C<sub>3</sub> còn axit pyruvic lại được chuyển xuống rễ để tiếp tục nhận CO<sub>2</sub> và đồng hoá theo các phản ứng trên.

Như vậy muốn đồng hoá CO<sub>2</sub> qua rễ thì trong đất phải có CO<sub>2</sub> nên các biện pháp kỹ thuật canh tác nhằm tăng lượng CO<sub>2</sub> trong đất là rất cần thiết, chẳng hạn:

- Tăng cường bón phân hữu cơ như mùn, phân hoai mục, xác thực vật... để tạo điều kiện cho vi sinh vật phân huỷ thải CO<sub>2</sub> vào đất.

- Đối với cây trồng nước như lúa, ta cần thường xuyên làm cỏ sục bùn và với cây trồng cạn tăng cường vun xới để cho đất tơi xốp, thoáng khí đủ oxy giúp vi sinh vật hoạt động tốt để thải CO<sub>2</sub> vào đất.

- Vi sinh vật hoạt động mạnh trong đất ở pH từ 6 – 7 nên cần bón vôi để tạo pH thích hợp cho vi sinh vật hoạt động thải CO<sub>2</sub>.

Lượng CO<sub>2</sub> trong đất tăng một phần được rễ cây đồng hoá sơ bộ, phần còn lại được khuếch tán lên trên mặt đất vào lá cây để thực hiện quá trình quang hợp tạo năng suất cây trồng.

## 4. QUANG HỢP VÀ CÁC ĐIỀU KIỆN NGOẠI CẢNH

### 4.1. Ảnh hưởng của ánh sáng đến quang hợp

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

#### \* Cường độ ánh sáng

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



- *Điểm bù ánh sáng của quang hợp (Hình 3.15)*

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

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

+ Ý nghĩa của điểm bù ánh sáng

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

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

- Trong một quần thể có diện tích lá quá cao (lớp) thì các tầng lá trên che khuất sáng các tầng lá dưới nên có thể chúng nhận được cường độ ánh sáng dưới điểm bù. Như vậy thì các tầng lá trên làm nhiệm vụ sản xuất chất hữu cơ, còn các tầng lá ở dưới chỉ có tiêu thụ sản phẩm quang hợp. Nếu các tầng lá nhận ánh sáng dưới điểm bù mà lớn hơn các tầng lá nhận ánh sáng trên điểm bù thì quần thể đó không có tích lũy và sẽ không tồn tại. Do đó khi tăng diện tích lá để tăng năng suất cây trồng ta phải luôn quan tâm đến mối quan hệ này trong một quần thể cây trồng.

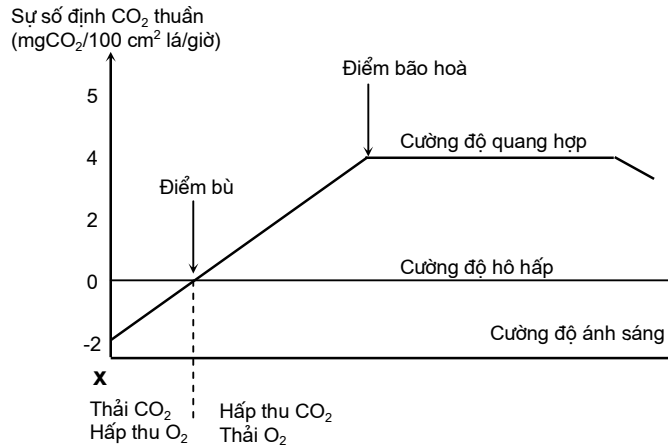
- *Điểm bão hoà ánh sáng (Hình 3.15)*

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

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

+ Sự giảm quang hợp khi cường độ ánh sáng quá mạnh là do cấu trúc bộ máy quang hợp bị thương tổn, hệ thống sắc tố bị phá huỷ khi cường độ chiếu sáng quá mạnh nên

phản ứng sáng và quá trình photphoryl hoá quang hoá bị ức chế, đồng thời các phản ứng tối cũng bị ức chế do protein bị biến tính...



**Hình 3. 14.** Mối quan hệ giữa ánh sáng và quang hợp

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

**\* Thành phần quang phổ của ánh sáng**

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

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

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

- Thành phần bức xạ mặt trời chiếu xuống trái đất thay đổi nhiều trong ngày và theo mùa. Vào buổi sáng và buổi chiều, ánh sáng giàu tia đỏ, còn ban ánh sáng ban trưa có nhiều tia bước sóng ngắn.

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

Tóm lại, ta thấy rằng chất lượng ánh sáng (thành phần quang phổ ánh sáng) ảnh hưởng không những đến cường độ quang hợp (I<sub>qh</sub>) mà còn ảnh hưởng đến chất lượng của quá trình quang hợp nữa.

#### **\* Vận dụng vào sản xuất**

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

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

+ Đối với một số cây trồng, cường độ chiếu sáng tối thích như sau: Các loại rau ăn lá, ăn quả thì cường độ chiếu sáng trên 1000 lux; Đậu Hà lan: 1100 lux; Đậu tương: 2400 lux; Ngô: 1400 - 8000 lux...

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

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

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

#### 4.2. Quang hợp và nồng độ $\text{CO}_2$

$\text{CO}_2$  trong không khí là nguồn cung cấp cacbon cho quang hợp. Do đó nồng độ  $\text{CO}_2$  trong không khí sẽ ảnh hưởng trực tiếp đến cường độ quang hợp.

Cũng tương tự như ánh sáng, hai chỉ tiêu quan trọng đánh giá mối quan hệ giữa nồng độ  $\text{CO}_2$  trong không khí và hoạt động quang hợp của cây là điểm bù  $\text{CO}_2$  và điểm bão hoà  $\text{CO}_2$  của quang hợp.

\* *Điểm bù  $\text{CO}_2$  của quang hợp*

- Khái niệm điểm bù  $\text{CO}_2$

Nồng độ  $\text{CO}_2$  thấp nhất để cây bắt đầu quang hợp là 0,008 đến 0,01%. Khi nồng độ  $\text{CO}_2$  tăng nhưng ở mức thấp thì  $I_{qh} < I_{hh}$ . Nếu tiếp tục tăng nồng độ  $\text{CO}_2$  lên thì  $I_{qh}$  tăng lên nhưng  $I_{hh}$  không tăng và do đó đến một lúc nào đó ta có sự cân bằng giữa quang hợp và hô hấp, tức là  $I_{qh} = I_{hh}$ .

*Nồng độ  $\text{CO}_2$  trong không khí mà cây đạt được sự cân bằng giữa quang hợp và hô hấp gọi là điểm bù  $\text{CO}_2$  của quang hợp.*

- Điểm bù  $\text{CO}_2$  thay đổi tùy theo từng loại cây. Các thực vật  $\text{C}_4$  và CAM có điểm bù thấp hơn nhiều so với các cây  $\text{C}_3$ : Cây  $\text{C}_3$  có điểm bù  $\text{CO}_2$  khoảng 0,005% (40 - 60 ppm) và cây  $\text{C}_4$  khoảng 0,0005% (5 ppm).

\* *Điểm bão hoà  $\text{CO}_2$  của quang hợp*

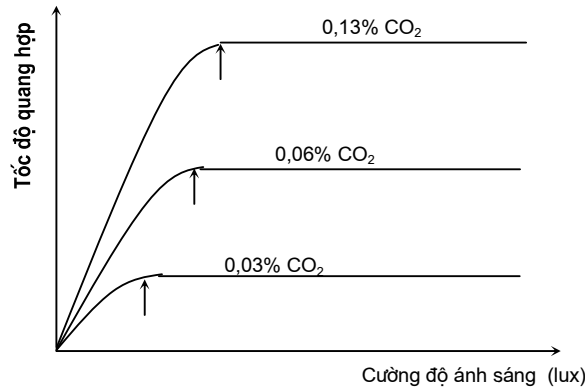
- Sau điểm bù nếu nồng độ  $\text{CO}_2$  tiếp tục tăng thì cường độ quang hợp cũng tăng lên nhưng về sau thì tăng chậm dần và đến lúc nào đó  $I_{qh}$  không tăng nữa mặc dù nồng độ  $\text{CO}_2$  vẫn tăng. *Nồng độ  $\text{CO}_2$  trong không khí ứng với lúc quang hợp đạt cực đại gọi là điểm bão hoà  $\text{CO}_2$  của quang hợp.*

Sau điểm bão hoà, nếu tiếp tục tăng hàm lượng  $\text{CO}_2$  thì cường độ quang hợp không tăng nữa mà có xu hướng giảm.

- Nhìn chung các cây trồng có điểm bão hoà  $\text{CO}_2$  dao động từ 0,06 - 0,1%. Ở nồng độ  $\text{CO}_2$  bão hoà này thì  $I_{qh}$  của các cây lấy hạt có thể tăng gấp 2 lần, còn của các cây như cà chua, dưa chuột và cây rau có thể tăng 4 lần. Nồng độ  $\text{CO}_2$  trong khí quyển là 0,03%. Như vậy từ nồng độ  $\text{CO}_2$  trong không khí đến điểm bão hoà còn một khoảng cách xa (2 - 3 lần). Do đó con người có thể điều chỉnh nồng độ  $\text{CO}_2$  trong môi trường quang hợp để tăng năng suất cho các cây trồng.

- Điểm bù và bão hoà  $\text{CO}_2$  của quang hợp ở thực vật còn phụ thuộc vào cường độ ánh sáng. Ở cùng một cường độ chiếu sáng thì điểm bù và điểm bão hoà  $\text{CO}_2$  của cây  $\text{C}_4$

thấp hơn cây  $C_3$ . Nếu đồng thời tăng nồng độ  $CO_2$  và cường độ ánh sáng thì điểm bão hoà  $CO_2$  cũng tăng lên và có thể đạt đến 0,3 - 0,4%. Khi nồng độ  $CO_2$  trong không khí lớn hơn 1% thì quá trình quang hợp bị ức chế (Hình 3.16).



**Hình 3.16:** Ảnh hưởng của cường độ ánh sáng đến quang hợp ở nồng độ  $CO_2$  khác nhau.

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

**\* Sự cân bằng  $CO_2$  trong khí quyển**

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

- Hàng năm, do hoạt động của nền công nghiệp phát triển bổ sung khoảng trên 5 tỷ tấn  $CO_2$  vào khí quyển. Đến nay (năm 2002) nồng độ  $CO_2$  trong không khí lên tới 400 ppm. Lượng  $CO_2$  này trong không khí chỉ cung cấp từ 10 - 20 kg/ ha/ ngày. Nhờ sự phân giải chất hữu cơ liên tục do vi sinh vật, hô hấp của hệ thống rễ cây... trong đất mà đất có khả năng cung cấp từ 30 - 70 kg  $CO_2$ / ha/ ngày. Đất càng nhiều chất hữu cơ thì khả năng cung cấp khí  $CO_2$  càng lớn (10 -25 kg  $CO_2$ / ha/ giờ).

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

**\* Biện pháp tăng hàm lượng CO<sub>2</sub>**

- Trong sản xuất nông nghiệp, việc bón phân hữu cơ, tăng cường xới xáo cũng như bón vôi tạo pH thích hợp... để thúc đẩy hoạt động của vi sinh vật phân giải các chất hữu cơ giải phóng CO<sub>2</sub> vào khí quyển là những biện pháp hữu hiệu làm tăng lượng CO<sub>2</sub> cho quang hợp.

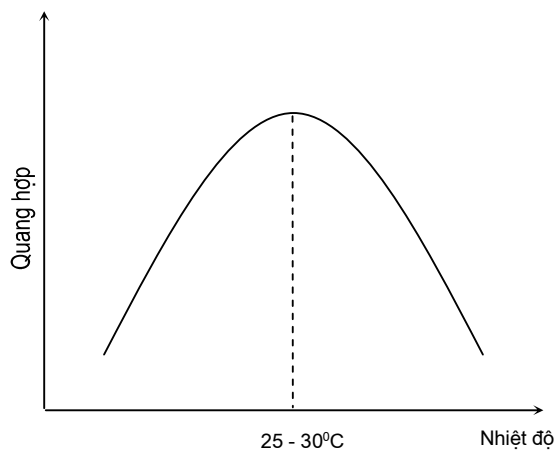
- Người ta có thể hình thành các hệ thống dẫn khí CO<sub>2</sub> từ các khu công nghiệp ra các cánh đồng để "bón" CO<sub>2</sub> cho cây.

- Có thể điều chỉnh nồng độ CO<sub>2</sub> trong hệ thống trồng cây trong nhà kính theo ý muốn để tăng hoạt động quang hợp và tăng năng suất rất nhiều.

**4.3. Quang hợp và nhiệt độ**

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

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



**Hình 3.17.** Quan hệ giữa quang hợp và nhiệt độ

- Pha tối: Pha tối bao gồm các phản ứng hoá sinh nên chịu ảnh hưởng của nhiệt độ. Hệ số nhiệt độ Q<sub>10</sub> của quang hợp trùng với Q<sub>10</sub> của các phản ứng hoá học (Q<sub>10</sub>= 2 - 2,5).

**\* Giới hạn nhiệt độ của quang hợp**

Mối quan hệ giữa nhiệt độ và quang hợp của cây có thể biểu diễn trên đồ thị 3.17.

**- Nhiệt độ tối thấp**

Các cây nhiệt đới bắt đầu quang hợp ở nhiệt độ từ 5 - 7<sup>0</sup>C. Các cây vùng lạnh và vùng ôn đới bắt đầu quang hợp từ nhiệt độ dưới 0<sup>0</sup>C một ít. Đối với thực vật bậc cao, sự

đồng hoá CO<sub>2</sub> bị đình chỉ khi cơ quan đồng hoá bị đóng băng. Nhiều thực vật ôn đới có thể quang hợp được ở nhiệt độ rất thấp (âm 5 - 7°C và có khi đến - 25°C. Rất ít loài có khả năng đồng hoá CO<sub>2</sub> ở nhiệt độ <-25°C).

#### **- Nhiệt độ tối ưu**

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

+ Đa số thực vật vùng nhiệt đới có nhiệt độ tối ưu cho quang hợp là 25°C - 30°C. Với các cây vùng ôn đới thì nhiệt độ tối ưu cho quang hợp vào khoảng 8°C - 15°C, còn thực vật vùng sa mạc và thảo nguyên thì quang hợp tối ưu ở nhiệt độ cao hơn 40°C.

+ Nhiệt độ tối ưu cũng có thể thay đổi tùy nhóm thực vật. Với thực vật C<sub>3</sub> thì nhiệt độ tối ưu khoảng 25-30°C, với thực vật C<sub>4</sub> thì hiệu suất quang hợp tối ưu ở 35-40°C.

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

#### **- Nhiệt độ tối cao**

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

+ Phần lớn cây trồng có Tmax vào khoảng 40-50°C. Một số cây thảo nhiệt đới có Tmax khoảng 50-60°C. Với thực vật ôn đới thì Tmax thấp hơn.

Khi nhiệt độ vượt quá Tmax thì hệ thống nguyên sinh chất hoàn toàn bị phá hủy.

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

### **4.4. Quang hợp và nước**

#### **\* Vai trò của nước đối với quang hợp**

- Hàm lượng nước trong lá liên quan trực tiếp đến sự đóng mở của khí khổng, nên ảnh hưởng đến khả năng xâm nhập CO<sub>2</sub> vào tế bào lá để thực hiện các phản ứng của

quang hợp. Khi gặp hạn thì khí khổng đóng lại để giảm thoát hơi nước và kèm theo CO<sub>2</sub> không vào lá được. Ngược lại, khi tế bào bão hoà nước thì khí khổng mở to nhất...

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

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

- Nước là nguồn nguyên liệu trực tiếp của phản ứng quang hợp. Nó cung cấp điện tử và H<sup>+</sup> để khử CO<sub>2</sub> thành các sản phẩm quang hợp...

#### **\* Nước ảnh hưởng cả pha sáng và pha tối của quang hợp**

- Trong pha sáng, nước bị quang phân ly cung cấp điện tử và H<sup>+</sup> để khử CO<sub>2</sub> trong pha tối.

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

#### **\* Hàm lượng nước trong lá và quang hợp**

- Hàm lượng nước trong lá đạt trạng thái bão hoà và thiếu bão hoà một ít (90 - 95%) thì quang hợp đạt cực đại. Nếu độ thiếu bão hoà nước tăng lên trên 10% thì quang hợp bị giảm sút. Quang hợp ngừng khi độ thiếu bão hoà nước trong lá tăng trên 30%.

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

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

- Trong sản xuất, ta cần có chế độ tưới nước hợp lý cho cây trồng để chúng có hoạt động quang hợp tối ưu và tránh hạn xảy ra, nhất là trong thời kỳ hình thành cơ quan kinh tế.

### **4.5. Quang hợp và dinh dưỡng khoáng**

#### **\* Vai trò chung của chất khoáng đến quang hợp**

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

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



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

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

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

#### **\* Vai trò của nitơ (N)**

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

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

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

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

#### **\* Vai trò của photpho (P)**

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

- P tham gia vào các nhóm hoạt động của các enzym quang hợp như NADP và trong thành phần của hệ thống ADP - ATP. Do đó P đóng vai trò trong quá trình photphoryl hoá để hình thành ATP và NADPH. Đây là hai sản phẩm quan trọng của pha sáng được sử dụng để khử CO<sub>2</sub> trong pha tối.

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

#### **\* Vai trò của kali (K)**

- Có mặt với hàm lượng cao trong tế bào khí khổng, K có vai trò trong việc điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng, quyết định sự xâm nhập của CO<sub>2</sub> vào lá.

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

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

- Ngoài ra, K có khả năng hoạt hoá một số enzym tham gia vào quang hợp như RDP-carboxylase, ATP-ase...

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

#### **\* Vai trò của nguyên tố trung và vi lượng**

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

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

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

Các hiểu biết về ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh đến hoạt động quang hợp giúp chúng ta có khả năng điều chỉnh hoạt động quang hợp để đạt được năng suất cao nhất. Chẳng hạn như việc bố trí thời vụ cây trồng để có các điều kiện thuận lợi cho hoạt động quang hợp nhất là lúc hình thành cơ quan kinh tế. Có thể sử dụng các biện pháp kỹ thuật như tưới nước, bón phân... thích hợp để tăng khả năng quang hợp và tích lũy của cây trồng, tăng năng suất cây trồng....

## **5. QUANG HỢP VÀ NĂNG SUẤT CÂY TRỒNG**

### **5.1. Hoạt động quang hợp quyết định 90-95% năng suất cây trồng**

\* Sản phẩm thu hoạch của chúng ta là đường, tinh bột, protein, chất béo... Nếu chúng ta phân tích thành phần hoá học của sản phẩm thu hoạch thì ta thu được các số liệu sau: C chiếm 45% chất khô, O khoảng 42-45%, H khoảng 6,5%, Tổng cộng 3 nguyên tố này trong sản phẩm là 93 - 95% khối lượng chất khô. Phần còn lại chiếm khoảng dưới 10% là các nguyên tố khoáng. Như vậy thì khoảng 90-95% sản phẩm thu hoạch cây lấy từ khí CO<sub>2</sub> và H<sub>2</sub>O thông qua hoạt động quang hợp của lá cây. Chính vì vậy mà ta nói rằng quang hợp quyết định khoảng 90-95% năng suất cây trồng.

\* Ở giai đoạn sinh trưởng mạnh nhất, cây tích lũy trung bình từ 80 - 150 kg/ ha/ ngày đêm, cao nhất có thể đạt được 300 - 500 kg/ ha/ ngày đêm. Cũng trong thời gian

này, rễ cây lấy được từ đất từ 1 - 2 kg nitơ; 0,25 - 0,5 kg phospho, 2 - 4 kg kali và 2 - 4 kg các nguyên tố khác, tổng cộng từ 5 - 10 kg chất khoáng. Nhờ bộ lá mà cây đồng hoá được từ 150 - 300 kg, cũng có thể đạt tới 1000 - 1500 kg CO<sub>2</sub> để chuyển hoá thành chất hữu cơ tích lũy trong cây nhờ quá trình quang hợp.

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

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

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

### \* Định nghĩa năng suất sinh vật học

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

Năng suất sinh vật học của cây chủ yếu do hoạt động quang hợp tạo ra các chất hữu cơ tích lũy lại trong tất cả các cơ quan bộ phận của cây.

### \* Biểu thức tính NSsvh

Nếu ta gọi lượng CO<sub>2</sub> cây trồng đồng hoá được trên một đơn vị diện tích lá 1m<sup>2</sup>/ngày đêm là F<sub>CO<sub>2</sub></sub> (gam) và lượng chất khô cây tạo thành cũng trên diện tích lá 1m<sup>2</sup>/ngày đêm đó là F<sub>k</sub> (gam) thì tỷ số F<sub>k</sub>/F<sub>CO<sub>2</sub></sub> = Ke (Ke được gọi là hệ số hiệu quả của quang hợp). Thông thường giá trị của Ke từ 0,3 - 0,5, trong điều kiện bất lợi thì Ke có thể = 0.

Do vậy lượng chất khô mà cây trồng tích lũy được/ ha trong một ngày đêm được tính theo công thức sau:

$$C \text{ (chất khô)} = \frac{F_{CO_2} \cdot Ke \cdot L}{1000} \quad (\text{Kg/ ha/ ngày đêm})$$

Trong đó: L: m<sup>2</sup> lá/ ha và 1000: hệ số quy đổi từ gam ra kg

Nếu cây trồng có thời gian sinh trưởng n ngày thì năng suất sinh vật học (NSsvh) của quần thể cây trồng được tính theo công thức:

$$NS_{svh} = \sum_{i=1}^n \frac{F_{CO_2} \cdot K_e \cdot L}{100\,000} \quad (Tạ/ha)$$

*(100000: hệ số quy đổi từ kg ra tạ)*

**\* Biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học**

Nhìn vào biểu thức tính năng suất sinh vật học của cây trồng ta thấy NSsvh phụ thuộc vào ba nhóm chỉ tiêu sau:

- L: Diện tích lá tức là bề mặt công tác của quần thể cây trồng
- Hoạt động quang hợp của quần thể bao gồm:  $F_{CO_2}$  (xem như tương đương với cường độ quang hợp) và  $K_e$  (phản ánh khả năng tích lũy nên tương đương với hiệu suất quang hợp của quần thể).
- n là thời gian sinh trưởng của cây trồng tính từ lúc cây mọc (xuất hiện lá có khả năng quang hợp) đến khi thu hoạch đại diện cho thời gian quang hợp.

Do vậy, các biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học bao gồm: *Nâng cao diện tích lá, tăng cường hoạt động quang hợp và điều chỉnh thời gian quang hợp.*

**1) Biện pháp nâng cao diện tích lá**

**- Cơ sở khoa học**

+ Diện tích lá chính là cơ quan quang hợp để tạo ra các chất hữu cơ tích lũy vào các cơ quan kinh tế tạo nên năng suất cây trồng. Vì vậy, về nguyên tắc thì tăng diện tích lá là biện pháp quan trọng để tăng năng suất cây trồng.

+ Mức độ tăng diện tích lá

- Nếu một quần thể có diện tích lá quá cao thì các tầng lá trên sẽ che khuất sáng các tầng lá ở dưới và các tầng lá ở dưới có thể nhận ánh sáng dưới điểm bù, tức là chất hữu cơ tạo ra trong quang hợp không bù đắp được chất hữu cơ tiêu hao trong hô hấp. Quần thể như vậy (lớp) xuất hiện mâu thuẫn sâu sắc giữa quang hợp và hô hấp: Các tầng lá ở trên đóng vai trò sản xuất, còn các tầng lá dưới chuyên tiêu thụ sản phẩm. Nếu số tầng lá sản xuất bằng hay ít hơn tầng lá tiêu thụ thì quần thể không có tích lũy, không cho năng suất và nếu duy trì lâu thì sẽ chết.

- Nếu diện tích lá quá thấp thì sẽ lãng phí năng lượng ánh sáng vì phần lớn ánh sáng không rơi trên lá và năng suất của quần thể sẽ thấp.

• Diện tích lá tối ưu của một quần thể là diện tích lá cho khả năng tích lũy cao nhất hay nói cách khác là có hiệu suất quang hợp cao nhất. Cần xác định diện tích lá tối ưu để làm cơ sở cho việc điều chỉnh diện tích lá của quần thể. Diện tích lá tối ưu thay đổi tùy theo giống. Ví dụ các giống lúa cũ có diện tích lá tối ưu thấp (2-3 m<sup>2</sup> lá/1 m<sup>2</sup> đất), trong khi đó các giống lúa mới thuộc loại hình thâm canh thì diện tích lá tối ưu rất cao (6-8 m<sup>2</sup> lá/ 1 m<sup>2</sup> đất).

+ Động thái phát triển diện tích lá của một quần thể cây trồng hàng năm có dạng đường cong 1 đỉnh mà cực đại trùng với giai đoạn ra hoa kết hạt. Vì vậy cần điều khiển sao cho diện tích lá sớm đạt cực đại tối ưu và duy trì trạng thái tối ưu càng lâu càng tốt.

#### **- Các chỉ tiêu xác định diện tích lá của quần thể cây trồng**

+ Chỉ số diện tích lá hay hệ số lá (LAI) được đo bằng số m<sup>2</sup> lá/ 1 m<sup>2</sup> đất trồng. Đây là chỉ tiêu quan trọng làm cơ sở cho việc tăng diện tích lá.

+ Thế năng quang hợp được đo bằng tổng số m<sup>2</sup> lá của quần thể tính theo từng ngày trong suốt đời sống của cây. Chỉ tiêu này đánh giá khả năng làm việc của một quần thể trong suốt chu kỳ sinh trưởng của mình. Thế năng quang hợp có thể đạt hàng triệu m<sup>2</sup>/ha.

#### **- Biện pháp nâng cao diện tích lá**

+ Chọn giống có hệ số lá tối ưu cao là một hướng quan trọng của các nhà chọn tạo giống. Ví dụ như với giống lúa thì tiêu chuẩn chọn lọc là: Thấp cây, góc lá nhỏ, lá đứng và cứng... Với giống lúa đó, ta có thể cấy dày và bón đậm để tăng diện tích lá mà không bị lớp đổ.

+ Sử dụng phân bón đặc biệt là phân đạm để tăng nhanh chóng diện tích lá. Tuy nhiên không nên lạm dụng quá nhiều phân đạm mà nên bón cân đối với P và K.

+ Điều chỉnh mật độ là biện pháp đơn giản nhất để tăng diện tích lá. Tùy theo giống, mức độ thâm canh, độ màu mỡ của đất... mà ta xác định mật độ thích hợp, sao cho khi phát triển tối đa, quần thể có diện tích lá tối ưu.

+ Ngoài ra cần phòng trừ sâu bệnh tấn công vào bộ lá và có biện pháp kéo dài tuổi thọ của lá.

#### **2) Điều chỉnh hoạt động quang hợp**

Hoạt động quang hợp của cây bao gồm chủ yếu là cường độ quang hợp và hiệu suất quang hợp.

- *Cường độ quang hợp*: Cường độ quang hợp được tính bằng lượng CO<sub>2</sub> cây hấp thu hoặc lượng O<sub>2</sub> cây thải ra hay lượng chất hữu cơ cây tích lũy trên một đơn vị diện tích lá trong một đơn vị thời gian. Ví dụ như số mg CO<sub>2</sub>/1 dm<sup>2</sup> lá/1 giờ.

Cường độ quang hợp đánh giá khả năng hoạt động quang hợp của các quần thể cây trồng khác nhau. Cường độ quang hợp càng cao thì khả năng đồng hoá CO<sub>2</sub> càng nhiều và năng suất sinh vật học càng cao. Tuy nhiên, nó là một chỉ tiêu thay đổi rất nhiều tùy thuộc vào giống, các cơ quan khác nhau, giai đoạn sinh trưởng, điều kiện ngoại cảnh... Vì vậy, khi xác định cường độ quang hợp của quần thể cây trồng nào đó, ta phải đặt trong các điều kiện cụ thể.

- *Hiệu suất quang hợp (HSQH)*

+ HSQH là lượng chất khô cây trồng tích lũy được trên 1 m<sup>2</sup> lá trong thời gian 1 ngày đêm. Chỉ tiêu này liên quan đến khả năng tích lũy của cây trồng nên nó phản ánh đúng đắn năng suất của quần thể cây trồng.

HSQH được tính theo công thức:

$$HSQH = \frac{P_2 - P_1}{1/2 (L_2 + L_1) \cdot T}$$

*Trong đó: P<sub>1</sub> và P<sub>2</sub> là khối lượng chất khô ban đầu và sau T ngày (g).*

*L<sub>1</sub> và L<sub>2</sub> là diện tích lá ban đầu và sau T ngày thí nghiệm (m<sup>2</sup>).*

Nếu tính trong toàn bộ chu kỳ sinh trưởng của cây, ta có hiệu suất quang hợp trung bình (HSQHTB) được tính bằng:

$$HSQHTB = \frac{NS\ svh}{\text{Thế năng quang hợp}}$$

+ Hiệu suất quang hợp đánh giá khả năng tích lũy của quần thể cây trồng (lượng chất hữu cơ tạo ra trong quang hợp trừ đi lượng chất hữu cơ tiêu hao trong hô hấp) nên nó phản ánh năng suất cây trồng.

+ Hiệu suất quang hợp cũng thay đổi theo các giai đoạn sinh trưởng của cây. Thường thì giai đoạn nào có hoạt động quang hợp mạnh nhất như giai đoạn làm đòng - trở bông, thì có hiệu suất quang hợp cao nhất.

**- Biện pháp nâng cao cường độ và hiệu suất quang hợp**

+ Chọn giống có hoạt động quang hợp tối ưu: cường độ và hiệu suất quang hợp cao. Đây là một hướng chọn tạo giống dựa trên hoạt động sinh lý của cây cần được quan tâm nhiều hơn.

+ Tạo mọi điều kiện để cho cây trồng hoạt động quang hợp tốt nhất, nhất là vào giai đoạn hình thành năng suất kinh tế. Các biện pháp được áp dụng như là bố trí thời vụ tốt nhất, bón phân cân đối và hợp lý, bảo đảm đầy đủ nước nhất là giai đoạn ra hoa, kết quả và hình thành cơ quan dự trữ, phòng trừ sâu bệnh hại cây trồng...

### 3) Điều chỉnh thời gian quang hợp

Thời gian quang hợp của cây bao gồm thời gian quang hợp trong ngày, trong năm và tuổi thọ của cơ quan quang hợp, chủ yếu là tuổi thọ của lá.

- **Thời gian quang hợp** trong ngày của các nước nhiệt đới thường ngắn hơn các nước ôn đới, nên năng suất cây trồng của ta thường thấp hơn các nước ôn đới. Ví dụ như năng suất khoai tây của các nước ôn đới rất cao (40-60 tấn/ha), còn của ta khoảng 10-20 tấn/ha.

Tuy nhiên, thời gian quang hợp trong năm của các nước nhiệt đới dài hơn nhiều. Các nước ôn đới thường có một vụ trồng trọt trong năm. Các nước nhiệt đới có thể tận dụng thời gian quang hợp suốt quanh năm, bằng cách bố trí nhiều vụ trồng trọt trong năm và có thể xen canh gối vụ để tận dụng năng lượng ánh sáng mặt trời rất phong phú ở các nước nhiệt đới...

- **Tuổi thọ của lá** cũng được xem là thời gian quang hợp của cây trồng. Trong các lá thì các lá cuối cùng như lá đòng có ý nghĩa rất quan trọng vì gần như toàn bộ sản phẩm quang hợp của chúng được vận chuyển tích lũy vào các cơ quan kinh tế. Vì vậy, nhìn hình thái của lá đòng ta có thể dự đoán được năng suất của ruộng lúa.

Biện pháp kéo dài tuổi thọ của lá chủ yếu là bón phân đầy đủ và cân đối giữa N:P:K, bảo đảm đầy đủ nước và phòng trừ sâu bệnh hại lá...

### 5.3. Năng suất kinh tế (NSkt) và biện pháp nâng cao năng suất kinh tế

#### \* Định nghĩa năng suất kinh tế

Năng suất kinh tế là lượng chất khô mà cây trồng tích lũy ở các bộ phận có giá trị kinh tế lớn nhất đối với con người trên một đơn vị diện tích trồng trọt trong một khoảng thời gian (vụ, mùa, năm...).

#### \* Biểu thức tính

NSkt được tính bằng:  $NSkt = NSvsh \times Kkt$  (Kkt: Hệ số kinh tế).

$$NSkt = \sum_{i=1}^n \frac{F_{CO_2} \cdot Kc \cdot L}{100\ 000} \times Kkt$$

Từ đây suy ra: 
$$Kkt = \frac{NSkt}{NSsvh}$$

Tùy theo cây trồng khác nhau mà Kkt cũng khác nhau. Các cây sử dụng thân lá (rau thơm, rau cải, cây phân xanh...) thì  $Kkt = 1$  hoặc  $\approx 1$ . Các cây lấy củ, hạt, quả... thì  $Kkt < 1$ .

NSkt là mục đích trồng trọt chính của con người, vì thế chúng ta phải sử dụng mọi biện pháp kỹ thuật thâm canh để nâng cao NSkt.

**\* Biện pháp nhằm nâng cao năng suất kinh tế của cây trồng**

Từ công thức:  $NSkt = NSsvh \cdot Kkt$  ta thấy, muốn nâng cao năng suất kinh tế thì phải nâng cao năng suất sinh vật học (NS svh) và hệ số kinh tế (Kkt).

Các biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học của quần thể cây trồng đã được trình bày ở trên. Trong phần này ta chỉ đề cập đến các biện pháp nâng cao hệ số kinh tế (Kkt).

Năng suất kinh tế quyết định chủ yếu bởi quá trình vận chuyển và tích lũy các chất hữu cơ về cơ quan kinh tế. Quá trình tích lũy chất hữu cơ này liên quan trực tiếp đến hệ số kinh tế của cây trồng. Để tăng hệ số kinh tế cho quần thể cây trồng, ta lưu ý đến các biện pháp sau:

**- Chọn tạo giống có hệ số kinh tế cao (Kkt)**

Kkt là một chỉ tiêu phản ánh đặc tính của giống. Chọn giống có Kkt cao là một hướng quan trọng của các nhà chọn tạo giống cây trồng. Ngày nay, có rất nhiều giống có hệ số kinh tế khá cao, tỷ lệ bông hạt, củ, quả... rất lớn nên năng suất của chúng thường cao. Ví dụ các giống lúa có Kkt dao động 0,3 - 0,5 nên năng suất chênh lệch rất nhiều.

- **Tạo mọi điều kiện thuận lợi** để huy động tối đa dòng chất hữu cơ vận chuyển về tích lũy ở các cơ quan kinh tế. Các biện pháp bao gồm tưới nước, phân bón, bố trí thời vụ, phòng trừ sâu bệnh...

+ Nước là yếu tố rất quan trọng đối với sự sinh trưởng và đặc biệt là sự vận chuyển các chất hữu cơ từ thân, lá về các cơ quan dự trữ (hạt, củ, quả, bắp...). Do đó trong giai đoạn hình thành cơ quan kinh tế nếu thiếu nước chẳng những quá trình thụ tinh, kết hạt kém mà quan trọng là kìm hãm tốc độ vận chuyển vật chất về cơ quan kinh tế nên hạt lép, lửng, khối lượng hạt nhỏ và NS kt giảm. Nếu gặp hạn sẽ làm ngừng sự vận chuyển chất hữu cơ cũng như có thể làm thay đổi chiều hướng dòng vận chuyển - Hiện tượng "chảy ngược dòng" các chất hữu cơ từ cơ quan dự trữ về các cơ quan dinh dưỡng thường xảy ra khi gặp hạn đã ảnh hưởng nghiêm trọng đến NSkt. Do đó, việc bảo đảm đủ nước nhất là trong thời gian hình thành cơ quan kinh tế có ý nghĩa quyết định trong việc tăng năng suất kinh tế của cây trồng.

+ Phân bón cũng có tác dụng tăng cường dòng vận chuyển vật chất về cơ quan dự trữ. Trong các loại phân bón thì phân kali có ý nghĩa quan trọng trong việc huy động



dòng chất hữu cơ chảy về cơ quan dự trữ. Vì vậy mà K có mặt rất nhiều trong mô libe. Kali là nguyên tố mang lại hiệu quả cao đối với tất cả các loại cây trồng, nhưng đặc biệt là cây lấy bột, đường (khoai tây, khoai lang, mía, củ cải đường...). K làm tăng hàm lượng đường, tinh bột, làm củ mẩy, hạt chắc, cây mía và quả ngọt hơn...

Đối với các cây họ đậu (lạc, đậu tương, đậu cove, đậu đũa...) không thể thiếu photpho. Vì vậy trong sản xuất nông nghiệp bón phân lân mang lại hiệu quả cao đối với các cây họ đậu.

Các nguyên tố vi lượng khác như: Cu, Zn, B, Mo, Mn... tham gia vào cấu trúc và kích thích hoạt động của hầu hết các enzym trong quang hợp cũng như ảnh hưởng tốt đến sự vận chuyển các sản phẩm quang hợp về cơ quan kinh tế, làm tăng NS kt của cây trồng.

Việc sử dụng phân bón lá chứa các nguyên tố vi lượng và các chất điều hoà sinh trưởng là biện pháp kích thích dòng vận chuyển chất hữu cơ về tích lũy trong các cơ quan dự trữ...

+ Ngoài ra, việc bố trí thời vụ một cách hợp lý cho từng loại cây trồng để lúc hình thành cơ quan kinh tế có các điều kiện sinh thái thuận lợi nhất (nhiệt độ, ẩm độ, ánh sáng...) cho quá trình thụ phấn, thụ tinh và tích lũy vào cơ quan dự trữ.

Việc phòng trừ sâu bệnh kịp thời sẽ tạo điều kiện cho cây tích lũy tốt góp phần tăng năng suất kinh tế...

### TÓM TẮT CHƯƠNG 3

■ Quang hợp là quá trình biến đổi quang năng thành hoá năng xảy ra ở thế giới thực vật. Nó có ý nghĩa quyết định cho sự sống của mọi sinh vật và con người trên hành tinh. Với sản xuất nông nghiệp thì hoạt động quang hợp quyết định 90-95% năng suất cây trồng.

■ Cơ quan chính của cây thực hiện quang hợp là lá. Trong lá, lục lạp là bào quan trực tiếp tham gia quang hợp. Hình thái, số lượng và đặc biệt cấu trúc của lục lạp có ý nghĩa quan trọng. Trong lục lạp thì hệ thống màng thylacoit có nhiệm vụ thực hiện pha sáng và cơ chất thực hiện pha tối của quang hợp.

Trong các sắc tố quang hợp thì diệp lục đóng vai trò trung tâm trong việc hấp thu và biến đổi quang năng thành hoá năng. Về cấu tạo thì phân tử diệp lục có nhân trung tâm là vòng Mg-porphyrin có hệ thống nối đôi đơn cách đều rất hoạt động về quang hoá nên có nhiệm vụ hấp thu năng lượng ánh sáng. Phần đuôi có nhiệm vụ định hướng phân tử diệp lục vào màng thylacoit. Quang phổ hấp thu của diệp lục ở vùng ánh sáng đỏ và xanh tím và quang hợp chỉ xảy ra ở 2 vùng ánh sáng đó mà thôi.

■ Pha sáng của quang hợp gồm giai đoạn quang vật lý và giai đoạn quang hoá học. Trong giai đoạn quang vật lý thì phân tử diệp lục tiếp nhận ánh sáng và chuyển sang trạng thái kích thích điện tử và tiếp theo năng lượng kích thích điện tử đó sẽ được chuyển vào trung tâm phản ứng cũng dưới dạng kích thích điện tử ở trạng thái thứ cấp ( $P_{700}^*$ ). Trong giai đoạn quang hoá học thì năng lượng của phân tử diệp lục kích thích ở trung tâm phản ứng tham gia vào quá trình chuyển vận điện tử trên chuỗi CVĐT quang hợp và năng lượng giải phóng ra được liên kết với quá trình phosphoryl hoá để hình thành nên ATP và NADPH, đồng thời giải phóng  $O_2$  vào không khí...

■ Tùy theo loại thực vật mà pha tối của quang hợp diễn ra theo các con đường khác nhau. Ở thực vật  $C_3$ , con đường quang hợp chỉ bằng một chu trình quang hợp duy nhất là chu trình  $C_3$  mà sản phẩm đầu tiên là 1 hợp chất 3 C là APG. Thực vật  $C_4$  có con đường quang hợp là sự liên hợp giữa chu trình  $C_4$  (cố định  $CO_2$ ) xảy ra trong lục lạp của tế bào thịt lá và chu trình  $C_3$  (khử  $CO_2$ ) xảy ra trong lục lạp của tế bào bao quanh bó mạch. Con đường quang hợp của các thực vật mọng nước (CAM) là một con đường quang hợp thích nghi trong điều kiện khô hạn. Quá trình cố định  $CO_2$  xảy ra vào ban đêm khi khí khổng mở, còn quá trình khử  $CO_2$  thành các sản phẩm quang hợp lại diễn ra vào ban ngày khi khí khổng hoàn toàn khép lại để tránh mất nước nguy hiểm. Sự đa dạng của các con đường quang hợp thể hiện tính đa dạng và thích ứng về sinh lý của thế giới thực vật.

■ Hoạt động quang hợp quyết định 90-95% năng suất cây trồng nên cần có các biện pháp điều chỉnh quang hợp để tăng năng suất cây trồng.

Năng suất sinh vật học do quá trình quang hợp quyết định. Để nâng cao năng suất sinh vật học ta có các biện pháp tác động như tăng diện tích lá đến mức độ tối

*thích, tăng cường độ và hiệu suất quang hợp, điều chỉnh thời gian quang hợp bằng cách tăng vụ, xen canh, gối vụ để tăng hệ số sử dụng quang năng và phải kéo dài tuổi thọ và khả năng làm việc của lá.*

*Năng suất kinh tế phụ thuộc chủ yếu vào quá trình vận chuyển và tích lũy chất hữu cơ về cơ quan kinh tế. Do vậy, ngoài việc chọn tạo giống có Kkt cao thì phải tạo mọi điều kiện thuận lợi nhất để huy động tối đa các chất hữu cơ về tích lũy ở cơ quan kinh tế như biện pháp tưới nước, bón phân, bố trí thời vụ hợp lý...*

## **CÂU HỎI ÔN TẬP**

1. Hãy định nghĩa và viết phương trình tổng quát chung và 2 pha của quang hợp?
2. Nêu ý nghĩa của quang hợp đối với thực vật, các sinh vật khác và con người? Vai trò của cây xanh và sản xuất nông nghiệp trong tương lai?
3. Vẽ sơ đồ cấu tạo của lá và chỉ ra vai trò của các thành phần cấu tạo đó đối với hoạt động quang hợp.
4. Vẽ khái quát một lục lạp điển hình và nêu vai trò của các thành phần cấu tạo của lục lạp trong hoạt động quang hợp?
5. Nêu các đặc điểm về hoá học của phân tử diệp lục và ý nghĩa của chúng trong hoạt động quang hợp?
6. Trình bày quang phổ hấp thụ của diệp lục và ý nghĩa của nó trong quang hợp?
7. Đặc tính của nhóm sắc tố carotenoit và vai trò của chúng trong quang hợp?
8. Hãy trình bày nội dung của giai đoạn quang vật lý. Giải thích sơ đồ kích thích điện tử của phân tử diệp lục lúc tiếp nhận ánh sáng. Nêu ý nghĩa của giai đoạn này?
9. Hãy trình bày giai đoạn quang hoá học của quang hợp: Quá trình chuyển vận điện tử và quá trình ungsphoryl hoá và ý nghĩa của giai đoạn này?
10. Đặc điểm quang hợp của nhóm thực vật  $C_3$  và ý nghĩa?
11. Đặc điểm quang hợp của nhóm thực vật  $C_4$  và ý nghĩa?
12. Đặc điểm quang hợp của nhóm thực vật CAM và ý nghĩa?
13. Đường hướng hoá học của quá trình quang hô hấp và nêu ý nghĩa của quá trình này đối với cây trồng?
14. Trình bày quá trình đồng hóa  $CO_2$  qua hệ thống rễ và vai trò của quá trình này.
15. Hãy trình bày ảnh hưởng của các điều kiện ngoại cảnh (ánh sáng, nhiệt độ, nước,  $CO_2$ , chất khoáng) đến quang hợp. Những hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong sản xuất?
16. Năng suất sinh vật học và biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học?
17. Năng suất kinh tế và biện pháp nâng cao?

## CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM

- Vai trò quan trọng nhất của quang hợp:  
A. Cung cấp thức ăn  
B. Cung cấp năng lượng  
C. Làm lạnh không khí  
D. Quan điểm khác
- Cơ quan nào không thể quang hợp được:  
A. Lá  
B. Hoa  
C. Củ  
D. Quả
- Hình dạng bầu dục của lục lạp có ý nghĩa gì? (ý nào chính xác nhất)  
A. Dễ dàng vận động  
B. Tránh phá huỷ diệp lục  
C. Hấp thu năng lượng nhiều nhất  
D. Hấp thu năng lượng hiệu quả nhất
- Tỷ lệ diệp lục a so với diệp lục b bằng:  
A. 1 : 1  
B. 2 : 1  
C. 3 : 1  
D. 4 : 1
- Màng bao bọc lục lạp không có vai trò:  
A. Bảo vệ  
B. Điều chỉnh thẩm thấu  
C. Điều chỉnh tính thấm  
D. Ngăn cách
- Màng thylacoit của lục lạp có vai trò:  
A. Di truyền TB chất  
B. Thực hiện pha sáng  
C. Thực hiện pha tối  
D. Tổng hợp protein
- Cơ chất của lục lạp có nhiệm vụ:  
A. Di truyền TB chất  
B. Thực hiện pha sáng  
C. Thực hiện pha tối  
D. Tổng hợp protein
- Diệp lục không tham gia vào quá trình này:  
A. Hấp thu năng lượng ánh sáng  
B. Vận chuyển năng lượng  
C. Tham gia biến đổi năng lượng  
D. Tham gia khử  $\text{CO}_2$
- Vai trò nào có ý nghĩa quyết định với nhóm carotenoid:  
A. Bảo vệ diệp lục  
B. Truyền năng lượng cho diệp lục  
C. Tham gia quang phân ly nước  
D. Tham gia quang hợp
- Pha sáng (pha tối) xảy ra ở đâu:  
A. Màng lục lạp  
B. Màng thylacoit  
C. Cơ chất  
D. Grana (hạt)
- Quá trình nào không xảy ra trong giai đoạn quang vật lý?  
A. Hấp thu năng lượng ánh sáng  
B. Vận chuyển năng lượng  
C. Kích thích điện tử  
D. Biến đổi năng lượng thành năng lượng hoá học
- Sản phẩm pha sáng dùng để khử  $\text{CO}_2$  trong pha tối gồm:  
A. ATP  
B.  $\text{NADPH}_2$   
C. ATP+NADPH  
D.  $\text{C} + \text{O}_2$
- Để tạo nên 1 phân tử glucose, pha sáng cần cung cấp:  
A. 12ATP+12NADPH  
B. 12ATP+18NADPH  
C. 18ATP+12NADPH  
D. 18ATP+18NADPH
- Sự giống nhau giữa cây  $\text{C}_3$  và cây  $\text{C}_4$  là:  
A. Chất nhận  $\text{CO}_2$   
B. Sản phẩm đầu tiên của quang hợp  
C. Enzym cố định  $\text{CO}_2$   
D. Thời gian cố định  $\text{CO}_2$
- Sự khác nhau giữa cây  $\text{C}_3$  và cây  $\text{C}_4$  là:

- A. Sản phẩm pha sáng  
C. Sản phẩm đầu tiên của quang hợp
16. Thực vật  $C_4$  và CAM khác nhau ở chỗ:  
A. Sự cố định  $CO_2$   
C. Sản phẩm đầu tiên
17. Sự khác nhau giữa hô hấp sáng và hô hấp tối là:  
A. Tạo ra năng lượng ATP  
C. Giảm năng suất cây trồng
18. Cây nào thuộc nhóm cây  $C_3$  ( $C_4$ , CAM)?  
A. Mía  
C. Lúa
19. Vai trò mấu chốt nhất của nước đối với quang hợp là:  
A. Cung cấp điện tử và  $H^+$   
C. Vận chuyển sản phẩm quang hợp
20. Tại điểm bù quang hợp:  
A.  $I_{qh} = I_{hh}$   
B.  $I_{qh} < I_{hh}$   
C.  $I_{qh} > I_{hh}$   
D.  $I_{qh} = 0$
21. Điểm bão hoà ánh sáng của cây  $C_3$  so với cây  $C_4$ :  
A. Bằng  
B. Nhỏ hơn  
C. Lớn hơn  
D. Tuỳ điều kiện
22. Nhiệt độ ảnh hưởng đến pha nào của quang hợp?  
A. Pha sáng  
B. Pha tối  
C. A+B  
D. Pha sáng > pha tối
23. Điểm bù  $CO_2$  của quang hợp:  
A.  $TVC_3 = TVC_4$   
B.  $TVC_3 > TVC_4$   
C.  $TVC_3 < TVC_4$   
D. Tuỳ giống
24. Nồng độ  $CO_2$  bão hoà của quang hợp so với nồng độ  $CO_2$  trong khí quyển (0,03%):  
A. Lớn hơn  
B. Nhỏ hơn  
C. Bằng  
D. Không tán thành
25. Vai trò nào của N đối với quang hợp là quan trọng nhất?  
A. Tăng diện tích lục  
B. Tăng diện tích lá  
C. Thành phần enzym  
D. Quan điểm khác
26. Hoạt động nào có tổn hại đến năng suất?  
A. Cố định  $CO_2$   
B. Thải  $CO_2$   
C. Khử  $CO_2$   
D. Hấp thu  $CO_2$
27. Biện pháp điều khiển quang hợp để tăng NSsvh kém chính xác nhất?  
A. Tăng diện tích lá  
B. Tăng cường độ quang hợp  
C. Tăng Hiệu suất QH  
D. Tăng thời gian QH
28. Năng suất kinh tế quyết định chủ yếu do:  
A. Quang hợp  
B. Dinh dưỡng khoáng  
C. Vận chuyển tích lũy  
D. Chế độ nước
29. Biện pháp kỹ thuật hiệu quả nhất để tăng diện tích lá?  
A. Mật độ  
B. Phân bón  
C. Tưới nước  
D. Trừ sâu bệnh
30. Nói một cách chính xác nhất, quang hợp xảy ra ở :  
A. Lá cây  
B. Bộ phận có màu xanh  
C. Bộ phận chứa sắc tố quang hợp  
D. Bộ phận chứa diệp lục
31. Quang hợp xảy ra chủ yếu ở mô nào trong lá?  
A. Mô dậu  
B. Mô khuyết

- C. Mô biểu bì  
D. Nhu mô lá
32. Ở trạng thái kích thích sơ cấp (singlet), năng lượng của điện tử kích thích không thể biến đổi thành:  
A. Nhiệt  
B. Ánh sáng huỳnh quang  
C. Ánh sáng lân quang  
D. Kích thích phân tử diệp lục khác
33. Ở trạng thái triplet (thứ cấp), năng lượng không thể biến đổi thành:  
A. Nhiệt  
B. Huỳnh quang  
C. Lân quang  
D. Kích thích sắc tố khác
34. Cây tiến hành quang hợp được khi diệp lục ở trạng thái:  
A. Singlet  
B. Triplet  
C. Kích thích  
D. A + B
35. Enzym cố định  $\text{CO}_2$  của thực vật  $\text{C}_3$  ( $\text{C}_4$ , CAM) là:  
A. RDP-cacboxylase  
B. PEP-cacboxylase  
C. A + B  
D. Có ý khác
36. Sự giống nhau giữa hô hấp sáng và hô hấp tối là:  
A. Sản sinh năng lượng  
B. Phân giải chất hữu cơ  
C. Chỉ xảy ra ở ty thể  
D. Có ý khác
37. Thực vật nào có quá trình quang hô hấp mạnh nhất?  
A. Cây  $\text{C}_3$   
B. Cây  $\text{C}_4$   
C. Thực vật CAM  
D. Không tán thành
38. Chính xác hoá, pha sáng xảy ra lúc nào?  
A. Ban ngày  
B. Ban đêm  
C. A + B  
D. Có chiếu sáng
39. Chính xác hoá, pha tối xảy ra lúc nào?  
A. Ban ngày  
B. Ban đêm  
C. A + B  
D. Trong tối
40. Thực vật  $\text{C}_4$  có năng suất sinh vật học cao nhất chủ yếu do khâu nào quyết định?  
A. Cố định  $\text{CO}_2$  hiệu quả nhất  
B. Khử  $\text{CO}_2$  hiệu quả nhất  
C. Vận chuyển sản phẩm hiệu quả nhất  
D. Quan điểm khác.
41. Trong quá trình quang hô hấp,  $\text{CO}_2$  được giải phóng từ bào quan nào?  
A. Lục lạp  
B. Ty thể  
C. Peroxisom  
D. Tế bào chất
42. Chất nhận điện tử cuối cùng trong quang hợp là:  
A. NAD  
B. NADP  
C.  $\text{O}_2$   
D. Sản phẩm quang hợp
43. Trong quang hợp, điện tử cuối cùng nằm ở đâu?  
A. NAD  
B. NADP  
C.  $\text{O}_2$   
D. Sản phẩm quang hợp
44. Với các cây cảnh trang trí trong nhà, đâu là đặc điểm quan trọng nhất:  
A. Có điểm bù  
B. Có điểm bù  
C. Có điểm bù  
D. Có cường độ thoát  $\text{CO}_2$  thấp nhất  
ánh sáng thấp nhất  
nhiệt độ thấp nhất  
hơi nước thấp nhất
45. Với các cây lá không có màu xanh thì quang hợp theo mô hình nào là chính:  
A. Diệp lục a +  $h\nu$   
B. Diệp lục b +  $h\nu$   
A. Caroten +  $h\nu$   
A. Xantophyl +  $h\nu$   
-----> P700  
-----> P700  
-----> P700  
-----> P700

46. Năng lượng của điện tử kích thích ở trạng thái singlet của phân tử diệp lục có thể biến đổi thành dạng năng lượng:  
 A. Nhiệt năng      B. Hoá năng      C. Điện năng      D. Cả 3 dạng
47. Năng lượng của điện tử kích thích ở trạng thái triplet của phân tử diệp lục có thể biến đổi thành dạng năng lượng:  
 A. Nhiệt năng      B. Hoá năng      C. Quang năng      D. Cả 3 dạng
48. Dạng ánh sáng nào đóng vai trò quan trọng nhất đối với quang hợp:  
 A. Đỏ      B. Xanh      C. Lục      D. Vàng
49. Với lá cây tía tô, loại ánh sáng nào có ý nghĩa nhất đối với đời sống của nó:  
 A. Đỏ      B. Xanh      C. Lục      D. Ý khác
50. Điện tử của phân tử Diệp ở trạng thái nào thì không có khả năng biến đổi năng lượng:  
 A.  $S_0$       B.  $S_1$       C.  $S_2$       D. T
51. Điện tử trong chuỗi CVĐT của quang hợp và hô hấp có điểm gì chung nhau:  
 A. Nguồn gốc phát sinh      B. Có tạo ra năng lượng      C. Phải được hoạt hoá      D. Nơi đến cuối cùng
52. Vai trò nào của nước trong quang hợp có ý nghĩa quyết định nhất:  
 A. Dung môi cho các phản ứng QH      B. Mở khí khổng cho  $CO_2$  vào lá      C. Vận chuyển các sản phẩm khỏi lá      D. Cung cấp điện tử và  $H^+$  để khử  $CO_2$
53. Đặc điểm giống nhau ở 3 nhóm thực vật  $C_3$ ,  $C_4$ , CAM:  
 A. Sản phẩm đầu tiên của quang hợp      B. Sản phẩm hình thành trong pha sáng      C. Sản phẩm hình thành trong pha tối      D. Sản phẩm của phản ứng cacboxyl hoá
54. Con đường quang hợp của 3 nhóm thực vật có điểm giống nhau:  
 A. Có chu trình  $C_3$       B. Không có chu trình  $C_3$       C. Có chu trình  $C_4$       D. Không có chu trình  $C_4$
55. Đặc điểm quan trọng của nhóm sắc tố carotenoit là:  
 A. Hấp thu ánh sáng đỏ      B. Hấp thu ánh sáng xanh      C. Có khả năng biến hoá năng lượng quang thành năng lượng quang hợp      D. Có khả năng thay thế DL trong quang hợp
56. Nhóm sắc tố carotenoit không có vai trò nào trong quang hợp:  
 A. Hấp thu ánh sáng      B. Bảo vệ diệp lục      C. Biến đổi năng lượng      D. Truyền năng lượng
57. Trong lá cây, hàm lượng giữa diệp lục a và diệp lục b sẽ là:  
 A.  $D_{1a} < D_{1b}$       B.  $D_{1b} > D_{1a}$       C.  $D_{1a} = D_{1b}$       D. Tùy loại Thực vật
58. Vai trò quan trọng nhất của các nguyên tố khoáng đối với quang hợp là:  
 A. Cấu trúc bộ máy quang hợp      B. Điều tiết hoạt động enzym      C. Vận chuyển sản phẩm quang hợp      D. Điều chỉnh hoạt động thẩm thấu
59. Nguyên tố nào có vai trò quyết định trong quá trình biến đổi năng lượng trong quang hợp:  
 A. N      B. P      C. K      D. S
60. Trong các hợp chất có tham gia vào quang hợp, chất nào không có mặt của N:  
 A. Protein      B. Carotenoit      C. Chlorophyll      D. Enzym
61. Hợp chất chứa P trong lá không tham gia trực tiếp vào quang hợp:  
 A. Photpholipit      B. ATP      C. NADP      D. Ester photphoric
62. Vai trò sinh lý nào của nguyên tố K không liên quan đến hoạt động quang hợp:

- A. Điều chỉnh vận động ngủ của lá      B. Điều chỉnh sức trương của lá      C. Điều chỉnh đóng mở khí khổng      D. Điều chỉnh vận chuyển chất hữu cơ
63. Nguyên tố nào sau đây không có vai trò tất yếu đối với hoạt động quang hợp:  
A. S      B. Mg      C. Mo      D. Fe
64. Trong các nguyên tố vi lượng sau đây, nguyên tố nào có ảnh hưởng lớn nhất đến hoạt động quang hợp:  
A. Cu      B. Fe      C. Zn      D. Mn
65. Khi thiếu N, Mg, Fe...lá chuyển màu vàng ngay do lý do gì:  
A. Diệp lục bị phân huỷ      B. Diệp lục không được hình thành      C. Carotenoit được tổng hợp mạnh      D. Quan điểm khác
66. Khi bước vào mùa đông, một số thực vật lá chuyển màu do nguyên nhân gì:  
A. Diệp lục bị phân huỷ      B. Diệp lục không được hình thành      C. Carotenoit được tổng hợp mạnh      D. Quan điểm khác
67. Khi tăng nhiệt độ, cường độ quang hợp cũng tăng theo. Đây là đặc điểm quyết định mối quan hệ này:  
A. Tốc độ các phản ứng hoá sinh tăng      B. Hệ thống quang hoá được hoạt hoá      C. Lục lạp được hoạt hoá      D. Vận chuyển sản phẩm QH tăng
68. Khi nhiệt độ cao (35–40°C), quang hợp giảm sút do nguyên nhân nào quyết định:  
A. Khí khổng đóng      B. Hệ thống quang hoá bị rối loạn      C. Thiếu ATP để khử CO<sub>2</sub>      D. Thiếu NADPH để khử CO<sub>2</sub>
69. Khi nhiệt độ hạ thấp, cường độ quang hợp giảm sút. Đặc điểm nào không ảnh hưởng ức chế nhiều đến quang hợp:  
A. Lục lạp và hệ thống quang hoá bị tê liệt      B. Các phản ứng hoá sinh trong pha tối bị ức chế      C. Hô hấp bị giảm sút nên thiếu ATP để khử CO<sub>2</sub>      D. Tốc độ vận chuyển sản phẩm quang hợp bị ức chế
70. Phân tử diệp lục a P700 khác với các phân tử diệp lục a khác ở đặc điểm nào:  
A. Công thức      B. Liên kết với protein trong lục lạp      C. Kích thích khi hấp thu ánh sáng      D. Khả năng biến đổi năng lượng
71. Các thành viên của chuỗi CVĐT trong quang hợp sắp xếp theo nguyên tắc nào:  
A. Thế oxi hoá khử tăng dần      B. Thế oxi hoá khử giảm dần      C. Thuận chiều điện trường      D. Quan điểm khác
72. Đặc điểm giống nhau giữa diệp lục a và diệp lục b là:  
A. Công thức hoá học      B. Quang phổ hấp thu ánh sáng      C. Bị kích thích khi nhận ánh sáng      D. Có khả năng biến đổi năng lượng
73. Thành viên nào của chuỗi CVĐT quang hợp có chức năng vận chuyển H<sup>+</sup>:  
A. Plastocyanin      B. Ferredoxin      C. Plastoquinon      D. Cytochrom
74. Điện tử đi trong chuỗi CVĐT quang hợp theo hướng nào:  
A. Thuận chiều điện trường      B. Từ năng lượng cao đến năng lượng thấp      C. Thế oxi hoá khử thấp đến cao      D. Ngược chiều điện trường
75. Điện tử ở trạng thái kích thích nào có khả năng phát ánh sáng huỳnh quang:  
A. S<sub>0</sub>      B. S<sub>1</sub>      C. S<sub>2</sub>      D. T
76. Điện tử ở trạng thái kích thích nào có khả năng phát ánh sáng lân quang:  
A. S<sub>0</sub>      B. S<sub>1</sub>      C. S<sub>2</sub>      D. T
77. Điện tử ở trạng thái kích thích nào có khả năng biến đổi hoá năng:



- A. S<sub>0</sub>                      B. S<sub>1</sub>                      C. S<sub>2</sub>                      D. T
78. Điện tử ở trạng thái kích thích nào có khả năng biến đổi nhiệt năng:
- A. S<sub>1</sub>                      B. S<sub>2</sub>                      C. T                      D. Ý khác
79. Đặc điểm nào không có quan hệ nhiều đến cơ chế hình thành ATP trong quang hợp:
- A. Hoạt động của bơm proton trên màng thilacoit      B. Hoạt động của enzym ATP-ase ở màng thilacoit      C. Tồn tại gradient H<sup>+</sup> 2 phía màng thilacoit      D. Khả năng thẩm thấu H<sup>+</sup> của màng thilacoit
80. ATP được hình thành trong quang hợp không tham gia vào khâu này:
- A. Khử CO<sub>2</sub>                      B. Tái tạo RDP                      C. Vận chuyển tích cực trong lục lạp      D. Vận chuyển trong các tế bào lá
81. Loại mô nào cấu tạo nên lá cây tham gia trực tiếp vào quang hợp:
- A. Mô biểu bì                      B. Mô dẫn                      C. Mô dậu                      D. Tất cả
82. Đặc trưng cơ bản nhất và quan trọng nhất của chu trình C<sub>3</sub> là:
- A. Sự khử CO<sub>2</sub> thành sản phẩm QH      B. Sự cố định CO<sub>2</sub> tốt nhất      C. Tạo ra hợp chất C<sub>3</sub> đầu tiên      D. Tạo ra nhiều sản phẩm trung gian
83. Đặc trưng cơ bản nhất và quan trọng nhất của chu trình 4 là:
- A. Sự khử CO<sub>2</sub> thành sản phẩm QH      B. Sự cố định CO<sub>2</sub> tốt nhất      C. Tạo ra hợp chất C<sub>4</sub> đầu tiên      D. Tạo ra nhiều sản phẩm trung gian
84. Đặc trưng cơ bản nhất và quan trọng nhất của thực vật CAM là:
- A. Sự khử CO<sub>2</sub> thành sản phẩm QH      B. Sự cố định CO<sub>2</sub> tốt nhất      C. Tạo ra hợp chất C<sub>4</sub> đầu tiên      D. Cố định CO<sub>2</sub> được thực hiện ban đêm
85. Loại thực vật nào có enzym cố định CO<sub>2</sub> là RDP-cacboxylase:
- A. TV C<sub>3</sub>                      B. TV C<sub>4</sub>                      C. TV CAM                      D. Quan điểm khác
86. Loại thực vật nào chỉ có enzym cố định CO<sub>2</sub> là RDP-cacboxylase:
- A. TV C<sub>3</sub>                      B. TV C<sub>4</sub>                      C. TV CAM                      D. Quan điểm khác
87. Loại thực vật nào có enzym cố định CO<sub>2</sub> là PEP-cacboxylase:
- A. TV C<sub>3</sub>                      B. TV C<sub>4</sub>                      C. TV CAM                      D. Quan điểm khác
88. Loại thực vật nào không có enzym cố định CO<sub>2</sub> là PEP-cacboxylase:
- A. TV C<sub>3</sub>                      B. TV C<sub>4</sub>                      C. TV CAM                      D. Quan điểm khác
89. Thực vật C<sub>4</sub> và TV CAM khác nhau ở điểm này:
- A. Cố định CO<sub>2</sub>      B. Khử CO<sub>2</sub>      C. Quang hô hấp      D. Cường độ quang hợp
90. Thực vật C<sub>4</sub> và TV CAM giống nhau ở điểm này:
- A. Thời gia cố định CO<sub>2</sub>      B. Khử CO<sub>2</sub>      C. Giải phẫu lá      D. Cường độ quang hợp
91. Thực vật nào có quang hô hấp mạnh nhất:
- A. TV C<sub>3</sub>                      B. TV C<sub>4</sub>                      C. TV CAM                      D. Quan điểm khác
92. Đặc điểm nào sau đây được xem là có lợi của quang hô hấp:
- A. Tạo axit amin      B. Chuyển hoá RDP      C. Giảm năng suất      D. Tạo nhiều NADPH
93. Cơ quan tử nào không tham gia vào quang hô hấp:
- A. Nhân                      B. Lục lạp                      C. Ty thể                      D. Peroxisom
94. Cơ quan tử nào giải phóng CO<sub>2</sub> vào không khí trong quá trình quang hô hấp:
- A. Tế bào chất                      B. Lục lạp                      C. Ty thể                      D. Peroxisom
95. Trong cây, quá trình quang hô hấp xảy ra chủ yếu ở cơ quan nào:
- A. Rễ                      B. Thân                      C. Lá                      D. Hoa

96. Nếu tăng nồng độ CO<sub>2</sub> trong không khí thì cường độ quang hợp đi theo chiều hướng nào:  
 A. Tăng B. Giảm C. Tăng rồi giảm D. Quan điểm khác
97. Biện pháp đơn giản nhất để điều chỉnh diện tích lá của quần thể cây trồng:  
 A. Chọn giống B. Sử dụng phân C. Phòng trừ sâu D. Điều chỉnh mật độ  
 đạ m bệ nh độ
98. Khi quần thể đạt được diện tích lá tối ưu thì chỉ tiêu sinh lý nào có ý nghĩa nhất đối với năng suất cây trồng:  
 A. Cường độ quang hợp cao nhất B. Hiệu suất quang hợp cao nhất C. Cường độ thoát hơi nước cao nhất D. Hàm lượng diệp lục cao nhất
99. Loại phân bón nào có khả năng tăng năng suất sinh vật học nhiều nhất:  
 A. Phân đạm B. Phân lân C. Phân kali D. Phân hữu cơ
100. Loại phân bón nào có khả năng tăng năng suất kinh tế nhiều nhất:  
 A. Phân đạm B. Phân lân C. Phân kali D. Phân hữu cơ
101. Để tăng năng suất kinh tế, điều chỉnh chỉ tiêu nào là có ý nghĩa nhất:  
 A. Tăng cường độ quang hợp B. Tăng diện tích lá C. Tăng tốc độ vận chuyển sản phẩm quang hợp D. Tăng hiệu suất quang hợp
102. Để tăng năng suất sinh vật học, nên điều khiển giai đoạn nào của quần thể cây trồng:  
 A. Giai đoạn hình thành thân lá B. Giai đoạn hình thành hoa C. Giai đoạn hình thành cơ quan kinh tế D. Quan điểm khác
103. Để tăng năng suất kinh tế, nên điều khiển giai đoạn nào của quần thể cây trồng:  
 A. Giai đoạn hình thành thân lá B. Giai đoạn hình thành hoa C. Giai đoạn hình thành cơ quan kinh tế D. Quan điểm khác
104. Với quần thể ruộng lúa, chỉ số diện tích lá cao nhất vào giai đoạn nào:  
 A. Đẻ nhánh B. Làm đòng C. Chín sữa D. Chín hoàn toàn
105. Trong trường hợp nào, năng suất sinh vật học tăng mà năng suất kinh tế giảm:  
 A. Hệ số lá < hệ số lá tối ưu B. Hệ số lá > hệ số lá tối ưu C. Hệ số lá = hệ số lá tối ưu D. Sâu bệnh
106. Trong các biện pháp kỹ thuật tác động thì biện pháp nào có ý nghĩa nhất đến tăng năng suất kinh tế:  
 A. Bón phân B. Tưới nước C. Mật độ D. Thời vụ
107. Biện pháp nào không có ý nghĩa trong việc tăng thời gian quang hợp:  
 A. Mật độ B. Bảo vệ thực vật C. Gối vụ D. Phân bón
108. Biện pháp nào ít có ý nghĩa trong việc kéo dài tuổi thọ của bộ lá:  
 A. Chọn giống cây trồng hợp lý B. Bảo vệ thực vật C. Tưới nước hợp lý D. Bón phân hợp lý
109. Để tăng năng suất cây trồng, việc điều khiển chỉ tiêu sinh lý nào là có ý nghĩa nhất:  
 A. Tăng cường độ quang hợp B. Tăng hiệu suất quang hợp C. Tăng chỉ số diện tích lá đạt tối ưu D. Tăng hệ số kinh tế

## Chương 4

# HÔ HẤP

■ Hiểu hô hấp là một chức năng sinh lý quan trọng, là trung tâm của quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lý xảy ra trong cây. Nó cung cấp năng lượng cho tất cả các hoạt động sống của thực vật và ảnh hưởng đến năng suất cây trồng.

■ Nắm được cấu trúc liên quan đến chức năng của ty thể - vai trò của các yếu tố cấu trúc của ty thể. Quá trình phân giải oxi hoá chất hữu cơ bắt nguồn từ tế bào chất, sau đó là ở khoang ty thể và kết thúc ở màng trong của ty thể.

■ Về bản chất của quá trình hô hấp, cần hiểu rõ hai giai đoạn của quá trình hô hấp: Giai đoạn tách hydro và điện tử ra khỏi cơ chất hô hấp bằng 3 con đường khác nhau để hình thành nên các cofecment khử (NADH, NADPH, FADH<sub>2</sub>) và giai đoạn oxi hoá các cofecment khử trên màng trong của ty thể để giải phóng năng lượng ATP.

■ Hô hấp là trung tâm của quá trình trao đổi chất và năng lượng trong cây. Đồng thời hô hấp có quan hệ rất chặt chẽ với các hoạt động sinh lý khác.

■ Cần hiểu biết mối quan hệ giữa các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, ẩm độ, nồng độ O<sub>2</sub> và CO<sub>2</sub> trong không khí...với hoạt động hô hấp của cây. Trên cơ sở đó, có biện pháp điều chỉnh hô hấp của cây trồng trên đồng ruộng cũng như trong kho nông sản phẩm theo hướng có lợi cho con người...

## 1. KHÁI NIỆM CHUNG VỀ HÔ HẤP CỦA THỰC VẬT

### 1.1. Định nghĩa và phương trình tổng quát của hô hấp

#### \* Định nghĩa

Hô hấp của thực vật là quá trình phân giải oxi hoá các chất hữu cơ trước hết là glucit với sự tham gia của oxi không khí cho đến sản phẩm cuối cùng là CO<sub>2</sub> và H<sub>2</sub>O đồng thời giải phóng năng lượng cung cấp cho tất cả các hoạt động sống của cây và tạo ra các sản phẩm trung gian cho các quá trình sinh tổng hợp các chất khác nhau trong cây.

Như vậy thì cần hiểu hô hấp không chỉ là quá trình phân giải thuần túy mà kèm theo là cả quá trình tổng hợp nữa (vừa mang ý nghĩa dị hoá, vừa mang ý nghĩa đồng hoá).

#### \* Phương trình tổng quát

- Phương trình đơn giản nhất của hô hấp của sinh vật nói chung và của thực vật nói riêng là:



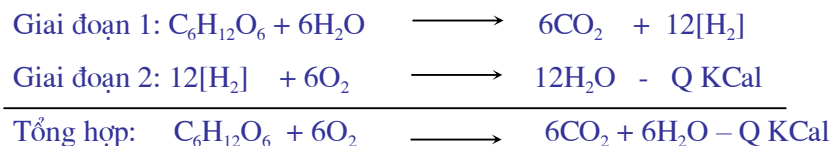
Cơ chất hô hấp quan trọng nhất là đường glucose. Các chất hữu cơ khác trước khi tham gia vào hô hấp phải được chuyển hoá thành glucose.

- Tuy nhiên, hô hấp là một quá trình oxi hoá khử xảy ra vô cùng phức tạp, bao gồm hàng loạt các phản ứng hoá sinh liên tục dưới sự xúc tác của một hệ thống enzym đặc hiệu. Người ta chia hô hấp thành hai giai đoạn:

**Giai đoạn 1** gồm quá trình phân giải oxi hoá liên tục cơ chất hô hấp với sự tham gia của hệ hống enzym oxi hoá khử (oxidoreductase) mà nhóm hoạt động của chúng (cofecment) sẽ tách  $[H_2]$  (gồm cả điện tử và  $H^+$ ) ra khỏi cơ chất hô hấp để hình thành nên các cofecment khử  $NADH+H^+$ ,  $FADH_2$ ,  $NADPH+H^+$  và giải phóng  $CO_2$  vào không khí (Hai cofecment tồn tại dưới dạng ion là  $NAD^+$  và  $NADP^+$ , còn  $FAD$  và  $FMN$  không ion hoá, do đó khi kết hợp với  $H_2$  thì chúng tồn tại dưới dạng khử là  $NADH+H^+$ ,  $NADPH+H^+$ ,  $FADH_2$  và  $FMNH_2$ ). Từ đây, ta thống nhất ký hiệu các cofecment khử là  $NADH$ ,  $NADPH$ ,  $FADH_2$  và  $FMNH_2$ ).

**Giai đoạn 2** gồm quá trình oxi hoá liên tục các cofecment khử là  $NADH$ ,  $FADH_2$ ,  $NADPH$  với sự tham gia của oxi không khí để giải phóng năng lượng tích lũy trong các liên kết cao năng của ATP và hình thành  $H_2O$ .

Có thể viết phương trình tổng quát theo hai giai đoạn của hô hấp như sau:



- Năng lượng giải phóng khi oxi hoá hết 1 mol glucose vào khoảng 686KCal/Mol. Nếu phản ứng toả nhiệt này xảy ra ngoài cơ thể thì năng lượng giải phóng ra là nhiệt tự do, còn trong cơ thể, một bộ phận lớn năng lượng sẽ được chuyển hoá vào liên kết cao năng của ATP và phần còn lại là nhiệt. Đây là đặc điểm của sự sống.

-  $[H_2]$  chỉ cặp nguyên tử hydro được hoạt hoá liên kết với các nhóm hoạt động của enzym oxi hoá khử là  $NADH$ ,  $FADH_2$ ,  $NADPH$ . Các chất này có chứa năng lượng của quá trình oxi hoá chất hữu cơ và có khả năng khử rất mạnh.

- Cơ chất hô hấp có thể là các chất hữu cơ khác nhau, nhưng chủ yếu là gluxit và trực tiếp là glucose. Các chất khác phải được chuyển hoá thành đường trước khi tham gia hô hấp.

## 1.2 Vai trò của hô hấp đối với thực vật

\* **Hô hấp cung cấp tất cả năng lượng** cho các hoạt động của cây. Nếu như trong quang hợp, năng lượng ánh sáng mặt trời được chuyển hoá thành năng lượng hoá học tích lũy vào trong các chất hữu cơ thì trong quá trình hô hấp, năng lượng đó được giải phóng ra để lại cung cấp cho tất cả các hoạt động sống của cây cần năng lượng như

quá trình phân chia và sinh trưởng của tế bào, của cây, quá trình hút và vận chuyển nước, vật chất trong cây, quá trình vận động, các quá trình sinh tổng hợp các chất hữu cơ trong cây...

\* **Quá trình hô hấp sản sinh ra nhiều hợp chất trung gian** mà chúng lại là nguyên liệu khởi đầu cho việc tổng hợp nên các chất hữu cơ khác nhau trong cơ thể như protein, lipit, glucit, axit nucleic... Do đó, không nên xem hô hấp như là quá trình phân giải chất hữu cơ và giải phóng năng lượng đơn thuần mà nó còn mang ý nghĩa tổng hợp vật chất nữa.

\* **Hô hấp tạo nên cơ sở năng lượng và nguyên liệu giúp cây chống chịu** với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận như chịu bệnh, chịu nóng, chịu phân đạm, chịu rét...

\* **Trong sản xuất** thì hiểu biết về hô hấp giúp ta đề xuất các biện pháp điều chỉnh hô hấp theo hướng có lợi cho con người như giảm hô hấp vô hiệu, tránh hô hấp yếm khí và khống chế hô hấp trong việc bảo quản nông sản phẩm để giảm thiểu sự hao hụt chất hữu cơ do hô hấp của các nông sản phẩm gây ra.

## 2. TY THỂ VÀ BẢN CHẤT CỦA HÔ HẤP

### 2.1. Ty thể

Ty thể là bào quan đảm nhiệm chức năng hô hấp của tế bào. Nó được xem là "trạm biến thế năng lượng" của tế bào.

\* **Hình thái, số lượng, kích thước** của ty thể thay đổi rấ nhiều phụ thuộc vào loài, các cơ quan khác nhau, các loại tế bào khác nhau và mức độ hoạt động trao đổi chất của chúng.

- Ty thể có hình dạng rất khác nhau phụ thuộc vào loại tế bào thực vật: hình que, hình hạt, hình bầu dục, hình cầu...

- Kích thước của nó dao động từ 0,2 - 1  $\mu$ .

- Số lượng ty thể rất nhiều và dao động từ vài trăm đến vài nghìn ty thể trong một tế bào. Cơ quan nào có hoạt động trao đổi chất càng mạnh thì có số lượng ty thể càng nhiều.

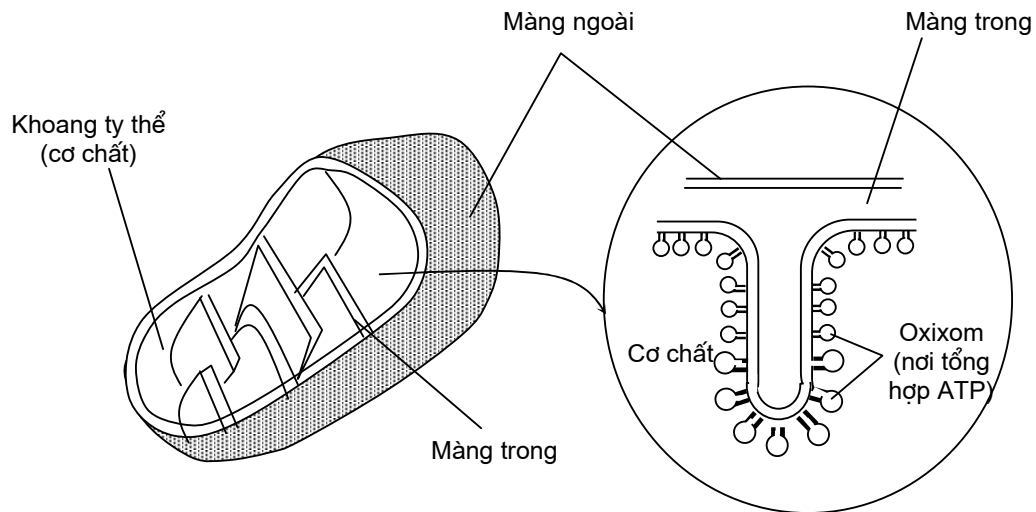
#### \* **Thành phần hoá học**

Thành phần chủ yếu của ty thể là protein, chiếm 70% khối lượng khô; lipit chiếm khoảng 27%; thành phần còn lại là ADN và ARN khoảng 0,5 - 2%.

#### \* **Cấu trúc của ty thể**

Ty thể có cấu trúc rất phù hợp cho việc thực hiện hai chức năng cơ bản là oxi hoá cơ chất hô hấp và tích lũy năng lượng trong ATP.

Sơ đồ cấu trúc đơn giản nhất của ty thể được minh hoạ ở hình 4.1.



**Hình 4.1.** Sơ đồ cấu trúc điển hình của ty thể tế bào thực vật

Ty thể điển hình có ba yếu tố cấu trúc hợp thành: màng bao bọc, khoang ty thể và hệ thống màng trong của ty thể. Mỗi bộ phận có chức năng riêng trong hô hấp.

- *Màng bao bọc xung quanh ty thể* (màng ngoài) là một màng kép gồm hai màng cơ sở hợp thành. Nó có bề dày khoảng 5 - 7 nm. Tỷ lệ phospholipit/protein = 0,82.

Màng ngoài có nhiệm vụ bao bọc, bảo vệ và quyết định tính thấm đối với các chất đi ra đi vào ty thể.

- *Màng trong của ty thể* gồm một hệ thống màng ăn sâu vào không gian bên trong ty thể. Hệ màng trong tạo nên rất nhiều các nếp gấp ăn sâu vào khoang ty thể như những răng lược. Do vậy mà diện tích tiếp xúc của hệ thống màng trong rất lớn tạo điều kiện cho quá trình phosphoryl hoá oxi hoá xảy ra thuận lợi nhất. Trên bề mặt của màng trong có rất nhiều hạt nhỏ hình cầu có chân gọi là các thể hình nấm (oxixom). Đây chính là nơi xảy ra quá trình phosphoryl hoá để tổng hợp nên ATP.

Tỷ lệ phospholipit/protein = 0,27. Màng trong chứa nhiều enzym tham gia vào chuỗi chuyển vận điện tử và phosphoryl hoá.

Vai trò của màng trong là thực hiện quá trình chuyển vận điện tử và phosphoryl hoá để tổng hợp nên ATP cho tế bào.

- *Khoang ty thể* là khoảng không gian còn lại trong ty thể chứa đầy chất nền cơ bản gọi là cơ chất.

Thành phần hoá học chủ yếu của nó là protein chiếm 50% mà chủ yếu là các enzym của chu trình Krebs và các enzym khác.

Chức năng của khoang ty thể là thực hiện oxi hoá axit pyruvic triệt để thông qua chu trình Krebs.

**\* Chức năng chung của ty thể**

- Thực hiện oxi hoá các chất hữu cơ để giải phóng năng lượng tích lũy trong các phân tử ATP. Người ta gọi ty thể là các "trạm biến thế năng lượng" của cơ thể. Giai đoạn 1 được thực hiện trong khoang ty thể, còn giai đoạn 2 ở màng trong của ty thể.

- Ngoài ra, ty thể có chứa riboxom, ADN và ARN riêng của mình nên có khả năng tổng hợp protein riêng và thực hiện di truyền tế bào chất, tức là một số tính trạng không được di truyền qua nhân mà qua ty thể. ADN của ty thể rất bền vững và ổn định, nên người ta thường sử dụng ADN của ty thể để xác định nguồn gốc di truyền của các thế hệ khác nhau.

**2.2. Bản chất hoá học của hô hấp**

Quá trình đốt cháy chất hữu cơ ngoài cơ thể xảy ra nhanh chóng và toàn bộ năng lượng dự trữ trong chất hữu cơ sẽ được giải phóng ra dưới dạng nhiệt và thường tạo nên ngọn lửa (đốt than, củi, xăng...). Trong cơ thể sống, quá trình oxi hoá chất hữu cơ phải diễn ra rất từ từ, qua nhiều chặng, bao gồm nhiều phản ứng hoá sinh liên tục để cuối cùng cũng giải phóng CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, nhưng một bộ phận năng lượng quan trọng sẽ được chuyển hoá vào các liên kết cao năng của các phân tử ATP để sử dụng dần dần cho các hoạt động sống. Đó chính là đặc trưng của cơ thể sống.

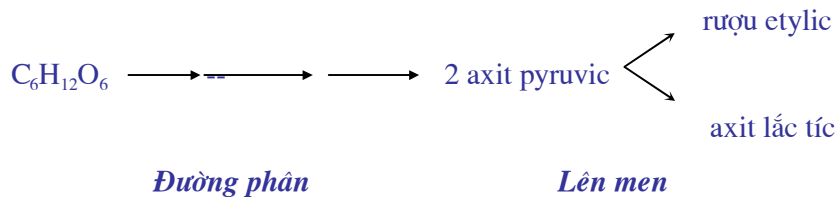
Có thể phân quá trình này thành hai giai đoạn.

**2.2.1. Giai đoạn 1: Tách hydro [H<sub>2</sub>] ra khỏi cơ chất hô hấp**

Giai đoạn này được thực hiện bằng ba con đường khác nhau: Đường phân và lên men, đường phân và chu trình Krebs, oxi hoá trực tiếp đường qua chu trình pentozophosphat.

**2.2.1.1. Đường phân và lên men - Hô hấp yếm khí**

\* Hô hấp yếm khí hoàn toàn xảy ra trong tế bào chất (ngoài ty thể). Ở con đường này, chất hữu cơ không được oxi hoá triệt để mà cắt thành các chất có mạch carbon ngắn hơn như rượu etylic, axit lactic...



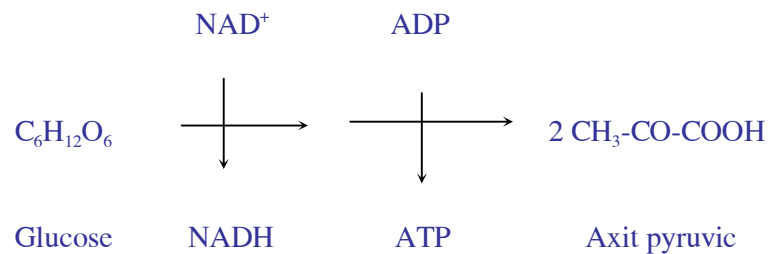
Hô hấp yếm khí được chia thành hai giai đoạn kế tiếp nhau: đường phân và lên men.

Sơ đồ diễn biến của quá trình hô hấp yếm khí được biểu diễn trên hình 4.2.

### - Đường phân

Phân tử đường glucoza trước hết bị phân giải oxi hoá thành axit pyruvic gọi là đường phân. Đây cũng là quá trình oxi hoá khử đường với sự tham gia của enzym oxi hoá khử mà nhóm hoạt động là  $\text{NAD}^+$  (Nicotinamid adenin dinucleotit).

Kết quả của giai đoạn đường phân là tạo ra 2 phân tử axit pyruvic ( $\text{CH}_3\text{-CO-COOH}$ ), một số  $\text{NADH}$ , và  $\text{ATP}$  tự do.



*Quá trình đường phân cũng diễn ra rất phức tạp và có thể chia ra ba bước (Hình 4.2):*

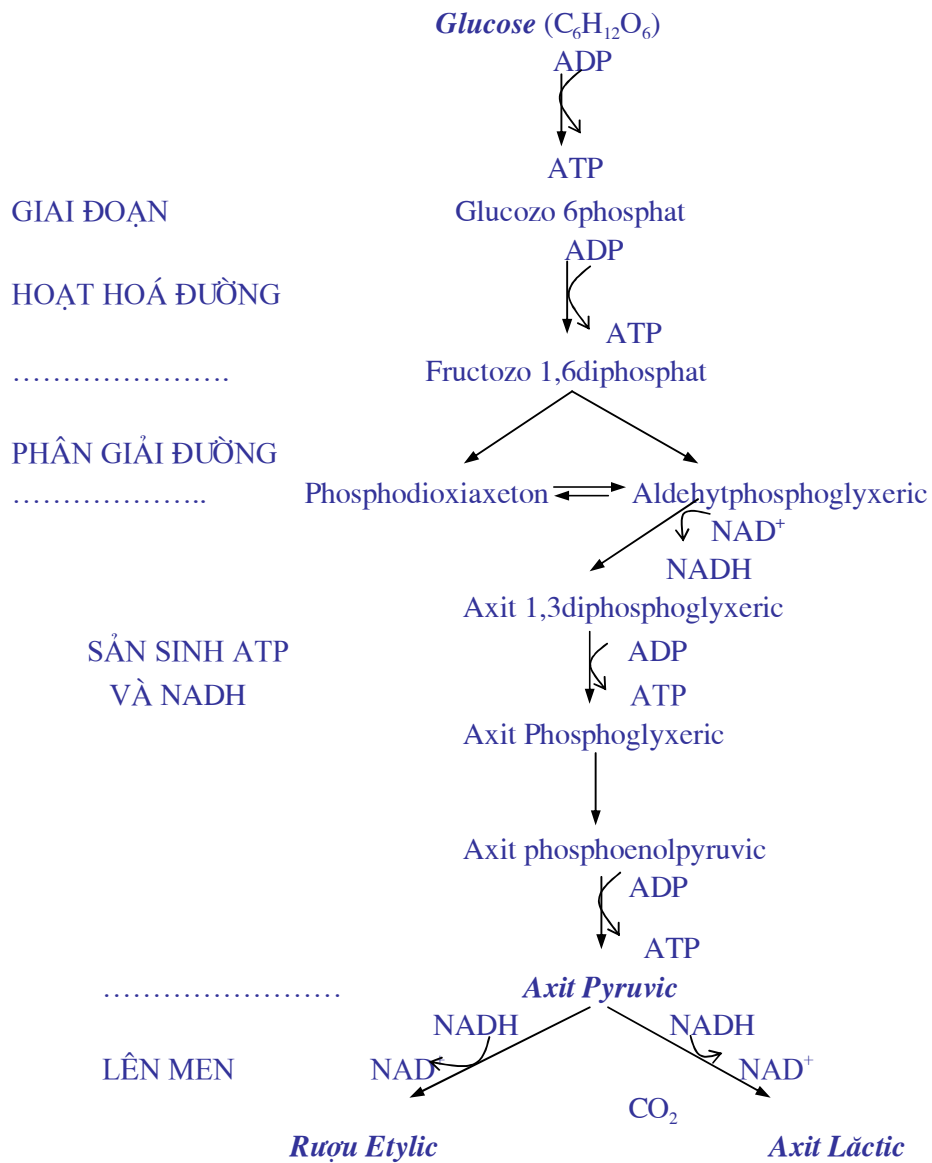
+ Hoạt hoá đường: Để có thể tham gia vào quá trình oxi hoá, phân tử đường glucose phải được hoạt hoá nhờ  $\text{ATP}$  để thành hexozophosphat. Giai đoạn này cần 2  $\text{ATP}$  để biến đổi glucose thành fructozo1,6diphosphat.

+ Giai đoạn phân giải đường: fructozo1,6diphosphat bị phân giải thành 2 triozophosphat là aldehytphosphoglyeric (AIPG) và phosphodioxaxeton (PDOA).

+ Giai đoạn hình thành  $\text{ATP}$  và  $\text{NADH}$  : Đây là giai đoạn oxi hoá liên tục AIPG với sự tham gia của  $\text{NAD}^+$  để cuối cùng hình thành nên axit pyruvic đồng thời hình thành  $\text{ATP}$  và  $\text{NADH}$ .

*Hiệu quả năng lượng của đường phân:* Giai đoạn này tạo ra tổng số là 4 $\text{ATP}$  tự do và 2  $\text{NADH}$ , nhưng đã sử dụng 2  $\text{ATP}$  để hoạt hoá đường nên chỉ còn lại 2 $\text{ATP}$ . 1  $\text{NADH}$  có mức năng lượng tương đương 3 $\text{ATP}$ . Do vậy, giai đoạn đường phân ngoài 2 phân tử axit pyruvic thì còn tạo ra năng lượng tương đương 8 $\text{ATP}$ .



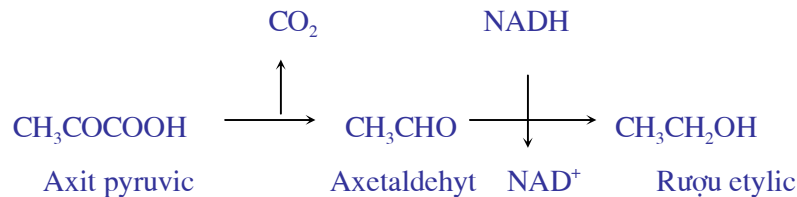


**Hình 4.2.** Sơ đồ quá trình hô hấp yếm khí trong cây (Đường phân và lên men)

**- Lên men**

Axit pyruvic tiếp tục biến đổi khi không có oxi theo hướng lên men. Có hai con đường lên men có thể xảy ra trong cây là:

+ Lên men rượu: Đây là quá trình lên men chủ yếu của thực vật. Khi không có oxi thì axit pyruvic biến đổi yếm khí thành rượu etylic.

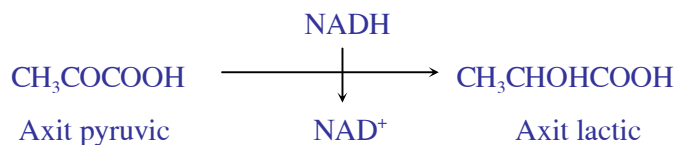


Trong quá trình lên men, 2 NADH được tạo nên trong giai đoạn đường phân được sử dụng cho 2 phân tử axit pyruvic. Vậy nên hiệu quả năng lượng của lên men rượu chỉ còn 2ATP.

Quá trình lên men rượu là đặc trưng cho nấm men. Trong cơ thể, khi yếm khí thì quá trình lên men rượu do xúc tác của enzym có thể xảy ra.

+ Lên men lactic

Quá trình lên men lactic cũng có thể xảy ra như khi bảo quản khoai tây trong khí nitơ.



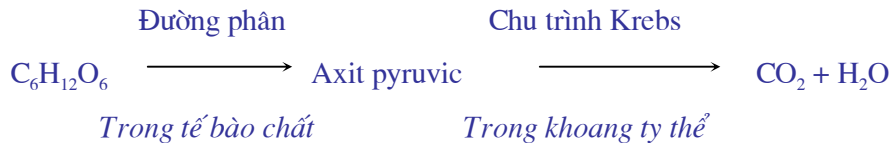
### - Ý nghĩa của quá trình hô hấp yếm khí

+ Hô hấp yếm khí là một quá trình bắt buộc trong điều kiện thiếu oxi cho hô hấp hiếu khí. Nếu duy trì lâu trong điều kiện yếm khí thì cây sẽ chết vì năng lượng rất ít và sản sinh một số sản phẩm như rượu, axit mà nếu tích lũy nhiều sẽ gây độc. Vì vậy, trong thực tế, ta cần hạn chế các trường hợp có thể gây ra yếm khí cho cây trồng như gập úng, đất chặt và bí... Trong trường hợp thiếu oxi cho bộ rễ thì ta phải tìm cách cung cấp oxi cho rễ như làm đất tơi xốp, làm cỏ sục bùn, xới xáo đất khi gập mưa...

+ Hô hấp yếm khí cũng là một phản ứng thích nghi của cây giúp cây tồn tại tạm thời trong điều kiện thiếu oxi. Một số thực vật có khả năng sống trong môi trường thường xuyên thiếu oxi vì chúng có các cơ chế thích nghi và chống chịu với yếm khí (Xem chương 8, phần tính chống chịu úng).

### 2.2.1.2. Đường phân và chu trình Krebs - Hô hấp hiếu khí

\* **Đường hướng này** xảy ra bắt đầu trong tế bào chất (Giai đoạn đường phân) và kết thúc ở khoang ty thể (Chu trình Krebs). Đặc trưng của phương thức này là chất hữu cơ bị oxi hoá triệt để để giải phóng CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O và các cofecment khử.



Giai đoạn đường phân đã được xem xét ở trên. Trong phần này, ta đề cập đến chu trình Krebs một cách vắn tắt (Hình 4.3.).

#### \* **Chu trình Krebs (Hình 4.3)**

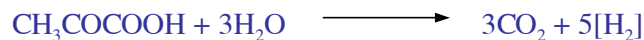
- Axit pyruvic trước khi đi vào chu trình Krebs, sẽ được biến đổi thành Axetyl-CoenzymA (CH<sub>3</sub>CO~SCoA). Có thể xem đây là sự hoạt hoá axit pyruvic trước khi bị oxi hoá. Phân tử Axetyl CoA có một liên kết cao năng ~S có mức năng lượng tương đương với liên kết ~P trong ATP (7 – 9 Kcal/Mol).

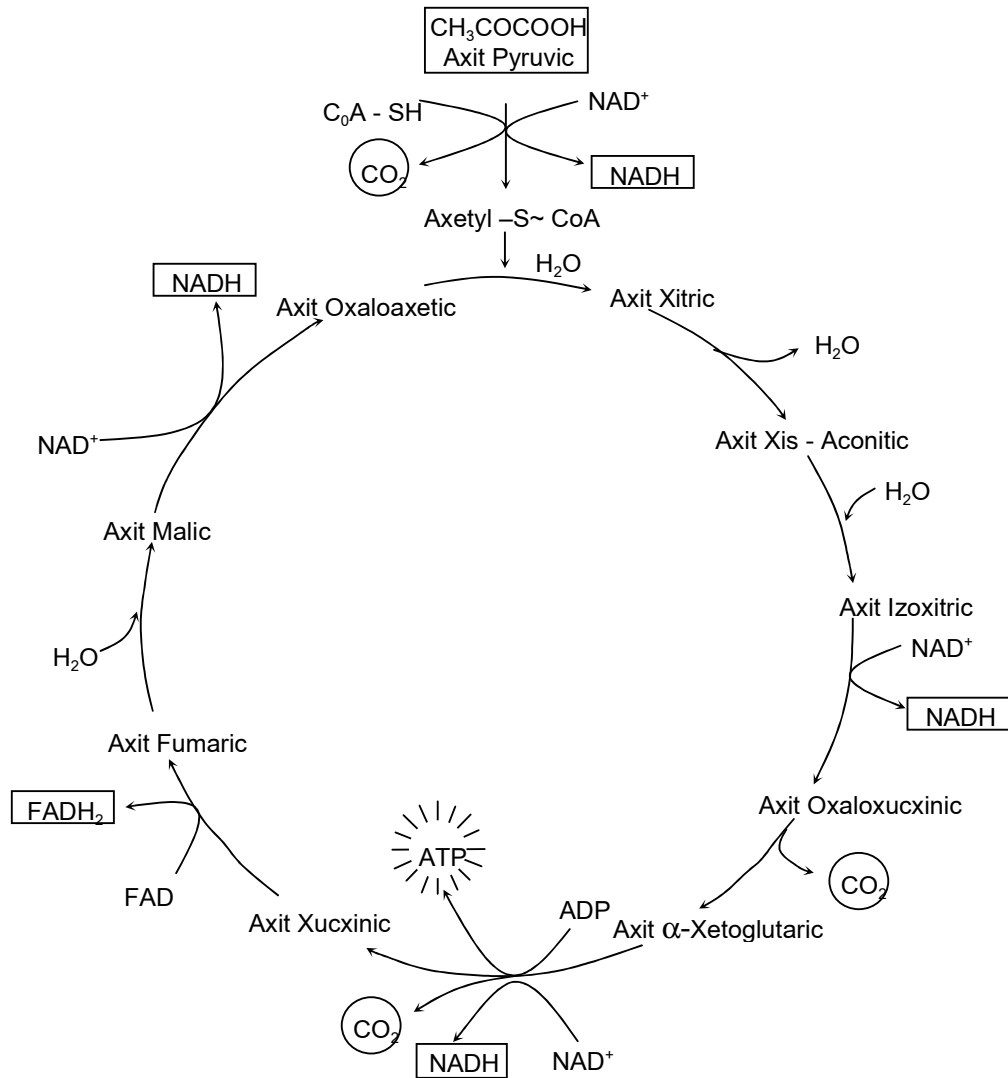
Axetyl CoA đi vào chu trình Krebs và bị oxi hoá triệt để gồm hàng loạt các phản ứng loại và kết hợp với nước, decarboxyl hoá, dehydro hoá... để cuối cùng giải phóng CO<sub>2</sub>, nước, [H<sub>2</sub>] (dưới dạng NADH và FADH<sub>2</sub>) và ATP tự do.

Chu trình Krebs (chu trình axit di-tri cacboxylic, chu trình axit xitric, chu trình TCA) tóm tắt được thể hiện ở Hình 4.3).

- Phản ứng đầu tiên là gốc axetyl trong axetyl coenzymA kết hợp với axit oxaloaxetic để hình thành nên axit xitric. Axit xitric sẽ tiếp tục biến đổi liên tục qua các axit: xis-aconitic, izoxitric, oxaloxucinic, α-xetoglutaric, suxinic, fumaric, malic và cuối cùng quay trở lại axit oxaloaxetic để khép kín chu trình. Các axit trong chu trình hầu hết có 3 nhóm –COOH nên chu trình này có thể gọi là chu trình axit tri cacboxylic(chu trình TCA). Chu trình này hoàn toàn xảy ra trong khoang ty thể.

Chu trình Krebs có thể biểu diễn theo phương trình sau:





**Hình 4.3.** Chu trình Krebs (Chu trình axit xitric)

**- Cần lưu ý đến một số điểm sau:**

+ Khi hoàn thành một chu trình Krebs, 3 phân tử CO<sub>2</sub> được giải phóng vào không khí. Điều đó chứng tỏ rằng cả 3 nguyên tử C trong axit pyruvic đã bị oxi hoá triệt để.

+ 5 cặp [H<sub>2</sub>] đã được tách ra từ cơ chất hô hấp dưới dạng các cofecment khử (4 NADH+H<sup>+</sup> và 1 FADH<sub>2</sub>).

+ Phân tử axit pyruvic chỉ có 4 nguyên tử hydro và 3 nguyên tử oxi, tức còn thiếu 3 cặp hydro và 3 nguyên tử oxi nữa. 3 cặp hydro và 3 nguyên tử oxi này có nguồn gốc từ 3 phân tử H<sub>2</sub>O mà các phản ứng của chu trình Krebs tiếp nhận vào để oxi hoá triệt để axit pyruvic. Như vậy, nước có vai trò vô cùng quan trọng trong hô hấp. Nước không những là dung môi, môi trường cho các phản ứng hoá sinh trong chu trình Krebs mà chúng còn tham gia trực tiếp vào quá trình oxi hoá nguyên liệu hô hấp.

+ Chu trình Krebs là một chu trình hô hấp hiếu khí vì axit pyruvic đã bị oxi hoá triệt để. Tuy nhiên, ta không thấy có sự tham gia của O<sub>2</sub> trong chu trình này. Thực chất thì quá trình hô hấp hiếu khí còn tiếp tục trong giai đoạn 2, tức oxi hoá các cofecment khử để tạo nên nước và năng lượng mà O<sub>2</sub> chỉ là chất nhận điện tử cuối cùng để hình thành nước. Như vậy thì trong hai sản phẩm cuối cùng của hô hấp hiếu khí, CO<sub>2</sub> được hình thành trong chu trình Krebs (giai đoạn 1) còn H<sub>2</sub>O thì lại được hình thành trong giai đoạn 2 với sự tham gia của O<sub>2</sub> không khí.

#### **- Ý nghĩa của chu trình**

+ Chu trình này là chu trình hô hấp hiếu khí vì axit pyruvic đã bị oxi hoá triệt để. Đây là chu trình cơ bản nhất mà tất cả thế giới sinh vật sử dụng nó để oxi hoá các chất hữu cơ và giải phóng năng lượng.

+ Chu trình Krebs đã tạo ra một lượng năng lượng khá lớn. Có thể tính toán như sau: hoàn thành một chu trình Krebs đã tạo nên 4 NADH+H<sup>+</sup> (tương đương 12ATP), 1FADH<sub>2</sub> (khoảng 2ATP) và 1ATP tự do. Như vậy khi oxi hoá hết 1 phân tử glucose qua 2 chu trình Krebs, năng lượng tạo ra tương đương 15ATP x 2 = 30ATP. Nếu cộng với năng lượng sản sinh trong quá trình đường phân (8ATP) thì ta có năng lượng là 38ATP. Đây là một lượng năng lượng khá lớn có thể cung cấp cho tất cả các hoạt động sống xảy ra trong cây để tồn tại và phát triển.

+ Chu trình này tạo ra rất nhiều sản phẩm trung gian. Các sản phẩm này là nguyên liệu quan trọng cho việc tổng hợp các chất hữu cơ khác nhau trong cây. Ví dụ như các xetoaxit bị amin hoá khử để hình thành nên các axit amin và từ đó tổng hợp nên protein, hoặc axetyl-CoA là trung tâm trao đổi chất béo, các hợp chất thứ cấp như steroid, terpenoit, izoprenoit và phytohormon GA(Giberelin) và ABA (Axit abxixic)...

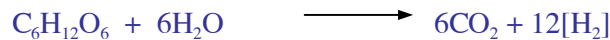
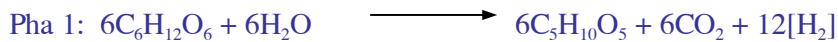
+ Ngoài ra, khả năng chịu phân đạm, chịu nóng của cây liên quan đến chu trình Krebs vì chu trình này giúp cây giải độc amon khi dư thừa nitơ dưới dạng NH<sub>3</sub>... Vì vậy, khi bón phân đạm thì cần tăng cường hô hấp cho cây. Việc tăng cường hô hấp khi gặp nhiệt độ cao cũng là phản ứng tự vệ của cây để chịu nóng. Ngoài ra, đặc tính chống chịu của cây với các điều kiện bất thuận có liên quan đến sự cung cấp năng lượng từ chu trình này.

**\* Con đường oxi hoá đường trực tiếp đường qua chu trình pentozophosphat**

- Song song với con đường đường phân và chu trình Krebs, hô hấp hiếu khí trong tế bào còn diễn ra theo con đường oxi hoá trực tiếp hexozomonophosphat tức là chu trình pentozophosphat. Con đường oxi hoá này hoàn toàn xảy ra trong tế bào chất vì tất cả enzym của chu trình này hoàn toàn nằm trong tế bào chất. Đây là quá trình phân giải triệt để glucose không qua giai đoạn đường phân mà oxi hoá trực tiếp đường.

- *Chu trình này diễn ra theo hai pha:* Tách [H<sub>2</sub>] ra khỏi cơ chất hô hấp và tái tạo lại glucuzophosphat để khép kín chu trình.

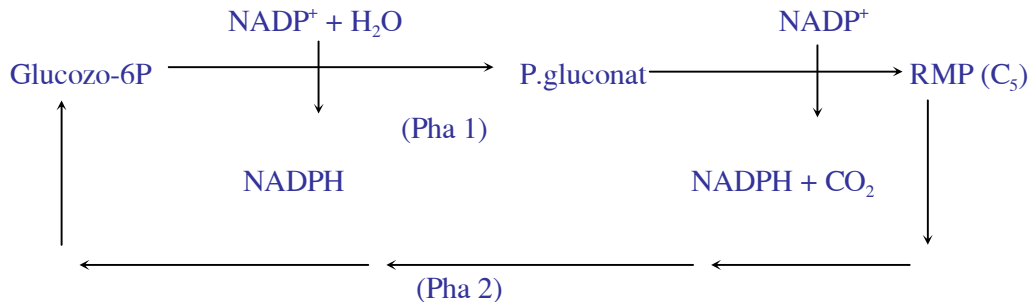
Phương trình phản ứng của chu trình này là:



Điều khác biệt với con đường oxi hoá qua chu trình Krebs là enzym tham gia oxi hoá khử của chu trình pentozophosphat có nhóm hoạt động là NADP<sup>+</sup> (Nicotinamid adenin dinucleotit phosphat). Sản phẩm quan trọng của chu trình là NADPH và kèm theo giải phóng CO<sub>2</sub>.

Đây cũng là chu trình hô hấp hiếu khí vì đường bị oxi hoá triệt để và năng lượng sản sinh ra là khá lớn gần bằng con đường qua chu trình Krebs. Khi oxi hoá hết 1 phân tử gam glucose qua chu trình này, 12 NADPH được tạo ra tương đương với 36ATP.

Chu trình vận tất được biểu diễn theo hình 4.4.



**Hình 4.4.** Sơ đồ vận tất của chu trình pentozophosphat

RMP: Ribulozo monophosphat (C<sub>5</sub>)

- Ý nghĩa của chu trình

+ Chu trình này sẽ tạo ra một nguồn năng lượng lớn cung cấp cho các hoạt động sống của cây. Sản phẩm quan trọng tạo ra là 12 NADPH với năng lượng tương đương 36ATP. Như vậy, khi oxi hoá hết 1 phân tử gam glucose qua chu trình pentozophosphat năng lượng có thể tạo ra 35ATP (mất 1ATP để hoạt hoá glucose). NADPH có thể sử dụng trực tiếp cho các phản ứng khử xảy ra thường xuyên trong tế bào .

+ Chu trình tạo ra một số sản phẩm trung gian mà quan trọng nhất là đường 5C (pentozophosphat).  $C_5$  sẽ là xuất phát điểm để tổng hợp nên nhiều hợp chất rất quan trọng trong cây như axit nucleic (ADN và ARN), các hocmon sinh trưởng như xytokinin, IAA, các phenol...

+ Có một vấn đề đặt ra là hai con đường hô hấp hiếu khí đều có chung cơ chất hô hấp là glucose và đều bắt nguồn trong tế bào chất. Vậy mối quan hệ giữa chúng như thế nào? Khi nào thì xảy ra chu trình Krebs và khi nào thì xảy ra chu trình pentozophosphat?

Cho đến nay người ta cũng chưa xác định rõ ràng ranh giới giữa hai quá trình đồng thời xảy ra trong tế bào. Có lẽ việc điều hoà hai quá trình này phụ thuộc vào sản phẩm và nhu cầu về sản phẩm của tế bào (Điều chỉnh theo mối liên hệ ngược). Chẳng hạn, khi tế bào cần nhiều năng lượng dưới dạng ATP thì chu trình Krebs sẽ ưu thế. Ngược lại, khi tế bào cần nhiều chất khử NADPH hoặc cần nhiều pentozophosphat cho nhu cầu trao đổi chất thì chu trình pentozaphosphat sẽ ưu thế hơn chu trình Krebs.

Bên cạnh đó, có ý kiến cho rằng, trong mô non, chu trình Krebs ưu thế; Còn trong mô già thì ngược lại chu trình pentozophosphat lại ưu thế.

### **\* Tổng hợp giai đoạn 1**

*Mục tiêu của giai đoạn 1 là tách được  $[H_2]$  ra khỏi cơ chất hô hấp với việc tạo nên các cofecment khử: NADH,  $FADH_2$ , NADPH và tạo nên một số ATP tự do, đồng thời giải phóng  $CO_2$ . Có 3 con đường để đạt mục tiêu đó:*

- Con đường hô hấp yếm khí xảy ra ở tế bào chất và tạo ra NADH + ATP
- Con đường qua chu trình Krebs bắt đầu trong tế bào chất (đường phân) và kết thúc trong khoang ty thể (chu trình Krebs) và tạo ra NADH,  $FADH_2$  và ATP.
- Con đường qua chu trình pentozophosphat xảy ra ở tế bào chất và tạo ra NADPH.

*Cả ba con đường đều giải phóng  $CO_2$  vào không khí.*

*NADH,  $FADH_2$  và NADPH sẽ tiếp tục bị oxi hoá trong giai đoạn 2 để tạo nên ATP.*

### 2.2.2. Giai đoạn 2: Oxi hoá các cofecment khử để tổng hợp ATP

Giai đoạn này xảy ra ở màng trong của ty thể và bao gồm 2 quá trình diễn ra đồng thời và song song nhau: quá trình chuyển vận điện tử trên chuỗi chuyển vận điện tử (CCVĐT) và quá trình phosphoryl hoá oxi hoá.

#### \* Sự chuyển vận điện tử

- NADH, FADH<sub>2</sub> và có thể NADPH được hình thành trong giai đoạn 1 sẽ tập trung ở màng trong ty thể để tiếp tục oxi hoá.

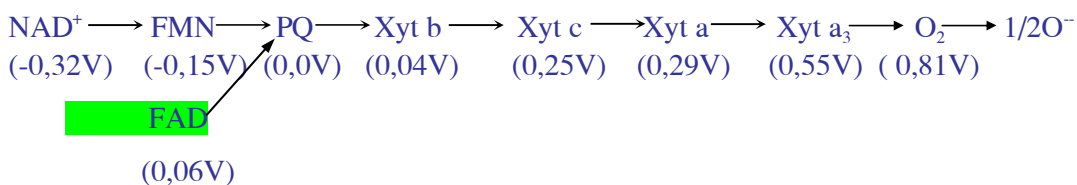
- *Chuỗi chuyển vận điện tử*

+ Điện tử sẽ được chuyển vận từ NADH (có thế oxi hoá khử là -0,32V) đến O<sub>2</sub> của không khí (+0,81V) để tạo nên O<sup>-</sup> rồi O<sup>-</sup> kết hợp với 2H<sup>+</sup> để tạo nên H<sub>2</sub>O.

Như vậy, khác với quá trình chuyển vận điện tử trong quang hợp, ở đây, điện tử được chuyển vận thuận chiều điện trường (từ âm đến dương) nên quá trình này tự diễn ra mà không cần cung cấp thêm năng lượng.

+ Tuy nhiên để cho điện tử đi đúng hướng đến oxi không khí và kim hãm tốc độ vận chuyển của điện tử thì phải có các chất hướng dẫn đường đi của điện tử. Các chất này được sắp xếp một cách có trật tự trong màng trong của ty thể để làm cầu cho điện tử trượt qua. Chúng được sắp xếp theo thứ tự thế oxi hoá khử tăng dần. Chúng tạo nên CCVĐT trong hô hấp nên gọi là chuỗi hô hấp.

Các thành viên của CCVĐT như sau:



**Ghi chú:** FMN: Flavin mononucleotit ; Xyt: Xytocrom; PQ: Plastoquinon

Nhiệm vụ của CCVĐT là hướng điện tử đi từ NADH đến O<sub>2</sub> không khí và kim hãm tốc độ vận chuyển của điện tử để có thể khai thác năng lượng toả ra cho quá trình phosphoryl hoá.

- *Photphoryl hoá oxi hoá*

Khi điện tử đi qua các thành viên của CCVĐT có thế oxi hoá khử khác nhau (mức năng lượng khác nhau) thì năng lượng được giải phóng ra. Năng lượng đó được liên kết vào các liên kết cao năng phosphat của phân tử ATP gọi là quá trình phosphoryl hoá oxi hoá:

$$\text{ADP} + \text{H}_3\text{PO}_4 \text{ -----} \text{> ATP}$$

Tuy nhiên, không phải tất cả các khâu mà điện tử đi qua, năng lượng giải phóng ra



đều được tổng hợp nên ATP, mà chỉ có một số địa điểm nhất định tại đây số năng lượng

đủ lớn để tổng hợp được 1 phân tử ATP. Người ta nhận thấy rằng khi sự chênh lệch thế oxi hoá khử giữa hai thành viên kết tiếp nhau của CCVĐT trên 0,15V thì năng lượng toả ra đủ để tổng hợp 1 ATP. Do vậy, có 3 vị trí trên CCVĐT đạt được điều kiện đó:

Giữa  $\text{NAD}^+$  và FMN (FAD) với  $\Delta G^0 = 0,17 \text{ V}$

Giữa Cytb và Cytc  $\Delta G^0 = 0,21 \text{ V}$

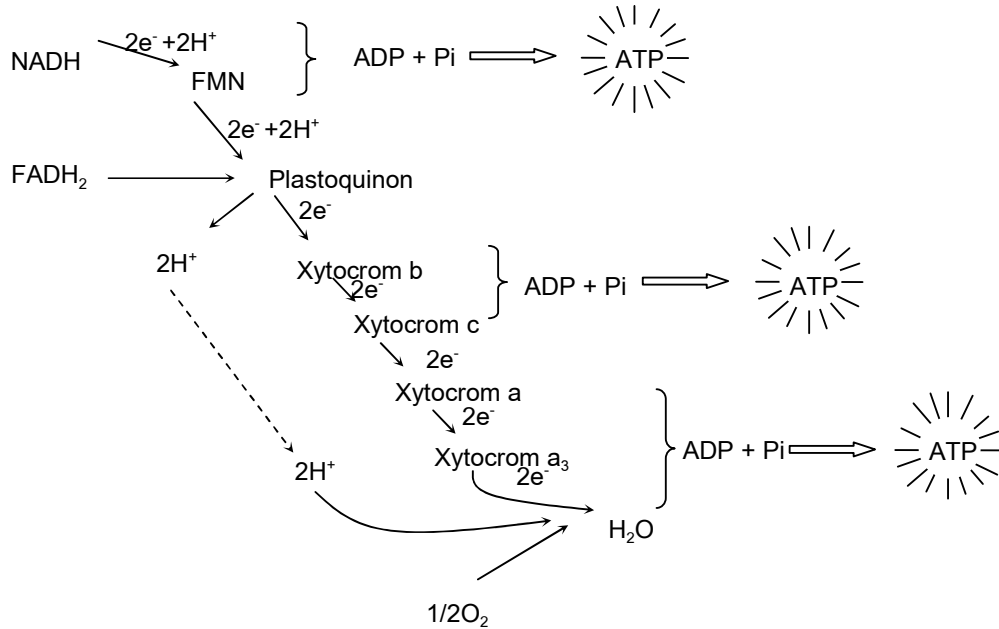
Giữa Cyta và  $\text{O}_2$   $\Delta G^0 = 0,52 \text{ V}$

Như vậy thì 1NADH (NADPH) có mức năng lượng tương đương với năng lượng của 3 ATP; Còn 1FADH<sub>2</sub> (FMNH<sub>2</sub>) tương đương với 2 ATP.

- Sự liên hợp giữa CCVĐT và phosphoryl hoá

Hai quá trình luôn diễn ra song song với nhau nhưng không phải bao giờ cũng tiếp hợp với nhau được. Có hai trường hợp xảy ra:

+ Trong trường hợp bình thường thì chúng liên kết chặt chẽ với nhau. Năng lượng sản sinh ra trên con đường điện tử chuyển vận lập tức được liên kết vào ATP để dự trữ năng lượng cho cơ thể. Trường hợp đó người ta gọi là **hô hấp hữu hiệu**.



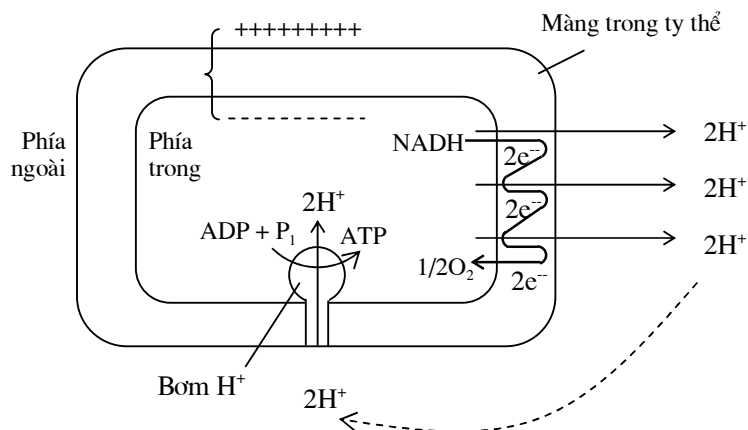
**Hình 4.5.** Sơ đồ CCVĐT và phosphoryl hoá trên chuỗi hô hấp

+ Trong trường hợp không bình thường như gặp các điều kiện stress của môi trường như nhiệt độ quá cao hay quá thấp, hạn hán, sâu bệnh... thì cấu trúc của màng trong bị thương tổn dẫn đến tách biệt giữa hai quá trình đó và kết quả là năng lượng không được

tổng hợp thành ATP mà sản sinh dưới dạng nhiệt vô ích. Trường hợp này được gọi là **hô hấp vô hiệu**. Ví dụ khi cơ thể bị bệnh hoặc khi thu hoạch nông phẩm chưa khô kiệt mà chất đông... thì hô hấp vô hiệu tăng làm cơ thể hoặc nông phẩm tăng nhiệt độ... Người ta gọi đây là hiện tượng tự nhiệt.

Tuỳ theo điều kiện cụ thể mà tỷ lệ hô hấp hữu hiệu cao hay thấp. Trong sản xuất thì cần hạn chế hô hấp vô hiệu xuống đến mức tối thiểu. Ví dụ như các biện pháp tránh hạn, nóng, úng, sâu bệnh... đều có ý nghĩa giảm hô hấp vô hiệu cho cây trồng. Trong bảo quản nông sản phẩm ta cần giảm hô hấp vô hiệu nhất là với rau hoa quả tươi sống.

- Cơ chế hình thành ATP

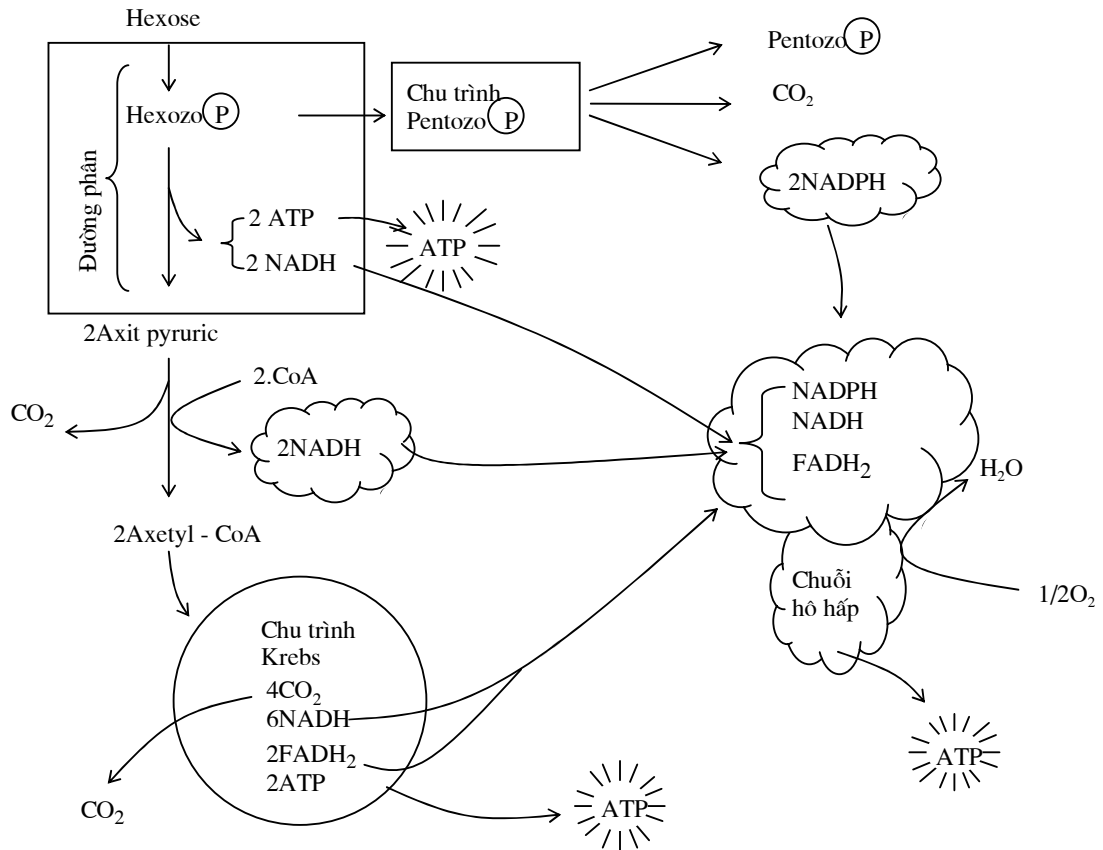


**Hình 4.6.** Sơ đồ giải thích sự hình thành ATP theo thuyết hoá thẩm ở màng trong ty thể

Cho đến nay thì cơ chế hình thành ATP chưa được giải thích một cách sáng tỏ. Trong nhiều giả thiết của các nhà khoa học đưa ra để giải thích cơ chế tạo ATP trong ty thể đã được nhiều người thừa nhận (hình 4.6). Theo quan niệm này thì trong quá trình chuyển vận điện tử trên chuỗi CVĐT trên màng trong của ty thể từ NAD(P)H đến O<sub>2</sub>, ion H<sup>+</sup> thường được đẩy từ mặt trong ra mặt ngoài màng trong ty thể. Đặc biệt, có một thành viên của CCVĐT là PQ vừa vận chuyển điện tử vừa vận chuyển H<sup>+</sup> (PQH<sub>2</sub>). Điện tử theo CCVĐT còn H<sup>+</sup> được đẩy ra phía ngoài màng trong. Kết quả tạo nên sự chênh lệch nồng độ H<sup>+</sup> ở hai phía của màng, tức là chênh lệch điện thế (Phía ngoài dương và phía trong âm) và đây chính là thế năng. Để giải toả sự chênh lệch đó, các bơm H<sup>+</sup> nằm trên màng có nhiệm vụ bơm ion H<sup>+</sup> từ mặt ngoài vào trong của màng. Dòng ion H<sup>+</sup> chảy qua kênh của bơm proton sẽ hoạt hoá enzym ATP-synthetase tổng hợp nên ATP từ ADP và P vô cơ. Cách giải thích này cũng tương tự như việc giải thích sự hình thành ATP trong lục lạp trong quá trình quang hợp. Điều khác nhau cơ bản là chiều hướng hoạt động của bơm H<sup>+</sup>. Trong lục lạp, ion H<sup>+</sup> được bơm từ mặt trong ra mặt ngoài màng thylacoit.

### 2.3. Hiệu suất sử dụng năng lượng trong hô hấp

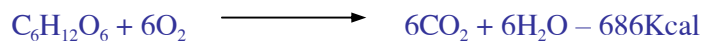
Khi oxi hoá hết 1 phân tử gam đường glucose thì năng lượng tích lũy trong ATP được hình thành như sau (Hình 4.7):



**Hình 4.7.** Sự oxi hoá glucose đến CO<sub>2</sub> và H<sub>2</sub>O và sự tổng hợp ATP

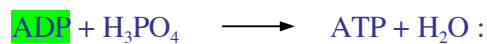
Giai đoạn đường phân:	2ATP + 2 NADH	= 8ATP
Chu trình Krebs:	2ATP + 8 NADH+ 2FADH <sub>2</sub>	= 30ATP
	Tổng hợp	= 38ATP

Khi oxi hoá hoàn toàn một phân tử gam glucose theo phương trình:



(Năng lượng giải phóng là 686Kcal/Mol)

Để tổng hợp nên một phân tử ATP theo phương trình:



- Trong điều kiện tiêu chuẩn , năng lượng tự do cần là 7 Kcal/Mol và trong cơ thể sống là khoảng 9Kcal/Mol.

- Hiệu suất sử dụng năng lượng trong hô hấp là:

$$\frac{38\text{ATP} \times 7\text{Kcal}}{686 \text{ Kcal}} \times 100 = 40\%$$
$$\frac{38\text{ATP} \times 9 \text{ Kcal}}{686 \text{ Kcal}} \times 100 = 50\%$$

Như vậy thì hiệu suất sử dụng năng lượng trong hô hấp (Hô hấp hữu hiệu) là 40 – 50%. Số năng lượng còn lại ở dưới dạng nhiệt làm nóng cơ thể và khuếch tán vào môi trường xung quanh (Hô hấp vô hiệu). Tuy nhiên, hiệu suất sử dụng năng lượng còn phụ thuộc vào điều kiện hô hấp. Nếu gặp điều kiện stress của môi trường thì hiệu suất sử dụng năng lượng sẽ giảm đi rất nhiều.

### 3. CƯỜNG ĐỘ HÔ HẤP VÀ HỆ SỐ HÔ HẤP

Để đánh giá khả năng hô hấp của các nguyên liệu thực vật và của các giống cây trồng khác nhau, người ta thường sử dụng hai chỉ tiêu quan trọng là cường độ và hệ số hô hấp.

#### 3.1. Cường độ hô hấp

##### \* Khái niệm

Cường độ hô hấp (I<sub>hh</sub>) được xác định bằng lượng O<sub>2</sub> cây hút vào hoặc lượng CO<sub>2</sub> thải ra hay bằng lượng chất hữu cơ tiêu hao trên một đơn vị khối lượng (hoặc diện tích) nguyên liệu hô hấp trong một đơn vị thời gian.

Ví dụ: mg CO<sub>2</sub> bay ra, hay mg O<sub>2</sub> hút vào hoặc mg chất hữu cơ tiêu hao/1 kg hạt/1 giờ là cường độ hô hấp của loại hạt đó.

##### \* Biến đổi của cường độ hô hấp

Cường độ hô hấp thay đổi nhiều theo các loài khác nhau. Trên cùng một cây thì cường độ hô hấp thay đổi theo từng bộ phận, cơ quan khác nhau. Cơ quan non, đang sinh trưởng mạnh có hoạt động sống mạnh thì có cường độ hô hấp cao. Giai đoạn nảy mầm, giai đoạn ra hoa có cường độ hô hấp cao nhất, còn giai đoạn đang ngủ nghỉ thì có I<sub>hh</sub> thấp nhất. Nói chung, các mô già có I<sub>hh</sub> nhỏ hơn mô non 10 - 20 lần. Cường độ hô hấp giảm

dần theo tuổi cây. Ví dụ như lá hướng dương 22 ngày tuổi có  $I_{hh} = 3 \text{ mg CO}_2/\text{g}$  chất khô/1 giờ, còn lúc 36 ngày tuổi thì  $I_{hh}$  chỉ còn  $0,8 \text{ mg CO}_2/\text{g}$  chất khô/1 giờ.

**Bảng 4.1. Cường độ hô hấp ở một số đối tượng thực vật**  
( $\text{mg CO}_2/\text{1 g}$  chất khô/ 24 giờ)

ĐỐI TƯỢNG	CƯỜNG ĐỘ HÔ HẤP
Lá lúa mì	138
Củ khoai tây	2,45
Rễ củ cải	6,70
Quả chanh	12,40
Hạt hướng dương nảy mầm	43,70

**\* Ý nghĩa của cường độ hô hấp**

Xác định cường độ hô hấp cho chúng ta đánh giá, so sánh hoạt động hô hấp của các giống khác nhau hay các giai đoạn sinh trưởng khác nhau để có biện pháp điều chỉnh hô hấp của chúng có lợi cho con người.

Trong quá trình ngâm ủ hạt giống cho nảy mầm thì ta phải có các biện pháp kích thích hô hấp để tạo điều kiện thuận lợi cho hạt nảy mầm như tạo điều kiện nhiệt độ thích hợp, bảo đảm đủ oxi cho hô hấp... Biện pháp ngâm hạt giống lúa trong 3 sôi 2 lạnh để bảo đảm nhiệt độ tối ưu cho hạt nảy mầm. Trong quá trình ngâm ủ, người ta phải đảo hạt để tăng lượng oxi cho hạt hô hấp và thải các chất độc do yếm khí tạo nên...

Ngược lại, trong quá trình bảo quản nông phẩm, ta cần có các biện pháp khống chế hô hấp, giảm cường độ hô hấp xuống mức tối thiểu để giảm tiêu hao chất hữu cơ trong quá trình bảo quản chúng. Muốn vậy, ta phơi khô kiệt để giảm độ ẩm trong hạt, bảo quản trong điều kiện nhiệt độ thấp để giảm cường độ hô hấp hoặc sử dụng các chất ức chế hô hấp...

**3.2. Hệ số hô hấp (Respiration quotient - RQ)**

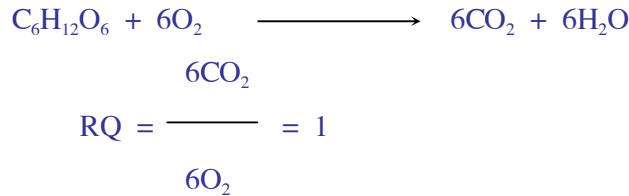
**\* Khái niệm**

RQ được đo bằng tỷ số giữa số phân tử (hay thể tích) của  $\text{CO}_2$  mà cây thải ra so với số phân tử (hay thể tích) của  $\text{O}_2$  hút vào trong quá trình hô hấp ở điều kiện và thời gian nhất định.

**\* Biến đổi của RQ**

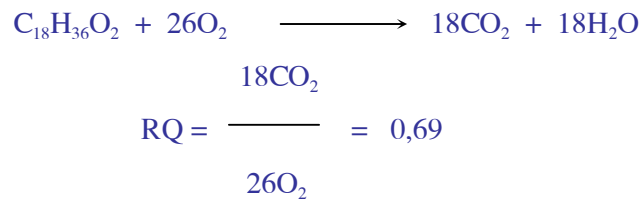
RQ thay đổi tùy theo bản chất của nguyên liệu hô hấp và tình trạng hô hấp (yếm khí hay hiếu khí) của chúng. Có một số trường hợp biến đổi sau đây:

- RQ = 1 khi nguyên liệu hô hấp là các chất gluxit và quá trình oxi hoá là triệt để (hào khí). Ví dụ:



- RQ < 1 khi nguyên liệu hô hấp là các axit amin, axit béo hoặc protein, lipid...

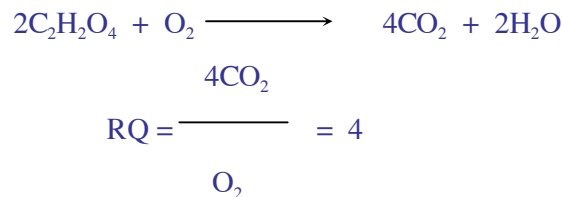
Ví dụ: Oxi hoá triệt để axit stearic ta có:



Các protein khi bị oxi hoá triệt để (giải phóng CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O và NH<sub>3</sub>) thì RQ luôn nhỏ hơn 1 (RQ ≈ 0,8).

- RQ > 1 khi nguyên liệu hô hấp là các axit hữu cơ và oxi hoá triệt để.

Ví dụ như oxi hoá axit oxalic:



#### \* *Tình trạng hô hấp*

Khi cây hô hấp yếm khí (thiếu O<sub>2</sub>) hoặc hô hấp kết hợp lên men thì RQ tăng lên và thường thì lớn hơn 1 ở tất cả nguyên liệu hô hấp vì khi thiếu oxi thì tỷ số CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> sẽ tăng lên.

#### \* *Ý nghĩa của RQ*

- Xác định RQ cho ta khả năng chẩn đoán được cây đang hô hấp loại chất nào. Nếu RQ = 1 thì chắc chắn nguyên liệu hô hấp là gluxit. Nếu RQ = 0,7 - 0,8 thì cơ chất là glyxerit hay protein. Nếu RQ > 1 thì có thể cây đang sử dụng axit hữu cơ để hô hấp hay cây đang thiếu oxi. Ví dụ, RQ của hạt thóc, ngô... thường bằng 1. Khi ta xác định RQ của chúng mà lớn hơn 1 thì chứng tỏ chúng hô hấp trong điều kiện thiếu oxi.

- Trong bảo quản nông sản phẩm, việc xác định RQ cho nguyên liệu hô hấp giúp ta đề xuất các biện pháp bảo quản thích hợp. Theo nguyên tắc thì nguyên liệu hô hấp nào

có RQ càng nhỏ thì cần nhiều oxi hơn để hô hấp và vì vậy mà biện pháp bảo quản càng chặt chẽ hơn để ngăn chặn oxi tiếp xúc với nguyên liệu hô hấp. Ví dụ biện pháp bảo quản với hạt đậu đỗ thì đòi hỏi cẩn thận và chặt chẽ hơn hạt ngũ cốc... như sử dụng phương pháp bảo quản kín (trong túi polyetylen hay chum vại) cho các hạt đậu đỗ.

- Trong sản xuất, việc xác định RQ giúp ta đề xuất các biện pháp gieo và chăm sóc cây trồng hợp lý hơn. Khi gieo hạt hay chăm sóc cây trồng, ta cần cung cấp nhiều oxi để tăng cường độ hô hấp. Vì vậy với các hạt hoặc cây trồng có RQ càng nhỏ thì càng cần nhiều oxi hơn nên biện pháp làm đất kỹ hơn... Ví dụ như đất trồng đậu tương thì phải xới xáo tơi xốp hơn đất trồng ngô. Khi gặp mưa cần phá váng để cung cấp oxi cho rễ cây thì ruộng nào có RQ càng nhỏ thì ưu tiên xới xáo trước...

#### 4. MỐI QUAN HỆ GIỮA HÔ HẤP VÀ HOẠT ĐỘNG SỐNG TRONG CÂY

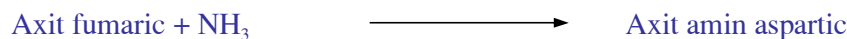
Hô hấp của thực vật tạo ra năng lượng và các sản phẩm trung gian cho quá trình trao đổi chất và các hoạt động sống của cây nên hô hấp có vai trò điều tiết các quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lý diễn ra trong cây. Có thể nói rằng hô hấp là trung tâm của các hoạt động sống trong cây.

##### 4.1. Hô hấp và sự trao đổi chất

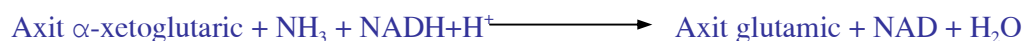
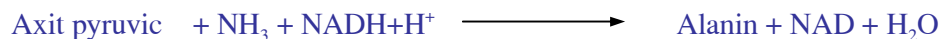
Quá trình đường phân, chu trình Krebs, chu trình pentozophosphat tạo ra rất nhiều các sản phẩm trung gian quan trọng. Các sản phẩm này sẽ được sử dụng làm nguyên liệu cho các quá trình tổng hợp các chất hữu cơ khác nhau trong cây. Có thể nêu một vài trung tâm trao đổi chất quan trọng:

##### \* Trao đổi axit amin và protein

Một số axit hữu cơ và các xetoaxit được hình thành trong hô hấp được sử dụng làm nguyên liệu để tổng hợp nên axit amin và protein. Ví dụ:



Các xetoaxit bị amin hoá khử tạo nên axit amin:



Các axit amin này là nguyên liệu để tổng hợp nên các protein khác nhau.

##### \* Trao đổi chất béo

Axetyl-CoA tạo ra trong chu trình Krebs sẽ được sử dụng để tổng hợp nên các axit béo và các lipit khác nhau.

Axetyl-CoA cũng là nguyên liệu quan trọng để tổng hợp nên các hợp chất thứ cấp như các terpenoit, steroid, izoprenoit...

**\* Trao đổi axit nucleic**

Các pentozophosphat là nguyên liệu quan trọng để tổng hợp các nucleotit và axit nucleic (AND, ARN) có vai trò quan trọng trong di truyền và sinh trưởng của cây.

**\* Trao đổi các phytohocmon**

Pentozophosphat là nguyên liệu để hình thành các axit amin mạch vòng và từ đó hình thành nên **auxin** (IAA- axit  $\beta$ -indolaxetic) là phytohocmon rất quan trọng trong cây. Ngoài ra, các chất phenol (thuộc các chất ức chế sinh trưởng) cũng được đi ra từ đây.

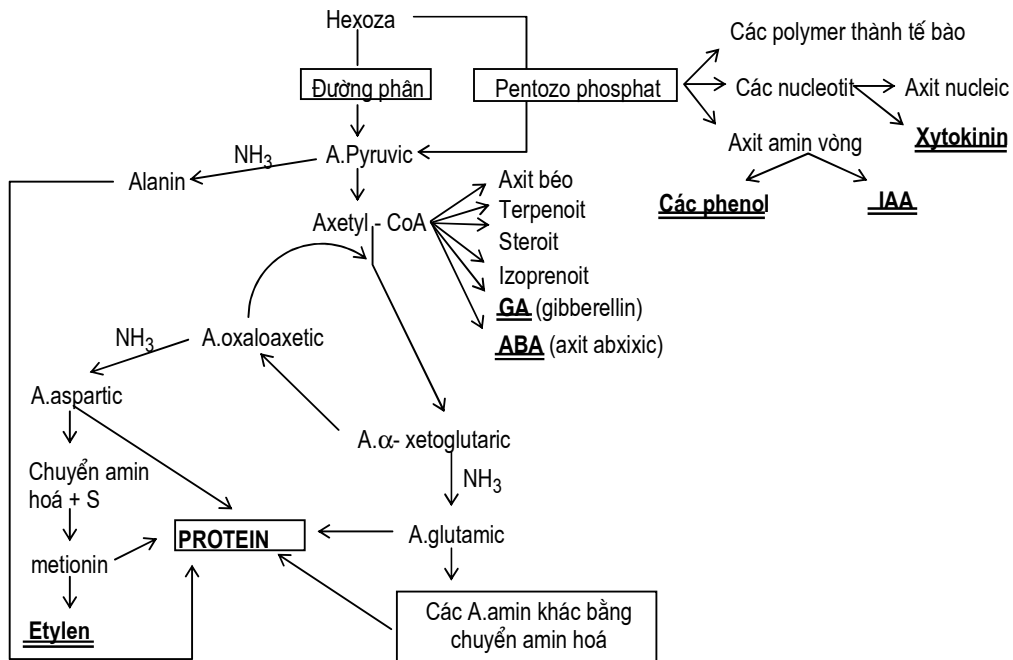
Axetyl-CoA là nguyên liệu để tổng hợp nên **giberelin** và **axit abxixic**.

Axit oxaloaxetic trong chu trình Krebs là nguyên liệu để tổng hợp nên **etylen**...

Như vậy hầu hết các phytohocmon trong cây đều được tổng hợp từ các sản phẩm của quá trình hô hấp.

Ngoài ra, các quá trình trao đổi chất đặc biệt là quá trình oxi hoá khử đều cần năng lượng ATP và chất khử (NADH, FADH<sub>2</sub>, NADPH) được sản sinh từ hô hấp.

Mối quan hệ giữa quá trình hô hấp và trao đổi chất được minh hoạ ở hình 4.8.



**Hình 4.8.** Sự tham gia của các sản phẩm trung gian của hô hấp : Các phytohocmon trong quá trình trao đổi chất của cây



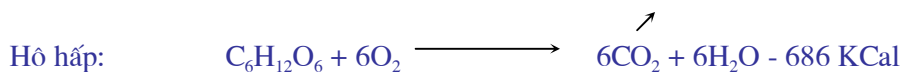
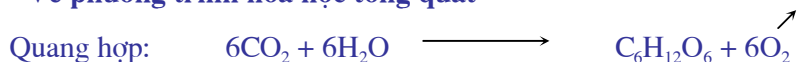
## 4.2. Hô hấp và quang hợp

\* *Hô hấp và quang hợp là hai chức năng sinh lý quan trọng* quyết định quá trình trao đổi chất và năng lượng trong cây. Mối quan hệ giữa hai quá trình này quyết định sự tích lũy trong cây nên quyết định năng suất cây trồng.

### \* *Quan hệ đối kháng*

Hai quá trình này diễn ra trong cây gần như theo chiều hướng trái ngược nhau.

#### - Về phương trình hoá học tổng quát



#### - Trao đổi khí

Quang hợp là quá trình hấp thu  $\text{CO}_2$  và thải  $\text{O}_2$  còn hô hấp thì ngược lại, thải  $\text{CO}_2$  và hấp thu  $\text{O}_2$ .

#### - Trao đổi chất và năng lượng

Quang hợp tổng hợp chất hữu cơ và tích lũy năng lượng, còn hô hấp thì phân giải chất hữu cơ và giải phóng năng lượng mà chính quang hợp đã tích lũy...

Quá trình chuyển vận điện tử trong quang hợp đi ngược chiều điện trường (từ dương đến âm) nên không tự diễn ra mà phải được cung cấp năng lượng của ánh sáng do diệp lục hấp thu. Ngược lại, con đường đi của điện tử trong hô hấp theo thuận chiều điện trường (từ âm đến dương) nên nó tự diễn ra mà không cần cung cấp năng lượng.

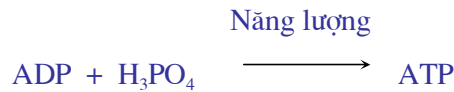
### \* *Quan hệ đồng nhất*

- Khi xem xét đường hướng hoá học giữa hai quá trình thì ta nhận thấy rằng giữa chúng có những sản phẩm chung nhau và rất khó phân biệt được là xuất phát từ quá trình nào nhất là hai quá trình cùng xảy ra trong một tế bào.

+ Sản phẩm trung gian giống nhau: Các đường triozophosphat (APG, ALPG...), các hexozophotphat (glucozophotphat, fructozophotphat...), các pentozophotphat (5C)...

+ Các enzym giống nhau: NAD ( $\text{NADH}+\text{H}^+$ ), FAD ( $\text{FADH}_2$ ), NADP ( $\text{NADPH}+\text{H}^+$ )...

+ Cả hai quá trình đều tiến hành phosphoryl hoá để tổng hợp nên ATP từ ADP và P vô cơ bằng phản ứng photphoryl hoá; Chúng chỉ khác nhau về nguồn gốc năng lượng được tích lũy là từ ánh sáng hay từ liên kết hoá học trong các chất hữu cơ:



- Trong một quần thể cây trồng thì mối quan hệ giữa hai quá trình được biểu thị bằng khả năng tích lũy của chúng, tức là năng suất sinh vật học. Năng suất sinh vật học là kết quả của lượng chất hữu cơ được tạo ra trong quang hợp trừ đi lượng chất hữu cơ tiêu hao trong hô hấp. Có thể hiểu nôm na là:  $\text{NSsvh} = \text{Quang hợp} - \text{Hô hấp}$ .

**\* Điều chỉnh mối quan hệ giữa quang hợp và hô hấp trong quần thể cây trồng**

- Để một quần thể có năng suất cao thì một mặt cần nâng cao hoạt động quang hợp tạo ra chất hữu cơ, mặt khác cần giảm hô hấp vô hiệu xuống mức tối thiểu (Vì hô hấp là trung tâm hoạt động sống nên không thể giảm hô hấp được mà chỉ giảm hô hấp vô hiệu thôi).

- Khi một quần thể có diện tích lá quá cao (lớp) thì mối quan hệ giữa quang hợp và hô hấp trở nên rất xấu. Các tầng lá phía dưới bị che khuất sáng nên nhận ánh sáng dưới điểm bù. Chúng chỉ tiêu hao chất hữu cơ mà không tạo ra chất hữu cơ. Các tầng lá trên có nhiệm vụ sản xuất chất hữu cơ để nuôi các tầng lá dưới và toàn cây. Nếu tầng lá nhận ánh sáng dưới điểm bù vượt trội tầng lá trên điểm bù thì quần thể đó chẳng những không có tích lũy mà sẽ không duy trì được lâu.

Vì vậy, trong quần thể phải điều chỉnh mối quan hệ này bằng cách điều chỉnh diện tích lá đạt được mức độ tối ưu, tức quần thể có tích lũy cao nhất, có mối quan hệ giữa quang hợp và hô hấp được điều hoà ở mức tối ưu.

**4.3. Hô hấp và sự hấp thu nước và chất dinh dưỡng của cây**

**\* Hô hấp và hút nước**

- Sự hấp thu nước và vận chuyển nước đi lên các bộ phận trên mặt đất rất cần năng lượng được cung cấp từ quá trình hô hấp của cây đặc biệt là của hệ thống rễ. Nếu hô hấp của rễ bị ức chế thì sự xâm nhập nước vào rễ bị chậm và có thể bị ngừng.

Ta có thể quan sát hiện tượng đó khi cây bị ngập úng, do thiếu oxi mà rễ cây hô hấp yếm khí, không đủ năng lượng cho hút nước, cây bị héo.

- Hạn sinh lý có thể xảy ra khi thiếu oxi trong đất, cây không hút nước đủ bù đắp cho lượng nước thoát đi và chúng mất cân bằng nước. Để khắc phục hạn sinh lý thì ta tìm cách đưa oxi vào đất cho hệ rễ hô hấp như chống úng, sục bùn, phá váng, làm đất tơi xốp khi gieo...

**\* Hô hấp và hút khoáng**

- Trong trường hợp sự xâm nhập chất khoáng vào rễ ngược với gradient nồng độ thì nhất thiết phải cung cấp năng lượng. Vì vậy, hô hấp của hệ rễ là rất cần thiết để cho quá

trình xâm nhập chất khoáng chủ động. Nếu hô hấp của rễ bị giảm và ngừng thì hút khoáng cũng ngừng. Do vậy, việc bón phân kết hợp với cung cấp oxy cho đất như làm cỏ sục bùn, xới xáo, vun luống... thì sẽ tăng hiệu quả của việc sử dụng phân bón...

- Hô hấp tạo ra các nguyên liệu cho sự trao đổi các ion khoáng trong dung dịch đất và trên keo đất. Hô hấp của rễ tạo ra  $\text{CO}_2$ . Chất này tác dụng với  $\text{H}_2\text{O}$  để tạo ra  $\text{H}_2\text{CO}_3$  rồi phân ly:



Ion  $\text{H}^+$  sẽ làm nguyên liệu để trao đổi với các cation ( $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{NH}_4^+$ ...), còn  $\text{HCO}_3^-$  sẽ trao đổi với các anion ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{---}$ ...) để các ion được trao đổi hút bám trên bề mặt rễ và sau đó vận chuyển vào bên trong rễ.

- Hô hấp tạo ra các chất nhận để kết hợp với ion khoáng rồi đưa vào trong cây.

+ Quá trình hô hấp tạo ra nhiều các xetoaxit (trong chu trình krebs). Chúng kết hợp với  $\text{NH}_3$  để tạo nên các axit amin trong rễ và đưa N vào quá trình trao đổi chất. Vì vậy, khi bón phân đạm thì hô hấp của cây tăng để đồng hoá và giải độc amon. Bón phân đạm kết hợp làm cỏ, xới xáo là hiệu quả nhất.

+ Photpho muốn được đồng hoá thì trước hết phải kết hợp với ADP để tạo nên ATP và sau đó P sẽ đi vào các hợp chất khác nhau trong quá trình trao đổi chất của cây. Vì vậy, quá trình photphoryl hoá trong hô hấp là điều kiện cần thiết cho việc đồng hoá P.

#### **4.4. Hô hấp và tính chống chịu của cây đối với điều kiện bất thuận**

##### **4.4.1. Hô hấp và tính chịu nóng và chịu phân đạm**

\* Nhiệt độ cao và thừa đạm có thể làm cho cây trồng chết. Trong điều kiện nhiệt độ cao, protein bị phân huỷ và giải phóng  $\text{NH}_3$  tích lũy gây độc cho cây. Như vậy, nguyên nhân chủ yếu làm cây chết nóng cũng tương tự như sự dư thừa  $\text{NH}_3$  khi thừa đạm trong cây gây độc amon cho cây trồng.

\* Vai trò của hô hấp là tạo ra các xetoaxit để đồng hoá  $\text{NH}_3$  làm giảm nồng độ của nó trong cây và cây chịu được nóng cũng như thừa phân đạm. Vì vậy, sự tăng hô hấp khi gặp nóng cũng như bón nhiều phân đạm ở những thực vật chịu nóng và chịu phân đạm có ý nghĩa quan trọng giúp cây chống chịu được điều kiện bất thuận đó.

##### **4.4.2. Hô hấp và tính chống chịu sâu bệnh - tính miễn dịch thực vật**

Tính miễn dịch của cây thuộc về phạm trù bệnh cây. Với góc độ sinh lý thực vật, ta cần nêu lên vai trò của hô hấp đối với tính chống chịu bệnh của cây.

+ Tăng cường độ hô hấp khi bị bệnh là một phản ứng thích nghi của cây chống lại bệnh. Sự tăng hô hấp là kết quả của tăng hô hấp của cây chủ và cả vi sinh vật.

Khi bị bệnh thì tồn tại hiệu ứng tách rời giữa hô hấp và photphoryl hoá làm giảm ATP, tăng P vô cơ và đặc biệt năng lượng sản sinh dưới dạng nhiệt làm tăng nhiệt độ cơ thể.

Các giống chống chịu bệnh khác cơ bản với các giống kém chống chịu bệnh là sự tách rời giữa hai quá trình này ít hơn và ATP vẫn được hình thành bình thường.

+ Hô hấp của cây chủ có tác dụng làm yếu độc tố do vi sinh vật tiết ra bằng cách oxy hoá chúng và làm giảm hoạt tính của các enzym thuỷ phân của các vi sinh vật.

Các sản phẩm do oxy hoá trong hô hấp tạo ra như các phenol, quinol, tanin, axit clorogenic... có thể xem là các chất có tác dụng sát trùng và chúng được hình thành mạnh khi bị bệnh.

+ Hô hấp cung cấp năng lượng để cây có thể chống chịu với sự xâm nhập và hoạt động của các vi sinh vật trong cơ thể...

Do vậy, hô hấp của cây có ý nghĩa quan trọng trong tính miễn dịch của thực vật. Việc tăng cường độ hô hấp trong cây bị bệnh là phản ứng tự vệ của cơ thể chống lại các vi sinh vật gây bệnh.

## **5. ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC ĐIỀU KIỆN NGOẠI CẢNH ĐẾN HÔ HẤP**

### **5.1. Nhiệt độ**

#### ***\* Cơ sở ảnh hưởng của nhiệt độ đến hô hấp***

Hô hấp bao gồm các phản ứng hoá sinh dưới sự xúc tác của các enzym. Vì vậy hô hấp cũng tuân theo qui tắc của Vant Hoff là hệ số nhiệt độ của phản ứng bằng 2, tức khi tăng lên 10°C thì tốc độ phản ứng tăng lên 2 lần ( $Q_{10}$  của hô hấp  $\approx 2$ ). Tuy nhiên, thực vật là cơ thể sống nên qui tắc Vant Hoff chỉ đúng trong một giới hạn nhất định (0 - 40°C). Vượt quá giới hạn đó thì hô hấp không bình thường nữa vì nguyên sinh chất dễ bị biến tính...

#### ***\* Giới hạn nhiệt độ của hô hấp***

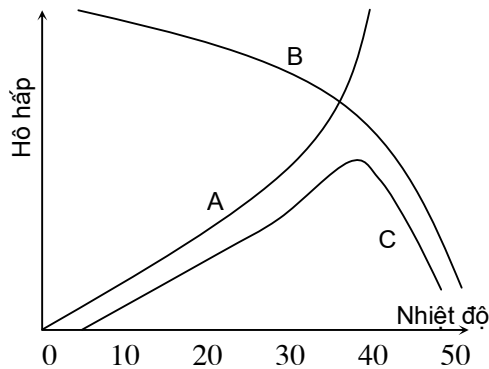
Sự phụ thuộc của cường độ hô hấp với nhiệt độ có thể biểu diễn bằng đường cong có 1 đỉnh cực đại (Hình 4. 8).

#### **- Nhiệt độ tối thấp**

Nhiệt độ thấp nhất mà cây bắt đầu có biểu hiện hô hấp khoảng -10°C đến 0°C tùy theo loài và vùng sinh thái mà nó sống. Thậm chí một số thực vật vùng hàn đới như thông lá nhọn có thể hô hấp ở nhiệt độ -25°C.

#### **- Nhiệt độ tối ưu**

Nhiệt độ tối ưu ngắn hạn thực nghiệm là khoảng 40°C. Trong thí nghiệm dài ngày thì nhiệt độ tối ưu là 35°C. Nên nhiệt độ 40°C là nhiệt độ tối ưu giả tạo vì duy trì lâu cây sẽ suy kiệt vì bị thương tổn.



**Hình 4.8. quan hệ giữa nhiệt độ và hô hấp**

- A. Tác dụng kích thích của nhiệt độ
- B. Tác dụng phá huỷ nguyên sinh chất của nhiệt độ
- C. Đường cong thực nghiệm của cường độ hô hấp phụ thuộc nhiệt độ ( $T^o$  tối ưu =  $40^oC$ ). Từ nhiệt độ tối thấp đến nhiệt độ tối ưu, hô hấp tăng tuyến tính.

- Nhiệt độ tối cao cho hô hấp ở đa số thực vật khoảng 45 - 55°C. Ở nhiệt độ tối cao thì protein bị biến tính, cấu trúc chất nguyên sinh bị phá huỷ và cây chết. Tuy nhiên, các thực vật chống chịu nóng có thể thích nghi được khi nhiệt độ tăng cao như một số vi khuẩn và tảo chịu nóng có thể sống ở suối nước nóng 60 - 80°C

## 5.2. Hàm lượng nước của mô

### \* Vai trò của nước

- Nước là dung môi, là môi trường cho các phản ứng hoá sinh xảy ra trong hô hấp.
- Nước tham gia trực tiếp vào việc oxi hoá nguyên liệu hô hấp. Nhìn vào chu trình Krebs ta thấy có 3 phân tử nước tham gia vào việc oxi hoá axit pyruvic.

Vì vậy, hàm lượng nước trong mô ảnh hưởng trực tiếp đến hô hấp của chúng.

### \* Hàm lượng nước trong mô và cường độ hô hấp

Tuỳ theo loại thực vật và loại mô mà ảnh hưởng của hàm lượng nước lên hô hấp là rất khác nhau.

Có thể chia thành hai loại mô để xem xét ảnh hưởng của nước đến hô hấp là các loại hạt và các mô tươi sống.

- Với các loại hạt như hạt hoà thảo và các loại hạt giống khác thì hàm lượng nước trong mô càng giảm thì hô hấp càng giảm và ngược lại. Khi hạt lúa, lúa mì... phơi khô không khí với hàm lượng nước trong hạt khoảng 12% thì cường độ hô hấp là rất thấp

(Ihh = 1,5 mg CO<sub>2</sub>/ 1kg hạt/ 1 giờ). Khi tăng độ ẩm hạt lên 14 - 15% thì Ihh tăng lên 4 - 5 lần. Khi tăng hàm lượng nước trong hạt lên 30 - 35% thì Ihh tăng lên hàng nghìn lần. Hô hấp tăng chủ yếu là hô hấp vô hiệu làm khối hạt nóng lên gọi là hiện tượng "tự nhiệt". Ví dụ như khi ta thu hoạch về chưa phơi được mà tủ đông thì nhiệt độ trong khối hạt tăng lên rất nhanh.

Người ta xác định độ ẩm tối hạn của hạt là độ ẩm mà trong chúng bắt đầu xuất hiện nước tự do và tham gia hoạt hoá các phản ứng hoá sinh, bắt đầu tăng cường độ hô hấp trong hạt. Độ ẩm tối hạn của nhiều hạt là 12 - 15%. Độ ẩm thấp hơn độ ẩm tối hạn thì nước tồn tại dưới dạng liên kết keo và không tham gia phản ứng. Vì vậy ta phải phơi khô hạt để có độ ẩm dưới độ ẩm tối hạn trước khi đưa đi bảo quản. Trong trường hợp cần kích thích nảy mầm thì ta chỉ cần ngâm hạt vào nước thì lập tức hô hấp tăng nhanh và phơi hạt được phát động sinh trưởng ngay.

- Với các mô tươi sống như quả, rau, hoa... thì ảnh hưởng của nước đến hô hấp phức tạp hơn. Thông thường thì khi độ ẩm bão hoà hay gần bão hoà thì Ihh là nhỏ nhất. Khi độ ẩm trong chúng giảm thì ban đầu cường độ hô hấp tăng lên nhưng khi mất nước quá nhiều thì hô hấp lại giảm xuống. Hô hấp của chúng trong trường hợp thiếu nước thì thường có tỷ lệ hô hấp vô hiệu cao.

Vì vậy, biện pháp bảo quản các loại rau, hoa, quả là giữ độ ẩm bão hoà, tránh bị héo. Nếu bảo quản trong kho lạnh, tủ lạnh thì cần đựng trong túi polyetylen để tránh mất nước.

Mối quan hệ giữa hàm lượng nước trong mô và hô hấp còn phụ thuộc vào nhiệt độ nữa (Hình 4.9.).

### **5.3. Thành phần khí O<sub>2</sub> và CO<sub>2</sub> trong không khí**

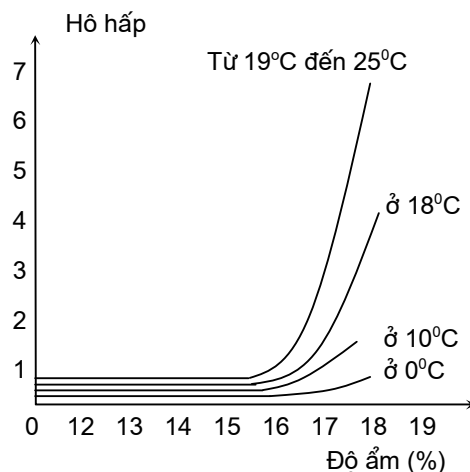
\* Cơ sở khoa học

- Oxi sẽ tham gia trực tiếp vào oxi hoá các chất hữu cơ trong hô hấp, nên hàm lượng của nó trong không khí ảnh hưởng quan trọng đến hô hấp của thực vật. O<sub>2</sub> là chất nhận điện tử cuối cùng trong chuỗi chuyển vận điện tử để sau đó hình thành nước trong hô hấp.

- CO<sub>2</sub> là sản phẩm của quá trình hô hấp. Các phản ứng decarboxyl hoá để giải phóng CO<sub>2</sub> vào không khí là các phản ứng thuận nghịch. Nếu hàm lượng CO<sub>2</sub> cao trong môi trường thì các phản ứng ấy chuyển dịch theo chiều nghịch và hô hấp bị ức chế.

\* **Ảnh hưởng của O<sub>2</sub>**

Nồng độ oxi trong khí quyển là 21%. Nếu nồng độ oxi giảm đến 10% thì chưa ảnh hưởng đến hô hấp. Nồng độ O<sub>2</sub> giảm dưới 10% đã ảnh hưởng đến hô hấp. Còn nếu nồng độ O<sub>2</sub> giảm xuống dưới 5% thì cây đã chuyển sang hô hấp yếm khí rất bất lợi cho cây. Nếu duy trì lâu tình trạng yếm khí thì cây sẽ chết.



**Hình 4.9.** Ảnh hưởng của hàm lượng nước đến cường độ hô hấp của hạt lúa trong các nhiệt độ khác nhau.

Vì vậy, cần tránh tình trạng hô hấp yếm khí cho cây trồng bằng các biện pháp cung cấp oxy cho rễ cây hô hấp như biện pháp làm đất, vun luống, làm cỏ, sục bùn...

#### \* Ảnh hưởng của $CO_2$

Hàm lượng  $CO_2$  trong không khí là 0,03%. Hàm lượng này là thấp. Hàm lượng  $CO_2$  trong các mô tăng lên nhiều khoảng 1 - 7,5%. Nếu hàm lượng  $CO_2$  tăng lên cao thì sẽ ức chế hô hấp. Chính vì vậy mà người ta thường bảo quản kín để làm tăng nồng độ  $CO_2$  trong túi nông phẩm có thể gây ức chế hô hấp, làm tăng hiệu quả của bảo quản nông phẩm. Nhưng nếu hàm lượng  $CO_2$  cây sẽ hô hấp yếm khí rất có hại.

Trong bảo quản, người ta có thể sử dụng khí  $CO_2$  và cả  $N_2$  để khống chế hô hấp làm tăng hiệu quả của việc bảo quản nông phẩm.

#### 5.4. ảnh hưởng của dinh dưỡng khoáng

Các nguyên tố khoáng ảnh hưởng đến hô hấp là khá phức tạp. Chúng có thể ảnh hưởng trực tiếp hay gián tiếp, ảnh hưởng riêng rẽ hay tổng hợp.

\* Một số nguyên tố khoáng tham gia vào hình thành bộ máy hô hấp tức ty thể. Nitơ và lưu huỳnh tham gia vào thành phần của protein cấu tạo nên ty thể. P tham gia vào photpholipit cấu tạo nên màng ngoài và màng trong của ty thể.

\* Nhiều nguyên tố tham gia vào hoạt hoá các enzym hô hấp. N là thành phần của protein trong enzym; Fe trong thành phần của hệ xytocrom, ferredoxin, catalaza...; P trong thành phần của NAD, FAD, NADP; S trong axetyl-S-CoA và rất nhiều nguyên tố vi lượng hoạt hoá nhiều enzym hô hấp...

\* Các ion khoáng có ảnh hưởng gián tiếp đến hô hấp qua việc làm thay đổi tính thấm của màng, thay đổi điện thế oxi hoá khử... từ đây ảnh hưởng đến tốc độ và chiều hướng của các phản ứng trong hô hấp.

## 6. HÔ HẤP VÀ VẤN ĐỀ BẢO QUẢN NÔNG SẢN PHẨM

### 6.1. Quan hệ giữa hô hấp và bảo quản nông sản phẩm

\* *Mục tiêu của bảo quản nông sản phẩm* là bảo tồn được nông phẩm về cả lượng và chất trong quá trình bảo quản. Bất cứ nguyên nhân nào dẫn đến làm giảm về mặt khối lượng và chất lượng nông phẩm thì đều là kẻ thù của bảo quản.

\* *Có hai loại nguyên nhân (bệnh) xuất hiện* trong quá trình bảo quản làm ảnh hưởng đến nông phẩm là các vi sinh vật và các sinh vật tấn công nông phẩm và một nguyên nhân về sinh lý quan trọng nữa là hoạt động hô hấp của nông phẩm.

Trong phần này, ta chỉ đề cập đến nguyên nhân sinh lý - quan hệ giữa hô hấp và bảo quản nông sản phẩm.

\* *Nguyên tắc chung của bảo quản nông sản phẩm* dựa trên hô hấp là giảm hô hấp đặc biệt là hô hấp vô hiệu đến mức độ tối thiểu. Vì nông sản là các cơ quan, bộ phận còn sống nên rất cần hô hấp. Nhưng hô hấp lại tiêu hao chất hữu cơ, giảm khối lượng và chất lượng nông sản phẩm. Vậy, cần khống chế hô hấp như thế nào trong quá trình bảo quản để thu được hiệu quả bảo quản tốt nhất? Trước hết ta cần hiểu hô hấp gây ra những hậu quả gì cho công tác bảo quản nông phẩm?.

### 6.2. Hậu quả của hô hấp đối với bảo quản nông sản

\* *Hô hấp tiêu hao chất hữu cơ của nông sản.* Trong thời kỳ dinh dưỡng thì tiêu hao chất hữu cơ trong hô hấp được bù đắp bằng hoạt động quang hợp. Còn trong bảo quản thì hô hấp chỉ làm giảm khối lượng và chất lượng nông phẩm. Do vậy, nếu cường độ hô hấp mà mạnh thì nông phẩm phân huỷ rất nhanh.

\* *Hô hấp làm tăng độ ẩm của nông phẩm.* Hô hấp sản sinh ra nước. Nước được tích tụ lại làm tăng độ ẩm của nông phẩm. Khi độ ẩm tăng thì hô hấp lại tăng và vi sinh vật hoạt động mạnh hơn.

\* *Hô hấp làm tăng nhiệt độ trong nông sản phẩm.* Hô hấp sản sinh ra nhiệt tự do làm tăng nhiệt độ trong khối nông sản, gọi là hiện tượng tự nhiệt. Nhiệt độ tăng kích thích hô hấp tăng và hoạt động phân huỷ của vi sinh vật và là nguyên nhân "tự thiêu" của nông phẩm.

\* *Hô hấp làm thay đổi thành phần khí trong môi trường bảo quản.* Hàm lượng oxi thì giảm đi còn CO<sub>2</sub> thì được tích tụ lại trong quá trình hô hấp. Nếu hàm lượng oxi giảm quá mức và CO<sub>2</sub> tăng lên nhiều trong môi trường bảo quản thì hô hấp có thể



chuyển sang hô hấp yếm khí. Hô hấp yếm khí sẽ phân huỷ nhanh chóng các chất hữu cơ trong nông sản phẩm...

Do vậy, để tăng hiệu quả của công tác bảo quản nông sản phẩm thì phải có các biện pháp khống chế hô hấp của nông sản phẩm ngay sau khi thu hoạch.

### **6.3. Các biện pháp khống chế hô hấp trong bảo quản nông sản phẩm**

Để giảm hô hấp của nông sản phẩm đến mức tối thiểu, ta có các biện pháp khống chế các nhân tố ngoại cảnh ảnh hưởng đến hô hấp.

#### **\* *Khống chế độ ẩm của nông sản phẩm***

- Với các loại hạt thì ta phải phơi khô hạt đạt độ ẩm của hạt nhỏ hơn độ ẩm tới hạn, khoảng 10 - 13%. Với độ ẩm này thì cường độ hô hấp là không đáng kể và có thể bảo quản khá an toàn trong kho nông sản phẩm.

Vì hô hấp sản sinh nước làm độ ẩm của hạt tăng lên, nên thỉnh thoảng phải phơi lại hạt để đưa độ ẩm về độ ẩm an toàn.

- Với các loại rau, hoa quả thì ta luôn giữ chúng trong điều kiện độ ẩm gần bão hoà bằng tưới và phun nước. Nếu độ ẩm giảm thì hô hấp vô hiệu của chúng lại tăng lên. Đối với rau hoa quả thì cần hạn chế bị héo.

#### **\* *Khống chế nhiệt độ***

Hiện nay, bảo quản trong kho lạnh (tủ lạnh) là biện pháp bảo quản tiên tiến và ngày càng được ứng dụng nhiều hơn. Ở trong kho lạnh, nông sản có thể bảo quản thời gian dài vì hô hấp giảm và hoạt động của vi sinh vật cũng giảm.

- Khi giảm nhiệt độ thì hô hấp giảm, nên người ta sử dụng nhiệt độ thấp để bảo quản nông sản phẩm.

Tuy nhiên tùy từng loại nông sản phẩm mà ta bảo quản ở nhiệt độ thấp khác nhau. Ví dụ nhiệt độ tối ưu cho bảo quản khoai tây là 4°C, bắp cải là 1°C, các quả cam chanh... ở 6°C... Cần có các nghiên cứu cơ bản cho từng loại nông sản phẩm để xác định nhiệt độ tối ưu cho việc bảo quản chúng.

- Với các loại hạt, củ để giống thì việc bảo quản trong điều kiện nhiệt độ thấp còn có hiệu ứng thứ hai rất quan trọng là chúng được xuân hoá. Khi đem gieo trồng vụ sau thì chúng rút ngắn thời gian sinh trưởng, ra hoa sớm, sinh trưởng tốt... Ví dụ như việc xử lý lạnh cho củ giống hoa loa kèn thì có thể rút ngắn thời gian sinh trưởng, ra hoa sớm và trái vụ (vào dịp Tết Âm lịch và Dương lịch) làm tăng hiệu quả kinh tế rất nhiều. Củ giống khoai tây bảo quản ở nhiệt độ thấp sẽ có sức sống mạnh hơn, trẻ sinh lý hơn và vụ sau cho khả năng sinh trưởng tốt và năng suất cao hơn...

**\* Khống chế thành phần khí trong môi trường bảo quản**

- Trong quá trình bảo quản nông phẩm thì hô hấp sẽ sản sinh  $\text{CO}_2$  và hấp thu  $\text{O}_2$ . Khi tăng nồng độ  $\text{CO}_2$  và giảm nồng độ  $\text{O}_2$  trong môi trường bảo quản thì ức chế hô hấp. Với các loại hạt khô thì việc ức chế hô hấp không gây tác hại vì cường độ hô hấp của chúng rất thấp. Nhưng nếu thiếu oxy trong điều kiện độ ẩm của hạt tăng thì sự hô hấp yếm khí sẽ làm giảm nhanh chóng sức sống và khả năng nảy mầm của hạt.

Với các mô tươi sống như rau, hoa, quả thì khi tăng nồng độ  $\text{CO}_2$  và giảm hàm lượng oxy thì làm giảm đáng kể hô hấp của chúng, đồng thời ngăn ngừa vi sinh vật xâm nhập và phát triển nên thuận lợi cho quá trình bảo quản chúng.

- Giới hạn ảnh hưởng của nồng độ  $\text{CO}_2$  và  $\text{O}_2$  thay đổi theo đối tượng bảo quản. Ví dụ như trường hợp thiếu  $\text{O}_2$  và thừa  $\text{CO}_2$  thì tốt cho bảo quản cà rốt, còn bắp cải, khoai tây thì tốt nhất là để  $\text{O}_2$  xâm nhập tự do. Quả chưa chín nếu thiếu oxy thì ảnh hưởng đến sự chín sau khi thu hoạch...

- Biện pháp khống chế thành phần khí trong môi trường bảo quản:

Có 3 phương pháp bảo quản có thể khống chế thành phần khí là bảo quản kín bảo quản mở và bảo quản trong điều kiện điều biến khí.

+ Bảo quản kín trong túi polyetylen hay trong chum, vại sành, sứ... có hiệu quả rất tốt vì sự tăng  $\text{CO}_2$  và giảm  $\text{O}_2$  được khống chế trong thể tích bảo quản nên làm giảm hô hấp và tiêu hao chất hữu cơ. Bảo quản kín thường sử dụng nhiều trong bảo quản các loại nông phẩm giàu protein và chất béo, có hệ số hô hấp  $< 1$  như bảo quản hạt đậu đỗ... Việc bảo quản kín cũng được sử dụng trong bảo quản và vận chuyển hoa quả xuất khẩu như quả chuối...

+ Bảo quản mở trong kho nông phẩm với sự xâm nhập tự do của không khí thường được áp dụng cho các loại hạt có hệ số hô hấp  $= 1$  như các hạt ngũ cốc... mà không cần phải khống chế  $\text{O}_2$ .

+ Phương pháp bảo quản tiên tiến là bảo quản nông phẩm trong môi trường khí biến, trong đó người ta sử dụng khí  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$  và  $\text{O}_2$ , đặc biệt là  $\text{O}_2$  và  $\text{CO}_2$  với tỷ lệ nhất định tùy theo loại nông phẩm. Công nghệ bảo quản bằng điều biến khí đơn giản nhất là sử dụng bao gói có độ thấm đối với khí  $\text{O}_2$  và  $\text{CO}_2$  nhất định để trong quá trình bảo quản vẫn duy trì được tỷ lệ các khí nhất định trong không gian bảo quản. Phương pháp bảo quản này cho hiệu quả rất cao, giảm tối thiểu hao hụt khối lượng và bảo tồn chất lượng của nông phẩm... Công nghệ này thường được sử dụng có hiệu quả với các loại quả tươi.

## TÓM TẮT CHƯƠNG 4

■ *Hô hấp là một chức năng sinh lý quan trọng. Nó tạo ra cơ sở năng lượng và vật chất cho các hoạt động sống và hoạt động sinh lý. Việc điều chỉnh hô hấp một cách hợp lý sẽ tăng tích lũy và năng suất kinh tế và tăng hiệu quả của việc bảo quản nông sản phẩm.*

■ *Ty thể là bào quan chủ yếu thực hiện chức năng hô hấp của tế bào, trong đó khoang ty thể thực hiện chu trình Krebs, còn hệ thống màng trong có nhiệm vụ tổng hợp ATP.*

*Quá trình phân giải oxi hoá glucoza trong hô hấp trải qua 2 giai đoạn. Giai đoạn thứ nhất là tách hydro ra khỏi cơ chất để hình thành các cofecment khử là NADH, NADPH, FADH<sub>2</sub> và giải phóng CO<sub>2</sub>. Giai đoạn này được thực hiện nhờ ba con đường: Đường phân và lên men (ở tế bào chất), đường phân và chu trình Krebs (ở tế bào chất và khoang ty thể) và oxi hoá trực tiếp glucose qua chu trình pentozophosphat (ở tế bào chất).*

*Giai đoạn hai là oxi hoá liên tục các cofecment khử trên màng trong của ty thể liên kết với quá trình phosphoryl hoá để tổng hợp ATP và hình thành nước. Năng lượng sản sinh khi oxi hoá hết 1 phân tử gam glucoza có thể đạt 38ATP.*

■ *Cường độ hô hấp và hệ số hô hấp là hai chỉ tiêu đánh giá hô hấp của cây. Cường độ hô hấp đánh giá mức độ hô hấp của các giống khác nhau và thay đổi theo giai đoạn sinh trưởng và điều kiện ngoại cảnh. Hệ số hô hấp liên quan đến bản chất nguyên liệu hô hấp và tình trạng hô hấp nên có thể sử dụng để điều chỉnh hô hấp trong bảo quản nông sản phẩm.*

■ *Giữa hô hấp và các hoạt động sinh lý trong cây có mối liên hệ mật thiết với nhau. Quang hợp và hô hấp là hai chức năng sinh lý quan trọng nhất quyết định năng suất cây trồng. Hai quá trình này vừa mâu thuẫn và vừa thống nhất nhau. Hô hấp còn có ý nghĩa quan trọng đối với sự hút nước, hút khoáng và tính miễn dịch của cây trồng.*

■ *Các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến hô hấp chủ yếu là nhiệt độ, hàm lượng nước trong mô và hàm lượng oxi trong không khí. Để điều chỉnh hô hấp của cây trồng và của nông sản phẩm ta phải điều chỉnh các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến hô hấp.*

■ *Hô hấp gây ra nhiều hậu quả đối với việc bảo quản dẫn đến làm giảm khối lượng và chất lượng nông sản khi bảo quản. Vì vậy phải khống chế hô hấp trong quá trình bảo quản đối với các nông phẩm khác nhau bằng việc khống chế các điều kiện ngoại cảnh như bảo quản ở nhiệt độ thấp, phơi khô hạt hoặc điều chỉnh thành phần khí O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub> và N<sub>2</sub> trong môi trường bảo quản...*

## CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Định nghĩa và viết phương trình tổng quát của hô hấp. Ý nghĩa của hô hấp?
2. Vẽ sơ đồ đơn giản của ty thể điển hình và nêu chức năng của các thành phần cấu tạo của ty thể trong hô hấp?
3. Trình bày các đường hướng xảy ra trong giai đoạn 1: Giai đoạn tách hydro ra khỏi cơ chất? Sản phẩm của giai đoạn này là gì?
4. Trình bày nội dung của giai đoạn 2: giai đoạn oxy hoá các cofecment khử trên màng trong ty thể? Sản phẩm tạo ra trong giai đoạn này?
5. Trình bày hiệu quả năng lượng của quá trình hô hấp ở thực vật.
6. Cường độ hô hấp là gì? Ý nghĩa của chỉ tiêu này?
7. Hệ số hô hấp – Những biến đổi của RQ và ý nghĩa của chỉ tiêu này?
8. Tại sao người ta nói: “ Hô hấp là trung tâm của quá trình trao đổi chất”? Cho ví dụ về các hướng trao đổi chất xuất phát từ hô hấp..
9. Mối quan hệ giữa hô hấp và quang hợp? Mối quan hệ này được thể hiện trong quần thể cây trồng và trong hình thành năng suất như thế nào?
10. Vai trò của hô hấp với sự hút nước và hút khoáng của cây? Hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong sản xuất?
11. Ảnh hưởng của nhiệt độ, hàm lượng nước trong mô và hàm lượng oxy đến hô hấp của cây? Hiểu biết đó có ảnh hưởng gì trong sản xuất?
12. Tại sao lại phải điều chỉnh hô hấp trong bảo quản nông phẩm? Các biện pháp khống chế hô hấp trong bảo quản nông phẩm?

## CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM

- Vai trò quan trọng nhất của hô hấp đối với cây là:  
A. Cung cấp năng lượng  
B. Tạo các sản phẩm trung gian  
C. Tăng khả năng chống chịu  
D. Miễn dịch cho cây
- Năng lượng giải phóng trong hô hấp của cây ở dạng nào là quan trọng nhất:  
A. Hóa năng  
B. Nhiệt năng  
C. Quang năng  
D. Điện năng
- Sản phẩm trung gian tạo ra trong quá trình hô hấp có ý nghĩa gì:  
A. Dự trữ năng lượng  
B. Nguyên liệu để tổng hợp chất hữu cơ  
C. Đi vào các chu trình trao đổi chất  
D. Oxi hóa tiếp tục
- Hô hấp có ý nghĩa gì cho tính chống chịu bệnh:  
A. Cung cấp năng lượng để chống bệnh  
b. Oxi hóa các sản phẩm độc  
C. Hạn chế hoạt động của vi sinh vật  
D. Quan điểm khác
- Cơ quan nào của tế bào đảm nhiệm chức năng hô hấp?  
A. Lục lạp  
B. Ty thể  
C. Vi thể  
D. Lạp thể
- Quá trình hô hấp trong cơ thể và đốt cháy chất hữu cơ ngoài cơ thể có điểm gì khác nhau:  
A. Điều giải phóng năng lượng  
B. Tổng năng lượng giải phóng  
C. Dạng năng lượng giải phóng  
D. Quan điểm khác
- Quá trình hô hấp trong cơ thể và đốt cháy chất hữu cơ ngoài cơ thể có điểm gì giống nhau:  
A. Có tham gia của ty thể  
B. Tổng năng lượng giải phóng  
C. Dạng năng lượng giải phóng  
D. Tốc độ phản ứng
- Quá trình Oxi hóa chất hữu cơ trong hô hấp xảy ra ở đâu?  
A. Tế bào chất  
B. Màng trong  
C. Khoang ty thể  
D. Quan điểm khác
- Chu trình Krebs xảy ra ở đâu?  
A. Ty thể  
B. Màng ngoài  
C. Màng trong  
D. Khoang ty thể
- Sự tổng hợp ATP chủ yếu xảy ra ở đâu trong tế bào?  
A. Tế bào chất  
B. Màng ngoài  
C. Màng trong  
D. Khoang ty thể
- Sự tổng hợp ATP xảy ra ở đâu trong tế bào?  
A. Tế bào chất  
B. Màng trong  
C. Khoang ty thể  
D. Tất cả
- Quá trình hô hấp yếm khí xảy ra ở đâu?  
A. Tế bào chất  
B. Màng ngoài  
C. Màng trong  
D. Khoang ty thể
- Quá trình hô hấp hiếu khí xảy ra ở đâu?  
A. Tế bào chất  
B. Khoang ty thể  
C. Màng trong  
D. Quan điểm khác
- Khi oxi hoá hiếu khí hết 1 phân tử gam glucose, năng lượng dự trữ trong ATP có khả năng sản sinh tối đa là:  
A. 30ATP  
B. 32ATP  
C. 36ATP  
D. 38ATP
- Khi oxi hoá hiếu khí hết 1 phân tử gam glucose, năng lượng dự trữ có khả năng sản sinh tối thiểu là:  
A. 30ATP  
B. 32ATP  
C. 36ATP  
D. 38ATP
- Khi hô hấp yếm khí glucose, năng lượng dự trữ trong ATP sản sinh bao nhiêu:  
A. 2ATP  
B. 5ATP  
C. 8ATP  
D. 10ATP
- Bộ phận nào của ty thể đảm nhiệm chức năng phân giải oxi hóa chất hữu cơ:  
A. Màng bao bọc  
B. Khoang ty thể  
C. Màng trong  
D. Tất cả

18. Bộ phận nào của ty thể đảm nhiệm chức năng tổng hợp ATP trong hô hấp:  
 A. Màng bao bọc      B. Khoang ty thể      C. Màng trong      D. Tất cả
19. Ty thể và lục lạp có điểm gì khác nhau:  
 A. Có màng kép bao bọc      B. Có hệ thống màng trong  
 C. Có khả năng tổng hợp ATP      D. Có khả năng phân giải oxi hóa
20. Ty thể và lục lạp có điểm gì giống nhau:  
 A. Có khả năng hấp thu ánh sáng      B. Có khả năng tổng hợp chất hữu cơ  
 C. Có khả năng tổng hợp ATP      D. Có khả năng phân giải oxi hóa
21. ATP không được hình thành ở đây:  
 A. Ty thể      B. Tế bào chất      Lục lạp      D. Không bào
22. Trong hô hấp, quá trình nào không xảy ra ở tế bào chất?  
 A. Đường phân      B. Lên men  
 C. Oxi hoá axit pyruvic      D. Oxi hoá trực tiếp glucose
23. Trong hô hấp, quá trình nào chỉ xảy ra ở tế bào chất?  
 A. Hô hấp hiếu khí      B. Hô hấp yếm khí  
 C. Chuyển vận điện tử      D. Photphoryl hoá trên chuỗi hô hấp
24. Trong hô hấp, quá trình nào không xảy ra ở ty thể?  
 A. Đường phân      B. Tổng hợp ATP  
 C. Oxi hoá axit pyruvic      D. Hình thành H<sub>2</sub>O
25. Trong hô hấp, quá trình nào chỉ xảy ra ở ty thể?  
 A. Đường phân      B. Lên men  
 C. Oxi hoá axit pyruvic      D. Oxi hoá trực tiếp glucoza
26. Sự khác nhau giữa hô hấp và quang hợp là:  
 A. Có chuỗi chuyển vận điện tử      B. Có quá trình photphoryl hoá  
 C. Có tổng hợp ATP      D. Có cung cấp năng lượng
27. Sự giống nhau giữa hô hấp và quang hợp là:  
 A. Hấp thu và giải phóng CO<sub>2</sub> và O<sub>2</sub>      B. Có phân giải oxi hoá chất hữu cơ  
 C. Có tổng hợp ATP      D. Có cung cấp năng lượng
28. Quá trình nào chỉ xảy ra ở ty thể:  
 A. Hô hấp yếm khí      B. Hô hấp hiếu khí  
 C. Chuyển vận điện tử      D. Hình thành ATP
29. ATP được hình thành trong quang hợp và trong hô hấp có khác nhau ở chỗ:  
 A. Công thức hoá học      B. Nguồn gốc năng lượng  
 C. Phản ứng photphoryl hóa      D. Năng lượng dự trữ trong ATP
30. ATP được hình thành trong quang hợp và trong hô hấp giống nhau ở chỗ:  
 A. Nơi hình thành      B. Nguồn gốc năng lượng  
 C. Phạm vi sử dụng của ATP      D. Năng lượng dự trữ trong ATP
31. Khi ủ thóc ẩm, khối hạt nóng lên là do:  
 A. Hô hấp quá mạnh      B. Hô hấp vô hiệu quá nhiều  
 C. Oxi hoá quá nhiều chất hữu cơ      D. Photphoryl hoá không xảy ra.
32. Trong hô hấp, điện tử được đi từ đâu và cuối cùng ở đâu?  
 A. Từ NADH và cuối cùng ở O<sub>2</sub>      B. Từ NADH ..... H<sub>2</sub>O  
 C. Từ glucose ..... O<sub>2</sub>      D. Từ glucose.....H<sub>2</sub>O
33. Chuỗi chuyển vận điện tử trong hô hấp nằm ở đâu?  
 A. Tế bào chất      B. Màng bao bọc ty thể  
 C. Khoang ty thể      D. Màng trong ty thể

34. Trong hô hấp, điện tử đầu tiên của CCVĐT xuất phát từ đâu:  
 A. NADH                      B. Glucose                      C. O<sub>2</sub>                      D. H<sub>2</sub>O
35. Chất nhận điện tử đầu tiên trong hô hấp là:  
 A. NAD                      B. Glucose                      C. O<sub>2</sub>                      D. H<sub>2</sub>O
36. Chất nhận điện tử cuối cùng trong hô hấp là:  
 A. NAD                      B. Glucose                      C. O<sub>2</sub>                      D. H<sub>2</sub>O
37. Điện tử cuối cùng trong hô hấp nằm ở đâu:  
 A. NADH                      B. Glucose                      C. O<sub>2</sub>                      D. H<sub>2</sub>O
38. Khi hạt thóc phơi khô để bảo quản, hô hấp giảm đến tối thiểu chủ yếu do:  
 A. Quá nhiều nước liên kết trong hạt                      B. Thiếu nước tự do cho các phản ứng  
 C. Chuỗi hô hấp không hoạt động                      D. Photphoryl hoá không thể xảy ra
39. Vai trò của O<sub>2</sub> trong hô hấp là:  
 A. Chất oxi hoá                      B. Chất cho điện tử  
 C. Chất nhận điện tử                      D. Có ý kiến khác
40. Nước giải phóng trong phản ứng của hô hấp được tạo ra ở đâu:  
 A. Trong tế bào chất                      B. Trong khoang ty thể  
 C. Trên màng ty thể                      D. Ở màng trong của ty thể
41. Đầu là nguyên nhân chính làm giảm hệ số sử dụng năng lượng trong hô hấp:  
 A. Hô hấp bị ức chế                      B. Quá trình photphoryl hóa yếu  
 C. Chuỗi CVĐT hoạt động kém                      D. Sự hoạt động liên hợp của màng trong kém
42. Trong các ảnh hưởng của nhiệt độ đến hô hấp, ảnh hưởng nào là quan trọng nhất?  
 A. Cấu trúc của ty thể                      B. Các phản ứng hoá sinh trong hô hấp  
 C. Hoạt động của chuỗi hô hấp                      D. Tổng hợp ATP
43. Trong hô hấp của thực vật, năng lượng không sản sinh dưới dạng này:  
 A. Nhiệt năng                      B. Điện năng                      C. Hóa năng                      D. Cao năng
44. Giai đoạn tách điện tử và H<sup>+</sup> để hình thành cofecment khử xảy ra ở đâu:  
 A. Tế bào chất                      B. Màng trong                      C. Khoang ty thể                      D. Quan điểm khác
45. Giai đoạn oxi hóa các cofecment khử để tạo ATP xảy ra ở đâu:  
 A. Tế bào chất                      B. Màng trong                      C. Khoang ty thể                      D. Quan điểm khác
46. Trong chuỗi hô hấp, thành viên nào có khả năng mang H<sup>+</sup>:  
 A. PQ                      B. NAD                      C. Xytochrom                      D. Quan điểm khác
47. Trên chuỗi CVĐT, điện tử không đi theo hướng này:  
 A. NADH đến O<sub>2</sub>                      B. NADH đến FADH<sub>2</sub>  
 C. NADH đến Cytochrom b                      D. NADH đến Xytochrom a
48. Trên chuỗi CVĐT, điện tử đi theo hướng này:  
 A. Xytochrom c đến Xyt. b                      B. NADH đến FADH<sub>2</sub>  
 C. Cytochrom b đến FMN                      D. Xytochrom a đến O<sub>2</sub>
49. Chu trình pentozophotphat xảy ra ở đâu:  
 A. Tế bào chất                      B. Ty thể                      C. Khoang ty thể                      D. Màng trong
50. Sản phẩm không được tạo ra trong chu trình Krebs là:  
 A. NADH                      FADH<sub>2</sub>                      NADPH                      ATP
51. Sản phẩm được tạo ra trong chu trình pentozophotphat là:  
 A. NADH                      FADH<sub>2</sub>                      NADPH                      ATP
52. Sản phẩm của chu trình pentozophotphat là:  
 A. ATP                      B. CO<sub>2</sub>                      C. NADPH+CO<sub>2</sub>                      D. ATP+NADPH+CO<sub>2</sub>

53. Một vòng quay của chu trình Krebs tạo ra số ATP là:  
 A. 10ATP                      B. 12ATP                      C. 15ATP                      D. 20ATP
54. Quá trình photphoryl hóa trên chuỗi hô hấp không thể xảy ra ở đây:  
 A. NAD - FMN                      B. Xyt.b – Xyt.c                      Xyt.c – Xyt. a                      D. Xyt.a – O<sub>2</sub>
55. Hô hấp tối khác với hô hấp sáng là:  
 A. Phân giải chất hữu cơ                      B. Hấp thu O<sub>2</sub> và giải phóng CO<sub>2</sub>  
 C. Hình thành ATP                      D. Làm giảm năng suất
56. Hô hấp tối giống với hô hấp sáng ở điểm này:  
 A. Cơ quan thực hiện nh nhau                      B. Co hấp thu O<sub>2</sub> và giải phóng CO<sub>2</sub>  
 C. Có hình thành ATP                      D. Có làm giảm năng suất
57. Giữa hô hấp và quang hợp, có điểm gì chung:  
 A. Cơ quan thực hiện                      B. Phải được cung cấp năng lượng  
 C. Có sự phân giải chất hữu cơ                      D. Có hình thành ATP
58. Giữa hô hấp và quang hợp, có điểm gì khác nhau:  
 A. Có chuỗi CVĐT                      B. Có cung cấp năng lượng  
 C. Có quá trình photphoryl hóa                      D. Có hình thành ATP
59. Về cơ chế hình thành ATP theo thuyết hóa thẩm, điểm khác nhau giữa quang hợp và hô hấp là:  
 A. Có chênh lệch nồng độ H<sup>+</sup>                      B. Chiều phân bố điện tích  
 2 phía màng                      ở 2 phía màng  
 C. Có hoạt động của bơm H<sup>+</sup>                      D. Có hoạt động của enzyme ATP-ase
60. Oxi ảnh hưởng đến giai đoạn nào trong quá trình hô hấp:  
 A. Giai đoạn hình thành các cofecment                      B. Giai đoạn oxi hóa các cofecment khử  
 khử                      trên màng trong ty thể  
 C. Cả hai giai đoạn (A + B)                      C. Giai đoạn hình thành ATP
61. Khi tăng nồng độ CO<sub>2</sub> trong không khí thì ức chế giai đoạn nào của hô hấp  
 A. Giai đoạn hình thành các cofecment                      B. Giai đoạn oxi hóa các cofecment khử  
 khử và giải phóng CO<sub>2</sub>                      trên màng trong ty thể  
 C. Cả hai giai đoạn (A + B)                      C. Giai đoạn hình thành ATP
62. Khi so sánh cường độ hô hấp giữa các cơ quan, trường hợp nào là không đúng?  
 A. Hạt nảy mầm > Hạt khô                      B. Hoa > Quả  
 C. Thân > Rễ                      D. Lá non > Lá già
63. . Xác định hệ số hô hấp RQ không có ý nghĩa trong việc:  
 A. Chẩn đoán nguyên liệu hô hấp                      B. Đề xuất biện pháp chăm sóc hợp lý  
 C. Đề xuất biện pháp bảo quản hợp lý                      D. Đề xuất thời vụ hợp lý
64. Khi giảm hàm lượng nước trong mô, cơ quan nào giảm hô hấp mạnh nhất?  
 A. Lá                      B. Hoa                      C. Quả                      D. Hạt
65. Khi tăng nhiệt độ từ 0 đến 40°C, hô hấp tăng chủ yếu do:  
 A. Độ nhớt giảm                      B. Tốc độ phản ứng hoá sinh tăng  
 C. Ty thể linh hoạt hơn                      D. Sinh trưởng mạnh hơn
66. Hô hấp yếm khí gây tác hại nhất là gì?  
 A. Thiếu năng lượng                      B. Thiếu sản phẩm trung gian  
 C. Tích lũy chất gây độc                      D. Phân giải chất hữu cơ
67. Đối với rau, hoa, quả thì khi giảm hàm lượng nước trong mô, khả năng nào là chính xác nhất:  
 A. Giảm hô hấp                      B. Tăng hô hấp



- C. Giảm hô hấp vô hiệu  
D. Tăng hô hấp vô hiệu
68. Khi bảo quản nông phẩm trong kho lạnh, mục tiêu nào là không có ý nghĩa:  
A. Giảm hô hấp của nông phẩm  
B. Giảm hoạt động của các vi sinh vật  
C. Giảm quá trình bay hơi nước  
D. Giảm phân hủy chất hữu cơ
69. Hậu quả nào của hô hấp không có ý nghĩa với bảo quản nông sản phẩm:  
A. Phân giải chất hữu cơ  
B. Tăng nhiệt độ  
C. Tăng CO<sub>2</sub> và giảm O<sub>2</sub>  
D. Thiếu năng lượng cho bảo quản
70. Nguyên tắc khống chế độ ẩm trong bảo quản hạt:  
A. Độ ẩm hạt > độ ẩm tới hạn  
B. Độ ẩm hạt < Độ ẩm tới hạn  
C. Độ ẩm hạt = độ ẩm tới hạn  
D. Tùy nông phẩm
71. Biện pháp điều chỉnh thành phần khí trong bảo quản nhằm mục đích cơ bản là:  
A. Điều hoà về chất lượng nông phẩm  
B. Điều hoà về số lượng  
C. Điều hoà hoạt động của vi sinh vật  
D. Điều hoà hô hấp thích hợp.
72. Khi so sánh hệ số hô hấp, trường hợp nào là đúng:  
A. RQ hạt lạc > RQ của thóc  
B. RQ quả chuối > RQ quả chanh  
C. RQ quả xanh > RQ của quả chín  
D. RQ cây đậu > RQ của cây ngô
74. Khi nói về quan hệ giữa H<sub>2</sub>O với hô hấp, điểm nào là không đúng:  
A. Nước được hình thành trong hô hấp  
B. Nước là dung môi cho các phản ứng  
C. Nước tham gia trực tiếp vào biến đổi của chu trình Krebs  
D. Nước cung cấp điện tử và H<sup>+</sup> cho chuỗi CVĐT trong hô hấp
75. Cofecment nào vừa tham gia quang hợp vừa tham gia hô hấp:  
A. NAD  
B. NADP  
C. FAD  
D. FMN



## Chương 5

# SỰ VẬN CHUYỂN VÀ PHÂN BỐ CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA TRONG CÂY

■ *Hiểu biết được sự vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ trong cây là một chức năng sinh lý có vai trò bảo đảm khâu lưu thông phân phối vật chất và quyết định việc hình thành năng suất kinh tế.*

■ *Mối quan hệ mật thiết giữa cấu trúc và chức năng của hệ thống vận chuyển chất đồng hóa trong mạch libe. Hệ thống vận chuyển này đảm bảo vận chuyển chất hữu cơ có hiệu quả nhất.*

■ *Cần phải hiểu biết một số quan điểm giải thích về cơ chế vận chuyển các chất hữu cơ trong mạch libe của cây.*

■ *Nắm được phương hướng phân bố và tích lũy chất đồng hoá trong quá trình sinh trưởng và phát triển của cây và sơ đồ vận chuyển từ nguồn (lá) đến nơi chứa (cơ quan tiêu thụ và dự trữ) và các yếu tố ảnh hưởng đến quá trình này.*

■ *Để tăng năng suất kinh tế của cây trồng thì cần có các biện pháp kỹ thuật điều chỉnh các nhân tố nội tại và ngoại cảnh ảnh hưởng đến dòng vận chuyển và phân bố chất hữu cơ trong cây.*

## 1. KHÁI NIỆM CHUNG

### 1.1. Các dòng vận chuyển vật chất trong cây

Trong cây có hai loại vật chất vận chuyển: Các chất vô cơ gồm nước, các chất khoáng... và các chất hữu cơ bao gồm các sản phẩm của quang hợp và các chất hữu cơ khác do quá trình trao đổi chất tạo ra. Đến thế kỷ 17 người ta vẫn có quan niệm là các vật chất đều được vận chuyển chung một con đường trong cây mà thôi.

Năm 1837, Hartier là người đầu tiên nghiên cứu về hình thái, cấu tạo của các mô tham gia sự vận chuyển vật chất trong cây. Ông đã phát hiện ra mạch rây và chức năng của chúng trong sự vận chuyển chất hữu cơ.

Người ta đã tiến hành thí nghiệm khoanh vỏ cây quanh thân cây gỗ sát đến phần gỗ. Lá cây và các bộ phận trên khoanh vỏ vẫn tồn tại bình thường vì nhận đầy đủ nước và chất khoáng từ rễ đưa lên. Phần trên khoanh vỏ bị phình ra vì các chất hữu cơ phía trên bị chặn lại ở phần vỏ mà không xuống dưới được (Hình 5.1.). Rễ tồn tại một thời gian

rồi chết dần vì thiếu chất hữu cơ trên lá vận chuyển xuống. Kết quả thí nghiệm cho thấy nước và chất khoáng được vận chuyển trong phần gỗ, còn các sản phẩm quang hợp được vận chuyển từ lá xuống đi trong phần libe ở vỏ cây.

Như vậy thì các chất vô cơ và hữu cơ được vận chuyển trong hai con đường khác nhau:

- Dòng thoát hơi nước đưa nước hòa tan các chất khoáng từ đất vào rễ rồi lên các bộ phận trên mặt đất và cuối cùng đến lá cây. Dòng vô cơ này được vận chuyển trong mạch gỗ (mạch xylem) (Chương 2: Sự trao đổi nước của thực vật).

- Dòng chất hữu cơ được vận chuyển từ cơ quan sản xuất (chủ yếu là lá) đến các cơ quan tiêu thụ và một bộ phận đáng kể các chất này được vận chuyển và tích lũy trong các cơ quan dự trữ (cơ quan kinh tế). Dòng chất hữu cơ được vận chuyển trong hệ thống mạch libe (mạch floem).

Trong chương này, chúng ta chỉ nghiên cứu dòng vận chuyển trong hệ thống libe; còn dòng vận chuyển trong hệ thống mạch gỗ đã được đề cập trong chương 2 (Sự trao đổi nước của thực vật).

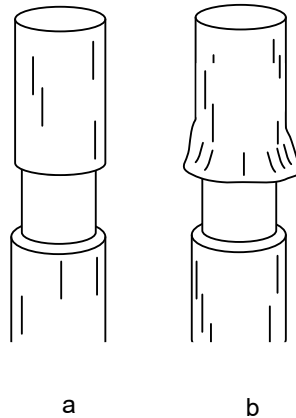
Cũng tương tự như sự vận chuyển nước và chất khoáng trong xylem, sự vận chuyển chất hữu cơ được thực hiện trong tổ chức chuyên hóa cho vận chuyển là floem và được tiến hành trong khoảng cách xa gọi là sự vận chuyển xa các chất đồng hóa. Bên cạnh đó các chất hữu cơ cũng được vận chuyển trong các tế bào sống không chuyên hóa cho vận chuyển và thường có khoảng cách gần nên gọi là sự vận chuyển gần. Tuy có khoảng cách gần nhưng sự vận chuyển chất hữu cơ trong tế bào sống gặp trở lực rất nhiều so với vận chuyển trong hệ thống dẫn và cũng được đi theo hệ thống apoplast (trong thành vách tế bào) và hệ thống symplast (qua hệ thống nguyên sinh chất) như sự vận chuyển nước gần trong cây.

## 1.2. ý nghĩa của sự vận chuyển và phân bố vật chất trong cây

- Sự vận chuyển vật chất trong cây như là **mạch máu lưu thông** trong cơ thể thực vật, bảo đảm mối liên hệ mật thiết giữa các cơ quan các bộ phận trong cơ thể và bảo đảm khâu lưu thông phân phối vật chất trong cây. Nếu ở động vật và người, các chất dinh dưỡng, các hocmon... được hòa tan trong máu và được đưa đến tất cả các tế bào trong cơ thể để phục vụ cho các hoạt động sống của chúng, thì ở thực vật cũng vậy, dòng vận chuyển vật chất trong hệ thống phloem cũng có chức năng tương tự. Ngoài khâu lưu thông phân phối vật chất, dòng vận chuyển này cũng bảo đảm mối liên hệ mật thiết giữa các cơ quan các bộ phận trong cơ thể thực vật.

- Sự vận chuyển và phân bố vật chất trong cây có ý nghĩa quyết định đến việc **hình thành năng suất kinh tế** của cây trồng, đặc biệt trong giai đoạn hình thành cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ. Các sản phẩm quang hợp của lá sẽ được vận chuyển tích cực về các cơ quan dự trữ để hình thành năng suất kinh tế của cây trồng. Vì vậy, muốn nâng

cao năng suất kinh tế thì ngoài tăng cường hoạt động của bộ máy quang hợp thì cần có biện pháp hữu hiệu để huy động tối đa các sản phẩm đồng hóa tích lũy về cơ quan kinh tế. Chẳng hạn, khi cây hình thành cơ quan kinh tế cần phải đảm bảo các điều kiện tối ưu cho sự vận chuyển các chất hữu cơ tích lũy về cơ quan kinh tế. Nếu không đáp ứng các điều kiện cần thiết cho giai đoạn này thì chẳng những ức chế tốc độ vận chuyển mà có thể thay đổi chiều hướng vận chuyển làm giảm năng suất kinh tế.



**Hình 5.1. Thí nghiệm khoan vỏ cây**

a. Vòng khoan vỏ đến phần gỗ

b. Các sản phẩm quang hợp từ lá vận chuyển xuống rễ được tích lũy phần trên khoan vỏ.

- Ngoài ra, việc hiểu biết về vận chuyển và phân bố các chất đồng hóa trong cây giúp ích cho việc sử dụng thuốc bảo vệ thực vật một cách hợp lý. Các thuốc phòng trừ sâu, nấm bệnh có thể vận chuyển trong xylem, hoặc floem hay cả hai hệ thống. Với các thuốc chỉ vận chuyển trong xylem thì không thể phun qua lá mà nên tưới vào đất để rễ cây hút lên. Với các loại thuốc được vận chuyển trong floem thì phải phun qua lá và chúng cùng với sản phẩm quang hợp đi vào mạch floem để đến các bộ phận của cây, côn trùng chích hút hay ăn lá đều bị chết. Một số thuốc khác và thuốc trừ cỏ có thể vận chuyển trong cả xylem và floem thì phun lên lá hay bón vào đất đều có hiệu quả.

## 2. SỰ VẬN CHUYỂN CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA Ở KHOẢNG CÁCH GẦN

Các chất hữu cơ được tạo nên trong quang hợp được bắt nguồn từ nơi sản xuất ra nó là lục lạp của lá. Sau đó, chúng được vận chuyển ra khỏi lục lạp để vào tế bào đồng hóa (mô dậu hay mô khuyết). Tiếp theo chúng được vận chuyển qua các tế bào nhu mô lá để cuối cùng đến mạch dẫn của lá.

### 2.1. Sự vận chuyển các chất hữu cơ trong các tế bào đồng hóa

Các tế bào đồng hóa chủ yếu là các tế bào mô dậu và mô khuyết, nơi xảy ra quá trình quang hợp. Các tế bào đồng hóa chứa rất nhiều lục lạp là cơ quan quang hợp để tạo ra các chất hữu cơ tham gia vào quá trình vận chuyển. Để cho quá trình quang hợp xảy

ra bình thường mà không bị ức chế thì các chất hữu cơ sau khi được quang hợp tạo ra phải lần lượt đi ra khỏi lá ngay để giảm nồng độ của chúng trong lục lạp.

#### **\* Vận chuyển chất đồng hoá ra khỏi lục lạp**

Giai đoạn đầu tiên của sự vận chuyển chất đồng hóa trong cây là vận chuyển chúng ra khỏi lục lạp, nơi chúng thường xuyên được tổng hợp nhờ hoạt động quang hợp. Sự vận chuyển này có ý nghĩa quyết định đến hoạt động quang hợp vì nếu sản phẩm quang hợp tích lũy lại trong lục lạp thì sẽ ức chế quang hợp của chúng.

#### **- Khả năng sản xuất chất đồng hoá của lục lạp**

Số lượng của lục lạp trong tế bào đồng hóa rất lớn. Chẳng hạn, trung bình ở cây đậu

*Phaseolus vulgaris* có khoảng 30 - 40 lục lạp trong một tế bào. Nếu tính toán tương đối thì trên 100 cm<sup>2</sup> bề mặt lá có khoảng  $3,5 \times 10^9$  lục lạp. Với số lượng lục lạp đó thì chúng có khả năng đồng hóa được 16 mg CO<sub>2</sub> trong một giờ, tương đương với 11,2 mg glucose và trong 10 giờ (quang hợp trong một ngày) là 112 mg glucose/ 100 cm<sup>2</sup> lá. Do lượng chất hữu cơ nhiều như vậy nếu không vận chuyển tích cực qua màng lục lạp ra ngoài thì quang hợp sẽ bị ngừng trệ.

- **Sản phẩm quang hợp** xuất hiện sớm nhất trong lục lạp là các sản phẩm sơ cấp của chu trình quang hợp như các triozophosphat, hexozophosphat... rồi sau đó đến các sản phẩm thứ cấp của quang hợp như các axit amin, protein...

#### **- Khả năng vận chuyển qua màng lục lạp**

Giai đoạn vận chuyển các chất này qua màng lục lạp quyết định trước hết do tính thấm của màng lục lạp với các sản phẩm quang hợp đó. Tính thấm của màng lục lạp lớn nhất đối với các triozophosphat như axitphosphoglyxeric (APG), aldehytphosphoglyxeric (ALPG)..., sau đó đến một vài axit amin. Các sản phẩm này thấm rất nhanh qua màng lục lạp và chỉ sau 1 - 2 phút quang hợp thì hàm lượng của chúng trong và ngoài lục lạp cân bằng nhau. Các sản phẩm xuất hiện muộn hơn như fructozo 1-6 diphosphat và xacarose. Chúng thấm qua màng lục lạp chậm hơn rất nhiều vì màng lục lạp có tính thấm kém hơn đối với các chất này. Người ta chưa chứng minh được liệu protein có qua màng lục lạp hay chỉ các axit amin đi qua thôi. Do các sản phẩm của quang hợp được giải phóng nhanh ra khỏi lục lạp nên nồng độ của chúng trong lục lạp trong quá trình quang hợp không tăng lên. Đây là điều kiện cần thiết cho quang hợp tiến hành bình thường.

- **Điều kiện cần thiết** cho quá trình vận chuyển các sản phẩm quang hợp qua màng lục lạp là ánh sáng, nồng độ CO<sub>2</sub> và nhiệt độ, ẩm độ của lá... Các điều kiện ngoại cảnh tối thích cho hoạt động quang hợp thì cũng tối thích cho quá trình vận chuyển các chất ra khỏi lục lạp. Quá trình vận chuyển này cần cung cấp nhiều năng lượng vì đây là sự vận chuyển tích cực các chất hữu cơ qua màng lục lạp. ATP cung

cấp cho quá trình này có thể lấy từ phản ứng phosphoryl hoá quang hoá trong lục lạp hoặc từ quá trình hô hấp của chính tế bào quang hợp.

**\* Vận chuyển ngoài lục lạp (trong tế bào đồng hoá)**

- Các chất hữu cơ ra khỏi lục lạp sẽ được vận chuyển trong nội bộ tế bào đồng hóa trước khi ra khỏi tế bào tạo ra nó để sang các tế bào nhu mô khác. Một bộ phận các sản phẩm quang hợp này sẽ được chính tế bào đồng hóa sử dụng. Khoảng 8 - 18% sản phẩm đồng hoá được ty thể sử dụng cho hô hấp của tế bào để tạo ra năng lượng cung cấp cho hoạt động sống trong đó có quá trình vận chuyển tích cực. Một phần được peroxisom sử dụng cho quang hô hấp để lại giải phóng ra CO<sub>2</sub> (chủ yếu ở cây C<sub>3</sub>) và một phần dùng tổng hợp nên protein và polyxacarit cần cho cấu tạo nên tế bào... Đại bộ phận chất đồng hóa được đi vào mạch rây để tham gia vào quá trình vận chuyển xa các chất hữu cơ.

- Các chất đồng hóa vận chuyển trong nội bộ tế bào là do sự vận động của chính chất nguyên sinh trong tế bào quyết định. Vì chất nguyên sinh có tính lỏng nên nó được vận động rất linh hoạt và không ngừng trong tế bào.

**2.2. Sự vận chuyển các chất đồng hóa qua các tế bào nhu mô lá đến mạch libe**

**\* Con đường vận chuyển**

Các chất đồng hóa từ tế bào quang hợp trước khi đi vào mạch libe phải đi qua một số lớp tế bào nhu mô lá. Sự vận chuyển các chất hữu cơ trong các tế bào này được thực hiện theo phương thức *symplast* (qua hệ thống chất nguyên sinh xuyên qua các sợi liên bào) và *apoplast* (qua hệ thống mao quản trong thành vách tế bào) tương tự như sự vận chuyển của các ion khoáng trong các tế bào sống. Hai phương thức vận chuyển này diễn ra đồng thời trong lá. Ở một số thực vật (cây ẩm sinh), sự vận chuyển *symplast* là ưu thế; còn ở một số thực vật khác (cây trung sinh) thì ưu thế thuộc về *apoplast*...

**\* Điều kiện cần thiết cho sự vận chuyển các chất đồng hóa trong nhu mô**

- **Điều quan trọng là việc ngăn chặn** các chất được vận chuyển khỏi sự trao đổi chất của chính các tế bào đó để bảo toàn nồng độ của chúng trong dòng vận chuyển. Điều đó được thực hiện do việc rút ngắn thời gian tiếp xúc giữa các chất vận chuyển và các trung tâm trao đổi chất của các tế bào nhu mô.

- **Năng lượng:** Sự vận chuyển các chất đồng hóa qua các tế bào nhu mô lá rất cần năng lượng của quá trình trao đổi chất cung cấp. Do vậy, nếu thiếu oxi thì ức chế hô hấp và ức chế sự vận chuyển.

- **Tuổi của lá và của các tế bào nhu mô lá** cũng ảnh hưởng đến tốc độ vận chuyển. Tốc độ vận chuyển giảm dần theo tuổi của lá. Lá càng già thì tốc độ vận chuyển càng chậm.

- **Các loại thực vật khác nhau:** Tốc độ vận chuyển các chất đồng hóa trong các tế bào nhu mô lá là rất khác nhau tùy theo loại cây trồng khác nhau. Ví dụ như với cây nho thì chất hữu cơ đi từ nhu mô lá đến mạch libe của lá chỉ mất 2 - 3 phút, ở cây ngô là 10 phút. Với cây thuốc lá thì trong khoảng 3 giờ đã có 46% chất đồng hóa ra khỏi lá, còn ở lúa mì thì trong 24 giờ đã có 20 - 80% sản phẩm quang hợp đi ra khỏi lá .

Tốc độ vận chuyển các chất đồng hóa ngoài việc phụ thuộc vào loại cây và tuổi lá thì còn phụ thuộc vào *nhu cầu và khả năng sử dụng* của các mô lân cận...

### 3. SỰ VẬN CHUYỂN CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA Ở KHOẢNG CÁCH XA

Sự vận chuyển các chất hữu cơ ở khoảng cách xa cũng tương tự như sự vận chuyển nước xa được tiến hành với khoảng cách rất xa có thể đến hàng chục mét và được thực hiện trong mô chuyên hóa cho sự vận chuyển các chất hữu cơ. Đó là hệ thống libe (floem). Sự xuất hiện mô dẫn libe đánh dấu sự tiến hóa của thế giới thực vật. Nó chỉ được xuất hiện trong thực vật có mô dẫn như dương xỉ, khò tử và bí tử.

#### 3.1. Cấu trúc của hệ thống libe

Hệ thống libe bao gồm nhiều loại tế bào khác nhau về hình thái, cấu trúc và chức năng. Đó là các tế bào rây, tế bào kèm và tế bào nhu mô libe, trong đó, tế bào rây đóng vai trò chủ yếu trong sự vận chuyển các chất đồng hóa.

\* *Hệ thống mạch rây được cấu tạo như sau:*

##### - Các tế bào rây

Tế bào rây là đơn vị cơ sở cấu tạo nên mạch rây. Chúng là các tế bào chuyên hóa cao có cấu tạo rất đơn giản: không có chất nguyên sinh thực thụ, không nhân, không ty thể và rất ít các bào quan khác. Có các sợi protein chạy dọc theo tế bào để làm cầu cho các chất hữu cơ chạy qua... (Hình 5.2)

##### - Ống rây

Các tế bào rây nối với nhau theo chiều dọc liên tục suốt chiều dài của bó mạch. Giữa các tế bào có vách ngăn và trên vách ngăn có nhiều lỗ rây. Các lỗ rây có đường kính 0,1 - 5  $\mu$ m và chiếm khoảng 50% diện tích của vách ngăn. Các tế bào rây nối nhau thành hệ thống thông suốt tạo nên đơn vị vận chuyển cơ bản là *ống rây*. Đường kính ống rây ở thực vật bí tử khoảng 20 - 30  $\mu$ m. Số lượng ống rây trong mạch libe là rất lớn. Các ống rây chiếm 20% mạch libe và trên 1  $\text{cm}^2$  bản rây có khoảng 3 - 7 x 10<sup>4</sup> ống rây.

- **Các sợi protein** xuyên qua các lỗ rây trên bản rây nối liền các tế bào rây thành một chuỗi thông suốt dọc theo ống rây làm phương tiện cho các chất hữu cơ vận chuyển qua ống rây... Cấu trúc đặc biệt này tạo điều kiện cho các chất hữu cơ vận chuyển dễ dàng trong mạch rây.



### **\* Tế bào kèm**

#### **- Đặc điểm tế bào kèm**

Tế bào kèm là những tế bào có kích thước nhỏ tiếp xúc với tế bào rây và cũng đóng góp một phần quan trọng trong vận chuyển chất hữu cơ. Khác với tế bào rây, các tế bào kèm có nguyên sinh chất đậm đặc, có nhân to, giàu các bào quan đặc biệt là có nhiều ty thể, không bào rất nhỏ...

#### **- Nguồn gốc và chức năng của tế bào kèm**

Tế bào rây và tế bào kèm được sinh ra từ tế bào mẹ tượng tầng, sau đó chúng phân hóa theo hai hướng có cấu trúc và chức năng khác nhau nhưng luôn đi kèm nhau và hỗ trợ cho nhau. Tế bào rây đảm nhiệm chức năng vận chuyển chất đồng hóa nhanh nhất và hiệu quả nhất, còn tế bào kèm đảm bảo năng lượng cho tế bào rây vận chuyển, gây ảnh hưởng của nhân lên quá trình vận chuyển trong mạch rây và ngăn chặn sự tiêu hao chất hữu cơ trong quá trình vận chuyển.

### **\* Tế bào nhu mô libe**

Đây cũng là một trong những thành viên của hệ thống dẫn. Chúng nằm cạnh tế bào kèm và liên hệ với tế bào kèm bằng các sợi liên bào. Nhu mô libe là nơi chuyển tiếp của các chất đồng hóa trước khi đi vào mạch dẫn...

#### **\* Tính chất chuyên hóa của hệ thống libe**

Nhìn vào cấu trúc, chúng ta có cảm giác như các tế bào rây là những tế bào đã thoái hóa (không nhân, ít bào quan, chất nguyên sinh còn lại các sợi mảnh...); nhưng thực chất chúng là những tế bào đã chuyên hóa cao cho sự vận chuyển để đạt hiệu quả cao nhất. Sự chuyên hóa đó được minh chứng như sau:

- Không có nhân tức là không có quá trình tổng hợp proten nên không huy động các axit amin trong dịch vận chuyển, nồng độ axit amin được bảo toàn và ổn định.

- Không có ty thể tức là không có khả năng sử dụng đường vào hô hấp để bảo toàn nồng độ đường trong dịch vận chuyển.

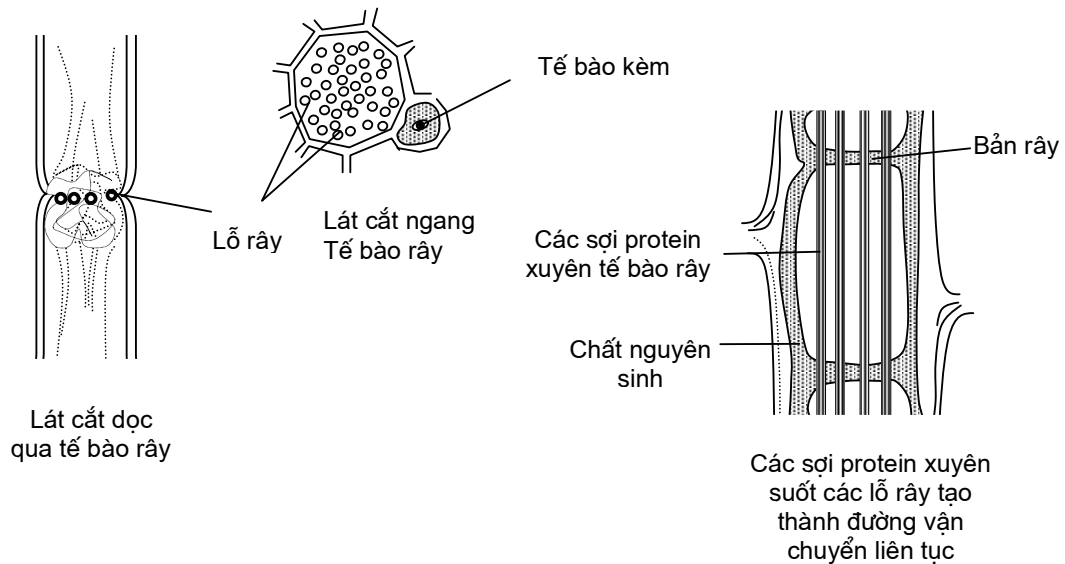
- Các sợi protein xuyên suốt tạo ra kênh vận chuyển vật chất nhanh nhất và hiệu quả nhất.

- Tế bào kèm nằm cạnh tế bào rây để gây ảnh hưởng của nhân lên tế bào rây và cung cấp năng lượng cho sự vận chuyển tích cực trong tế bào rây (chúng có nhân to và nhiều ty thể).

- Sản phẩm vận chuyển chủ yếu là đường sacarose mà không phải là đường khử (glucose) để tránh sự sử dụng đường khử vào quá trình oxi hóa trong quá trình vận chuyển có thể làm giảm nồng độ đường...

- Tế bào rây có hàm lượng ion  $K^+$  rất cao gây ra sự chênh lệch điện thế giữa hai phía của bản rây giúp cho sự vận chuyển dễ dàng...Đặc trưng này liên quan đến cơ chế vận chuyển.

Tất cả những đặc điểm cấu trúc của hệ thống libe đó đã chứng minh rằng cấu trúc hệ thống mạch rây là một cấu trúc hoàn chỉnh và tiến hóa để đảm bảo cho sự vận chuyển chất hữu cơ một cách nhanh nhất và hiệu quả nhất, giảm thiểu sự tiêu hao chất hữu cơ trong quá trình vận chuyển, bảo toàn được dòng vận chuyển chất hữu cơ trong mạch floem.



Hình 5.2. Cấu trúc của các yếu tố mạch rây

### 3.2. Các chất được vận chuyển trong floem

Các tài liệu hiện nay về thành phần và bản chất các chất tham gia vào vận chuyển trong mạch rây thu được bằng hai phương pháp:

- Phân tích dịch chảy của mạch rây
- Sử dụng đồng vị phóng xạ ( $^3H$  và  $^{14}C$ ) để theo dõi sự vận chuyển của các sản phẩm quang hợp.

#### \* Phương pháp lấy nhựa cây

Để thu dịch nhựa cây trong floem cho việc phân tích hóa học, người ta thường sử dụng một loại rệp chích hút nhựa cây. Loại rệp này có khả năng xuyên vỏ của nó qua vỏ cây đến tận mạch rây để hút nhựa cây. Cơ thể của chúng bị loại bỏ còn vòi của chúng

được giữ nguyên trên cành cây. Dưới tác dụng của áp suất trong mạch rây mà dịch nhựa cây được ép chảy tràn ra ngoài.

**\* Thành phần hoá học của dịch vận chuyển**

Khi phân tích hóa học dịch nhựa cây, ta thu được các dẫn liệu sau:

**- Gluxit**

Có khoảng 90% các chất tham gia vận chuyển là gluxit, trong đó đường sacarose chiếm đến 95 - 98% tổng số đường vận chuyển. Sacarose không phải đường khử nên không tham gia vào oxi hóa trên con đường vận chuyển, bảo toàn hàm lượng đường trong mạch floem.

Ngoài ra còn một lượng nhỏ đường glucose và fructose. Nồng độ đường trong dịch floem là khá đậm đặc, khoảng 7 - 25% (tương đương 0,2 - 0,7 M).

Ở nhiều thực vật, phân tử xacarose có thể kết hợp với một hay một số phân tử galactose để tạo nên các dạng đường khác nhau tham gia dòng vận chuyển như rafinose, stachyose, verbascose...

**- Các chất khác**

Ngoài gluxit là thành phần chính thì còn có một số chất khác cũng tham gia vào vận chuyển như một số axit amin (axit glutamic, axit asparagic...), một số amit (glutamin, asparagin...), một số axit hữu cơ (axit xitric, axit  $\alpha$ -xetoglutaric...), các nguyên tố khoáng (P, K, Mg, Ca, Na, Fe, Zn, Mn, Cu, Mo...), các phytohocmon (IAA, GA, ABA, xytokinin...), một số protein, axit nucleic, các vitamin, enzym và cả các virus, vi khuẩn...

**Bảng 5.1. Thành phần và hàm lượng một số chất trong dịch floem của cây đậu *Ricinus communis* (Hall và Baker, 1972)**

Các chất vận chuyển	Hàm lượng (mg.ml <sup>-1</sup> )
Đường	80,0 - 106,0
Axit amin	5,2
Axit hữu cơ	2,0 - 3,2
Protein	1,45 - 2,20
Cl	0,355 - 0,675
P	0,350 - 0,550
K	2,3 - 4,4
Mg	0,009 - 0,122

### 3.3. Tốc độ của các chất đồng hóa trong mạch libe

- **Tốc độ vận chuyển**

Năm 1928, Masson và Haskell đã công bố tốc độ vận chuyển của các chất trong mạch libe ở cây bông là 60 cm / giờ, xấp xỉ 40 000 lần tốc độ khuếch tán của đường tự do trong dung dịch nước.

Về sau người ta sử dụng phương pháp đồng vị phóng xạ đánh dấu sản phẩm vận chuyển ( $^3\text{H}$ ,  $^{14}\text{C}$ ,  $^{32}\text{P}$ ) hoặc các chất màu phát huỳnh quang để nghiên cứu tốc độ vận chuyển các chất trong mạch libe. Tốc độ vận chuyển các chất trong mạch rây có thể dao động từ 30 đến 150 cm/ giờ, một số trường hợp còn cao hơn.

**Bảng 5.2. Một vài số liệu về tốc độ vận chuyển của các chất hữu cơ trong mạch libe của một số cây trồng**

Các cây trồng	Tốc độ (cm / giờ)	Nguồn tài liệu
Đậu ( <i>Phaseolus</i> )	87	Bidduer, Cory, 1957
Đậu tương ( <i>Glycine</i> )	130 - 300	Nelson, Gorman, 1957
Bông ( <i>Gossipium</i> )	60	Mason, Haskell, 1926
Lúa mì ( <i>Triticum</i> )	87 - 90	Vardlow, 1965
Khoai tây ( <i>Solanum tuberosum</i> )	28 - 80	Mokronosov, 1961
Củ cải đường ( <i>Repa vulgaris</i> )	54	Geiger, 1969
Bí ngô ( <i>Cucurbita pepo</i> )	28	
Mía ( <i>Saccharum</i> )	42 - 150	Hatt, 1963

\* Như vậy là tốc độ vận chuyển các chất hữu cơ ở **các thực vật khác nhau** là rất khác nhau. Người ta nhận thấy rằng các chất không có nguồn gốc sinh học thì có tốc độ vận chuyển chậm hơn các chất đồng hóa 2 - 3 lần (ví dụ như các chất điều hòa sinh trưởng tổng hợp so với các phytohoecmon trong cây).

\* Tốc độ vận chuyển các sản phẩm đồng hóa còn phụ thuộc vào **tuổi cây và nhu cầu các sản phẩm đồng hóa**. Tốc độ vận chuyển giảm dần theo tuổi, nhưng trong giai đoạn ra hoa thì tốc độ vận chuyển tăng lên do nhu cầu tăng với các chất đồng hóa..

### 3.4. Cơ chế vận chuyển trong mạch libe

Từ trước đến nay có nhiều giả thuyết đưa ra để giải thích cơ chế dòng vận chuyển vật chất trong mạch libe, nhưng chưa có một quan điểm nào giải thích một cách thoả đáng.

Trên quan điểm năng lượng, có thể chia thành hai nhóm quan điểm: sự vận chuyển bị động không đòi hỏi năng lượng và sự vận chuyển tích cực cần cung cấp năng lượng.

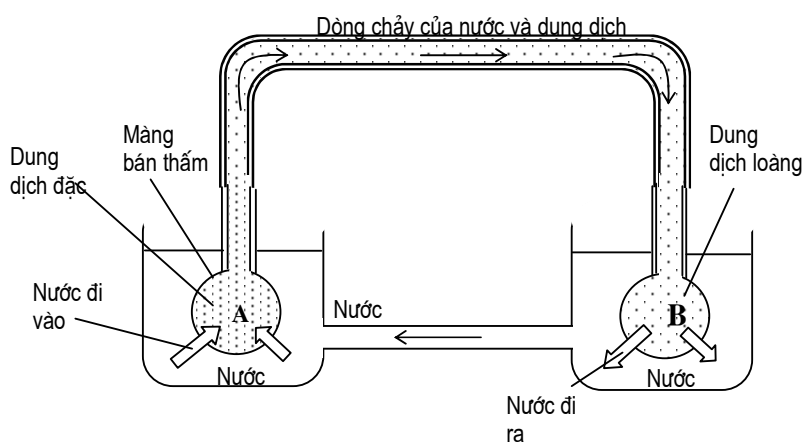
#### \* Sự vận chuyển bị động

##### - Sự khuếch tán

Quan điểm giải thích sự vận chuyển trong mạch libe là quá trình khuếch tán đơn giản các chất đồng hoá từ nơi có nồng độ cao (cơ quan đồng hóa) đến nơi có nồng độ thấp hơn (các cơ quan sử dụng). đây là quá trình tự diễn ra mà không cần cung cấp năng lượng. Tuy nhiên, quan điểm này không được đồng tình vì ngay từ năm 1928, Mason và Maskell đã chỉ ra tốc độ khuếch tán của đường xacaroza trong mạch libe nhanh hơn tốc độ khuếch tán của đường này tự do trong dung dịch nước là 40000 lần.

*Giả thuyết “dòng áp suất”*: Năm 1930, Munch đã đưa ra một quan điểm được thừa nhận rộng rãi để giải thích cơ chế vận hành của dòng vật chất trong mạch libe gọi là dòng áp suất.

+ Mô hình vật lý: Hình 5.3 chỉ ra một mô hình vật lý giải thích sự vận hành của các chất theo quy luật thẩm thấu. Có hai bình cầu A và B mà vật liệu của thành bình có tính bán thấm. A và B nối với nhau bằng ống thủy tinh C. Bình A chứa dung dịch xacaroza đậm đặc còn bình B chứa dung dịch đường loãng hơn. Cả hai bình đều nhúng vào trong nước.



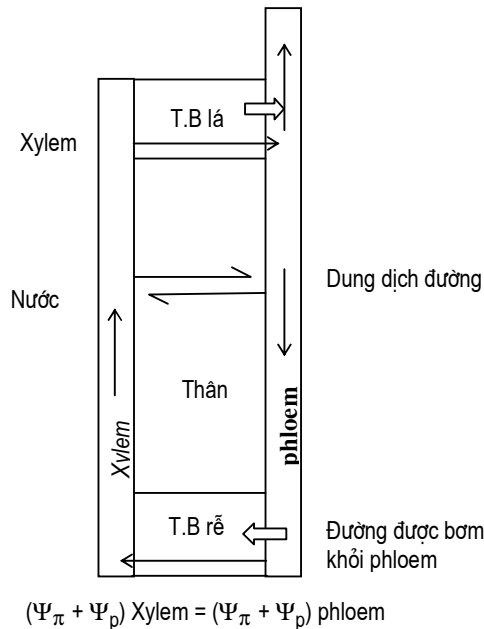
**Hình 5.3. Mô hình về hệ thống vận chuyển vật chất theo lý thuyết “dòng áp suất”**

Sự vận hành của hệ thống này theo quy luật thẩm thấu. Nước sẽ đi từ ngoài vào bình A có thể nước thấp hơn nhiều. Thế tích và áp suất thuỷ tĩnh tăng lên trong bình A gây nên sự vận chuyển của xacaroza từ A sang B qua ống C. Áp suất thuỷ tĩnh trong bình B cũng tăng lên và đẩy nước trong bình ra ngoài. Nước từ ngoài lại xâm nhập vào bình A và một “dòng áp suất” được phát triển từ A đến B mang theo dung dịch xacaroza. Dòng chảy này tiếp tục cho đến khi nồng độ xacaroza trong A và B bằng nhau và áp suất toàn hệ thống cân bằng.

Nếu có sự chênh lệch nồng độ thì hệ thống vẫn vận hành.

+ Mô hình về hệ thống vận chuyển trong cây (Hình 5.4):

Lực vận động của hệ thống này là áp suất trương P xuất hiện trong các tế bào quang hợp. Do quang hợp mà nồng độ đường trong các tế bào quang hợp tăng lên gây nên sự hút nước thẩm thấu từ các tế bào xung quanh và từ xylem vào tế bào quang hợp. Do áp suất tăng lên nên dung dịch đường được đẩy vào mạch libe. Ở tận cùng của hệ thống vận chuyển, một phần lớn các chất đồng hoá được sử dụng cho quá trình sinh trưởng và các hoạt động sống của cây nên nồng độ đường ở đó giảm xuống. Lượng nước dư thừa được đẩy vào xylem tạo nên dòng nước đi theo chiều ngược lại và hệ thống được khép kín.



Hình 5.4. Sơ đồ về sự vận chuyển trong mạch libe theo quan điểm “dòng áp suất”

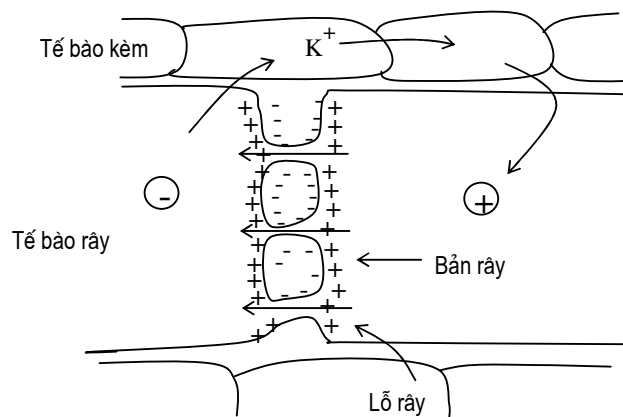
Đây là một hệ thống tự diễn ra một cách liên tục mà không cần cung cấp năng lượng. Các tế bào đồng lá quang hợp sẽ bổ sung đường thường xuyên vào hệ thống và các cơ quan tiêu thụ sử dụng đường cho các hoạt động sống nên hàm lượng đường luôn giảm ở đầu tiêu thụ. Sự chênh lệch nồng độ đường giữa cơ quan đồng hoá và cơ quan tiêu thụ là động lực cho dòng áp suất được hình thành thường xuyên giữa chúng.

Tuy nhiên, quan điểm dòng áp suất cũng tồn tại một số vấn đề. Hệ thống libe là những tế bào sống có vách năn, có các sợi protein xuyên suốt nên sự vận chuyển sẽ bị ngăn cản chứ không thông suốt như trong mô hình; mặt khác, cơ chế này không thể giải thích sự vận chuyển có thể cả hai hướng trong mạch libe.

**\* Sự vận chuyển tích cực**

Quan điểm về sự vận chuyển tích cực được ủng hộ là lý thuyết về điện thẩm thấu của dòng vận chuyển trong mạch libe. Quan điểm này đã được Fenson (1957) đề xướng và được Spanner hoàn chỉnh trong trường hợp về sự tham gia của ion  $K^+$  trong tế bào rây.

Theo quan niệm này thì hai phía của bản rây có sự phân cực: Một phía mang điện dương và một phía mang điện âm. Để có được sự phân cực này, một phía của bản rây có sự hấp thu ion  $K^+$  và phía kia thì tiết  $K^+$ . Quá trình trao đổi ion  $K^+$  được thực hiện thông qua tế bào kèm. Kết quả là tạo nên một gradient điện thế và nhờ đó mà các chất được thẩm thấu qua các lỗ rây từ tế bào rây này đến tế bào rây khác... Năng lượng cần cho sự vận động của ion  $K^+$  từ tế bào rây đến tế bào kèm và ngược lại để tạo nên gradient điện thế. Năng lượng ATP này được cung cấp bởi hoạt động hô hấp của các tế bào kèm.



**Hình 5.5. Sơ đồ giải thích về lý thuyết điện thẩm thấu của dòng vận chuyển libe**

Một vấn đề đặt ra là việc giữ lại đường xacaroza trong mạch rây trong quá trình vận chuyển mà không bị khuếch tán ra khỏi mạch rây trong khi các chất khác thì có thể

khếch tán tự do ra vào mạch rây theo quy luật khuếch tán và thẩm thấu. Đây là một đặc trưng quan trọng của vận chuyển trong libe. Để duy trì nồng độ đường trong mạch rây chống lại gradient nồng độ trong và ngoài mạch rây, việc cung cấp năng lượng ATP là rất cần thiết... Mặt khác, trong trường hợp các cơ quan sử dụng có nồng độ đường cao như vận chuyển về cơ quan dự trữ chẳng hạn, quá trình vận chuyển ngược gradient nồng độ như vậy cần phải được cung cấp năng lượng...

Chính vì vậy mà để duy trì hệ thống libe vận hành tốt thì sự trao đổi chất của các tế bào kèm là đặc biệt quan trọng.

#### **4. PHƯƠNG HƯỚNG VẬN CHUYỂN VÀ PHÂN BỐ CÁC CHẤT ĐỒNG HÓA TRONG CÂY**

Các chất đồng hóa được tạo nên trong các cơ quan quang hợp (lá và các bộ phận xanh). Một phần chất hữu cơ được sử dụng vào hô hấp để cung cấp năng lượng cho hoạt động sống của chính tế bào đồng hóa, một phần được sử dụng để duy trì và tạo mới bộ máy quang hợp và các cơ quan khác, còn đại bộ phận chúng được vận chuyển đến các cơ quan sử dụng và đặc biệt là tích lũy vào các cơ quan dự trữ tạo nên năng suất kinh tế của cây trồng.

##### **4.1. Phương hướng vận chuyển và phân bố**

###### **\* Phương pháp nghiên cứu**

Người ta có thể sử dụng đồng vị phóng xạ  $^{14}\text{CO}_2$  cho lá quang hợp hay đánh dấu vào đường vận chuyển. Sau một thời gian vận chuyển của các chất đồng hóa có đánh dấu phóng xạ, ta thu hoạch các bộ phận của cây, sấy khô rồi xác định hoạt tính phóng xạ của các sản phẩm và từ đó biết được phương hướng vận chuyển và phân bố của chúng trong cây.

###### **\* Sơ đồ vận chuyển và phân bố**

Sự vận chuyển và phân bố, tích lũy các chất đồng hóa trong cây không phải xảy ra một cách ngẫu nhiên mà trái lại nó diễn ra theo một sơ đồ chính xác cho đa số thực vật. Tuy nhiên, sơ đồ vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ trong cây cũng có thể thay đổi trong quá trình sinh trưởng, phát triển của cây và có ảnh hưởng đáng kể lên sự phát sinh hình thái và hình thành năng suất của các cây trồng. Sơ đồ chung là chất đồng hoá được vận chuyển từ nguồn tạo ra chúng đến nơi tiêu thụ (nơi chứa).

- **Nguồn (source)** là nơi sản xuất và cung cấp chất đồng hoá mà chủ yếu là cơ quan quang hợp như lá và các bộ phận chứa diệp lục (thân, quả, một số bộ phận của hoa...). Chúng tạo ra các chất hữu cơ cho quá trình vận chuyển trong cây. Ngoài ra trong giai đoạn nảy mầm, hạt và củ cũng là nơi cung cấp chất dinh dưỡng cho rễ non, chồi non mới hình thành nên có thể xem chúng như là nguồn cung cấp chất hữu cơ.



Các chỉ tiêu diện tích lá và cường độ quang hợp của cây là các chỉ số đánh giá sự phát triển và quy mô của nguồn (source). Vì vậy, các biện pháp tăng diện tích lá và hoạt động quang hợp là tăng khả năng sản xuất và cung cấp chất đồng hoá của nguồn tích lũy về cơ quan kinh tế (sink).

- **Nơi chứa (sink)** là tất cả các cơ quan, bộ phận của cây cần chất dinh dưỡng và đón nhận chất dinh dưỡng từ nguồn vận chuyển đến. Các cơ quan còn non đang sinh trưởng mạnh, hoa quả và đặc biệt là các cơ quan dự trữ như hạt, củ, quả... là những cơ quan hấp dẫn chất hữu cơ từ nguồn về nhiều nhất. Một bộ phận lớn các chất hữu cơ sẽ tập trung vào cơ quan dự trữ để hình thành nên năng suất kinh tế của cây trồng. Vì vậy, các cơ quan dự trữ là nơi chứa chất đồng hóa quan trọng nhất của cây trồng. Năng suất cây trồng là nơi chứa (sink) cuối cùng của cây trồng.

#### **4.2. Các yếu tố chi phối hoạt động của nguồn và nơi chứa**

##### **\* Vị trí của lá (nguồn) và cơ quan tiếp nhận chất đồng hóa (nơi chứa)**

- Với nhiều thực vật, trong những giai đoạn đầu thì lá là cơ quan sản xuất chất đồng hóa và cung cấp trực tiếp cho các cơ quan tiếp nhận chất đồng hóa gần nhất. Vì vậy, sơ đồ vận chuyển và phân bố chung là những lá phía dưới sẽ cung cấp chất dinh dưỡng cho hệ thống rễ nên chất hữu cơ được vận chuyển xuống dưới; những lá phía trên thì ngược lại cung cấp chất dinh dưỡng cho chồi và các bộ phận trên chúng; còn các lá nằm giữa thì các chất đồng hóa có thể được vận chuyển theo hai hướng: lên trên và xuống dưới.

- Tuy nhiên, có một số thực vật không phân biệt vị trí các lá trong cây. Tùy theo điều kiện cụ thể mà chất hữu cơ được tạo nên trong chúng có thể vận chuyển hướng góc hay hướng ngọn mà chủ yếu do nhu cầu chất dinh dưỡng của các cơ quan.

##### **\* Các giai đoạn sinh trưởng và phát triển của cây**

##### **- Các cây đang nảy mầm**

Lá mầm vừa là nguồn chất dự trữ và vừa có khả năng quang hợp tạo ra chất đồng hóa (nguồn). Mầm rễ là cơ quan tiêu thụ chất hữu cơ (sink) và do đó dòng chất hữu cơ sẽ được vận chuyển từ lá mầm về rễ.

- **Trong quá trình hình thành và phát triển của lá** thì những lá non ban đầu là nơi hấp dẫn chất đồng hóa đến từ các lá già hơn để sinh trưởng và đóng vai trò là cơ quan tiếp nhận. Nhưng rồi các lá đó có thể quang hợp để tự túc được chất hữu cơ cho chính mình và sau đó chúng lại là nguồn cung cấp chất hữu cơ cho các lá non và các cơ quan khác. Bây giờ, chúng đóng vai trò là nguồn.

- **Trong thời kỳ sinh trưởng sinh dưỡng** thì các chất hữu cơ từ lá sẽ được ưu tiên vận chuyển đến cho các trung tâm đang sinh trưởng mạnh như các chồi non, lá non, rễ non... Phương hướng vận chuyển và phân bố chất đồng hóa trong giai đoạn này luôn thay

đổi theo nhu cầu chất dinh dưỡng của các cơ quan. Những cơ quan nào sinh trưởng mạnh thì dòng chất hữu cơ sẽ chảy về đó.

- **Khi chuyển từ giai đoạn sinh trưởng các cơ quan dinh dưỡng sang giai đoạn hình thành và phát triển cơ quan sinh sản** thì các cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ như hoa, quả, hạt, củ, căn hành... chính là những trung tâm thu hút chất dinh dưỡng từ tất cả các bộ phận của cây đặc biệt từ các lá quang hợp, đồng thời làm nghèo dinh dưỡng ở các cơ quan dinh dưỡng, do đó mà làm chậm hoặc ngừng sinh trưởng của chúng. Đây là bước ngoặt trong mối quan hệ giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản, cơ quan dự trữ mà phần ưu tiên thuộc về các cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ. Đây là giai đoạn quan trọng nhất và phương hướng vận chuyển và phân bố chất đồng hóa rõ rệt nhất: Các chất đồng hoá đi từ cơ quan dinh dưỡng đến cơ quan sinh sản và sau đó đến cơ quan dự trữ.

- **Ý nghĩa:** Những hiểu biết trên có ý nghĩa trong việc điều khiển dòng chất hữu cơ từ cơ quan quang hợp về cơ quan sinh sản và dự trữ để tăng năng suất kinh tế. Ví dụ, tất cả các sản phẩm của các lá đồng của lúa sẽ được vận chuyển về bông hạt, nên cần có biện pháp nuôi đồng, kéo dài tuổi thọ của lá đồng. Trong thời kỳ hình thành cơ quan kinh tế thì cần có các biện pháp tác động để huy động các chất hữu cơ ở tất cả các cơ quan tập trung về cơ quan kinh tế...

**\* Mối quan hệ giữa nguồn chất đồng hóa và các cơ quan tiêu thụ (nơi chứa)**

- Quan hệ giữa nguồn và nơi chứa rất mật thiết với nhau. Diện tích lá và hoạt động của bộ máy quang hợp là khả năng có được của nguồn chất đồng hóa, còn kích thước và hoạt động của các cơ quan dự trữ như bông hạt, củ, quả... là nơi chứa các chất đồng hóa.

- Giữa nguồn và sức chứa phải tồn tại một tỷ lệ thích hợp. Nếu diện tích lá cao mà bông hạt ít hay ít củ thì hoạt động quang hợp tạo nên chất hữu cơ sẽ bị giảm. Chẳng hạn, khi ta cắt bớt bông lúa, hay ngắt bớt củ khoai tây thì hoạt động quang hợp của bộ lá bị giảm xuống ngay. Chính vì vậy mà nhìn vào bộ lá (nguồn) của một quần thể cây trồng ta có thể dự đoán sơ bộ năng suất (nơi chứa) của quần thể cây trồng đó. Chính vì vậy, để đạt được năng suất cây trồng cao thì cần phải có biện pháp tác động làm tăng bộ máy quang hợp và tăng khả năng hoạt động quan hợp của chúng.

- **Biện pháp điều chỉnh:** Để tăng diện tích lá ta cần sử dụng giống có cấu trúc bộ lá thích hợp, sử dụng phân bón, nước, bố trí mật độ trồng hợp lý và phòng trừ sâu bệnh hại lá. Cũng có thể bón phân kali hoặc vi lượng để tăng dòng vận chuyển chất hữu cơ về cơ quan kinh tế. Đây chính là các biện pháp điều chỉnh mối quan hệ giữa nguồn và nơi chứa tốt nhất. Cần chọn tạo các giống cây trồng mà mối quan hệ giữa nguồn và nơi chứa đạt mức độ tối ưu.

**\* Sự điều chỉnh của các phytohormon**

- Phytohormon là các chất hữu cơ được tổng hợp trong các cơ quan nhất định của cây và đi vào mạch libe để vận chuyển đến tất cả các bộ phận trong cây để tham gia vào điều chỉnh quá trình sinh trưởng phát triển của cây.

- Ngoài vai trò điều chỉnh quá trình sinh trưởng và phát triển của cây, chúng cũng có vai trò nhất định trong việc điều chỉnh dòng vận chuyển chất hữu cơ đến cơ quan sử dụng. Các cơ quan non đang sinh trưởng tập trung các chất kích thích sinh trưởng (auxin, gibberelin, xytokinin) với hàm lượng cao thì cũng là những trung tâm thu hút chất hữu cơ về mình. Hiện tượng ưu thế ngọn đứng trên quan điểm hocmon có thể hiểu rằng do tập trung hàm lượng auxin cao trong chồi ngọn nên thu hút các chất dinh dưỡng tập trung về chồi ngọn và làm nghèo dinh dưỡng trong các chồi bên nên các chồi bên ngừng sinh trưởng.

- Rất nhiều thí nghiệm xử lý đồng vị phóng xạ ( $^{14}\text{C}$ ) kết hợp xử lý các chất hocmon đã chứng minh rằng những cơ quan có xử lý auxin (hoặc xytokinin) thì đường sacaroza tập trung hàm lượng cao hơn. Nếu xử lý auxin thì chồi ngọn tập trung nhiều sacaroza, còn xử lý xytokinin thì sacaroza tập trung vào chồi bên nhiều hơn. Kết quả đó lý giải phần nào bản chất của hiện tượng ưu thế ngọn.

## 5. ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC NHÂN TỐ NGOẠI CẢNH LÊN SỰ VẬN CHUYỂN VÀ PHÂN BỐ CÁC CHẤT ĐỒNG HOÁ TRONG CÂY

Trong các phần trên, chúng ta đã nghiên cứu một số yếu tố được xem là nội tại ảnh hưởng lên quá trình vận chuyển và phân bố các chất đồng hóa trong cây như cấu trúc của mạch libe, quan hệ giữa nguồn và nơi chứa chất đồng hóa, các giai đoạn sinh trưởng, phát triển của cây, các phytohocmon... Dưới đây chúng ta sẽ xem xét một số các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến quá trình này (ánh sáng, nhiệt độ, nước, dinh dưỡng khoáng...).

### 5.1. Ánh sáng

- Ánh sáng ảnh hưởng đến quang hợp tạo nên các chất đồng hoá tham gia vào vận chuyển trong mạch libe.

- Ánh sáng có tác dụng kích thích dòng vận chuyển chất hữu cơ ra khỏi lá. Ở ngoài sáng, tốc độ vận chuyển các chất đồng hoá trong libe nhanh hơn ở trong tối.

- Vì vậy, nếu trong thời kỳ hình thành cơ quan kinh tế mà có thời gian chiếu sáng dài và cường độ ánh sáng mạnh thì quá trình tích lũy vào cơ quan kinh tế mạnh mẽ hơn và năng suất kinh tế tăng. Nếu trong thời gian trở và làm hạt của cây lúa gặp phải thời tiết âm u thì năng suất chắc chắn giảm mạnh. Do đó khi bố trí thời vụ cho cây trồng, ta phải quan tâm đến vấn đề này sao cho lúc cây ra hoa kết quả phải gặp ánh sáng chan hoà.

Tuy nhiên, ảnh hưởng của ánh sáng luôn kèm theo ảnh hưởng của nhiệt độ nữa.

### 5.2. Nhiệt độ

#### \* *Nhiệt độ thấp*

Nhiệt độ hạ thấp sẽ ức chế tốc độ vận chuyển các chất trong cây là do:

- Nhiệt độ thấp trước hết làm tăng độ nhớt của dòng vận chuyển và cả độ nhớt của các sợi protein trong tế bào rây nên cản trở tốc độ dòng vận chuyển vật chất.

- Nhiệt độ thấp còn làm giảm hô hấp của mô libe đặc biệt của tế bào kèm dẫn đến thiếu năng lượng cung cấp cho sự vận chuyển tích cực của các tế bào rây trong hệ thống vận chuyển.

- Chính vì vậy, lúc ra hoa kết quả mà gặp nhiệt độ thấp thì chẳng những ảnh hưởng đến thụ phấn, thụ tinh mà còn ảnh hưởng đến dòng vận chuyển các chất hữu cơ về cơ quan kinh tế làm giảm năng suất cây trồng.

#### \* **Nhiệt độ tối ưu**

Trong giới hạn nhiệt độ sinh lý, tăng nhiệt độ thì tốc độ vận chuyển các chất đồng hoá trong mạch libe tăng lên. Nhiệt độ tối thích cho quá trình này trùng với nhiệt độ tối thích của quang hợp, khoảng 25 - 30°C. Với nhiệt độ này, ngoài hoạt động quang hợp ra thì các quá trình sinh lý khác cũng đạt được mức độ tối ưu. Đây là điều cần lưu ý khi bố trí thời vụ cho cây trồng.

#### \* **Nhiệt độ quá cao**

Nhiệt độ cao (> 35 - 40°C) sẽ ức chế sự vận chuyển:

- Nhiệt độ quá cao sẽ làm rối loạn hoạt động trao đổi chất của mạch libe và cũng có thể làm biến tính các sợi protein trong tế bào rây.

- Nhiệt độ cao làm tăng hô hấp tiêu hao các chất đồng hoá trong quá trình vận chuyển. Trường hợp này thường gặp vào những ngày hè có nhiệt độ cao nhất là ở những vùng khô hạn ở miền Trung.

- Để tránh tác hại của nhiệt độ cao làm giảm năng suất cây trồng, ngoài bố trí thời vụ thích hợp ra, ta cần chọn các giống chịu nóng để đưa vào trồng ở những vùng nóng hạn.

### **5.3. Nước**

\* **Nước là nhân tố tối cần thiết** vì các chất hữu cơ và vô cơ hoà tan trong nước rồi chảy trong mạch dẫn. Chính vì vậy mà nước không những ảnh hưởng đến tốc độ mà còn ảnh hưởng đến chiều hướng vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây. Nhiều thí nghiệm chứng minh rằng tốc độ vận chuyển trong mạch libe giảm đi 1/3 đến 1/2 lần khi thiếu nước. Thiếu nước thì quang hợp bị giảm mạnh, khí khổng đóng, thoát hơi nước giảm... nên ảnh hưởng đến tốc độ vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ trong cây.

- **Chiều hướng vận chuyển và phân bố** chung là từ nguồn (chủ yếu là từ lá) đến các cơ quan chứa (hoa, quả, hạt, củ...) khi đầy đủ nước. Khi thiếu nước nhiều (gặp hạn) thì xảy ra hiện tượng "**chảy ngược dòng**": chất hữu cơ đi từ cơ quan dự trữ đến các cơ quan dinh dưỡng trong đó có lá. Chẳng hạn lúc lúa trổ và làm hạt mà gặp hạn thì hạt bị lép, lửng, giảm khối lượng 1000 hạt vì chất hữu cơ được rút về nuôi cơ quan dinh dưỡng.

Cây khoai tây gặp hạn thì củ thường nhỏ, còn hạt lạc không được mẩy... Nói chung thiếu nước thì năng suất kinh tế giảm rõ rệt.

- Vì vậy, một biện pháp rất quan trọng làm tăng năng suất kinh tế là bảo đảm đủ nước để huy động dòng chất hữu cơ từ các cơ quan quang hợp tích lũy vào cơ quan kinh tế và hạn chế thiếu nước, nhất là lúc hình thành cơ quan kinh tế.

#### **5.4. Dinh dưỡng khoáng**

Chế độ dinh dưỡng khoáng có ảnh hưởng lớn đến dòng vận chuyển chất đồng hoá. Vai trò của các nguyên tố khoáng trong vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ là:

- Làm tăng đường kính của mạch rây. N, S, P, Ca tham gia thành phần protein, photpholipit, pectat can xi cấu trúc nên các tế bào trong hệ thống mạch rây.

- Tăng hoạt động quang hợp: N, P, S, Mg... tăng cường hình thành bộ máy quang hợp và tăng cường độ quang hợp tạo ra chất đồng hoá.

- K có mặt với hàm lượng cao trong mô libe để điều chỉnh dòng vận chuyển chất hữu cơ trong chúng. Vì vậy, với các cây trồng lấy đường bột như các cây hoà thảo, mía đường, khoai tây, khoai lang... thì bón K là rất có hiệu quả trong việc tăng năng suất kinh tế.

Ngoài K thì các nguyên tố vi lượng đặc biệt là B có ảnh hưởng rõ rệt đến dòng vận chuyển chất hữu cơ trong mạch libe. Thiếu B thì sự vận chuyển bị ức chế.

- Như vậy thì các nguyên tố khoáng dù ở mức độ trực tiếp hay gián tiếp đều có khả năng can thiệp vào dòng vận chuyển và phân bố các chất hữu cơ trong mạch libe. Sử dụng phân khoáng hợp lý là biện pháp tích cực để tăng năng suất cây trồng.

Tóm lại, để nâng cao năng suất kinh tế cho cây trồng thì ta cần có các biện pháp kỹ thuật hợp lý để có thể huy động tối đa dòng chất hữu cơ vận chuyển từ các cơ quan đồng hoá và các cơ quan dinh dưỡng khác về tích lũy ở các cơ quan dự trữ.

#### ***Các biện pháp đó là:***

- *Bố trí thời vụ hợp lý để cây trồng có điều kiện ngoại cảnh tốt nhất (nhiệt độ, cường độ ánh sáng, ẩm độ...), nhất là thời gian hình thành cơ quan kinh tế để quá trình vận chuyển các chất đồng hoá về cơ quan kinh tế thuận lợi nhất.*

- *Bảo đảm đầy đủ nước nhất là trong thời gian hình thành cơ quan kinh tế để tăng tốc độ dòng vận chuyển và vận chuyển đúng hướng.*

- *Sử dụng phân bón hợp lý, chú ý bón đầy đủ phân kali, nhất là với các cây trồng tích lũy đường bột... Có thể sử dụng phân qua lá và phân vi lượng để kích thích dòng vận chuyển...*

- *Sử dụng giống có hệ số kinh tế cao tức có quá trình vận chuyển và tích lũy chất hữu cơ tốt nhất.*

## TÓM TẮT CHƯƠNG 5

■ *Vai trò của sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây: Duy trì mối quan hệ giữa các cơ quan trong cơ thể, bảo đảm khâu lưu thông phân phối vật chất trong cây và quyết định trong việc hình thành năng suất kinh tế.*

■ *Sự vận chuyển gân chất đồng hoá được thực hiện trong các tế bào sống ở khoảng cách gần. Lục lạp là cơ quan sản xuất ra các chất đồng hoá với lượng lớn. Chúng phải đi qua màng lục lạp để ra tế bào chất. Quá trình này phụ thuộc vào tính thấm của màng với các chất này. Các sản phẩm xuất hiện sớm trong quang hợp như các triozophotphat sẽ thấm qua màng nhanh hơn. Các chất hữu cơ tiếp tục đi qua các tế bào đồng hoá để vào mạch libe nhờ hệ thống apoplast và symplast.*

■ *Cấu trúc và chức năng của hệ thống vận chuyển xa-hệ thống libe*

- *Tế bào rây tạo nên ống rây suốt chiều dài mạch dẫn làm nhiệm vụ vận chuyển chất đồng hoá.*

- *Tế bào kèm nằm cạnh tế bào rây gây ảnh hưởng về nhân và cung cấp năng lượng cho hoạt động vận chuyển của tế bào rây.*

- *Tế bào nhu mô libe cạnh tế bào kèm là cầu nối trung gian giữa các tế bào đồng hoá và mạch rây. Cấu trúc mạch rây có tính chuyên hoá rất cao đảm bảo vận chuyển chất đồng hoá nhanh nhất và có hiệu quả nhất..*

■ *Về cơ chế, sự vận chuyển trong mạch libe được giải thích theo lý thuyết vận chuyển thụ động hay tích cực. Cơ chế thụ động dựa trên mô hình vật lý dòng áp suất, còn cơ chế chủ động cần năng lượng chủ yếu dựa trên lý thuyết điện thẩm thấu.*

■ *Vật chất vận chuyển: Trên 90% vật chất vận chuyển trong mạch libe là đường sacarose. Đây không phải là đường khử nên không bị oxi hoá bởi hoạt động trao đổi chất của các tế bào tham gia vận chuyển và bảo toàn được dòng vật chất vận chuyển.*

■ *Tốc độ vận chuyển trong floem là rất nhanh, nhanh hơn nhiều so với tốc độ khuếch tán tự do của đường trong nước. Tốc độ trung bình đạt được là 1 m/ giờ và có thể vận chuyển khoảng 1 đến 15 gam/ cm<sup>2</sup>/giờ qua mạch rây.*

■ *Sơ đồ vận chuyển chất đồng hoá trong mạch libe: từ nguồn (cơ quan tạo ra chất đồng hoá chủ yếu là lá) đến nơi chứa (các cơ quan sử dụng chất đồng hoá, quan trọng nhất là các cơ quan kinh tế). Sơ đồ này có thể thay đổi theo giai đoạn sinh trưởng của cây và chịu tác động của các phytohocmon. Giữa nguồn và nơi chứa chất đồng hoá có mối quan hệ rất mật thiết với nhau.*

■ Các điều kiện ngoại cảnh như ánh sáng, nhiệt độ, nước, chất khoáng... ảnh hưởng đáng kể đến dòng vận chuyển và phân bố chất hữu cơ trong cây. Có thể tác động đến dòng vận chuyển chất đồng hoá trong cây để tăng năng suất kinh tế bằng các biện pháp kỹ thuật cụ thể như bố trí thời vụ, tưới nước, bón phân thích hợp cho các cây trồng...

## CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Vai trò của sự vận chuyển và phân bố vật chất đối với hoạt động sống của cây và năng suất cây trồng?
2. Để cho quang hợp tiến hành thuận lợi thì các sản phẩm quang hợp được vận chuyển ra khỏi lục lạp như thế nào?
3. Trước khi vào mạch libe để tham gia vận chuyển xa thì các chất đồng hoá được vận chuyển trong các tế bào đồng hoá bằng cách nào?
4. Cấu trúc của hệ thống libe: Vai trò của các yếu tố cấu trúc trong hệ thống đối với chức năng vận chuyển chất hữu cơ?
5. Hãy chứng tỏ rằng hệ thống libe là một tổ chức chuyên hoá cao cho sự vận chuyển chất đồng hoá trong cây?
6. Hãy trình bày một số quan điểm giải thích sự vận chuyển các chất đồng hoá trong floem?
7. Sơ đồ vận chuyển và phân bố chất đồng hoá từ nguồn đến nơi chứa - Các yếu tố ảnh hưởng đến hoạt động của sơ đồ này?
8. Các yếu tố ngoại cảnh ảnh hưởng đến sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây. Hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong việc tăng năng suất kinh tế của các cây trồng?
9. Bạn có suy nghĩ gì về thành phần các chất tham gia vận chuyển trong mạch libe và vận tốc vận chuyển của chúng?

## CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM

- Các chất khoáng được vận chuyển trong hệ thống:  
A. Xylem                      B. Floem                      C. A+B                      D. Không tán thành
- Các chất khoáng được vận chuyển chủ yếu trong hệ thống:  
A. Xylem                      B. Floem                      C. A+B                      D. Không tán thành
- Các chất đồng hoá được vận chuyển theo hướng:  
A. Đi lên trong xylem                      B Đi xuống trong floem  
C. A+B                      D. Đi đến cơ quan tiêu thụ
- Vai trò nào của sự vận chuyển và tích lũy chất hữu cơ có ý nghĩa quyết định:  
A. Tăng năng suất cây trồng                      B. Tăng phẩm chất nông sản  
C. Tăng năng suất sinh vật học                      D. Tăng năng suất kinh tế
- Các chất hữu cơ trong cây được vận chuyển chủ yếu trong:  
A. Mạch dẫn                      B. Mạch gỗ                      C. Floem                      D. Xylem
- Chất nào tham gia chủ yếu vào dòng vận chuyển trong mạch libe?  
A. Đường                      B. Axit amin                      C. Glucose                      D. Sacarose
- Chất nào được vận chuyển nhanh nhất qua màng lục lạp?  
A. APG + AIPG                      B. Fructose                      C. Xacarose                      D. Axit amin
- Các chất hữu cơ được vận chuyển trong các tế bào đồng hoá trước khi vào mạch rây nhờ:  
A. Apoplast                      B. Symplast                      C. A+B                      D. Qua không bào
- Đặc trưng nào hoàn toàn không liên quan đến chức năng vận chuyển của tế bào rây?  
A. Không nhân                      B. Không ty thể  
C. Không chất nguyên sinh thực                      D. Không lục lạp
- Vai trò của tế bào kèm trong hệ thống vận chuyển chất đồng hoá:  
A. Cung cấp năng lượng cho tế bào rây                      B. Ngăn chặn sử dụng các chất vận chuyển  
C. Gây ảnh hưởng nhân lên tế bào rây                      D. Quan điểm khác
- Cấu trúc rất đơn giản của tế bào rây nhằm mục đích chính là gì:  
A. Tăng tốc độ vận chuyển                      B. Bảo toàn được các chất vận chuyển  
C. Duy trì khả năng vận chuyển                      D. Quan điểm khác
- Cấu trúc nào của hệ thống libe không ảnh hưởng nhiều đến hiệu quả của sự vận chuyển các chất đồng hoá:  
A. Có các tế bào kèm                      B. Có các tế bào nhu mô libe  
C. Tế bào rây không có nhân                      D. Tế bào rây không có ty thể
- Nguyên tố khoáng nào có khả năng tăng tốc độ vận chuyển trong mạch libe?  
A. N                      B. P                      C. S                      D. K
- Nhiệt độ thấp ức chế dòng vận chuyển trong libe là do:  
A. Độ nhớt dòng vận chuyển tăng                      B. Độ nhớt tế bào rây tăng  
C. Hô hấp giảm                      D. Quan điểm khác
- Vai trò quan trọng nhất của nước trong quá trình vận chuyển chất hữu cơ là:  
A. Dung môi cho các phản ứng                      B. Hoà tan các chất vận chuyển  
C. Đóng mở khí khổng                      D. Gây sức trương cho tế bào rây
- Vai trò của K trong việc tăng năng suất kinh tế:  
A. Tăng quang hợp                      B. Tăng vận chuyển chất đồng hoá  
C. Tăng khả năng chống chịu                      D. Điều chỉnh mở khí khổng
- Vai trò của nước trong việc tăng năng suất kinh tế:  
A. Tăng quang hợp                      B. Tăng vận chuyển chất đồng hoá



- C. Tăng khả năng chống chịu  
D. Điều chỉnh mở khí khổng
18. Khi gặp hạn trong giai đoạn hình thành cơ quan kinh tế thì năng suất kinh tế giảm sút. Nguyên nhân chủ yếu là:  
A. Giảm sút hoạt động quang hợp  
B. Giảm sút dòng vận chuyển  
C. Giảm sút khả năng chống chịu  
D. Giảm sút hoạt động hô hấp
19. Khi cây trồng gặp hạn nặng thì tác hại nào được xem là nghiêm trọng nhất:  
A. Giảm tốc độ dòng vận chuyển  
B. Giảm sút quang hợp  
C. Gây hiện tượng chảy ngược dòng  
D. Mất cân bằng nước
20. Năng lượng cung cấp cho sự vận chuyển của tế bào rây chủ yếu từ:  
A. Tế bào rây  
B. Tế bào kèm  
C. Tế bào nhu mô  
D. Tế bào đồng hoá
- 21.. Cơ quan nào đóng vai trò là nguồn chất đồng hoá chủ yếu nhất?  
A. Lá non  
B. Lá trưởng thành  
C. Lá mầm  
D. Lá già
22. Cơ quan nào đóng vai trò là nơi chứa chất đồng hoá chủ yếu nhất?  
A. Chồi non  
B. Lá non  
C. Cơ quan sinh sản  
D. Cơ quan dự trữ
23. Chỉ tiêu sinh lý nào là nguồn:  
A. Diện tích lá  
B. Năng suất sinh vật học  
C. Năng suất kinh tế  
D. Khối lượng bông hạt
24. Biện pháp kỹ thuật nào không có ý nghĩa trong việc điều chỉnh dòng vận chuyển chất hữu cơ về cơ quan kinh tế?  
A. Bố trí thời vụ hợp lý  
B. Tưới nước hợp lý  
C. Bón phân hợp lý  
D. Mật độ hợp lý
25. Loại lá nào của cây không thể gọi là nguồn đích thực?  
A. Lá mầm  
B. Lá mới sinh  
C. Lá trưởng thành  
D. Lá già
26. Chỉ tiêu nào thuộc về sức chứa?  
A. Cường độ quang hợp  
B. Năng suất kinh tế  
C. Diện tích lá  
D. Hiệu suất quang hợp
27. Sản phẩm quang hợp trong lá được vận chuyển và phân bố theo hướng nào:  
A. Đi lên các cơ quan phía trên  
B. Đi xuống các cơ quan phía dưới  
C. Đi đến cơ quan dự trữ  
D. Tùy vị trí của lá trên cây
28. Với cây có củ, khi ta ngắt bớt củ thì hoạt động quang hợp của lá diễn ra theo hướng:  
A. Tăng cường độ quang hợp nói chung  
B. Giảm cường độ quang hợp  
C. Duy trì quang hợp bình thường  
D. Cường độ quang hợp giảm rồi lại tăng
29. Với quần thể lúa, khi ta ngắt bớt bông thì cường độ quang hợp sẽ:  
A. Tăng  
B. Giảm  
C. Không tăng  
D. Không giảm
30. Khi ta ngắt bớt lá của cây thì khối lượng bông , củ sẽ là:  
A. Tăng nhanh  
B. Giảm nhanh  
C. Tăng chậm  
D. Giảm chậm
31. Nguyên tắc điều khiển dòng vận chuyển chất hữu cơ để tăng năng suất kinh tế là:  
A. Biện pháp kích thích hoạt động quang hợp cho quần thể  
B. Biện pháp kích thích quá trình sinh trưởng nhanh  
C. Biện pháp kích thích hình thành cơ quan kinh tế  
D. Biện pháp huy động chất hữu cơ về cơ quan kinh tế

## Chương 6

# DINH DƯỠNG KHOÁNG

■ *Cần hiểu dinh dưỡng khoáng là một chức năng sinh lý của cây gắn liền với chức năng của bộ rễ và có ý nghĩa quan trọng trong sự sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất của cây trồng.*

*Phân biệt nguyên tố dinh dưỡng, nguyên tố khoáng và nguyên tố thiết yếu.*

■ *Hiểu biết sự hút khoáng của rễ là quá trình trao đổi ion trực tiếp và gián tiếp giữa rễ và môi trường đất. Đây là quá trình sinh lý liên quan rất chặt chẽ với các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, pH của đất và nồng độ oxi trong đất...*

■ *Cần nắm chắc vai trò sinh lý của các nguyên tố khoáng đối với cây và năng suất cây trồng, đặc biệt là N, P, K...và sự đồng hoá nitơ của cây trồng.*

■ *Trên cơ sở những hiểu biết trên mà đề xuất biện pháp bón phân hợp lý cho cây trồng vừa thỏa mãn nhu cầu sinh lý của cây trồng, mà tăng được hiệu quả sử dụng phân bón...*

## 1. KHÁI NIỆM CHUNG

### 1.1. Các nguyên tố thiết yếu

Khi phân tích thành phần hóa học của thực vật, người ta phát hiện ra có đến hơn 60 nguyên tố có trong thành phần của cây. Tuy nhiên chỉ có một số nguyên tố nhất định là tối cần thiết cho cây gọi là các nguyên tố thiết yếu.

Theo Arnon and Stout, 1939: **“Nguyên tố thiết yếu là nguyên tố có vai trò sinh lý rõ ràng và thiếu nó cây không thể hoàn tất chu kỳ sống bình thường 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 các nguyên tố dinh dưỡng thiết yếu đối với cây. Theo Galston (1980), có 16 nguyên tố thiết yếu là: C, H, O, N, S, P, K, Mg, Ca, Fe, Cu, Mn, Zn, B, Mo, Cl. Lincoln Taiz (1998) đã bổ sung thêm 3 nguyên tố thiết yếu là Na, Si và Ni, tức có 19 nguyên tố thiết yếu (Bảng 6.1). Khi có đủ các nguyên tố thiết yếu và năng lượng ánh sáng thì cây có thể tổng hợp tất cả 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 các nguyên tố khác mà thiếu chúng thì 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.

**Bảng 6.1. Hàm lượng các nguyên tố thiết yếu trong cây**

Nguyên tố thiết yếu	Hàm lượng tính theo chất khô	
	% chất khô	ppm
<b>Nguồn gốc từ H<sub>2</sub>O và CO<sub>2</sub></b>		
H	6	
C	45	
O	45	
<b>Nguồn gốc từ đất</b>		
<i>Nguyên tố đa lượng</i>		
N	1,5	
K	1,0	
Ca	0,5	
Mg	0,2	
P	0,2	
S	0,1	
Si	0,1	
<i>Nguyên tố vi lượng</i>		
Cl		100
Fe		100
B		20
Mn		50
Na		10
Zn		20
Cu		6
Ni		0,1
Mo		0,1

Các nguyên tố khác không có mặt trong 19 nguyên tố thiết yếu có thể được tích lũy trong mô thực vật. Nhôm không được xem là nguyên tố thiết yếu nhưng nói chung cây có thể chứa một hàm lượng nhôm từ 0,1 – 500 ppm. Đôi khi dung dịch dinh dưỡng có bổ sung một lượng nhỏ nhôm có thể kích thích sự sinh trưởng của cây. (Marschner 1995). Nhiều loài thực vật ở chi *Astragalus*, *Xylorrhiza* và *Stanleya* có tích lũy selen, cũng chưa rõ vì sao chúng có nhu cầu đặc biệt về nguyên tố này (Lauchli 1993). Coban là thành phần của cobalamin (vitamin B12 và các sản phẩm phân giải) là cấu tử của một số enzym cố định nitơ của một số vi khuẩn. Sự thiếu hụt coban sẽ kìm hãm sự phát triển và hoạt động của các nốt sần cố định nitơ. Tuy nhiên thực vật không cố định nitơ hoặc cố định nitơ nhưng được cung cấp nitrat hoặc amon đều không có nhu cầu về coban.

## 1.2. Nguyên tố khoáng và phân loại chúng trong cây

### 1.2.1. Quan niệm về nguyên tố khoáng

Có hai quan niệm về nguyên tố khoáng trong cây:

- Một là nguyên tố khoáng là các nguyên tố chứa trong phần tro thực vật.

Để phát hiện nguyên tố khoáng của cây thì người ta phân tích tro thực vật. Người ta đốt thực vật ở nhiệt độ cao (khoảng 600°C), các nguyên tố C, O, H, N sẽ mất đi dưới dạng khí CO<sub>2</sub>, hơi H<sub>2</sub>O và NO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub> hoặc N<sub>2</sub>... Phần còn lại là tro thực vật (tro bếp). Nguyên tố C chiếm khoảng 45% khối lượng chất khô, O<sub>2</sub> chiếm khoảng 42%, H khoảng trên 6,5% và N khoảng 1,5% hàm lượng chất khô. Các nguyên tố C, H, O, N là thành phần chủ yếu cấu tạo nên các chất hữu cơ trong cây. Số còn lại xấp xỉ 5% khối lượng chất khô của cây là các nguyên tố khoáng. Với quan điểm này thì nitơ không phải là nguyên tố khoáng.

- Hai là trừ các nguyên tố có nguồn gốc từ CO<sub>2</sub> và nước (C, H và O), các nguyên tố còn lại được cây hấp thu từ đất gọi là các nguyên tố khoáng.

Theo quan niệm này thì N là nguyên tố khoáng vì nó được rễ hấp thu trong đất. Do đó, các phân bón có N (phân đạm) đều gọi là phân khoáng. Quan niệm này hiện nay được nhiều người thừa nhận.

### 1.2.2.. Phân loại nguyên tố khoáng

Để phân loại các nguyên tố trong cây, người ta dựa vào hàm lượng của chúng trong cây và cả chức năng sinh lý của chúng.

#### - Dựa vào hàm lượng của chúng trong cây

Xét về lượng, các nguyên tố khoáng được phân thành các nguyên tố đa lượng, vi lượng và siêu vi lượng.

*Nguyên tố đa lượng* thường có hàm lượng biến động từ 0,1 đến 1,5% khối lượng chất khô, gồm N, P, K, Ca, S, Mg, Si...

*Nguyên tố vi lượng* có hàm lượng nhỏ hơn 0,1% chất khô, bao gồm các nguyên tố: Fe, Cu, Mn, Zn, B, Mo, Na, Ni, Co...

*Nguyên tố siêu vi lượng* có hàm lượng vô cùng nhỏ (10<sup>-8</sup>-10<sup>-17</sup>% khối lượng chất khô): Hg, Au, Se, Cd, Ag, Ra...

#### - Dựa vào chức năng của chúng trong cây

Căn cứ vào chức năng hoá sinh và sinh lý của các nguyên tố khoáng đối với cây, người ta phân chúng thành 4 nhóm (Bảng 6.2)

**Bảng 6.2. Phân loại các nguyên tố khoáng trong cây dựa theo chức năng hoá sinh**

Nguyên tố dinh dưỡng	Chức năng
<b>Nhóm 1</b>	Chất dinh dưỡng tham gia cấu tạo các hợp chất hữu cơ của cây
N	Kiến tạo nên các axit amin, amit, protein, axit nucleic, nucleotit, các coenzyme, hexoamin...
S	Thành phần của cystein, cystin, metionin, và protein. Tham gia cấu tạo axit lipoic, coenzyme A, thiamin pyrophosphat, glutathion, biotin, adenosin 5 phospho sulfat, 3 phosphat adenosin.
<b>Nhóm 2</b>	Các chất dinh dưỡng có vai trò quan trọng trong dự trữ năng lượng và toàn vẹn cấu trúc
P	Tham gia cấu tạo các phosphat đường, axit nucleic, các nucleotit, các coenzyme, các phospholipit, axit phytic,... có vai trò chìa khóa trong các phản ứng có liên quan đến ATP.
B	Phức hợp với manitol, mannan, axit polymanuronic, và các cấu tử khác của thành tế bào có liên quan đến sự kéo dài tế bào và sự trao đổi axit nucleic.
Si	Tích lũy ở dạng silic vô định hình trong thành tế bào, thiết lập nên đặc tính cơ học của thành tế bào: tính rắn và tính đàn hồi.
<b>Nhóm 3</b>	Các nguyên tố dinh dưỡng tồn tại ở dạng ion
K	Là cofactor của trên 40 enzyme. Là cation chủ yếu tạo nên sức trương tế bào và duy trì độ trung hòa điện tích của tế bào.
Na	Có liên quan đến sự tái tạo phosphoenolpyruvat ở cây C4 và CAM. Thay thế cho K trong một số chức năng.
Mg	Cần cho nhiều enzyme tham gia vận chuyển phosphat. Tham gia cấu tạo phân tử diệp lục.
Ca	Hình thành các lớp giữa của thành tế bào, là cofactor cho một số enzyme thủy phân ATP và phospholipit. Tác động như một tín hiệu thứ cấp trong sự điều hòa trao đổi chất.
Mn	Cần cho hoạt động của một số enzyme dehydrogenase, decarboxylase, kinase, oxidase, peroxidase. Có liên quan đến các enzyme hoạt hóa cation khác và sự thải oxy trong quang hợp.
Cl	Cần cho các phản ứng quang hợp có liên quan đến thải oxy.
<b>Nhóm 4</b>	Các chất dinh dưỡng có liên quan đến vận chuyển điện tử
Fe	Thiết lập các cytochrom và các protein chứa sắt không có cấu tạo hem có liên quan đến quang hợp, hô hấp, cố định nitơ.
Cu	Cấu tử của enzyme oxydase axit ascorbic, tyrosinase, monoaminoxidase, uricase, cytochromoxydase, phenolase, laccase, lactocyanin.
Zn	Tham gia vào enzyme alcohol dehydrogenase, glutamicdehydrogenase, cacbonic anhydrase,...
Mo	Tham gia vào nitrogenase, nitrat reductase, xanthin dehydrogenase.
Ni	Tham gia vào urease, các dehydrogenase, vào sự cố định nitơ của vi khuẩn.
<i>Nguồn: Evans và Sorget 1966 và Mengel và Kirkby 1987</i>	

- Dựa vào khả năng di động của chúng trong cây người ta chia các nguyên tố khoáng thành 2 nhóm: di động và không di động.

Một số nguyên tố như: nitơ, phospho, kali có thể di chuyển mạnh từ lá này sang lá khác trong khi một số nguyên tố như Bo, sắt, canxi thì gần như không di động. Trong trường hợp đối với nguyên tố di động thì triệu chứng thiếu hụt xuất hiện trước tiên ở các lá già hơn, còn đối với nguyên tố không di động thì thể hiện trước hết ở các lá non. (bảng 6.3)

**Bảng 6.3. Phân loại các nguyên tố khoáng trên cơ sở khả năng di động của chúng**

Các nguyên tố di động	Nguyên tố không di động
Nitơ	Canxi
Kali	Lưu huỳnh
Magie	Sắt
Phospho	Bo
Clo	Đồng
Natri	
Kẽm	
Molipden	

### 1.3. Kỹ thuật đặc biệt trong nghiên cứu dinh dưỡng khoáng

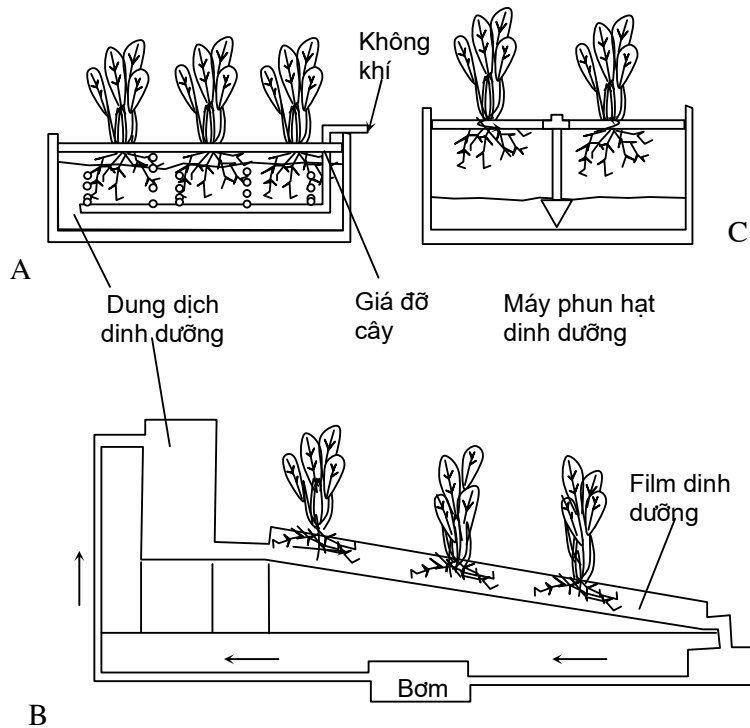
Để phát hiện ra vai trò sinh lý của từng nguyên tố khoáng thiết yếu đối với cây, người ta không thể sử dụng phức hệ môi trường dinh dưỡng trong đất mà phải sử dụng dung dịch dinh dưỡng trong đó loại trừ nguyên tố cần nghiên cứu trong dung dịch và theo dõi cây sinh trưởng trong điều kiện thiếu nguyên tố đó. Đó là phương pháp trồng cây trong dung dịch hay còn gọi là phương pháp thủy canh (hydroponic).

Người ta có thể trồng cây trực tiếp cho hệ thống rễ ngập trong dung dịch hay thông qua một giá thể thích hợp cho hệ rễ sinh trưởng tốt rồi dung dịch sẽ được thẩm thấu đến rễ gọi là *film dinh dưỡng*. Cũng có thể cho hệ thống rễ sinh trưởng trong môi trường hảo khí và dung dịch dinh dưỡng sẽ được phun thành sương cung cấp cho rễ gọi là hệ thống sinh trưởng hảo khí (Hình 6.1.).

A. Hệ thống thủy canh có rễ ngập trong dung dịch; thành phần dinh dưỡng, không khí và pH được điều chỉnh tự động.

B. Hệ thống thủy canh cải tiến, có sử dụng hệ thống sinh trưởng bằng film dinh dưỡng được bơm dung dịch dinh dưỡng đi qua rễ. Hệ thống này cũng được điều chỉnh tự động.

C. Hệ thống hã khí, trong đó rễ ở trong một buồng được bão hòa bởi các hạt dung dịch dinh dưỡng (Khí canh).



**Hình 6.1. Hệ thống thủy canh và hã khí cho cây sinh trưởng**

#### 1.4. Vai trò của các nguyên tố khoáng đối với cây và năng suất cây trồng.

##### \* Vai trò cấu trúc

Các nguyên tố khoáng (kể cả N) tham gia vào thành phần của các chất hữu cơ cấu tạo nên hệ thống chất nguyên sinh, cấu trúc nên tế bào và các cơ quan. Ví dụ như N, S là thành phần bắt buộc của protein, axit nucleic; P có mặt trong axit nucleic, photpholipit; Mg và N cấu tạo nên chất diệp lục, Ca trong pectat canxi...

##### \* Vai trò chức năng

Các nguyên tố khoáng tham gia vào quá trình điều chỉnh các hoạt động trao đổi chất, các hoạt động sinh lý, quá trình sinh trưởng và phát triển trong cây. Vai trò điều chỉnh của nguyên tố khoáng có thể thông qua:

- Làm thay đổi đặc tính lý hóa của keo nguyên sinh chất như thay đổi độ nhớt, khả năng thủy hóa...qua đó mà làm thay đổi tốc độ và chiều hướng quá trình trao đổi chất. Ví dụ như ion có hóa trị một làm giảm độ nhớt, tăng khả năng thủy hóa và do đó mà làm tăng các hoạt động sống; còn các ion có hóa trị cao thì ngược lại...

- Hoạt hóa các enzym trong tế bào đặc biệt là các nguyên tố vi lượng, nên làm tăng hoạt động trao đổi chất...

- Nitơ tham gia vào thành phần của các phytohormon auxin và xytokinin và phytochrom điều chỉnh các quá trình sinh trưởng và phát triển của cây...

#### **\* Vai trò chống chịu**

Các nguyên tố khoáng có khả năng làm tăng tính chống chịu của cây trồng đối với các điều kiện bất thuận như một số nguyên tố khoáng đặc biệt là các nguyên tố vi lượng có khả năng làm thay đổi đặc tính của keo nguyên sinh chất theo hướng tăng tính chống chịu của chúng như chống chịu rét, hạn, nóng, bệnh...

#### **\* Phân khoáng và năng suất**

Sử dụng phân khoáng để tăng năng suất cây trồng là biện pháp kỹ thuật quan trọng nhất. Mối quan hệ giữa phân khoáng và năng suất cây trồng là mối quan hệ gián tiếp. Sản phẩm thu hoạch như đường bột, chất béo, chất đạm... chứa các nguyên tố C, H, O và một tỷ lệ thấp N. Một lượng nhỏ (khoảng 5%) từ năng suất thu hoạch có nguồn gốc từ phân bón ( P, K, S, Ca, Si, Mg, Fe...). Như vậy các nguyên tố khoáng chỉ có mặt trong năng suất cây trồng khoảng 5 – 10% mà thôi.

Vai trò của phân khoáng là ở chỗ chúng làm tăng quá trình sinh trưởng, tăng diện tích lá, tăng hàm lượng diệp lục trong lá, nên tăng hoạt động quang hợp để tổng hợp nên các chất hữu cơ từ CO<sub>2</sub> và H<sub>2</sub>O tích lũy vào các cơ quan dự trữ, các cơ quan thu hoạch tạo nên năng suất cây trồng. Do đó mối quan hệ giữa phân bón và năng suất cây trồng là mối quan hệ gián tiếp thông qua hoạt động quang hợp.

## **2. SỰ HẤP THU VÀ VẬN CHUYỂN CHẤT KHOÁNG CỦA CÂY**

Chất khoáng muốn đi vào cây thì trước hết phải được hấp phụ trên bề mặt rễ và sau đó ion khoáng đi qua chất nguyên sinh để vào trong tế bào và được vận chuyển từ tế bào này qua tế bào khác rồi đi đến tất cả các bộ phận của cây.

### **2.1. Sự trao đổi chất khoáng của rễ trong đất**

Các ion khoáng tan trong dung dịch đất hoặc được hấp phụ trên bề mặt keo đất sẽ được rễ cây hấp phụ lên trên bề mặt của nó. Đó là quá trình hấp phụ trao đổi ion.

#### **2.1.1. nguyên tắc hấp phụ trao đổi ion**

Các ion khoáng muốn đi vào cây thì trước tiên chúng phải được hấp phụ trên bề mặt rễ theo phương thức trao đổi ion giữa đất và lông hút.



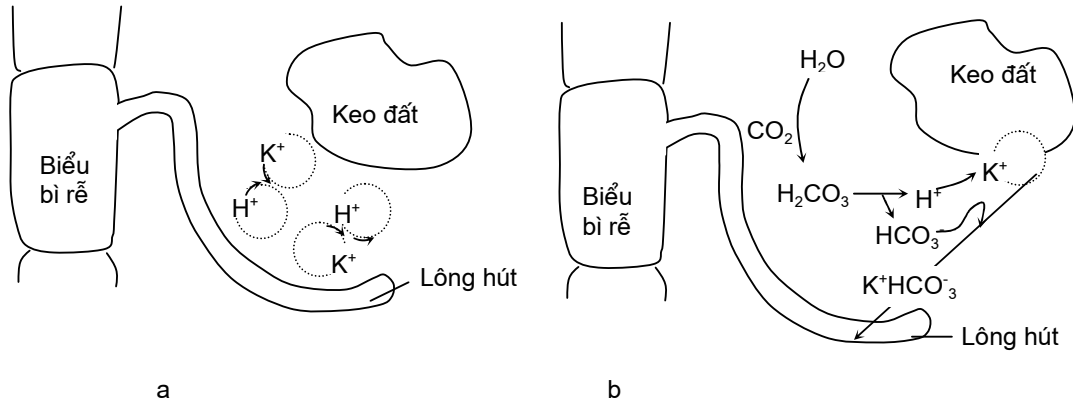
Trong quá trình hô hấp của rễ thì CO<sub>2</sub> được sinh ra. CO<sub>2</sub> kết hợp với nước tạo ra axit cacbonic. Đây là một axit yếu nên nó lập tức phân ly trên bề mặt rễ:



Ion H<sup>+</sup> của rễ được làm nguyên liệu để trao đổi với các cation, còn ion HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> thì trao đổi với các anion trong đất. Sự trao đổi ion giữa rễ và đất theo đúng hóa trị và đương lượng của các ion. Một ion hóa trị 1 như K<sup>+</sup> từ đất muốn xâm nhập vào rễ thì nó phải được trao đổi với 1 ion H<sup>+</sup> đi ra khỏi rễ, hoặc 1 ion NO<sub>3</sub><sup>-</sup> trao đổi với 1 ion HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Cũng tương tự, ion Ca<sup>++</sup> của đất phải trao đổi với 2 ion H<sup>+</sup> của rễ hoặc ion PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> muốn được hấp phụ trên bề mặt rễ thì phải có 3 ion HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> đi từ rễ ra dung dịch đất...

Sự trao đổi ion giữa rễ và đất có thể được thực hiện theo phương thức trực tiếp (trao đổi tiếp xúc) hay gián tiếp qua dung dịch đất.

### 2.1.1. Phương thức trao đổi tiếp xúc (trực tiếp)



**Hình 6.2. Phương thức trao đổi chất khoáng của rễ trong đất**

a. Trao đổi tiếp xúc      b. Trao đổi qua axit cacbonic

Các sợi lông hút len lỏi vào các mao quản đất và tiếp xúc trực tiếp với các keo đất. Các ion H<sup>+</sup> và HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> trên bề mặt rễ có thể trao đổi trực tiếp ngay với các cation và anion nằm trên bề mặt keo đất để các ion này hút bám trên bề mặt rễ. Bằng phương thức trao đổi trực tiếp này mà rễ cây có thể hút lượng chất khoáng nhiều hơn chất khoáng tan trong dung dịch đất. Do vậy, lượng chất khoáng dễ tiêu di động trong dung dịch đất thường thấp hơn lượng mà cây có khả năng hút được (Hình 6.2a).

### 2.1.2. Phương thức trao đổi axit cacbonic thông qua dung dịch đất (gián tiếp)

Các chất khoáng dễ tiêu di động tan trong dung dịch đất là nguồn dễ dàng nhất cho rễ cây hấp thu. Tuy nhiên, việc hấp thu này được thực hiện thông qua dung dịch. Rễ cây luôn tiết vào dung dịch đất CO<sub>2</sub> và nó cũng được phân ly cho H<sup>+</sup> và HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> tan trong dung dịch đất.

\* **Với các cation:**  $H^+$  trong dung dịch đất tiến hành trao đổi với  $K^+$  (hoặc cation khác) trên bề mặt keo đất để giải phóng cation ra khỏi keo đất.  $K^+$  di động tự do đến lông hút để tiến hành trao đổi với ion  $H^+$  của rễ mà hút bám lên bề mặt rễ, hoặc  $K^+$  có thể cặp đôi với  $HCO_3^-$  rồi đến lông hút để tiến hành trao đổi với  $H^+$  của rễ (Hình 6.2b).

\* **Với các anion:**  $HCO_3^-$  trong dung dịch đất sẽ trao đổi với các anion được hút bám trên bề mặt keo đất để giải phóng chúng ra khỏi keo đất rồi các anion này di chuyển đến rễ để tiến hành trao đổi với các ion  $HCO_3^-$  trên bề mặt rễ để được hút bám lên bề mặt rễ.

Với hai phương thức trao đổi ion đồng thời giữa ion  $H^+$  và  $HCO_3^-$  của rễ và các ion khoáng hút bám trên bề mặt keo đất và tan trong dung dịch đất mà rễ cây có thể hút được một lượng chất khoáng lớn hơn chất khoáng tan trong dung dịch đất (lượng dễ tiêu).

## 2.2. Sự vận chuyển chất khoáng trong cây

### \* *Sự vận chuyển trong các tế bào*

Các chất khoáng được vận chuyển trong các tế bào sống từ lông hút đến mạch dẫn của rễ theo hai con đường: apoplast và symplast giống như con đường đi của nước trong các tế bào sống. Các chất khoáng được tan trong nước và đi trong hệ thống mao quản của thành tế bào (apoplast) để xuyên từ tế bào này sang tế bào khác, hoặc được vận chuyển theo hệ thống chất nguyên sinh xuyên qua các sợi liên bào nối các tế bào với nhau (symplast). Sự vận chuyển các chất khoáng trong các tế bào cần cung cấp năng lượng của quá trình trao đổi chất của chính tế bào đó.

### \* *Sự vận chuyển trong mạch xylem*

Các chất khoáng tan trong nước rồi đi vào mạch gỗ và theo dòng thoát hơi nước mà đi lên các bộ phận trên mặt đất, đến tất cả các cơ quan cần thiết. Đây là dòng vận chuyển chất khoáng chủ yếu trong cây. Tốc độ vận chuyển chất khoáng trong mạch gỗ là phụ thuộc vào quá trình thoát hơi nước của lá, tức là phụ thuộc vào tốc độ của dòng nước đi lên cây.

### \* *Sự vận chuyển trong mạch floem (libe)*

Một bộ phận các ion cũng có thể tách ra từ các tế bào nhu mô hoặc từ mạch gỗ mà vào hệ thống dẫn chất đồng hóa - hệ thống mạch libe - để rồi cùng tham gia với các chất đồng hóa phân phối đến các bộ phận của cây. Người ta phát hiện ra nhiều ion khoáng trong dịch vận chuyển của mạch rây với nồng độ rất khác nhau. Một số chất khoáng có khả năng di động rất lớn thì dễ dàng xuất hiện trong mạch libe như K, Na, P, S, Mg, Cl... Cũng có một số chất không di động như Ca, B, Ag... thì ít khi thấy chúng trong mạch libe.

### 2.3. Sự dinh dưỡng khoáng ngoài rễ

#### \* *Dinh dưỡng khoáng qua lá*

Hầu hết các chất khoáng từ đất xâm nhập vào cây qua hệ thống rễ. Tuy nhiên, ngoài rễ ra thì các bộ phận khác của cây đặc biệt là lá cũng có khả năng hấp thu chất khoáng khi tiếp xúc với dung dịch chất khoáng.

Các chất khoáng xâm nhập vào lá thường phải đi qua khí khổng và cũng có thể thấm qua lớp cutin mỏng. Sự xâm nhập các chất khoáng vào cây qua bề mặt lá phụ thuộc vào các điều kiện khác nhau:

- Phụ thuộc vào thành phần của các chất khoáng sử dụng, nồng độ chất khoáng và pH của dung dịch chất khoáng.

- Phụ thuộc vào tuổi của lá và cây: Các lá non dễ dàng thấm các chất khoáng hơn các lá già vì với các lá non ngoài xâm nhập qua khí khổng thì chất khoáng còn có thể thấm qua lớp cutin mỏng.

- Phụ thuộc dạng sử dụng: Cùng một nguyên tố nhưng tốc độ thấm qua lá phụ thuộc vào dạng sử dụng của chúng. Ví dụ  $\text{NO}_3^-$  xâm nhập vào lá mất 15 phút, còn  $\text{NH}_4^+$  thì mất 2 giờ; hoặc  $\text{K}^+$  của  $\text{KNO}_3$  vào lá mất 1 giờ còn của  $\text{KCl}$  mất 30 phút. Kali trong dung dịch kiềm xâm nhập vào lá nhanh hơn trong môi trường axit...

#### \* *Phân bón lá*

Hiện nay, có rất nhiều loại phân bón hoặc chế phẩm phun qua lá. Các loại này ngày càng được sử dụng rộng rãi trong sản xuất.

#### - **Lợi ích của phương pháp dinh dưỡng qua lá**

Phun chất dinh dưỡng qua lá sẽ tiết kiệm được phân bón, tiết kiệm thời gian và công sử dụng mà hiệu quả cao hơn nhiều so với dinh dưỡng qua rễ. Phương pháp này càng có hiệu quả cao đối với các cây rau, hoa và cây giống các loại...

Khi sử dụng các chất có nồng độ thấp, các chất có hoạt tính sinh lý như các chất điều hòa sinh trưởng, các nguyên tố vi lượng... thì chỉ có phun qua lá mới có hiệu quả sinh lý và kinh tế nhất. Vì vậy, các chế phẩm phun qua lá ngoài một số chất dinh dưỡng thì nhất thiết phải có các chất có hoạt tính sinh lý. Việc phun phân qua lá cũng là cách phục hồi nhanh chóng cây trồng khi có dấu hiệu thiếu dinh dưỡng hơn là bón vào đất...

#### - **Những điều cần lưu ý khi sử dụng**

Cần tuân thủ một số nguyên tắc khi sử dụng phân bón lá là chỉ sử dụng với các loại phân tan trong nước mà thôi, phải có thiết bị bơm và kỹ thuật sử dụng tốt, nên phun vào giai đoạn cây non khi tầng cutin còn mỏng và trước khi cây đạt mức độ trao đổi chất mạnh nhất...

- Trong sản xuất người ta thường kết hợp cả hai cách dinh dưỡng qua rễ và qua lá. Phương pháp dinh dưỡng qua lá thường sử dụng chủ yếu với cây rau và hoa, còn các cây trồng khác thì nó chỉ có tác dụng bổ trợ thêm dinh dưỡng trong giai đoạn nhất định và trong trường hợp cần thiết, còn phương pháp dinh dưỡng qua rễ vẫn là phương pháp chính.

### **3. ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC NHÂN TỐ NGOẠI CẢNH ĐẾN SỰ XÂM NHẬP CHẤT KHOÁNG VÀO CÂY**

Sự hấp thu chất khoáng vào cây là một quá trình sinh lý phức tạp. Nó phụ thuộc rất nhiều vào các điều kiện khác nhau mà yếu tố ngoại cảnh có ảnh hưởng rất quan trọng. Trong các yếu tố ngoại cảnh thì nhiệt độ, nồng độ oxy trong đất và pH của dung dịch đất có ảnh hưởng mạnh nhất đến quá trình hút khoáng của rễ cây.

Hiểu biết này có vai trò quan trọng trong việc đề xuất các biện pháp kỹ thuật bón phân hợp lý nhằm tăng khả năng hấp thu của rễ cây và hiệu quả sử dụng phân bón.

#### **3.1. Nhiệt độ**

##### ***\* Vai trò của nhiệt độ***

Nhiệt độ, đặc biệt là nhiệt độ của đất có ảnh hưởng rất lớn đến sự hút khoáng của rễ cây. Nhiệt độ ảnh hưởng đến cả hút khoáng chủ động và bị động. Sự khuếch tán tự do bị động của các chất khoáng từ đất vào rễ cây phụ thuộc vào nhiệt độ. Nhiệt độ càng thấp thì tốc độ khuếch tán các chất càng giảm. Nhiệt độ thấp làm hô hấp của rễ giảm và rễ thiếu năng lượng cho sự hút khoáng tích cực.

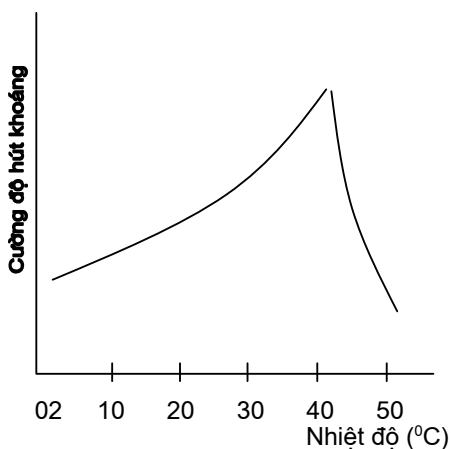
##### ***\*Giới hạn nhiệt độ***

Trong giới hạn nhiệt độ nhất định thường đến 35 - 40°C thì với đa số cây trồng của ta, tốc độ xâm nhập chất khoáng tăng theo nhiệt độ. Nhưng nếu nhiệt độ vượt quá mức độ tối ưu thì tốc độ hút khoáng giảm và có thể bị ngừng khi nhiệt độ đạt trên 50°C. Với nhiệt độ quá cao thì hệ thống lông hút vốn rất nhạy cảm với nhiệt độ sẽ bị rối loạn hoạt động sống và có thể bị biến tính mà chết.

Về mùa đông, khi nhiệt độ của đất hạ xuống đến 10 - 12 °C (rét hại) thì sự hút nước và chất khoáng của các cây trồng bị ngừng. Về mùa hè, ở những vùng có nhiệt độ quá cao như các vùng cát miền Trung, sự xâm nhập nước và chất khoáng cũng bị ngừng trệ... Việc chọn giống có khả năng chống chịu với nóng hạn để đưa trồng ở các vùng khô hạn là một mục tiêu quan trọng của nông nghiệp sinh thái...

#### **3.2. Nồng độ H<sup>+</sup> (pH) của dung dịch đất**

Độ pH của dung dịch đất ảnh hưởng rất quyết định lên sự hấp thu chất khoáng của rễ cây. Ảnh hưởng của pH lên sự hút khoáng của rễ có thể là trực tiếp và cũng có thể gián tiếp.

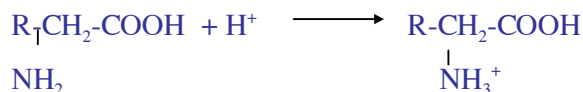


**Hình 6.4. Ảnh hưởng của nhiệt độ lên sự hút khoáng của rễ**

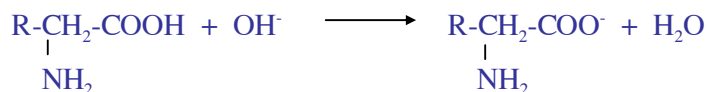
**\* Ảnh hưởng trực tiếp**

Độ pH của dung dịch đất ảnh hưởng đến khả năng tích điện trên bề mặt rễ và điều đó quyết định hấp thu ion khoáng nào.

Vì chất nguyên sinh của rễ (lông hút) được cấu tạo chủ yếu bằng protein, nên trong môi trường axit (pH thấp) thì protein của rễ mang điện dương, do đó mà rễ cây hút anion nhiều hơn ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ...).



Trong môi trường bazơ, rễ cây thường tích điện âm và hút cation nhiều hơn ( $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ...).



Như vậy, tùy theo pH của môi trường mà rễ cây chọn lựa loại ion nào để hút. Ví dụ với phân đạm nitrat amon ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) thì sự phụ thuộc giữa pH và sự hấp thu  $\text{NH}_4^+$  hay  $\text{NO}_3^-$  được biểu thị theo đồ thị 6.5.

**\* Ảnh hưởng gián tiếp**

Ảnh hưởng gián tiếp của pH đến sự hấp thu của rễ với các ion khoáng trong đất thường phải thông qua dung dịch đất.

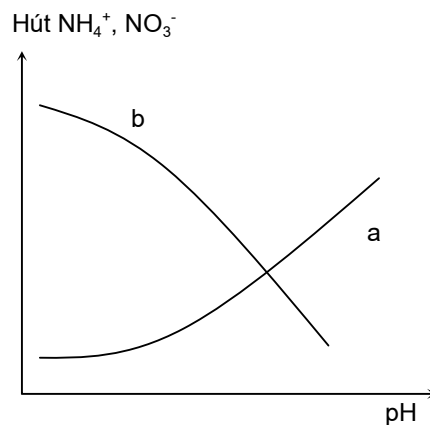
### - Độ hoà tan của chất khoáng

Trước hết, pH ảnh hưởng đến độ hòa tan và khả năng di động của các chất khoáng và do đó ảnh hưởng đến khả năng hút của rễ. Ví dụ như dạng ion photphat có hóa trị 1 ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) là dạng cây hút thuận lợi nhất so với dạng hóa trị 2 ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ) và hóa trị 3 ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) khi ở môi trường axit, còn trong môi trường kiềm thì có xu hướng chuyển hóa thành dạng hóa trị 2 và 3 không thích hợp cho cây hút. Độ di động của B tốt trong môi trường axit...

### - Các vi sinh vật đất

Hệ vi sinh vật trong đất đặc biệt là xung quanh vùng rễ là rất quan trọng cho sự dinh dưỡng khoáng của rễ. Chúng phân hủy các chất hữu cơ thành các chất vô cơ, các chất khó tan thành các chất dễ tan giúp cho cây trao đổi thuận lợi.

Chính vì vậy mà xung quanh vùng rễ tập trung một mật độ vi khuẩn rất cao gọi là vùng vi khuẩn rễ. Các vi khuẩn hữu ích này hoạt động phụ thuộc vào pH của môi trường. Nói chung pH môi trường xung quanh trung tính là thuận lợi nhất cho hoạt động của vi khuẩn.



Hình 6.5. Mối quan hệ giữa pH của dung dịch đất với sự hút  $\text{NH}_4^+$  (a) và  $\text{NO}_3^-$  (b)

### \* Vận dụng vào sản xuất

Độ pH của môi trường đất nếu vượt qua giới hạn sinh lý (quá kiềm hay quá axit) thì mô rễ đặc biệt là lông hút bị hại và sự hút khoáng bị ức chế. Do vậy cần điều chỉnh độ pH của đất bằng biện pháp bón vôi để tạo pH thích hợp cho sự sinh trưởng và hút nước, hút khoáng của rễ.

Cần lưu ý rằng mỗi một giống cây trồng thích hợp ở một độ pH nhất định. Nên khi sử dụng phân bón cần phải xác định độ pH của đất.

Ngoài ra, cần quan tâm đến loại phân chua sinh lý và kiềm sinh lý (khi cây hút ion nào đấy thì ion còn lại sẽ làm chua đất hay kiềm hóa đất) để có biện pháp điều chỉnh pH của đất nhất là sau vụ trồng trọt.

### **3.3. Nồng độ oxi trong đất**

\* Dinh dưỡng khoáng là một quá trình sinh lý chủ động liên quan đến trao đổi chất của cây. Oxi trong đất sẽ cung cấp cho hô hấp của rễ tạo ra năng lượng cho quá trình hấp thu chất khoáng. Nồng độ oxi trong khí quyển khoảng 21%, còn trong đất thì nhỏ hơn nhiều tùy theo kết cấu của đất và mức độ ngập nước. Nếu nồng độ oxi trong đất giảm xuống dưới 10% thì đã giảm sự hút khoáng, còn dưới 5% thì cây chuyển sang hô hấp yếm khí rất nguy hiểm cho cây, rễ cây hoàn toàn thiếu năng lượng cho hút khoáng.

\* Các cây trồng trên cạn nếu gặp mưa lâu bị úng thì oxi bị đuổi ra khỏi các mao quản nên cây bị yếm khí rất nguy hiểm. Các cây trồng như lúa, cói, rừng ngập nước... thường xuyên có rễ ngập nước, nhưng chúng có hệ thống thông khí từ các cơ quan trên mặt đất xuống rễ để dẫn oxi cho rễ nên thích ứng với điều kiện thiếu oxi trong đất.

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

## **4. MỐI QUAN HỆ GIỮA CÁC ION HẤP THU – SỰ ĐỐI KHÁNG ION**

### **4.1. Sự tương tác giữa các ion khoáng**

#### ***\* Nguyên tắc chung***

Các chất khoáng xâm nhập vào cây ở dưới dạng các ion (cation và anion). Chúng tương tác với nhau để tạo nên một điện thế nhất định cho tế bào. Tế bào chất thường tích điện âm, tức sự cân bằng về điện tích nghiêng về các anion.

Do vậy, sự hấp thu các ion có quan hệ rất mật thiết với nhau. Sự hấp thu ion này có thể gây nên sự ức chế hấp thu ion khác và trong một số trường hợp có thể tăng cường hấp thu ion khác... để đảm bảo cân bằng về điện tích trong tế bào.

#### ***\* Quan hệ hiệp trợ***

Đây là mối quan hệ thuận chiều, đồng tác dụng. Sự hấp thu ion này có thể làm tăng sự hút các ion khác. Chẳng hạn, khi có mặt của ion  $Ca^{++}$  trong môi trường với nồng độ nhất định thì sự hấp thu kali và brom được tăng cường và ngược lại, khi không có mặt

canxi hoặc caxi ở nồng độ cao thì sự hấp thu kali bị giảm mạnh. Vì vậy, bón vôi không những cải tạo độ chua của đất mà còn tạo điều kiện cho việc hút các nguyên tố khác.

Mối quan hệ hiệp trợ thường được quan sát khi bón phân đạm, lân và kali cho cây trồng. Trong giới hạn nhất định thì 3 nguyên tố đó thường bổ trợ cho nhau cả về hiệu quả tác động sinh lý cũng như tăng năng suất của cây trồng. Bón riêng rẽ luôn luôn có hiệu quả thấp hơn bón phối hợp giữa chúng. Chính vì vậy mà để tăng hiệu quả của phân bón, ta phải bón đúng liều lượng và tỷ lệ N P K cho các cây trồng. Mỗi một cây trồng và thậm chí mỗi giai đoạn sinh trưởng của chúng thích hợp với một liều lượng và tỷ lệ nhất định giữa ba loại phân bón NPK. Do vậy, cần có những thí nghiệm về liều lượng và tỷ lệ phân bón cho mỗi loại cây trồng để có biện pháp bón phân hợp lý cho chúng.

**\* Quan hệ cạnh tranh**

- **Cạnh tranh giữa các cation:** Hàm lượng cation chứa trong tế bào tương ứng với số điện tích âm của tế bào. Điện tích âm trong tế bào được duy trì do các anion khuếch tán và không khuếch tán như ion photphat, các nhóm cacboxyl của protein membran.... Các cation giữ lại trong tế bào để cân bằng điện tích thường không có tính đặc hiệu và có thể được thay thế bằng các cation khác. Chính vì vậy mà việc hút cation này sẽ gây ức chế các cation khác tạo nên tính cạnh tranh giữa các cation. Chẳng hạn, khi  $K^+$  được hút mạnh thì sớm cân bằng điện tích với các anion nên các cation khác bị hút ít đi hay bị thay thế. Do đó, nếu giảm nồng độ  $K^+$  trong môi trường thì sẽ thúc đẩy hấp thu các cation khác như  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$ ,  $Na^+$ ...(Bảng 6.3).

**Bảng 6.4. Ảnh hưởng của giảm  $K^+$  trong môi trường đến hàm lượng các cation khác trong cây lúa mạch**

Cation	Rễ		Chồi	
	Đối chứng	Giảm $K^+$ (mmol/kg)	Đối chứng	Giảm $K^+$
$K^+$	1570	280	1700	1520
$Ca^{++}$	90	120	240	660
$Mg^{++}$	360	740	540	210
$Na^+$	30	780	vết	120
Tổng số	2050	1920	2480	2510

Rõ ràng khi thiếu  $K^+$ , hàm lượng các cation khác tăng lên rõ rệt trong cây (trong rễ và chồi). Hàm lượng tổng số các cation trong tế bào không biến đổi nhiều.

**- Quan hệ giữa hút các cation và anion**

Việc hút cation và anion đảm bảo sự cân bằng về điện tích trong tế bào, nên việc hút các ion trái dấu có liên quan chặt chẽ với nhau. Khi cây tăng cường hút anion thì



điện tích âm tăng lên trong tế bào nên kéo theo cây tăng cường hút cation. Tuy nhiên, quan hệ giữa việc hút các ion cùng hoá trị là rất phức tạp.  $\text{NH}_4^+$  có tác dụng kìm hãm rõ rệt sự hấp thu  $\text{NO}_3^-$ . Tuy nhiên, sự có mặt của  $\text{NO}_3^-$  trong môi trường dinh dưỡng lại không ảnh hưởng đến hấp thu  $\text{NH}_4^+$ . Việc hút cation và anion phụ thuộc rất nhiều vào độ pH của môi trường. Trong môi trường axit (pH thấp) thì rễ cây hút anion nhiều hơn, còn trong môi trường bazơ thì rễ hút cation nhiều hơn anion.

#### **- Quan hệ cạnh tranh giữa hút các anion**

Việc hút các anion đảm bảo sự cân bằng điện tích âm trong tế bào, nên việc hút các anion khác nhau mang tính cạnh tranh rất mãnh liệt vì các anion có thể thay thế cho nhau. Ion  $\text{NO}_3^-$  và  $\text{Cl}^-$  có sự cạnh tranh nhau rất mạnh. Khi tăng nồng độ  $\text{Cl}^-$  trong môi trường thì sự hấp thu  $\text{NO}_3^-$  cũng bị giảm mạnh vì  $\text{Cl}^-$  có thể thay thế  $\text{NO}_3^-$  về mặt điện tích. Việc hút các anion khác cũng có quy luật tương tự.

### **4.2. Sự đối kháng ion**

#### **\* Khái niệm**

- Người ta thấy rằng các ion nhất là các cation khi ở một mình thường gây độc nhất định cho chất nguyên sinh gọi là độ độc tinh khiết của ion. Ví dụ như các ion  $\text{H}^+$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{NH}_4^+$ ... đều gây độc cho nguyên sinh chất. Độ độc tinh khiết đó có thể bị khử khi có mặt của các ion khác. Hiện tượng loại trừ độ độc giữa các ion gọi là sự đối kháng ion. Đây là sự đối kháng về mặt sinh lý giữa các ion, đặc biệt giữa các cation.

Ví dụ điển hình về sự đối kháng ion là sự đối kháng giữa ion  $\text{Ca}^{++}$  với nhiều cation khác trong tế bào như  $\text{H}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ... Khi có mặt của ion  $\text{Ca}^{2+}$  trong môi trường dinh dưỡng hay trong tế bào thì độ độc của các cation đó gây ra cho tế bào khi nó tác động độc lập bị giảm đi rất nhiều.

- Dung dịch dinh dưỡng được xây dựng trên nguyên tắc đối kháng ion gọi là dung dịch cân bằng sinh lý. Vì vậy, khi muốn xây dựng dung dịch dinh dưỡng cho một cây trồng nào đó thì cần tính toán kỹ, ngoài mục đích chính là cung cấp đầy đủ các nguyên tố dinh dưỡng ra thì mọi tác hại gây ra bởi các nguyên tố trong dung dịch đều bị loại trừ. Các nguyên tố có mặt trong dung dịch có thể có tác dụng đối kháng ion với nhau.

#### **\* Bản chất của sự đối kháng ion**

Cho đến nay, bản chất của hiện tượng đối kháng ion chưa được giải thích một cách đầy đủ. Người ta cho rằng hiện tượng đối kháng ion có liên quan đến hiện tượng thủy hoá trong keo nguyên sinh chất. Keo nguyên sinh tích điện âm. Các cation có khả năng trung hoà điện âm của keo nên làm giảm mức độ thủy hoá của keo. Cation có hoá trị cao sẽ làm giảm mức độ thủy hoá của keo lớn hơn ion hoá trị một. Ví dụ ion  $\text{K}^+$  giảm mức độ thủy hoá ít hơn nhiều so với ion  $\text{Ca}^{2+}$  nên giữa chúng có sự đối kháng sinh lý với nhau.

Ngoài khả năng thủy hoá, các ion có hoá trị khác nhau có thể tác động khác nhau lên hoạt tính của enzym trong tế bào (tác dụng ức chế hoặc hoạt hoá enzym).

## 5. VAI TRÒ SINH LÝ CỦA CÁC NGUYÊN TỐ KHOÁNG THIẾT YẾU

Khi bổ sung không đầy đủ một nguyên tố thiết yếu nào thì sẽ gây ra sự rối loạn về dinh dưỡng và đặc trưng bởi các triệu chứng thiếu hụt. Triệu chứng thiếu hụt dinh dưỡng của một nguyên tố thể hiện rất rõ khi trồng cây trong dung dịch. Trong khi đó, sự chuẩn đoán về triệu chứng thiếu hụt của cây trồng trên đất thì rất phức tạp, có thể một số nguyên tố cùng bị thiếu một lúc, hàm lượng quá dư thừa của một nguyên tố có thể gây cảm ứng thiếu hụt các nguyên tố khác, một số bệnh virus hại cây cũng tạo ra các triệu chứng tương tự như sự thiếu hụt về dinh dưỡng.

Triệu chứng thiếu hụt dinh dưỡng ở cây là sự thể hiện các kết quả rối loạn về trao đổi chất do sự cung cấp không đầy đủ một nguyên tố thiết yếu. Sự rối loạn này có liên quan đến vai trò của nguyên tố thiết yếu đó trong hoạt động trao đổi chất và chức năng sinh lý thông thường của nó. Nhìn chung, chức năng của các nguyên tố thiết yếu là: tham gia vào cấu tạo các vật chất, hoạt hóa các enzyme, điều chỉnh thẩm thấu của tế bào thực vật. ..

Vì nitơ là một nguyên tố đặc biệt có tính chất đặc thù đối với cây nên ta xem xét nó riêng. Trong phần này ta chỉ tìm hiểu vai trò sinh lý của một số nguyên tố khoáng chính cũng như một số biểu hiện về hình thái của cây khi thiếu chúng và vai trò của chúng trong việc tăng năng suất cây trồng.

### 5.1. Photpho

#### *\* Dạng P cây hấp thu và đồng hoá trong cây*

- Dạng photpho vô cơ có ý nghĩa sinh học trong đất là  $H_2PO_4^-$  và  $HPO_4^{2-}$  mà quan trọng nhất là dạng có hóa trị 1. Trong môi trường axit thì P tồn tại dưới dạng  $H_2PO_4^-$  và cây dễ dàng hấp thu nó. Còn các dạng P có hóa trị cao hơn thường bị giữ chặt trong đất, hạn chế khả năng cung cấp cho cây.

- Trong cây, P ở dạng  $PO_4^{3-}$  trong thành phần của nhiều hợp chất hữu cơ quan trọng và gốc  $PO_4^{3-}$  có thể chuyển từ hợp chất này sang hợp chất khác thông qua quá trình phosphoryl hoá.

Đường hướng đồng hóa photpho chủ yếu là sự hình thành ATP. Ở ty thể, sự tổng hợp ATP được thực hiện qua quá trình phosphoryl hóa ô xy hóa. Trong lục lạp thì sự tổng hợp ATP xảy ra qua quá trình quang phosphoryl hóa. Ngoài hai cơ quan này thì phản ứng đồng hóa photphat còn xảy ra trong tế bào chất (Cytosol) có liên quan đến quá trình đường phân. Từ ATP nhóm photphat có thể được chuyển đến nhiều hợp chất khác trong tế bào thực vật qua nhiều phản ứng phosphoryl hóa khác nhau.

P tập trung nhiều ở các cơ quan còn non đang sinh trưởng mạnh, một bộ phận đáng kể tập trung trong cơ quan sinh sản và dự trữ trong hạt dưới dạng hợp chất phitin  $[C_6H_6(OH_2PO_3)_6]$ .

**\* Vai trò của photpho trong cây**

Khi vào cây, P nhanh chóng tham gia vào rất nhiều hợp chất hữu cơ rất quan trọng quyết định đến quá trình trao đổi chất và năng lượng, quyết định đến các hoạt động sinh lý và sinh trưởng phát triển của cây.

Có thể nêu một số nhóm hợp chất chứa P quan trọng trong cây:

- **P tham gia vào thành phần của axit nucleic.** ADN và ARN có vai trò quan trọng trong quá trình di truyền của cây, quá trình phân chia tế bào và sinh trưởng của cây. Do vậy, giai đoạn còn non hoặc giai đoạn hoạt động sống mạnh thì hàm lượng P trong cây thường cao hơn.

- **P tham gia vào thành phần của photpholipit.** Photpholipit là hợp chất giữa lipit và axit photphoric. Đây là hợp chất rất quan trọng cấu tạo nên hệ thống màng sinh học trong tế bào (membran) như màng sinh chất, màng không bào, màng bao bọc các cơ quan, màng trong của lục lạp và ty thể, màng lưới nội chất... Các màng này có chức năng bao bọc, quyết định tính thấm và trao đổi chất và năng lượng. Chức năng của màng gắn liền với hàm lượng và thành phần của photpholipit trong chúng.

- **P có mặt trong hệ thống ADP, ATP,** là các chất dự trữ và trao đổi năng lượng sinh học trong cây. Chúng như những acqui tích lũy năng lượng của tế bào. Liên kết cao năng photphat ( $\sim P$ ) chứa 7 - 10 Kcal năng lượng và là phương thức tích lũy năng lượng quan trọng nhất được sử dụng cho tất cả các hoạt động sống trong cây. Trong quá trình quang hợp, năng lượng ánh sáng mặt trời được tích lũy vào ATP, còn trong quá trình hô hấp thì năng lượng của việc oxi hóa các chất hữu cơ cũng được tổng hợp nên các phân tử ATP. Sự hình thành ATP trong cơ thể được thực hiện nhờ quá trình photphoryl hóa.

- **P tham gia vào nhóm hoạt động của các enzym** oxi hóa khử là NAD, NADP, FAD, FMN. Đây là các enzym cực kỳ quan trọng trong các phản ứng oxi hóa khử trong cây, đặc biệt là quá trình quang hợp và hô hấp, quá trình đồng hóa nitơ...

- **P có mặt trong một nhóm các chất rất phổ biến trong quá trình trao đổi chất** là các ester photphoric của các sản phẩm trung gian như các hexozophotphat, triozophotphat, pentozophotphat... Các chất hữu cơ muốn tham gia vào quá trình trao đổi chất thì phải ở dạng hoạt hóa tức kết hợp với photpho. Ví dụ phân tử glucoza trước khi bị phân giải oxi hóa thì phải chuyển thành dạng hoạt hóa là glucozophotphat...

**\* Khi bón đủ phân photpho,** biểu hiện trước hết là cây sinh trưởng tốt, hệ thống rễ phát triển, đẻ nhánh khỏe, xúc tiến hình thành cơ quan sinh sản... (P trong thành phần axit nucleic, photpholipit); tiến hành trao đổi chất và năng lượng mạnh mẽ (trong thành

phần của ATP, enzym oxi hóa khử, các ester photphoric); xúc tiến các hoạt động sinh lý đặc biệt là quang hợp và hô hấp... Kết quả là tăng năng suất cây trồng.

P cần cho tất cả các loại cây trồng, tuy nhiên P có hiệu quả nhất đối với các cây họ đậu. P rất cần cho sự sinh trưởng, phát triển của cây họ đậu và cũng rất cần cho hoạt động cố định đạm của các vi sinh vật. Người ta nói “biến lân thành đạm” có nghĩa là sử dụng phân lân bón cho cây họ đậu để tăng cường cố định đạm của vi sinh vật trong nốt sần cây đậu.

#### **\* Biểu hiện khi cây thiếu P**

Khi cây thiếu P thì lá ban đầu có màu xanh đậm có lẽ do tăng cường hút Mg, sau dần dần chuyển sang màu vàng. Hiện tượng trên bắt đầu từ mép lá và từ lá phía dưới trước. Cây non sinh trưởng chậm, lá biến màu xanh đậm, lá có thể bị biến dạng và có các điểm chết nhỏ trên mặt lá được gọi là các điểm hoại tử. Cũng như khi bị thiếu nitơ, một số loài có thể sản sinh antocyanin quá mức làm cho lá có màu tím nhưng khác với sự thiếu hụt nitơ thì màu tím này không liên quan đến hiện tượng úa vàng của lá. Trong thực tế, khi thiếu P thì lá có màu tím và xanh đậm. Các triệu chứng khác của sự thiếu phospho: thân mảnh, lá già bị chết, chín chậm.

Với lúa, khi thiếu P thì lá nhỏ, hẹp, có màu lục đậm, đẻ nhánh ít, trỗ bông chậm, chín kéo dài, có nhiều hạt xanh và lửng...

Với ngô, khi thiếu P thì cây sinh trưởng rất chậm, lá trên có màu lục nhạt còn lá dưới thì lục đậm rồi dần chuyển sang màu vàng hay huyết dụ.

**\* Thừa P** không có biểu hiện gây hại như thừa nitơ.

P thuộc loại nguyên tố linh động tức nó có khả năng vận động từ các cơ quan già sang cơ quan non nên được gọi là "nguyên tố dùng lại".

## **5.2. Lưu huỳnh (S)**

### **\* Dạng S cây hấp thu**

Trong đất, lưu huỳnh tồn tại nhiều dạng hữu cơ và vô cơ, nhưng dạng S vô cơ được cây hút chủ yếu là sulphat ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) tan trong dung dịch đất. Trong môi trường axit thì sulphat bị giữ chặt trên keo đất và nó được giải phóng ra khỏi keo đất vào dung dịch đất trong môi trường kiềm và có ion trao đổi  $\text{OH}^-$ . Khi bón vôi, pH của đất tăng tạo điều kiện cho ion sulphat di động và rễ cây dễ dàng hút được.

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

### **\* S trong cây**

Hầu hết lưu huỳnh có trong thực vật thượng đẳng xuất phát từ  $\text{SO}_4^{2-}$  được hấp thu từ dung dịch đất. Bước đầu tiên trong sự tổng hợp các hợp chất hữu cơ chứa lưu huỳnh

là sự khử sulfat thành axit amin cystein. Methionine là một axit amin chứa lưu huỳnh có mặt trong protein được tổng hợp ở các lạp thể từ cystein.

Sự đồng hóa lưu huỳnh diễn ra ở trong lá mạnh hơn ở trong rễ bởi vì tại đây quá trình quang hợp đã cung cấp nhiều sản phẩm khử cũng như quá trình quang hô hấp sẽ tái tạo serine. Các axit amin chứa lưu huỳnh ở trong lá sẽ được vận chuyển theo mạch rây (Phloem) đến các địa điểm tổng hợp protein trong chồi, đỉnh rễ và quả.

**\* Vai trò của S đối với cây**

Lưu huỳnh vào cây sẽ tham gia vào hình thành nên một số hợp chất quan trọng có ảnh hưởng quan trọng lên quá trình sinh trưởng, quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lý của cây.

- S là thành phần của ba axit amin quan trọng trong cây là xystin, xystein và metionin. Các axit amin này là thành phần bắt buộc của các protein. Trong các phân tử protein, S tạo nên các liên kết disulfit (-S-S-) bảo đảm tính ổn định về cấu trúc của phân tử protein.

Sự hiện diện của S trong phân tử protein là một hằng số và thường có 36 nguyên tử N thì có mặt 1 nguyên tử S.

- S tham gia vào hợp chất rất quan trọng có ý nghĩa trong trao đổi chất và năng lượng trong tế bào là cofecment A (CoA-SH). Trong công thức của nó có nhóm -SH và khi kết hợp với gốc axetyl tạo nên hợp chất axetyl-CoA ( $\text{CH}_3\text{-CO}\sim\text{S.CoA}$ ). Liên kết cao năng của lưu huỳnh ( $\sim\text{S}$ ) có năng lượng dự trữ tương đương với  $\sim\text{P}$  của ATP. Hợp chất Axetyl-CofecmentA đóng vai trò quan trọng trong quá trình trao đổi lipid trong cây và trong hô hấp. Nó là chất được hoạt hóa trước khi đi vào chu trình Krebs để phân giải oxi hóa triệt để. Axetyl-CoA còn tham gia vào việc tổng hợp nên rất nhiều hợp chất quan trọng trong cây như các terpenoit, steroid, izoprenoit và các phytohormon như giberelin, axit abxixic...

- S có mặt trong một số vitamin quan trọng trong quá trình trao đổi chất là biotin, thiamin.

**\* Khi đầy đủ lưu huỳnh** thì cây sinh trưởng thuận lợi vì quá trình tổng hợp protein bình thường, quá trình trao đổi chất cũng như các hoạt động sinh lý tiến hành tốt.

**\* Thiếu S**, biểu hiện các triệu chứng đặc trưng rất giống với thiếu N là bệnh vàng lá vì cả hai nguyên tố đều là thành phần của protein. Tuy nhiên, bệnh vàng lá do thiếu N xuất hiện ở lá trưởng thành và lá già, còn thiếu S thì xuất hiện ở lá non trước. Triệu chứng đặc trưng là lá vàng úa, gân lá vàng mà thịt lá còn xanh, sau đó thì lá chuyển sang vàng, cây sinh trưởng còi cọc, tích lũy nhiều antocyanin. Sự tổn thương xảy ra trước tiên ở ngọn, cộng với sự xuất hiện các vết chấm đỏ do mô chết.

\* **Trong thực tế**, người ta ít bón S vì đất thường không thiếu S. Tuy nhiên nếu đất có thiếu S (dưới 11 mg/100 g đất) thì bón S sẽ làm tăng năng suất rõ rệt (có thể đến 83%). Khi ta sử dụng phân bón đạm sulphat tức lá đã cung cấp S cho cây trồng.

Các thực vật họ cải (Brassicaceae) cần và tích lũy nhiều lưu huỳnh nhất. Khác với P, lưu huỳnh trong cây không linh động và không được "dùng lại".

### 5.3. Kali

#### \* **Dạng K cây hấp thu và phân bố của K trong cây**

- Kali trong đất thường ở dạng  $K^+$ . Nó có 3 dạng: Kali bị giữ chặt trên keo đất, kali có thể trao đổi và kali tan trong dung dịch đất. Dạng kali tan trong dung dịch đất và dạng có thể trao đổi được là các dạng kali cây có khả năng sử dụng. Hàm lượng kali trong đất khá cao nhưng phần lớn ở dạng không trao đổi và không sử dụng được.

- Trong cây, kali chỉ tồn tại dưới dạng ion  $K^+$  tự do rất linh động mà hầu như không tham gia vào hợp chất hữu cơ ổn định nào. Trong cây nó phân bố nhiều ở các bộ phận còn non đang sinh trưởng mạnh. Kali là một "nguyên tố dùng lại" điển hình vì trước khi lá già chết thì nó kịp di chuyển về các cơ quan non để sử dụng lại.

#### \* **Vai trò của kali đối với cây**

Mặc dù người ta chưa phát hiện ra K ở trong các hợp chất hữu cơ, nhưng vai trò sinh lý của nó đối với cây là cực kỳ quan trọng. Đó là vai trò điều chỉnh các hoạt động trao đổi chất và các hoạt động sinh lý của cây.

- K có tác dụng điều chỉnh các đặc tính lý hóa của keo nguyên sinh chất và từ đây ảnh hưởng đến tốc độ và chiều hướng của các quá trình xảy ra trong tế bào. Chẳng hạn, kali làm giảm độ nhớt của chất nguyên sinh, tăng mức độ thủy hóa của keo nguyên sinh... tức là làm tăng các hoạt động sống diễn ra trong tế bào.

- K điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng. Sự tập trung hàm lượng cao của ion  $K^+$  trong tế bào khí khổng để làm thay đổi sức trương của tế bào khí khổng và điều chỉnh đóng mở của nó. Sự đóng mở của khí khổng có vai trò điều chỉnh quan trọng trong quá trình trao đổi nước và quá trình đồng hóa  $CO_2$  của lá cây.

- K điều chỉnh dòng vận chuyển các chất hữu cơ trong mạch libe. Trong tế bào mạch rây (floem) hàm lượng K rất cao. Sự có mặt của  $K^+$  đã điều chỉnh tốc độ vận chuyển của các chất đồng hóa trong mạch rây, đặc biệt là điều chỉnh các chất hữu cơ tích lũy về các cơ quan kinh tế nên K có ý nghĩa quan trọng trong tăng năng suất kinh tế. Bón phân kali sẽ làm hạt chắc, khối lượng hạt tăng, củ mẩy, tăng hàm lượng tinh bột và đường trong sản phẩm, tăng năng suất kinh tế và phẩm chất nông sản.

- K hoạt hóa rất nhiều enzym tham gia vào các biến đổi chất trong cây đặc biệt là quá trình quang hợp và hô hấp: ATP-ase, RDP-carboxylase, nitratreductase...

- K làm tăng tính chống chịu của cây đối với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận như tính chống bệnh, tính chống chịu hạn, nóng...

- K có vai trò trong việc điều chỉnh sự vận động ngủ của một số lá thực vật như lá các cây họ đậu và họ trinh nữ. Sự có mặt với hàm lượng cao ở trong các tế bào của "tổ chức đầu gối" đã điều chỉnh sức trương của tổ chức này gây nên hiện tượng đóng hoặc mở của lá cây vào ban ngày và ban đêm...

Ngoài ra vai trò của K trong điều chỉnh sức trương của tế bào có ý nghĩa quan trọng trong việc bảo đảm tư thái tươi tắn thuận lợi cho các hoạt động sinh lý của cây...

#### **\* *Thiếu ka li***

Thiếu K cây có những biểu hiện về hình thái rất rõ là lá ngắn, hẹp, xuất hiện các chấm đỏ, lá bị khô rồi héo rũ vì mất sức trương. Triệu chứng quan sát được trước tiên khi thiếu kali là xuất hiện các đốm vàng hoặc các viền quanh mép lá bị mất màu dần chuyển thành các vết hoại thư ở đỉnh lá, mép lá cũng như ở giữa các gân lá. Ở nhiều thực vật một lá mầm thì các vết hoại thư này hình thành ở đỉnh lá và viền lá rồi sau đó xuống phần dưới của lá. Do kali có thể được huy động lên những lá non hơn nên những triệu chứng này có thể xuất hiện ở lá phía dưới của cây. Lá khi thiếu kali có thể bị quăn hoặc nhăn, thân gầy yếu, đốt ngắn di dạng.

Lúa thiếu K thì sinh trưởng kém, trổ sớm, chín sớm, hạt lép, lũng, cây dễ đổ vì mô cơ giới kém hình thành, dễ bị bệnh đạo ôn và tiềm lửa.

Với ngô, nếu thiếu K cây sinh trưởng kém, đốt ngắn, mép lá nhạt dần sau chuyển sang màu huyết dụ, lá có gợn sóng, giảm năng suất, rễ thường bị nhiễm bệnh nấm thối rễ có mặt trong đất, cùng với những tác hại trên thân dẫn đến làm cho cây dễ đổ...

Nói chung, thiếu kali sẽ làm giảm khả năng chống chịu của các cây trồng và giảm năng suất kinh tế rõ rệt.

\* ***Kali cần cho tất cả thực vật***, nhưng với các cây trồng mà sản phẩm thu hoạch chứa nhiều glucit như lúa, ngô, mía, khoai lang, khoai tây... thì bón K là tối cần thiết để đạt năng suất và chất lượng cao. Bón phân kali vào giai đoạn cây trồng hình thành cơ quan kinh tế sẽ làm tăng quá trình vận chuyển các chất hữu cơ tích lũy về cơ quan dự trữ nên sẽ làm tăng năng suất kinh tế. Bón phân kali sẽ phát huy hiệu quả của phân đạm và lân. Vì vậy, việc bón tỷ lệ cân đối giữa N: P: K là kỹ thuật bón phân hiệu quả nhất đối với các cây trồng.

### **5.4. Can xi**

#### **\* *Dạng can xi trong đất và trong cây***

Can xi là cation trao đổi trong đất. Hầu hết can xi trao đổi của đất đều được hấp phụ trên bề mặt keo đất và khi nồng độ ion  $H^+$  trong môi trường tăng thì các ion  $Ca^{2+}$  bị

đẩy ra khỏi bề mặt keo đất vào trong dung dịch đất để trung hòa độ chua của đất và cây có thể hấp thu được can xi. Đây là hiện tượng trao đổi cation. Do đó, bón vôi là biện pháp kinh tế và hiệu quả để điều chỉnh độ chua của đất.

Trong cây, can xi thường liên kết với một số chất hữu cơ và nó thường bị giữ chặt, không di động như K. Ca là nguyên tố "không dùng lại" nên nó có nhiều ở bộ phận già.

#### **\* Vai trò của can xi đối với cây**

- Vai trò quan trọng nhất của can xi là tham gia vào hình thành nên thành tế bào. Can xi kết hợp với axit pectinic tạo nên pectat canxi có mặt ở lớp giữa của thành gắn chặt các tế bào với nhau thành một khối. Khi pectat canxi bị phân hủy thì các tế bào không dính nhau mà tách rời nhau. Chẳng hạn khi quả chín do pectat canxi phân hủy nên thịt quả mềm ra, hoặc khi tăng rời hình thành tách rời các tế bào và gây nên sự rụng. Pectat canxi có thể coi như là chất xi măng gắn các viên gạch với nhau.

- Can xi cũng tham gia vào hình thành nên màng tế bào (membran). Người ta cho là can xi có vai trò trong việc hình thành nên nhiễm sắc thể và quá trình phân chia tế bào...

- Can xi có ý nghĩa trong việc trung hòa độ chua và đối kháng với nhiều cation khác trong cây, loại trừ độ độc tinh khiết của các cation có mặt trong chất nguyên sinh như  $H^+$ ,  $Na^+$ ,  $Al^{3+}$ ...

Trong đất, Ca có tác dụng trung hòa độ chua của đất thuận lợi cho sự sinh trưởng của rễ và hoạt động của vi sinh vật...

- Ngoài ra Ca có khả năng hoạt hóa rất nhiều enzym nên ảnh hưởng đến quá trình trao đổi chất: Phospholipase, adeninkinase, argininkinase, ATP-ase...

#### **\* Triệu chứng thiếu can xi**

Khi thiếu can xi thì các mô phân sinh đỉnh thân và rễ bị hại nghiêm trọng, mô phân sinh ngừng phân chia, sinh trưởng bị ức chế, rễ ngắn, hóa nhầy và chết, khi thiếu Ca lá mới ra bị dị dạng, đỉnh lá bị uốn móc. Hệ thống rễ khi thiếu canxi sẽ bị nâu, ngắn, đâm nhiều nhánh. Nếu bị thiếu nghiêm trọng thì vùng meristem của cây sẽ bị chết... Triệu chứng thiếu Ca thường biểu hiện ở lá non trước vì Ca là nguyên tố không di động trong cây.

\* **Bón vôi** thường có hiệu quả rất cao nhất là với đất chua và đất bạc màu. Hiệu quả quan trọng nhất của vôi là trung hòa độ chua của đất thuận lợi cho sinh trưởng và hoạt động sinh lý của cây. Các cây họ đậu như lạc thì bón vôi là biện pháp quan trọng hàng đầu để tăng năng suất và chất lượng hạt lạc. Vôi làm cho cây lạc sinh trưởng tốt, cây cứng, hạt chắc, mẩy, vỏ mỏng, tăng hàm lượng lipid. Vôi làm tăng hàm lượng đường của mía, tăng chất lượng của thuốc lá... Nói chung, vôi được xem như là một loại phân bón dùng cải tạo đất chua, mặn, phèn, đất bạc màu...



## 5.5. Magiê

### \* *Mg trong đất*

Trong đất, Mg có thể ở dạng tan trong dung dịch đất, Mg trao đổi và Mg giữ chặt trên keo đất. Các muối như  $MgCO_3$ ,  $MgCO_3 \cdot CaCO_3$  (dolomit) là các dạng có khả năng cung cấp Mg cho cây. Nói chung, chỉ có đất cát và cát ven biển là thiếu Mg.

### \* *Vai trò của Mg đối với cây*

Mg có vai trò quan trọng trong trao đổi chất và hoạt động quang hợp...

- Mg là thành phần quan trọng của phân tử diệp lục nên nó quyết định hoạt động quang hợp của cây. Hàm lượng Mg của diệp lục chiếm khoảng 10% Mg trong lá.

- Mg hoạt hóa cho hàng chục enzym trong các phản ứng trao đổi glucit liên quan đến quá trình quang hợp, hô hấp và trao đổi axit nucleic, các phản ứng có liên quan đến ATP. Đặc biệt, hai enzym rất quan trọng trong quá trình cố định  $CO_2$  là RDP-cacboxylase và PEP-cacboxylase được hoạt hóa bởi Mg. Mg thường tạo nên liên kết trung gian giữa cơ chất và men làm tăng khả năng xúc tác của các enzym này.

- Ngoài ra Mg tham gia vào quá trình hình thành thành tế bào, quá trình tổng hợp protein, điều chỉnh sự hút của các cation...

\* **Thiếu Mg** thường gây ra bệnh vàng lá do thiếu diệp lục. Triệu chứng điển hình là gân lá còn xanh nhưng thịt lá bị vàng. Hiện tượng tổn thương xuất hiện từ lá dưới lên lá trên vì Mg là nguyên tố linh động, được dùng lại từ các lá già. Thiếu Mg sẽ làm chậm sự ra hoa. Dạng hoa lá của các vết mất màu xảy ra do có sự duy trì diệp lục ở các tế bào bó mạch ít mất cảm hơn và tồn tại dài hơn so với diệp lục ở tế bào giữa bó mạch. Nếu thiếu hụt nghiêm trọng, lá sẽ bị biến sang màu vàng hoặc trắng. Ngoài ra, khi thiếu magiê lá có thể bị già và sớm rụng.

\* Mg rất cần cho các cây ngắn ngày như lúa, ngô, đậu, khoai tây... Nó có mặt nhiều trong các cơ quan sinh sản. Bón Mg sẽ làm tăng hàm lượng tinh bột trong sản phẩm thu hoạch. Với đất cát thiếu Mg, bón Mg có hiệu quả rất cao...

## 5.6 Silic

Chỉ có những cây thuộc họ Equisetaceae mới có nhu cầu về silic để hoàn tất được chu kỳ sống của mình. Tuy nhiên, một số các loài khác cũng tích lũy một hàm lượng silic trong các mô của nó và khi được bổ sung thêm silic thì có sự tăng cường sinh trưởng phát triển. Cây thiếu silic thường rất dễ đổ và nhiễm bệnh nấm. Silic thường được tích lũy ở dạng hydrat hóa, vô định hình ( $SiO_2 \cdot nH_2O$ ) trong các màng lưới nội chất, thành tế bào và các khoảng không giữa tế bào. Silic cũng tạo nên các phức hợp với polyphenol để hình thành những hợp chất với lignin tăng cường độ cứng của thành tế bào.

## 5.7. Các nguyên tố vi lượng

Có một số nguyên tố có mặt trong cây với hàm lượng rất thấp nhưng không thể thiếu được. Chúng có vai trò điều chỉnh các hoạt động sống của cây. Vai trò điều chỉnh đó thể hiện ở các mặt sau:

**\* Vai trò quyết định nhất của các nguyên tố vi lượng đối với cây là hoạt hóa hệ thống enzym.**

Có hàng trăm enzym trong cơ thể được hoạt hóa bởi các nguyên tố vi lượng. Sự có mặt của nguyên tố vi lượng làm cho hoạt tính xúc tác của enzym tăng lên gấp bội. Điều đó giải thích tại sao cây cần chúng ở mức vi lượng. Các enzym này liên quan đến toàn bộ các quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lý trong cây.

Có ba cách mà nguyên tố vi lượng tham gia vào phản ứng enzym:

- Một số nguyên tố vi lượng là thành phần bắt buộc trong nhóm hoạt động (coenzym) của các enzym. Ví dụ như nguyên tố Mo trong coenzym của nitratreductase, nitrogenase trong trao đổi chất nitơ, Fe trong thành phần của hệ thống xytocrom, feredoxin trong chuỗi chuyển vận điện tử của quang hợp và hô hấp, Cu trong enzym polyphenoloxidase, ascorbioxidase...

- Chúng làm cầu nối trung gian giữa men và cơ chất phản ứng tạo nên phức hữu cơ theo "kiểu càng cua" (hợp chất chelat). Điều đó làm cho khả năng xúc tác của enzym tăng lên nhiều...

- Sự có mặt của ion nguyên tố vi lượng trong môi trường phản ứng cũng làm tăng hiệu quả xúc tác của enzym. Chúng làm thay đổi điện tích của protein, thay đổi tính chất lý hoá của chất nguyên sinh, có thể làm thay đổi cấu hình của protein enzym... nên ảnh hưởng đến hoạt tính xúc tác phản ứng hoá sinh trong tế bào.

**\* Nguyên tố vi lượng làm thay đổi đặc tính lý hóa** của nguyên sinh chất như làm thay đổi độ nhớt và khả năng thuỷ hoá của keo nguyên sinh chất nên ảnh hưởng đến tốc độ và chiều hướng các phản ứng hóa sinh.

**\* Các nguyên tố vi lượng có khả năng làm thay đổi tính chống chịu** của cây với các điều kiện bất thuận của môi trường như chịu hạn, chịu nóng, chịu lạnh, chịu sâu bệnh...

Tuy nhiên, mỗi nguyên tố vi lượng có hiệu quả tác động đặc trưng riêng cho từng mặt hoạt động trao đổi chất và thậm chí riêng cho từng loại cây trồng. Dưới đây là vai trò của một số nguyên tố vi lượng quan trọng đối với cây.

### 5.7.1. Sắt

- Cây hút sắt dưới dạng  $Fe^{2+}$ , còn dạng  $Fe^{3+}$  gây độc cho cây nên nó phải được khử thành  $Fe^{2+}$  trước khi xâm nhập vào cây. Fe được vận chuyển trong mạch xylem dưới dạng phức chất với xitrat.

- Vai trò quan trọng nhất của sắt là hoạt hóa các enzym. Nó có mặt trong nhóm hoạt động của một số enzym oxi hóa khử như catalase, peroxydase. Nó có mặt trong các xytocrom, feredoxin trong chuỗi chuyển vận điện tử của quang hợp và hô hấp. Trong quá trình vận chuyển điện tử, sắt được oxy hóa từ  $Fe^{2+}$  thành  $Fe^{3+}$

- Nó không tham gia vào thành phần của diệp lục nhưng lại có ảnh hưởng quyết định đến sự tổng hợp diệp lục trong cây. Hàm lượng Fe trong lá cây có quan hệ mật thiết đến hàm lượng diệp lục trong chúng...

- Triệu chứng gặp phải lúc thiếu sắt là lá cây mất màu xanh chuyển sang vàng và trắng. Triệu chứng thiếu sắt xuất hiện trước hết ở lá non sau đến lá già vì Fe không di động từ lá già về lá non. Trong điều kiện bị thiếu nghiêm trọng và lâu dài, toàn lá trở nên màu trắng còn gân lá có màu úa vàng. Lá bị mất màu do thiếu sắt vì sắt cần cho quá trình tổng hợp một số phức hợp diệp lục – protein trong lục lạp. Sự di động kém của sắt gây ra do sự kết tủa thành các dạng oxit sắt hoặc phosphat không tan trong lá già hoặc hình thành phức hợp với phytoferritin - một protein kết hợp với sắt có trong lá. Khi trồng cây trong dung dịch, pH thường bị giảm và Fe bị kết tủa gây nên bệnh thiếu Fe. Để khắc phục, người ta có thể điều chỉnh pH của dung dịch trồng cây. Trong môi trường nuôi cấy mô, người ta bổ sung vào môi trường nuôi cấy Fe dưới dạng phức không bị kết tủa là Fe - EDTA (Fe-Etylen Diamine Tetraaxetic Axit ).

### **5.7.2. Mangan**

Ion  $Mn^{2+}$  hoạt hóa nhiều enzyme trong tế bào thực vật, đặc biệt là các enzyme dehydrogenase, decarboxylase trong chu trình Krebs. Chức năng rõ rệt nhất của mangan là tham gia vào phản ứng quang phân ly nước của quang hợp.

- Triệu chứng thiếu hụt mangan điển hình là sự mất màu của các gân và sự xuất hiện các điểm chết nhỏ, thường xuất hiện các vết hoại tử trên lá. Sự mất màu có thể xảy ra ở lá già, lá non tùy thuộc loài cây và tốc độ sinh trưởng. Nếu thiếu Mn nặng thì cây bị khô và lá chết. Triệu chứng này có thể xuất hiện ở lá non và lá già tùy theo thực vật.

### **5.7.3. Đồng**

- Đồng hoạt hóa nhiều enzym oxi hóa khử và có trong thành phần của plastocyanin, một thành viên của chuỗi chuyển vận điện tử trong quang hợp. Các enzym mà đồng hoạt hóa liên quan rất nhiều đến các quá trình sinh lý và hóa sinh trong cây như tổng hợp protein, axit nucleic, dinh dưỡng nitơ, hoạt động quang hợp...

- Triệu chứng đầu tiên của sự thiếu đồng là lá bị chuyển sang màu xanh đen và xuất hiện các điểm hoại thư. Điểm hoại thư xuất hiện trước hết ở đỉnh lá non sau lan xuống dưới dọc theo mép lá. Lá có thể bị biến dạng và khi thiếu đồng nghiêm trọng thì lá có thể bị rụng.

- Hiện tượng thiếu đồng thường xảy ra trên đất đầm lầy. Cây trồng thiếu đồng thường hay mắc một số bệnh đặc trưng như bệnh chảy gôm (exanthema) hay xảy ra ở cây ăn quả. Cây tiết gôm và kèm theo các vết chết trên lá và quả. Với cây hòa thảo, thiếu đồng thường gây bệnh mất màu xanh ở ngọn lá (bệnh reclamation)...

Người ta có thể sử dụng sulphat đồng để phun cho cây trồng. Cu thường được sử dụng trong hỗn hợp với các nguyên tố vi lượng khác khi phun cho cây. Việc phun Cu có thể chống được một số bệnh nấm hại cây trồng như bệnh mốc sương.

#### **5.7.4. Kẽm**

- Kẽm tham gia hoạt hóa khoảng 70 enzym liên quan đến nhiều quá trình biến đổi chất và hoạt động sinh lý như quá trình dinh dưỡng photpho, tổng hợp protein, tổng hợp phytohormon (auxin), tăng cường hút các cation khác... nên ảnh hưởng nhiều đến quá trình sinh trưởng của cây.

- Thiếu kẽm sẽ rối loạn trao đổi auxin nên sinh trưởng bị ức chế, sinh trưởng chậm, lá cây bị biến dạng, ngắn, nhỏ và xoắn, đốt ngắn và biến dạng...

- Trong một số cây trồng (ngô, kê, đậu), lá già có thể bị mất màu ở phần gân và sau đó phát triển các điểm chết màu trắng. Hiện tượng mất màu là một sự thể hiện thiếu kẽm cho quá trình sinh trưởng của lục lạp.

Có thể phun dung dịch sulphat kẽm lên lá để cung cấp kẽm cho cây trồng. Zn thường có hiệu quả nhiều với các cây hòa thảo như lúa, ngô...

#### **5.7.5. Bo**

- B có ảnh hưởng rõ rệt lên sinh trưởng của cây đặc biệt là mô phân sinh đỉnh, có thể liên quan đến vai trò của B trong tổng hợp ARN. B ảnh hưởng đến quá trình phân hóa hoa, thụ phấn thụ tinh và sự đậu quả. B ảnh hưởng đến rất nhiều quá trình như phân hóa tế bào, trao đổi hormone, trao đổi N, hút nước, hút khoáng, trao đổi chất béo, sự nảy mầm của hạt... Ảnh hưởng rõ rệt nhất của B là quá trình ra hoa kết quả, nhiều ý kiến cho rằng Bo có vai trò trong sự kéo dài tế bào, trong sự tổng hợp axit nucleic, trong phản ứng của hormone và chức năng của membran (theo Shelp, 1993).

Triệu chứng thiếu hụt Bo có nhiều biểu hiện khác nhau phụ thuộc vào loài, tuổi của cây. Triệu chứng điển hình là các điểm chết đen ở lá non và chồi đỉnh và tác hại này thể hiện ở các lá non và phần dưới của phiến lá, thân bị cứng. Việc mất ưu thế ngọn khi thiếu B làm cho cây phân cành nhiều, các chồi ngọn của các cành cũng bị hại và do sự phân chia tế bào bị kìm hãm. Cấu trúc của quả, rễ củ và củ thường dị dạng hoặc bị thối do các mô bên trong bị hỏng. Triệu chứng chung khi thiếu B là chồi ngọn bị chết, các chồi bên cũng thui dần, hoa không hình thành, quá trình thụ tinh và đậu quả kém, quả rụng, rễ sinh trưởng kém, lá bị dày lên...

- B là một trong những nguyên tố vi lượng có hiệu quả nhất đối với cây trồng. Trong chế phẩm vi lượng thì B có vai trò quan trọng trong sự hình thành hoa quả và đậu quả, tăng năng suất cây trồng...

#### **5.7.6. Molybden**

- Mo có vai trò rất quan trọng trong việc trao đổi nitơ. Nó có mặt trong nhóm hoạt động của enzym nitrateductase và nitrogenase trong việc khử nitrat và cố định nitơ phân tử. Vì vậy mà Mo có vai trò quan trọng đối với cây họ đậu vì nó làm tăng khả năng cố định đạm của các vi sinh vật trong nốt sần. Ngoài ra, Mo còn có vai trò trong tổng hợp vitamin C và hình thành lục lạp...

- Dấu hiệu đầu tiên của sự thiếu hụt molybden là sự mất màu giữa các gân lá và các điểm hoại thư ở lá già. Thiếu Mo sẽ ức chế sự dinh dưỡng đạm của cây trồng nói chung và đặc biệt của các cây họ đậu. Ở một số thực vật như: súp lơ, súp lơ xanh, lá bị chết và soán lại, hoa lơ khó hình thành hoặc sớm rụng do molybden có liên quan đến cả hai quá trình đồng hóa nitrat và cố định nitơ. Cây đòi hỏi lượng molybden rất thấp. Sự bổ sung một lượng nhỏ molybden trên đất thiếu cũng đã gây ra hiệu quả rất cao. Trong chế phẩm vi lượng cho cây họ đậu thì Mo là nguyên tố vi lượng chủ đạo và không thể thiếu được. Có thể sử dụng molybdat amon để phun cho cây.

#### **5.7.7 Clo**

Clo có mặt trong cây ở dạng ion Cl<sup>-</sup>. Clo được sử dụng cho các phản ứng quang phân ly nước của quang hợp. Ngoài ra, Cl còn cần thiết cho sự phân chia tế bào ở lá và rễ. Cây thiếu Cl thì ngọn lá sẽ bị héo và tiếp sau là làm cho toàn lá bị mất màu và chết. Sự sinh trưởng của lá bị kìm hãm và lá thường có màu đồng sáng. Rễ bị ngắn, dày lên ở phía đầu rễ. Hầu hết các cây hấp thụ lượng clo cao hơn so với nhu cầu của mình.

#### **5.7.8 Niken**

Cho đến nay chỉ phát hiện được enzym urease ở thực vật thượng đẳng là enzyme có chứa niken. Các vi sinh vật cố định nitơ có nhu cầu về niken cho các enzyme tham gia vào quá trình tạo khí hydro trong quá trình cố định đạm. Sự thiếu hụt niken làm cây tích lũy ure trong lá dẫn đến làm chết các ngọn lá. Biểu hiện thiếu hụt niken đối với cây chỉ xảy ra khi cây trồng trên những loại đất đặc biệt rất thiếu niken bởi vì nhu cầu về niken của cây là rất thấp.

## **6. VAI TRÒ CỦA NITƠ VÀ SỰ ĐỒNG HÓA NITƠ CỦA THỰC VẬT**

### **6.1. Vai trò của N đối với cây**

Nếu quan niệm nguyên tố khoáng là nguyên tố được lấy từ đất thì N được rễ cây hấp thu từ đất. Đối với thực vật nói chung và cây trồng nói riêng thì N có vai trò sinh lý đặc biệt quan trọng đối với sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất. Nitơ có mặt

trong rất nhiều hợp chất hữu cơ quan trọng có vai trò quyết định trong quá trình trao đổi chất và năng lượng, đến các hoạt động sinh lý của cây.

\* ***N là nguyên tố đặc thù của protein.*** Vì vậy mà protein lại có vai trò rất quan trọng trong mọi hoạt động sống của với cây.

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

- Protein là thành phần bắt buộc của các enzym. Một enzym có hai thành phần cấu thành : phân tử protein (apoenzym) và nhóm hoạt động (coenzym).

Người ta nói rằng nguyên tố N vừa có vai trò cấu trúc và vừa có vai trò chức năng.

\* ***N có trong thành phần của axit nucleic*** (ADN và ARN). Ngoài chức năng duy trì và truyền thông tin di truyền cho thế hệ sau, axit nucleic đóng vai trò quan trọng trong quá trình sinh tổng hợp protein, sự phân chia và sinh trưởng của tế bào.

\* ***N là thành phần quan trọng của phân tử diệp lục.*** Mỗi phân tử diệp lục có 4 nguyên tử N, nên hàm lượng N trong lá rất cao. Diệp lục là tác nhân quyết định việc hấp thu và biến đổi năng lượng ánh sáng mặt trời thành năng lượng hóa học trong hoạt động quang hợp của cây, tổng hợp nên các chất hữu cơ cung cấp cho sự sống của các sinh vật trên trái đất.

\* ***N là thành phần của một số phytohormon*** như auxin và xytokinin. Đây là hai hormon quan trọng nhất trong quá trình phân chia và sinh trưởng của tế bào và của cây.

\* ***N tham gia vào thành phần của ADP và ATP*** có vai trò quan trọng trong sự trao đổi năng lượng trong cây đặc biệt trong quá trình quang hợp và hô hấp...

\* ***N tham gia vào thành phần của hợp chất phytochrom.*** Sắc tố này 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 phân đạm. Phản ứng trước tiên khi bón phân đạm là cây sinh trưởng mạnh, tăng trưởng nhanh về chiều cao, diện tích lá, đẻ nhánh nhiều, tăng sinh khối nhanh vì N nhanh chóng đi vào thành phần của protein, axit nucleic, diệp lục và phytohormon. Cây tăng cường trao đổi chất và năng lượng vì nó tham gia vào hình thành các enzym, hệ thống ADP,ATP và axit nucleic. Đồng thời, các hoạt động sinh lý cũng được xúc tiến như quang hợp, hô hấp, dinh dưỡng khoáng... và kết quả cuối cùng là năng suất cây trồng tăng.

## **6.2. Thừa và thiếu nitơ**

### **\* Thừa nitơ**

Khác với các nguyên tố khác, việc thừa nitơ có ảnh hưởng rất nghiêm trọng đến sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất của cây trồng. Cây sinh trưởng quá

manh, thân lá tăng trưởng nhanh mà mô cơ giới kém hình thành nên cây rất yếu và gây nên hiện tượng lớp vỏ, giảm năng suất nghiêm trọng và có nhiều trường hợp không có thu hoạch.

Hiện tượng lớp vỏ thường xảy ra trên đất thừa đạm hoặc bón quá nhiều và tập trung phân đạm.

**\* Thiếu nitơ**

Ngược lại với thừa N, thiếu nitơ làm cho cây sinh trưởng rất kém, diệp lục không hình thành, đẽ nhánh và phân cành kém, giảm sút hoạt động quang hợp và tích lũy, giảm năng suất nghiêm trọng. Tùy theo mức độ thiếu đạm mà năng suất giảm nhiều hay ít. Trong trường hợp có triệu chứng thiếu đạm thì chỉ cần bổ sung phân đạm là cây sinh trưởng phát triển bình thường. Sự thiếu hụt nitơ sẽ kìm hãm mạnh mẽ sự sinh trưởng của cây. Triệu chứng thiếu hụt điển hình là lá cây bị hóa vàng, đặc biệt là ở các lá già gần dưới gốc cây. Khi thiếu N nghiêm trọng thì các lá này bị vàng úa và rụng. Các lá non hơn thể hiện triệu chứng này muộn hơn do có thể huy động nitơ từ các lá già. Như vậy, cây thiếu N sẽ có lá xanh nhạt ở phía trên và lá vàng ở phía dưới, cây sinh trưởng chậm, còi cọc. Cây có thể dư thừa lượng cacbonhydrat do không được sử dụng vào quá trình tổng hợp các axit amin và các hợp chất chứa nitơ khác. Cacbonhydrat này thường được sử dụng để tổng hợp nên các sắc tố anthocyan khiến lá, cuống lá và thân có thể mang màu huyết dụ. Triệu chứng này thường thể hiện rõ ở cây cà chua và ngô.

**6.3. Sự đồng hóa nitơ của cây**

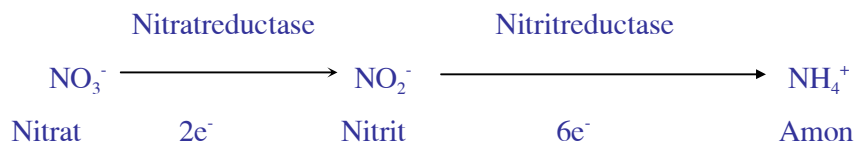
Nitơ trong tự nhiên tồn tại dưới ba dạng: N hữu cơ, N vô cơ và N ở dạng tự do (N<sub>2</sub>) trong khí quyển. Cây chủ yếu hút N vô cơ, còn dạng N<sub>2</sub> trong khí quyển thì cây không đồng hóa trực tiếp được mà phải nhờ sự cố định của các vi sinh vật trong đất. Dạng nitơ vô cơ chủ yếu mà cây đồng hóa là nitrat (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) và amon (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>).

**6.3.1. Sự đồng hóa nitrat**

\* Nitrat là dạng đạm cây sử dụng nhiều nhất. Nó không gây độc cho cây nên cây có thể tích lũy ở trong mô. Tuy nhiên, đối với con người thì nitrat có hại cho sức khỏe. Hàm lượng nitrat tự do trong cây là một tiêu chuẩn quan trọng đánh giá độ an toàn của nông phẩm.

\* Cây không thể sử dụng nitrat trực tiếp vào các quá trình trao đổi chất mà nó phải được khử thành dạng đạm amon rồi mới biến đổi thành các chất hữu cơ chứa nitơ.

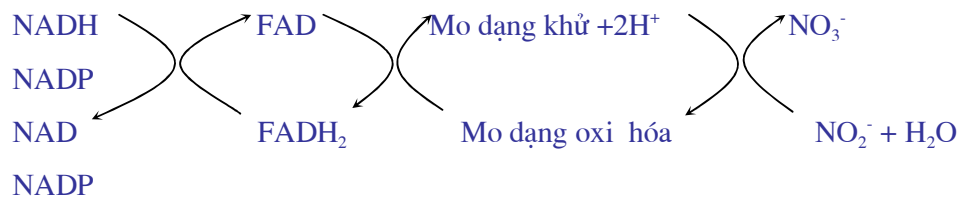
Quá trình khử nitrat trong cây diễn ra theo hai bước sau:



\* Điều kiện cho quá trình khử nitrat

- Có các enzym đặc hiệu xúc tác cho các phản ứng khử này mà đặc biệt quan trọng nhất và hoạt động mạnh nhất là enzym nitratoreductase. Đây là một enzym cảm ứng chỉ được hình thành khi có một lượng cơ chất  $\text{NO}_3^-$  nhất định. Sự hình thành và hoạt động của enzym này phụ thuộc vào ánh sáng, nồng độ  $\text{CO}_2$  và canxi. Enzym này có nguyên tố Mo tham gia vào nhóm hoạt động. Khi bón Mo thì quá trình khử nitrat được tăng cường.

- Có các chất khử mạnh. Đây là các cofecment ở dạng khử của enzym dehydrogenase là NADH, NADPH,  $\text{FADH}_2$  được hình thành trong quang hợp và hô hấp. Các chất này sẽ cung cấp điện tử cho phản ứng khử nitrat .



\* Sự khử nitrat có thể tiến hành ngay trong rễ, nhưng chủ yếu là ở trong lá. Nếu quá trình khử nitrat chậm thì nitrat bị tích lũy lại trong cây. Bón nhiều phân đạm thì hàm lượng nitrat cũng bị tích lũy lại. Vì vậy, trong kỹ thuật trồng rau an toàn thì phải có các biện pháp tác động nhằm giảm thiểu hàm lượng nitrat tự do trong sản phẩm dưới ngưỡng quy định của thế giới và Việt Nam, nhất là các loại rau và quả ăn tươi.

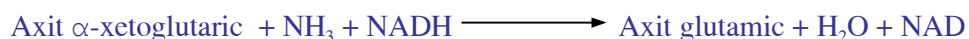
**6.3.2. Đồng hóa amon ( $\text{NH}_4^+$ )**

\* Quá trình khử nitrat và sự cố định nito phân tử cuối cùng dẫn đến hình thành  $\text{NH}_4^+$ .  $\text{NH}_4^+$  cũng được cây hấp thu trực tiếp từ đất. Khác với  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$  tích lũy nhiều trong cây sẽ gây độc gọi là độc amon. Do đó cây phải đồng hóa tiếp tục bằng các con đường chuyển nó vào các hợp chất hữu cơ như các axit amin, amit và protein.

\* Hiện nay người ta thừa nhận các con đường đồng hóa amon như sau:

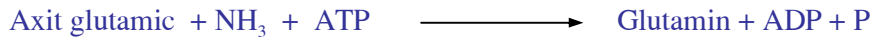
Theo quan niệm hiện đại thì chất nhận  $\text{NH}_3$  đầu tiên là axit  $\alpha$ -xetoglutaric hoặc axit glutamic. Quá trình đồng hoá  $\text{NH}_3$  trong cây liên quan đến hoạt động của 3 enzym quan trọng là: Glutamat dehydrogenase, glutamin synthetase và glutamin syntase. Các enzym này tạo nên hệ thống GOGAT. Hệ thống phản ứng do GOGAT xúc tác gồm:

-Phản ứng amin hoá khử;



-Phản ứng tạo amit (2 gốc  $-\text{NH}_2$ ):





-Phản ứng chuyển amin hoá:



Sự đồng hoá  $\text{NH}_3$  trong cây diễn ra theo hệ thống GOGAT. Quá trình này tạo ra axit amin glutamic và amit glutamin. Từ axit glutamic và glutamin như là hai chất chứa  $\text{NH}_3$ , nhóm  $\text{NH}_3$  được chuyển đến cho các chất khác bằng phản ứng chuyển amin hoá để hình thành nên các axit amin và các amit khác. Như vậy, chỉ có axit  $\alpha$ -xetoglutaric và glutamic mới tiếp nhận trực tiếp  $\text{NH}_3$  từ đất vào hoặc do quá trình khử nitrat. Các axit hữu cơ và các xetoaxit khác tiếp nhận  $\text{NH}_3$  qua axit glutamic và glutamin.

Các axit amin là nguyên liệu để tổng hợp nên các phân tử protein khác nhau trong cơ thể.

\* Đây là quá trình diễn ra thường xuyên dưới sự xúc tác của các enzym đặc hiệu. Nhờ vậy mà hàm lượng  $\text{NH}_4^+$  trong cây được giảm xuống, giải độc amon. Nếu quá trình này bị ức chế thì dẫn đến tích lũy amon trong cây đến mức dư thừa sẽ gây độc, làm rối loạn quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lý trong cây. Việc dư thừa đạm thường xảy ra ở các chân ruộng tốt và bón quá nhiều phân đạm, nhất là đạm urê

### 6.3.3. Đồng hóa nitơ phân tử (Sự cố định đạm sinh học)

#### \* Nitơ khí quyển và khả năng sử dụng

Nitơ trong khí quyển tồn tại dưới dạng khí  $\text{N}_2$  và chiếm khoảng 78% thể tích không khí. Mặc dù sống trong "đại dương nitơ", nhưng cây không có khả năng đồng hóa trực tiếp được. Liên kết  $\text{N} \equiv \text{N}$  có năng lượng liên kết rất lớn nên khó có thể phá vỡ được để hình thành nitơ vô cơ. Cây chỉ có thể sử dụng  $\text{N}_2$  khi:

- Có một áp suất và nhiệt độ rất cao để cắt đứt được liên kết  $\text{N} \equiv \text{N}$  rất bền vững đó hình thành nên đạm vô cơ ( $\text{NH}_3$ ) cho cây hút. Trường hợp này có thể xảy ra khi có sấm sét, nên sau trận mưa giông cây được hưởng một lượng đạm từ nước mưa.

Người ta có thể tạo nên áp suất và nhiệt độ cao để sản xuất phân đạm trong nhà máy.

- Một số vi sinh vật sống trong đất và trong nước có khả năng biến  $\text{N}_2$  trong khí quyển thành  $\text{NH}_3$  cung cấp cho cây. Khả năng kỳ diệu đó có được là nhờ một enzym rất đặc hiệu hoạt động trong các vi sinh vật cố định đạm. Đó là enzym nitrogenase.

#### \* Các vi sinh vật đồng hoá nitơ phân tử

Các vi sinh vật cố định  $\text{N}_2$  được phân thành hai nhóm: nhóm vi sinh vật sống tự do (còn gọi là vi sinh vật không cộng sinh) và vi sinh vật sống cộng sinh.

- Vi sinh vật sống tự do trong đất và nước gồm ba nhóm:

1) Nhóm vi sinh vật yếm khí (*Clostridium pasteurianum*) sống trong đất. Chúng sử dụng năng lượng của hô hấp yếm khí để cố định đạm nên hiệu quả rất thấp. Thông thường cứ sử dụng 1 gam đường thì vi khuẩn này có thể cố định được 3 mg nitơ.

2) Nhóm vi sinh vật hảo khí (*Azotobacter*) sử dụng năng lượng của hô hấp hảo khí để cố định đạm nên hiệu quả cao hơn. Vi khuẩn này khi sử dụng 1 gam đường có thể đồng hóa 15 mg nitơ.

3) Các tảo lam sống trong nước cũng có khả năng đồng hóa nitơ phân tử. Các tảo này sử dụng chính sản phẩm quang hợp của mình để cố định đạm. Quá trình này sẽ bổ sung thêm nguồn đạm sinh học cho các ruộng lúa nước.

Nhìn chung các vi sinh vật cố định đạm không cộng sinh trên có khả năng bổ sung cho đất thêm khoảng 10 - 20 kg N/ ha. Ý nghĩa quan trọng của việc cố định đạm sinh học thuộc về các vi sinh vật sống cộng sinh.

#### **- Vi sinh vật sống cộng sinh**

Các vi sinh vật sống cộng sinh có khả năng cố định đạm rất đa dạng. Chúng thường thuộc hai nhóm chính là các vi sinh vật sống cộng sinh với rễ cây họ đậu và vi sinh vật sống cộng sinh trong cánh bèo hoa dâu.

##### **1) Vi sinh vật sống cộng sinh với rễ cây họ đậu**

Có đến hàng trăm loài cây họ đậu có hoạt động cộng sinh với vi sinh vật cố định đạm. Các vi sinh vật này thuộc hai giống vi sinh vật chính là *Rhizobium* và *Bradyrhizobium*, trong đó *Rhizobium* là vi sinh vật chủ yếu và hoạt động cố định nitơ mạnh nhất.

Điều kiện cho quá trình cố định đạm cộng sinh này thực hiện được là:

##### **# Hình thành các nốt sần**

Quá trình cố định đạm được thực hiện trong tổ chức đặc biệt gọi là nốt sần. Sự hình thành nốt sần diễn ra trong vài ngày từ khi lây nhiễm vi khuẩn. Các vi sinh vật này thường tập trung ở vùng gần chóp rễ, nơi tập trung nhiều polysacarit và là vùng hình thành lông hút mới. Rễ cây tiết ra chất flavonoit hấp dẫn vi sinh vật. Các khuẩn này tập trung với mật độ rất cao ở đầu lông hút mới. Chúng xâm nhập qua các lông hút mới hình thành để các tế bào nhu mô rễ. Chúng được nhân lên rất nhanh và hình thành các túi chứa vi khuẩn gọi là bacteroit. Bacteroit được xem như là một bào quan của các tế bào này.

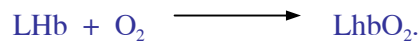
Dưới ảnh hưởng của gen vi khuẩn thì các tế bào nhu mô vỏ đa bội hóa và phân chia nhanh để hình thành nên các nốt sần sau khoảng 3-4 ngày và sau đó hình thành mạch dẫn nối liền nốt sần và mạch dẫn rễ để trao đổi các sản phẩm giữa cây chủ và vi khuẩn.. Nốt sần được xem là những "phân xưởng" tí hon sản xuất phân đạm cho cây.

##### **# Quan hệ cộng sinh**

Đây là mối quan hệ cộng sinh khá phức tạp giữa cây chủ là các cây họ đậu và vi sinh vật sống trong nốt sần. Cây chủ cung cấp cho vi sinh vật các chất glucit, nguồn năng lượng ATP và các chất khử như feredoxin, NADH để tiến hành hoạt động khử  $N_2$  thành  $NH_3$ . Ngược lại vi sinh vật sẽ cung cấp cho cây chủ các hợp chất chứa nitơ cố định được cho sự sinh trưởng của chính cây chủ.

#### # Điều kiện yếm khí

Hoạt động của enzym nitrogenase rất mẫn cảm với  $O_2$ . Khi có mặt của oxi thì enzym này hoàn toàn mất hoạt tính. Vì vậy, để cho quá trình cố định đạm xảy ra được thì cần có một cơ chế bảo vệ hoạt động của enzym này. Trong nốt sần, có chất leghemoglobin (LHb). Chất này có màu đỏ như hemoglobin của máu động vật. LHb sẽ tiếp nhận  $O_2$  theo phản ứng:



Hoạt động này lấy đi  $O_2$  để tạo điều kiện yếm khí cho nitrogenase hoạt động. Nốt sần chứa nhiều LHb (màu hồng hơn) thì hoạt tính của nitrogenase càng mạnh (nốt sần hữu hiệu).

#### # Enzym đặc hiệu

Enzym nitrogenase có thể coi là nhân tố chìa khóa cho quá trình này. Enzym này hoạt động trong điều kiện yếm khí nên trong nốt sần tồn tại cơ chế tạo điều kiện yếm khí cho enzym này hoạt động. Nhóm hoạt động của nó có chứa nguyên tố molybden và Fe. Vì vậy, sử dụng Mo và cả Fe cho cây họ đậu là rất có hiệu quả.

#### # Cung cấp chất khử và năng lượng

Cố định  $N_2$  là quá trình khử liên tục nên cần các chất khử mạnh và năng lượng của ATP. Các chất khử là NADH và feredoxin cùng với năng lượng ATP do hô hấp của cây chủ cung cấp. Sự cố định nitơ cần rất nhiều năng lượng, cần 16 ATP để khử 1  $N_2$ .

Khả năng cố định nitơ phân tử của cây họ đậu là rất đáng kể. Nói chung, các cây họ đậu có khả năng cố định từ 200 đến 450 kg N/ ha/ năm, bổ sung nguồn đạm quan trọng cho cây trồng và cho việc cải tạo đất.

#### 2) Hệ cộng sinh của bèo hoa dâu

Đây là một hệ cộng sinh phức tạp giữa tảo lam có khả năng cố định đạm và cây bèo hoa dâu là một loài dương xỉ. Ngoài tảo lam *Anabaena* ra thì còn một số vi khuẩn khác có khả năng cố định đạm như *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Cyanobacterium*... cùng tồn tại trong cánh bèo dâu tạo nên một túi có khả năng hoạt động cố định nitơ phân tử rất hiệu quả. Chúng có khả năng cố định khoảng xấp xỉ 100 kg N/ha/ năm.

Ở nước ta trước đây đã có thời kỳ phát triển rất mạnh việc nuôi trồng bèo dâu như là một nguồn phân đạm sinh học rất có ý nghĩa. Tuy nhiên việc nuôi trồng và nhất là

giữ giống bèo dậu khá phức tạp nên hiệu quả kinh tế thấp, do đó mà biện pháp nuôi bèo dậu làm phân bón ngày nay đã mai một dần.

**\* Cơ chế quá trình cố định N<sub>2</sub>**

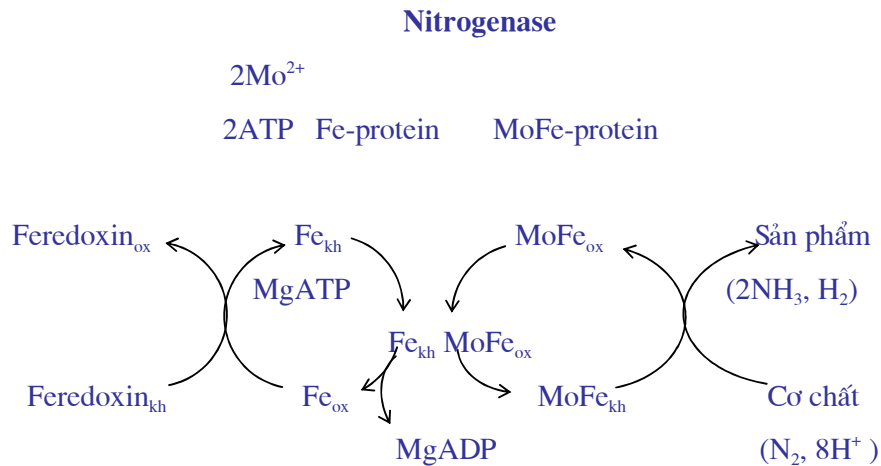
Quá trình cố định N<sub>2</sub> của các vi sinh vật cố định đạm là một quá trình khử liên tục và được thực hiện theo phản ứng sau:



Phản ứng này được xúc tác bởi hệ enzym nitrogenase. Phức hợp nitrogenase có 2 protein: một protein chứa lưu huỳnh và sắt gọi là Fe-protein và một protein chứa molybden và sắt gọi là MoFe-protein. Phân tử protein chứa Mo (MoFe-protein) chính là enzym dinitroreductase trực tiếp khử N<sub>2</sub> thành NH<sub>3</sub>. Phân tử Fe-protein có nhiệm vụ lấy điện tử từ feredoxin để cung cấp cho việc khử MoFe-protein, nên được gọi là nitrogenase reductase.

Để vận chuyển e<sup>-</sup> từ Fe-protein đến Mo-protein cần 2ATP. Như vậy, để khử một phân tử N<sub>2</sub> cần có 16ATP. Đây là một lượng năng lượng khá lớn được cung cấp bởi hô hấp của tế bào cây chủ.

Quá trình khử N<sub>2</sub> thành NH<sub>3</sub> được minh họa ở sơ đồ hình 6.6.



**Hình 6.6. Phản ứng khử N<sub>2</sub> được xúc tác bởi nitrogenase**

(ox - dạng oxi hoá; kh - dạng khử)

**\* Ý nghĩa của sự cố định đạm sinh học**

- Sự cố định đạm là một phương thức bổ sung thêm nguồn đạm quan trọng cho đất và cho cây trồng. Hiện nay, việc sử dụng quá nhiều phân đạm vô cơ đã làm cho môi trường đất và nước bị ô nhiễm, tăng quá trình tích lũy nitrat trong sản phẩm gây độc cho

con người đã đến mức báo động. Chính vì vậy, mà thay thế một phần đạm vô cơ bằng đạm sinh học sẽ góp phần làm cho môi trường sinh thái nông nghiệp bền vững hơn.

- Việc trồng xen cây họ đậu với các cây trồng khác cũng như trồng các cây họ đậu cải tạo đất là biện pháp canh tác hợp lý, có hiệu quả cao và bền vững cho hệ sinh thái nông nghiệp... Các mô hình trồng xen cây họ đậu với các cây trồng nông nghiệp, cây lâm nghiệp ngày càng được ứng dụng nhiều trong sản xuất.

- Hiện nay, có một số chế phẩm vi sinh vật cố định đạm được sử dụng bón cho nhiều loại cây trồng đã mang lại hiệu quả rõ rệt cho cây trồng cả về năng suất và môi trường như chế phẩm nitrazin bón cho lúa. Tuy nhiên, các chế phẩm vi sinh vật có ích như vậy cho các cây trồng hiện nay còn rất hạn chế.

## 7. CƠ SỞ SINH LÝ CỦA VIỆC SỬ DỤNG PHÂN BÓN CHO CÂY TRỒNG

Việc sử dụng phân bón hợp lý cho cây trồng tức là phải dựa trên yêu cầu sinh lý của cây. Cây trồng cần chất gì và bao nhiêu? Cần vào giai đoạn nào và phương pháp sử dụng phân bón thích hợp?... Đây là những nội dung cần giải quyết khi xây dựng chế độ bón phân hợp lý cho cây trồng. Để có một chế độ bón phân hợp lý cho một cây trồng nào đó, ta cần xác định lượng phân bón hợp lý cho cây trồng, tỷ lệ thích hợp giữa các loại phân bón, giai đoạn sử dụng phân bón và phương pháp bón phân hợp lý cho từng đối tượng cây trồng.

### 7.1. Xác định lượng phân bón thích hợp

Lượng phân bón (LPB) hợp lý có thể được xác định theo công thức sau:

Nhu cầu dinh dưỡng của cây - Khả năng cung cấp của đất

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

#### 7.1.1. Xác định nhu cầu dinh dưỡng của cây trồng

Nhu cầu dinh dưỡng của cây trồng nào đấy là lượng chất dinh dưỡng mà cây cần qua các thời kỳ sinh trưởng để tạo nên một năng suất kinh tế tối đa. Hầu hết lượng chất dinh dưỡng này cây lấy từ đất nên người ta gọi nhu cầu dinh dưỡng là lượng lấy đi từ đất. Người ta thường tính nhu cầu dinh dưỡng của yếu tố phân bón nào đấy bằng lượng phân bón mà cây cần để tạo nên một đơn vị năng suất kinh tế (tạ hoặc tấn chảng hạn).

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 được tính cho từng yếu tố dinh dưỡng riêng biệt. Ví dụ như muốn đạt năng suất lúa là 5 tấn/ha thì cây lúa cần hút bao nhiêu kg N, P, K...?.

- Nhu cầu dinh dưỡng của cây là một chỉ tiêu thay đổi rất nhiều. Nó thay đổi theo từng loại cây và giống cây trồng khác nhau, theo các điều kiện và mức độ thâm canh, theo biến động của thời tiết...

- Muốn xác định nhu cầu dinh dưỡng của cây thì ta phải tiến hành phân tích hàm lượng các chất dinh dưỡng trong cây. Người ta tiến hành phân tích vào giai đoạn mà cây tích lũy tối đa trước khi thu hoạch, không phải là lúc cây đã tàn lụi. Ví dụ người ta tiến hành phân tích hàm lượng N, P, K trước khi cây chín hoàn toàn đối với lúa, lúc các chất dinh dưỡng trong thân lá chưa bị mất đi do các bộ phận bị khô chết và rơi rụng.

Ta thu hoạch toàn bộ các bộ phận rễ, thân, lá, quả, hạt... rồi sấy khô và tiến hành phân tích các nguyên tố chủ yếu như N, P, K, S... rồi quy ra trên một đơn vị sản phẩm thu hoạch (ví dụ trên 1 tạ hay tấn thóc chẳng hạn). Từ đấy ta có thể tính toán lượng chất dinh dưỡng cần bón cho cây trồng để đạt được một năng suất nhất định nào đấy.

Trong trường hợp trồng cây trong dung dịch, ta có thể dễ dàng tính nhu cầu dinh dưỡng của cây bằng lượng chất dinh dưỡng cây lấy đi từ dung dịch để tạo nên một đơn vị năng suất kinh tế.

### **7.1.2. Khả năng cung cấp của đất**

Khả năng cung cấp của đất là độ màu mỡ của đất. Độ màu mỡ này tùy thuộc vào các loại đất khác nhau. Có thể sử dụng phương pháp hóa học và sinh học để xác định độ phì nhiêu của đất.

#### **\* Phương pháp phân tích hóa học**

Phương pháp hóa học là phương pháp phân tích nhanh chóng nhất. Để xác định độ phì nhiêu của đất ta chỉ tiến hành phân tích thành phần các nguyên tố dinh dưỡng có trong đất. Hàm lượng dinh dưỡng trong đất thuộc hai chỉ tiêu: tổng số và dễ tiêu. Lượng chất dinh dưỡng dễ tiêu thường di động trong dung dịch đất, còn lượng tổng số thì ngoài chất dinh dưỡng tan trong dung dịch đất còn lượng dinh dưỡng hấp phụ trên keo đất và giữ chặt trong đất. Khả năng cung cấp của đất thường lớn hơn lượng dinh dưỡng dễ tiêu vì còn có lượng chất dinh dưỡng hấp phụ có khả năng trao đổi trên bề mặt keo đất.

Các phòng phân tích đất đều có các phương pháp chuẩn xác để phân tích hàm lượng các nguyên tố dinh dưỡng có trong đất: Hàm lượng đạm, lân, kali... tổng số và dễ tiêu.

#### **\* Phương pháp sinh học**

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

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

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

### **7.1.3. Hệ số sử dụng phân bón**

Mỗi loại phân bón bón cho cây trồng có một hệ số sử dụng nhất định. Hệ số sử dụng phân bón là tỷ lệ lượng chất dinh dưỡng mà cây có khả năng lấy đi so với lượng phân bón bón vào đất.

## **7.2. Xác định tỷ lệ giữa các loại phân bón và thời kỳ bón phân**

### **\* Tỷ lệ phân bón**

Giữa các yếu tố dinh dưỡng N:P:K có một tỷ lệ tối ưu nhất định cho từng giống cây trồng và thậm chí cho các giai đoạn sinh trưởng khác nhau. Tỷ lệ N:P:K thích hợp làm cây sinh trưởng và phát triển tốt, cân đối và cho năng suất cao nhất. Nếu tỷ lệ không cân đối thì sẽ làm giảm hiệu quả của từng yếu tố phân bón và giảm năng suất. Chẳng hạn, nếu bón đạm quá nhiều thì hiệu quả của P và K bị giảm sút và ngược lại.

Để xác định tỷ lệ phân bón thích hợp thì ta cần phải tiến hành thí nghiệm cho từng đối tượng cây trồng. Công thức bón phân nào cho năng suất cao nhất được coi là công thức tốt nhất để đưa vào áp dụng bón phân cho chúng.

Ví dụ khi khuyến cáo biện pháp bón phân cho một giống cà phê là N:P:K = N300: P200: K250 có nghĩa là bón 300 kgN nguyên chất, 200 kg K<sub>2</sub>O và 250 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> cho 1 ha.

Cũng có thể bón theo tỷ lệ cân đối N:P:K là 3: 2: 2,5 và tùy theo lượng phân bón mà ta phân chia theo tỷ lệ đó.

### **\* 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 mà chúng ta cần ưu tiên cung cấp cho cây là thời kỳ khủng hoảng và thời kỳ hiệu suất cao nhất.

Thời kỳ khủng hoảng của một yếu tố dinh dưỡng là thời kỳ mà nếu thiếu nó thì ảnh hưởng mạnh nhất đến sinh trưởng và năng suất cây trồng đó. Thời kỳ hiệu suất cao nhất là thời kỳ mà yếu tố dinh dưỡng đó phát huy hiệu quả cao nhất, lượng chất dinh dưỡng cần ít nhất cho một đơn vị sản phẩm thu hoạch nên đầu tư phân bón đạt hiệu quả cao nhất. Ví dụ thời kỳ hiệu suất cao nhất của P đối với lúa là thời kỳ mạ, còn thời kỳ khủng hoảng là lúc làm đồng. Với phân đạm thì thời kỳ khủng hoảng và hiệu suất cao nhất là thời kỳ đẻ nhánh và làm đồng... Cần ưu tiên bón cho các thời kỳ đó.

### 7.3. Phương pháp bón phân thích hợp

Tùy theo từng loại cây trồng mà ta có phương pháp bón phân thích hợp. Có thể sử dụng phương pháp bón lót, bón thúc hoặc phun qua lá...

- **Bón lót** là bón phân trước khi gieo trồng nhằm cung cấp chất dinh dưỡng cho sự sinh trưởng ban đầu của cây. Tùy theo cây trồng và loại phân bón mà ta bón lót với lượng khác nhau. Với phân lân và vôi do hiệu quả của chúng chậm và cần nhiều cho giai đoạn sinh trưởng ban đầu nên thường bón lót lượng lớn, có thể bón lót toàn bộ. Tuy nhiên với phân đạm và kali, hiệu quả của chúng nhanh và dễ bị rửa trôi nên ta bón lót một lượng vừa đủ cho sinh trưởng ban đầu của cây trồng còn chủ yếu là bón thúc.

- **Bón thúc** là bón nhiều lần vừa thỏa mãn nhu cầu vừa tránh lãng phí do bị rửa trôi trong đất. Tùy theo từng loại cây trồng mà ta phân phối lượng phân bón thúc ra bao nhiêu lần. Ví dụ như với lúa, ta có bón đẻ nhánh, bón đón đòng, bón nuôi hạt...

- **Phun phân** qua lá là phương pháp bón phân tiết kiệm nhất và phát huy hiệu quả nhanh nhất. Tuy nhiên, tùy theo loại cây trồng và loại phân bón mà ta sử dụng phương pháp phun qua lá. Với các cây rau, cây hoa, cây giống các loại... thì phun qua lá là hiệu quả nhất. Với các loại phân bón vi lượng, chất điều hòa sinh trưởng và các chế phẩm phun lá thì nhất thiết phải sử dụng dung dịch phun qua lá...



## TÓM TẮT CHƯƠNG 6

■ Dinh dưỡng khoáng là một trong những chức năng sinh lý rất quan trọng của thực vật. Các nguyên tố khoáng được rễ cây lấy từ đất có thể chia thành nguyên tố đa lượng và vi lượng, trong đó có khoảng 19 nguyên tố thiết yếu không thể thiếu được cho hoạt động sinh lý và sinh trưởng, phát triển của cây. Các nguyên tố khoáng có hai chức năng sinh lý vô cùng quan trọng đối với cây là cấu trúc nên cơ thể và tham gia điều chỉnh các hoạt động sống xảy ra trong cây.

■ Các nguyên tố khoáng từ đất xâm nhập vào rễ qua hệ thống lông hút. Các ion khoáng tan trong dung dịch đất và hấp phụ trên bề mặt keo đất sẽ được hấp phụ lên trên bề mặt rễ theo nguyên tắc trao đổi ion với  $H^+$  và  $HCO_3^-$  của rễ một cách trực tiếp hay gián tiếp. Chất khoáng sẽ được đi vào mạch dẫn và được vận chuyển lên các bộ phận trên mặt đất. Các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, pH của dung dịch đất, nồng độ oxy trong đất ảnh hưởng rất mạnh đến quá trình hấp thu chất khoáng của rễ. Các chất khoáng cũng có thể xâm nhập vào cây qua khí khổng và cả qua lớp cutin mỏng trên bề mặt lá. Đây là cơ sở cho kỹ thuật phun các chất dinh dưỡng qua lá.

■ Các nguyên tố khoáng đa lượng thiết yếu tham gia vào nhiều hợp chất quan trọng:

- Quyết định quá trình sinh trưởng:

Protein: N, S

Axit nucleic: N, P

Photpholipit: P

Diệp lục: N, Mg

Phytohocmon: N

Pectat canxi : Ca

- Quyết định quá trình trao đổi chất và năng lượng:

Hệ thống enzym: N, Ca, K, Mg và các nguyên tố vi lượng

Hệ thống ADP, ATP (N, P) và coenzymA (S)

- Điều chỉnh các hoạt động sống: K và các ion khác.

- Ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lý của cây, đến khả năng chống chịu và quá trình hình thành năng suất cây trồng.

■ Cây đồng hóa nitơ nhờ quá trình khử nitrat thành amon và quá trình đồng hóa amon để thành các chất hữu cơ chứa nitơ như axit amin và protein chủ yếu thông qua hệ

thống GOGAT. Sự đồng hóa nitơ của cây cũng có thể thông qua sự cố định nitơ phân tử của một số vi sinh vật sống tự do trong đất và nước hay sống cộng sinh với rễ cây họ đậu hay trong cánh bèo dậu. Nhờ hoạt động của enzym nitrogenase mà các vi khuẩn này có thể khử  $N_2$  thành  $NH_3$  cung cấp cho cây chủ. Sự cố định đạm sinh học có ý nghĩa rất quan trọng trong việc phát triển một nền nông nghiệp sinh thái, bổ sung nguồn đạm sinh học và giảm ô nhiễm môi trường đất và nước do sử dụng quá nhiều phân đạm vô cơ.

■ Việc bón phân hợp lý cho cây trồng phải dựa trên nhu cầu sinh lý dinh dưỡng của cây. Cần phải xác định được lượng phân bón cần thiết cho từng loại cây trồng, cần xác định tỷ lệ các loại phân bón và thời kỳ bón phân hợp lý cũng như lựa chọn phương pháp bón phân thích hợp cho từng loại cây trồng. Bón phân như vậy vừa thỏa mãn nhu cầu sinh lý của cây vừa tăng được hiệu quả sử dụng phân bón.

### CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Nguyên tố khoáng là gì? Nguyên tố thiết yếu là gì? Kể tên chúng.  
Vai trò của nguyên tố khoáng đối với cây và năng suất cây trồng.
2. Các ion khoáng từ đất hấp phụ trên bề mặt rễ theo phương thức nào? Ví dụ với ion  $K^+$ ,  $Al^{3+}$ ,  $PO_4^{3-}$ .
3. Trình bày cơ chế xâm nhập các ion khoáng qua màng sinh chất vào tế bào.
4. Các điều kiện ngoại cảnh ảnh hưởng đến sự hút khoáng của rễ như thế nào? Sự dinh dưỡng khoáng ngoài rễ và ý nghĩa của quá trình này?
5. Vai trò sinh lý của P và S đối với cây? Các biểu hiện khi cây thiếu P và S? Phân P có hiệu quả nhất với loại cây trồng nào?
6. Vai trò sinh lý của kali và canxi và Mg? Biểu hiện khi cây thiếu K và Ca và Mg? Phân K có hiệu quả nhất với loại cây trồng nào?
7. Vai trò chung của nguyên tố vi lượng đối với cây? Hãy nêu vai trò của một số nguyên tố vi lượng chính?
8. Vai trò sinh lý của nitơ đối với cây và năng suất cây trồng? Việc thừa và thiếu nitơ có tác hại gì đối với cây trồng?
9. Hãy trình bày quá trình đồng hóa nitrat và amon của cây và ý nghĩa của quá trình này?
10. Sự cố định nitơ phân tử nhờ các vi sinh vật diễn ra như thế nào? Các loại vi sinh vật có khả năng cố định ni tơ phân tử và hiệu quả cố định đạm của chúng? Ý nghĩa của quá trình cố định đạm sinh học trong nền nông nghiệp sinh thái?
11. Hãy trình bày cơ sở sinh lý của việc bón phân hợp lý cho cây trồng?

## CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM

- Nguyên tố khoáng là gì:  
A. Chứa trong tro thực vật  
B. Cây hút từ đất  
C. Cấu trúc nên cơ thể  
D. Nguyên tố dinh dưỡng của cây
- Nguyên tố thiết yếu của thực vật là nguyên tố:  
A. Cần để cấu trúc nên cơ thể  
B. Thiếu không hoàn thành chu kỳ sống  
C. Cần thiết cho sinh trưởng và phát triển  
D. Cần thiết cho các hoạt động sinh lý
- Vai trò nào của nguyên tố khoáng là quan trọng nhất?  
A. Cấu trúc cơ thể  
B. Điều tiết hoạt động sống  
C. Tăng khả năng chống chịu  
D. Quan điểm khác
- Nguyên tố khoáng đa lượng là:  
A. Nguyên tố khoáng thiết yếu  
B. Có hàm lượng lớn trong cây  
C. Có vai trò quan trọng nhất  
D. Cây hút với lượng nhiều nhất
- Nguyên tố khoáng vi lượng là gì:  
A. Nguyên tố khoáng thiết yếu  
B. Có hàm lượng ít trong cây  
C. Ít có vai trò quan trọng đối với cây  
D. Cây hút với lượng ít
- Vai trò nào sau đây không đặc trưng cho nguyên tố đa lượng:  
A. Cấu trúc nên cơ thể  
B. Điều tiết hoạt động sống  
C. Tham gia vào trao đổi chất và năng lượng  
D. Hoạt hóa các enzym
- Vai trò nào sau đây không đặc trưng cho nguyên tố vi lượng:  
A. Cấu trúc nên cơ thể  
B. Điều tiết hoạt động sống  
C. Tham gia vào trao đổi chất và năng lượng  
D. Hoạt hóa các enzym
- Nguyên tố nào sau đây là linh động nhất trong cây:  
A. Ca  
B. K  
C. Na  
D. N
- Nguyên tố nào sau đây là kém linh động nhất trong cây:  
A. Ca  
B. K  
C. Na  
D. N
- Với các nguyên tố linh động thì khi thiếu, bộ phận nào thương tổn trước tiên:  
A. Ngọn  
B. Rễ  
C. Thân  
D. Cành
- Với các nguyên tố không linh động thì khi thiếu, bộ phận nào thương tổn trước tiên:  
A. Ngọn  
B. Rễ  
C. Thân  
D. Cành
- Gọi nguyên tố không thiết yếu là vì:  
A. Không cần cho sinh trưởng  
B. Không cần cho phát triển  
C. Không làm cho cây ra hoa kết hạt  
D. Thiếu cây vẫn phát triển bình thường
- Có bao nhiêu nguyên tố thiết yếu trong cây:  
A. 16  
B. 17  
C. 18  
D. 19
- Đặc điểm nào quyết định sự khuếch tán của các ion từ đất vào rễ?  
A. Thoát hơi nước của lá  
B. Sự chênh lệch nồng độ ion đất-rễ  
C. Trao đổi chất của rễ  
D. Nhu cầu ion của cây
- Đặc điểm nào không liên quan đến hút khoáng bị động?  
A. Gradient nồng độ giữa đất và rễ  
B. Kích thích chất tan vận chuyển  
C. Tính tan trong màng lipit  
D. Hô hấp của rễ
- Đặc trưng nào liên quan đến hút khoáng tích cực?  
A. Năng lượng  
B. Tính thấm của màng  
C. Gradient nồng độ  
D. Thế hiệu điện của màng

17. Nhiệt độ ảnh hưởng đến quá trình nào khi rễ cây hấp thu chất khoáng?  
 A. Hút khoáng bị động  
 B. Hút khoáng chủ động  
 C. Tốc độ khuếch tán ion  
 D. Quan điểm khác
18. Khi nhiệt độ giảm, tốc độ hút khoáng giảm không phải do nguyên nhân này:  
 A. Cường độ hô hấp của rễ giảm  
 B. Cường độ quang hợp giảm  
 C. Cường độ thoát hơi nước giảm  
 D. Tốc độ khuếch tán ion giảm
19. Khi nhiệt độ tăng, tốc độ hút khoáng tăng không phải do nguyên nhân này:  
 A. Cường độ hô hấp của rễ tăng  
 B. Cường độ quang hợp tăng  
 C. Cường độ thoát hơi nước tăng  
 D. Tốc độ khuếch tán ion tăng
20. Khi nhiệt độ quá cao ( $>40^{\circ}\text{C}$ ), tốc độ hút khoáng giảm chủ yếu do:  
 A. Khí khổng đóng  
 B. Rối loạn trao đổi chất  
 C. Mất cân bằng nước  
 D. Lông hút bị biến tính và chết
21. Nhiệt độ tối thích cho sự hút khoáng của cây trồng nhiệt đới vào khoảng:  
 A.  $20-30^{\circ}\text{C}$   
 B.  $30-40^{\circ}\text{C}$   
 C.  $40-50^{\circ}\text{C}$   
 D. Tùy thực vật
22. . pH của dung dịch đất ít ảnh hưởng đến quá trình này:  
 A. Độ hòa tan của chất khoáng  
 B. Hoạt động của vi sinh vật trong đất  
 C. Sự tích điện của rễ  
 D. Tốc độ khuếch tán của ion
23. Khi pH của dung dịch đất thấp (axit), cây hút loại ion nào nhiều:  
 A. Cation  
 B. Anion  
 C. Cả hai loại  
 D. Tùy thực vật
24. Khi pH của dung dịch đất cao (bazơ), cây hút loại ion nào nhiều:  
 A. Cation  
 B. Anion  
 C. Cả hai loại  
 D. Tùy thực vật
25. Khi pH tăng hoặc giảm quá mức thì hút khoáng bị ngừng do:  
 A. Lông hút chết  
 B. Vi sinh vật đất chết  
 C. Rễ trung hòa điện tích  
 D. Điện thế oxi hóa khử đất thay đổi
26. Trong quá trình hút khoáng thì oxi ảnh hưởng chủ yếu đến quá trình nào?  
 A. Sự sinh trưởng của rễ  
 B. Hoạt động của vi sinh vật đất  
 C. Hoạt động hô hấp của rễ  
 D. Sự phân giải chất hữu cơ trong đất
27. Khi đất bị yếm khí, quá trình hút khoáng bị giảm mạnh chủ yếu do:  
 A. Hút khoáng chủ động không xảy ra  
 B. Hút khoáng bị động không xảy ra  
 C. Vi sinh vật hiếu khí của đất chết  
 D. Hệ rễ chết
28. Với đa số cây trồng thì nồng độ oxi trong đất làm cây ngừng hút khoáng vào khoảng:  
 A.  $< 21\%$   
 B.  $< 10\%$   
 C.  $< 5\%$   
 D. Tùy cây
29. Trên đất mặn, sự hút khoáng của cây rất khó khăn chủ yếu do:  
 A. Rễ cây bị đầu độc  
 B. Tốc độ dòng nước đi lên cây chậm  
 C. Khả năng hòa tan của chất khoáng giảm  
 D. Áp suất thẩm thấu đất cao
30. P không tham gia vào thành phần của:  
 A. ADN-ARN  
 B. ABA-AIA  
 C. NAD-FAD  
 D. ADP-ATP
31. Khi bón phân lân, cây sinh trưởng mạnh không phải do nhóm chất này quyết định:  
 A. ADN  
 B. ARN  
 C. ATP  
 D. Photphatit
32. Sự có mặt của P trong nhóm này không có khả năng trực tiếp điều chỉnh trao đổi chất và năng lượng trong cây:  
 A. ATP  
 B. ADN  
 C. NAD  
 D. Ester photphoric
33. Phân P có hiệu quả nhất với cây nào?  
 A. Lúa  
 B. Lạc  
 C. Mía  
 D. Cà chua

34. Tại sao phân lân cần nhất cho các cây họ đậu:
- A. Cần cho sinh trưởng của cây đậu                      B. Cần cho hoạt động cố định đạm  
 B. Cần cho trao đổi chất và năng lượng                      D. Quan điểm khác
35. Trong đất, P tồn tại chủ yếu dạng nào:
- A.  $\text{PO}_4^{-3}$                       B.  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$                       C.  $\text{HPO}_4^{-2}$                       D. Tùy pH đất
36. Dạng P nào có ý nghĩa sinh học nhất đối với cây
- A.  $\text{PO}_4^{-3}$                       B.  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$                       C.  $\text{HPO}_4^{-2}$                       D. Tùy cây trồng
37. Khi thiếu P, biểu hiện đặc trưng của cây là:
- A. Chết đỉnh ngọn                      B. Khô lá  
 C. Chết rễ                      D. Lá chuyển màu
38. Kali trong cây tồn tại dạng nào:
- A. K hữu cơ                      B. K vô cơ                      D. K phức chất                      D. K ion tự do
39. Kali thường có mặt nhiều nhất ở cơ quan nào trong cây:
- A. Cơ quan non                      B. Cơ quan già                      C. Cơ quan sinh sản                      D. Cơ quan dự trữ
40. Tại sao người ta xem K là nguyên tố dùng lại điển hình:
- A. Nó rất linh động                      B. Được rút từ cơ quan già về cơ quan non  
 C. Từ cơ quan non về cơ quan già                      G. Tập trung ở các mô vận động
41. Khả năng điều tiết nào mang tính đặc trưng nhất của kali đối với cây:
- A. Điều tiết đặc tính lý hóa                      B. Điều tiết khả năng vận động  
 C. Điều tiết hoạt động sinh lý                      D. Điều tiết đặc tính chống chịu
42. Trong các khả năng điều tiết vận động của kali, khả năng điều tiết nào không liên quan đến sức trương nước của tế bào:
- A. Sự vận động của khí khổng                      B. Sự vận động chất hữu cơ trong libe  
 C. Sự vận động ngủ của lá                      D. Sự vận động của lá trinh nữ
43. Biểu hiện đặc trưng nhất khi cây thiếu kali:
- A. Khô chết các phần non                      C. Khô chết các phần già  
 C. Chết rễ                      D. Không sinh trưởng
44. Kali không tham gia điều tiết quá trình này:
- A. Vận chuyển nước                      B. Vận chuyển chất hữu cơ  
 C. Giảm độ nhớt chất nguyên sinh                      D. Đóng mở của khí khổng
45. K có hiệu quả nhất với cây nào?
- A. Đậu tương                      B. Mía                      C. Cà chua                      D. Cam chanh
46. Khả năng điều tiết nào của K không thuộc về điều chỉnh sự vận động:
- A. Điều chỉnh đóng mở khí khổng                      B. Điều chỉnh hoạt động của enzym  
 C. Điều chỉnh dòng vận chuyển chất hữu cơ                      D. Điều chỉnh vận động ngủ của lá
47. Khả năng nào sau đây là chính xác nhất:
- A. Trong môi trường axit cây hút cation, còn trong môi trường bazơ cây hút anion  
 B. Trong môi trường axit cây hút anion, còn trong môi trường bazơ cây hút cation  
 A. Trong môi trường axit cây hút nhiều cation hơn, còn trong môi trường bazơ cây hút nhiều anion hơn  
 A. Trong môi trường axit cây hút nhiều anion hơn, còn trong môi trường bazơ cây hút nhiều cation hơn
48. Đây là các nguyên tố đa lượng:
- A. P, Ca, Fe, Mg                      B. P, Mg, Si, Cu  
 C. Ca, K, S, Mg                      D. Ca, Fe, Cu, Zn
49. Đây là các nguyên tố vi lượng:

- A. Fe, Cu, Ca, Zn  
C. Ca, K, Al, Ag
- B. Fe, Cu, Co, Mo  
D. Mg, Zn, K, Mn
50. Các phospholipit không tham gia vào cấu tạo nên bộ phận nào:  
A. Không bào  
C. Các bào quan  
C. Sinh chất  
D. Thành tế bào
51. P có mặt trong các ester phosphoric có ý nghĩa gì:  
A. Cấu trúc nên màng  
B. Sản phẩm trung gian trao đổi chất  
C. Dự trữ P cho tế bào  
Hoạt hóa để tiến hành trao đổi chất
52. Trong các hợp chất có S tham gia, chất nào có vai trò cấu trúc nên chất nguyên sinh?  
A. Protein  
B. Vitamin  
C. CoenzymA  
D. Allixin cay mắt
53. Axit amin nào không có S tham gia:  
A. Xystin  
B. Leuxin  
C. Xystein  
D. Metionin
54. Hợp chất Axetyl~S.CoA không có chức năng này:  
A. Trao đổi lipit  
B. Trao đổi protein  
C. Tham gia chu trình Krebs  
D. Dự trữ năng lượng
55. S trong liên kết disulfit có mặt trong loại protein nào:  
A. Protein cấu trúc chất nguyên sinh  
B. Protein enzym  
C. Nucleoprotein  
D. Quan điểm khác
56. Khi cây thiếu lưu huỳnh, biểu hiện đặc trưng nhất là gì:  
A. Cây ngừng sinh trưởng  
B. Lá chuyển màu vàng  
C. Khô lá  
D. Chết ngọn
57. Vai trò nào của Ca là có ý nghĩa nhất với cây?  
A. Điều chỉnh pH của tế bào  
B. Đối kháng với các ion khác  
C. Cấu trúc thành tế bào  
D. Hoạt hóa các enzym
58. Lưu huỳnh không tham gia vào nhóm hợp chất này trong cây:  
A. Axit amin  
B. Protein  
C. Phytohocmon  
D. Enym
59. Khi bón Ca, cây cứng cáp chống đổ chủ yếu do:  
A. Tăng cường mô cơ  
B. Làm dày thành tế bào  
C. Gắn các tế bào chặt hơn  
C. Quan điểm khác
60. Khi cây thiếu Ca, biểu hiện đặc trưng nhất là gì:  
A. Cây ngừng sinh trưởng  
B. Rễ nhầy nhụa và chết  
C. Lá chuyển vàng  
D. Cây dễ đổ.
61. Vai trò sinh lý quan trọng nhất của Mg đối với cây là gì:  
A. Là thành phần của phân tử diệp lục  
B. Hoạt hóa nhiều enzyme trao đổi chất  
C. Tăng cường các hoạt động sinh lý  
D. Quan điểm khác
62. Biểu hiện đặc trưng khi cây thiếu Mg là:  
A. Lá chuyển màu vàng  
B. Lá bị khô chết  
C. Ngừng sinh trưởng  
D. Chết phần ngọn
53. Khi thay thế Mg ở phân tử diệp lục bằng một kim loại như Cu chẳng hạn thì khả năng nào là không xảy ra:  
A. Mất màu xanh  
B. Mất hoạt tính sinh lý  
C. Mất khả năng hấp thu ánh sáng như của phân tử diệp lục  
D. Mất hoạt tính hóa học như của phân tử diệp lục
64. Khi thiếu Fe, cây bị vàng lá ngay chủ yếu do nguyên nhân này:  
A. Diệp lục bị phân hủy  
B. Diệp lục không được tổng hợp



82. Nhân tố nào có ý nghĩa quyết định trong khử nitrat?  
 A. Nitratreductase  
 B. Nitritreductase  
 C. NADH  
 D. FADH<sub>2</sub>
83. Sự tích lũy NO<sub>3</sub><sup>-</sup> trong cây không liên quan nhiều đến điều này:  
 A. Quá trình khử nitrat kém  
 B. Thiếu chất khử  
 B. Thiếu ATP  
 D. Thừa phân đạm
84. . Dòng hướng chuyển hóa đạm amon quan trọng nhất trong cây:  
 A. Amin hóa khử các xetoaxit  
 B. Tạo nên các amit  
 C. Chuyển amin hóa  
 D. Tạo muối amon với axit hữu cơ
85. Đặc điểm nào không liên quan đến việc tích lũy nhiều N dưới dạng amon trong cây:  
 A. Quang hợp kém  
 B. Hồ hấp kém  
 C. Hoạt động chuyển hóa amon kém  
 D. Khử nitrat kém
86. Xetoaxit nào quan trọng nhất đối với đồng hoá đạm NH<sub>3</sub>?  
 A. Oxaloaxetic  
 B. Oxaloxucxinic  
 C. Pyruvic  
 D. α-xetoglutaric
87. Điểm khác nhau giữa đạm nitrat và amon là:  
 A. Đều là đạm vô cơ  
 B. Đều gây độc cho cây  
 C. Đều cung cấp nguyên tố N cho cây  
 D. Đều phải được chuyển hóa trong cây
88. Điểm chung nhau giữa đạm nitrat và amon đối với cây là:  
 A. Đều không độc đối với cây  
 B. Đều gây độc cho cây  
 C. Đều cung cấp nguyên tố N cho cây  
 D. Đều bị khử trong cây
89. Nguyên tố N có mặt trong phytohocmon nào:  
 A. Auxin  
 B. Xytokinin  
 C. Giberelin  
 D. Ý khác
90. Hàm lượng N chiếm nhiều nhất trong hợp chất nào:  
 A. Protein  
 B. Diệp lục  
 C. Auxin  
 D. ATP
91. Dạng đạm vô cơ nào tốt hơn đối với cây trồng:  
 A. Nitrat  
 B. Amon  
 C. Cả hai  
 D. Quan điểm khác
92. Giá trị dinh dưỡng của hai dạng đạm vô cơ (NO<sub>3</sub><sup>-</sup> và NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) không phụ thuộc vào điều kiện này:  
 A. Độ pH của dung dịch đất  
 B. Tuổi cây trồng  
 C. Giống cây trồng  
 D. Mật độ gieo trồng
93. Việc chọn phương pháp bón phân thích hợp cho cây trồng ít phụ thuộc vào :  
 A. Chủng loại cây trồng  
 B. Thời vụ gieo trồng  
 C. Chủng loại phân bón  
 D. Mật độ gieo trồng
94. Vi sinh vật nào có hiệu quả cố định đạm cao nhất?  
 A. Clostridium  
 B. Rhizobium  
 C. Bradyrhizobium  
 D. Azotobacter
95. Vai trò quan trọng nhất của cố định đạm sinh học là:  
 A. Thay thế phân N vô cơ  
 B. Tăng hiệu quả kinh tế  
 C. Bổ sung nguồn đạm sinh học cho cây  
 D. Chống ô nhiễm môi trường
96. Điều kiện nào quyết định nhất đến khả năng cố định đạm sinh học:  
 A. Hoạt động của enzyme nitrogenase  
 B. Phải cần đến năng lượng ATP  
 C. Phải cần đến các chất khử mạnh  
 D. Phải cần đến quan hệ cộng sinh
97. Nguyên tố vi lượng nào có mặt trong nhóm hoạt động của enzyme nitrogenase:  
 A. Cu  
 B. B  
 C. Zn  
 D. Mo



98. Để xác định được nhu cầu dinh dưỡng của một nguyên tố dinh dưỡng, người ta phân tích hàm lượng nguyên tố đó trong cây vào giai đoạn nào:

- A. Giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng                      B. Giai đoạn ra hoa  
C. Giai đoạn trước khi thu hoạch                      D. Lúc thu hoạch

99. Nhu cầu dinh dưỡng của cây đối với một nguyên tố dinh dưỡng nào đó được tính:

- A. Khối lượng nguyên tố đó/ đơn vị diện tích      B. Khối lượng nguyên tố đó/năng suất SVH  
C. Khối lượng nguyên tố đó/ năng suất kinh      D. Khối lượng nguyên tố đó/ 1 đơn vị năng  
tế tối đa                      suất kinh tế tối đa

100. Tiêu chí nào là tiên quyết khi xây dựng chế độ bón phân hợp lý cho cây trồng?

- A. Đầy đủ nguyên tố khoáng                      B. Tỷ lệ các nguyên tố thích hợp  
C. Đúng giai đoạn sinh trưởng                      D. Thỏa mãn nhu cầu sinh lý của cây.

101. Để bón phân thích hợp, cần căn cứ chủ yếu vào giải pháp nào:

- A. Bón đúng liều lượng                      B. Bón đúng tỷ lệ giữa các phân bón  
C. Bón đúng giai đoạn sinh trưởng                      D. Quan điểm khác

## Chương 7

# SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN

■ Hiểu biết được sinh trưởng và phát triển là kết quả tổng hợp của các hoạt động sinh lý diễn ra đồng thời trong cây. Kết quả là cây nảy mầm, cây lớn lên, ra hoa, kết quả, già đi và kết thúc chu kỳ sống của mình một cách tự nhiên.

■ Một trong những cơ chế điều chỉnh quan trọng quá trình sinh trưởng và phát triển của cây là sự điều chỉnh bằng hormone. Đây là nhóm các chất hữu cơ đặc hiệu được sản xuất trong các cơ quan nhất định của cây và từ đây vận chuyển đến các cơ quan khác để điều chỉnh toàn bộ quá trình sinh trưởng và phát triển của cây. Con người đã sản xuất nhiều chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp để điều chỉnh cây trồng nhằm tăng năng suất và chất lượng nông phẩm.

■ Hiểu được sự sinh trưởng và phát triển của cây bắt nguồn từ sự sinh trưởng và phân hoá tế bào gồm giai đoạn phôi sinh, giai đoạn dẫn và giai đoạn phân hoá tế bào. Mỗi giai đoạn đều có đặc trưng riêng của mình. Có thể điều chỉnh sự sinh trưởng phát triển của cây bằng điều chỉnh các giai đoạn sinh trưởng và phân hoá tế bào, chẳng hạn như điều chỉnh quá trình phát sinh hình thái của tế bào trong nuôi cấy in vitro để nhân nhanh và cải lương giống cây trồng.

■ Sự sinh trưởng và phát triển của cây luôn chịu tác động của các nhân tố ngoại cảnh mà nổi lên hàng đầu là nhiệt độ, ánh sáng và nước... Hiệu quả đặc trưng của nhiệt độ lên quá trình phát triển của cây là nhiệt độ thấp (nhiệt độ xuân hoá), còn của ánh sáng là quang chu kỳ... Đây là hai yếu tố cảm ứng quan trọng nhất trong quá trình phát triển của cây mà ta có thể tác động để cây trồng biến đổi theo hướng có lợi cho con người.

■ Phải hiểu được sự sinh trưởng và phát triển của cây diễn ra liên tục trong suốt chu kỳ sống của mình từ khi cây nảy mầm, hình thành các cơ quan dinh dưỡng, ra hoa kết quả, già hoá, ngủ nghỉ và cuối cùng chết. Mỗi giai đoạn đều có các đặc trưng về sinh trưởng và phát triển riêng của mình. Dựa trên các đặc điểm sinh lý của từng giai đoạn phát triển đó mà có các biện pháp tác động để thay đổi cây trồng...

■ Các hiểu biết trên giúp chúng ta có khả năng điều chỉnh quá trình sinh trưởng và phát triển của cây trồng theo hướng có lợi cho con người. Sự điều chỉnh này có thể hướng lên trên một quá trình sinh trưởng phát triển cụ thể nào đó hoặc lên trên phạm vi toàn cây...

## 1. KHÁI NIỆM CHUNG VỀ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN CỦA THỰC VẬT

### \* *Định nghĩa*

Sinh trưởng và phát triển của thực vật hiện nay được định nghĩa như sau:

- *Sinh trưởng là sự tạo mới các yếu tố cấu trúc một cách không thuận nghịch của tế bào, mô và toàn cây và kết quả dẫn đến sự tăng về số lượng, kích thước, thể tích, sinh khối của chúng.*

Nói chung, sinh trưởng là sự tăng trưởng về mặt lượng của các yếu tố cấu trúc nên cây.

- *Phát triển là quá trình biến đổi về chất bên trong tế bào, mô và toàn cây để dẫn đến sự thay đổi về hình thái và chức năng của chúng.*

Có thể nói phát triển thuộc phạm trù biến đổi về chất ở trong cây.

Ví dụ về sự sinh trưởng: sự phân chia và sự dẫn của tế bào, sự tăng kích thước của quả, lá, hoa..., sự nảy lộc, đâm chồi, sự đẻ nhánh... Các biểu hiện này không thể đảo ngược được (không thuận nghịch). Còn sự tăng kích thước và khối lượng hạt do hút nước vào không thể xem là sinh trưởng vì đó là quá trình thuận nghịch vì khi ta phơi khô, hạt trở về như cũ...

Ví dụ về sự phát triển: sự nảy mầm của hạt là một quá trình phát triển vì từ hạt chuyển thành cây con là có sự biến đổi rõ rệt về hình thái cũng như thay đổi cơ bản về chức năng ; sự ra hoa là một bước ngoặt chuyển từ giai đoạn sinh trưởng các cơ quan dinh dưỡng sang giai đoạn hình thành các cơ quan sinh sản, tức có thay đổi rõ rệt về hình thái và chức năng... Ở mức độ tế bào thì sự phân hoá tế bào thành các mô chức năng khác nhau được xem là sự phát triển của tế bào.

### \* *Quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển*

- Sinh trưởng và phát triển là hai quá trình diễn ra song song nên khó phân biệt được ranh giới giữa chúng. Có thể xem đây là hai mặt của quá trình biến đổi chất và lượng luôn diễn ra trong cơ thể. Trong thực tế, sinh trưởng và phát triển thường biểu hiện đan xen nhau và rất khó tách bạch. Chẳng hạn, hạt nảy mầm thành cây con là quá trình phát triển. Tiếp sau đó, sự tăng về số lượng và kích thước của các cơ quan như rễ, lá, mầm... được xem là sinh trưởng. Thế rồi, các cơ quan phân hoá thành các mô riêng biệt như mô bì, mô đồng hoá, mô cơ... Sự phân định chức năng của các mô thuộc về phạm trù phát triển...

- Dựa vào mối quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển mà trong đời sống của cây người ta chia ra hai giai đoạn chính là giai đoạn sinh trưởng phát triển dinh dưỡng và giai đoạn sinh trưởng phát triển sinh sản (Giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng và sinh trưởng sinh thực). Trong giai đoạn thứ nhất thì hoạt động sinh trưởng và phát triển của các cơ quan dinh dưỡng (rễ, thân, lá) là ưu thế. Còn trong giai đoạn thứ hai thì hoạt động

sinh trưởng, phát triển của cơ quan sinh sản, cơ quan dự trữ là ưu thế. Với mục đích kinh tế của mình mà con người có khả năng điều chỉnh cây trồng sao cho tỷ lệ giữa hai giai đoạn đó là thích hợp nhất. Chẳng hạn, với các cây trồng thu hoạch các bộ phận thân lá như rau, đậu, mía, thuốc lá... thì phải kéo dài giai đoạn thứ nhất và ức chế giai đoạn thứ hai. Để đạt mục đích đó, người ta thường tác động một số biện pháp như sử dụng phân đạm, nước, độ dài ngày không thích hợp, kể cả yếu tố giống nữa... Nếu trong giai đoạn đầu, cây thiếu nước, thiếu đạm, sinh trưởng còi cọc thì rất chóng ra hoa, hình thành củ.

Với các cây lấy hạt, củ như hoà thảo, khoai tây... thì phải điều khiển sao cho giai đoạn đầu thân lá đạt được một mức độ nhất định để tăng khả năng quang hợp và tích lũy cho cây thì mới cho ra hoa, kết quả, tạo củ...; Tức cây trồng có tỷ lệ cân đối giữa hai giai đoạn sinh trưởng, phát triển. Có thể hạn chế dinh dưỡng đạm, nước trong giai đoạn thứ hai nhằm hạn chế sự sinh trưởng không cần thiết của cơ quan dinh dưỡng để tập trung chất dinh dưỡng cho sự hình thành và tích lũy của cơ quan sinh sản và dự trữ. Trong trường hợp thân lá sinh trưởng quá mạnh có nguy cơ lốp đổ thì có thể giảm bớt lá, cắt bớt rễ hoặc sử dụng chất ức chế sinh trưởng...

#### ***\* Phân loại cây theo chu kỳ sinh trưởng phát triển***

Dựa vào chu kỳ sống của cây mà người ta chia thành cây một năm, cây hai năm và cây nhiều năm.

- Cây một năm là các cây kết thúc chu kỳ sống (ra hoa kết quả, hình thành cơ quan dự trữ...) không bắt buộc phải sang năm sau. Các cây trồng hàng năm: lúa, ngô, khoai, sắn... thuộc nhóm này. Với cây một năm, khi đạt được một mức độ sinh trưởng phát triển nhất định thì chúng ra hoa kết quả và kết thúc chu kỳ sống của mình.

- Cây hai năm là các cây mà chu kỳ sống của nó bắt buộc phải gối từ năm này sang năm sau mới ra hoa kết quả bình thường. Trong năm đầu, chúng trải qua giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng, sau mùa đông lạnh giá thì ra hoa kết quả và kết thúc chu kỳ sống của mình. Nếu không thỏa mãn điều kiện lạnh thì chúng không ra hoa, như bắp cải, su hào... Thực vật hai năm có phản ứng xuân hoá rõ rệt nhất.

- Cây nhiều năm có chu kỳ sống kéo dài trong nhiều năm. Chúng có thể ra hoa quả một lần rồi chết như tre, nứa, dứa sọt... hoặc ra hoa nhiều lần như các cây ăn quả, cây công nghiệp, cây lâm nghiệp lâu năm...

## **2. CÁC CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG, PHÁT TRIỂN THỰC VẬT**

### **2.1. Khái niệm chung**

#### ***\* Định nghĩa***

Để cho cây sinh trưởng và phát triển tốt thì không những cây cần các chất dinh dưỡng như protein, lipid, glucit... để cấu trúc cơ thể và cung cấp năng lượng, mà cây rất

cần các chất có hoạt tính sinh học như vitamin, enzym, hocmon... mà trong đó các hocmon có một vai trò đặc biệt quan trọng trong việc điều chỉnh quá trình sinh trưởng, phát triển và các hoạt động sinh lý của cây.

*Các chất điều hoà sinh trưởng, phát triển thực vật là các chất hữu cơ có bản chất hoá học khác nhau nhưng đều có tác dụng điều tiết quá trình sinh trưởng, phát triển của cây từ khi tế bào trứng thụ tinh phát triển thành phôi cho đến khi cây hình thành cơ quan sinh sản, cơ quan dự trữ và kết thúc chu kỳ sống của mình.*

**\* Phân loại các chất điều hoà sinh trưởng thực vật**

Dựa vào nguồn gốc xuất hiện mà người ta chia các chất điều hoà sinh trưởng thực vật thành hai nhóm: các phytohocmon và các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp nhân tạ

**- Dựa vào nguồn gốc**

**Bảng 7.1. Phân loại các chất điều hoà sinh trưởng thực vật**

<b>Chất điều hoà sinh trưởng tự nhiên (Phytohocmon)</b>	<b>Chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp nhân tạo</b>
<b>A. Chất kích thích sinh trưởng (Stimulators)</b>	
Auxin (IAA, PAA) Giberelin (GA <sub>1</sub> , GA <sub>2</sub> , GA <sub>3</sub> , ..... GA <sub>60</sub> ...) Xytokinin (Zeatin, zeatinribosit, IPA, Diphenyl urea...)	Auxin tổng hợp (Auxinoit) : α-NAA; IBA, 2,4D; 2,4,5T; ... Xytokinin tổng hợp (kinetin, BA, ...)
<b>B. Chất ức chế sinh trưởng (Inhibitors)</b>	
ABA, các phenol...	Retardant (MH, CCC, TIBA, B <sub>9</sub> , fosfon, paclobutazol...)
Etylen	CEPA

**Danh pháp quốc tế**

*IAA: Axit β-indol axetic*

*PAA: Axit phenyl axetic*

*IBA: Axit β-indol butyric*

*α-NAA: α- Naphtyl axetic axit*

*BA: Benzyl adenyl*

*ABA: Axit abxixic*

*MH: Malein hydrazit*

*CCC: Clor Colin Clorit*

*TIBA: Trijot Benzoic Axit*

*2,4D: 2,4-Diclorophenoxyaxetic axit*

*CEPA: Clor Etylen Phosphoric Axit*

*IPA: Isopentenyl adenyl*

*B<sub>9</sub>: Axit N-dimetyl aminosucxiamic*

**Phytohocmon:** Đây là một nhóm các chất được tổng hợp với một lượng rất nhỏ trong các cơ quan bộ phận nhất định của cây và từ đây được vận chuyển đến các cơ quan khác để điều hoà các hoạt động liên quan đến quá trình sinh trưởng, phát triển của cây và bảo đảm mối quan hệ hài hoà giữa các cơ quan và của toàn cây. Các phytohocmon bao gồm: auxin (IAA), gibberellin (GA<sub>1</sub>, GA<sub>2</sub>, GA<sub>3</sub>...), xytokinin (zeatin), axit abxixic, etylen...

**Các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp:** Song song với các phytohocmon được chính cây sản xuất ra thì ngày nay, bằng con đường tổng hợp hoá học, con người đã tổng hợp nên rất nhiều hợp chất khác nhau có hoạt tính sinh lý tương tự các phytohocmon để làm phương tiện điều chỉnh quá trình sinh trưởng, phát triển của cây trồng, làm tăng năng suất và phẩm chất nông sản phẩm. Các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp nhân tạo ngày càng phong phú và có nhiều ứng dụng rất quan trọng trong sản xuất. Đó là các auxin tổng hợp, xytokinin tổng hợp, các chất retardant...

#### **- Dựa vào hoạt tính sinh lý**

Các chất điều hoà sinh trưởng, phát triển có thể chia thành hai nhóm có tác dụng đối kháng về hiệu quả sinh lý. Đó là các chất kích thích sinh trưởng và các chất ức chế sinh trưởng.

Các chất kích thích sinh trưởng luôn gây hiệu quả kích thích lên quá trình sinh trưởng của cây khi có nồng độ tác dụng sinh lý. Các chất kích thích sinh trưởng trong cây gồm ba nhóm: Auxin, gibberelin và xytokinin.

Các chất ức chế sinh trưởng luôn luôn gây ảnh hưởng ức chế lên quá trình sinh trưởng của cây. Chúng bao gồm axit abxixic, etylen, các chất phenol, retardant...

Trong mỗi một nhóm đó, có thể có các phytohocmon và cả các chất tổng hợp hoá học (Bảng 7.1)...

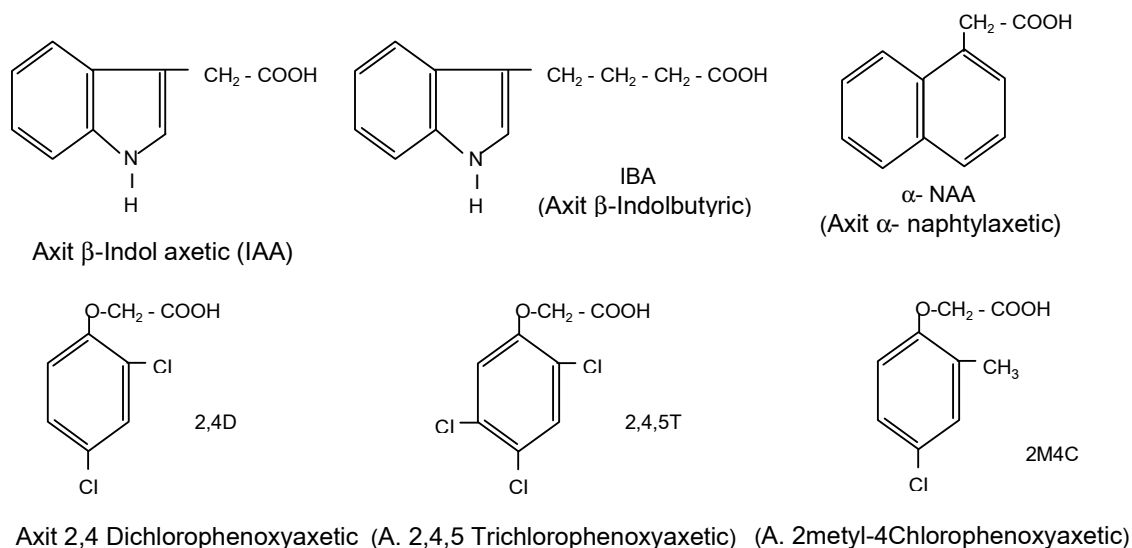
#### **\* *Tầm quan trọng của các chất điều hoà sinh trưởng***

Ở động vật và con người thì mọi hoạt động của chúng đều được điều hoà bằng hai cơ chế: thần kinh và thuỷ dịch (hocmon). Với thực vật, cơ chế điều hoà bằng hệ thần kinh không tồn tại. Vì vậy, mọi hoạt động liên quan đến sinh trưởng, phát triển chỉ được điều hoà bằng cơ chế hocmon. Do đó, các phytohocmon có tầm quan trọng hơn rất nhiều so với các hocmon ở động vật và người. Ngoài ra, các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp ngày nay có rất nhiều ứng dụng trong sản xuất và đã mang lại hiệu quả đáng kể trong việc tăng năng suất và cải thiện chất lượng nông phẩm.

## 2.2. Auxin

### 2.2.1. Giới thiệu về auxin

Auxin là phytohormon đầu tiên trong cây được phát hiện vào năm 1934. Trong cây, nó chính là axit  $\beta$ -indol axetic (IAA). Con người đã tổng hợp rất nhiều các chất có bản chất hóa học khác nhau nhưng chúng có hoạt tính sinh lý tương tự như IAA gọi là auxin tổng hợp. Các auxin tổng hợp được sử dụng rộng rãi trong sản xuất là IBA,  $\alpha$ -NAA, 2,4D...



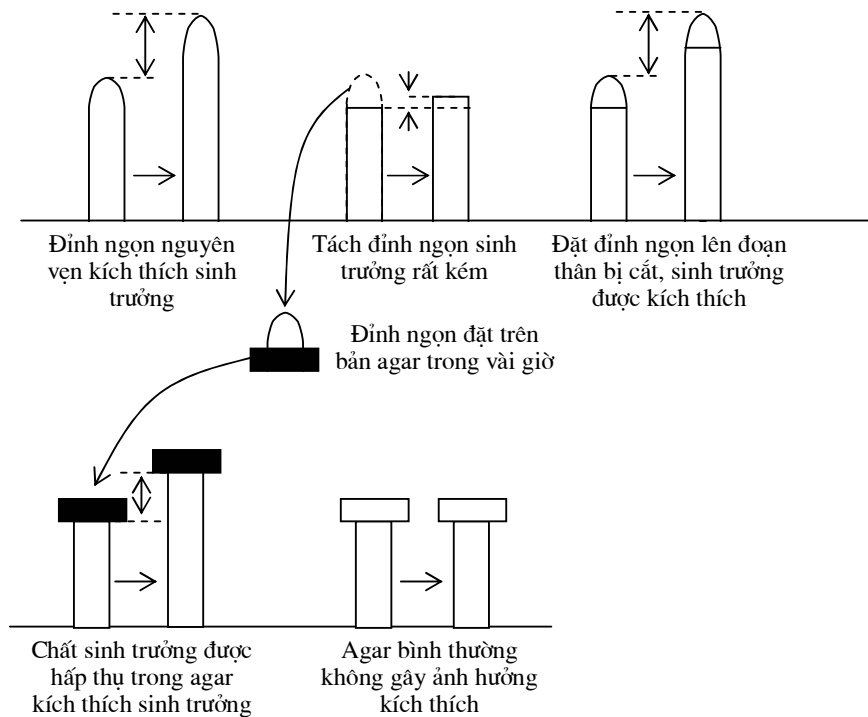
Hình 7.1. Công thức hoá học của một số auxin

### 2.2.2. Sự trao đổi chất của auxin trong cây

Sự trao đổi chất của auxin trong cây diễn ra theo 3 quá trình: Tổng hợp mới, phân hủy và chuyển hoá thuận nghịch giữa hai dạng tự do và liên kết (Hình 7.2).

#### \* Sự tổng hợp auxin

Cơ quan chính tổng hợp auxin trong cây là chồi ngọn. Từ đây, nó được vận chuyển phân cực khá nghiêm ngặt xuống các cơ quan phía dưới theo hướng gốc (không vận chuyển ngược lại), nên càng xa đỉnh ngọn thì hàm lượng của auxin càng giảm dần. Thí nghiệm chứng minh sự hình thành của IAA trong chồi ngọn thể hiện ở hình 7.2.



**Hình 7.2. Thí nghiệm chứng minh sự hình thành chất kích thích sinh trưởng trong chồi ngọn.**

Ngoài chồi ngọn ra thì các cơ quan còn non đang sinh trưởng cũng có khả năng tổng hợp một lượng nhỏ auxin như lá non, quả non, phôi hạt...

Chất tiền thân tổng hợp nên IAA trong cơ thể là axit amin tryptophan. Quá trình tổng hợp IAA trong cây theo một sơ đồ chung cho tất cả thực vật (Hình 7.3).

**\* Sự phân giải**

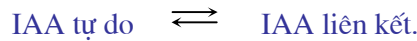
Auxin trong cây có thể bị phân hủy sau khi đã sử dụng xong hoặc bị dư thừa trong cây. IAA bị phân hủy thành sản phẩm không có hoạt tính sinh lý. Sự phân hủy có thể bằng enzym IAA-oxidaza, hoặc bằng quang oxi hóa, trong đó con đường oxi hoá được xúc tác bằng enzym IAA-oxidaza là quan trọng nhất. Đây là một enzym có hoạt tính mạnh nhất là trong rễ cây, vì khi xuống rễ auxin không vận chuyển ngược lại được mà bị phân huỷ. Sản phẩm của phân huỷ IAA không còn hoạt tính sinh lý (3-metylen oximdole).

**\* Sự chuyển hoá thuận nghịch giữa dạng auxin tự do và auxin liên kết**

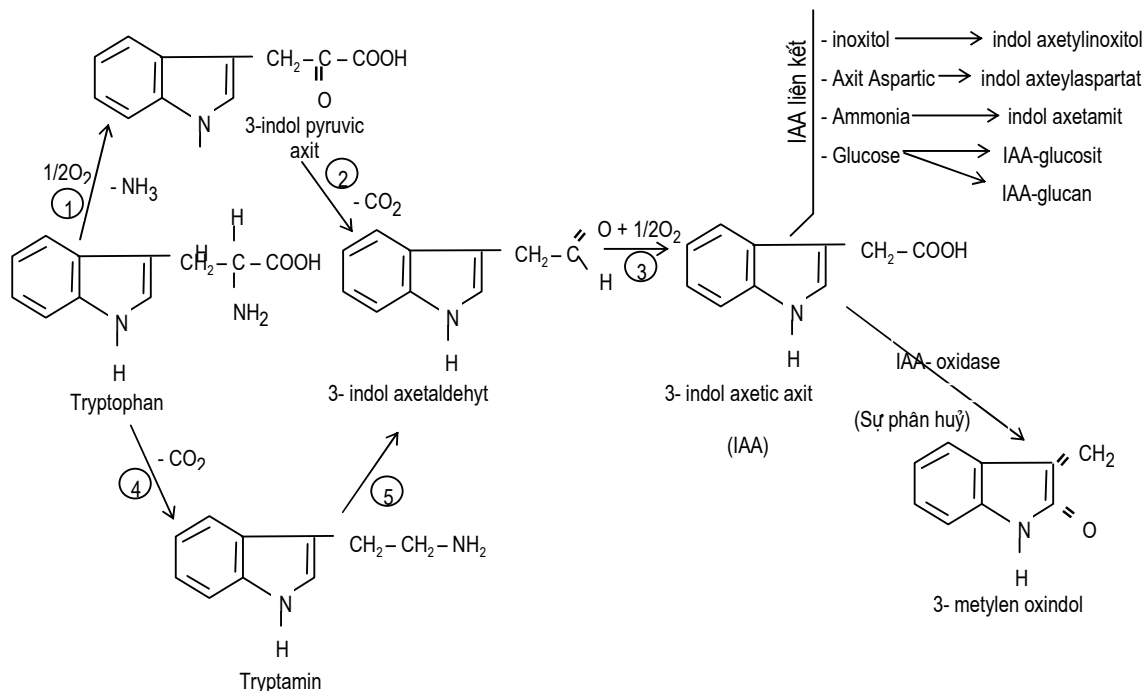
- Auxin có thể ở dạng tự do có hoạt tính sinh lý nhưng hàm lượng dạng này chỉ chiếm khoảng 5% hàm lượng IAA trong cây.



- Chủ yếu IAA ở dạng liên kết với một số chất khác như liên kết với axit amin (IAA-glyxin, IAA-aspartat, IAA-alanin...) hoặc với đường (IAA-glucosit, IAA-glucan...). IAA liên kết không có hoạt tính sinh lý hoặc có hoạt tính rất thấp.. Chúng là dạng dự trữ IAA để khi cần thiết thì giải phóng IAA tự do. Hai dạng auxin này có thể biến đổi thuận nghịch cho nhau khi cần thiết:



Có thể xem ba quá trình: tổng hợp, phân huỷ và chuyển hoá thuận nghịch giữa hai dạng auxin là sự điều chỉnh hàm lượng của auxin trong cây, bảo đảm cho cây sinh trưởng bình thường. Khi trong cây thiếu auxin cho sinh trưởng thì auxin lập tức được tổng hợp mới hoặc chuyển từ dạng liên kết sang dạng tự do. Ngược lại, khi dư thừa hoặc đã sử dụng xong thì chúng có thể bị phân huỷ hoặc chuyển sang dạng liên kết không hoạt tính.

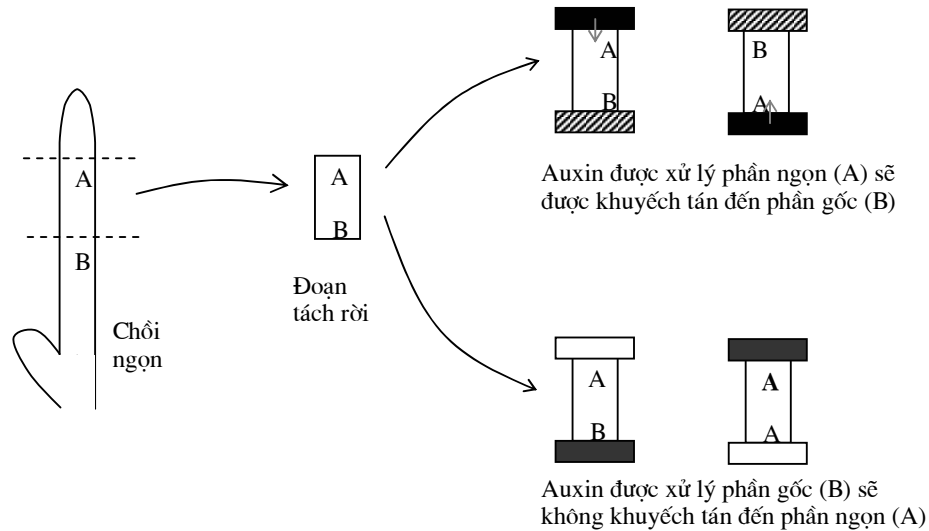


**Hình 7.3. Sơ đồ quá trình trao đổi chất của auxin trong cây: Sự tổng hợp, sự phân huỷ và sự chuyển hoá thuận nghịch giữa dạng tự do và dạng liên kết:**

1,2,3,4,5: Các phản ứng tổng hợp IAA; 6: phản ứng phân huỷ IAA; 7: Phản ứng chuyển hoá IAA thành IAA liên kết

### 2.2.3. Sự vận chuyển của auxin trong cây

Auxin được tổng hợp chủ yếu ở chồi ngọn và được vận chuyển xuống các cơ quan ở dưới theo hướng gốc một cách nghiêm ngặt. Thí nghiệm chứng minh sự vận chuyển phân cực của auxin được thể hiện trong hình 7. 4.



**Hình 7.4. Thí nghiệm chứng minh sự vận chuyển phân cực của auxin**

Sự vận chuyển phân cực của IAA trong cây được giải thích như sau (Hình 7.5):

Trong tế bào, do hoạt động của bơm  $H^+$

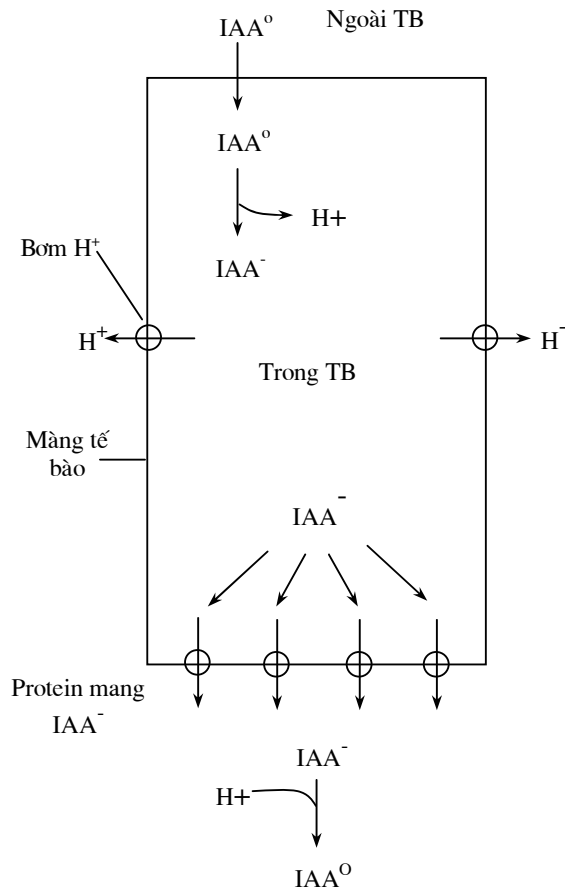
Mà ion  $H^+$  được bơm vào thành tế bào làm pH trong chất nguyên sinh tăng lên.

Ở phía trên của tế bào, chỉ có IAA không bị ion hoá ( $IAA^0$ ) được khuếch tán vào tế bào qua màng lipid.

Vào trong tế bào do pH cao mà IAA bị ion hóa thành  $IAA^-$ . Do nồng độ  $IAA^0$  trong tế bào giảm mà nó tiếp tục khuếch tán vào tế bào.

Ở đầu dưới của tế bào,  $IAA^-$  không thể khuếch tán qua màng lipid được.  $IAA^-$  được vận chuyển ra khỏi tế bào nhờ các chất mang  $IAA^-$  chỉ có ở phía dưới của tế bào.

Khi  $IAA^-$  vào thành tế bào thì lập tức kết hợp với  $H^+$  để thành  $IAA^0$  và quá trình vận chuyển sang tế bào khác lại tiếp tục.



Chỉ có auxin không ion hoá ( $IAA^{\circ}$ ) mới thấm qua màng lipid

Do pH cao trong tế bào, auxin bị ion hoá ( $IAA^{-}$ ). Bơm  $H^{+}$  bơm ion  $H^{+}$  trong TB ra ngoài. Trong tế bào, nồng độ  $IAA^{\circ}$  giảm nên  $IAA^{\circ}$  ngoài khuếch tán vào trong tế bào.

Ở phía dưới của tế bào, nồng độ  $IAA^{-}$  cao hơn bên ngoài tế bào nên nó khuếch tán qua màng lipid nhờ các chất mang  $IAA^{-}$  nằm trên màng.

Trong thành tế bào, pH thấp nên  $IAA^{-} \rightarrow IAA^{\circ}$  và lại khuếch tán tiếp tục sang tế bào bên cạnh

**Hình 7.5. Sơ đồ giải thích sự vận chuyển phân cực của auxin trong cây**

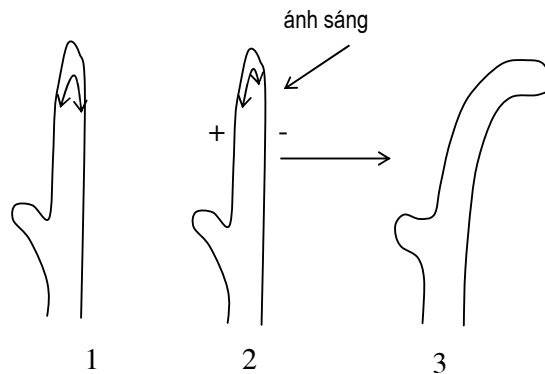
#### 2.2.4. Vai trò sinh lý của auxin

Auxin có tác dụng điều chỉnh rất nhiều quá trình sinh trưởng của tế bào, cơ quan và toàn cây.

\* **Auxin có tác dụng kích thích mạnh lên sự dẫn của tế bào**, làm cho tế bào phình to lên chủ yếu theo hướng ngang của tế bào. Sự dẫn của các tế bào gây nên sự tăng trưởng của cơ quan và toàn cây. Auxin có hai hiệu quả lên sự dẫn của tế bào: Hoạt hoá sự dẫn của thành tế bào và hoạt hoá sự tổng hợp nên các chất tham gia cấu tạo nên chất nguyên sinh và thành tế bào (xem cơ chế tác dụng).

\* **Auxin có tác dụng điều chỉnh tính hướng của cây như tính hướng quang, hướng địa, hướng hoá, hướng thủy...**

Tính hướng là một trong những đặc tính vốn có của thực vật. Cây có thể sinh trưởng hướng về tác nhân kích thích bên ngoài như cây sinh trưởng vươn về phía chiếu sáng (hướng quang), rễ đâm xuống đất (hướng địa), rễ tìm đến nguồn nước (hướng thủy) hay nguồn phân bón (hướng hoá)...Ta có thể lấy ví dụ về tính hướng quang. Khi có chiếu sáng một hướng thì cây sẽ sinh trưởng về phía chiếu sáng. Đây là do sự phân bố không đều nhau của auxin ở hai phía của thân. Phía khuất sáng bao giờ cũng tích điện dương, còn phía chiếu sáng thì tích điện âm. Trong tế bào, auxin thường bị ion hoá tạo nên  $IAA^-$ , do đó nó phân bố về phía mang điện dương, tức phía khuất sáng và kích thích sự sinh trưởng ở phía khuất sáng mạnh hơn phía chiếu sáng. Kết quả làm cây uốn cong về phía chiếu sáng... (Hình 7.3.)



**Hình 7.6. Auxin và tính hướng quang của mầm hạt**

1. Mầm sinh trưởng trong tối hay trong ánh sáng đồng đều mọi phía thì IAA phân bố đều mọi phía
2. Khi chiếu sáng một chiều, mặt khuất sáng tích điện dương nên IAA phân bố về đó...
3. Gây nên quang hướng động do sinh trưởng không đều ở hai phía (Phía khuất sáng sinh trưởng mạnh hơn)

**\* Auxin điều chỉnh hiện tượng ưu thế ngọn**

- Ưu thế ngọn: Đây là đặc tính quan trọng của thực vật. Đó là sự sinh trưởng của chồi ngọn hoặc rễ chính sẽ ức chế sự sinh trưởng của chồi bên hoặc rễ phụ. Khi có sự tồn tại của chồi ngọn thì các chồi bên bị ức chế tương quan. Nếu loại trừ chồi ngọn hoặc rễ chính, chồi bên hoặc rễ phụ thoát khỏi trạng thái ức chế và lập tức sinh trưởng.

- Vai trò của auxin: Có hai quan điểm giải thích vai trò của auxin đối với hiện tượng ưu thế ngọn là ức chế trực tiếp và ức chế gián tiếp. Chồi ngọn là cơ quan tổng hợp auxin với hàm lượng cao. Khi vận chuyển xuống dưới, các chồi bên bị auxin ức chế. Cắt chồi ngọn, hàm lượng auxin bị giảm xuống và các chồi bên được kích thích sinh trưởng. Đó là quan điểm ức chế trực tiếp của auxin. Quan điểm ức chế gián tiếp của auxin cho rằng auxin kích thích tạo nên một chất ức chế sinh trưởng (như etylen chẳng hạn) và

chính chất ức chế này gây nên sự ức chế các chồi bên. Dù là quan điểm nào thì auxin cũng có vai trò điều chỉnh đối với hiện tượng ưu thế ngọn (Xem phần 4.2 của chương 7).

- Hiện tượng ưu thế ngọn được điều chỉnh bằng cân bằng auxin/xytokinin. Auxin được tổng hợp trong chồi ngọn và vận chuyển xuống dưới, còn xytokinin thì được sản xuất trong rễ và được vận chuyển lên trên. Càng xa chồi ngọn (gần rễ) hàm lượng auxin càng giảm và hàm lượng xytokinin càng tăng nên tỷ lệ đó càng giảm và hiện tượng ưu thế ngọn càng yếu, chồi bên phát triển mạnh hơn.

- Trong sản xuất, việc tạo hình cho cây cảnh, cây ăn quả, cây công nghiệp... bằng biện pháp cắt, tỉa chồi hoặc cưa đốn nhằm mục đích loại trừ ưu thế ngọn để cho chồi bên và các cành bên mọc ra. Việc cưa đốn sẽ tạo ra các chồi mới, làm trẻ hoá vườn cây là một trong các biện pháp kỹ thuật quan trọng nhằm cải tạo vườn cây ăn quả, cây công nghiệp...

Để cải tạo các vườn cây ăn quả, cây công nghiệp... như táo, xoài, cà phê, chè... người ta thường dùng biện pháp cưa đốn phục hồi. Có hai biện pháp đốn là đốn đầu sát gốc và đốn phớt gần ngọn. Tùy theo mục đích cải tạo mà người ta chọn phương pháp cưa đốn thích hợp.

#### **\* Điều chỉnh sự hình thành rễ**

Trong sự hình thành rễ, đặc biệt là rễ bất định phát sinh từ các cơ quan dinh dưỡng thì hiệu quả của auxin là rất đặc trưng. Có thể xem auxin là hocmon hình thành rễ. Vai trò của auxin với sự hình thành rễ được chứng minh rõ ràng trong nuôi cấy mô. Nếu trong môi trường chỉ cho chất điều hoà sinh trưởng là auxin thì mô nuôi cấy chỉ xuất hiện rễ mà thôi. Còn nếu muốn tạo chồi để có cây hoàn chỉnh thì phải bổ sung vào môi trường chất tạo chồi là xytokinin. Auxin có tác dụng hoạt hoá các tế bào vùng xuất hiện rễ để tạo nên mầm rễ bất định. Sau đó các mầm rễ sinh trưởng dài ra, chui ra khỏi vỏ và hình thành rễ bất định.

Trong kỹ thuật nhân giống vô tính cây trồng, muốn tạo rễ nhanh cho cành chiết, cành giâm và mô nuôi cấy trong ống nghiệm thì người ta phải xử lý auxin ngoại sinh...

#### **\* Điều chỉnh sự hình thành, sự sinh trưởng của quả và tạo quả không hạt**

- Vai trò auxin trong sự hình thành quả: Tế bào trứng sau khi thụ tinh xong sẽ phát triển thành phôi và sau đó là hạt. Bầu nhụy sẽ lớn lên thành quả. Phôi hạt là nguồn tổng hợp auxin quan trọng. Auxin này sẽ khuếch tán vào bầu và kích thích bầu sinh trưởng thành quả. Vì vậy, quả chỉ được hình thành sau khi thụ tinh vì nếu như không có thụ tinh thì không có nguồn auxin nội sinh cho sự sinh trưởng của bầu thành quả và hoa sẽ rụng. Thông thường trên một cây, các quả có kích thước, hình dạng rất khác nhau. Điều đó hoàn toàn phụ thuộc vào hàm lượng auxin được tạo nên trong phôi hạt và cả sự phân bố auxin khác nhau theo các hướng của quả. Nếu sự vận chuyển của auxin đồng đều theo các hướng thì quả có dạng đều; còn nếu sự vận chuyển đó không đều ở các hướng khác nhau thì quả tạo nên có hình dáng không đều khác nhau.

- Tạo quả không hạt: Việc xử lý auxin ngoại sinh cho hoa trước khi thụ phấn, thụ tinh sẽ thay thế được nguồn auxin vốn được hình thành trong phôi mà không cần phải thụ phấn thụ tinh. Auxin xử lý sẽ khuếch tán vào bầu nhụy giống như auxin nội sinh từ phôi hạt và kích thích bầu lớn lên thành quả không thụ tinh, có nghĩa là quả không có hạt. Đó chính là cơ sở sinh lý của việc tạo quả không hạt thông qua xử lý auxin.

#### **\* Điều chỉnh sự rụng của lá, hoa, quả...**

- Sự rụng của lá, hoa, quả là do sự hình thành tầng rời ở cuống để cắt rời cơ quan khỏi cơ thể. Auxin có hiệu quả rõ rệt trong việc ức chế sự hình thành tầng rời vốn được cảm ứng hình thành bởi các chất ức chế sinh trưởng, do đó mà nó có thể kìm hãm sự rụng của lá, hoa và đặc biệt có ý nghĩa là kìm hãm sự rụng của quả. Thực chất thì sự rụng ngoài auxin còn được điều chỉnh bằng các hoá môn khác: axit abxixic (ABA) và cả etylen nữa (sự cân bằng hocmon auxin/ABA+etylen).

- Việc xử lý auxin để ngăn ngừa sự rụng là biện pháp kỹ thuật rất có ý nghĩa để chống rụng cho quả non, tăng tỷ lệ đậu quả và góp phần tăng năng suất quả.

#### **\* Điều chỉnh sự chín của quả**

Trong quá trình chín của quả, có sự kích thích của etylen, nhưng tác dụng đối kháng thuộc về auxin, tức là cân bằng của auxin/etylen quyết định trạng thái chín của quả. Auxin kìm hãm, làm chậm sự chín của quả. Vì vậy, trong trường hợp muốn quả chậm chín thì có thể xử lý auxin cho quả xanh trên cây hoặc sau khi thu hoạch.

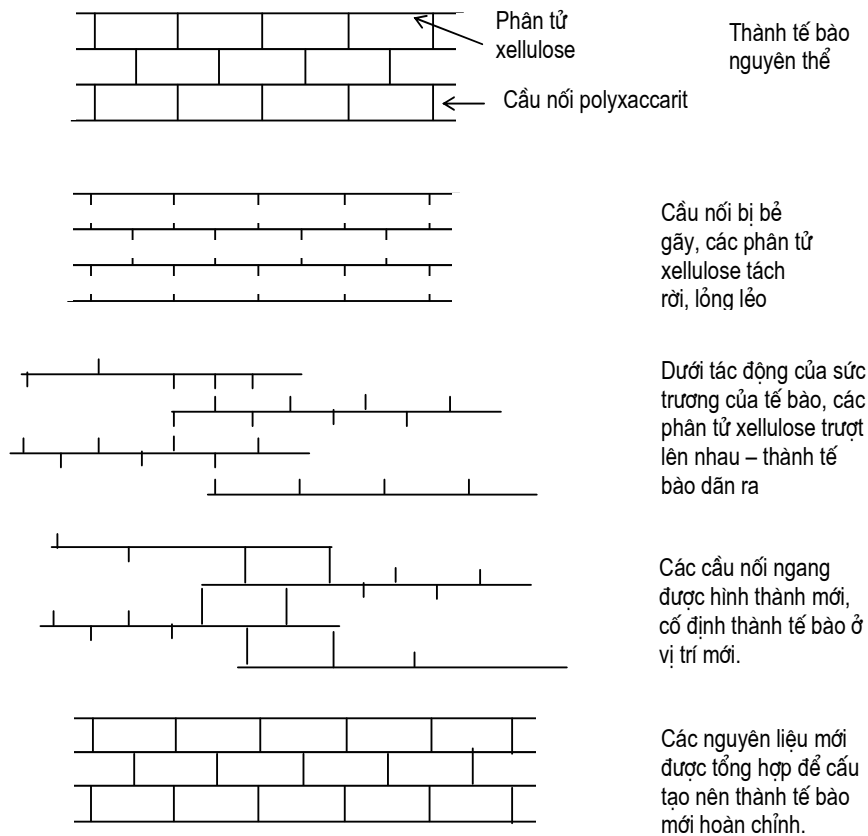
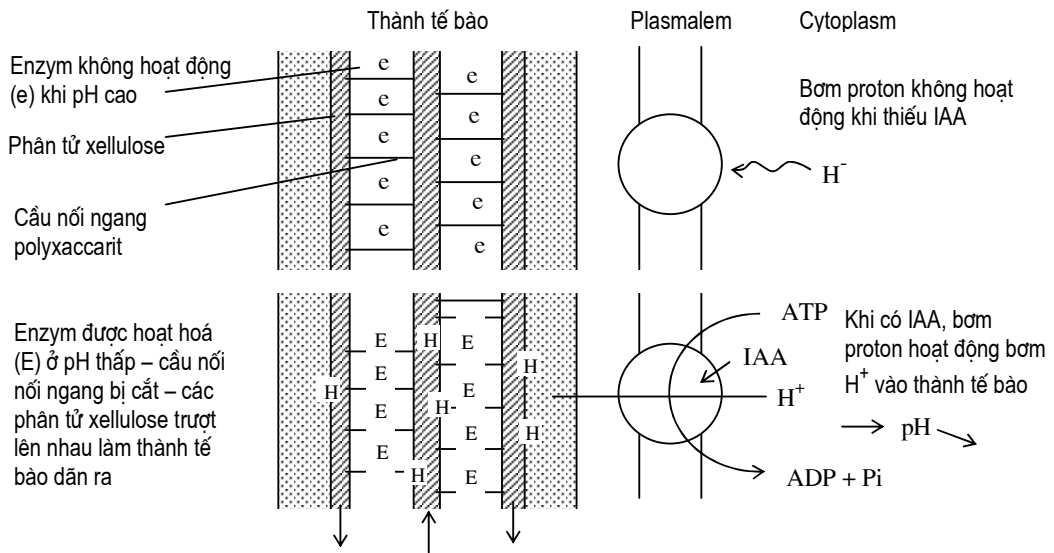
Ngoài ra, auxin còn có vai trò điều chỉnh nhiều quá trình khác như quá trình trao đổi chất, các hoạt động sinh lý, sự vận động trong cây...

#### **2.2.4. Cơ chế tác dụng của auxin**

Hiệu quả đặc trưng nhất của auxin là kích thích quá trình sinh trưởng cơ quan và toàn cây thông qua sự sinh trưởng dẫn của tế bào. Sự dẫn của tế bào làm tăng kích thước và thể tích của chúng xảy ra do hai hiệu ứng: Sự dẫn của thành tế bào và sự tăng thể tích, khối lượng chất nguyên sinh.

#### **\* Sự dẫn của thành tế bào**

- Sự dẫn của thành tế bào có ý nghĩa quyết định trong việc tăng kích thước của tế bào. Thành tế bào được cấu tạo bằng các phân tử xelulose. Chúng liên kết với nhau bằng các cầu nối ngang polyxacarit tạo nên một cấu trúc rất bền chặt về mặt cơ học. Chất nguyên sinh được bao bọc bằng một cái “hộp” xelulose bền chặt như một cái “hộp gỗ”. Để sinh trưởng được, tế bào thực vật không thể vứt bỏ cái vỏ bọc đó như các côn trùng hay giáp xác lột xác để tranh thủ lớn lên khi vỏ mới còn đang hình thành. Vậy tế bào thực vật làm cách nào để có thể dẫn ra được? Vai trò của auxin trong sự dẫn của tế bào như thế nào?.



**Hình 7.7. Lý thuyết hoạt hoá bơm proton bởi IAA trong việc dẫn thành tế bào**

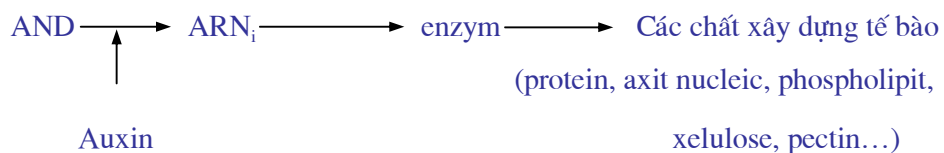
- Chỉ có một cách duy nhất để giải thích sự dẫn của tế bào thực vật là phải làm thay đổi trạng thái cấu trúc của thành tế bào để nó có thể dẫn ra được. Muốn vậy thì trước hết các cầu nối ngang liên kết các phân tử xelulose phải bị cắt đứt để cho các sợi xelulose lỏng lẻo mới có thể trượt lên nhau mà dẫn ra. Enzym phân huỷ cầu nối ngang này là pectin metyl esterase (pectinase).

- Điều kiện hoạt động của enzym này là pH thấp (4 –5), trong khi đó, pH của chất nguyên sinh gần trung tính. Để có được độ pH thấp cho enzym pectinase hoạt động thì ion  $H^+$  phải được bơm từ chất nguyên sinh vào thành tế bào nhờ các bơm  $H^+$  (bơm proton) nằm trên màng sinh chất (plasmalemma) hoạt động. Đây là các bơm trao đổi  $H^+$  hoạt động thường xuyên trong tế bào. Tuy nhiên, không phải lúc nào bơm proton cũng hoạt động mà chúng chỉ hoạt động khi có mặt của auxin (IAA). Như vậy, auxin chỉ có tác dụng kích thích bơm  $H^+$  trên màng plasmalemma hoạt động để bơm  $H^+$  vào thành tế bào, làm giảm pH trong thành xuống 4-5. Khi enzym pectinase này hoạt động thì các cầu nối giữa các sợi xelulose bị cắt đứt và các sợi xelulose có thể trượt tự do khi có lực dẫn (Hình 7. 7). Lực gây nên sự dẫn của thành tế bào là sức trương (P) của tế bào do quá trình hút nước thẩm thấu vào không bào (giống như ta bơm không khí vào quả bóng cao su làm cho thành cao su dẫn ra).

#### \* Tăng thể tích và sinh khối tế bào

- Tăng thể tích: Khi các sợi xelulose được tự do dẫn ra thì chỉ cần có một áp lực dẫn là gây nên sự dẫn của thành tế bào để tăng thể tích tế bào. Lực cho các sợi xelulose dẫn ra là áp lực trương tác động lên thành tế bào khi không bào hấp thu nước thẩm thấu cho đến lúc bão hoà. Quá trình dẫn này cũng tương tự như khi ta bơm không khí vào quả bóng cao su cho thành quả bóng dẫn ra. Sau đó thì các cầu nối ngang được hình thành lại để ổn định trạng thái tế bào mới dẫn ra.

- Tăng sinh khối: Song song với việc dẫn thành tế bào thì khối lượng chất nguyên sinh và kích thước thành tế bào cũng tăng lên. Do vậy các quá trình sinh tổng hợp mới các cấu tử cấu tạo nên chất nguyên sinh và thành tế bào như protein, photpholipit, axit nucleic, xelulose, pectin...cũng được tăng cường. Vai trò của auxin trong giai đoạn này là hoạt hoá gen cho các quá trình sinh tổng hợp mới các chất này:



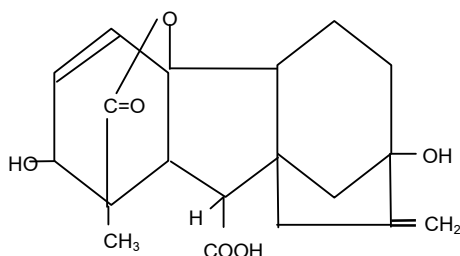
Sự sinh trưởng của tế bào và của cây có được là do kết hợp hài hoà giữa hai quá trình: thành tế bào dẫn và sinh khối, thể tích tế bào tăng. Quá trình sinh trưởng dẫn của tế bào tiếp tục cho đến khi tế bào trưởng thành đạt kích thước ổn định.



## 2.3. Gibberelin

### 2.3.1. Giới thiệu về gibberelin

\* Gibberelin là nhóm phytohormon thứ hai được phát hiện vào năm 1955-1956. Khi nghiên cứu cơ chế gây nên bệnh lúa von (cây lúa sinh trưởng chiều cao quá mức gây nên bệnh lý), các nhà khoa học đã chiết tách được chất gây nên sinh trưởng mạnh của cây lúa bị bệnh. Đó chính là axit gibberelic ( $GA_3$ ). Gibberelin cũng được xem là một phytohormon quan trọng của thế giới thực vật.  $GA$  là một hợp chất izoprenoit được hình thành từ acetyl-CoA trong trao đổi chất hô hấp theo các bước sau: Acetat .....mevalonat.....kauren.....gibberellin



Hình 7.8. Công thức hoá học của  $GA_3$

\* Ngày nay, người ta đã phát hiện ra trên 100 loại gibberelin trong cây và ký hiệu là  $GA_1$ ,  $GA_2$ ,  $GA_3$ , ...; trong đó  $GA_3$  có hoạt tính sinh lý mạnh nhất và dạng  $GA$  được sản xuất và sử dụng hiện nay trong sản xuất.  $GA_3$  được sản xuất bằng con đường lên men và chiết xuất sản phẩm từ dịch nuôi cấy nấm...

\* Gibberelin được tổng hợp chủ yếu trong lá non và một số cơ quan non đang sinh trưởng như phôi hạt đang nảy mầm, quả non, rễ non...cũng có khả năng tổng hợp  $GA$ . Sự vận chuyển của nó trong cây theo hệ thống mạch dẫn và không phân cực như auxin.  $GA$  trong cây cũng có thể ở dạng tự do và dạng liên kết với các hợp chất khác.

### 2.3.2. Vai trò sinh lý của $GA$

\* **Hiệu quả rõ rệt nhất của  $GA$  là kích thích mạnh mẽ sự sinh trưởng về chiều cao của thân, chiều dài của cành, rễ, sự kéo dài của lóng cây hoà thảo.** Hiệu quả này có được là do ảnh hưởng kích thích đặc trưng của  $GA$  lên sự dẫn theo chiều dọc của tế bào.

Trong tự nhiên, tồn tại các đột biến lùn. Các đột biến này có chiều cao thấp hơn nhiều so với các cây bình thường. Đây là các đột biến gen đơn giản, do thiếu hụt một gen nào đó trong quá trình tổng hợp gibberelin. Với các đột biến này thì việc xử lý  $GA$  sẽ rất hiệu quả. Trong sản xuất, nếu muốn tăng chiều cao, tăng sinh khối thì người ta có thể xử lý  $GA$ .



**Hình 7.9. Hiệu quả kích thích sinh trưởng kéo dài thân của  $GA_3$  ở cây bắp cải**

a. Không xử lý  $GA_3$

b. Xử lý  $GA_3$

\* **GA kích thích sự nảy mầm của hạt, củ**, nên nó có tác dụng đặc trưng trong việc phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ của chúng. GA có tác dụng hoạt hoá sự hình thành các enzym thuỷ phân trong hạt như  $\alpha$ -amylase. Enzym này sẽ xúc tác phản ứng biến đổi tinh bột thành đường tạo điều kiện cho sự nảy mầm.

Trong sản xuất, muốn phá trạng thái ngủ nghỉ, tăng tỷ lệ nảy mầm của các hạt, củ... thì có thể xử lý  $GA_3$  cho chúng.

\* Trong nhiều trường hợp, **GA có hiệu quả kích thích sự ra hoa**. Theo học thuyết ra hoa của Trailakhyan thì GA là một trong hai thành viên của hocmon ra hoa (florigen) là GA và antesin. GA cần cho sự hình thành và phát triển của trụ dưới hoa (cuống hoa), còn antesin cần cho sự phát triển của hoa...

Xử lý GA có thể làm cho cây ngày dài ra hoa trong điều kiện ngày ngắn hoặc làm cho bắp cải, su hào ra hoa trong điều kiện của Việt Nam.

\* **GA có hiệu quả trong việc phân hoá giới tính đực.** Nó ức chế sự hình thành hoa cái và kích thích hình thành hoa đực. Có thể sử dụng GA để tăng tỷ lệ hoa đực cho cây có hoa đực, hoa cái riêng biệt như bầu bí...

\* **GA có ảnh hưởng kích thích lên sự hình thành quả và tạo quả không hạt.** Hiệu quả này cũng tương tự như của auxin, nhưng một số cây trồng có phản ứng đặc hiệu với GA như nho, anh đào... Trong việc sản xuất nho thì biện pháp xử lý GA có ý nghĩa quan trọng trong việc tăng tỷ lệ đậu quả và quả không hoặc ít hạt, tăng năng suất quả nho.

Ngoài ra, GA có ảnh hưởng điều chỉnh lên một số quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lý của cây. GA là một trong những chất có ứng dụng khá hiệu quả trong sản xuất.

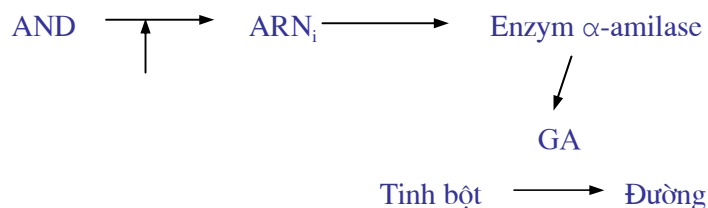
### 2.3.3. Cơ chế tác động của GA

#### \* Hoạt hoá gen

Một trong những hiệu quả đặc trưng của GA là kích thích sự nảy mầm của hạt.

Hình 7.9 chỉ ra vai trò của các mô khác nhau trong quá trình nảy mầm của hạt hoà thảo với sự hoạt hoá của gibberelin (GA)

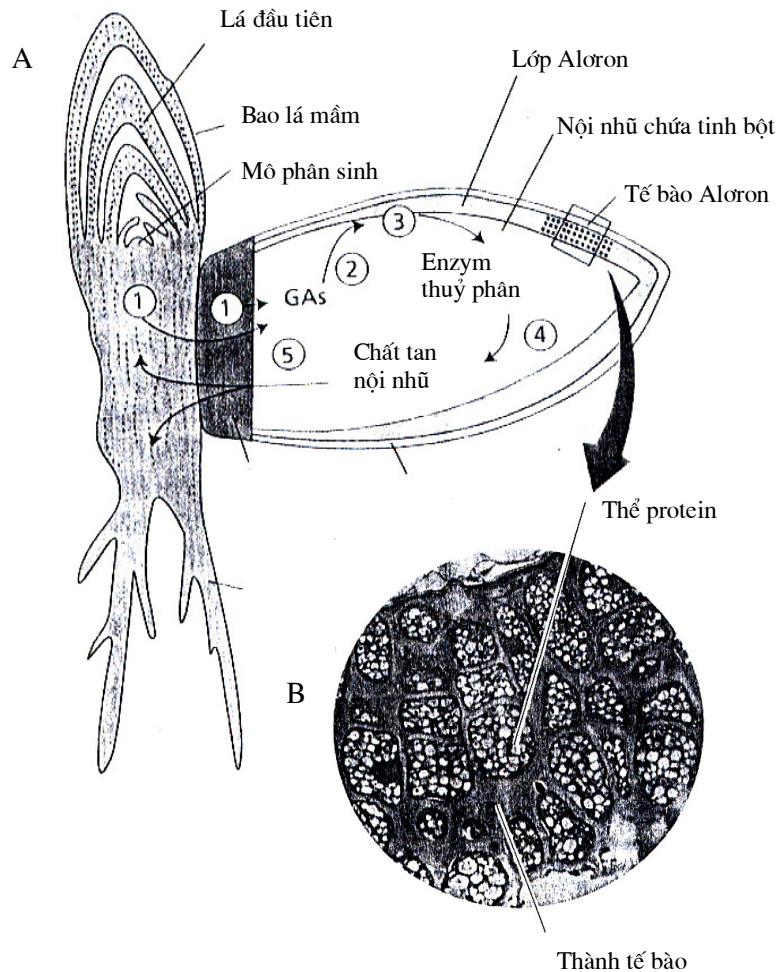
Trong hạt hoà thảo như hạt lúa, lúa mì..., phôi hạt là nơi tổng hợp nên gibberelin nội sinh. Khi hạt được phát động sinh trưởng (ngâm ướt hạt), GA được tổng hợp mạnh trong phôi. GA được khuếch tán đến lớp tế bào aleuron của hạt. Tại đây, GA hoạt hoá sự tổng hợp nên các enzym thủy phân mà chủ yếu là  $\alpha$ -amilase theo cơ chế hoạt hoá gen tổng hợp enzym này (cơ chế mở gen):



Trong hạt đang ngủ nghỉ, các gen này hoàn toàn bị ức chế. GA đóng vai trò là chất cảm ứng mở gen để cho hệ thống tổng hợp enzym thủy phân hoạt động. Enzym  $\alpha$ -amilase xúc tác cho phản ứng thủy phân tinh bột thành đường để tạo nguyên liệu cho quá trình hô hấp cung cấp năng lượng cho quá trình nảy mầm và làm tăng áp suất thẩm thấu để hút nước vào giúp cho quá trình sinh trưởng của mầm rễ.

Có thể nói rằng chương trình phát triển cá thể đã được mã hoá trong cấu trúc của phân tử AND mà hầu hết các gen đều bị ức chế không hoạt động. GA là một trong

những tác nhân gây cảm ứng giải ức chế để mở các gen cho chúng hoạt động theo chương trình di truyền đã được mã hoá.



**Hình 7.9. Vai trò của GA trong quá trình nảy mầm của hạt hoà thảo**

1. GA được tổng hợp trong phôi hạt đang nảy mầm
  2. GA khuếch tán đến lớp aloron
  3. GA hoạt hoá tổng hợp nên  $\alpha$ . amilase trong aloron và giải phóng vào nội nhũ
  4. Tinh bột bị huỷ phân thành đường tan
  5. Đường và chất tan đi đến nuôi phôi, phôi sinh trưởng
- B. Các tế bào Aloron (thành dày và nhiều thể protein)

### \* Hoạt hoá bơm proton

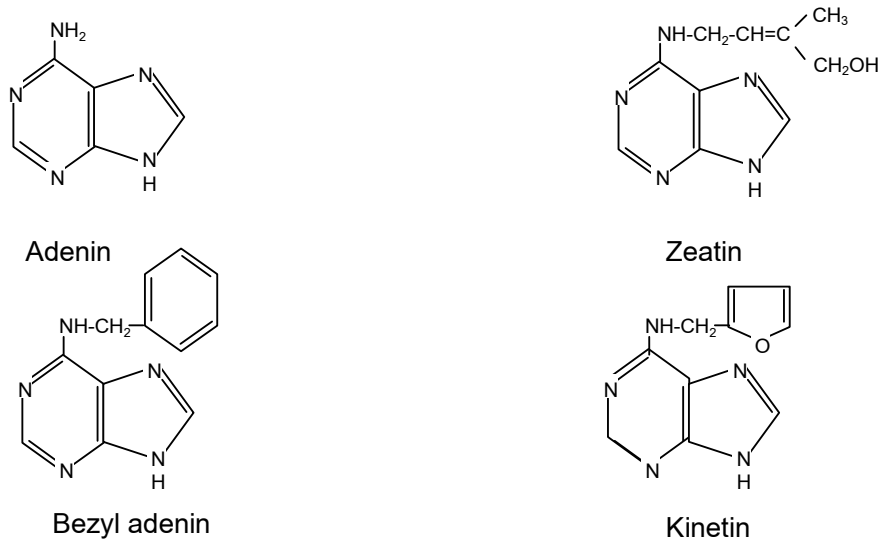
Ngoài cơ chế hoạt hoá gen, sự sinh trưởng dẫn của tế bào cũng được giải thích theo cơ chế hoạt hoá bơm proton như cơ chế tác động của auxin. Tuy nhiên, các tế bào nhạy cảm với auxin và gibberelin có những đặc trưng khác nhau. Có lẽ điều này liên quan đến nhân tố tiếp nhận hocmon khác nhau trong các kiểu tế bào khác nhau...

## 2.4. Xytokinin

### 2.4.1. Giới thiệu về xytokinin

\* Xytokinin là nhóm phytohocmon thứ ba được phát hiện vào năm 1963. Khi nuôi cấy mô tế bào thực vật, người ta phát hiện ra một nhóm chất hoạt hoá sự phân chia tế bào mà thiếu chúng thì sự nuôi cấy mô không thành công. Xytokinin trong cây chủ yếu là chất zeatin. Các xytokinin tổng hợp được sử dụng khá rộng rãi trong nuôi cấy mô tế bào là kinetin và benzyl adenin (BA) (Hình 7.10).

\* Cơ quan tổng hợp xytokinin là hệ thống rễ. Từ rễ, xytokinin được vận chuyển lên các bộ phận trên mặt đất theo hướng ngược chiều với auxin nhưng không có tính phân cực rõ rệt như auxin. Ngoài rễ ra, một số cơ quan non đang sinh trưởng cũng có khả năng tổng hợp một lượng nhỏ bổ sung thêm cho nguồn xytokinin của rễ.



Hình 7.10. Công thức hoá học của một số xytokinin chủ yếu

#### 2.4.2. Vai trò sinh lý của xytokinin

\* **Hiệu quả sinh lý đặc trưng nhất của xytokinin là hoạt hoá sự phân chia tế bào.** Hiệu quả này có được là do nó kích thích sự tổng hợp axit nucleic, protein và có mặt trong ARN vận chuyển. Khi nuôi cấy mô, người ta bắt buộc phải bổ sung xytokinin vào môi trường nuôi cấy thì mô mới có thể phân chia để hình thành nên các tế bào mới. Chất được sử dụng nhiều là kinetin, BA hoặc nước dừa.

\* **Xytokinin là hocmon hình thành chồi** vì nó kích thích mạnh mẽ sự phân hoá chồi. Chính vì vậy mà cùng với auxin, nó điều chỉnh hiện tượng ưu thế ngọn, giải phóng các chồi bên khỏi sự ức chế tương quan của chồi ngọn. Hiệu quả này của xytokinin là đối kháng với auxin (sự cân bằng của auxin/xytokinin). Trong môi trường nuôi cấy mô, nếu chỉ có xytokinin mà không có auxin thì mô nuôi cấy chỉ hình thành chồi. Lợi dụng hiệu quả này mà người ta sử dụng xytokinin để tăng sự hình thành chồi trong nuôi cấy mô để tăng hệ số nhân giống. Trong quy trình nhân giống invitro, ở giai đoạn đầu người ta tạo thật nhiều chồi bằng cho xytokinin vào môi trường nuôi cấy. Sau đó người ta tạo cây hoàn chỉnh bằng xử lý auxin.

\* **Xytokinin là hocmon hoá trẻ.** Nó có tác dụng kìm hãm sự hoá già và kéo dài tuổi thọ của cây. Sự hoá trẻ gắn liền với hiệu quả ức chế các quá trình phân huỷ, tăng quá trình tổng hợp đặc biệt là tổng hợp protein, axit nucleic và diệp lục. Biện pháp kích thích sự phát triển của bộ rễ (bằng dinh dưỡng và nước) để tổng hợp xytokinin có ý nghĩa trong việc kéo dài tuổi thọ của cây.

\* **Xytokinin có hiệu quả lên sự phân hoá giới tính cái,** làm tăng tỷ lệ hoa cái của các cây đơn tính như các cây trong họ bầu bí và các cây có hoa đực, hoa cái và hoa lưỡng tính riêng rẽ như đu đủ, nhãn, vải, xoài... Giới tính cái còn được điều chỉnh bằng etylen.

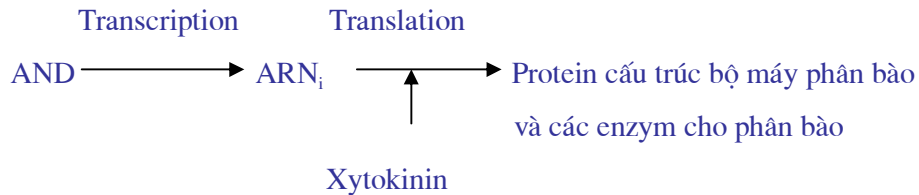
\* **Xytokinin có tác dụng kích thích sự nảy mầm của hạt, củ.** Do vậy, trong nhiều trường hợp, nó cũng có tác dụng phá ngủ như GA nhưng không đặc trưng như GA.

Cần lưu ý rằng mọi biện pháp tác động liên quan đến sự phát triển của bộ rễ cây đều có quan hệ trực tiếp đến hàm lượng xytokinin nội sinh trong cây và sẽ ảnh hưởng đến sự sinh trưởng và phát triển của cây. Chẳng hạn, muốn cây ra hoa thì cần giảm hàm lượng của nó trong cây nên phải ức chế sự phát triển của rễ, như trường hợp đào quất để ra hoa quả vào dịp Tết...

#### 2.4.3. Cơ chế tác động của xytokinin

Xytokinin ảnh hưởng đến sự phân chia tế bào, sự phân hoá cơ quan, kìm hãm sự hoá già... Cơ chế tác động của nó lên các quá trình này đến nay còn chưa được sáng tỏ. Có thể đưa ra một số giải thích về cơ chế tác động của xytokinin như sau:

\* **Về hoạt hoá sự phân chia tế bào:** Khi thiếu xytokinin thì tế bào không phân chia được mặc dù ARN<sub>i</sub> (thông tin) vẫn được hình thành. Do vậy, người ta giả thiết rằng xytokinin chỉ tác động vào giai đoạn sau ARN<sub>i</sub> tức là giai đoạn dịch mật mã (phiên mã)-translation:

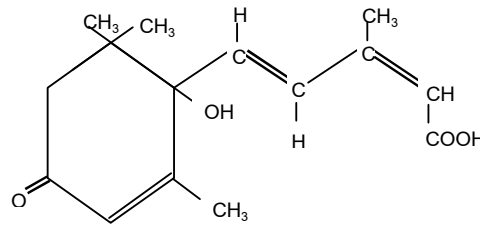


- **Xytokinin có mặt trong axit nucleic** nên nó ảnh hưởng đến quá trình tổng hợp protein. Xytokinin xâm nhập nhanh chóng vào ARN<sub>i</sub> (vận chuyển) nên có một chức năng nào đấy trong tổng hợp protein. Chức năng điều chỉnh của xytokinin trong ARN vận chuyển có lẽ bằng cơ chế ngăn chặn sự nhận mặt sai của các codon trên anticodon trong quá trình sinh tổng hợp protein.

- Xytokinin có tác dụng ngăn chặn sự phân hủy của protein, axit nucleic, chlorophyll nên kìm hãm sự hoá già...

## 2.5. Axit abxixic (ABA)

### 2.5.1. Giới thiệu về axit abxixic



**Hình 7.11. Công thức hóa học của ABA**

ABA là một chất ức chế sinh trưởng khá mạnh được phát hiện vào năm 1966. Công thức hoá học của axit abxixic thể hiện trong hình 7.11.

ABA được tổng hợp ở hầu hết các cơ quan rễ, lá, hoa, quả, củ... nhưng chủ yếu là cơ quan sinh sản. Sau khi hình thành hoa thì hàm lượng của ABA tăng lên rất nhanh. ABA được tích lũy nhiều trong các cơ quan đang ngủ nghỉ, cơ quan dự trữ, cơ quan sắp rụng. Sự tích lũy ABA sẽ kìm hãm quá trình trao đổi chất, giảm sút các hoạt động sinh lý và có thể chuyển cây vào trạng thái ngủ nghỉ sâu.

Khi gặp bất cứ một điều kiện stress nào của môi trường như hạn, rét, nóng, mặn, sâu bệnh... thì hàm lượng của ABA tăng rất nhanh trong lá. Đây là một phản ứng thích nghi của cây.

### **2.5.2. Vai trò sinh lý của ABA**

#### **\* Điều chỉnh sự rụng**

ABA kích thích sự hình thành tầng rời gây nên sự rụng. Khi có tác nhân cảm ứng sự rụng như nhiệt độ quá cao hay quá thấp, úng, hạn, sâu bệnh... thì hàm lượng ABA trong lá, quả tăng lên nhanh, tầng rời nhanh chóng xuất hiện và gây nên sự rụng của chúng.

Các biện pháp giảm hàm lượng ABA hoặc sử dụng tác nhân đối kháng sinh lý với ABA như auxin có thể ngăn ngừa hiện tượng rụng.

#### **\* Điều chỉnh sự ngủ nghỉ**

- Trong cơ quan đang ngủ nghỉ, hàm lượng ABA tăng gấp 10 lần so với cơ quan dinh dưỡng nên nó ức chế quá trình nảy mầm. Sự ngủ nghỉ kéo dài đến khi nào hàm lượng ABA trong đó giảm đến mức tối thiểu. Thực ra trạng thái ngủ nghỉ được điều chỉnh bằng cân bằng hormone ABA/GA.

- Các biện pháp làm giảm ABA hoặc xử lý chất có tác dụng đối kháng với ABA như GA có khả năng phá ngủ, kích thích nảy mầm. Chẳng hạn, xử lý lạnh và bảo quản lạnh có tác dụng giảm hàm lượng ABA rất nhanh (giảm 70% cho hạt và 30% cho quả, củ) nên hạt và củ có thể nảy mầm khi gieo. Xử lý GA cho củ, hạt đang ngủ nghỉ có thể làm cho chúng nảy mầm.

#### **\* Điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng**

Trong những năm gần đây, người ta phát hiện ra cơ chế điều chỉnh sự đóng mở của khí khổng bởi ABA. Khi hàm lượng ABA tăng lên trong lá thì các khí khổng đóng lại để hạn chế thoát hơi nước. Khi xử lý ABA cho lá thì các khí khổng nhanh chóng đóng lại để giảm sự thoát hơi nước. ABA gây nên sự vận động của  $K^+$  ra khỏi tế bào khí khổng, tế bào mất sức trương và khí khổng đóng lại.

#### **\* ABA được xem như là hormone "stress"**

Khi cây gặp các điều kiện bất thuận của môi trường thì hàm lượng ABA tăng lên nhanh chóng trong cây giúp cây trải qua tạm thời điều kiện bất thuận đó. Chẳng hạn, khi cây gặp hạn thì hàm lượng ABA trong lá tăng lên, khí khổng đóng lại và cây tránh được mất nước.

Sự tăng hàm lượng ABA làm cho cây sinh trưởng chậm lại cũng là một cơ chế chống chịu của cây.



### \* ABA là hormone hoá già

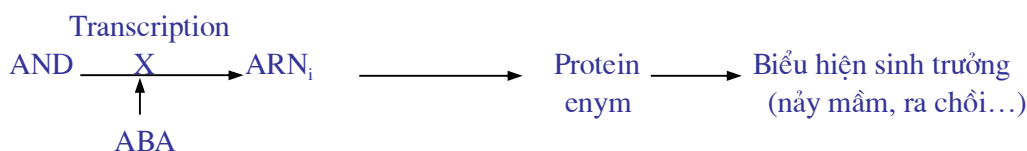
Mức độ hoá già của cơ quan và của cây gắn liền với sự tích lũy ABA trong chúng. Khi hình thành cơ quan sinh sản và dự trữ là lúc ABA được tổng hợp và tích lũy nhiều nhất và tốc độ hoá già cũng tăng lên. Một ruộng lúa đang xanh tươi mơn mớn, nhưng sau khi hình thành bông vào hạt thì tàn lụi và chết. Rừng tre nửa đang xanh tươi nhưng nếu hình thành hoa quả thì chúng sẽ chết gọi là “khuy” tre nửa. Như vậy cơ quan sinh sản và dự trữ là trung tâm của sự hoá già vì chúng là trung tâm tổng hợp ABA trong cây.

\* Những hiểu biết trên có ý nghĩa nhất định trong việc làm giảm ảnh hưởng không có lợi của ABA đối với cây trồng. Người ta thường dùng các chất có tác dụng đối kháng với ABA như sử dụng auxin để phòng chống rụng, GA để phá ngủ, hoặc kích thích sự phát triển của bộ rễ nhằm cung cấp nguồn xytokinin để ngăn chặn sự hoá già của cây...

#### 2.5.3. Cơ chế tác động của ABA

Có hai loại cơ chế để giải thích tác động của ABA lên ức chế sinh trưởng, sự già hoá, sự đóng mở của khí khổng...

\* **ABA với sự ngủ nghỉ:** Trong các tế bào đang ngủ nghỉ, các vật liệu di truyền (ADN) gần như hoàn toàn bị trấn áp, do đó hệ thống tổng hợp protein, axit nucleic, các enzym không xảy ra và quá trình sinh trưởng bị ngừng. ABA đã khoá khâu đầu tiên trong quá trình tổng hợp protein, giai đoạn sao chép mã (transcription) nên ARN thông tin không được hình thành. Quá trình ức chế này kéo dài đến khi tác dụng ức chế của ABA không còn, khi hàm lượng ABA giảm đến mức tối thiểu hoặc xử lý chất đối kháng sinh lý là GA hay chất kích thích sinh trưởng khác.



\* **ABA với sự đóng mở khí khổng:** Sự đóng mở của tế bào khí khổng là do sự biến đổi sức trương trong chúng. Người ta cho rằng ABA làm thay đổi thế hiệu điện sinh học qua màng (bioelectrical potential across the membranes) nên ảnh hưởng đến sự tiết ion  $K^+$  qua màng tế bào khí khổng. Kết quả là làm thay đổi sức trương của tế bào khí khổng. Khí khổng đóng hay mở khi giảm hay tăng sức trương.

## 2.6. Etylen

### 2.6.1. Giới thiệu etylen

Etylen là một chất khí đơn giản ( $CH_2=CH_2$ ) nhưng nó là một phytohormone quan trọng trong cây. Nó điều chỉnh nhiều quá trình sinh trưởng và phát triển của cây. Nó

được tổng hợp trong tất cả các tế bào, các mô nhưng nhiều nhất là các mô già và đặc biệt trong quả đang chín. Khác với các phytohormon khác được vận chuyển theo hệ thống mạch dẫn, etylen là chất khí nên được vận chuyển bằng phương thức khuếch tán, do đó phạm vi vận chuyển của nó trong mô là không xa nên chủ yếu nó được tổng hợp và gây tác động sinh lý tại chỗ.

### **2.6.2. Vai trò sinh lý của etylen**

#### **\* Etylen là hormon điều chỉnh sự chín**

Khi quá trình chín của quả bắt đầu thì sự tổng hợp etylen trong quả tăng lên rất nhanh và đạt đỉnh cao nhất lúc quả chín hoàn toàn và sau đó cũng giảm rất nhanh. Sự tăng nhanh và giảm nhanh tạo nên một đỉnh bột phát của etylen trong quả chín. Đỉnh bột phát của etylen thường trùng với đỉnh hô hấp bột phát của quả chín, nên giữa etylen và hô hấp của quả trong quá trình chín có mối quan hệ mật thiết với nhau. Có thể xem etylen là hormon của sự chín. Sự có mặt của nó đã làm tăng hoạt tính của các enzym liên quan đến quá trình chín của quả và tăng tính thấm của tế bào thịt quả. Vì vậy mà quá trình chín diễn ra nhanh chóng.

Muốn quá trình chín của quả nhanh chóng và đồng đều thì chỉ cần xử lý chất sản sinh ra etylen là ethrel cho quả trên cây hoặc sau thu hoạch

#### **\* Etylen điều chỉnh sự rụng**

Cùng với ABA, etylen kích thích sự hình thành tầng rời ở cuống lá và quả gây nên rụng nhanh chóng. Etylen hoạt hóa sự tổng hợp nên các enzym xelulase và pectinase phân hủy thành tế bào và hoạt động phân huỷ thành tế bào của các enzym này chỉ đặc trưng cho nhóm tế bào tầng rời mà thôi.

Tuy nhiên sự rụng được điều chỉnh bằng cân bằng của auxin/ABA+etylen. Tỷ lệ này cao sẽ ngăn ngừa sự rụng và ngược lại là hoạt hoá sự rụng. Khi gặp điều kiện stress nặng, sự tổng hợp ABA tăng cường sẽ kích thích sự hình thành tầng rời. Xử lý auxin cho lá, hoa và quả thì ngăn ngừa tầng rời xuất hiện và khắc phục được sự rụng của chúng.

**\* Etylen kích thích sự ra hoa đặc biệt là ra hoa trái vụ ở nhiều thực vật.** Trong sản xuất, người ta thường kích thích cho dưa ra hoa quả thêm một vụ thu hoạch nữa nhờ xử lý ethrel (chất sản sinh etylen). Vì vậy, trong nghề trồng dưa, việc xử lý ethrel và có thể cả đất đèn (sản sinh axetylen) để tăng thêm một vụ dưa nữa là một kỹ thuật rất quan trọng.

**\* Etylen có tác động lên sự phân hoá giới tính cùng với xytokinin.** Xử lý ethrel có thể tăng tỷ lệ hoa cái, tăng năng suất đối với các cây đơn tính hoặc tăng tỷ lệ hoa cái trên các cây cùng có hoa đực hoa cái hỗn hợp.

\* Ngoài ra, etylen cũng có tác dụng lên sự hoá già (cùng với ABA), lên sự hình thành rễ (tương tự như auxin), quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lý của cây...

### 2.6.3. Cơ chế tác động của etylen

#### \* *Etylen và sự chín của quả:*

Với sự chín của quả thì có lẽ etylen có hai vai trò:

- Etylen làm tăng tính thấm của màng nên giải phóng các enzym liên quan đến quá trình chín như enzym hô hấp, enzym biến đổi độ mềm, mùi vị, sắc tố...nên các enzym này tiếp xúc với cơ chất phản ứng...

- Etylen kích thích sự tổng hợp các enzym tác động lên sự chín bằng cơ chế hoạt hoá gen...

\* *Với sự rụng*, etylen hoạt hoá sự hình thành các enzym xelulase, pectinase phân huỷ thành tế bào tạo thành tầng rời theo cơ chế hoạt hoá gen.

### 2.7. Các chất làm chậm sinh trưởng (Retardant)

Retardant là một nhóm các chất tổng hợp nhân tạo được ứng dụng khá rộng rãi và có hiệu quả trong sản xuất. Hoạt tính sinh lý của chúng là: ức chế sự sinh trưởng dẫn của tế bào làm cây thấp lùn, ức chế sự nảy mầm, xúc tiến sự ra hoa, tăng hàm lượng diệp lục... Vì vậy, chúng được sử dụng nhiều vì mục đích làm thấp cây, cứng cây, chống lớp vỏ (CCC), kéo dài bảo quản nông phẩm (MH), rụng lá và nhanh chín (CEPA), ra hoa (Alar, paclobutazol)...

#### \* *CCC (Clor Colin Clorit)*

- CCC được xem là chất kháng GA vì nó kìm hãm tổng hợp GA. Do vậy, CCC ức chế sự dẫn của tế bào, ức chế sinh trưởng chiều cao, làm ngăn các lông cây hòa thảo lại nên có tác dụng chống lớp vỏ.

- CCC còn tăng sự tổng hợp diệp lục nên tăng hoạt động quang hợp, xúc tiến ra hoa quả sớm và không gây độc cho cây.

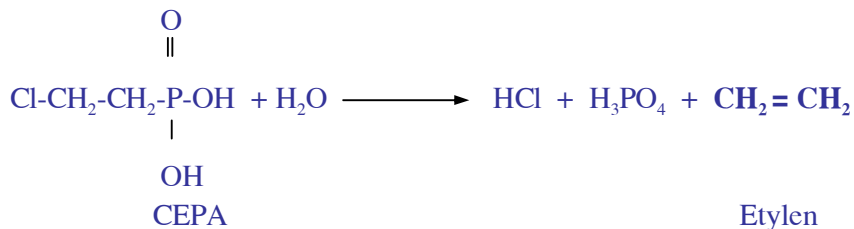
- CCC có thể được phun lên cây hoặc bón vào đất, tốc độ thấm vào cây nhanh và tồn tại trong cây một số tuần rồi bị phân hủy.

#### \* *MH (Malein hydrazit)*

MH là chất kháng auxin vì nó kích thích hoạt tính của enzym phân hủy auxin là IAA-oxidase. Tác dụng đặc trưng của MH là ức chế sự nảy mầm nên được sử dụng trong bảo quản khoai tây, hành tỏi để kéo dài thời gian ngủ nghỉ. MH có khả năng làm thui hoa và chồi nách thuốc lá nên được sử dụng để thay công đánh hoa, tỉa chồi trong kỹ thuật trồng thuốc lá. MH xúc tiến sự hoá già nhanh, làm khô và rụng lá nên có thể làm rụng lá trước khi thu hoạch...

#### \* *CEPA (Clor Etylen Phosphoric Axit)*

- Trên thương trường, nó được sử dụng dưới tên gọi là ethrel. Đây là một chất lỏng, có pH nghiêng về axit. Khi thấm vào cây, gặp pH trung tính thì nó thủy phân để giải phóng etylen và chính etylen gây hiệu quả sinh lý. Phản ứng thủy phân ethrel như sau:



- Ethrel có hiệu quả sinh lý rất đa dạng lên cây trồng và cũng có nhiều ứng dụng rộng rãi nhất trong việc điều chỉnh cây trồng. Trong sản xuất người ta sử dụng ethrel để kích thích sự chín của quả, kích thích sự tiết nhựa mủ cho cao su, kích thích sự ra hoa cho nhiều cây trồng như dưa, làm rụng lá trước khi thu hoạch đối với đậu tương, bông, làm tăng tỷ lệ hoa cái...

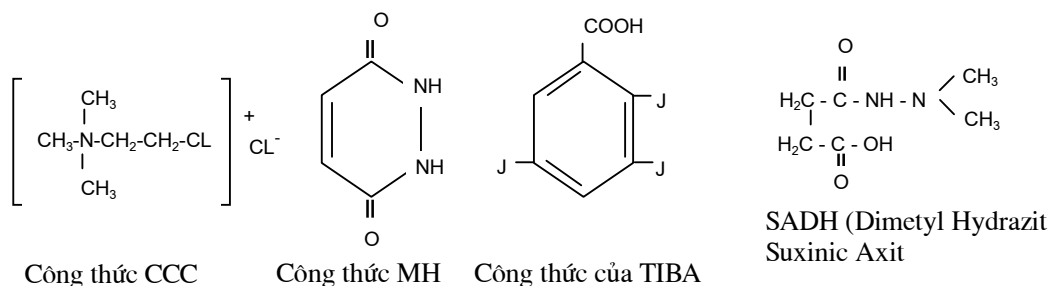
**\* TIBA (Trijot benzoic axit)**

TIBA là chất kháng auxin. Nó giảm ưu thế ngọn, xúc tiến sự phân cành, kích thích sự ra hoa và hình thành củ...

\* **PBZ (Paclobutrazol)** là một retardant hiện nay được sử dụng khá rộng rãi trong việc điều chỉnh sự ra hoa của nhiều cây ăn quả như xoài, nhãn, vải, sầu riêng, măng cụt... Xử lý PBZ có thể điều chỉnh sự phát lộc, ra hoa tập trung và có thể làm chậm sự ra hoa quả để tránh rét lúc nở hoa. Chẳng hạn, xử lý cho xoài để ra hoa tập trung và có thể làm chậm ra hoa đến tháng 4, tháng 5 ở Miền Bắc, tránh các đợt rét và mưa phùn từ tháng 1 đến tháng 3 hàng năm...

**\* Alar (SADH - Succinic Axit Dimetyl Hydrazit)**

Alar có hiệu quả rõ rệt lên sự ra hoa kết quả của cây, ức chế sinh trưởng và tăng tính chống chịu của cây với điều kiện bất thuận. Nó được sử dụng rộng rãi trong việc điều chỉnh ra hoa quả của các cây ăn quả, đặc biệt được sử dụng rộng rãi ở các nước ôn đới...



**Hình 7.12. Công thức hoá học của một số retardant**

## 2.8. Sự cân bằng hormone trong cây

Trong bất cứ một cơ quan, bộ phận nào của cây cũng đều tồn tại đồng thời nhiều hormone có hoạt tính sinh lý rất khác nhau. Vì vậy mà các biểu hiện sinh trưởng và phát triển là kết quả tổng hợp của nhiều hormone ở trong trạng thái cân bằng. Người ta phân ra hai loại cân bằng hormone là cân bằng chung và cân bằng riêng.

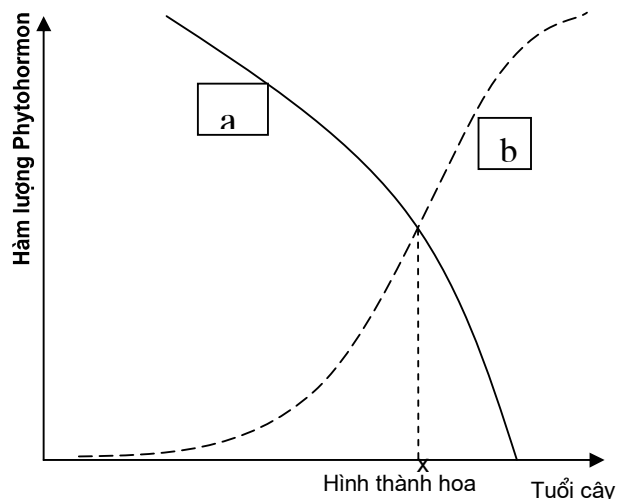
### 2.8.1. Cân bằng hormone chung

#### \* Nguyên tắc chung

Cân bằng hormone chung là sự cân bằng của hai tác nhân đối kháng nhau là các chất kích thích sinh trưởng và các chất ức chế sinh trưởng.

- Với cây hàng năm: Sự cân bằng này được thiết lập trong suốt đời sống của cây từ khi cây nảy mầm cho đến khi cây ra hoa quả, củ rồi già đi và kết thúc chu kỳ sống của mình. Lúc cây còn non, các chất kích thích sinh trưởng được tổng hợp nhiều trong các cơ quan dinh dưỡng như lá, rễ, chồi... và kích thích sự hình thành và sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng một cách mạnh mẽ. Theo sự tăng của tuổi cây, dần dần các chất ức chế sinh trưởng bắt đầu được tổng hợp (ABA, etylen...) và gây ức chế sinh trưởng lên cây, cây sinh trưởng chậm dần. Đến một thời điểm nào đó, hai tác nhân đối lập đó cân bằng nhau và đây là thời điểm chuyển giai đoạn: kết thúc giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng và chuyển sang giai đoạn sinh trưởng sinh thực, biểu hiện bằng sự hình thành hoa. Sau khi hình thành cơ quan sinh sản thì các chất ức chế sinh trưởng được tổng hợp rất mạnh và chiếm ưu thế, cây già rất nhanh chóng (Hình 7.9).

- Với các cây lâu năm: Chúng ra hoa quả nhiều lần nên quy luật cân bằng hormone chung phức tạp hơn. Quy luật biến đổi cân bằng chung của cây hàng năm và cây lâu năm là như nhau cho đến khi cây ra hoa quả lần đầu.



**Hình 7.13. Cân bằng hormone chung giữa chất kích thích (a) và chất ức chế sinh trưởng (b) (cây hàng năm)**

Từ sau lần ra hoa thứ nhất, với cây lâu năm thì sự cân bằng được thiết lập theo chu kỳ ra hoa về sau. Cứ sau mỗi lần ra hoa quả thì đến thời kỳ phát lộc mới nên tác nhân kích thích sinh trưởng lại tăng lên và ngược lại các tác nhân ức chế sinh trưởng có giảm xuống để cho sinh trưởng của chồi mới. Khi các chồi già đi chuẩn bị ra hoa thì các chất ức chế sinh trưởng được tăng cường và các chất kích thích sinh trưởng giảm xuống. Sự cân bằng giữa hai nhóm chất được thiết lập và cây ra hoa...Cứ thế, quy luật cân bằng hocmon được thiết lập theo chu kỳ ra hoa của cây.

#### **\* Ý nghĩa của cân bằng hocmon chung**

- Sự cân bằng chung sẽ điều chỉnh toàn bộ quá trình phát triển cá thể của cây từ giai đoạn nảy mầm cho đến khi kết thúc chu kỳ sống của mình. Tại bất cứ thời điểm nào trong đời sống của cây, ta cũng có thể chỉ ra một tỷ lệ nhất định giữa ảnh hưởng kích thích và ảnh hưởng ức chế.

- Việc điều khiển thời gian ra hoa của cây cũng có nghĩa là điều khiển sự cân bằng hocmon chung trong cây. Người ta có thể làm cho cây trồng ra hoa sớm hơn (sớm đạt cân bằng giữa tác nhân kích thích và ức chế) hoặc ngược lại, làm cho cây đạt cân bằng hocmon này muộn hơn để cây ra hoa quả muộn. Có thể sử dụng các điều kiện ngoại cảnh hoặc các biện pháp kỹ thuật để điều khiển cân bằng hocmon chung đó của cây theo hướng có lợi cho con người.

#### **2.8.2. Cân bằng hocmon riêng**

##### **\* Khái niệm**

- Trong cây có rất nhiều các quá trình phát sinh hình thái và hình thành cơ quan khác nhau như sự hình thành rễ, thân, chồi, lá, hoa, quả, sự nảy mầm, sự chín, sự già hoá, sự ngủ nghỉ... cũng được điều chỉnh bằng sự cân bằng hocmon gọi là cân bằng hocmon riêng. Cân bằng hocmon riêng là sự cân bằng của hai hoặc vài hocmon quyết định đến một biểu hiện sinh trưởng phát triển nào đấy của cây.

- Sự cân bằng hocmon riêng có thể được thiết lập giữa các chất kích thích sinh trưởng như sự hình thành rễ hoặc chồi, hiện tượng ưu thế ngọn (auxin/xytokinin)... hoặc thông thường là giữa chất kích thích sinh trưởng và ức chế sinh trưởng như sự ngủ nghỉ và nảy mầm (ABA/GA), sự chín, sự rụng, sự hình thành củ...

##### **\* Một số ví dụ về cân bằng hocmon riêng trong cây**

- Sự hình thành rễ hoặc chồi là do tỷ lệ cân bằng auxin/xytokinin quyết định. Auxin là hocmon ra rễ, còn xytokinin là hocmon hình thành chồi. Tỷ lệ cân bằng này sẽ quy định mức độ hình thành rễ và chồi khác nhau trong cây. Trong nuôi cấy mô, để điều chỉnh sự hình thành rễ hoặc chồi thì người ta thay đổi tỷ lệ này trong môi trường nuôi cấy. Trong giai đoạn đầu, để tăng hệ số nhân, người ta thường giảm tỷ lệ này (tăng hàm lượng xytokinin) để kích thích hình thành nhiều chồi. Sau đó, để tạo cây hoàn chỉnh (có

chồi và rễ) thì người ta tăng tỷ lệ này (tăng hàm lượng auxin) để kích thích hình thành rễ. Đây là nguyên lý cơ bản của nuôi cấy mô tế bào thực vật.

- *Sự ngủ nghỉ và nảy mầm* là sự cân bằng của ABA/GA. Sự tích lũy ABA nhiều sẽ ức chế sinh trưởng và cơ quan sẽ ngủ nghỉ; còn sự tích lũy GA sẽ kích thích nảy mầm. Tỷ lệ của hai chất này quyết định trạng thái ngủ hay nảy mầm của cơ quan. Người ta có thể phá ngủ bằng xử lý GA và kéo dài ngủ nghỉ bằng xử lý ABA (thường thay thế bằng MH).

- *Sự chín của quả* được điều chỉnh bởi cân bằng của etylen/auxin. Etylen kích thích chín nhanh còn auxin thì ức chế quá trình chín của quả. Vì vậy, muốn chín nhanh thì ta xử lý etylen, còn muốn chậm chín thì ta xử lý auxin.

- *Hiện tượng ưu thế ngọn* được điều chỉnh bởi cân bằng auxin/xytokinin. Auxin được tổng hợp trong đỉnh sinh trưởng và làm tăng ưu thế ngọn; còn xytokinin thì được tổng hợp trong rễ và làm yếu ưu thế ngọn. Đi từ ngọn xuống rễ, tỷ lệ cân bằng này giảm dần và hiện tượng ưu thế ngọn cũng giảm dần.

- *Trạng thái trẻ và già* được điều chỉnh bằng cân bằng của xytokinin/ABA trong cơ quan và cây quyết định. Hàm lượng xytokinin cao quyết định sự hoá trẻ, còn hàm lượng ABA cao làm cây hoá già nhanh. Như vậy, sự hóa trẻ liên quan đến hệ thống rễ là cơ quan tổng hợp xytokinin, còn sự hóa già gắn liền với sự phát triển của cơ quan sinh sản... Theo mức độ hoá già (tuổi cây tăng) thì tỷ lệ cân bằng này càng giảm tức mức độ hoá trẻ giảm và hoá già tăng.

- *Sự rụng của cơ quan* được điều chỉnh bởi cân bằng của auxin/ ABA+etylen tức do ba hocmon quyết định. Trong cơ quan sắp rụng thì hàm lượng auxin rất thấp còn hàm lượng của ABA và cả etylen lại rất cao, nên sự hình thành tầng rời được hoạt hoá. Người ta xử lý auxin để kìm hãm sự rụng, xử lý ethrel (chất sản sinh etylen) kích thích sự rụng.

- *Phân hoá giới tính đực và cái* là do cân bằng của GA/xytokinin+etylen. GA trong cây liên quan đến hình thành giới tính đực, còn giới tính cái được điều chỉnh bằng hai hocmon là xytokinin và etylen... Người ta có thể xử lý GA để tăng tỷ lệ hoa đực, còn xytokinin hoặc etylen tăng hình thành hoa cái...

- *Sự hình thành củ* là do cân bằng của GA/ABA. Hàm lượng GA cao sẽ ức chế sự hình thành tía củ và phình to củ, còn hàm lượng ABA cao sẽ thuận lợi cho sự phình to của củ. Có thể sử dụng CCC là chất kháng GA để xúc tiến sự hình thành củ...

\* **Ý nghĩa của cân bằng hocmon riêng:** Tất cả các quá trình sinh trưởng và phát triển của cây được biểu hiện bằng các quá trình phát sinh hình thái riêng biệt trong cây đều được điều chỉnh bằng các cân bằng hocmon nhất định. Hiểu biết quy luật điều chỉnh hocmon của các cân bằng riêng này rất có ý nghĩa trong việc điều chỉnh cây trồng theo

hướng có lợi cho con người. Hầu hết các ứng dụng của chất điều hoà sinh trưởng đối với cây trồng đều dựa trên các cân bằng hocmon này.

## **2.9. Một số ứng dụng chất điều hoà sinh trưởng trong sản xuất**

Ngày nay, chất điều hoà sinh trưởng đã và đang được ứng dụng khá rộng rãi trong sản xuất để làm tăng năng suất cây trồng và cải thiện chất lượng nông sản phẩm. Chất điều hoà sinh trưởng chỉ là các chất có hoạt tính sinh lý nên khi sử dụng chúng ta cần tuân thủ một số nguyên tắc sử dụng cơ bản.

### **2.9.1. Nguyên tắc sử dụng**

#### **\* Thứ nhất là nguyên tắc nồng độ**

Hiệu quả của chất điều hoà sinh trưởng lên cây trồng hoàn toàn phụ thuộc vào nồng độ sử dụng. Nồng độ thấp thường gây hiệu quả kích thích, nồng độ cao thường gây ảnh hưởng ức chế, còn nồng độ rất cao có thể gây chết. Tùy theo chất sử dụng và cây trồng mà nồng độ kích thích, ức chế và hủy diệt là khác nhau. Vì vậy, tùy theo mục đích sử dụng mà ta chọn nồng độ xử lý thích hợp. Chẳng hạn, khi cần kích thích sinh trưởng, tăng sinh khối... ta thường sử dụng các chất kích thích sinh trưởng với nồng độ thấp (vài chục ppm); Còn khi muốn ức chế sinh trưởng các cơ quan dinh dưỡng ta sử dụng nồng độ cao khoảng hàng nghìn ppm; Muốn làm rụng lá, khô lá, chết cây... thì nồng độ sử dụng của chúng là rất cao (hàng chục nghìn ppm, có khi ở dạng bột)...

#### **\* Thứ hai là nguyên tắc không thay thế**

Các chất điều hoà sinh trưởng chỉ có tác dụng hoạt hoá quá trình trao đổi chất và sinh trưởng mà không có ý nghĩa về dinh dưỡng nên không thể thay thế chất dinh dưỡng được. Vì vậy, khi sử dụng chúng thì cần thoả mãn về dinh dưỡng và nước thì mới có hiệu quả. Ví dụ như khi xử lý auxin để tăng đậu quả, nếu như thiếu nước và thiếu dinh dưỡng thì các quả non sẽ bị rụng ngay.

#### **\* Thứ ba là dựa vào cân bằng hocmon**

Cân bằng hocmon đặc biệt là cân bằng hocmon riêng quyết định cho việc phát sinh hình thái của cây. Chính vì vậy mà khi sử dụng chất điều hoà sinh trưởng vào mục đích nào đấy thì phải căn cứ vào cân bằng hocmon riêng để ta điều chỉnh theo hướng nào có lợi cho con người.

Ngoài ra, khi sử dụng cho mục đích diệt cỏ dại thì ta phải quan tâm đến tính chọn lọc của thuốc. Chất sử dụng không có hại cho cây trồng, thậm chí tính chọn lọc có thể cho từng loại cỏ dại...

### **2.9.2. Một số ứng dụng phổ biến của các chất điều hoà sinh trưởng**

**\* Kích thích sự sinh trưởng nhanh, tăng chiều cao, tăng sinh khối, tăng năng suất:** GA là sản phẩm không độc nên có thể sử dụng cho các loại rau ăn lá, củ, quả để



tăng năng suất rất nhiều. Nồng độ sử dụng thường rất thấp, vài ppm đến vài chục ppm tùy theo cây. Với cây lấy chiều cao như đay, mía... sử dụng GA sẽ tăng năng suất mà không giảm phẩm chất... Ví dụ như với đay, nồng độ GA<sub>3</sub> khoảng 20 - 50 ppm có thể tăng chiều cao gần gấp đôi.

#### **\* Kích thích sự tạo rễ trong nhân giống bằng giâm cành và chiết cành.**

Người ta sử dụng auxin như IBA,  $\alpha$ -NAA, 2,4D... để tăng tỷ lệ ra rễ, rút ngắn thời gian ra rễ, tăng hệ số nhân giống. Tùy theo chất, cây trồng và phương pháp xử lý mà nồng độ sử dụng khác nhau. Có ba phương pháp chính xử lý auxin cho sự ra rễ bất định:

- Phương pháp xử lý nồng độ loãng: Nồng độ xử lý vào khoảng vài chục ppm. Với việc giâm cành thì ta ngâm phần gốc vào dung dịch trong thời gian 12 đến 24 giờ rồi cắm cành giâm vào giá thể; Còn với chiết cành thì người ta trộn dung dịch xử lý với đất bó bầu trước khi bó bầu lại.

- Phương pháp xử lý nồng độ đặc: Nồng độ xử lý khoảng vài nghìn ppm. Với giâm cành thì ta nhúng rất nhanh phần gốc vào dung dịch rồi cắm ngay vào giá thể, còn với chiết cành thì ta dùng bông tẩm dung dịch xử lý và chỉ cần bôi lên trên khoanh vỏ, nơi sẽ xuất hiện rễ trước khi bó bầu...

- Sử dụng dạng bột: Có nhiều chế phẩm giâm chiết cành dạng bột, trong đó có chất điều hòa sinh trưởng auxin với một tỷ lệ nhất định được phối trộn với một loại bột nào đó. Khi giâm cành, ta chỉ cần chấm vết cắt cành giâm vào chế phẩm bột rồi cắm vào giá thể.

#### **\* Điều chỉnh sự ngủ nghỉ của hạt, củ...**

- Kích thích sự nảy mầm (phá ngủ nghỉ): Trong trường hợp muốn kích thích nảy mầm thì ta xử lý GA<sub>3</sub>. GA xâm nhập vào cơ quan đang ngủ nghỉ sẽ làm lệch cân bằng hormon về phía GA thuận lợi cho sự nảy mầm. Để phá ngủ cho khoai tây mới thu hoạch, người ta có thể ngâm hay phun GA<sub>3</sub> nồng độ khoảng 2 - 5 ppm cho củ giống rồi ủ trong một thời gian nhất định thì củ khoai tây có thể nảy mầm tạo củ giống trồng ngay được.

- Kéo dài thời gian ngủ nghỉ: Muốn kéo dài thời gian ngủ nghỉ trong bảo quản thì ta sử dụng chất ức chế sinh trưởng. Chẳng hạn, muốn bảo quản khoai tây hoặc hành tỏi, ta có thể sử dụng malein hydrazit (MH) với nồng độ 500 đến 2500 ppm để kéo dài thời gian ngủ nghỉ của chúng, chống tóp cho củ hành tỏi.

#### **\* Điều chỉnh ra hoa của cây**

- Việc sử dụng các chất điều hòa sinh trưởng để kích thích sự ra hoa sớm hay ức chế ra hoa muộn là ứng dụng có hiệu quả trong sản xuất. Để cho dưa ra hoa thêm một vụ trái, người ta có thể phun ethrel cho cây, xử lý paclobutrazol cho sự ra hoa của xoài, nhãn vải, sầu riêng... hoặc alar cho sự ra hoa của táo, hay có thể xử lý GA<sub>3</sub> cho sự ra hoa lấy hạt giống của xà lách, bắp cải..

- Người ta có thể điều chỉnh giới tính đực và cái cho một số cây trồng để tăng năng suất quả và có thể sản xuất hạt lai của các cây trồng có hoa đơn tính như các cây họ bầu bí. Phun GA có thể tạo cây mang hoa đực, còn phun xytokinin hay ethrel có thể tạo ra 100% cây mang hoa cái. Chúng thụ phấn cho nhau để tạo hạt giống lai.

#### **\* Tăng sự đậu quả và tạo quả không hạt**

Có thể sử dụng auxin hoặc GA để tăng tỷ lệ đậu quả và tạo quả không cần thụ tinh. Sử dụng các auxin với nồng độ kích thích cho cà chua, cam chanh, bầu bí... hoặc GA cho nho, anh đào sẽ tăng tỷ lệ đậu quả, tăng năng suất quả. Nếu phun cho hoa trước khi thụ tinh thì chúng khuếch tán vào bầu thay thế nguồn nội sinh từ phôi để tạo quả không thụ tinh và quả sẽ không hạt hoặc ít hạt.

#### **\* Điều chỉnh sự chín của quả**

- Muốn rút ngắn sự chín của quả, xử lý ethrel là hiệu quả nhất. Ethrel vào quả sẽ thủy phân để giải phóng etylen kích thích chín nhanh. Nồng độ ethrel dao động từ 500 đến 5000 ppm. Sử dụng Alar (SADH) nồng độ 1000-5000 ppm cũng có hiệu quả tốt lên sự chín của quả.

- Muốn kéo dài thời gian chín thì ta xử lý các chất auxin. Có thể sử dụng 2,4D nồng độ 2-10 ppm hoặc  $\alpha$ -NAA nồng độ 10-20 ppm cho quả trên cây hoặc sau khi thu hoạch đều có hiệu quả tốt.

- Ví dụ trong trường hợp quýt không chín kịp Tết, ta có thể xử lý ethrel với nồng độ thích hợp, còn nếu chín sớm quá thì ta có thể kìm hãm bằng xử lý auxin cũng với nồng độ thích hợp.

#### **\* Ngăn ngừa sự rụng lá, hoa, quả**

Sự rụng là xuất hiện tăng rời ở cuống lá, quả do tỷ lệ cân bằng của auxin/ABA + etylen điều chỉnh. Để chống rụng, giữ quả trên cây thì người ta có thể xử lý auxin như  $\alpha$ -NAA, 2,4D... cho quả xanh của táo, cà chua, lê, cam, chanh... hoặc xử lý GA<sub>3</sub> cho quả nho non. Nồng độ sử dụng tùy theo từng loại quả. Ví dụ như với lê thì nồng độ  $\alpha$ -NAA là 10 ppm, còn với táo thì 20 ppm...

#### **\* Tăng tính chống chịu cho cây trồng**

Để tăng tính chống chịu cho các cây trồng với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận, người ta thường sử dụng các chất ức chế sinh trưởng. Chất được sử dụng nhiều nhất vào mục đích này là CCC. CCC có thể tăng tính chịu phân đạm, chống lốp đổ, tăng tính chịu hạn, lạnh, mặn, sâu bệnh và do đó mà tăng năng suất cây trồng. Sử dụng 10 kg CCC/ha có thể làm tăng năng suất 30% lúa mì. Với lúa, CCC cũng có khả năng tăng tính chống đổ trong điều kiện thâm canh, có thể tăng năng suất 20%. Để tăng tính chống hạn cho các cây trồng, ta có thể sử dụng CCC nồng độ 500-2000 ppm, Alar nồng độ 500-6000

ppm tùy theo cây trồng. CCC, SADH, MH đều có khả năng tăng tính chịu lạnh, chịu sâu bệnh cho cây trồng....

\* **Trong sản xuất lúa lai, không thể không sử dụng GA được.** Nó kích thích kéo dài cổ bông làm lúa trở thoát, tạo thuận lợi cho quá trình tung phấn, quá trình thụ tinh để tạo hạt lúa lai, tăng năng suất hạt giống lúa lai.

\* **Làm thui hoa thuốc lá, ức chế mầm nách** thay cho việc ngắt tỉa hoa, chồi nách bằng tay mất rất nhiều công. Phun MH với nồng độ dao động 10-25% trong nước vào giai đoạn bắt đầu có nụ hoa đầu tiên (90% số cây). Đây là biện pháp có hiệu quả kinh tế cao và rất nhiều nước trồng thuốc lá sử dụng.

\* **Các ứng dụng khác của chất điều hoà sinh trưởng đối với cây trồng**

Sử dụng ethrel để tăng khả năng tiết nhựa mủ và tăng năng suất cho cho cao su. Ethrel làm lâu liền sẹo vết cắt nên tăng thời gian tiết nhựa mủ, tăng năng suất mủ cao su.

Sử dụng GA nồng độ 10-100 ppm có thể làm tăng năng suất mía đường lên 25%

Sử dụng GA với 1-3 mg cho 1 kg đại mạch nảy mầm làm tăng chất lượng malt bia, tăng hàm lượng  $\alpha$ -amylase trong mầm đại mạch, tăng chất lượng bia...

Các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp ngày càng nhiều và khả năng ứng dụng của chúng cũng ngày càng rộng rãi đã và đang mang lại hiệu quả kinh tế đáng kể cho sản xuất nông nghiệp.

### **3. SỰ SINH TRƯỞNG VÀ PHÂN HOÁ TẾ BÀO - NUÔI CẤY MÔ TẾ BÀO THỰC VẬT (NUÔI CẤY IN VITRO)**

Sự sinh trưởng của tế bào được chia thành hai giai đoạn: giai đoạn phân chia tế bào (giai đoạn phôi sinh) và giai đoạn dẫn của tế bào. Sau đó, tế bào phân hoá chức năng thành các mô có cấu trúc khác nhau, nên giai đoạn này là sự phát triển của tế bào.

#### **3.1. Giai đoạn phân chia tế bào**

\* **Các mô phân sinh:** Sự phân chia tế bào xảy ra trong các mô phân sinh. Có ba loại mô phân sinh trong cây:

- Mô phân sinh đỉnh nằm tận cùng của thân, cành, rễ. Sự hoạt động phân chia tế bào của nó làm cho cây tăng trưởng chiều dài, chiều cao.

- Mô phân sinh lóng nằm ở giữa các đốt cây hoà thảo. Sự phân chia tế bào của nó làm kéo dài đốt cây hoà thảo, tăng chiều cao.

- Mô phân sinh tượng tầng nằm ở giữa gỗ và libe. Hoạt động phân chia tế bào của mô này cho ra bên ngoài là mô libe và vào trong là gỗ. Mô này có nhiệm vụ làm cho cây tăng trưởng về đường kính thân, cành, rễ.

**\* Đặc trưng chung của giai đoạn phân chia tế bào**

- Các tế bào trong giai đoạn phôi sinh có kích thước bé, đồng nhất, thành tế bào mỏng, chưa có không bào, nhân to và toàn bộ thể tích tế bào là một khối chất nguyên sinh.
- Số lượng tế bào tăng lên nhanh chóng nhưng kích thước tế bào chỉ đạt bằng tế bào mẹ thì bắt đầu phân chia đôi (Hình 7.14a).

**\* Điều kiện cần thiết**

Điều kiện ngoại cảnh: Thuộc về các điều kiện ngoại cảnh, trước hết là nước và nhiệt độ. Mô phân sinh bảo hoà nước là điều kiện tối ưu cho sự phân chia tế bào. Nhiệt độ tối ưu là khoảng 20-25°C. Nếu gặp hạn và rét thì sự phân chia tế bào bị ức chế.

**3.2. Giai đoạn dẫn của tế bào**

Sau giai đoạn phân chia thì tế bào bước vào giai đoạn dẫn để tăng nhanh về kích thước. Sự sinh trưởng của cơ quan và toàn cây phụ thuộc vào sự dẫn của tế bào.

**\* Đặc trưng chung của giai đoạn tế bào dẫn**

- Sự hình thành không bào: Tế bào bắt đầu xuất hiện không bào, ban đầu là nhiều túi nhỏ, sau đó liên kết với nhau thành các túi to và cuối cùng thành một không bào trung tâm chiếm hầu hết thể tích của tế bào, dồn ép chất nguyên sinh và nhân ra sát thành tế bào. Không bào chứa các chất bài tiết hữu cơ và vô cơ khác nhau như các axit hữu cơ, các sắc tố dịch bào, các muối vô cơ... tạo nên áp suất thẩm thấu, nhờ đó mà tế bào hút nước gây nên sức trương để có lực dẫn tế bào.

- Tăng nhanh kích thước tế bào: Trong giai đoạn này, thước tế bào tăng lên rất nhanh. Có trường hợp trong vòng vài giờ, kích thước tế bào tăng lên hơn chục lần so với tế bào phôi sinh (Hình 7.14b). Khi tế bào ngừng dẫn là lúc kích thước tế bào và của cơ quan ổn định. Sự tăng nhanh kích thước tế bào do hai hiệu ứng: tăng sự dẫn của thành tế bào và tăng thể tích không bào và khối lượng chất nguyên sinh.

**\* Điều kiện cần cho sự dẫn tế bào**

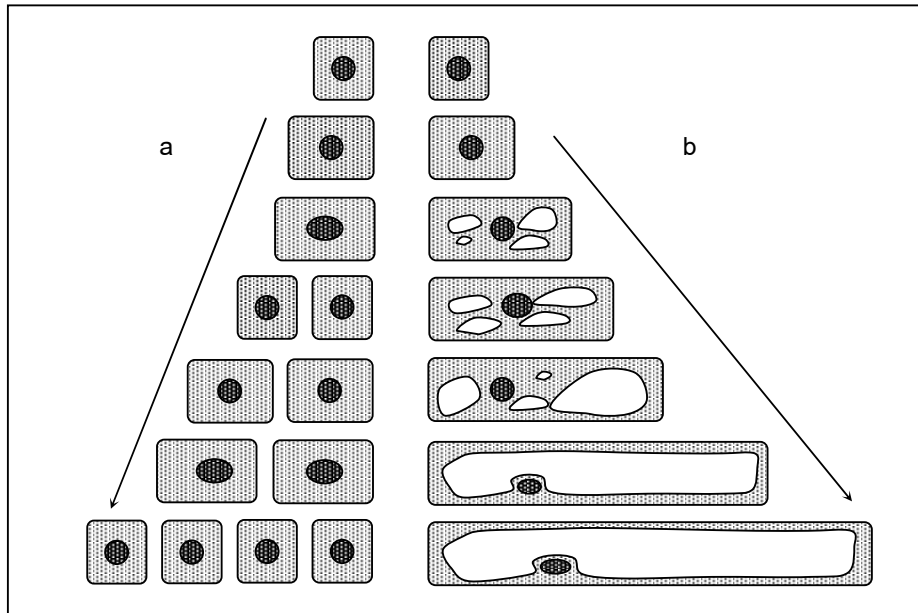
- Điều kiện nội tại: Trước hết, phải có các chất hormone kích thích sự dẫn tế bào là auxin và gibberelin. Auxin kích thích tế bào dẫn theo chiều ngang, còn gibberelin thì theo chiều dọc. Nếu thiếu cả hai hormone này thì tế bào không thể dẫn được, còn thiếu một trong hai chất thì sự dẫn của tế bào mất cân đối. Ví dụ như thiếu GA thì cây bị lùn, còn thiếu IAA thì cây vươn cao nhiều.

Giai đoạn này có sự tăng nhanh kích thước tế bào nên cũng cần các chất cấu tạo nên thành tế bào và chất nguyên sinh như xeluloza, pectin, protein, axit nucleic, lipit...

- Các điều kiện ngoại cảnh: Điều kiện ngoại cảnh quan trọng nhất là nước. Sự hấp thu nước thẩm thấu vào tế bào làm tăng sức trương nước (P) gây một sức đẩy lên thành

tế bào giống như bơm không khí vào bóng cao su, có một ý nghĩa quyết định cho sự dẫn của tế bào.

Ngoài ra, nhiệt độ và chất dinh dưỡng cũng rất quan trọng cho sự dẫn của tế bào. Ví dụ, các nguyên tố N, S và P là thành phần của protein, photpholipit, axit nucleic là các chất cơ bản của chất nguyên sinh; Ca trong pectat canxi cấu tạo nên thành tế bào... Do vậy, hạn, rét và đói dinh dưỡng sẽ kìm hãm sự sinh trưởng của cây.



**Hình 7.14. Sơ đồ về các giai đoạn sinh trưởng của tế bào**

*a. Giai đoạn phân chia    b. Giai đoạn dẫn*

**\* Điều chỉnh pha dẫn của tế bào**

- Kích thích sự dẫn của tế bào: Trong trường hợp cây sinh trưởng kém, tốc độ dẫn của tế bào chậm, ta có thể sử dụng các biện pháp tưới nước đầy đủ, bón phân đặc biệt là phân đạm, xử lý các chất kích thích sinh trưởng hoạt hoá sự dẫn tế bào như auxin và giberelin.

- Ước chế pha dẫn của tế bào: Trong thực tế, nếu muốn kìm hãm sự sinh trưởng không cần thiết của cây (chẳng hạn trong trường hợp có nguy cơ bị lốp đổ) thì ta có thể sử dụng các biện pháp sau:

+ Tạo điều kiện khô hạn trong thời gian mà các tế bào tập trung dẫn. Ví dụ, lúc lúa đứng cái là lúc lúa vươn lóng mạnh, các tế bào dẫn nhanh, nên việc rút nước phơi ruộng trong giai đoạn này sẽ kìm hãm sự dẫn của tế bào nên hạn chế được lúa bị lốp đổ.

+ Sử dụng các chất trong nhóm retardant như CCC là chất kháng GA trong cây. CCC sẽ kìm hãm sự dẫn của tế bào làm cây lùn, cứng cây và có thể chống đổ. CCC rất có hiệu quả đối với cây hoà thảo nhất là lúa mì.

### **3.3. Sự phân hoá, phản phân hoá và tính toàn năng của tế bào**

#### **3.3.1. Sự phân hóa và phản phân hoá tế bào**

##### **\* Sự phân hoá tế bào**

Sự phân chia và dẫn của tế bào là hai giai đoạn của sự sinh trưởng của tế bào thực vật. Trong hai giai đoạn này, tế bào chưa có những đặc trưng riêng về cấu trúc và chức năng. Các tế bào gần như giống nhau.

Sau đó, các tế bào bắt đầu phân hoá thành các mô chuyên hóa đảm nhiệm các chức năng khác nhau. Các tế bào trong giai đoạn này đã có các đặc trưng khác nhau về cấu trúc và chức năng. Ví dụ: tế bào mô bì có ngấm cutin hay bản, sáp... làm nhiệm vụ che chở; mô dậu có chứa lục lạp và diệp lục làm nhiệm vụ quang hợp; một số tế bào mất chất nguyên sinh và hóa gỗ để làm nhiệm vụ dẫn truyền nước và chống đỡ... Thực vật có khoảng 15 loại mô chuyên hóa khác nhau nhưng chúng đều có nguồn gốc từ một tế bào hợp tử đầu tiên phân hóa thành. Có thể nói rằng *sự phân hoá tế bào là sự chuyển tế bào phôi sinh thành các tế bào của các mô chuyên hóa.*

##### **\* Sự phản phân hoá tế bào**

Sự phản phân hoá tế bào là quá trình diễn ra ngược với sự phân hoá tế bào. Các tế bào đã phân hoá trong các mô chức năng không mất đi khả năng phân chia của mình mà trong các điều kiện nhất định chúng có thể quay trở lại đóng vai trò như mô phân sinh và có khả năng phân chia để cho ra các tế bào mới. Chẳng hạn như ta có thể lấy một mẫu mô nào đó của cây (đã phân hóa) cho vào nuôi cấy trong môi trường thích hợp, chúng lại phân chia để cho ra các tế bào mới hình thành mô sẹo rồi từ đấy phân hoá thành các cơ quan như rễ và chồi. Lúc giâm cành, chiết cành, từ các mô đã chuyên hóa khi được kích thích bằng cắt rời khỏi cơ thể mẹ, bằng khoan vỏ, bằng xử lý hóa chất hay bó bầu... thì các tế bào đó quay trở lại phân chia mạnh mẽ để cho ra các tế bào mới là cơ sở của rễ mới...

#### **3.3.2. Tính toàn năng của tế bào**

\* Cơ sở của sự phân hoá và phản phân hoá tế bào là tính toàn năng của tế bào.

Haberland (1902) lần đầu tiên đã quan niệm rằng mỗi một tế bào bất kỳ của một cơ thể sinh vật đa bào đều có khả năng tiềm tàng để phát triển thành một cơ thể hoàn chỉnh. Theo quan điểm của sinh học hiện đại thì mỗi một tế bào đã chuyên hóa chứa một lượng thông tin di truyền (bộ ADN) tương đương với một cơ thể trưởng thành để trong điều kiện nhất định tế bào đó có thể phát triển thành một cơ thể hoàn chỉnh. Đặc tính đó của tế bào gọi là *tính toàn năng của tế bào.*

\* Như vậy thì bất cứ một tế bào nào cũng có thể phát triển thành một cây hoàn chỉnh và đó cũng là cơ sở của kỹ thuật nuôi cấy in vitro, kỹ thuật nhân bản ở thực vật. Người ta có thể biến một tế bào bất kỳ (hoặc một mẫu mô) thành một cơ thể hoàn chỉnh khi nuôi cấy nó trong một môi trường thích hợp có đầy đủ các điều kiện cần thiết cho tế bào đó phân phân hoá và phân hoá cơ quan...

### **3.3.3. Cơ sở di truyền phân tử của sự phân hoá, phản phân hoá và tính toàn năng của tế bào**

Cơ sở di truyền phân tử của các quá trình đó là *sự hoạt hoá phân hoá gen* vốn có trong quá trình phát triển của tế bào. Có thể nói rằng toàn bộ chương trình của quá trình phát triển cá thể của cây từ hợp tử cho đến khi cây chết ở tuổi tối đa đã được mã hóa trong cấu trúc của phân tử ADN đặc trưng cho loài. Đời sống của cây là quá trình thực hiện dần dần chương trình di truyền đó mà thôi. Quá trình thực hiện dần chương trình di truyền đó nhờ quá trình hoạt hoá phân hoá gen. Quá trình hoạt hoá phân hoá gen được biểu hiện theo 3 hướng:

- Một số gen từ trước đến nay nằm yên vì bị ức chế nay được hoạt hoá để cho ra các tính trạng mới.
- Một số gen khác đang hoạt động nay bị ngừng do bị ức chế và tính trạng đó không còn nữa.
- Một số gen khác đang hoạt động nay vẫn tiếp tục hoạt động và các tính trạng cũ nay vẫn được biểu hiện, có khi được cải thiện hơn.

Tuỳ theo giai đoạn cụ thể mà quy định các gen nào được hoạt hoá, các gen nào bị ức chế hay vẫn tiếp tục hoạt động...

Điều kiện để cho quá trình hoạt hoá phân hoá gen được thực hiện là các nhân tố nội tại và ngoại cảnh.

Các nhân tố nội tại tham gia vào quá trình này trước hết là các chất điều hoà sinh trưởng. Các chất kích thích sinh trưởng thường là các chất hoạt hoá gen để cho ra tính trạng mới; Còn các chất ức chế sinh trưởng thường gây hiệu quả ức chế gen, làm mất đi tính trạng nào đó.

Các nhân tố ngoại cảnh như quang chu kỳ, nhiệt độ xuân hoá, nước... cũng là các nhân tố hoạt hoá gen hoặc có thể ức chế gen khi điều kiện không thuận lợi.

Quá trình này được thực hiện trong suốt đời sống của cây.

### **3.3.4. Nuôi cấy mô tế bào thực vật (Nuôi cấy invitro)**

Nuôi cấy mô tế bào thực vật là một lĩnh vực của công nghệ sinh học thực vật.

Dựa trên tính toàn năng của tế bào và khả năng phân hoá và phản phân hoá của chúng mà người ta có thể tái sinh cây từ một tế bào hay một mẫu mô nào đấy.

### **\* Điều kiện cần thiết của nuôi cấy in vitro**

- Điều kiện trước tiên là vô trùng. Tất cả các khâu nuôi cấy đều được thanh trùng: dụng cụ nuôi cấy, mẫu nuôi cấy, môi trường (giá thể) và các thao tác nuôi cấy... Sự thành công hay thất bại của công việc nuôi cấy mô là phụ thuộc vào việc vô trùng. Nếu có một khâu nào đó không vô trùng thì mẫu nuôi cấy lập tức bị nhiễm và sẽ chết.

- Phòng thí nghiệm nuôi cấy mô là phòng thí nghiệm chuyên hoá cao với các thiết bị chuyên dụng. Nó bao gồm một phòng chuẩn bị mẫu, phòng cấy mẫu, phòng nuôi cấy và nhà lưới để đưa cây ra đất. Tùy theo quy mô và mục đích mà diện tích các bộ phận khác nhau. Các thiết bị quan trọng nhất của phòng nuôi cấy mô gồm có nồi hấp để vô trùng dụng cụ và môi trường nuôi cấy, máy cấy vô trùng để thao tác cấy mẫu, phòng nuôi có đủ ánh sáng nhân tạo và điều hoà nhiệt độ... để nuôi cấy...

- Môi trường nuôi cấy là giá thể có đầy đủ chất dinh dưỡng, các hoạt chất như các nguyên tố vi lượng, vitamin, chất điều hoà sinh trưởng. Tùy theo từng loại cây và cơ quan nuôi cấy mà người ta đã có các môi trường riêng cho chúng. Ví dụ: Môi trường cơ bản nhất là môi trường MS (Murashige Skoog) cho nhiều đối tượng cây trồng, môi trường Anderson cho cây thân gỗ nhỏ, môi trường Gamborg cho nuôi cấy tế bào trần, môi trường CHU cho nuôi cấy bao phấn...

### **\* Các bước tiến hành**

Quá trình nuôi cấy mô gồm các bước sau đây:

- Bước đầu tiên là tạo vật liệu khởi đầu cho việc nuôi cấy. Tùy theo từng loại cây mà ta chọn các bộ phận nuôi cấy thích hợp. Trong nhiều trường hợp, bộ phận nuôi cấy thích hợp nhất là chồi. Bước tiếp theo là khử trùng mẫu thường bằng hoá chất khử trùng. Sau đó người ta đưa mẫu đã khử trùng vào môi trường khởi động để tái sinh cây.

- Bước thứ hai là nhân nhanh. Chuyển mẫu vào môi trường nhân nhanh có hàm lượng xytokinin cao hơn để tái sinh thật nhiều chồi. Hệ số nhân phụ thuộc vào số lượng chồi tạo ra trong một ống nghiệm.

- Bước thứ ba là tạo cây hoàn chỉnh. Người ta tách các chồi riêng ra và cho vào môi trường tạo rễ có hàm lượng auxin cao hơn. Mỗi chồi khi ra rễ là thành một cây hoàn chỉnh.

- Cuối cùng, khi cây trong ống nghiệm đủ tiêu chuẩn, người ta đưa ra đất trồng. Trước khi đưa ra trồng ngoài đất, người ta thường chuyển cây trong ống nghiệm ra khay đất đặt trong nhà lưới có điều chỉnh ánh sáng, độ ẩm thích hợp cho cây thích nghi dần với môi trường ngoài ống nghiệm. Sau đó thì chuyển cây đã sống sót trong khay đất ra luống đất để chăm sóc trước khi đưa ra trồng trên ruộng sản xuất...

Trên đây là tóm tắt toàn bộ qui trình vi nhân giống in vitro chung của các cây trồng. Tùy theo từng loại cây mà có các quy trình nhân giống riêng mang tính đặc thù



cho giống. Muốn có quy trình nhân giống riêng thì phải tiến hành các nghiên cứu riêng cho từng giống.

#### **\* Ứng dụng nuôi cấy in vitro**

- Nhân giống vô tính: Đây là một lĩnh vực ứng dụng của nuôi cấy mô có hiệu quả nhất hiện nay. Ưu việt của phương pháp này là trong một thời gian ngắn, ta có thể tạo ra một số lượng cây giống lớn đồng đều về hình thái và di truyền để phủ kín một diện tích đất nhất định mà các phương pháp nhân giống khác không thể thay thế được. Ngoài ra nó không phụ thuộc nhiều vào điều kiện thời tiết, có thể tiến hành quanh năm. Phương pháp này càng ưu việt trong trường hợp muốn nhân nhanh các giống cây trồng quý hiếm hoặc không thể nhân bằng các phương pháp khác... Đây là một hướng ứng dụng rộng rãi nhất ở Việt Nam hiện nay. Nhiều phòng thí nghiệm nuôi cấy mô, nhiều trung tâm sản xuất cây giống đã cung cấp cây giống có chất lượng cao cho sản xuất như chuối, dưa, các loại lan, cây cảnh, cây lâm nghiệp...

- Làm sạch bệnh để phục tráng giống: Các cây trồng đặc biệt là các cây nhân giống vô tính thường bị thoái hóa rất nhanh do nhiễm bệnh, đặc biệt là bệnh virus. Người ta có thể nuôi cấy mô phân sinh là mô không mang mầm bệnh để tạo cây sạch bệnh và giống đã được phục tráng. Bộ môn Sinh lý thực vật Trường Đại học Nông nghiệp Hà Nội đã tiến hành phục tráng giống khoai tây Thượng Tín đã bị thoái hoá nặng bằng kỹ thuật nuôi cấy mô đỉnh sinh trưởng. Vì nuôi cấy đỉnh sinh trưởng sạch bệnh nên củ giống sản xuất hoàn toàn sạch bệnh và năng suất tương đương với năng suất khoai tây trồng từ củ giống siêu nguyên chủng Akersegen nhập nội từ Pháp (năng suất trên 20 Tấn/ha)... Sử dụng phương pháp vi ghép đỉnh sinh trưởng trong ống nghiệm để làm sạch bệnh cho cam chanh, để phục tráng các giống cam đã bị thoái hoá do nhiễm bệnh virus...

- Tạo giống: Có thể nuôi cấy hạt phấn hoặc noãn chưa qua thụ tinh để tạo cây đơn bội (1n). Từ các cá thể đơn bội, ta có thể nhị bội để tạo dòng đồng hợp tử tuyệt đối chỉ sau một thế hệ mà bằng con đường tự phối thì phải mất ít nhất cũng 5-7 thế hệ. Người ta có thể nuôi cấy tế bào trần (Tế bào đã loại bỏ thành tế bào) và dung hợp các tế bào trần tức là trộn lẫn chất nguyên sinh của hai tế bào để tạo ra hợp tử bằng lai vô tính giữa hai tế bào trần (lai soma) và tái sinh cây để thu được cây lai có đặc tính của bố và mẹ...

Có thể sử dụng nuôi cấy mô tế bào để chọn giống cây trồng chống chịu với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận như chịu hạn, chịu mặn, chịu bệnh... Đây là phương pháp chọn dòng tế bào chống chịu với điều kiện bất thuận. Người ta nuôi cấy tế bào tạo ra mô callus và sử dụng các mô callus để chọn lọc in vitro. Ví dụ như người ta gây khô hạn cho các tế bào callus rồi chọn lọc các tế bào sống sót để tái sinh cây thì ta thu được các cây có khả năng chịu hạn...

Ngoài ra, ta có thể sử dụng phương pháp nuôi cấy mô trong nhiều lĩnh vực nghiên cứu như về di truyền, sinh lý, hoá sinh, dược học...

## 4. SỰ TƯƠNG QUAN SINH TRƯỞNG TRONG CÂY

Cơ thể thực vật là một chỉnh thể cân đối, toàn vẹn. Tính toàn vẹn đó được đảm bảo bằng các mối tương quan mật thiết giữa các cơ quan, giữa các bộ phận đang sinh trưởng trong cây.

Mối quan hệ hài hoà đó được duy trì bằng hai tác nhân đối kháng về sinh lý: tác nhân kích thích và tác nhân ức chế. Các tác nhân kích thích bắt nguồn từ hệ thống rễ, các lá non, chồi non, lá mầm màu xanh... Còn các tác nhân ức chế bắt nguồn từ các cơ quan đang hoá già như các lá già, các cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ. Có thể phân chia sự tương quan sinh trưởng trong cây thành tương quan kích thích và tương quan ức chế.

### 4.1. Tương quan kích thích - Tương quan giữa rễ và thân lá

\* *Tương quan kích thích* xảy ra khi bộ phận này sinh trưởng sẽ kích thích bộ phận khác sinh trưởng theo. Ví dụ điển hình là hệ thống rễ sinh trưởng tốt thì sẽ kích thích thân lá sinh trưởng mạnh và ngược lại.

#### \* *Nguyên nhân gây nên tương quan kích thích*

- **Về dinh dưỡng:** Rễ sẽ cung cấp nước và các chất khoáng cho các bộ phận trên mặt đất và ngược lại, các bộ phận trên mặt đất sẽ vận chuyển các sản phẩm quang hợp từ lá xuống cho rễ sinh trưởng...

- **Về hocmon:** Rễ là cơ quan tổng hợp xytokinin và vận chuyển lên cung cấp cho sự sinh trưởng của các chồi, làm trẻ hoá các bộ phận trên mặt đất và ngược lại, chồi ngọn và lá non là nguồn auxin và cả giberelin cho sự hình thành và sinh trưởng của hệ thống rễ.

#### \* *Ý nghĩa*

Hiểu biết mối quan hệ này là rất có ý nghĩa trong việc điều chỉnh cây trồng. Nếu muốn thân lá sinh trưởng mạnh, chậm ra hoa, hình thành củ thì cần có các biện pháp kích thích bộ rễ sinh trưởng mạnh để tổng hợp nhiều xytokinin làm trẻ hoá cây, ức chế ra hoa. Ngược lại, nếu muốn các bộ phận trên mặt đất ngừng sinh trưởng để chuyển sang giai đoạn ra hoa kết quả và tích lũy thì ta ngăn chặn sự sinh trưởng của bộ rễ bằng hạn chế nước, hạn chế cung cấp đạm và có thể chặt bớt rễ (đào quất, nhấc dây khoai...). Việc điều khiển ra hoa là công việc rất quen thuộc của nghề làm vườn.

### 4.2. Tương quan ức chế

\* *Tương quan ức chế* xảy ra khi bộ phận này sinh trưởng sẽ ức chế sự sinh trưởng của các bộ phận khác. Ví dụ như sự sinh trưởng của chồi ngọn ức chế các chồi bên hoặc sự ức chế lẫn nhau giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản...

### **\* Hiện tượng ưu thế ngọn**

- **Hiện tượng ưu thế ngọn** là một đặc tính phổ biến của thực vật. Chồi ngọn hoặc rễ chính luôn luôn ức chế sự sinh trưởng của các chồi bên hoặc các rễ phụ. Đó là sự ức chế tương quan. Nếu chồi ngọn hoặc rễ chính bị loại bỏ thì chồi bên hoặc rễ phụ được giải phóng khỏi sự ức chế tương quan và lập tức sinh trưởng.

#### **- Nguyên nhân gây ra ưu thế ngọn**

*Về nguyên nhân dinh dưỡng:*

Chồi ngọn hoặc rễ chính là trung tâm sinh trưởng mạnh nên chúng thu hút các chất dinh dưỡng về phía mình, làm cho các chồi bên hoặc rễ bên nghèo dinh dưỡng và không sinh trưởng được.

*Về nguyên nhân hormone:*

Có hai quan điểm về vai trò hormone trong hiện tượng ưu thế ngọn:

**Auxin ức chế trực tiếp:** Chồi ngọn là cơ quan tổng hợp auxin với hàm lượng cao và khi vận chuyển xuống dưới đã ức chế các chồi bên (Hình 7.8). Nếu loại bỏ chồi ngọn thì hàm lượng auxin trong các chồi bên cũng giảm xuống và gây nên sự kích thích sinh trưởng của các chồi bên.

**Auxin ức chế gián tiếp:** Auxin được sản xuất trong chồi ngọn sẽ hoạt hoá tạo nên một chất ức chế sinh trưởng (chẳng hạn như etylen) và chính chất này sẽ ức chế sinh trưởng của chồi bên.

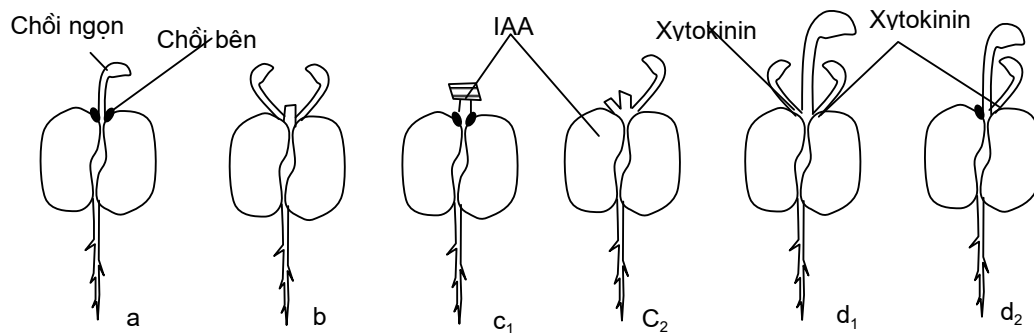
Dù theo giải thích theo quan điểm nào thì auxin vẫn có vai trò quan trọng trong việc điều chỉnh hiện tượng ưu thế ngọn.

#### **- Ý nghĩa của hiện tượng ưu thế ngọn**

+ **Việc đốn tạo hình:** Trong thực tế, muốn cho các chồi bên sinh trưởng, hạn chế chiều cao của cây thì người ta phải phá ưu thế ngọn tức cắt chồi ngọn để cho các chồi bên mọc ra. Việc loại bỏ chồi ngọn - phá ưu thế ngọn - là biện pháp quan trọng trong kỹ thuật cắt tỉa và đốn tạo hình, làm trẻ cây để cải tạo cho các vườn cây cảnh, cây ăn quả và cây công nghiệp.

Trong sản xuất, người ta có hai phương pháp loại ưu thế ngọn là phương pháp đốn đầu tức đốn sát gốc và phương pháp đốn phớt gần ngọn. Đốn đầu sẽ cho chồi non hơn làm cây trẻ hóa hơn nhưng chậm thu hoạch hơn đốn phớt. Do đó, tùy theo mục tiêu cải tạo vườn cây mà ta chọn phương pháp đốn thích hợp. Tốt hơn hết là luân phiên đốn đầu và đốn phớt giữa các vườn để lúc nào cũng có thu hoạch. Biện pháp đốn tạo hình được sử dụng phổ biến đối với cây táo, cây dâu, nhiều cây ăn quả và cây công nghiệp khác...

+ Việc đốn cải tạo: Các vườn cây ăn quả, cây công nghiệp đã già cỗi và cho năng suất thấp, thay vì việc phá đi để trồng mới, người ta có thể cải tạo bằng đốn đầu kết hợp với ghép cải tạo các giống mới lên các chồi mới phát sinh. Bằng phương pháp đốn kết hợp ghép cải tạo ta có thể có vườn cây mới có chất lượng cao mà không cần phải phá bỏ để trồng mới. Hiện nay, việc cải tạo vườn cà phê giống cũ hoặc đã già bằng phương pháp đốn kết hợp với ghép giống mới là một tiến bộ kỹ thuật đang được áp dụng tại Tây Nguyên...



**Hình 7.15. Hiện tượng ưu thế ngọn ở cây họ đậu nảy mầm**

- a. Ưu thế ngọn trên cây nguyên vẹn; b. Cắt chồi ngọn, chồi bên sinh trưởng  
 c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>. Xử lý IAA ngoại sinh tương tự như chồi ngọn nguyên vẹn: IAA ức chế chồi nách . d<sub>1</sub>, d<sub>2</sub>: Xytokinin giải phóng chồi bên, làm yếu chồi ngọn.

**\* Tương quan giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản**

**- Tương quan ức chế**

Thân, lá, rễ sinh trưởng mạnh thì sẽ ức chế việc hình thành các cơ quan sinh sản và sự hình thành hoa quả lại ức chế sự sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng. Đây là mối tương quan ức chế lẫn nhau thường xảy ra trong cây.

**- Nguyên nhân của tương quan này**

*Về dinh dưỡng:* Khi các cơ quan dinh dưỡng đang sinh trưởng mạnh, nguồn chất dinh dưỡng sẽ được ưu tiên tập trung cho sự sinh trưởng của chúng và do đó, thiếu chất dinh dưỡng cho việc hình thành cơ quan sinh sản và dự trữ. Khi hoa, quả, củ được hình thành, chúng là những trung tâm thu hút chất dinh dưỡng về mình và do đó mà các cơ quan dinh dưỡng thiếu chất dinh dưỡng và không thể sinh trưởng được.

Về *hocmon*: Các *hocmon* hình thành trong cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản thường có tác dụng đối kháng nhau. Các chất kích thích sinh trưởng được hình thành trong các cơ quan dinh dưỡng (auxin được hình thành trong chồi ngọn, gibberelin trong lá non, xytokinin trong hệ thống rễ) lại ức chế hình thành hoa. Ngược lại, các chất ức chế sinh trưởng (ABA, etylen...) được hình thành mạnh trong các cơ quan sinh sản và dự trữ lại ức chế sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng.

Do vậy, khi thân lá tốt tươi thì hoa chậm hình thành và khi hoa xuất hiện thì thân lá ngừng hoặc chậm sinh trưởng...

#### **- Ý nghĩa của mối quan hệ này**

Hiểu biết này có ý nghĩa quan trọng trong việc điều chỉnh mối quan hệ giữa chúng theo hướng có lợi cho con người. Có hai hướng tác động:

Với các cây lấy thân lá (rau, mía, thuốc lá...), ta phải ức chế sự hình thành hoa quả để kéo dài giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng. Có thể sử dụng các biện pháp: bón phân đạm, nước và cả xử lý các chất kích thích sinh trưởng, xử lý quang chu kỳ không phù hợp... Tùy theo từng giống cây trồng mà ta có các biện pháp khác nhau. Ví dụ như với mía ta xử lý quang gián đoạn, với rau ta bón phân và nước hoặc với thuốc lá ta xử lý chất diệt chồi, thui hoa...

Với các cây lấy hạt hoặc củ, muốn có năng suất cao thì thân lá phải phát triển tốt để quang hợp tích lũy về cơ quan dự trữ. Do vậy, trong giai đoạn đầu, ta cần có các biện pháp kích thích thân lá phát triển (phân bón, nước, chất kích thích sinh trưởng...). Đến một mức độ phát triển đầy đủ thì ta phải ức chế phát triển thân lá để cho cây ra hoa và hình thành củ, quả... tập trung dinh dưỡng và tích lũy cho cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ để có năng suất tối ưu. Có thể sử dụng biện pháp hạn chế cung cấp nước, hạn chế phân đạm, bố trí thời vụ hợp lý, sử dụng chất ức chế sinh trưởng.....

### **5. SỰ NẢY MÂM CỦA HẠT**

Sự nẩy mầm của thực vật bao gồm sự nẩy mầm của hạt, củ, căn hành, chồi ngủ..., nhưng quan trọng nhất là sự nẩy mầm của hạt.

Hạt phơi khô có hàm lượng nước 12-14% thì chúng luôn ở trạng thái ngủ nghỉ, không nẩy mầm. Trạng thái ngủ nghỉ có thể kéo dài chừng nào độ ẩm hạt vẫn duy trì ở mức an toàn. Tuy nhiên, khi ta cho hạt tiếp xúc với nước, chúng hút nước trương lên và bắt đầu phát động sinh trưởng rồi nẩy mầm.

Sự nẩy mầm của hạt có thể xem là bắt đầu của quá trình sinh trưởng, phát triển của cây. Từ hạt đang ngủ nghỉ chuyển sang trạng thái nẩy mầm là cả một quá trình biến đổi sâu sắc và nhanh chóng về hoá sinh và sinh lý xảy ra trong hạt.

## 5.1. Biến đổi hoá sinh

Đặc trưng nhất của các biến đổi hoá sinh trong khi nảy mầm là sự tăng đột ngột hoạt động thuỷ phân xảy ra trong hạt. Các hợp chất dự trữ dưới dạng các polyme như tinh bột, protein, lipit... bị phân giải thành các chất monome như các đường đơn, axit amin, axit béo... phục vụ cho sự nảy mầm. Chính vì vậy mà các enzym thuỷ phân được hoạt hoá rất nhanh. Mức độ hoạt hoá của các enzym thuỷ phân trong hạt phụ thuộc vào tính chất đặc trưng và thành phần hoá học của hạt.

- Với các loại hạt dự trữ chủ yếu là tinh bột, hoạt tính của enzym  $\alpha$ -amylase được tăng lên nhanh khi hạt phát động sinh trưởng. Vào 8 ngày sau khi các hạt dự trữ tinh bột nảy mầm, hoạt tính của enzym này tăng lên 22 lần, trong khi đó ở hạt hướng dương chỉ tăng có 4 lần vì tinh bột là chất dự trữ thứ yếu ở hạt hướng dương. Kết quả là tinh bột bị thuỷ phân thành đường làm nguyên liệu cho hô hấp và tăng áp suất thẩm thấu trong hạt.

- Các hạt có thành phần dự trữ chủ yếu là protein như hạt đậu đỗ thì hoạt tính của enzym protease tăng lên mạnh mẽ hơn các enzym khác. Protein sẽ bị phân hủy thành các axit amin, rồi các axit amin này được sử dụng để tổng hợp nên các protein thứ cấp cấu tạo nên chất nguyên sinh của mầm non đang sinh trưởng. Với các hạt nảy mầm trong tối thì axit amin có thể kết hợp với  $\text{NH}_3$  để tạo nên các amit (asparagin, glutamin).

- Với các hạt chứa nhiều lipit như hạt lạc, vừng, hướng dương, cọ dầu... thì hoạt tính của lipase là ưu thế. Lipit được phân hủy thành các axit béo phục vụ cho việc khai thác năng lượng và xây dựng tế bào của cây con.

Sự tăng hoạt tính của các enzym thuỷ phân có lẽ chủ yếu do các enzym này được tổng hợp mới trong lớp tế bào aleuron của hạt và cũng có thể hoạt hoá các enzym đã có sẵn.

Sau giai đoạn nảy mầm, cây con xuất hiện thì hoạt động tổng hợp các chất mới cấu tạo nên tế bào mới xảy ra mạnh mẽ. Đó là sự tổng hợp protein, axit nucleic, phospholipit, pectin, xelulose...

## 5.2. Biến đổi sinh lý

### \* *Biến đổi hô hấp*

Biến đổi sinh lý đặc trưng nhất trong quá trình nảy mầm là hô hấp. Ngay sau khi hạt hút nước thì hoạt tính của các enzym hô hấp tăng lên mạnh, làm cường độ hô hấp của hạt tăng lên rất nhanh. Khi hạt thóc hút nước có độ ẩm 30-35% thì cường độ hô hấp tăng lên hàng nghìn lần so với lúc hạt khô. Chẳng hạn, 1kg thóc khô giải phóng 0,3 – 0,4 mg  $\text{CO}_2$  /ngày, còn khi hút ẩm trên 30% thì có thể lên 1000-2000 mg  $\text{CO}_2$  /ngày. Việc tăng hô hấp đã giúp cây có đủ năng lượng và các nguyên liệu cần thiết cho sự nảy mầm.

### \* **Biến đổi cân bằng hocmon**

Trong quá trình nảy mầm, cân bằng hocmon của trạng thái ngủ nghỉ và nảy mầm bị thay đổi. Sự cân bằng hocmon điều chỉnh quá trình nảy mầm là cân bằng GA/ABA. Khi hạt đang ngủ nghỉ thì hàm lượng ABA rất cao và GA là không đáng kể. Nhưng khi ta ngâm hạt, phôi phát động sinh trưởng thì phôi tăng cường tổng hợp gibberelin nên hàm lượng của chúng tăng nhanh trong hạt, còn ngược lại, hàm lượng ABA giảm dần.

Vì vậy, trong thực tiễn sản xuất, việc phá ngủ nghỉ của hạt, xử lý nảy mầm để gieo kịp thời vụ là biện pháp rất có ý nghĩa. Người ta xử lý GA<sub>3</sub> hoặc có thể xử lý nhiệt độ thấp cho hạt để giảm hàm lượng ABA và tăng hàm lượng GA trong phôi hạt. Khi cân bằng hocmon nghiêng về phía GA thì hạt sẽ nảy mầm.

### **5.3. Ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh đến sự nảy mầm**

#### \* **Nhiệt độ**

- Giới hạn nhiệt độ cho sự nảy mầm phụ thuộc vào các loại hạt khác nhau.

Nhiệt độ tối ưu cho sự nảy mầm của đa số thực vật là khoảng 25 - 28°C. Với các cây nhiệt đới, nhiệt độ tối ưu vào khoảng 30-35°C.

Nhiệt độ tối cao cho sự nảy mầm của hạt với cây ôn đới là 35 - 37°C và với cây nhiệt đới là 37 - 40°C.

Nhiệt độ tối thấp dao động nhiều tùy theo khả năng chịu lạnh của thực vật. Các hạt của thực vật xứ lạnh có nhiệt độ tối thấp cho nảy mầm thấp hơn nhiều so với các hạt của thực vật vùng nhiệt đới (Bảng 7.2).

**Bảng 7.2. Giới hạn nhiệt độ cho sự nảy mầm của một số hạt**

Loại thực vật	Nhiệt độ (°C)		
	Cực tiểu (minimum)	Tối ưu (optimum)	Cực đại (maximum)
Mạch ( <i>Hordeum vulgare</i> )	3 - 4	26	28 - 30
Mì ( <i>Triticum aestivum</i> )	3 - 4	25	32
Ngô ( <i>Zea mays</i> )	8 - 10	35	45
Luá ( <i>Oryza sativa</i> )	10 - 12	35 - 37	44 - 50
Đậu Hà Lan ( <i>Pisum sativum</i> )	1 - 2	30	35
Củ cải đường ( <i>Brassica napus</i> )	1 - 2	30	40
Hướng dương ( <i>Helianthus annuus</i> )	8 - 9	28	35
Dưa hấu ( <i>Citrullus vulgaris</i> )	12 - 14	35	40
Thuốc lá ( <i>Nicotinana tabacum</i> )	13 - 14	28	32 - 35
Bông ( <i>Gossypium</i> )	12 - 26	37 - 44	44 - 50

- Nhiệt độ ảnh hưởng đến tốc độ các phản ứng hoá sinh diễn ra trong quá trình nảy mầm và cường độ hô hấp của hạt. Khi mầm xuất hiện thì nhiệt độ ảnh hưởng đến sự sinh trưởng của mầm.

- Với đa số thực vật, hạt nảy mầm ở nhiệt độ thấp là điều kiện tốt cho cây trải qua giai đoạn xuân hoá, ảnh hưởng tốt cho quá trình sinh trưởng và phát triển của thế hệ sau. Chính vì vậy mà việc bảo quản hạt giống và củ giống trong kho lạnh làm cho chất lượng hạt giống và củ giống tăng lên rất nhiều. Biện pháp bảo quản giống trong kho lạnh hiện nay được coi là biện pháp bảo quản tiên tiến và được sử dụng khá phổ biến trong sản xuất của nhiều cơ sở sản xuất giống cây trồng.

#### **\* Hàm lượng nước trong hạt**

- Nước là điều kiện rất quan trọng cho sự nảy mầm. Hạt khô không khí có độ ẩm 10-14% thì ngủ nghỉ. Khi hạt hút nước đạt hàm lượng 50-70% thì hạt bắt đầu phát động sinh trưởng và nảy mầm.

- Nước là dung môi cho các phản ứng hoá sinh trong hạt đang nảy mầm và là điều kiện cần thiết cho hô hấp của hạt, cho quá trình sinh trưởng của mầm. Ngâm hạt vào nước là biện pháp đầu tiên trong kỹ thuật ngâm ủ hạt giống.

#### **\* Hàm lượng oxy trong khí quyển**

Oxy rất cần cho sự nảy mầm vì cần cho hô hấp của hạt. Tuy nhiên, phản ứng của hạt với hàm lượng oxy trong việc nảy mầm là rất khác nhau. Hạt lúa mì nảy mầm thuận lợi trong không khí; trong khi đó hạt lúa thì có thể nảy mầm tốt trong nước khi hàm lượng oxy chỉ đạt 0,2%.

Ngoài ra sự nảy mầm còn phụ thuộc vào ánh sáng, nồng độ dung dịch đất... Có rất nhiều loại hạt chỉ nảy mầm khi có ánh sáng, còn trong tối thì chúng không nảy mầm được. Khi ta gieo hạt vào đất có nồng độ muối cao thì sự nảy mầm bị ức chế vì áp suất thẩm thấu của đất có thể cao hơn áp suất thẩm thấu của hạt, hạt không hút được nước...

Vì vậy trong quá trình ngâm ủ hạt giống người ta thường sử dụng nước ấm (3 sôi, 2 lạnh) và ủ ấm để có nhiệt độ tối ưu cho sự nảy mầm. Khi ủ, ta cần đảo hạt để có đủ oxy cho hạt hô hấp và giải phóng CO<sub>2</sub> tích tụ trong khối hạt có thể ức chế nảy mầm. Khi gieo, nếu gặp mưa phải tháo nước và phá váng để cung cấp oxy cho hạt nảy mầm tốt...

### **6. SỰ HÌNH THÀNH HOA**

Sự hình thành hoa là dấu hiệu của việc chuyển tiếp cây từ giai đoạn sinh trưởng phát triển dinh dưỡng sang giai đoạn sinh trưởng phát triển sinh sản bằng việc chuyển hướng đột ngột từ hình thành mầm chồi và lá sang hình thành mầm hoa.

Có thể chia quá trình hình thành hoa thành ba giai đoạn:

- Giai đoạn cảm ứng sự hình thành hoa.



- Giai đoạn hình thành mầm hoa.
- Giai đoạn sinh trưởng của hoa và phân hoá giới tính.

Giai đoạn quan trọng nhất và có tính chất quyết định nhất đến sự hình thành hoa là giai đoạn cảm ứng sự hình thành hoa. Đây chính là thời điểm chuyển giai đoạn từ việc phân hoá mầm chồi và lá sang phân hoá mầm hoa. Để cảm ứng cho sự hình thành hoa thì phải có các yếu tố cảm ứng. Yếu tố cảm ứng cho sự hình thành hoa là trước tiên là các nhân tố ngoại cảnh, mà trong đó quan trọng nhất là nhiệt độ và ánh sáng. Trong phần này, ta chỉ đề cập đến vai trò của nhiệt độ (xuân hoá) và ánh sáng (quang chu kỳ) trong việc cảm ứng hình thành hoa của thực vật.

### **6.1. Sự cảm ứng hình thành hoa bởi nhiệt độ (Sự xuân hoá)**

#### **\* Sự xuân hoá**

Có rất nhiều thực vật mà nhiệt độ, đặc biệt là nhiệt độ thấp có ý nghĩa rất quan trọng cho sự hình thành hoa của chúng. Ví dụ như với các cây hai năm như su hào, bắp cải... nếu thời kỳ dinh dưỡng của chúng trải qua một mùa đông lạnh thì sang năm sau mới ra hoa. Còn nếu như không có tác động của nhiệt độ thấp thì chúng giữ lại trạng thái dinh dưỡng không xác định. Một ví dụ khác: Với cây lúa mì mùa đông, người ta phải gieo hạt vào trước mùa đông. Hạt giống được vùi trong tuyết qua đông. Sang mùa xuân khi tuyết tan và ấm thì hạt nảy mầm, cây sinh trưởng, phát triển và ra hoa kết hạt bình thường. Còn nếu gieo vào mùa xuân thì chúng chỉ sinh trưởng mà không ra hoa. Người ta có thể cho nảy mầm trong phòng và giữ trong điều kiện nhiệt độ thấp nhất định rồi gieo vào tháng 3-4 thì chúng sinh trưởng phát triển bình thường. Vì vậy người ta có thể biến lúa mì mùa đông thành lúa mì mùa xuân (xuân hoá lúa mì mùa đông) và khái niệm "*xuân hoá*" ra đời để chỉ ảnh hưởng của nhiệt độ thấp lên quá trình phát triển của thực vật.

#### **\* Đặc trưng về yêu cầu nhiệt độ xuân hoá**

Yêu cầu của nhiệt độ cảm ứng đối với các thực vật thường có hai đặc trưng cơ bản:

- **Ảnh hưởng của nhiệt độ thấp là bắt buộc:** Những thực vật loại này thường cảm ứng rất rõ rệt với nhiệt độ thấp. Chúng chỉ ra hoa khi có một giai đoạn phát triển nhất định trong điều kiện nhiệt độ thấp thích hợp (nhiệt độ xuân hoá). Nếu nhiệt độ cao hơn nhiệt độ xuân hoá thì chúng không ra hoa. Nhóm này gồm các thực vật như củ cải đường, rau cần tây, bắp cải, su hào... Với các thực vật này, việc xử lý lạnh cho hạt là không có ý nghĩa.

- **Ảnh hưởng của nhiệt độ thấp là không bắt buộc:** Với các thực vật này, nếu nhiệt độ cao hơn nhiệt độ xuân hoá thì cây vẫn ra hoa nhưng muộn hơn. Các thực vật này miễn cảm với nhiệt độ thấp trong giai đoạn quả và hạt, như lúa mì mùa đông, lúa mạch, đậu Hà Lan, xà lách, củ cải đỏ...

### **\* Cơ quan cảm thụ nhiệt độ thấp**

Trong phản ứng xuân hoá, cơ quan tiếp nhận nhiệt độ thấp là đỉnh sinh trưởng ngọn. Chỉ cần đỉnh sinh trưởng chịu tác động của nhiệt độ thấp là đủ để gây nên sự phân hoá mầm hoa mà không cần tác động nhiệt độ thấp ở các cơ quan khác. Điều đó chứng tỏ rằng chỉ có các tế bào đang phân chia ở đỉnh sinh trưởng mới cảm nhận ảnh hưởng của nhiệt độ thấp.

### **\* Giới hạn nhiệt độ và thời gian tiếp xúc với nhiệt độ thấp**

Giới hạn nhiệt độ cho phản ứng xuân hoá rất khác nhau tùy theo thực vật. Nhìn chung thì giới hạn đó trong khoảng 0°C - 15°C. Các cây ôn đới thường có nhiệt độ xuân hoá thấp hơn các cây nhiệt đới. Trong khoảng nhiệt độ xuân hoá, nếu nhiệt độ càng thấp thì thời gian tiếp xúc càng ngắn và ngược lại. Chẳng hạn, với lúa mạch mùa đông, giới hạn nhiệt độ xuân hoá từ -4°C đến 14°C, nhưng hiệu quả nhất là 1 - 7°C, nếu trên 7°C thì cường độ xuân hoá giảm nhanh. Nhiệt độ xuân hoá của củ cải đường từ -0°C đến 10°C (thích hợp là 7°C), ở hành tỏi là 8 - 17°C...

Kết quả nghiên cứu của Hoàng Minh Tấn và Nguyễn Quang Thạch (1990) về việc xử lý nhiệt độ thấp để sản xuất hoa loa kèn trái vụ đã xác định ảnh hưởng mạnh mẽ của nhiệt độ xuân hoá lên sự ra hoa của hoa loa kèn trắng. Nếu muốn hoa loa kèn ra hoa trong dịp Tết Nguyên Đán thì nhiệt độ xử lý củ giống là 5 - 8°C trong 15 - 20 ngày, nếu nhiệt độ xử lý 10°C thì thời gian xử lý kéo dài đến 30 ngày... Đây là một tiến bộ kỹ thuật đã được sử dụng khá hiệu quả cho các vùng trồng hoa ở Miền Bắc.

### **\* Giai đoạn miễn cảm nhiệt độ xuân hoá**

Các thực vật khác nhau có giai đoạn miễn cảm với nhiệt độ thấp khác nhau. Với đa số cây lấy hạt như các cây hoà thảo thì giai đoạn xuân hoá là lúc nảy mầm và có thể trong giai đoạn bảo quản hạt. Với các cây khác thì giai đoạn xuân hoá sẽ là một thời kỳ sinh trưởng dinh dưỡng nào đấy; Ví dụ như thời kỳ trái lá bàng ở cây bắp cải là lúc miễn cảm với nhiệt độ thấp.

### **\* Phản xuân hoá**

Thời gian tác động của nhiệt độ thấp cần phải liên tục trong một khoảng thời gian nhất định tùy theo giống. Nếu thời kỳ xuân hoá chưa kết thúc thì tác động của nhiệt độ cao sẽ làm mất tác dụng của xuân hoá, cây không ra hoa. Đó là sự phản xuân hoá. Chẳng hạn, cây bắp cải gặp rét liên tục trong giai đoạn trái lá bàng thì ra hoa, còn rét không liên tục thì không ra hoa. Nhiệt độ để có thể gây phản xuân hoá cũng khác nhau. Chẳng hạn, lúa mạch đen mùa xuân bị phản xuân hoá ở nhiệt độ 15°C, còn củ cải đường ở 23 - 24°C...

Kết quả nhiều năm xử lý hoa loa kèn trái vụ của chúng tôi cho thấy: Nếu trong thời gian xử lý trong kho lạnh mà mất điện thì hiệu quả xuân hoá của năm đó sẽ giảm. Tùy theo thời gian mất điện mà hiệu quả ra hoa trái vụ giảm nhiều hay ít...

Để giải thích cho hiện tượng phản xuân hoá, Purvace (1957) đã đưa ra sơ đồ sau:



A là chất tiền thân của sự xuân hoá; A' là sản phẩm chưa ổn định còn B là sản phẩm ổn định của xuân hoá.  $A \rightleftharpoons A'$  chỉ sự xuân hoá xảy ra ở nhiệt độ thấp và phản xuân hoá ở nhiệt độ cao chừng nào xuân hoá chưa kết thúc. Khi quá trình xuân hoá đã kết thúc hình thành sản phẩm B ổn định thì hiệu quả của phản xuân hoá là không đáng kể.

#### \* *Về bản chất của xuân hoá*

Người ta cho rằng: Dưới tác động của nhiệt độ thấp, trong đỉnh sinh trưởng sản sinh ra một chất có bản chất hocmon (*Vernalin* - chất xuân hoá). Chất này sẽ vận chuyển đến tất cả các đỉnh sinh trưởng các cành để kích thích sự phân hoá mầm hoa. Vì vậy, chỉ cần đỉnh sinh trưởng tiếp xúc nhiệt độ thấp là đủ cho cả cây ra hoa. Các thí nghiệm ghép cây đã cho thấy nếu ghép một cành của một cây đã được xuân hoá lên cây chưa xuân hoá thì các cành khác đều ra hoa. Như vậy, chất xuân hoá được tạo nên trong cành đã xuân hoá có thể vận chuyển đến các cành chưa xử lý xuân hoá để kích thích sự phân hoá mầm hoa.

Tuy nhiên, bản chất của vernalin đến nay vẫn chưa được rõ. Xử lý GA<sub>3</sub> cho một số cây hai năm như bắp cải, cần tây, củ cải đường...có thể thay thế được nhiệt độ xuân hoá, tức chúng ra hoa. Tuy nhiên, với nhiều cây khác thì GA không có ý nghĩa. Hơn nữa, GA không được tổng hợp trong đỉnh sinh trưởng...Có thể vernalin là một chất khác hơn là các phytohocmon trong cây.

#### \* *Ý nghĩa của hiện tượng xuân hoá*

Hiểu biết về xuân hoá của cây có ý nghĩa nhất định trong sản xuất.

- Bằng xử lý nhiệt độ thấp, người ta có thể biến cây lúa mì mùa đông thành lúa mì mùa xuân, cây hai năm thành cây một năm.

- Với hầu hết cây trồng, việc xử lý hoặc bảo quản hạt giống, củ giống ở nhiệt độ thấp (trong tủ lạnh hoặc kho lạnh) sẽ có tác dụng rất tốt cho thế hệ sau, rút ngắn thời gian sinh trưởng, ra hoa nhanh, tăng năng suất và phẩm chất thu hoạch. Chẳng hạn, việc xử lý nhiệt độ thấp cho củ giống hoa loa kèn có thể tạo ra hoa loa kèn trái vụ vào dịp Tết Nguyên đán, làm tăng hiệu quả kinh tế cho người sản xuất hoa. Nếu bảo quản củ giống khoai tây trong điều kiện nhiệt độ thấp thì chất lượng củ giống rất cao, cây sinh trưởng phát triển tốt và năng suất khoai tây cao hơn. Do đó, bảo quản giống trong kho lạnh là biện pháp để giống tốt nhất hiện nay.

### 6.2. Sự cảm ứng ra hoa bởi ánh sáng (Quang chu kỳ)

#### \* *Khái niệm quang chu kỳ*

- **Xuất xứ:** Quan niệm về quang chu kỳ đã được Garner và Allard (1920) đề xuất đầu tiên khi nghiên cứu một đột biến thuốc lá có tên là Mariland mamooth. Vì nó không ra hoa

trong khi các cây khác đã ra hoa hình thành hạt, nên họ đưa nó vào trong nhà kính để tránh rét mùa đông. Đến dịp Noen năm đó thì nó ra hoa. Hạt của chúng được gieo trong năm sau và kết quả vẫn như năm đầu. Họ phát hiện ra rằng vào dịp Noen, thời gian trong ngày là ngắn nhất. Nếu trồng chúng trong điều kiện chiếu sáng ngày ngắn nhân tạo thì nó ra hoa bình thường. Nó là cây phản ứng ánh sáng ngày ngắn. Họ cũng phát hiện ra nhiều cây trồng phản ứng ánh sáng ngày dài. Từ đó hiện tượng quang chu kỳ được quan tâm nghiên cứu.

- **Định nghĩa:** Độ dài chiếu sáng ban ngày và bóng tối ban đêm có một vai trò rất quan trọng trong việc điều chỉnh quá trình phát triển ở thực vật. Rất nhiều quá trình phát triển của cây chịu tác động của quang chu kỳ như sự ra hoa, sự hình thành củ, sự ngủ nghỉ, sự rụng lá mùa đông... nhưng ảnh hưởng của quang chu kỳ đến sự ra hoa là quan trọng nhất.

Theo quan niệm hiện nay thì quang chu kỳ được định nghĩa như sau:

*Độ dài chiếu sáng tối hạn trong ngày có tác dụng điều tiết quá trình sinh trưởng phát triển của cây và phụ thuộc vào các loài khác nhau gọi là hiện tượng quang chu kỳ.*

Như vậy, mỗi loài thực vật có một thời gian chiếu sáng tối hạn nhất định làm mốc xác định để phân loại cây theo phản ứng quang chu kỳ.

**\* Phân loại thực vật theo phản ứng quang chu kỳ**

Tùy theo mức độ mẫn cảm của thực vật với quang chu kỳ mà người ta chia thực vật thành ba nhóm: Cây ngày ngắn, cây ngày dài và cây trung tính.

- **Nhóm cây ngày ngắn** gồm những thực vật mà chúng ra hoa khi có thời gian chiếu sáng trong ngày ngắn hơn thời gian chiếu sáng tối hạn. Nếu thời gian chiếu sáng vượt quá thời gian tối hạn thì cây không ra hoa mà chỉ ở trạng thái sinh trưởng dinh dưỡng. Ví dụ như thuốc lá, lúa, kê, đay, hoa cúc... là những cây ngày ngắn.

- **Nhóm cây ngày dài** gồm các thực vật mà chúng ra hoa khi độ dài chiếu sáng trong ngày dài hơn độ dài chiếu sáng tối hạn. Nếu thời gian chiếu sáng ngắn hơn thời gian tối hạn thì không ra hoa. Ví dụ các thực vật có quế hương ở Ôn đới như mì, mạch, củ cải đường, bắp cải, su hào...thuộc cây ngày dài.

- **Các cây trung tính** không mẫn cảm với quang chu kỳ mà chúng chỉ ra hoa khi đạt được mức độ sinh trưởng nhất định như có được số lá cần thiết thì ra hoa. Ví dụ cây cà chua có thể coi là cây trung tính.

**\* Vai trò thời kỳ sáng và thời kỳ tối**

Một vấn đề quan trọng đặt ra là trong phản ứng quang chu kỳ thì thời kỳ sáng hay thời kỳ tối quyết định cho sự ra hoa? Rất nhiều thí nghiệm tiến hành theo hướng trên và cho ra kết quả rõ ràng.

- Với cây ngày ngắn, ta có thể thiết kế thí nghiệm sau:

10 giờ sáng + 14 giờ tối	—————>	Ra hoa
10 giờ sáng + 10 giờ tối	—————>	Không ra hoa
14 giờ sáng + 14 giờ tối	—————>	Ra hoa

Như vậy, thời kỳ tối quyết định sự ra hoa của cây ngày ngắn chứ không phải thời kỳ sáng. Vì vậy, cây ngày ngắn đúng ra là cây đêm dài vì chúng cần bóng tối dài hơn để phân hóa hoa.

- Thí nghiệm tương tự cho cây ngày dài:

15 giờ sáng + 9 giờ tối	—————>	Ra hoa
15 giờ sáng + 15 giờ tối	—————>	Không ra hoa
9 giờ sáng + 9 giờ tối	—————>	Ra hoa

Kết quả đó cũng chứng tỏ độ dài tối quyết định sự ra hoa và cây ngày dài thực chất là cây đêm ngắn vì chúng cần độ dài tối ngắn hơn để ra hoa. Do đó có thể suy ra rằng cây ngày dài (đêm ngắn) khi trồng trong điều kiện ngày ngắn (đêm dài) thì không ra hoa, nhưng nếu chia đêm dài thành hai đêm ngắn (Quang gián đoạn) thì chúng lại ra hoa ngay cả trong điều kiện ngày ngắn (Hình 7.16).

Như vậy, bóng tối là yếu tố cảm ứng và có ý nghĩa quyết định cho sự ra hoa của cả cây ngày ngắn và cây ngày dài. Vì vậy, nhiều người đề nghị sử dụng độ dài tối tới hạn để thay cho độ dài chiếu sáng tới hạn. Cây ngày ngắn ra hoa khi độ dài tối vượt quá độ dài tối tới hạn và cây ngày dài ra hoa khi độ dài tối ngắn hơn độ dài tối tới hạn.

Chẳng hạn, cây ngày ngắn điển hình *Xanthium* ra hoa khi độ dài tối vượt quá 8,5 giờ trong ngày, hoặc cây đậu tương (*Glycine Max*) ra hoa khi độ dài tối vượt quá 10 giờ trong ngày.

Vậy thời gian chiếu sáng có ý nghĩa gì trong việc điều chỉnh ra hoa? Thực ra thì độ dài chiếu sáng trong ngày chỉ có ý nghĩa về định lượng tức liên quan đến số lượng hoa và kích thước hoa mà không ảnh hưởng đến sự ra hoa.

**\* Hiệu ứng quang chu kỳ và quang gián đoạn**

**- Hiệu ứng quang chu kỳ**

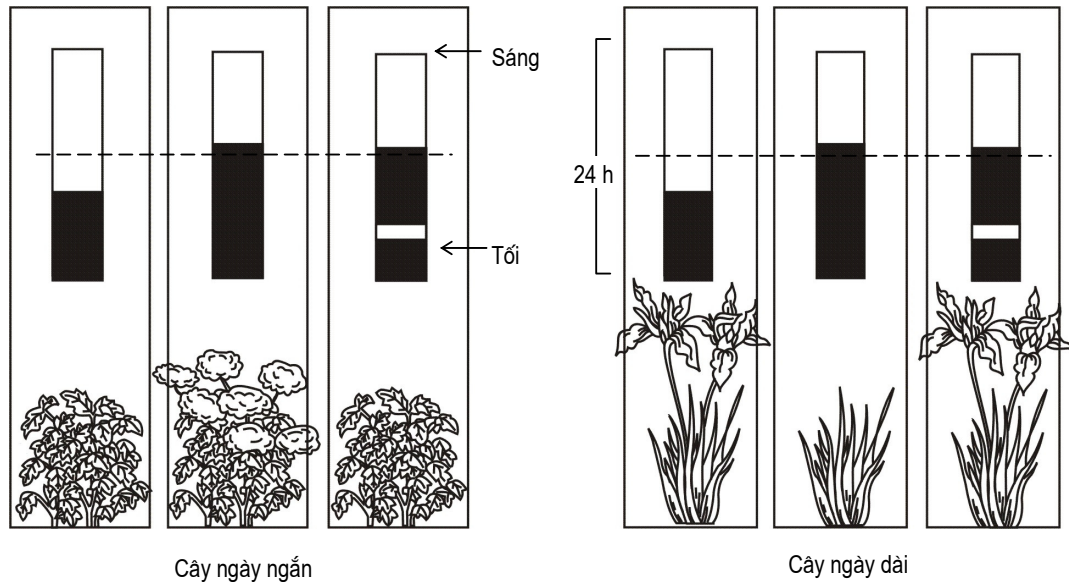
Quang chu kỳ cảm ứng không cần thiết phải kéo dài trong suốt đời sống của cây mà chỉ cần tác động một khoảng thời gian nhất định trong một giai đoạn nào đấy của cây gọi là hiệu ứng quang chu kỳ. Số lượng quang chu kỳ cảm ứng để cây có thể ra hoa thay đổi tùy thuộc vào loài và mức độ mẫn cảm với quang chu kỳ. Về nguyên tắc, số quang chu kỳ cảm ứng càng ít thì cây càng mẫn cảm với quang chu kỳ. Ví dụ như giống đậu tương *Biloxi* chỉ cần 1-2 quang chu kỳ ngày ngắn là đủ để ra hoa, thời gian còn lại có thể

là ngày dài. Trường hợp này là rất mẫn cảm với quang chu kỳ ngày ngắn và được coi là cây ngày ngắn điển hình.

**- Quang gián đoạn**

Nếu ta ngắt quãng bóng tối ban đêm với cây ngày ngắn bằng một khoảnh khắc chiếu sáng thì sẽ làm mất hiệu ứng quang chu kỳ, có nghĩa là đã chia đêm dài thành hai đêm ngắn rồi và cây không thể ra hoa được. Hiện tượng đó gọi là quang gián đoạn. Chẳng hạn, để phá sự ra hoa không có lợi của mía thì người ta thường bắn pháo sáng vào giữa đêm để chia đêm dài thành hai đêm ngắn.

Tuy nhiên, với cây ngày dài (cần đêm ngắn để ra hoa) thì quang gián đoạn không gây ức chế ra hoa vì một đêm ngắn chia ra thành hai đêm ngắn (Hình 7.12).



**Hình 7.17. Hiệu ứng quang gián đoạn ở cây ngày ngắn và cây ngày dài.**

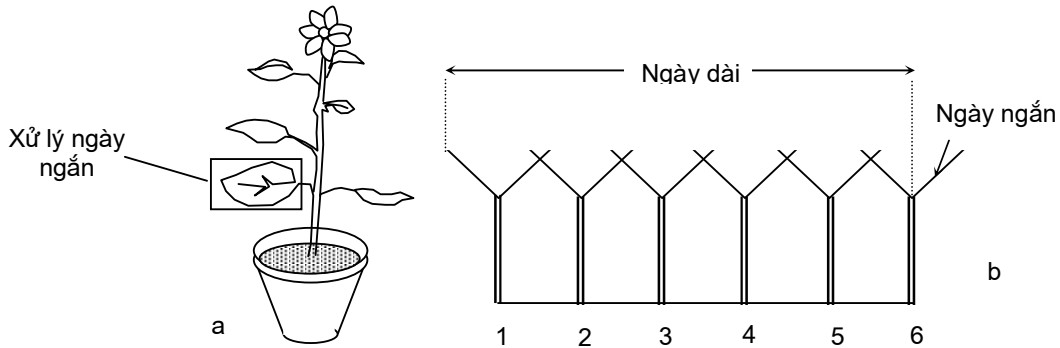
**\* Cơ quan cảm thụ quang chu kỳ**

Cơ quan tiếp nhận quang chu kỳ cảm ứng là lá. Tuy nhiên, không cần thiết tất cả các lá trên cây nhận quang chu kỳ cảm ứng mà chỉ cần một số lá hoặc cành nhận quang chu kỳ cảm ứng là đủ. Các cành khác có thể ở quang chu kỳ khác nhưng tất cả đều ra hoa (Hình 7.18 a,b).

**\* Bản chất của quang chu kỳ**

Khi nhận được quang chu kỳ cảm ứng thì trong các lá đó xuất hiện các chất nào đó có bản chất hocmon và chúng có thể dễ dàng vận chuyển đi khắp nơi trong cây để kích

thích sự phân hoá mầm hoa. Hocmon điều chỉnh ra hoa này không có tính chất đặc hiệu cho loài.



**Hình 7.18: " Hocmon ra hoa" được tạo ra trong lá vận chuyển đến các cành để kích thích sự hình thành hoa**

- a. Cây ngày ngắn (*Xanthium*) chỉ cần để một lá trong quan chu kỳ ngày ngắn cũng ra hoa
- b. Ghép 6 cây *Xanthium* liên tiếp, một cành để trong ngày ngắn còn 5 cành trong ngày dài, tất cả đều ra hoa

Có hai quan điểm giải thích bản chất quang chu kỳ của sự ra hoa: Học thuyết hocmon ra hoa và học thuyết phytochrom.

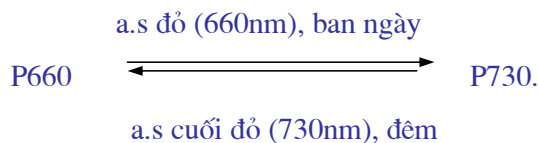
**- Học thuyết hocmon ra hoa:** Nhà sinh lý học người Nga Trailakhian đã đề xuất một giả thuyết để giải thích sự ra hoa của thực vật là học thuyết hocmon ra hoa. Theo ông thì cây muốn ra hoa cần có các chất hoạt hoá sự ra hoa gọi là hocmon ra hoa (florigen). Florigen gồm hai thành phần: Giberelin và antesin. GA kích thích sự sinh trưởng và phát triển của trụ dưới hoa (cuống hoa), còn antesin kích thích sự hình thành hoa. Antesin là chất giả thiết. Khi có mặt đủ cả hai thành phần đó thì hoa mới hình thành hoàn chỉnh.

Quang chu kỳ ảnh hưởng đến sự hình thành các hocmon ra hoa đó. Với cây ngày ngắn (đêm dài) thì GA được tạo nên cả trong điều kiện ngày ngắn và ngày dài, còn antesin thì chỉ được tạo nên trong ngày ngắn. Vì vậy, trong ngày ngắn thì phức hệ florigen được hình thành và cây ra hoa. Tuy nhiên trong điều kiện ngày dài thì cây thiếu antesin nên không hình thành hoa mà chỉ vươn cao thân. Ngược lại, với cây ngày dài thì antesin được hình thành cả trong ngày ngắn và ngày dài, còn GA chỉ được hình thành trong ngày dài. Khi chiếu sáng ngày ngắn thì cây ngày dài thiếu GA nên không thể hình thành hoa hoàn chỉnh được... Với các cây ngày dài mà trồng trong điều kiện ngày ngắn như bắp cải, su hào... nếu xử lý bổ sung GA thì chúng có thể ra hoa được.

Học thuyết hocmon ra hoa phần nào có thể giải thích được bản chất của quang chu kỳ đối với sự ra hoa, nhưng antesin vẫn là chất giả thiết mà chưa biết được bản chất hoá học của nó.

- **Học thuyết phytochrom:** Trong những năm gần đây, một thành tựu nổi bật nhất của sinh lý thực vật là phát hiện ra phytochrom, một sắc tố thực vật có khả năng điều chỉnh nhiều quá trình phát triển của cây trong đó có quá trình ra hoa của thực vật dưới tác động của quang chu kỳ.

Hendrick và Borthwick là những người đầu tiên phát hiện ra phytochrom. Khi họ nghiên cứu phổ tác động ra hoa của cây ngày ngắn và ngày dài (ảnh hưởng ánh sáng có bước sóng khác nhau lên sự hình thành hoa), họ đã rút ra một nhận xét rất quan trọng là ánh sáng đỏ có bước sóng 660nm kìm hãm sự ra hoa của cây ngày ngắn và kích thích sự ra hoa của cây ngày dài. Ngược lại, ánh sáng vùng cuối đỏ (đỏ xa) có bước sóng 730 nm lại kìm hãm sự ra hoa của cây ngày dài và kích thích ra hoa cây ngày ngắn. Điều đó chứng tỏ rằng tồn tại trong cây một hệ thống sắc tố nào đấy hấp thu ánh sáng đỏ và cuối đỏ. Các sắc tố này có khả năng điều chỉnh sự ra hoa của cây ngày ngắn và cây ngày dài. Sắc tố đó là phytochrom và nó tồn tại dưới hai dạng có khả năng biến đổi thuận nghịch. Một dạng có cực đại hấp thu ánh sáng có bước sóng 660nm (P660) và dạng khác hấp thu ánh sáng 730nm (P730). Dạng P730 là dạng hoạt động sinh lý. Chúng có khả năng biến đổi thuận nghịch khi hấp thu ánh sáng có bước sóng 660nm, 730nm.



Để ra hoa được, các cây ngày ngắn phải giảm đến mức tối thiểu dạng P730, nên chúng cần đêm dài để biến đổi P730 thành P660. Ngược lại, cây ngày dài cần tích lũy tối đa hàm lượng P730 cho sự ra hoa của chúng, nên chúng cần ngày dài hơn đêm để biến đổi P660 thành P730.

Bản chất tác dụng của phytochrom lên sự ra hoa vẫn chưa hoàn toàn sáng tỏ. Phytochrom là một chất tiếp nhận ánh sáng trong cây để gây nên các biến đổi liên quan đến sự ra hoa. Có thể P730 có tác dụng tăng tính thấm của màng, thay đổi thế điện hoá qua màng, giải phóng các enzym vốn liên kết với màng nên làm tăng tốc độ biến đổi của các quá trình hoá sinh và sinh lý trong cây. Mặt khác, P730 có vai trò hoạt hoá gen để tổng hợp nên các protein đặc hiệu cho quá trình phân hoá mầm hoa... Các phản ứng nhanh thường liên quan đến biến đổi tính thấm của màng, còn các phản ứng chậm (Quang chu kỳ) có liên quan đến cơ chế hoạt hoá gen bởi phytochrom.

**\* Vận dụng hiểu biết về quang chu kỳ vào sản xuất**

Hiểu biết về quang chu kỳ có một ý nghĩa quan trọng trong sản xuất.

**- Nhập nội giống cây trồng**

Với các cây lấy hạt, củ, quả... thì quang chu kỳ nơi xuất xứ phải phù hợp với quang chu kỳ nơi nhập đến. Nếu sai lệch về quang chu kỳ thì chúng sẽ không ra hoa, không hình thành



củ... Còn với các cây lấy cơ quan dinh dưỡng như rau ăn lá, đay, mía, thuốc lá..., ta không cần chú ý nhiều đến quang chu kỳ, hoặc quang chu kỳ không thuận lợi thì càng tốt vì chúng ta cần ức chế sự ra hoa của chúng...

#### **- Bố trí thời vụ trồng**

Đối với các cây trồng mẫn cảm với quang chu kỳ, khi gặp quang chu kỳ thuận lợi chúng sẽ ra hoa ngay bất chấp thời gian sinh trưởng được bao nhiêu. Do đó phải bố trí thời vụ sao cho chúng phát triển đủ các cơ quan dinh dưỡng để khi gặp quang chu kỳ cảm ứng chúng ra hoa quả thì mới có năng suất cao. Còn nếu bố trí không đúng thời vụ thích hợp thì hoặc thời gian sinh trưởng thân lá quá dài hoặc quá ít đều không có lợi cho việc hình thành năng suất.

#### **- Thực hiện quang gián đoạn**

Với rất nhiều cây trồng, việc ra hoa của chúng là có hại cho năng suất và chất lượng nông sản như mía, thuốc lá... Nếu chúng ta phá bỏ hoặc kìm hãm sự ra hoa của chúng thì có lợi cho kinh tế. Để đạt được mục đích đó, chúng ta có thể thực hiện quang gián đoạn đối với chúng. Chẳng hạn, mía và thuốc lá là cây ngày ngắn tức cần đêm dài để ra hoa. Lợi dụng đặc tính đó mà các nước trồng mía tập trung như Hawaii, Cuba... thường bắn pháo sáng vào ban đêm để chia đêm dài thành hai đêm ngắn vào giai đoạn phân hóa mầm hoa để phá bỏ ra hoa của chúng.

Trong nhân giống khoai tây bằng cành giâm thì ta cần khai thác các cành non trẻ. Nếu để cây khoai tây hình thành củ, các cành sẽ rất chóng già. Nếu cành giâm lấy trên cây mẹ đã hình thành củ thì khi trồng xuống đất chưa kịp phát triển thân lá, chúng đã hình thành củ. Để ngăn ngừa sự hình thành củ của cây mẹ, ta có thể sử dụng quang gián đoạn bằng bật ánh sáng đèn một khoảng khắc vào ban đêm...

- Ngoài ra, khi **lai giống** mà bố và mẹ không có quang chu kỳ phù hợp thì ta phải thực hiện quang chu kỳ nhân tạo để chúng ra hoa cùng một lúc thuận lợi cho quá trình thụ phấn, thụ tinh.

### **7. SỰ HÌNH THÀNH QUẢ VÀ SỰ CHÍN CỦA QUẢ**

#### **7.1. Sự hình thành quả**

##### **\* Sự thụ phấn, thụ tinh**

- *Sự thụ phấn, thụ tinh là khởi đầu cho sự hình thành quả và hạt.* Thụ phấn là quá trình mà hạt phấn rơi lên trên núm nhụy. Sau khi rơi trên núm nhụy, hạt phấn nảy mầm tạo nên ống phấn. Ống phấn sinh trưởng, chui vào vòi nhụy, kéo dài tận noãn. Tại đây, quá trình thụ tinh xảy ra. Một tinh tử thụ tinh cho tế bào trứng tạo nên hợp tử (2n). Một tinh tử khác sẽ thụ tinh cho tế bào phôi tâm (2n) để thành nội nhũ (3n). Đây là sự thụ tinh kép.

- Điều quan trọng trước tiên là hạt phấn nảy mầm và ống phấn sinh trưởng.

Điều kiện cho hạt phấn nảy mầm và ống phấn sinh trưởng là: Có độ ẩm nhất định được đảm bảo bởi dịch tiết của núm nhụy và độ ẩm không khí; Có các chất dinh dưỡng và các phytohormon (có bản chất auxin và giberelin) cho sự nảy mầm và sinh trưởng của ống phấn. Các chất này được dự trữ trong hạt phấn và có thể có trong dịch tiết của núm nhụy.

Người ta chứng minh là hạt phấn chứa một lượng auxin nhất định. Nếu lấy dịch chiết của hạt phấn xử lý cho núm nhụy ở một số loài thì bầu hoa cũng có thể sinh trưởng thành quả. Tuy nhiên, hàm lượng của auxin trong hạt phấn có hạn nên nó chỉ có tác dụng cho sự thụ tinh mà không có ý nghĩa cho việc hình thành quả.

Dịch tiết của núm nhụy cũng có chứa các chất tương tự auxin có khả năng kích thích sự nảy mầm và sinh trưởng của ống phấn. Do vậy, hạt phấn nảy mầm tốt trên môi trường agar có bổ sung dịch chiết của núm nhụy. Ngoài ra, núm nhụy còn có thể tiết ra một chất ức chế sinh trưởng nào đó để ức chế sự nảy mầm của hạt phấn khác loài rơi lên trên nó gây nên sự không phù hợp và tuyệt giao giữa hạt phấn và núm nhụy của các cây khác loài và đây cũng là trở ngại cho sự lai xa.

- Ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh lên sự thụ phấn, thụ tinh

Sự thụ phấn và thụ tinh chịu tác động rất nhiều của các điều kiện ngoại cảnh như nhiệt độ, ẩm độ không khí, gió...

+ Nhiệt độ: Khi gặp nhiệt độ thấp, hạt phấn không thể nảy mầm và ống phấn không sinh trưởng được nên quá trình thụ tinh không xảy ra, phôi không hình thành và không có hạt, tỷ lệ lép cao. Đó là trường hợp mà khi cây nở hoa gặp rét, tỷ lệ lép tăng lên và năng suất kinh tế giảm nghiêm trọng.

Nhiệt độ quá cao cũng không thuận lợi cho sự thụ tinh vì ống phấn sinh trưởng không bình thường và có thể chất nguyên sinh của ống phấn dễ bị biến tính ở nhiệt độ cao.

+ Ẩm độ không khí ảnh hưởng trực tiếp đến sự nảy mầm của hạt phấn. Độ ẩm quá thấp thì hạt phấn không có khả năng nảy mầm. Vì vậy, nếu cây nở hoa mà gặp gió Tây Nam ở miền Trung khô nóng, năng suất giảm nghiêm trọng. Tuy nhiên, nếu cây nở hoa mà gặp mưa to, hạt phấn dễ bị trôi khỏi núm nhụy và bao phấn khó tung phấn ra cũng nên sự thụ phấn gặp trở ngại. Độ ẩm không khí cao quá cũng dễ gây nấm bệnh cho hoa...

+ Gió là điều kiện quan trọng cho sự thụ phấn chéo nhờ gió, nhưng gió to cũng không thuận lợi cho quá trình thụ phấn vì hạt phấn rất nhẹ, dễ bị cuốn theo gió và rất khó tiếp xúc với núm nhụy nên hiệu quả của sự thụ phấn sẽ bị giảm.

Vì vậy, nông dân ta thường có câu ca dao: “Đói thì ăn ráy ăn khoai,

*Đùng thấy lúa trở tháng hai mà mừng”.*

Ở Miền Bắc nước ta, nhiệt độ mùa đông thường thấp kết hợp với gió mùa Đông Bắc mạnh là những điều kiện không thuận lợi cho thụ phấn thụ tinh của các cây trồng. Ở các tỉnh Miền Trung, gió Tây Nam vừa có độ ẩm không khí thấp, vừa nóng và mạnh cũng là điều kiện bất thuận cho thụ phấn và thụ tinh... Vì vậy, khi bố trí thời vụ cho một cây trồng nào đó, ta phải tránh các điều kiện ngoại cảnh bất thuận lúc ra hoa, kết hạt...

**\* Sự hình thành và sinh trưởng của quả**

- **Nguyên lý hình thành quả:** Sau khi hoa được thụ tinh, hợp tử sẽ phát triển thành phôi và sau đó là hạt, bầu sinh trưởng thành quả.

Phôi hạt là nơi tổng hợp mạnh mẽ các chất kích thích sinh trưởng có bản chất auxin và gibberelin. Các chất này khuếch tán vào bầu và kích thích bầu lớn lên thành quả. Vì vậy, quả chỉ được hình thành sau khi thụ tinh, tức phải có nguồn hocmon nội sinh từ phôi. Nếu không thụ tinh thì hoa sẽ rụng và quả không được hình thành.

- **Kích thước và hình dáng của quả:** Hàm lượng và sự vận chuyển của các hocmon nội sinh từ phôi đến các tế bào trong bầu quyết định hình dạng và kích thước của quả. Nếu sự vận chuyển của hocmon ra mọi hướng của bầu không đều nhau thì các quả tạo nên sẽ có hình dáng không bình thường. Chính vì vậy mà trong một cây, quả của nó không đồng nhất về kích thước và hình dáng. Kích thước của quả thường tỷ lệ với hàm lượng hocmon được sản sinh trong phôi hạt... Sự sinh trưởng của quả cũng có thể được hỗ trợ bởi hocmon từ các cơ quan khác chuyển đến khi mà phôi hạt không cung cấp đủ, nhất là các quả có kích thước lớn.

**\* Quả không hạt**

Quả không có hạt là các quả được hình thành không thông qua quá trình thụ tinh. Mặc dù phôi hạt không được hình thành nhưng nguồn hocmon cho quả sinh trưởng vẫn được cung cấp đầy đủ. Có hai trường hợp hình thành quả không hạt:

**- Tạo quả không hạt nhân tạo bằng xử lý hocmon ngoại sinh**

Sự tạo quả không hạt có thể xảy ra nhờ xử lý các hocmon ngoại sinh. Nếu ta phun các chất điều hoà sinh trưởng ngoại sinh (auxin hoặc gibberelin) cho hoa trước khi thụ tinh thì các hocmon này sẽ khuếch tán vào bầu thay cho nguồn phytohocmon nội sinh từ phôi để kích thích các tế bào của bầu lớn lên thành quả. Trong trường hợp này, quả cũng được hình thành mà không cần thụ tinh, tức là quả sẽ không có hạt. Đây là cơ sở để tạo quả không hạt đối với cây ăn quả.

Người ta xử lý auxin với nồng độ nhất định cho hoa cà chua, bầu bí, cam quýt... hoặc GA<sub>3</sub> cho nho có thể tạo nên quả không hạt hoặc ít hạt hơn. Xử lý vào lúc hoa chưa có quá trình thụ tinh xảy ra thì mới có hiệu quả tốt.

**- Quả không hạt trong tự nhiên**

Trong thực tế, tồn tại nhiều loại quả không hạt như chuối, dứa, dâu tây, nhiều giống dưa hấu, cam, chanh... Quả không có hạt làm cho chất lượng của quả tăng lên và là một trong những tiêu chuẩn quan trọng để xuất khẩu. Có thể có nhiều nguyên nhân hình thành quả không hạt trong tự nhiên:

+ *Nguyên nhân về di truyền*: Các cây tam bội, lệch bội... sẽ không kết hạt. Do vậy, để tạo giống cây ăn quả không hạt, người ta có thể tạo giống tam bội, như dưa hấu tam bội, cam, quýt tam bội... Để tạo giống tam bội, người ta sử dụng nhiều phương pháp khác nhau như nuôi cấy trực tiếp nội nhũ tam bội (kỹ thuật nuôi cấy hạt lép, hạt nhỏ), lai cây  $4n \times 2n$ ...

Hiện tượng bất dục đực hoặc bất dục cái cũng là nguyên nhân của hiện tượng không hạt ở một số loại quả...

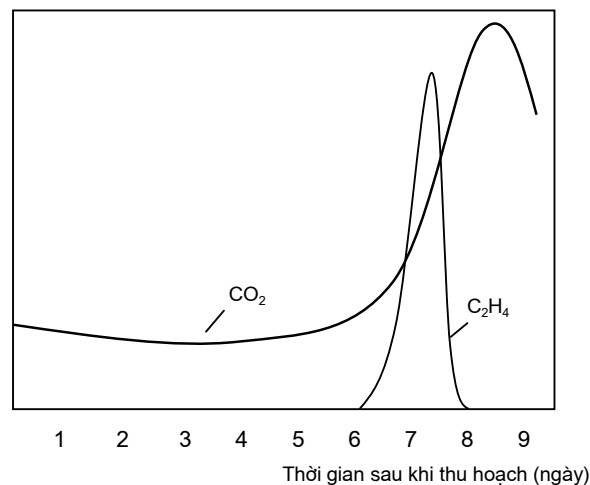
+ *Hàm lượng auxin nội sinh trong bầu hoa* rất cao có khả năng kích thích bầu sinh trưởng thành quả mà không cần có nguồn auxin trong phôi hạt giải phóng ra. Người ta đã phân tích hàm lượng auxin trong bầu của các loài có hạt (có thụ tinh) và không hạt (không thụ tinh). Kết quả là hàm lượng auxin trong bầu của các loài không hạt cao hơn nhiều so với các loài có hạt.

+ Cũng có thể có quá trình thụ tinh xảy ra nhưng do sự bất hoà hợp giữa giao tử đực và cái mà phôi không hình thành hoặc trong quá trình phát triển, phôi bị teo dần đi và thui đi nên không có hạt. Quá trình này thường đạt được trước khi quả chín như đối với nho, anh đào, đào...

Sự hình thành quả không hạt có thể là hoàn toàn (không có hạt) hoặc không hoàn toàn (ít hạt hơn). Tùy theo các loại thực vật và điều kiện cụ thể mà chúng có cơ chế tạo quả không hạt khác nhau.

Sự giải phóng  $CO_2$

Hàm lượng Etylen



## Hình 7.19. Mối quan hệ giữa hô hấp và hàm lượng etylen trong quả đang chín

### 7.2. Sự chín của quả

#### \* Các biến đổi sinh lý của quả trong quá trình chín

Các biến đổi sinh lý đặc trưng nhất cho sự chín của quả là biến đổi về hô hấp và cân bằng hormone trong quá trình chín của quả.

#### - Biến đổi hô hấp

Trong quá trình chín, cường độ hô hấp của quả tăng rất nhanh và sau đó cũng giảm hô hấp rất nhanh tạo nên một đỉnh hô hấp gọi là *hô hấp bột phát*. Đỉnh hô hấp bột phát trùng với lúc quả chín hoàn toàn. Hô hấp bột phát thay đổi theo từng loại quả. Hô hấp bột phát càng mạnh thì tốc độ chín càng nhanh.

Người ta phân thành hai loại quả: Quả có hô hấp bột phát và quả không hô hấp bột phát. Các quả có hô hấp bột phát có tốc độ chín rất nhanh như chuối, mít, đu đủ, xoài, nhãn, vải... Còn quả không có hô hấp bột phát (cũng tăng hô hấp nhưng không tăng nhanh) thường chín rất chậm như cam, chanh, bưởi, dưa, bí...

Sự hô hấp bột phát còn phụ thuộc vào điều kiện thu hái. Khi quả được thu hái thì hô hấp bột phát tăng nhanh hơn chưa thu hái và tốc độ chín cũng nhanh hơn. Ngoài ra, nhiệt độ thấp kìm hãm hô hấp bột phát và kìm hãm sự chín, còn nhiệt độ cao thì ngược lại...

#### - Biến đổi hormone

Sự chín của quả được điều chỉnh bởi cân bằng hormone auxin/etylen. Quả xanh có hàm lượng auxin cao và etylen rất thấp. Nhưng khi quả chín thì auxin bị phân hủy và sự tổng hợp etylen tăng nhanh. Ví dụ với quả lê, hàm lượng etylen tăng lên 6 lần trước khi hô hấp bột phát, còn với táo thì tăng 10 lần... Sự tăng hàm lượng etylen cũng rất nhanh và sau đó giảm cũng rất nhanh tạo nên đỉnh bột phát của etylen gần trùng với đỉnh của hô hấp (Hình 7.14). Thực ra, sự tăng etylen là nguyên nhân kích thích mạnh hô hấp bột phát.

Người ta cho rằng etylen làm tăng tính thấm của màng tế bào nên giải phóng các enzyme tiếp xúc với cơ chất cho các phản ứng của hô hấp và các biến đổi liên quan đến quá trình chín của quả. Nếu ức chế hô hấp thì sự chín bị kìm hãm. Chẳng hạn như bảo quản quả trong túi polyetylen, trong kho lạnh, sử dụng MH...đều có tác dụng ức chế hô hấp của quả.

Do vậy, có thể điều chỉnh sự cân bằng auxin/etylen để xử lý quá trình chín của quả (kìm hãm hay kích thích)...

#### \* Biến đổi hoá sinh trong quá trình quả chín

Khi quả chín, có sự biến đổi hoá sinh rất mạnh mẽ và nhanh chóng gắn liền với các biến đổi về màu sắc, độ mềm, và hương vị đặc trưng cho từng loại quả.

### **- Biến đổi màu sắc**

Trong quả xanh, hàm lượng diệp lục rất cao, trong khi đó hàm lượng của carotenoit thấp hơn, nên màu sắc của quả chủ yếu là màu xanh của diệp lục. Trong thời gian này, quang hợp của quả cũng đóng góp một phần quan trọng cung cấp các chất dinh dưỡng cho quả. Khi quả chín, diệp lục bị phân hủy rất nhanh mà không được tổng hợp thêm nữa, trong khi đó carotenoit không bị phân hủy mà có thể được tổng hợp mới nên màu sắc của quả chín chủ yếu là màu của carotenoit (vàng, da cam, đỏ...).

Tuy nhiên, quá trình biến đổi các sắc tố này khác nhau ở mỗi loại quả nên màu sắc của quả chín cũng không giống nhau. Chẳng hạn như ở chuối thì diệp lục phân hủy nhanh nhưng carotenoit không phân hủy nên quả hoá vàng nhanh. Ở táo, hàm lượng diệp lục giảm và hàm lượng xantophyl tăng nên quả có màu đậm hơn... Ngoài ra trong quá trình chín có sự xuất hiện của một số sắc tố dịch bào nên quả có màu sắc sặc sỡ đặc trưng cho từng loại quả. Quả dâu đất chín có sự tăng hàm lượng sắc tố dịch bào antocyan và flavon nên màu sắc đỏ tươi...

Nhiệt độ cao, cường độ ánh sáng mạnh sẽ kích thích biến đổi màu của quả trong quá trình chín của chúng.

### **- Biến đổi độ mềm**

Quả còn xanh rất cứng do các tế bào dính kết chặt với nhau bằng chất pectat canxi. Khi quả chín, do hoạt tính của enzym pectinaza tăng nhanh nên pectat canxi bị phân hủy và các tế bào rời rạc. Quá trình này xảy ra càng nhanh khi hàm lượng etylen càng cao. Nhiệt độ cao làm nhanh quá trình phân hủy pectat Ca và quả mềm nhanh hơn.

### **- Biến đổi về vị**

Quả xanh thường có vị chua, chát, đắng... là do nó chứa các axit hữu cơ, tanin, alcaloit... Khi quả chín các vị chua, chát, đắng, cay dần dần biến mất và vị ngọt xuất hiện. Có hai cách biến đổi về vị trong quá trình chín:

+ Các axit hữu cơ, tanin, alcaloit... do hoạt động xúc tác của các enzym đặc hiệu sẽ bị phân hủy làm mất các vị của quả xanh đó. Quá trình chuyển hoá này theo chiều hướng hình thành đường đơn (sacaroza, fructoza...) nên quả có vị ngọt.

+ Các tinh bột dự trữ trong quả bị phân huỷ thành đường dưới tác động của enzym photphorylaza, nên hàm lượng đường đơn càng tăng và quả càng ngọt.

Các quả có dự trữ tinh bột như chuối, đu đủ, xoài, dưa hấu, dưa bở... thì sự phân huỷ tinh bột thành đường là chính. Các quả không có tinh bột như cam, quýt, khế... thì sự chuyển hoá axit hữu cơ, tanin... thành đường là quan trọng.

### **- Biến đổi hương**

Quả xanh thường không có hương đặc trưng, nhưng quả chín sẽ xuất hiện mùi

hương rất đặc trưng cho từng loại quả. Đây là các chất hữu cơ bay hơi được tổng hợp nhanh chóng trong quá trình chín. Các chất này có bản chất là các este, aldehyt, xeton... đặc trưng cho từng loại quả.

Trong thực tế, người ta có biện pháp rấm cho quả chín nhanh. Mục đích là tạo điều kiện nhiệt độ thích hợp cho sự chín và xử lý một số chất kích thích sự chín như thấp hương, ủ một số lá có hương như lá xoan, xử lý etylen hoặc axetylen... Người ta thường xử lý ethrel (chất sản sinh etylen) để kích thích sự chín cho quả trên cây hoặc sau thu hoạch rất có hiệu quả.

## 8. SINH LÝ SỰ HOÁ GIÀ CỦA THỰC VẬT

Sự phát triển cá thể của cây được bắt đầu bằng sự hình thành các cơ quan dinh dưỡng, sau đó là các cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ và cuối cùng kết thúc bằng cái chết. Sự chết tự nhiên của cây là đỉnh cao của sự hoá già.

Quá trình hoá già của cây bao gồm quá trình hoá già của cơ quan và của toàn cây, trong đó, sự hoá già của một số cơ quan như lá, hoa, quả... được biểu hiện rõ rệt nhất và nhanh chóng nhất.

### 8.1. Sự hoá già của cơ quan

Sự hoá già của cơ quan được quan sát tốt nhất là ở lá. Lá cây có đời sống riêng khá ngắn ngủi. Chúng là cơ quan quan trọng nhất trong cây, nên khi lá già không còn khả năng quang hợp tốt nữa thì lập tức bị thay thế bằng lá mới có thể năng sống mạnh mẽ hơn.

#### \* *Biểu hiện sự hoá già của lá*

- Giảm sút rồi ngừng các quá trình tổng hợp, đồng thời tăng mạnh các quá trình phân giải các hợp chất hữu cơ quan trọng trong lá. Chính vì vậy mà giảm sút nhanh chóng hàm lượng diệp lục, hàm lượng protein, axit nucleic (ARN)... trong lá, dẫn đến lá vàng và khô hay rụng.

- Suy thoái các hoạt động sinh lý như giảm sút nhanh chóng cường độ quang hợp, cường độ hô hấp, hiệu quả sử dụng năng lượng rất thấp...

- Biến đổi cân bằng hormone trong quá trình hoá già của lá. Đây là một biến đổi có ý nghĩa quyết định đến quá trình hoá già của lá. Cân bằng hormone xytokinin/ABA biến đổi theo thời gian. Hàm lượng ABA trong lá tăng lên nhanh theo tuổi lá và đạt đỉnh cao trước khi lá rụng; trong khi đó, hàm lượng của xytokinin giảm nhanh chóng cũng theo tuổi lá và mức độ hoá già của chúng. Có thể nói rằng ABA là hormone hoá già còn xytokinin là hormone hoá trẻ. Ngoài ABA ra, etylen được tổng hợp nhanh trong lá già cũng có vai trò hỗ trợ cho sự hoá già của lá. Nếu như vai trò của ABA và etylen là kích thích quá trình phân giải trong lá thì ngược lại, xytokinin lại hoạt hoá quá trình sinh tổng hợp diệp lục, protein, ARN trong lá.

### **\* Sự hoá già của lá tách rời**

Các lá tách rời khỏi cơ thể cây mẹ luôn có quá trình hoá già nhanh hơn. Chúng hoá vàng nhanh và chết do diệp lục phân hủy nhanh, cũng như protein, ARN cũng bị phân hủy. Trong chúng, hàm lượng xytokinin giảm nhanh và ABA tăng lên làm tốc độ hoá già càng nhanh hơn. Với các lá tách rời, xử lý xytokinin sẽ kéo dài tuổi thọ của lá vì nó làm chậm quá trình phân hủy. Ngoài xytokinin, một số retardant như CCC, alar... có thể làm chậm sự hoá già của lá vì chúng cũng kích thích quá trình tổng hợp diệp lục trong lá.

### **\* Điều chỉnh sự hoá già của lá**

#### **- Kìm hãm sự hoá già của lá:**

Để kìm hãm quá trình hoá già của lá, ta có thể áp dụng một số biện pháp như:

+ Bón phân nhất là phun phân đạm và các loại phân hữu cơ từ xác động vật.

+ Điều chỉnh bằng hormone: Xử lý các chất nhóm xytokinin cho lá hoặc sử dụng các biện pháp thích phát triển bộ rễ để tổng hợp nhiều xytokinin nội sinh cung cấp cho lá. Trong nhiều trường hợp, xử lý CCC làm lá xanh lâu hơn.

+ Bảo đảm đầy đủ nước và phòng trừ sâu bệnh hại lá.

#### **- Xúc tiến sự hoá già của lá:**

Trong nhiều trường hợp, ta cần làm cho lá già nhanh hơn, lá khô và rụng để thuận lợi cho thu hoạch, như với cây bông, đậu tương... Muốn vậy, ta xử lý các chất ức chế sinh trưởng như ethrel, MH để lá vàng nhanh và rụng nhanh. Ta phải hạn chế cung cấp chất dinh dưỡng và nước để lá già nhanh hơn.

## **8.2. Sự hóa già của toàn cây**

Người ta chứng minh rằng mô phân sinh không có quá trình hoá già. Nếu chúng ta tiến hành nuôi cây đỉnh sinh trưởng và cấy chuyển liên tục thì có thể duy trì mô phân sinh sống lâu không giới hạn. Nhưng trên cây nguyên vẹn thì điều đó không xảy ra được vì mô phân sinh chịu ảnh hưởng ức chế của các cơ quan đã phân hoá... Vậy, nhân tố gì đã gây nên sự hoá già của toàn cây?

Các mối quan hệ tương quan của các cơ quan có một ý nghĩa rất quan trọng gây nên sự hoá già của toàn cây. Đây là các mối quan hệ giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản và mối quan hệ giữa các cơ quan trên mặt đất và cơ quan dưới mặt đất.

### **\* Quan hệ giữa các cơ quan sinh sản và cơ quan dinh dưỡng**

Chúng ta có thể quan sát các hiện tượng sau đây: Một cánh đồng lúa xanh tươi mơn mớn, đầy sức sống, nhưng đến một thời điểm nào đấy thì toàn cánh đồng hoá vàng nhanh chóng và chết cùng với sự hình thành hoa, quả, hạt. Rừng tre nửa xanh tươi rất



nhiều năm nhưng bỗng dưng toàn bộ rừng tre nứa “khuy” và chết cùng với sự hình thành hoa, quả... Như vậy, phải chăng sự hình thành cơ quan sinh sản đã gây nên sự hoá già?

- *Vai trò của cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ trong sự hoá già của cây:*

Sự hoá già của cây là một quá trình xảy ra liên tục, nhưng cơ quan sinh sản và dự trữ là những trung tâm gây nên sự hoá già nhanh chóng. Bằng chứng là các cây hàng năm có thể biến thành cây nhiều năm nếu chúng mất khả năng ra hoa như khi gặp quang chu kỳ không thuận lợi cho sự ra hoa, chúng giữ lại trạng thái dinh dưỡng không xác định. Cây dứa sọ (Agave) thông thường sống đến 8-10 năm rồi ra hoa và chết. Nhưng nếu duy trì ở trạng thái dinh dưỡng (không hình thành hoa) thì chúng có thể tồn tại đến 100 năm... Rõ ràng việc hình thành cơ quan sinh sản là một bước ngoặt có ý nghĩa quyết định cho sự hoá già và sự chết của cây...

- *Nguyên nhân:* Khi hình thành cơ quan sinh sản thì các cơ quan dinh dưỡng ngừng hoàn toàn sinh trưởng và suy thoái dần ở cây một đời quả; còn các cây nhiều đời quả tạm ngừng sinh trưởng khi ra hoa.

Có hai nguyên nhân: nguyên nhân dinh dưỡng và hocmon.

+ Về dinh dưỡng: Các cơ quan sinh sản và dự trữ là các trung tâm thu hút và tích lũy các chất dinh dưỡng. Do vậy, về nguyên tắc thì hầu hết các chất đồng hoá trong các cơ quan quang hợp và cả các cơ quan dinh dưỡng đều ưu tiên tập trung cho cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ. Các cơ quan dinh dưỡng thiếu chất hữu cơ cho hoạt động sinh trưởng của mình. Quá trình càng kéo dài thì cơ quan dinh dưỡng càng suy thoái và nhanh chóng hoá già.

+ Về cân bằng hocmon: Cân bằng hocmon điều chỉnh sự hoá già là cân bằng của ABA/xytokinin. Nguồn xytokinin ngày càng cạn kiệt do khả năng tổng hợp xytokinin của hệ thống rễ ngày càng giảm sút. Trong khi đó, các cơ quan sinh sản và dự trữ là các trung tâm sản sinh chất ức chế sinh trưởng nên hàm lượng ABA và cả etylen tăng lên rất nhanh sau khi hình thành cơ quan sinh sản. Sự tích lũy hocmon hoá già trong cây đã làm tốc độ hoá già trở nên nhanh chóng và cuối cùng là cái chết tự nhiên sẽ đến.

#### **\* Quan hệ giữa các cơ quan trên mặt đất và dưới mặt đất**

Mối quan hệ giữa hệ thống rễ và thân lá của cây cũng có vai trò nhất định trong quá trình hoá già của cây. Theo sự tăng về tuổi và mức độ hoá già của cây thì mối quan hệ này cũng ngày càng xấu đi. Lá không còn cung cấp đầy đủ các chất dinh dưỡng, các hocmon sinh trưởng như auxin, gibberelin, vitamin... cho hệ thống rễ để hệ thống rễ sinh trưởng phát triển như trước đây. Ngược lại, rễ không còn khả năng cung cấp đủ nước, chất khoáng và nhất là xytokinin (hocmon hoá trẻ) cho các cơ quan trên mặt đất nên sự hình thành các chồi mới (sự hoá trẻ) bị ngừng hoàn toàn, các quá trình trao đổi chất và hoạt động sinh lý của các cơ quan trên mặt đất cũng ngày càng giảm sút. Mức độ rời rạc

và suy thoái đó ngày càng tăng và cuối cùng cây sẽ chết khi tách rời hoàn toàn giữa các bộ phận trên và dưới mặt đất.

### 8.3. Bản chất di truyền phân tử của sự hoá già

Sự hoá già của cây xảy ra một cách liên tục trong quá trình phát triển cá thể từ lúc hợp tử phát triển thành phôi cho đến khi cây chết ở tuổi tối đa. Tốc độ hoá già xảy ra nhanh nhất từ sau khi cây hình thành cơ quan sinh sản và cơ quan dự trữ.

- Trên quan điểm sinh học phân tử thì sự hoá già của cây đã được mã hoá (lập trình sẵn) trong cấu trúc của phân tử AND thông qua tất cả các gen điều chỉnh cho các quá trình phát sinh hình thái của cây từ khi sinh ra cho đến khi cây chết. Quá trình hoá già của cây cũng là quá trình thực hiện dần dần chương trình di truyền đã được mã hoá sẵn. Quá trình thực hiện chương trình hoá già được thể hiện qua cơ chế hoạt hoá phân hoá gen. Các gen liên quan đến quá trình hoá già dần dần được hoạt hoá và các gen liên quan đến quá trình hoá trẻ dần dần bị kìm hãm và ngừng hoạt động.

- Các chất điều hoà sinh trưởng là các chất hoạt hoá hoặc ức chế gen. Các chất kích thích sinh trưởng như auxin, xytokinin, gibberelin là các nhân tố hoạt hoá gen. Trong quá trình hoá già, hàm lượng của chúng ngày càng giảm tức các gen được hoạt hoá liên quan đến quá trình hoá trẻ cũng giảm dần. Ngược lại, các chất ức chế sinh trưởng đặc biệt là ABA tăng lên rất nhanh chóng nhất là sau khi hình thành cơ quan sinh sản. Chúng ức chế các gen hoạt động liên quan đến hoá trẻ.

Nhìn chung, các gen điều chỉnh quá trình hoá trẻ đều ngừng hoạt động để cho các gen hoá già được biểu hiện. Do vậy, quá trình hoá già không làm mất đi vật liệu di truyền mà chỉ chuyển từ trạng thái hoạt động sang không hoạt động mà thôi. Đặc biệt, các gen điều chỉnh sản sinh ra các enzym tổng hợp đều bị bao vây, và các gen điều chỉnh tổng hợp các enzym thuỷ phân (amylase, protease, lipase, nuclease...) được hoạt hoá. Do vậy, các quá trình phân giải mạnh mẽ là đặc trưng quan trọng dẫn đến sự suy thoái các quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lý trong cây.

### 8.4. Điều chỉnh quá trình hoá già

Người ta có thể điều chỉnh sự hoá già của cây trồng (kìm hãm hoặc kích thích) bằng nhiều biện pháp khác nhau.

#### \* *Sử dụng chất điều hoà sinh trưởng*

- **Kìm hãm sự hoá già:** Để kéo dài tuổi thọ, kéo dài thu hoạch người ta có thể sử dụng các chất kích thích sinh trưởng như GA<sub>3</sub> cho các loại rau thuộc họ Thập tự (Brassicaceae): Bắp cải, su hào, sup lơ, các loại cải... Có thể sử dụng các chất nhóm auxin, gibberelin để kìm hãm sự chín của quả, kéo dài thời gian thu hoạch cho cam, chanh, nho... Sử dụng SADH, CCC để kéo dài thời gian tồn tại của nấm, kéo dài thời gian sử dụng hoa cắt...

- **Tăng nhanh sự hoá già, chóng thu hoạch:** Sử dụng ethrel, MH... để làm già và khô nhanh, rụng nhanh trước khi thu hoạch của đậu tương, bông... Sử dụng ethrel để xúc tiến chín nhanh của quả, chín nhanh của lá thuốc lá...

**\* Các biện pháp kỹ thuật**

- *Phân bón:* Sử dụng phân đạm để tăng cường sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng, làm chậm ra hoa, kéo dài tuổi thọ của các cây trồng. Có thể sử dụng vôi (Ca) để làm cho cây chóng già hơn...

- *Nước:* Nước cũng là yếu tố điều chỉnh sự hoá già của cây. Khi gặp hạn thì cây trồng thường chóng già và ra hoa sớm hơn. Để hạn chế sự sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng thì người ta có thể tạo điều kiện khô hạn trong giai đoạn nhất định. Việc đào rãnh hạ mực nước ngầm và dùng nilông che mưa tạo khô hạn cho bộ rễ là biện pháp phổ biến điều chỉnh ra quả trái vụ được áp dụng phổ biến cho cây ăn quả ở Miền Nam.

- *Hạn chế phát triển của bộ rễ:* Rễ là cơ quan cung cấp xytokinin, nước và chất khoáng cho các cơ quan trên mặt đất. Nên muốn cây ngừng sinh trưởng để chuyển sang giai đoạn ra hoa thì ta phải cắt bớt rễ.

Biện pháp đảo quất để điều chỉnh cho ra hoa và có quả chín đúng dịp Tết Nguyên Đán là một ví dụ điển hình về mối quan hệ giữa hệ thống rễ và sự hoá già của cây. Trước Tết một khoảng thời gian nhất định, người ta đào cây quất lên khỏi đất, cắt bớt rễ và để một hai hôm rồi đặt xuống hố cũ. Do việc cung cấp nước, chất khoáng và nhất là xytokinin bị hạn chế nên cây ngừng sinh trưởng và chuyển sang phân hoá hoa tập trung. Người làm vườn phải tính toán thời gian đảo quất để có quả chín vào dịp tết... Tùy theo thời tiết từng năm mà thời gian đảo quất có thể xê dịch.

Biện pháp khoanh vỏ (thiến đào) để điều chỉnh ra hoa cũng liên quan đến hệ thống rễ. Khoanh vỏ để cắt dòng chất dinh dưỡng và phytohormon xuống rễ và xytokinin từ rễ lên các bộ phận trên mặt đất cũng có khả năng kích thích sự hoá già và ra hoa quả của cây.

## **9. SỰ RỤNG CỦA CƠ QUAN**

**\* Sự rụng lá và quả**

Sự rụng là sự phân tách một phần của cây khỏi cơ thể mẹ, như sự rụng lá, rụng nụ, rụng quả...

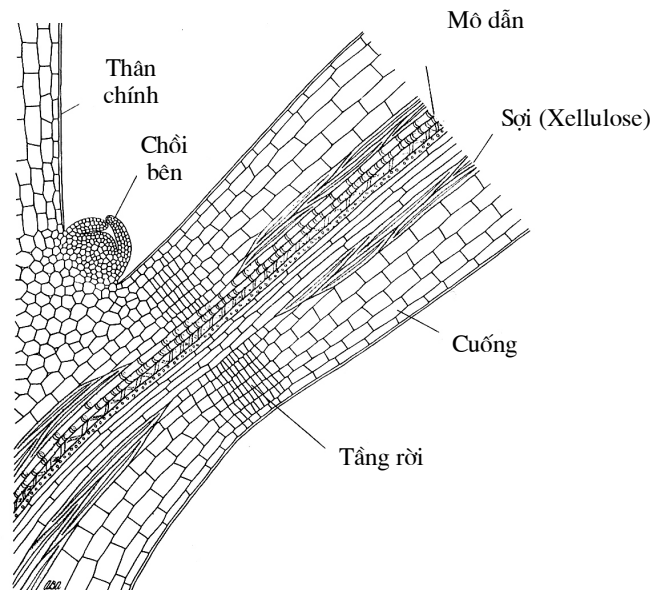
- Sự rụng là một trong những quá trình sinh lý phức tạp ở trong cây gắn liền với tuổi và sự hoá già của cơ quan. Một số thực vật có sự rụng lá về mùa thu trước khi vào đông do điều kiện thời tiết quá khắc nghiệt, nhưng sang mùa xuân thì chúng thay bộ lá mới có hoạt động sinh lý mạnh hơn. Với các cây gỗ thường xanh quanh năm thì sự rụng lá xảy ra thường xuyên để thay thế các lá già không còn khả năng quang hợp nữa thành

các lá mới có sức sống cao hơn. Như vậy thì sự rụng là một quy luật có tính chất thích nghi tự nhiên của cây.

- Các quả non thường có thời kỳ rụng tập trung gọi là rụng quả sinh lý. Sự rụng quả sinh lý là do lượng quả đậu quá nhiều so với khả năng cung cấp dinh dưỡng và hocmon của cây. Do không đủ hocmon và dinh dưỡng cho quả sinh trưởng nên một số quả phải tự cắt đi để nhường hocmon và dinh dưỡng cho các quả khác sinh trưởng. Sự rụng của quả thường mạnh mẽ vào lúc phôi sinh trưởng nhanh và lúc phình to của quả vì lúc này chúng cần nhiều chất dinh dưỡng và hocmon nhất. Vì vậy, sự rụng của lá và quả có thể xem là một phản ứng thích nghi của cây để mà tồn tại.

**\* Về mặt giải phẫu**

- Sự rụng của lá và quả là do sự hình thành tầng rời ở gốc cuống lá và cuống quả. Tầng rời gồm một số lớp tế bào nhu mô đặc biệt có đặc trưng giải phẫu là: tế bào bé, tròn, chất nguyên sinh đặc, gian bào ít, không hoá gỗ và bản, thiếu yếu tố sợi trong hệ thống dẫn... Các đặc điểm cấu trúc đó làm cho vùng tế bào này yếu hơn các vùng khác.



**Hình 7. 20. Tầng rời cuống lá, cuống quả**

- Khi có các yếu tố cảm ứng sự rụng thì tầng rời xuất hiện nhanh chóng. Trong các tế bào này, các pectin gắn kết các tế bào bị phân huỷ nhanh do hoạt tính của enzym pectinaza tăng mạnh trong vùng này. Kết quả là các tế bào rời rạc và lá hoặc quả chỉ còn giữ lại bằng bó mạch mỏng manh. Do có khối lượng của lá và quả nên

chỉ cần một tác động cơ giới nhỏ như gió nhẹ, côn trùng, chim... có thể gây nên sự rụng của chúng.

#### **\* Cân bằng hocmon của sự rụng**

- Sự rụng của cơ quan được điều chỉnh bằng sự cân bằng hocmon trong chúng. Đây là sự cân bằng của auxin/ABA+etylen. Trong lá xanh, auxin được tổng hợp trong phiến lá và vận chuyển qua cuống lá ngăn cản quá trình tạo tầng rời. Nhưng khi lá già thì không còn khả năng tổng hợp auxin nữa mà thay vào đó là tổng hợp ABA và etylen và do đó kích thích tầng rời xuất hiện. Trong quả thì auxin được tạo nên trong phôi hạt. Nếu loại trừ hạt khỏi quả thì quả nhanh chóng rụng. Khi có một lý do nào đó mà giảm sút sự tổng hợp auxin trong phôi hạt thì tầng rời xuất hiện và quả rụng.

- Etylen và ABA có tác dụng đối kháng tuyệt đối với auxin trong sự rụng của lá và quả. Khi có một tác nhân nào đó cảm ứng sự rụng thì lập tức trong lá và quả tăng cường tổng hợp và tích lũy ABA và etylen, tầng rời xuất hiện và gây ra sự rụng của chúng.

#### **\* Ngoại cảnh cảm ứng sự rụng**

Sự rụng còn chịu tác động rất mạnh mẽ của các nhân tố ngoại cảnh như nhiệt độ quá cao hoặc quá thấp, hạn hoặc úng, sâu bệnh, thiếu dinh dưỡng... Đây là các nhân tố cảm ứng sự xuất hiện tầng rời vì khi gặp các điều kiện "stress" này thì trong chúng tăng mạnh tổng hợp ABA và etylen. Vì vậy, trong sản xuất, để hạn chế sự rụng thì người ta phải đảm bảo các điều kiện thuận lợi về nước, dinh dưỡng cũng như bố trí thời vụ thích hợp...

#### **\* Điều chỉnh sự rụng**

Trong sản xuất, người ta điều chỉnh sự rụng theo hai hướng.

- **Kìm hãm sự rụng:** Muốn kìm hãm sự rụng lá và quả thì người ta phải xử lý các chất auxin cho quả non và lá đồng thời bảo đảm đủ nước và dinh dưỡng cho cây. Hiện nay trên thị trường tồn tại khá nhiều các chế phẩm phun qua lá. Các chế phẩm này cũng có tác dụng hạn chế sự rụng. Thành phần của chúng có auxin, một số nguyên tố vi lượng và đa lượng cần thiết. Các chế phẩm này phun cho quả non có thể tăng tỷ lệ đậu quả, phòng ngừa việc xuất hiện tầng rời.

- **Xúc tiến sự rụng:** Có nhiều trường hợp cần làm rụng lá trước khi thu hoạch để bổ sung nguồn chất hữu cơ cho đất và tạo điều kiện dễ dàng cho thu hoạch. Muốn vậy, ta có thể xử lý các chất ức chế sinh trưởng, chất gây rụng lá. Người ta có thể phun dung dịch ethrel hoặc một số chất khác như natri clorat, ammoni xitrat... lên lá trước khi thu hoạch để làm rụng bộ lá nhưng không rụng quả (đậu tương, bông...).

### **10. Trạng thái ngủ nghỉ của thực vật**

#### **\* Khái niệm về sự ngủ nghỉ**

- Hoạt động sinh trưởng của các thực vật bậc cao luôn chịu tác động theo mùa rõ

rệt. Những cây lâu năm thì có mùa sinh trưởng nhanh, có mùa sinh trưởng chậm và thậm chí có thời gian cây ngừng sinh trưởng và bước vào một thời kỳ ngủ nghỉ. Còn những thực vật hàng năm thì chu kỳ sống kết thúc bằng sự chết, nhưng các hạt, củ, căn hành của chúng vẫn sống trong trạng thái ngừng sinh trưởng và ngủ nghỉ.

- Trong thời kỳ ngủ nghỉ đó, có một sự giảm sút mạnh mẽ các quá trình trao đổi chất, các hoạt động sinh lý trong cơ thể dẫn đến cây ngừng sinh trưởng. Các thực vật ôn đới vào mùa đông thường trút lá và bước vào trạng thái ngủ đông cho đến mùa xuân thì bắt đầu sinh trưởng lại. Như vậy, sự ngủ nghỉ được xem là một phản ứng thích nghi của cây và có thể trở thành một đặc tính di truyền của loài.

#### **\* Phân loại các trạng thái ngủ nghỉ**

Có hai trạng thái ngủ nghỉ do các nguyên nhân khác nhau điều chỉnh: ngủ nghỉ bắt buộc và ngủ nghỉ sâu.

- **Ngủ nghỉ bắt buộc** xảy ra khi gặp điều kiện ngoại cảnh không thuận lợi cho sự sinh trưởng như thiếu nước, nhiệt độ thấp, quang chu kỳ không thích hợp... Trong các trường hợp đó cơ thể buộc phải ngừng sinh trưởng và bước vào trạng thái ngủ nghỉ. Ví dụ như các loại hạt phơi khô có hàm lượng nước 10 - 14% (nước tự do không còn) thì chúng bước vào trạng thái ngủ nghỉ bắt buộc, nhưng khi ta ngâm các hạt đó vào nước thì lập tức chúng nảy mầm ngay. Một số thực vật trước khi vào đông do điều kiện nhiệt độ thấp không thuận lợi cho sinh trưởng nên chúng rụng lá và ngủ nghỉ đông bắt buộc; nhưng khi sang xuân có điều kiện thuận lợi thì chúng nảy lộc, đâm chồi mạnh mẽ...

Trạng thái ngủ nghỉ bắt buộc là phản ứng thích nghi của cây chống lại các điều kiện bất lợi để sống sót vì ở trạng thái ngủ nghỉ, tính chống chịu của cây với điều kiện bất thuận tăng lên rất nhiều.

- **Ngủ nghỉ sâu** xảy ra không phải do điều kiện ngoại cảnh bất thuận cho sinh trưởng mà do nguyên nhân nội tại của chúng không cho phép sinh trưởng được nên phải ở trạng thái ngủ nghỉ say. Sự ngủ nghỉ sâu được điều chỉnh bằng các tác nhân bên trong, nên có khi người ta gọi là ngủ nghỉ nội sinh. Vì vậy mà trong thời gian đang ngủ nghỉ dù điều kiện ngoại cảnh rất thuận lợi cho sinh trưởng cũng không thể làm chúng sinh trưởng được. Ví dụ như củ khoai tây, củ hành tỏi, củ hoa loa kèn... sau khi thu hoạch xong mà đem gieo thì không thể nảy mầm được mà phải có một thời gian ở trong trạng thái ngủ nghỉ sâu. Thời gian ngủ nghỉ sâu là bao nhiêu thì hoàn toàn phụ thuộc vào giống mà không phụ thuộc vào ngoại cảnh. Nhiều loại hạt đặc biệt là các hạt có vỏ dày và cứng cũng phải có thời gian ngủ nghỉ nhất định hoặc phải xử lý mới nảy mầm được. Ngủ nghỉ sâu cũng là một phản ứng thích nghi của cây có tính lịch sử và đã trở thành đặc tính di truyền của giống.

#### **- Phân biệt ngủ nghỉ sâu và bắt buộc**

Muốn phân biệt đối tượng nào đấy ngủ nghỉ sâu hay ngủ nghỉ bắt buộc thì ta tạo điều

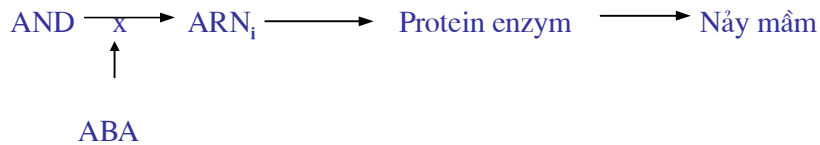
kiện ngoại cảnh thuận lợi cho chúng nảy mầm như ngâm vào nước ấm chẳng hạn. Nếu như chúng nảy mầm ngay thì sự ngủ nghỉ là bắt buộc; còn nếu không nảy mầm thì chúng thuộc diện ngủ nghỉ sâu. Nếu chúng nảy mầm với một tỷ lệ nhất định thì số nảy mầm ngay thuộc ngủ nghỉ bắt buộc; còn số còn lại chưa nảy mầm thuộc ngủ nghỉ sâu.

**\* Nguyên nhân ngủ nghỉ sâu**

Sự ngủ nghỉ, đặc biệt là ngủ nghỉ sâu do nhiều nguyên nhân chi phối. Có thể có ba loại nguyên nhân cơ bản sau:

**- Sự cân bằng hocmon**

Sự cân bằng hocmon trong cơ quan hoặc cây điều chỉnh sự ngủ nghỉ là GA/ABA. Trong trường hợp cân bằng này nghiêng về phía tích lũy quá nhiều axit abxixic mà hàm lượng của gibberelin quá thấp thì quá trình ngủ nghỉ của chúng được hoạt hoá. Sự có mặt một lượng lớn ABA trong cơ quan và cây đang ngủ nghỉ đã ức chế toàn bộ quá trình biến đổi trong chúng, đặc biệt là sự sinh tổng hợp các enzym thuỷ phân để phân huỷ các chất dự trữ thành chất đơn giản cần cho sự nảy mầm.



Trạng thái ngủ nghỉ sẽ chấm dứt khi nào hàm lượng ABA giảm xuống mức tối thiểu đồng thời hàm lượng GA tăng lên ở mức cần thiết để cho các gen tổng hợp các enzym thuỷ phân được hoạt hoá nên cần một thời gian nhất định để phân huỷ dần dần ABA cũng như tích lũy dần GA nếu không có sự xử lý của con người.

**Cấu tạo của lớp vỏ hạt, vỏ củ**

Lớp vỏ hạt, vỏ củ...bao bọc bên ngoài làm nhiệm vụ bảo vệ nên chúng thường rất bền vững về cơ học. Mặt khác, chúng không thể thấm nước, thấm khí nên phôi hạt, mầm củ không thể tiến hành trao đổi chất bình thường và chúng không thể nảy mầm được. Loại hạt có vỏ dày và cứng như hạt táo, đào, mận, trầu, sỏ... hoặc vỏ củ khoai tây cấu tạo bằng bản không thể thấm nước, thấm khí... Chúng cần một thời gian nhất định để tính thấm của lớp vỏ đối với nước và khí (O<sub>2</sub> đi vào và CO<sub>2</sub> đi ra khỏi hạt) tăng dần lên. Quá trình trao đổi chất của hạt và củ bình thường thì chúng mới nảy mầm được.

**- Phôi hạt chưa chín xong về sinh lý**

Có hai khái niệm về sự chín:

Chín hình thái là chín của vỏ quả, hạt được biểu hiện bằng màu sắc, độ mềm, hương vị...Chín sinh lý là sự chín của phôi hạt. Khi phôi hạt hoàn thành tất cả các biến đổi chất để có thể cho một cơ thể mới ra đời thì gọi là chín sinh lý.

Quá trình chín hình thái và chín sinh lý thường xảy ra cùng một lúc nhưng không phải bao giờ cũng kết thúc cùng nhau. Thông thường thì sự chín hình thái kết thúc trước chín sinh lý nên sau khi thu hoạch xong thì quá trình chín sinh lý vẫn tiếp tục. Người ta gọi quá trình chín tiếp tục sau thu hoạch gọi là chín sau. Trong thời gian chín sau, chúng ở trạng thái ngủ nghỉ. Độ dài của thời gian chín sau tùy thuộc vào đặc điểm của giống. Ví dụ như với nhiều giống lúa, sau khi thu hoạch xong, hạt của chúng không thể nảy mầm 100% vì có một tỷ lệ nhất định chưa chín xong. Sau một thời gian bảo quản nhất định (tùy giống), chúng kết thúc chín sau và sẽ nảy mầm.

#### \* Điều chỉnh trạng thái ngủ nghỉ

Từ việc hiểu biết các nguyên nhân gây ra sự ngủ nghỉ mà ta có thể can thiệp để điều chỉnh sự ngủ nghỉ theo hướng có lợi cho con người. Sự điều chỉnh này có thể theo hai hướng: phá bỏ trạng thái ngủ nghỉ làm nảy mầm gọi là phá ngủ và kéo dài thời kỳ ngủ nghỉ trong kho bảo quản.

- **Phá ngủ:** Để phá ngủ, người ta sử dụng các biện pháp sau đây:

+ Biện pháp cơ giới thường được sử dụng với các loại hạt có vỏ cứng. Người ta chà xát cho mỏng vỏ, ghè nhẹ cho nứt vỏ (không gây thương tổn phôi hạt), hoặc dùng axit ngâm cho mỏng vỏ ngoài... Với củ khoai tây thì có thể làm xây xát lớp vỏ bên ngoài củ. Tuy nhiên, biện pháp cơ giới rất dễ gây thương tổn và dễ dàng cho nấm bệnh xâm nhập.

+ Biện pháp tăng tính thấm cho vỏ hạt và củ như biện pháp xếp lớp: xếp một lớp hạt, một lớp cát ẩm thì sau một thời gian nhất định, tính thấm của hạt tăng lên và hạt có thể nảy mầm. Biện pháp xếp lớp thường được ứng dụng với các hạt có vỏ cứng ở các nước ôn đới như hạt đào, hạt mận... Cũng có thể sử dụng hoá chất để làm tăng tính thấm như axit nitric xử lý cho hạt lúa trước khi gieo, thioure cho lớp vỏ củ khoai tây hoặc một số chất khí xông hơi như  $H_2S$ , etylen clohydrin,  $CCl_4$ ... đều có khả năng tác động đến lớp vỏ làm tăng tính thấm của chúng.

+ Biện pháp phá ngủ quan trọng nhất là sử dụng các chất kích thích sinh trưởng để điều chỉnh sự cân bằng hocmon theo hướng nảy mầm. Người ta thường sử dụng giberelin ( $GA_3$ ) để tăng tỷ lệ  $GA/ABA$ , kích thích nảy mầm. Ví dụ để phá ngủ cho củ khoai tây tạo củ giống trồng thêm vụ khoai tây mới, ta có thể phun hoặc ngâm khoai tây mới thu hoạch với dung dịch  $GA_3$  nồng độ 2 - 5 ppm rồi ủ cho nảy mầm. Nếu ta kết hợp đồng thời vừa điều chỉnh cân bằng hocmon và tính thấm thì hiệu quả phá ngủ sẽ cao hơn. Tập thể các nhà khoa học ở trường Đại học Nông nghiệp I đã nghiên cứu thành công quy trình phá ngủ tổng hợp cho khoai tây đảm bảo sau 7 ngày tỷ lệ nảy mầm đạt 90-100%. Biện pháp này bao gồm các công đoạn: phun  $GA_3$  kết hợp với thioure, sau đó xông hơi bằng  $CS_2$  hoặc  $CCl_4$  trong 3 ngày rồi đem ủ ẩm. Sau 7 ngày có thể đem củ giống nảy mầm trồng lại được.

+ Biện pháp xử lý nhiệt độ thấp cũng có thể kích thích sự nảy mầm của hạt, củ giống. Khi xử lý nhiệt độ thấp, hàm lượng  $GA$  tăng lên và  $ABA$  giảm đi. Ví dụ: Ta có thể xử lý nhiệt độ thấp cho củ giống hành tỏi, loa kèn, lay ơn... trong một thời gian nhất định tùy theo



giống thì chẳng những chúng nảy mầm ngay khi trồng mà sự sinh trưởng của cây rất tốt, rút ngắn thời gian sinh trưởng. Biện pháp này có thể làm cho hoa loa kèn ra hoa sớm vào dịp Tết, tăng hiệu quả kinh tế rất nhiều. Biện pháp bảo quản lạnh hạt giống và củ giống là biện pháp rất có hiệu quả hiện nay.

**- Kéo dài thời kỳ ngủ nghỉ**

Biện pháp kéo dài thời kỳ ngủ nghỉ thường được áp dụng trong việc bảo quản, vì trạng thái ngủ nghỉ là trạng thái bảo quản tốt nhất, ít hao hụt nhất. Người ta sử dụng các chất có tác dụng ức chế nảy mầm như MH (malein hydrazit), MENA (metyl este của  $\alpha$ -NAA )... cho việc bảo quản củ khoai tây, hành tỏi... Có thể phun các chất này trước khi thu hoạch hoặc sau khi thu hoạch.

Chúng ta có thể kéo dài thời kỳ ngủ nghỉ của nông phẩm bằng bảo quản ở nhiệt độ thấp trong tủ lạnh và trong kho lạnh. Nhiệt độ thấp có thể làm chậm sự nảy mầm của hạt trong kho lạnh, nhưng chúng có thể nảy mầm ngay khi gieo ra ruộng.

## TÓM TẮT CHƯƠNG 7

■ Sinh trưởng và phát triển là kết quả hoạt động tổng hợp của tất cả các hoạt động sinh lý xảy ra trong cây. Sinh trưởng và phát triển là hai mặt biến đổi về lượng và biến đổi về chất có quan hệ mật thiết, đan xen nhau được thể hiện trong hai giai đoạn sinh trưởng phát triển dinh dưỡng và sinh trưởng phát triển sinh sản...

■ Nhân tố có ý nghĩa quyết định điều chỉnh quá trình sinh trưởng và phát triển của cây là sự điều chỉnh hormone. Các chất thuộc nhóm kích thích sinh trưởng gồm có auxin, gibberelin, xytokinin..., kích thích sự hình thành và sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng; còn các chất ức chế sinh trưởng gồm axit abxixic, etylen... ức chế sinh trưởng của các cơ quan dinh dưỡng và kích thích sự hình thành và phát triển của các cơ quan sinh sản và dự trữ. Sự cân bằng chung giữa hai tác nhân kích thích và ức chế đó có ý nghĩa rất quan trọng trong điều chỉnh sự phát triển cá thể của cây. Còn cân bằng riêng giữa hai hoặc vài hormone riêng biệt sẽ điều chỉnh từng quá trình sinh trưởng phát triển độc lập. Con người có thể điều chỉnh các cân bằng đó theo hướng có lợi cho mình. Ngày nay, có rất nhiều chất điều hòa sinh trưởng tổng hợp được sử dụng rộng rãi nhằm điều chỉnh quá trình sinh trưởng và phát triển của cây trồng làm tăng năng suất và phẩm chất thu hoạch...

■ Sự sinh trưởng phát triển của toàn cây bắt nguồn từ sự sinh trưởng và phân hóa tế bào. Sự sinh trưởng của tế bào gồm sự phân chia tế bào được hoạt hóa bởi xytokinin, còn sự dẫn tế bào được kích thích bởi auxin và gibberelin. Sự phân hóa của tế bào là sự chuyển tế bào thành các mô chuyên hóa khác nhau. Mỗi một tế bào có một bộ gen (ADN) đầy đủ cho một cơ thể trưởng thành để trong điều kiện thích hợp có thể phát triển thành một cơ thể hoàn chỉnh. Tính toàn năng cùng với khả năng phân hóa và phản phân hóa là cơ sở cho việc nuôi cấy mô tế bào thực vật phục vụ cho việc vi nhân giống cây trồng và các ứng dụng khác.

■ Sự tương quan giữa các cơ quan đang sinh trưởng tạo nên tính toàn vẹn của thực vật. Sự tương quan kích thích xảy ra giữa các cơ quan với nhau như mối quan hệ tương quan kích thích giữa hệ thống rễ và thân lá. Tương quan ức chế biểu thị mối tương quan ức chế giữa các cơ quan với nhau như giữa các cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản hoặc sự ức chế của chồi ngọn lên chồi bên ở hiện tượng ưu thế ngọn. Có hai nguyên nhân là sự cung cấp và cạnh tranh về dinh dưỡng lẫn nhau giữa các cơ quan và sự cung ứng các hormone cần thiết giữa các cơ quan với nhau. Người ta dễ dàng điều chỉnh các mối quan hệ tương quan này theo hướng có lợi cho con người.

■ Sự nảy mầm là khởi đầu cho chu kỳ sống của cây. Trong hạt đang nảy mầm, biến đổi hóa sinh rõ rệt nhất là tăng cường hoạt tính của các enzyme thủy phân để phân hủy các polyme thành các monome phục vụ cho sự nảy mầm. Có hai biến đổi sinh lý đặc trưng: Tăng cường độ hô hấp để cung cấp năng lượng và tăng tổng hợp GA trong

phôi hạt đồng thời giảm hàm lượng ABA trong chúng. Nhiệt độ và nước là hai yếu tố ngoại cảnh quan trọng nhất ảnh hưởng lên nảy mầm của hạt. Ngâm ủ hạt giống là tạo điều kiện kích thích hạt giống nảy mầm.

■ Sự ra hoa của cây là bước ngoặt chuyển từ giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng sang giai đoạn sinh sản. Nhiệt độ thấp và quang chu kỳ thuận lợi là hai yếu tố quan trọng nhất cảm ứng sự ra hoa. Đỉnh sinh trưởng ngọn tiếp nhận tín hiệu nhiệt độ thấp hoặc lá nhận được quang chu kỳ cảm ứng thì trong chúng xuất hiện "hormon ra hoa" truyền đến tất cả các cơ quan trong toàn cây để kích thích sự phân hóa hoa. Theo sự mất cảm của cây với quang chu kỳ mà ta chia thực vật thành cây ngày dài, cây ngày ngắn và cây trung tính. Với quang chu kỳ thì độ dài bóng tối quyết định ra hoa còn thời gian sáng có ý nghĩa định lượng. Có rất nhiều ứng dụng có hiệu quả trong việc điều chỉnh ra hoa của cây trồng bằng hiện tượng xuân hóa và quang chu kỳ.

■ Sự hình thành quả được bắt đầu bằng sự thụ phấn và thụ tinh. Hạt phấn nảy mầm và ống phấn sinh trưởng được là do các chất kích thích có trong hạt phấn và núm nhụy. Nhiệt độ thấp, độ ẩm không khí thấp, mưa nhiều, gió to là điều kiện bất thuận cho sự thụ phấn, thụ tinh nên hạt bị lép, giảm năng suất. Phôi hạt là cơ quan sản sinh ra các phytohormon (IAA, GA) cung cấp cho bầu để kích thích bầu lớn lên thành quả. Quả chỉ được hình thành sau khi thụ tinh và người ta có thể xử lý auxin hoặc GA cho hoa trước khi thụ tinh thì có thể tạo quả không thụ tinh và không có hạt.

■ Sự chín của quả là một quá trình biến đổi hóa sinh và sinh lý sâu sắc và nhanh chóng trong quả gắn liền với các biến đổi về màu sắc, độ mềm, mùi vị... Biến đổi sinh lý đặc trưng là tăng hô hấp bột phát trong quả và thay đổi cân bằng hormon theo hướng giảm auxin và tăng etylen rất nhanh. Về hóa sinh thì xảy ra hàng loạt các biến đổi như phân hủy diệp lục và duy trì carotenoid, phân hủy pectat canxi, chuyển hóa tinh bột, axit hữu cơ, tanin, alcaloit thành đường đơn... Điều chỉnh sự chín của quả theo hướng kìm hãm tốc độ chín bằng xử lý auxin hoặc tăng nhanh sự chín bằng cung cấp etylen (ethrel) và một số chất có hiệu quả sinh lý tương tự etylen...

■ Sự rụng lá, hoa, quả là một phản ứng thích nghi của cây. Các điều kiện ngoại cảnh "stress" như nhiệt độ quá cao và thấp, hạn hoặc úng, sâu bệnh... đều cảm ứng sự rụng. Khi sự rụng được cảm ứng thì bắt đầu xuất hiện tầng rời ở cuống và làm tách rời cơ quan ra khỏi cơ thể. Sự rụng được điều chỉnh bởi cân bằng hormon của auxin/ABA+etylen. Muốn kìm hãm sự rụng thì ta xử lý các chất auxin, còn muốn làm nhanh sự rụng thì ta xử lý ethrel (chất cho etylen)...

■ Trạng thái ngủ nghỉ thường là giai đoạn cuối cùng của đời sống. Nó là một trạng thái và phản ứng thích nghi của cây đối với điều kiện bất thuận cho sinh trưởng cũng như để duy trì nòi giống. Có hai trạng thái ngủ nghỉ: ngủ nghỉ bắt buộc do các điều kiện ngoại cảnh bất thuận gây ra, còn ngủ nghỉ sâu do điều kiện nội tại không cho phép chúng sinh

*trưởng (tích lũy quá nhiều ABA, vỏ hạt, củ không thấm nước, khí và phôi hạt chưa chín xong về sinh lý). Dựa trên các nguyên nhân gây nên ngủ nghỉ, người ta đề xuất các biện pháp xử lý trạng thái ngủ nghỉ có lợi cho con người. Để kéo dài thời kỳ ngủ nghỉ trong bảo quản thì người ta xử lý chất ức chế nảy mầm (MH); còn muốn phá ngủ thì ta có thể sử dụng hàng loạt các biện pháp như xử lý GA, bảo quản lạnh, tác động đến lớp vỏ bọc...*

## CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Quan niệm như thế nào về sinh trưởng và phát triển và mối quan hệ hữu cơ giữa hai quá trình đó trong cây? Nêu nguyên tắc chung điều chỉnh sinh trưởng và phát triển của các cây rau ăn lá và cây hòa thảo?
2. Hãy phân biệt phytohormon và chất điều hòa sinh trưởng nói chung và chất điều hòa sinh trưởng tổng hợp? Cho ví dụ.
3. Hãy nêu vai trò sinh lý của các phytohormon đối với quá trình sinh trưởng, phát triển của cây (auxin, gibberelin, xytokinin, axit abxixic và etylen)?
4. Hãy trình bày các quan điểm về cân bằng hocmon chung diễn ra trong đời sống của cây và nêu ý nghĩa của sự cân bằng hocmon chung trong quá trình phát triển cá thể của thực vật?
5. Sự cân bằng hocmon riêng là gì? Cho các ví dụ cụ thể về cân bằng hocmon riêng diễn ra trong cây. Hiểu biết cân bằng riêng có ý nghĩa gì trong sản xuất?
6. Hãy nêu các nguyên tắc ứng dụng chất điều hòa sinh trưởng ví các ứng dụng cụ thể của các chất điều hòa sinh trưởng trong sản xuất?
7. Hãy nêu lên các đặc điểm và các điều kiện cần cho các giai đoạn sinh trưởng của tế bào (giai đoạn phân chia và giai đoạn dãn). Biện pháp nào hữu hiệu điều chỉnh cây trồng thông qua điều chỉnh sự sinh trưởng của tế bào?
8. Sự phân hóa, phản phân hóa và tính toàn năng của tế bào là gì? Ý nghĩa của các đặc tính này đối với sự sinh trưởng và phát triển của cây?
9. Có một mẫu mô cây trồng quý hiếm, muốn nhân nhanh nó trong ống nghiệm thì phải tiến hành như thế nào và cần điều kiện gì ?
10. Hãy cho ví dụ cụ thể về tương quan kích thích và tương quan ức chế trong cây và phân tích các nguyên nhân gây ra các tương quan đó trong cây. Người ta điều chỉnh các tương quan đó trong sản xuất như thế nào thì tốt nhất?
11. Nêu những biến đổi sinh lý và hóa sinh đặc trưng của quá trình nảy mầm của hạt. Biện pháp điều chỉnh sự nảy mầm của hạt trong sản xuất?
12. Hãy trình bày hiện tượng xuân hóa đối với cây trồng và ý nghĩa của nó?

13. Hãy nêu các quan điểm về quang chu kỳ đối với cây và ứng dụng quang chu kỳ trong sản xuất?
14. Các điều kiện nội tại và ngoại cảnh ảnh hưởng đến thụ phấn và thụ tinh? Hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong sản xuất?
15. Vai trò điều chỉnh của hormone sản sinh từ phôi hạt trong sự sinh trưởng của quả? Nguyên tắc và biện pháp tạo quả không hạt?
16. Những biến đổi sinh lý và sinh hóa đặc trưng cho quá trình chín của quả. Biện pháp điều chỉnh sự chín của quả?
17. Cơ sở giải phẫu và sinh lý của sự rụng lá, hoa quả? Các biện pháp điều chỉnh sự rụng có lợi cho con người?
18. Có mấy loại ngủ nghỉ và nguyên nhân gây ra sự ngủ nghỉ đó? Nêu các biện pháp điều chỉnh sự ngủ nghỉ trong sản xuất?
19. Sự hoá già của cơ quan và của toàn cây, bản chất và biện pháp điều chỉnh sự hoá già theo hướng có lợi cho con người?

## CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM

- Quan niệm chính xác thế nào là sự sinh trưởng của cây:  
A. Sự tăng về kích thước tế bào và cơ quan      B. Sự tăng về sinh khối TB và cơ quan  
C. Sự tăng khối lượng tế bào và cơ quan      D. Sự tăng về lượng không thuận nghịch
- Biến đổi nào xảy ra trong tế bào, mô và toàn cây thuộc phạm trù phát triển của thực vật:  
A. Biến đổi về chất      B. Biến đổi về chất có thay đổi hình thái  
C. Biến đổi về chất có thay đổi về chức năng      D. Quan điểm khác
- Sự biến đổi nào sau đây không thể xem là sự sinh trưởng đích thực:  
A. Sự phân chia tế bào      B. Sự nảy mầm của hạt  
C. Sự tăng diện tích lá      D. Sự vươn cao của cây
- Sự biến đổi nào sau đây không thể xem là sự phát triển đích thực:  
A. Sự phân hóa tế bào thành các mô      B. Sự nảy mầm của hạt  
C. Sự ra hoa      D. Sự nảy lộc
- Sự sinh trưởng của cây xảy ra vào giai đoạn nào trong đời sống của cây:  
A. Giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng      B. Giai đoạn hình thành hoa  
C. Giai đoạn già chín      D. Không tán thành
- Các biểu hiện sinh trưởng xảy ra mạnh mẽ nhất vào giai đoạn nào:  
A. Giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng      B. Giai đoạn hình thành hoa  
C. Giai đoạn già chín      D. Không tán thành
- Sự phát triển của cây xảy ra vào giai đoạn nào trong đời sống của cây:  
A. Giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng      B. Giai đoạn hình thành hoa  
C. Giai đoạn già chín      D. Không tán thành
- Các biểu hiện phát triển xảy ra mạnh mẽ nhất vào giai đoạn nào:  
A. Giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng      B. Giai đoạn hình thành hoa  
C. Giai đoạn già chín      D. Không tán thành
- Quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển:  
A. Độc lập      B. Tương hỗ  
C. Đan xen, lồng ghép      D. Song song
- Với cây trồng lấy hạt như lúa, mô hình điều chỉnh nào có lợi nhất?  
A. Kích thích sinh trưởng thân lá, ức chế hình thành hoa  
B. Kích thích sinh trưởng thân lá rồi kích thích hình thành hoa  
C. Ức chế sinh trưởng thân lá để kích thích hình thành hoa  
D. Ức chế thân lá và ức chế hình thành hoa
- Với các loại rau lấy thân lá, mô hình điều chỉnh nào có lợi nhất?  
A. Kích thích sinh trưởng thân lá, ức chế hình thành hoa  
B. Kích thích sinh trưởng thân lá rồi kích thích hình thành hoa  
C. Ức chế sinh trưởng thân lá để kích thích hình thành hoa  
D. Ức chế thân lá và ức chế hình thành hoa
- Cây hàng năm có đặc điểm gì:  
A. Chu kỳ sống kéo dài 12 tháng      B. Chu kỳ sống ít hơn 12 tháng  
C. Chu kỳ sống gối sang năm sau      D. Chu kỳ sống kết thúc trong năm đó
- Cây 2 năm có đặc điểm gì:  
A. Chu kỳ sống kéo dài 24 tháng      B. Chu kỳ sống ít hơn 24 tháng  
C. Chu kỳ sống gối sang năm sau      D. Chu kỳ sống kết thúc trong năm đó

14. Cây một đời quả có đặc điểm gì:  
 A. Ra quả 1 năm một lần  
 B. Ra quả nhiều năm một lần  
 C. Ra quả cách năm  
 D. Ra quả chỉ 1 lần rồi chết
15. Cây nhiều đời quả có đặc điểm gì:  
 A. Ra quả nhiều lần trong năm  
 B. Ra quả nhiều năm một lần  
 C. Ra quả cách năm  
 D. Ra quả nhiều lần
16. Chất điều hòa sinh trưởng thuộc loại nào:  
 A. Chất dinh dưỡng cho cây  
 B. Chất kích thích sinh học  
 C. Chất xúc tác sinh học  
 D. Chất có hoạt tính sinh học
17. Các phytohormon có đặc điểm gì đặc trưng:  
 A. Điều hòa sinh trưởng và phát triển  
 B. Kích thích sinh trưởng  
 C. Ức chế quá trình sinh trưởng  
 D. Chỉ được tổng hợp trong cây
18. Các chất điều hòa sinh trưởng tổng hợp có đặc điểm gì đặc trưng:  
 A. Điều hòa sinh trưởng và phát triển  
 B. Kích thích sinh trưởng  
 C. Ức chế quá trình sinh trưởng  
 D. Không được tổng hợp trong cây
19. Các phytohormon phân biệt với các chất ĐHST tổng hợp ở điểm nào:  
 A. Hoạt tính sinh lý  
 B. Nguồn gốc phát sinh  
 C. Khả năng kích thích  
 D. Khả năng ức chế
20. Chất nào không phải là chất kích thích sinh trưởng:  
 A. GA<sub>3</sub>  
 B. ABA  
 C. 2,4D  
 D. BA
21. Chất nào không phải là chất ức chế sinh trưởng:  
 A. CEPA  
 B. MH  
 C. CCC  
 D. 2,4D
22. Cơ quan chủ yếu tổng hợp auxin  
 A. Rễ  
 B. Lá  
 C. Hoa  
 D. Chồi ngọn
23. Cơ quan chủ yếu tổng hợp gibberelin  
 A. Rễ  
 B. Lá  
 C. Hoa  
 D. Chồi ngọn
24. Cơ quan chủ yếu tổng hợp xytokinin  
 A. Rễ  
 B. Lá  
 C. Hoa  
 D. Chồi ngọn
25. Cơ quan chủ yếu tổng hợp ABA  
 A. Rễ  
 B. Lá  
 C. Hoa  
 D. Chồi ngọn
26. Etylen được hình thành chủ yếu ở:  
 A. Cơ quan non  
 B. Cơ quan trưởng thành  
 C. Cơ quan đang chín  
 D. Cơ quan sinh sản
27. Auxin được tổng hợp tại cơ quan này:  
 A. Chồi ngọn  
 B. Lá non  
 C. Phôi hạt  
 D. Ý khác
28. Đặc trưng điều chỉnh nào thuộc về vai trò của auxin  
 A. Hình thành rễ  
 B. Hình thành chồi  
 C. Hình thành hoa  
 D. Hình thành thân
29. Đặc trưng điều chỉnh nào thuộc về vai trò của gibberelin  
 A. Hình thành rễ  
 B. Hình thành chồi  
 C. Hình thành hoa  
 D. Hình thành thân
30. Đặc trưng điều chỉnh nào thuộc về vai trò của xytokinin  
 A. Hình thành rễ  
 B. Hình thành chồi  
 C. Hình thành hoa  
 D. Hình thành thân
31. Đặc trưng điều chỉnh nào thuộc về ABA?

- A. Sự chín  
C. Sự ra hoa
- B. Sự già hóa  
D. Hình thành quả
32. Đặc trưng điều chỉnh nào thuộc về etylen?  
A. Sự chín  
C. Sự ra hoa
- B. Sự già hóa  
D. Hình thành quả
33. Auxin trong cây được vận chuyển chủ yếu theo hướng nào:  
A. Hướng ngọn  
C. Hướng ngang
- B. Hướng gốc  
D. Không phân cực
34. Giberelin trong cây được vận chuyển chủ yếu theo hướng nào:  
A. Hướng ngọn  
C. Hướng ngang
- B. Hướng gốc  
D. Không phân cực
35. Xytokinin trong cây được vận chuyển chủ yếu theo hướng nào:  
A. Hướng ngọn  
C. Hướng ngang
- B. Hướng gốc  
D. Không phân cực
36. Trong quá trình dẫn của tế bào để tăng kích thước, vai trò quyết định của auxin là:  
A. Hoạt hóa tổng hợp xelulase  
C. Hoạt hóa hút nước thẩm thấu
- B. Hoạt hóa bơm  $H^+$   
D. Hoạt hóa tổng hợp protein
37. Để tế bào dẫn được khi có mặt của auxin thì quá trình nào diễn ra trước tiên:  
A. Phân hủy thành tế bào  
C. Phân hủy pectin
- B. phân hủy xelulose  
D. Phân hủy các cầu nối ngang
38. Cơ quan nào có khả năng kéo dài tuổi thọ của cây:  
A. Rễ  
B. Thân  
C. Lá  
D. Hoa
39. Cơ quan nào có khả năng rút ngắn tuổi thọ của cây:  
A. Rễ  
B. Thân  
C. Lá  
D. Hoa
40. Auxin không có khả năng điều chỉnh quá trình này:  
A. Hình thành lá  
B. Hình thành hoa  
C. Hình thành quả  
D. Hình thành rễ
41. Sự hình thành rễ bất định được kích thích bởi hocmon này:  
A. BA  
B. ABA  
C. IAA  
D. GA
42. Tính hướng quang của cây được điều chỉnh bởi hocmon này:  
A. GA  
B. NAA  
C. IAA  
D. Xytokinin
43. Khi chiếu ánh sáng một phía lên cơ quan, sự phân cực nào 2 phía của cơ quan không có ý nghĩa gây nên quang hướng động:  
A. Ánh sáng  
B. Điện tích  
C. Giberelin  
D. Auxin
44. Để kéo dài thời gian bảo quản của quả tươi, phun chất nào là có hiệu quả nhất:  
A. CEPA  
B. ABA  
C. GA3  
D. IAA
45. Sự biến đổi nào xảy ra trong quá trình chín của quả:  
A. Tăng auxin giảm etylen  
C. Tăng etylen tăng auxin
- B. Tăng etylen giảm auxin  
D. Giảm etylen giảm auxin
46. Để tăng hệ số nhân giống trong ống nghiệm, ta cần sử dụng chất nào:  
A. IAA  
B. BA  
C. GA  
D. ABA
46. Để kích thích sự ra rễ của chồi trong ống nghiệm, ta cần sử dụng chất nào:  
A. IAA  
B. BA  
C. GA  
D. ABA
47. Chất nào được sử dụng để kích thích sự ra hoa trái vụ cho dứa:  
A. Etylen  
B. Ethrel  
C. IAA  
D. ABA
48. Khi loại trừ ưu thế ngọn bằng ngắt chồi ngọn, chồi bên sinh trưởng là do:  
A. Tăng IAA  
B. Giảm IAA  
C. Tăng GA  
D. Giảm chất ức chế



49. Tác dụng sinh lý nào là đặc trưng nhất của giberelin đối với cây:
- A. Kích thích nảy mầm  
B. Kích thích tăng trưởng chiều cao cây  
C. Kích thích ra hoa  
D. Kích thích phân hóa giới tính
50. Vai trò sinh lý quan trọng nhất của GA trong quá trình nảy mầm của hạt là:
- A. Kích thích hình thành enzyme thủy phân  
B. Kích thích hoạt tính enzyme thủy phân  
C. Kích thích giải phóng enzyme thủy phân  
D. Quan điểm khác
51. Tên gọi nào của xytokinin là không phù hợp:
- A. Hocmon phân chia tế bào  
B. Hocmon hình thành chồi  
C. Hocmon nảy mầm  
D. Hocmon trẻ hóa
52. Xytokinin có khả năng kéo dài tuổi thọ của các cơ quan trong cây chủ yếu do:
- A. Kích thích tổng hợp diệp lục  
B. Kích thích tổng hợp axit nucleic  
C. Kìm hãm quá trình thủy phân  
D. Quan điểm khác
53. Tên gọi nào của axit abxixic (ABA) là không có tính đặc trưng:
- A. Hocmon hóa già  
B. Hocmon rụng  
C. Hocmon “stress”  
D. Hocmon ngủ nghỉ
54. ABA được tích lũy nhiều nhất ở bộ phận nào của cây:
- A. Rễ  
B. Lá  
C. Hoa quả  
D. Cơ quan đang ngủ
55. Hiệu quả đặc trưng nhất của etylen đối với cây là gì:
- A. Hoạt hóa sự hình thành rễ bất định  
B. Hoạt hóa sự chín  
C. Hoạt hóa sự rụng  
D. Hoạt hóa sự hình thành hoa cái
56. Đặc trưng về phương thức vận chuyển của etylen trong cây là:
- A. Theo mạch floem  
B. Theo mạch xylem  
C. Thẩm thấu  
D. Khuếch tán
57. Tác dụng chung nhất của các retardant đối với cây là:
- A. Ức chế sự nảy mầm  
B. Ức chế sinh trưởng chiều cao  
C. Tăng khả năng chống chịu  
D. Tăng hoạt động quang hợp
58. Chất nào có tác dụng kích thích sự tiết nhựa mủ của cao su:
- A. MH  
B. CEPA  
C. TIBA  
D. CCC
59. Chất nào có khả năng chống lốp đổ cho các cây hòa thảo:
- A. MH  
B. CEPA  
C. TIBA  
D. CCC
60. Chất nào có thể làm rụng lá đậu tọng trước khi thu hoạch:
- A. MH  
B. CEPA  
C. TIBA  
D. CCC
61. Chất nào có thể ứng dụng cho việc bảo quản khoai tây, hành tỏi sau thu hoạch:
- A. MH  
B. CEPA  
C. TIBA  
D. CCC
62. Cân bằng hocmon chung được thiết lập giữa các nhóm chất:
- A. Giữa các chất kích thích sinh trưởng  
B. Giữa các chất ức chế sinh trưởng  
C. Giữa các chất kích thích và chất ức chế  
D. Tùy thuộc vào cây
63. Cân bằng riêng là cân bằng giữa một số hocmon có tác dụng điều chỉnh:
- A. Một hoạt động sinh lý nào đó  
B. Một biến đổi phát sinh hình thái nào đó  
C. Một số hoạt động sinh lý  
D. Một số biến đổi phát sinh hình thái
64. Khi nào thì cây chuyển giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng sang sinh trưởng sinh thực:
- A. Tác nhân kích thích lớn hơn ức chế  
B. Tác nhân kích thích nhỏ hơn ức chế  
C. Tác nhân kích thích cân bằng ức chế  
D. Tùy loại thực vật
65. Cân bằng hocmon nào chỉ có các chất kích thích sinh trưởng;
- A. Ưu thế ngọn  
B. Sự chín của quả  
C. Hóa già và hóa trẻ  
D. Sự rụng
66. Cân bằng hocmon nào được điều chỉnh bởi 3 hocmon sinh trưởng:

- A. Ưu thế ngọn  
C. Hóa già và hóa trẻ
67. Để kích thích sự ra rễ của cành giâm, phương pháp xử lý auxin nào có hiệu quả nhất:  
A. Xử lý dung dịch auxin nồng độ cao, thời gian nhanh  
B. Xử lý dung dịch auxin nồng độ loãng, thời gian lâu  
C. Phun dung dịch loãng lên lá  
D. Xử lý auxin dạng bột
68. Auxin không được sử dụng vào mục đích này:  
A. Phòng ngừa rụng quả  
B. Điều chỉnh thời gian chín của quả  
C. Điều chỉnh ra hoa  
D. Điều chỉnh hình thành quả
69. Cân bằng hormone nào quyết định ưu thế ngọn?  
A. XYT./GA  
B. IAA/ABA  
C. IAA/XYT  
D. IAA/GA
70. Sự rụng lá được điều chỉnh bởi cân bằng:  
A. GA/ABA  
B. IAA/ABA  
C. IAA/Etylen  
D. Quan điểm khác
71. Sự chín của quả được điều chỉnh bởi cân bằng:  
A. IAA/Etylen  
B. GA/Etylen  
C. XYT/ Etylen  
D. ABA/Etylen
72. Sự già hóa của cơ quan và toàn cây được điều chỉnh chủ yếu bởi:  
A. Tăng etylen  
B. Tăng GA  
C. Tăng IAA  
D. Tăng ABA
73. Cân bằng hormone nào điều chỉnh trạng thái ngủ nghỉ và nảy mầm?  
A. ABA/IAA  
B. ABA/XYT  
C. ABA/GA  
D. ABA/Etylen
74. Cân bằng hormone nào quyết định phân hóa giới tính của cây:  
A. XYT./GA  
B. Etylen/GA  
C. IAA/GA  
D. Không tán thành
75. Cân bằng hormone nào không liên quan đến phân hóa giới tính của cây:  
A. XYT./GA  
B. Etylen/GA  
C. IAA/GA  
D. GA/XYT + Etylen
76. Cân bằng hormone nào quyết định sự phân hóa chồi và rễ:  
A. XYT./GA  
B. IAA/ABA  
C. IAA/XYT  
D. IAA/GA
77. Cân bằng hormone nào quyết định già hóa hay trẻ hóa:  
A. XYT./GA  
B. XYT/ABA  
C. IAA/XYT  
D. XYT/Etylen
78. Trong giai đoạn phân chia tế bào, quá trình nào diễn ra ưu thế:  
A. Tăng số lượng bào  
B. Tăng kích thước TB  
C. Tăng thể tích TB  
D. Tăng khối lượng chất nguyên sinh
79. Trong giai đoạn dẫn của tế bào, quá trình nào không có ý nghĩa nhiều:  
A. Tăng kích thước tế bào  
B. Tăng kích thước nhân  
C. Tăng kích thước không bào  
D. Tăng kích thước thành tế bào
80. Biện pháp rút nước phơi ruộng để hạn chế chiều cao cây lúa nhằm mục đích:  
A. Kìm hãm sự phân chia tế bào  
B. Kìm hãm sự dẫn tế bào  
C. Kìm hãm tăng thể tích TB  
D. Kìm hãm tăng thẩm thấu
- 81a. Sự phân hóa chức năng của tế bào diễn ra khi:  
A. Tế bào phân sinh  
B. Kết thúc phân chia  
C. TB đang dẫn  
D. TB kết thúc dẫn
- 81b. Sự phản phân hóa chức năng của tế bào diễn ra khi:  
A. Tế bào phân sinh  
B. Kết thúc phân chia  
C. TB đang dẫn  
D. TB kết thúc dẫn
82. Đặc tính nào của tế bào có ý nghĩa quyết định cho kỹ thuật nuôi cấy mô tế bào?  
A. TB có khả năng phân chia  
B. TB có khả năng phản phân hóa  
C. TB có khả năng phản phân hóa  
D. TB có tính toàn năng.
83. Giai đoạn nào thuộc phạm trù sinh trưởng của tế bào:

- A. Giai đoạn phân chia tế bào  
B. Giai đoạn dẫn của tế bào  
C. Giai đoạn phân hóa tế bào  
D. Quan điểm khác
84. Giai đoạn nào thuộc phạm trù phát triển của tế bào:  
A. Giai đoạn phân chia tế bào  
B. Giai đoạn dẫn của tế bào  
C. Giai đoạn phân hóa tế bào  
D. Quan điểm khác
85. Điều kiện ngoại cảnh cần thiết nhất cho sự dẫn của tế bào là:  
A. Nhiệt độ  
B. Nước  
C. Ánh sáng  
D. Chất khoáng
86. Điều kiện cần thiết nhất cho sự phân chia tế bào là:  
A. Nhiệt độ thích hợp  
B. Có Xytokinin  
C. Nước đầy đủ  
D. Có Giberelin
87. Quá trình dẫn của tế bào cần thiết hocmon nào kích thích:  
A. Auxin  
B. Xytokinin  
C. Giberelin  
D. Không tán thành
88. Trong nuôi cấy mô, việc điều chỉnh tỷ lệ hocmon nào là có ý nghĩa nhất:  
A. Auxin/GA  
B. Auxin/Xytokinin  
C. GA/Xytokinin  
D. Tùy loại mô
89. Nuôi cấy mô tế bào thực vật không ứng dụng vào mục đích này:  
A. Tạo giống mới  
B. Cải lương giống  
C. Thích ứng giống  
D. Nhân giống
90. Khi sử dụng GA để cho lúa trở thoát trong sản xuất hạt giống lúa lai, người ta lợi dụng hiệu quả sinh lý nào của GA:  
A. Kích thích sự phân chia tế bào  
B. Kích thích sự dẫn tế bào  
C. Kích thích sự thụ phấn thụ tinh  
D. Kích thích sự hình thành hoa
91. Các hợp chất xytokinin được ứng dụng vào mục đích gì hiệu quả nhất :  
A. Làm trẻ hóa  
B. Đậu quả  
C. Đẻ nhánh  
D. Hình thành nhiều chồi
92. , Tương quan nào là tương quan kích thích?  
A. Chồi ngọn và chồi bên  
B. Thân lá và hoa quả  
C. Rễ và thân lá  
D. Rễ chính và rễ phụ
93. Tương quan nào là tương quan ức chế?  
A. Rễ và lá  
B. Rễ và chồi  
C. Rễ và thân  
D. Rễ và hoa
94. Nguyên nhân nào gây nên tương quan sinh trưởng?  
A. Hocmon  
B. Dinh dưỡng  
C. Sinh sản  
D. Ý kiến khác
95. Từ ngọn xuống gốc, hiện tượng ưu thế ngọn sẽ là:  
A. Tăng  
B. Giảm  
C. Không tăng  
D. Tùy thuộc cây
96. Người làm vườn sử dụng cái kéo cắt cây nhằm mục đích chính là :  
A. Tỉa bớt cành  
B. Giảm diện tích lá  
C. Giảm chiều cao  
D. Loại ưu thế ngọn
97. Khi cây hình thành cơ quan sinh sản thì thân lá ngừng sinh trưởng chủ yếu vì:  
A. Thiếu các chất dinh dưỡng  
B. Không hình thành được các chất kích thích sinh trưởng  
C. Sản sinh quá nhiều chất ức chế sinh trưởng  
D. Sản sinh quá nhiều Axit abxixic
98. Biện pháp đảo quát có thể điều chỉnh thời gian ra quả trong dịp Tết là do:  
A. Hạn chế hút đạm  
B. Hạn chế hút nước  
C. Hạn chế nguồn xytokinin từ rễ  
D. Quan điểm khác
99. Biện pháp cắt đốn đối với cây ăn quả, cây công nghiệp, cây cảnh dựa vào mối tương quan sinh trưởng nào:  
A. Hệ thống rễ và thân lá  
B. Hiện tượng ưu thế ngọn

- C. Cơ quan dinh dưỡng và cơ quan sinh sản      D. Tùy thuộc loại cây trồng
100. Cơ quan nào tiếp nhận nhiệt độ xuân hóa?  
 A. Rễ      B. Thân      C. Lá      D. Chồi
101. Xử lý nhiệt độ thấp cho củ giống loa kèn nhằm mục đích chủ yếu là gì:  
 A. Phá ngủ cho củ giống      B. Tăng cường sinh trưởng  
 C. Rút ngắn thời gian sinh trưởng      D. Điều chỉnh thời gian ra hoa
102. Khoảng nhiệt độ tối ưu cho xử lý xuân hóa của cây trồng vào khoảng:  
 A. 0 – 5°C      B. 5 – 10°C      C. 10 – 15°C      D. Tùy cây trồng
103. Với các cây lấy hạt, xử lý nhiệt độ thấp vào giai đoạn nào là có hiệu quả nhất:  
 A. Hạt giống      B. Nảy mầm      C. Cây con      D. Tùy cây trồng
104. Thời gian sáng trong quang chu kỳ có vai trò gì đối với sự ra hoa?  
 A. Tạo nên hoa      B. Cảm ứng ra hoa  
 C. Tăng số lượng hoa      D. Tăng chất lượng hoa
105. Thời gian tối trong quang chu kỳ có vai trò gì đối với sự ra hoa?  
 A. Tạo nên hoa      B. Cảm ứng ra hoa  
 C. Tăng số lượng hoa      D. Tăng chất lượng hoa
106. Hiểu biết quang chu kỳ không ứng dụng vào mục đích này:  
 A. Nhập nội      B. Lai giống  
 C. Bố trí trồng xen      D. Bố trí thời vụ
107. Cơ quan tiếp nhận quang chu kỳ của cây là:  
 A. Rễ      B. Thân      C. Lá      D. Chồi ngọn
108. Số lượng quang chu kỳ cảm ứng tối thiểu để có thể ra hoa được của các thực vật mẫn cảm quang chu kỳ là bao nhiêu:  
 A. 1 - 2      B. 2 - 5      C. 5 - 10      D. Tùy thuộc giống
109. Đối với cây ngày ngắn, quang gián đoạn vào ban đêm có hiệu quả nhất là:  
 A. Kích thích sự ra hoa      B. Ức chế sự ra hoa  
 C. Kéo dài thời gian ra hoa      D. Không ra hoa
110. Đối với cây ngày dài, quang gián đoạn vào ban đêm có hiệu quả nhất là:  
 A. Kích thích sự ra hoa      B. Ức chế sự ra hoa  
 C. Kéo dài thời gian ra hoa      D. Không ảnh hưởng
111. Nhân tố nào điều khiển chính sự ra hoa trong phản ứng quang chu kỳ:  
 A. Phytochomon      B. Phytochrom      C. P660      D. P730
112. Loại cây trồng nào khi nhập nội giống không cần phải quan tâm đến quang chu kỳ:  
 A. Cây lấy thân lá      B. Cây lấy củ  
 C. Cây lấy hạt      D. Cây lấy hoa
113. Cây ngày ngắn là loại cây:  
 A. Có thời gian sinh trưởng ngắn      B. Có thời gian chiếu sáng trong ngày ngắn  
 C. Có thời gian tối trong ngày dài      D. Thời gian sáng ít hơn thời gian tối hạn
114. Cây ngày dài là loại cây:  
 A. Có thời gian sinh trưởng dài      B. Có thời gian chiếu sáng trong ngày dài  
 C. Có thời gian tối trong ngày ngắn      D. Thời gian sáng lớn hơn thời gian tối hạn
115. Khi gặp quang chu kỳ cảm ứng, chất ra hoa được tạo ra trong lá vận chuyển theo hướng nào:  
 A. Vận chuyển xuống rễ      B. Vận chuyển sang các cành khác  
 C. Vận chuyển đến mô phân sinh cành, ngọn      D. Vận chuyển lên ngọn
116. Quá trình nào sau đây không có sự điều chỉnh của phytochrom:

- A. Quang chu kỳ      B. Quang hợp      C. Quang hướng động      D. Quang nảy mầm
117. Phytochrom là loại chất nào:  
 A. Một sắc tố      B. Một protein      C. Một phytohocmon      D. Một chromoprotein
118. Quang phổ hấp thụ của phytochrom ở vùng ánh sáng nào:  
 A. Đỏ      B. Xanh      C. Cuối đỏ      D. Ý khác
119. Đối với cây ngày ngắn thì công thức chiếu sáng nào sẽ ra hoa:  
 A. Đỏ      B. Cuối đỏ      C. Cuối đỏ - Đỏ      D. Đỏ-Cuối đỏ-Đỏ
119. Đối với cây ngày dài thì công thức chiếu sáng nào sẽ ra hoa:  
 A. Đỏ      B. Cuối đỏ      C. Đỏ – Cuối đỏ      D. Cuối đỏ-Đỏ-Cuối đỏ
120. Phản ứng biến đổi nào của phytochrom là nhanh nhất:  
 A. P730--→P660 (Ban ngày)      B. P730--→P660 (Ban đêm)  
 C. P660--→P730 (Ban ngày)      D. P660--→P730 (Ban đêm)
121. Cây ngày ngắn ra hoa được khi chiếu sáng quang chu kỳ ngày ngắn là vì:  
 A. Tích lũy P730      B. Phân hủy P730  
 C. Chuyển hóa P730 thành P660      D. Chuyển hóa P660 thành P730
122. Cây ngày dài ra hoa được khi chiếu sáng quang chu kỳ ngày dài là vì:  
 A. Tích lũy P660      B. Phân hủy P660  
 C. Chuyển hóa P730 thành P660      D. Chuyển hóa P660 thành P730
123. Khi thực hiện quang gián đoạn với cây ngày ngắn thì Phytochrom chủ yếu ở dạng nào:  
 A. P730      B. P660      C. Cả hai dạng      D. Ý khác
125. Khi hạt nảy mầm thì quá trình nào diễn ra mạnh nhất :  
 A. Quá trình phân giải      B. Quá trình tổng hợp  
 C. Quá trình thủy phân      D. Tùy loại hạt
126. Với hạt lúa nảy mầm thì hoạt tính của enzyme thủy phân nào mạnh nhất:  
 A. Amilase      B. Protease      C. Lipase      D. Nuclease
127. Với hạt đậu tương nảy mầm thì hoạt tính của enzyme thủy phân nào mạnh nhất:  
 A. Amilase      B. Protease      C. Lipase      D. Nuclease
128. Với hạt vừng nảy mầm thì hoạt tính của enzyme thủy phân nào mạnh nhất:  
 A. Amilase      B. Protease      C. Lipase      D. Nuclease
129. Hoạt động sinh lý nào xảy ra đặc trưng nhất lúc nảy mầm:  
 A. Trao đổi nước      B. Hô hấp      C. Biến đổi hocmon      D. Quang hợp
130. Điều kiện ngoại cảnh nào ít ảnh hưởng nhất đến sự nảy mầm của hạt:  
 A. Nước      B. Ánh sáng      C. Nhiệt độ      D. Hàm lượng O<sub>2</sub>
131. Trong sự nảy mầm của các hạt nhạy cảm với ánh sáng thì :  
 A. Ánh sáng đỏ kích thích      B. Ánh sáng đỏ ức chế  
 C. Ánh sáng cuối đỏ kích thích      D. Ánh sáng cuối đỏ ức chế
132. Một số hạt khi vùi sâu dưới đất không thể nảy mầm được vì:  
 A. Tích lũy nhiều P730      B. Tích lũy nhiều P660  
 C. Không đủ P730      D. Không đủ P660
133. Khi đưa lên khỏi mặt đất tiếp xúc ánh sáng, hạt nảy mầm ngay vì:  
 A. P730 chuyển hóa P660      B. P660 chuyển hóa thành P730  
 C. Chuyển hóa thuận nghịch 2 dạng P      D. Ý khác
134. Một số hạt khi ở dưới tán rừng rậm không thể nảy mầm được vì:  
 A. Tích lũy quá nhiều P730      B. Tích lũy quá nhiều P660  
 C. Tích lũy quá ít P730      D. Tích lũy quá ít P660

135. Sau nạn cháy rừng, tiếp xúc ánh sáng, hạt nảy mầm ngay vì:  
 A. P730 chuyển hóa P660  
 B. P660 chuyển hóa thành P730  
 C. Chuyển hóa thuận nghịch 2 dạng P  
 D. Ý khác
136. Trong quá trình nảy mầm của hạt hòa thảo, GA được tổng hợp ở bộ phận nào của hạt:  
 A. Lớp aleuron  
 B. Phôi hạt  
 C. Nội nhũ  
 D. Ý khác
137. Quả hình thành được sau khi thụ tinh là do:  
 A. Auxin từ vòi nhụy  
 B. Auxin trong phôi hạt  
 C. Auxin từ bầu nhụy  
 D. Auxin trong cây vận chuyển đến bầu
138. Vai trò của auxin trong quá trình thụ tinh là:  
 A. Kích thích hạt phấn nảy mầm  
 B. Kích thích ống phấn sinh trưởng  
 C. Kích thích sự hình thành giao tử  
 D. Ý kiến khác
140. Phytohormon nào quyết định sự sinh trưởng của quả sau thụ tinh:  
 A. Auxin được tổng hợp trong phôi hạt  
 B. Xytokinin được tổng hợp trong phôi hạt  
 C. Giberelin được tổng hợp trong phôi hạt  
 D. Tùy loại quả
141. Hình dạng khác nhau của các quả trên một cây được quy định bởi:  
 A. Hàm lượng auxin nội sinh  
 B. Hàm lượng giberelin nội sinh  
 C. Hàm lượng xytokinin nội sinh  
 D. Hướng vận chuyển phytohormon
142. Để tạo quả không hạt, cần xử lý auxin khi:  
 A. Hoa chưa nở  
 B. Hoa nở  
 C. Thụ tinh xong  
 D. Hoa nở chưa thụ tinh
143. Nguyên nhân nào sau đây không có ý nghĩa trong việc hình thành quả không hạt trong tự nhiên:  
 A. Cây tam bội  
 B. Hàm lượng auxin nội sinh cao  
 C. Hạt phấn kém sức sống  
 D. Phôi không phát triển sau thụ tinh
144. Với đa số cây trồng, để tạo quả không hạt ta xử lý hormone nào:  
 A. Auxin  
 B. Giberelin  
 C. Xytokinin  
 D. Etylen
45. . Biến đổi sinh lý đặc trưng nhất khi quả chín là:  
 A. Sắc tố  
 B. Hô hấp  
 C. Cân bằng hormone  
 D. Quang hợp
146. Khi quả chín, có sự biến đổi nhanh chóng từ vị chua thành ngọt là do:  
 A. Tinh bột thành đường  
 B. Axit hữu cơ thành đường  
 C. Tanin thành đường  
 D. Không tán thành
147. Vị ngọt của quả chuối lúc chín chủ yếu do quá trình biến đổi nào:  
 A. Tinh bột thành đường  
 B. Axit hữu cơ thành đường  
 C. Tanin thành đường  
 D. Không tán thành
148. Vị ngọt của quả cam lúc chín chủ yếu do quá trình biến đổi nào:  
 A. Tinh bột thành đường  
 B. Axit hữu cơ thành đường  
 C. Tanin thành đường  
 D. Không tán thành
149. Vị ngọt của quả hồng xiêm lúc chín chủ yếu do quá trình biến đổi nào:  
 A. Tinh bột thành đường  
 B. Axit hữu cơ thành đường  
 C. Tanin thành đường  
 D. Không tán thành
150. Độ mềm của quả khi chín là do quá trình biến đổi nào quyết định:  
 A. Phân hủy pectin  
 B. Phân hủy xelulose  
 C. Phân hủy hemixelulose  
 D. Phân hủy protopectin
151. Biến đổi màu sắc quả lúc chín do nguyên nhân nào:

- A. Phân hủy diệp lục  
C. Không tổng hợp diệp lục
152. Trong quá trình chín của quả, sự biến đổi cân bằng hocmon theo hướng nào:  
A. Tăng auxin giảm etylen  
C. Tăng auxin tăng etylen
153. Quả có hô hấp bột phát có nghĩa là:  
A. Cường độ hô hấp tăng đột ngột  
C. Cường độ hô hấp không tăng đột ngột
154. Loại quả nào sau đây có hô hấp bột phát rõ rệt:  
A. Chanh  
B. Cam  
C. Mận  
D. Xoài
155. Loại quả nào sau đây không có hô hấp bột phát rõ rệt:  
A. Chuối  
B. Đu đủ  
C. Dưa hấu  
D. Xoài
156. Về quan hệ giữa chín hình thái và chín sinh lý, khả năng nào ít xảy ra:  
A. Chín hình thái kết thúc trước chín sinh lý  
B. Chín hình thái kết thúc sau chín sinh lý  
C. Chín hình thái kết thúc cùng chín sinh lý  
D. Tùy loại quả
157. Khi rấm quả chín, phương pháp nào có hiệu quả cao nhất:  
A. Thắp hương  
B. Sử dụng đất đèn  
C. Sử dụng lá xoan  
D. Sử dụng ethrel
158. Nguyên nhân trực tiếp gây nên sự rụng là:  
A. Nhiệt độ cao  
B. Hạn  
C. Thiếu dinh dưỡng  
D. Tích lũy ABA
159. Để ngăn ngừa sự rụng thì xử lý chất nào là hiệu quả nhất?  
A. GA  
B. Chất dinh dưỡng  
C. Các vi lượng  
D.  $\alpha$ -NAA
160. Sự rụng của lá thường xuyên trên cây khác với sự rụng của lá vào mùa đông là:  
A. Có sự hình thành tầng rời  
B. Có tác động của nhiệt độ  
C. Có sự tích lũy ABA  
D. Có sự tích lũy etylen
161. Sự rụng sinh lý của quả do nguyên nhân nào:  
A. Thiếu hocmon  
B. Thiếu dinh dưỡng  
C. Thiếu nước  
D. Không tán thành
162. Nguyên nhân chủ yếu gây nên sự già hóa của các cơ quan:  
A. Thiếu chất dinh dưỡng  
B. Phân hủy protein  
C. Phân hủy axit nucleic  
D. Tích lũy nhiều ABA
163. Sự hoá già của lá trước tiên do nguyên nhân nào quyết định nhất?  
A. Phân hủy diệp lục  
B. Phân hủy protein  
C. Tăng nhanh ABA  
D. Tăng nhanh etylen
164. Các cây hàng năm sau khi ra hoa quả thì già nhanh và chết là do:  
A. Tập trung dinh dưỡng cho hoa quả  
B. Tổng hợp nhiều ABA  
C. Mối quan hệ giữa các cơ quan xấu đi  
D. Có ý kiến khác
165. Sau khi ra hoa thì quá trình hóa già càng nhanh chủ yếu do nguyên nhân nào:  
A. Rễ không cung cấp đủ nước và chất khoáng cho thân lá  
B. Thân lá không cung cấp đủ chất hữu cơ cho rễ  
C. Rễ không cung cấp đủ xytokinin cho thân lá  
D. ABA sản sinh quá nhiều trong cơ quan sinh sản
166. Nguyên nhân nào sau đây không có ý nghĩa điều chỉnh ngủ nghỉ sâu:  
A. Phôi chưa chín xong  
B. Hô hấp giảm

- C. Tích lũy ABA  
D. Giảm tính thấm
167. Biện pháp xử lý nào không có tác dụng phá ngủ, kích thích nảy mầm:  
A. Xử lý axit  
B. Xử lý GA  
C. Xử lý  $\alpha$ -NAA  
D. Xử lý lạnh
168. Một giống lúa nào đó khi thu hoạch xong, có tỷ lệ nảy mầm là 80%, giống đó ở trạng thái nào?  
A. Ngủ nghỉ bắt buộc  
B. Ngủ nghỉ sâu  
C. Không ngủ nghỉ  
D. A + B
169. Sự khác nhau giữa ngủ nghỉ bắt buộc và ngủ nghỉ sâu là:  
A. Do tích lũy nhiều ABA  
B. Do hô hấp giảm tối thiểu  
C. Do ngừng sinh trưởng  
D. Do ngoại cảnh
170. Biện pháp xử lý nào không có ý nghĩa trong việc phá ngủ:  
A. Xử lý gibberelin  
B. Xử lý nhiệt độ thấp  
C. Xử lý auxin  
D. Xử lý axit
171. Cơ quan nào trong cây có quan hệ đến giới tính cái  
A. Rễ  
B. Thân  
C. Lá  
D. Chồi ngọn
172. Cơ quan nào trong cây có quan hệ đến giới tính đực:  
A. Rễ  
B. Thân  
C. Lá  
D. Chồi ngọn
173. Trong quá trình nảy mầm của hạt, GA có vai trò gì?  
A. Hoạt hoá biến đổi thẩm thấu  
B. Hoạt hoá tổng hợp enzym thủy phân  
C. Hoạt hoá trao đổi chất của hạt  
D. Hoạt hoá hô hấp của hạt
174. Hocmon nào liên quan đến phân hóa giới tính đực:  
A. Gibberelin  
B. Auxin  
C. Etylen  
D. Ý khác
174. Hocmon nào liên quan đến phân hóa giới tính cái:  
A. Gibberelin  
B. Auxin  
C. Etylen  
D. Ý khác
175. Sự phân hủy của auxin trong cây chủ yếu do quá trình nào:  
A. Quang oxi hóa  
B. Thủy phân  
C. Nhiệt phân  
D. Oxi hóa nhờ enzym



## Chương 8

# SINH LÝ TÍNH CHỐNG CHỊU CỦA CÂY VỚI CÁC ĐIỀU KIỆN NGOẠI CẢNH BẤT THUẬN

■ *Hiểu biết về tính chống chịu sinh lý của cây như là một phản ứng thích nghi của cây đối với các nhân tố sinh thái bất thuận để tồn tại, phát triển và duy trì nòi giống của mình. Các hiểu biết về tính chống chịu sinh lý của cây trồng giúp con người đề xuất các biện pháp nhằm tăng khả năng sản xuất của các cây trồng trên các vùng sinh thái luôn có các nhân tố bất thuận xảy ra.*

■ *Tác hại của các nhân tố sinh thái bất thuận như nhiệt độ cao, nhiệt độ thấp, hạn, úng, mặn đất... gây ra cho cây ở mức độ cấu trúc tế bào, các hoạt động trao đổi chất và sinh lý, quá trình sinh trưởng và hình thành năng suất của cây trồng. Nguyên nhân nào là chủ yếu gây tác hại cho cây khi gặp nhân tố bất thuận của môi trường.*

■ *Tìm hiểu bản chất và cơ chế của những cây trồng có khả năng chống chịu với các điều kiện bất thuận, bản chất nào là chủ yếu giúp cây tồn tại và phát triển tốt trong từng điều kiện sinh thái bất thuận đó...*

■ *Nắm được các ứng dụng quan trọng theo hướng làm thích ứng cho các cây trồng với các nhân tố bất thuận hoặc làm tăng tính chống chịu cho cây trồng hay chọn giống chống chịu với các nhân tố bất thuận của môi trường nhằm sử dụng tốt nhất các vùng có các điều kiện sinh thái bất thuận.*

## 1. KHÁI NIỆM CHUNG

### \* *Các nhân tố sinh thái*

- Như chúng ta vẫn thường nói: Cơ thể và môi trường là một khối thống nhất. Cơ thể thực vật luôn cần thiết các điều kiện ngoại cảnh mà người ta thường gọi là *các nhân tố sinh thái* để tồn tại, sinh trưởng, phát triển và tái tạo nên thế hệ mới. Ví dụ như cây hấp thu năng lượng ánh sáng mặt trời, nước và không khí để tổng hợp nên các chất hữu cơ cần thiết cho mình.

- Các nhân tố sinh thái của thực vật bao gồm: Nhiệt độ, ánh sáng, nước, các chất khoáng trong đất, không khí (chủ yếu là CO<sub>2</sub> và O<sub>2</sub>), sâu bệnh hại... Các nhân tố sinh thái thường thay đổi có tính chất chu kỳ theo ngày (sáng, trưa, chiều, đêm), mùa trong năm (xuân, hạ, thu, đông). Trải qua bao thế hệ, do quá trình chọn lọc tự nhiên lâu đời mà thực vật đã có phản ứng thích nghi với các biến đổi có tính chu kỳ đó của các nhân tố sinh thái.

### **\* Các nhân tố "stress" của môi trường**

Tuy các biến đổi của các nhân tố sinh thái có tính chu kỳ khá ổn định, nhưng đôi khi có những biến đổi vượt ra khỏi giới hạn sống bình thường của cơ thể thực vật gọi là các nhân tố "stress". Các nhân tố stress của môi trường bao gồm: Nhiệt độ quá cao (nóng) hay quá thấp (rét), thiếu nước (hạn) hay thừa nước (úng), thừa muối trong đất (mặn), sâu bệnh hại...

### **\* Các tính chống chịu sinh lý**

- Trong trường hợp gặp điều kiện môi trường quá thái, nếu thực vật không có những thích ứng mang đặc trưng chống chịu với những biến đổi "stress" này thì sẽ bị tiêu diệt ngay. Trong điều kiện đó, có nhiều thực vật chẳng những tồn tại được mà còn có khả năng sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất ở các mức độ khác nhau tùy mức độ chống chịu của chúng với điều kiện stress đó.

- Phù hợp với các điều kiện sinh thái bất thuận trên, thực vật có các tính chống chịu tương ứng: Tính chống chịu hạn, tính chống chịu úng, tính chống chịu nóng, tính chống chịu rét, tính chống chịu mặn, tính chống đổ (chịu phân), tính chống chịu sâu bệnh và miễn dịch...

### **\* Ý nghĩa của việc nghiên cứu tính chống chịu của cây trồng**

- Đề xuất các biện pháp nhằm giảm thiểu tác hại do các điều kiện bất thuận gây ra cho cây như bố trí thời vụ để tránh gặp điều kiện bất thuận, pha loãng nồng độ muối trong đất, che chắn gió rét...

- Đưa ra các biện pháp xử lý để tăng tính chống chịu cho cây trồng khi gặp yếu tố bất thuận như xử lý hoá chất để tăng tính chống rét, chống nóng, chống lép đổ, chống sâu bệnh...

- Chọn tạo các giống cây trồng có khả năng chống chịu với các điều kiện ngoại cảnh stress để đưa vào trồng ở các vùng sinh thái khác nhau thường có các nhân tố bất thuận xảy ra như vùng hạn hán ở miền Trung, Tây Nguyên, miền Núi, hoặc vùng đất mặn ven biển...

### **\* Những nội dung nghiên cứu về sinh lý stress**

Bất cứ đặc tính chống chịu nào của cây trồng cũng được xem xét trên các góc độ sau:

- Tác hại của nhân tố bất thuận đó gây ra đối với cây trồng và các nguyên nhân cây chết khi gặp nhân tố stress.

- Bản chất của các cây trồng có khả năng chống chịu, tồn tại và phát triển tốt trong điều kiện bất thuận ở mức độ tế bào và trên toàn cây...

- Trên cơ sở đó mà đề xuất các biện pháp hữu hiệu để khắc phục tác hại và làm tăng tính chống chịu cho cây khi gặp nhân tố bất thuận của môi trường, sử dụng tốt nhất các vùng sinh thái bất thuận trong sản xuất.

## 2. TÍNH CHỐNG CHỊU HẠN

### 2.1. Các loại hạn

Hạn là hiện tượng xảy ra khi cây bị thiếu nước. Do thiếu nước mà lượng nước hút vào cây không bù đắp được lượng nước bay hơi đi qua các bộ phận trên mặt đất, làm cho cây mất cân bằng nước và bị héo. Có ba dạng hạn đối với cây:

\* **Hạn đất** xảy ra khi lượng nước dự trữ cho cây hấp thu trong đất bị cạn kiệt nên cây không hút đủ nước và mất cân bằng nước. Hạn đất thường xảy ra với các vùng có lượng mưa trung bình rất thấp và kéo dài nhiều tháng trong năm như các tỉnh miền Trung, Tây Nguyên... vào mùa khô.

\* **Hạn không khí** xảy ra khi độ ẩm không khí quá thấp làm cho quá trình thoát hơi nước của cây quá mạnh và cũng có thể dẫn đến mất cân bằng nước trong cây. Hạn không khí thường xảy ra ở các vùng có gió khô và nóng như mùa có gió Tây Nam của các tỉnh miền Trung, mùa khô ở Tây Nguyên hoặc đôi lúc gió mùa Đông Bắc cũng có độ ẩm không khí thấp...

\* **Hạn sinh lý** xảy ra do trạng thái sinh lý của cây không cho phép cây hút nước được mặc dù trong môi trường không thiếu nước. Do rễ cây không lấy được nước mà quá trình bay hơi nước vẫn diễn ra nên cây vẫn mất cân bằng nước. Ví dụ như khi đất yếm khí, rễ cây thiếu oxi để hô hấp nên không có đủ năng lượng cho hút nước; hoặc khi nồng độ muối trong đất quá cao, vượt quá nồng độ dịch bào của rễ làm rễ cây không hút nước được; hay trường hợp nhiệt độ của đất quá thấp cũng xảy ra hạn sinh lý...

Hạn sinh lý nếu nghiêm trọng và kéo dài thì cũng tác hại như hạn đất và không khí. Nếu hạn đất kết hợp với hạn không khí thì mức độ tác hại đối với cây còn tăng lên nhiều.

### 2.2. Tác hại của hạn

#### \* **Hệ thống keo nguyên sinh chất bị biến đổi mạnh**

- Thay đổi các tính chất lý hoá của chất nguyên sinh: Tăng độ nhớt chất nguyên sinh làm chậm các hoạt động sống, giảm mức độ phân tán, khả năng thủy hoá và tính đàn hồi của keo nguyên sinh chất...

- Thay đổi đặc tính hoá keo từ trạng thái sol rất linh động thuận lợi cho các hoạt động sống sang trạng thái coacexva hoặc gel kém linh động, cản trở các hoạt động sống...

\* **Quá trình trao đổi chất lúc thiếu nước sẽ bị đảo lộn** từ hoạt động tổng hợp là chủ yếu khi đủ nước chuyển hướng sang phân giải khi thiếu nước. Quá trình phân giải quan trọng nhất là phân giải protein và axit nucleic. Kết quả là giải phóng và tích lũy  $\text{NH}_3$  gây độc cho cây và có thể làm cây chết.

\* **Hoạt động sinh lý bị kìm hãm**

- Thiếu nước sẽ ức chế hoạt động quang hợp do khí khổng đóng nên thiếu  $\text{CO}_2$ , lục lạp có thể bị phân huỷ, ức chế sự tổng hợp diệp lục, lá bị héo và khô chết làm giảm diện tích quang hợp, sự vận chuyển sản phẩm quang hợp ra khỏi lá và về cơ quan dự trữ bị tắc nghẽn...

- Thiếu nước ban đầu sẽ làm tăng hô hấp vô hiệu, về sau giảm hô hấp nhanh, hiệu quả sử dụng năng lượng của hô hấp rất thấp vì hô hấp sản sinh nhiệt là chính.

- Hạn làm mất cân bằng nước trong cây: lượng nước thoát ra lớn hơn lượng nước hấp thu vào cây làm cho cây bị héo.

- Dòng vận chuyển vật chất trong cây bị ức chế rất mạnh. Sự hút chất khoáng giảm do tốc độ dòng thoát hơi nước giảm. Thiếu nước kìm hãm tốc độ vận chuyển chất đồng hoá về các cơ quan dự trữ và có thể có hiện tượng "*chảy ngược dòng*" các chất đồng hoá từ các cơ quan dự trữ về các cơ quan dinh dưỡng. Kết quả là làm giảm năng suất kinh tế của cây trồng...

\* **Quá trình sinh trưởng và phát triển bị kìm hãm**

- Ức chế sinh trưởng

Thiếu nước thì đỉnh sinh trưởng không tiến hành phân chia được, quá trình dẫn của tế bào bị ức chế làm cho cây sinh trưởng chậm. Do đó, nước được xem là yếu tố rất nhạy cảm trong sự sinh trưởng của tế bào. Trong trường hợp cần ức chế sinh trưởng không cần thiết của cây như lúc cây có nguy cơ bị lép thì ta có thể tạo điều kiện khô hạn để ức chế sự dẫn kéo dài của tế bào, ức chế sinh trưởng chiều cao. Ví dụ ta có thể rút nước phơi ruộng cho lúa vào giai đoạn đứng cái là lúc phần lớn các tế bào đang tập trung dẫn...

- Ức chế ra hoa kết quả

Thiếu nước ảnh hưởng đến quá trình phân hoá hoa và đặc biệt là quá trình thụ tinh. Khi gặp hạn, hạt phấn không nảy mầm, ống phấn không sinh trưởng được, sự thụ tinh không xảy ra và hạt sẽ bị lép, giảm năng suất nhiều...

**2.3. Bản chất của cây thích nghi và chống chịu khô hạn**

\* **Tránh hạn (trốn hạn)**

- Những thực vật này thường sống ở những sa mạc khô hạn, có thời gian mưa rất ngắn trong năm. Đây là những thực vật có thời gian sinh trưởng rất ngắn gọi là các cây đoản sinh.

Hạt của chúng nảy mầm ngay khi bắt đầu có mưa, đất còn ẩm. Sau đó, chúng sinh trưởng và phát triển rất nhanh chóng, hình thành hạt rồi chết trước khi mùa khô đến. Hạt của chúng chịu hạn rất tốt vì có thời gian ngủ nghỉ rất dài suốt mùa khô đợi đến mùa mưa năm sau lại nảy mầm.

- Nói chung, những thực vật này không có những đặc trưng chống chịu hạn thực sự mà nó chỉ có chu kỳ sống quá ngắn ngủi nên tránh được hạn và có đặc tính phát triển dẻo dai. Nghiên cứu sâu về các thực vật đoản sinh người ta nhận thấy chúng có hai nhóm: Một nhóm nhờ nước mưa về mùa đông thường có dạng lá hình hoa thị để tăng khả năng nhận ánh sáng yếu hơn trong mùa đông và có con đường quang hợp  $C_3$ , còn nhóm khác nhờ nước mưa mùa hè và chúng có con đường quang hợp  $C_4$  để tăng khả năng quang hợp và tích lũy.

- Trong công tác giống cây trồng chống chịu hạn, các nhà chọn giống quan tâm nhiều đến tính chín sớm, có thời gian sinh trưởng ngắn. Với các giống chín sớm, ta có thể bố trí thời vụ để tránh được thời kỳ hạn nặng trong năm. Thực tế thì các giống chín sớm cũng có khả năng chống hạn tốt hơn các giống khác.

#### ***\* Giảm khả năng mất nước***

Giảm sự mất nước với các cây trồng cũng là đặc trưng thích ứng với khô hạn. Có nhiều cách mà các thực vật chịu hạn có được là:

- Đặc tính quan trọng nhất là đóng khí khổng để giảm sự thoát hơi nước khi gặp hạn. Khí khổng của những thực vật chịu hạn này thường rất nhạy cảm với thiếu nước. Các thực vật loại này thường sống ở sa mạc và thường là các thực vật CAM nên có xu hướng mở khí khổng vào ban đêm để nhận  $CO_2$ . Các cây xương rồng ở sa mạc có thể đóng khí khổng liên tục trong thời gian rất dài nếu sức hút nước của đất quá lớn. Ví dụ như sau 7 tháng không có mưa thì sức hút nước của cây chỉ tăng 1 - 6 atm, trong khi đó sức hút nước của đất tăng 90 atm. Các nghiên cứu của Viện lúa Quốc tế IRRI cho thấy, mức độ đóng khí khổng của lúa cạn cao hơn nhiều so với lúa nước.

- Các thực vật chống chịu hạn thường có tầng cutin dày hơn để giảm lượng nước bay hơi qua cutin.

- Giảm sự hấp thụ năng lượng ánh sáng mặt trời bằng cách vận động lá theo hướng song song với tia sáng tới để nhận năng lượng ít nhất, nhất là vào ban trưa hoặc có thể cuộn lá lại hay cụp lá xuống.

- Giảm diện tích lá để giảm bề mặt bay hơi nước. Lá của nhiều thực vật có thể biến thành gai như xương rồng. Lá của chúng thường sinh trưởng rất chậm khi thiếu nước. Lá rất nhạy cảm với thiếu nước nên một số lá bị rụng đi hay khô chết đi để giảm bề mặt bay hơi nước...

#### ***\* Duy trì khả năng hấp thụ nước***

- Có hệ rễ phát triển rất mạnh và phân bố sâu xuống mạch nước ngầm để lấy nước. Số lượng và mật độ rễ cũng rất cao và tỷ lệ rễ/thân lá cao hơn nhiều nhất là khi chúng gặp hạn.

- Về giải phẫu thì chúng có số lượng và đường kính mạch dẫn tăng lên để tăng khả năng vận chuyển nước lên thân lá.

- Tăng áp suất thẩm thấu và sức hút nước của mô bằng khả năng điều chỉnh thẩm thấu của các thực vật này. Các chất điều chỉnh thẩm thấu có thể là muối kali, axit hữu cơ, đường... tùy theo loại cây trồng. Khả năng điều chỉnh thẩm thấu (tự làm tăng áp suất thẩm thấu) là đặc tính quan trọng nhất của thực vật chống chịu hạn.

Chính nhờ các đặc điểm mang tính bản chất của các cây thích nghi và chống chịu hạn mà giúp cây lấy được nước có hiệu quả nhất trong điều kiện cung cấp nước rất khó khăn.

**\* Duy trì tính nguyên vẹn về cấu trúc và chức năng sinh lý của tế bào**

- Đặc điểm chung nhất của thực vật chống chịu hạn là trong điều kiện thiếu nước, chất nguyên sinh của tế bào vẫn giữ được nguyên vẹn mà không bị thương tổn về cấu trúc và chức năng. Hệ thống màng không bị tổn thương nên không rò rỉ các chất ra ngoài, các bào quan vẫn duy trì cấu trúc và chức năng của chúng.

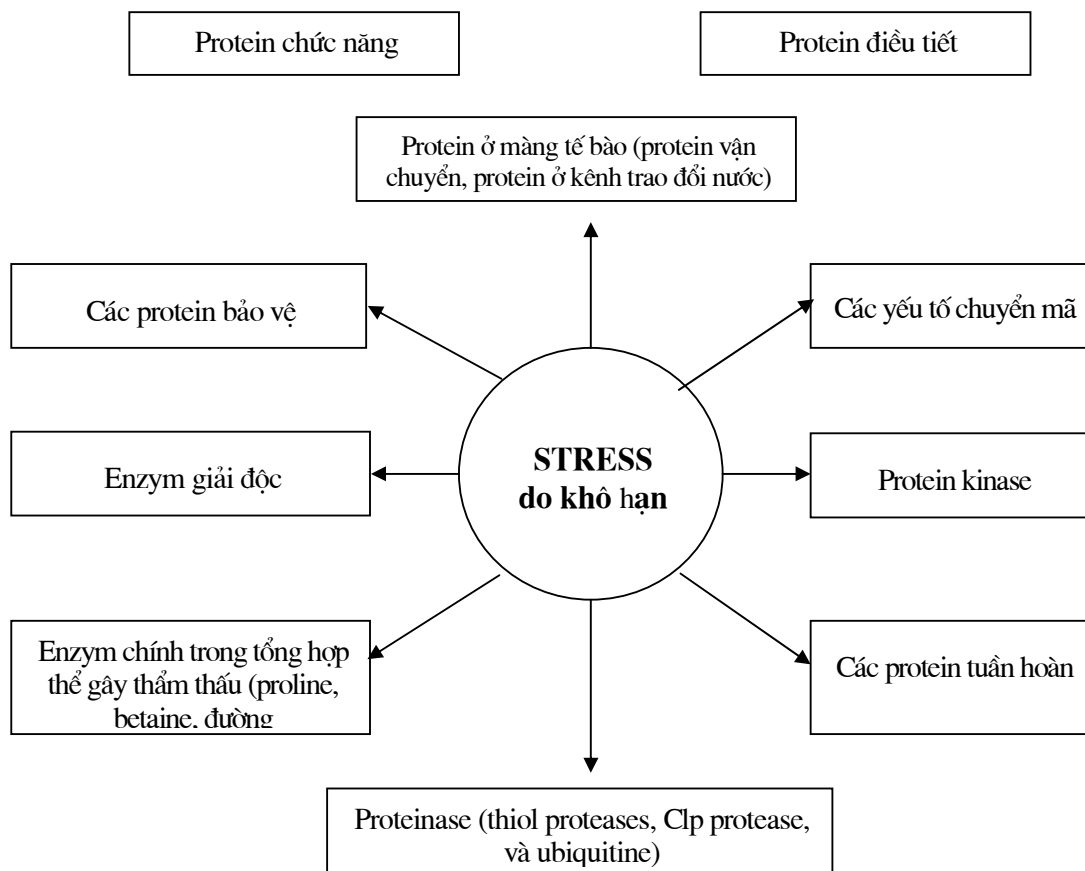
- Độ nhớt và tính đàn hồi duy trì ở mức cao. Các protein và enzym bền vững, không bị biến tính và không bị phân huỷ lúc thiếu nước...

**\* Các hoạt động trao đổi chất và sinh lý vẫn duy trì được mà không bị đảo lộn khi gặp hạn.** Quá trình sinh trưởng và phát triển cũng như việc hình thành năng suất được tiến hành ở mức độ khác nhau tùy theo khả năng chống chịu hạn của chúng. Năng suất của các cây trồng giảm nhiều hay ít tùy theo mức độ hạn và khả năng chống chịu hạn của chúng...

- Gần đây, nhờ sự phát triển của sinh học phân tử người ta đã đi sâu vào nghiên cứu bản chất của tính chống chịu hạn của thực vật ở mức phân tử. Các nghiên cứu này phát hiện sự giống nhau về cơ chế chống chịu hạn ở mức độ phân tử rất rõ ràng so với sinh lý học và hình thái học. Các chỉ thị phân tử đã sử dụng để nghiên cứu bản chất tính chống chịu khô hạn đều tập trung vào ba đặc tính quan trọng nhất giúp cây có khả năng chống chịu khô hạn là: (1) Khả năng ăn sâu của rễ xuống tầng đất phía dưới; (2) Khả năng điều tiết áp suất thẩm thấu giúp cây bảo vệ mô không bị tổn hại khi mất nước; (3) Khả năng kiểm soát sự mất nước qua khí khổng của lá.

Trong đó hiện tượng điều tiết áp suất thẩm thấu là một đặc tính quan trọng giúp mô tích lũy các chất hoà tan một cách chủ động trong tế bào.

Có thể trình bày sơ đồ dưới đây về các gen cảm ứng với stress do khô hạn và sự thể hiện của chúng.



**Hình: Sơ đồ tóm tắt về các gen cảm ứng với stress do khô hạn và sự thể hiện của chúng (Shinozaki và Shinozaki, 1999).**

**2.4. Vận dụng vào sản xuất**

Hạn là yếu tố hạn chế năng suất cây trồng quan trọng sau sâu bệnh hại. Để hạn chế tác hại của hạn, có hai chiến lược cơ bản đặt ra là:

- Làm tăng khả năng sản xuất của cây trồng bằng các biện pháp kỹ thuật cải tiến trong điều kiện bị hạn.
- Chọn tạo giống cây trồng có khả năng cho năng suất cao trong điều kiện bị hạn.

**\* Cải lương giống cây trồng**

- Thanh lọc nhanh chóng các giống cây trồng có các đặc điểm chịu hạn. Mục đích là chọn ra các vật liệu khởi đầu cho công tác chọn tạo giống chống chịu hạn. Đây là công việc rất phức tạp vì số lượng các giống dòng đưa vào thanh lọc là rất lớn.

Viện lúa IRRI năm 1973 đã đưa vào thanh lọc một quần thể gồm 7000 giống, dòng lúa có mức độ phản ứng với nước rất khác nhau.

Người ta dựa vào các chỉ tiêu khác nhau để thanh lọc. Chẳng hạn như dựa vào thời gian sinh trưởng ngắn để chọn giống trốn hạn, hoặc dựa vào các đặc điểm về hình thái, giải phẫu hay các chỉ tiêu sinh lý liên quan đến tính chống chịu hạn... Cũng có thể người ta tạo điều kiện khô hạn nhân tạo rồi đánh giá khả năng sống sót và phục hồi sau hạn của chúng...

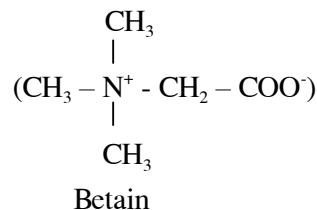
- Chọn lọc và lai tạo giống là công tác tiếp theo của các nhà chọn tạo giống.

+ Người ta có thể đưa các giống đã thanh lọc được vào tập đoàn khảo nghiệm trong điều kiện sản xuất, thử thách chúng trong các vùng khô hạn để chọn ra các giống chống chịu hạn.

+ Các nhà tạo giống tiến hành lai các vật liệu chọn được có định hướng để tạo ra giống mới mang đặc tính chống chịu hạn mong muốn cho sản xuất.

- Có thể sử dụng công nghệ sinh học trong công tác giống chống chịu hạn là một hướng nghiên cứu hiện đại.

+ Bằng công nghệ chuyển gen chống hạn vào cây trồng, ta có thể nhanh chóng tạo giống chống hạn lý tưởng. Người ta thường chuyển các gen tăng cường sự tổng hợp các chất gây thẩm thấu như: trehalose, prolin, dinositol, manitol, sorbitol, glycinbetain và 3 dimethylsulfonio propionat. Trong đó chất gây thẩm thấu có hiệu quả cao là betain.



+ Hiện nay, người ta có thể sử dụng công nghệ tế bào trong công tác tạo giống chịu hạn bằng phương pháp chọn dòng tế bào có khả năng chống chịu hạn rồi tái sinh cây in vitro. Các cây này có đặc tính chống chịu hạn.

Viện Công nghệ sinh học đã sử dụng phương pháp thổi dòng không khí khô nóng vào mô nuôi cấy rồi chọn lọc mô sống sót và tái sinh cây trong ống nghiệm. Sau đó, người ta chọn lọc rồi đưa khảo nghiệm trong sản xuất để chọn ra giống chống chịu hạn. Bằng công nghệ đó mà họ đã chọn ra được một số giống lúa chống hạn đang được trồng trong sản xuất (DR1, DR2...).

**\* Biện pháp tăng tính chịu hạn cho cây trồng**



- Phương pháp tời hạt giống của Ghenken: Ngâm ướt hạt giống rồi phơi khô kiệt và lặp lại nhiều lần trước khi gieo. Cây mọc lên có khả năng chịu hạn...

- Xử lý các nguyên tố vi lượng như Cu, Zn, Mo... bằng cách xử lý hạt trước khi gieo hoặc phun lên cây ở giai đoạn sinh trưởng nhất định cũng có khả năng tăng tính chịu hạn cho cây.

- Sử dụng một số chất có khả năng làm giảm thoát hơi nước, tăng hiệu quả sử dụng nước. Các chất này thường là axit usnic, usnat amon, axetat phenyl đồng... Thử nghiệm bón 12,5 kg axit usnic/ha đã làm tăng năng suất đậu đỗ lên 37,7%, của kê là 34%, của lúa mì là 18% và tăng năng suất dưa hấu là 26% so với đối chứng không bón.

### 3. TÍNH CHỐNG CHỊU NÓNG

#### 3.1. Tác hại của nhiệt độ cao

##### \* *Giới hạn nhiệt độ cao bị hại*

- Với vùng nhiệt đới, đa số thực vật có giới hạn nhiệt độ trên là 45°C. Vượt quá nhiệt độ này thì thực vật sẽ chết. Nói chung, chúng chỉ tồn tại ở 45 - 55°C trong 1 - 2 giờ. Các thực vật ôn đới thì giới hạn trên là 35 - 40°C. Với nhiệt độ này chúng sinh trưởng rất kém và năng suất thấp. Còn vượt quá nhiệt độ này, các cây ôn đới sẽ chết.

- Các mô khác nhau chịu nhiệt độ cao khác nhau. Chẳng hạn, hạt phơi khô đang ngủ nghỉ có thể chịu được nhiệt độ lên đến 100°C trong thời gian ngắn. Các mô quả thường chịu nhiệt độ cao hơn các mô khác.

##### \* *Triệu chứng cây bị hại và thương tổn ở nhiệt độ cao*

- Với các cây con, triệu chứng bị hại giống như triệu chứng nhiễm nấm bệnh gây thối nhũn cây và thường gặp ở cây lanh, lúa mạch, lúa mì, đậu đỗ...

- Lá bị hại: Biểu hiện bị hại ở lá là lá thường mất màu hay có thể bị biến dạng, các mép lá bị hỏng và vết hoại thư lan ra toàn lá như ở khoai tây, rau diếp, bắp cải...

- Nguyên nhân cây chết ở nhiệt độ cao trước hết và quan trọng nhất là protein bị biến tính, bị phân huỷ giải phóng NH<sub>3</sub> gây độc amon cho cây. Việc giảm hàm lượng N-proten, tích lũy amoniac và tích lũy N-hiproprotein có thể coi là nguyên nhân quan trọng dẫn đến thương tổn và làm chết cây.

- Hệ thống màng bị thương tổn: Do sự biến tính của protein mà làm mất hoạt tính của hệ thống màng sinh học và hệ thống enzym. Sự thương tổn màng dẫn đến hiện tượng rò rỉ các chất ra ngoài tế bào, phá huỷ chức năng bình thường của hệ thống màng. Hoạt động trao đổi chất bị rối loạn, quá trình phân huỷ ưu thế...

- Các hoạt động sinh lý của cây khi gặp nhiệt độ cao đều rối loạn như ức chế quang hợp vì lục lạp và diệp lục bị phân huỷ, hô hấp vô hiệu, mất cân bằng trong trao đổi nước...

Do đó, quá trình sinh trưởng và phát triển của cây bị ức chế, nhất là quá trình thụ tinh không xảy ra bình thường làm hạt lép và giảm năng suất...

- Ví dụ về tác hại của nhiệt độ cao với cây lúa: Trong giai đoạn sinh trưởng dinh dưỡng, khi cây gặp nhiệt độ cao thì chóp lá trắng, lá chuyển sang vàng với các vết trắng lốm đốm, đẻ nhánh rất kém. Còn trong giai đoạn trổ hoa và nở hoa, nhiệt độ cao ảnh hưởng đến thụ tinh và vào chắc của hạt thóc, làm tăng tỷ lệ hạt lép và lũng. Yoshida đã xác định nhiệt độ tối hạn đối với lúa là nhiệt độ mà số hoa thụ tinh giảm xuống dưới 80%. Ví dụ như giống NN<sub>22</sub> có nhiệt độ tối hạn là 36,5°C, IR 747-B2-6 là 35°C, BKN 6624-46-2 là 32°C...

### **3.2. Bản chất của thực vật thích nghi và chống chịu nóng**

#### **\* Khả năng tránh nóng bằng cách:**

- Phản xạ các tia sáng tới của mặt trời để giảm nhiệt độ đốt nóng cây. Các thực vật sống ở sa mạc thường có khả năng phản xạ ánh sáng của lá nhiều nhất. Các thực vật này có thể phản xạ đến 70% tia hồng ngoại là tia sáng chủ yếu đốt nóng cây,

- Vận động quay bản lá tránh vuông góc với tia sáng tới để tiếp nhận ánh sáng ít nhất, nhất là vào những giờ ban trưa.

- Thoát hơi nước mạnh để giảm nhiệt độ bề mặt lá. Sự thoát hơi nước có thể giảm nhiệt độ của lá đến 30%, giúp cho lá khỏi bị thương tổn vì nhiệt độ cao và quá trình quang hợp có thể thực hiện được.

\* **Cấu trúc nguyên sinh chất đặc biệt cấu trúc của hệ thống màng sinh học bền vững**, không bị thương tổn khi gặp nhiệt độ tăng cao của môi trường. Các cây chống chịu nóng có tỷ lệ axit béo bão hoà / axit béo chưa bão hoà cao hơn nhiều so với thực vật khác. Các axit béo bão hoà có thể bảo vệ cho protein cấu trúc membran không bị biến tính, làm ổn định cấu trúc của màng....,

\* **Hàm lượng nước liên kết** trong cây rất có ý nghĩa đối với tính chống nóng của cây. Hàm lượng nước liên kết cao giúp bảo vệ cho keo nguyên sinh chất không bị biến tính.

Những cây xương rồng sống ở sa mạc có hàm lượng nước liên kết rất cao, bằng 2/3 lượng nước có trong cây nên khả năng chống chịu nóng rất tốt.

\* **Các quá trình trao đổi chất và các hoạt động sinh lý** vẫn duy trì được, không bị đảo lộn do cấu trúc nguyên vẹn của màng và hệ thống chất nguyên sinh vẫn duy trì ở nhiệt độ cao.

- Các protein khá bền vững nên không bị phân huỷ ở nhiệt độ cao như các thực vật mẫn cảm nhiệt độ, tránh được nguyên nhân quan trọng gây chết ở nhiệt độ cao.

- Quá trình quang hợp vẫn duy trì ở nhiệt độ cao vì lục lạp và diệp lục không bị

phân huỷ. Các thực vật bình thường có tồn tại *điểm bù nhiệt độ*. Đó là nhiệt độ tại đó có cường độ quang hợp cân bằng cường độ hô hấp. Trên điểm bù nhiệt độ, cây đói dinh dưỡng và sẽ chết. Với các thực vật chịu nóng, do khả năng duy trì quang hợp tốt ở nhiệt độ cao nên ta không phát hiện được điểm bù nhiệt độ của chúng. Đây cũng là cơ chế giúp cây chống chịu nóng.

- Các hoạt động sinh lý khác như quá trình trao đổi nước, dinh dưỡng khoáng, vận chuyển vật chất trong cây... vẫn duy trì được mà không bị gián đoạn.

Tuỳ theo mức độ nóng và khả năng chống chịu của chúng với nhiệt độ cao mà năng suất thu hoạch có thể giảm nhiều hay ít...

### **3.3. Vận dụng vào sản xuất**

- Có thể xử lý cho cây để làm tăng khả năng chịu nóng khi gặp nhiệt độ cao như biện pháp tẩm hạt giống của Ghenken, xử lý các nguyên tố vi lượng như Zn, Cu, B... hoặc một số axit hữu cơ để giải độc amon trong điều kiện protein phân huỷ ở nhiệt độ cao (axit malic, axit xitric...).

- Chọn tạo giống chống chịu nóng để đưa vào trồng các vùng thường xuyên có nhiệt độ cao. Công việc đầu tiên là thanh lọc nhanh chóng để chọn ra các vật liệu khởi đầu có một số đặc tính chịu nóng. Tiếp theo là lai tạo giống có định hướng để tạo ra các giống mới có khả năng chống chịu nóng. Các giống này sẽ được khảo nghiệm trong sản xuất trước khi trở thành giống Quốc gia...

## **4. TÍNH CHỐNG CHỊU LẠNH**

### **4.1. Tác hại của nhiệt độ thấp**

#### **\* Giới hạn nhiệt độ thấp bị hại**

- Đa số các thực vật nhiệt đới có giới hạn nhiệt độ bị hại là 10 - 12°C. Dưới nhiệt độ đó, các cây trồng có thể chết. Chẳng hạn như cây bông chết ở 3°C, cây ca cao chết ở 8°C, mạ xuân 3 lá chết ở 10°C... Các thực vật nhiệt đới mẫn cảm với nhiệt độ thấp hơn nhiều so với thực vật ôn đới. Các cây trồng ôn đới có nhiệt độ thấp gây hại khoảng 0 - 5°C. Tuy nhiên, nhiều thực vật qua được mùa đông trong điều kiện tuyết phủ và đóng băng. Cây thông có thể tồn tại suốt mùa đông ở -40°C nhưng chúng chết vào mùa hè khi nhiệt độ hạ xuống 1 - 2°C... vì trong mùa đông, chúng ở trong tình trạng ngủ nghỉ nên có khả năng chịu lạnh tốt hơn...

- Tác hại của lạnh còn phụ thuộc vào giai đoạn sinh trưởng của cây. Theo kết quả nghiên cứu của Nguyễn Quang Thạch và Hoàng Minh Tấn (1989) thì tính mẫn cảm đối với nhiệt độ của cây mạ tăng dần từ nứt nanh, nảy mầm, 1 lá, 2 lá và 3 lá. Cây mạ ở giai đoạn 3 lá dễ chết rét nhất vì đây là giai đoạn cây chuyển từ dị dưỡng (nhờ dinh dưỡng

của hạt) sang tự dưỡng (tự quang hợp). Từ giai đoạn 4 lá trở đi thì tính chịu rét của mạ tăng dần. Tuy nhiên, giai đoạn ra hoa và trổ bông của cây lúa rất mẫn cảm với nhiệt độ thấp. Thực vật ở trạng thái ngủ nghỉ có khả năng chịu lạnh tốt nhất.

**\* Hệ thống chất nguyên sinh bị thương tổn**

- Độ nhớt chất nguyên sinh tăng mạnh khi gặp lạnh làm cản trở các hoạt động sống xảy ra trong tế bào.

- Hệ thống màng sinh học trong chất nguyên sinh bị thương tổn. Đây có thể xem là biến đổi quan trọng nhất có thể gây ra sự chết cho cây. Đối với các thực vật kém chịu lạnh, nhiệt độ hạ thấp làm thay đổi trạng thái của màng từ trạng thái lỏng rất linh động, hoạt động sống mạnh, chuyển sang trạng thái đông đặc lại (trạng thái rắn - gel) kém linh động và không duy trì hoạt động bình thường. Nhiệt độ tại đó trạng thái màng chuyển từ lỏng sang rắn gọi là *nhiệt độ chuyển pha*. Mỗi thực vật có một nhiệt độ chuyển pha nhất định. Với thực vật mẫn cảm nhiệt độ thì nhiệt độ chuyển pha khoảng 10 - 12°C. Các thực vật chịu lạnh thì nhiệt độ chuyển pha thấp hơn nhiều. Dưới nhiệt độ chuyển pha thì cấu trúc màng bị phá huỷ và cũng phá huỷ các quá trình trao đổi chất và năng lượng trong tế bào và trong cây.

Thành phần lipit cấu trúc màng có ý nghĩa quan trọng quyết định tính bền vững của màng. Với thực vật kém chịu lạnh thì thành phần photpholipit-serin ưu thế hơn photpholipit-colin và ngược lại.

**\* Các hoạt động sinh lý bị ức chế mạnh**

- Quang hợp bị giảm mạnh vì lục lạp và diệp lục bị phá huỷ, sản phẩm quang hợp ứ đọng trong lá...

- Hô hấp bị ức chế nên thiếu năng lượng cho hoạt động sống và chống rét.

- Cân bằng nước phá huỷ, cây mất cân bằng nước dẫn đến hạn sinh lý và bị héo. Nhiều cây trồng khi nhiệt độ hạ thấp dưới 10°C thì bị héo và chết...

- Dòng vận chuyển chất hữu cơ bị kìm hãm làm giảm năng suất kinh tế...

**\* Quá trình sinh trưởng phát triển và hình thành năng suất bị ức chế mạnh.**

- Lạnh làm chậm sự nảy mầm của hạt, chậm sinh trưởng, giảm khả năng đẻ nhánh, kéo dài thời gian sinh trưởng...

- Hạt phấn không nảy mầm, ống phấn không sinh trưởng được nên thụ tinh không thực hiện được, hạt lép và giảm năng suất nghiêm trọng.

Tuỳ theo mức độ giảm nhiệt độ và khả năng chịu lạnh mà năng suất giảm nhiều hay ít. Vì vậy, nếu cây trồng ra hoa kết quả mà gặp rét thì năng suất giảm nhiều, có khi không có thu hoạch.

Nông dân ta có câu ca dao: *Đói thì ăn ráy, ăn khoai*

*Đừng thấy lúa trở tháng hai mà mừng.*

Lúa trở gặp rét thì không thể thụ tinh được, tỷ lệ lép tăng lên (Tháng hai vẫn còn nhiều đợt rét đậm).

#### 4.2. Bản chất của thực vật thích nghi và chống chịu lạnh

Cơ chế chung của đặc tính chống chịu lạnh ở thực vật có thể theo các đường hướng sau:

- Ổn định membran.
- Tích lũy đường, các chất thẩm thấu khác, các protein chống chịu lạnh.
- Thay đổi sự biểu hiện của gen.

##### \* *Hệ thống màng của tế bào nguyên vẹn và bền vững*

Đây là đặc tính có tính chất quyết định cho tính chống chịu của cây với nhiệt độ hạ thấp. Các thực vật chống chịu lạnh có cấu trúc của màng bền vững theo hướng thay đổi các thành phần lipid trong màng. Việc tăng hàm lượng của các photpholipit-colin và giảm các chất steroid đã làm cho màng bền vững hơn, hạ thấp được nhiệt độ đổi pha từ pha lỏng sang pha rắn của màng nên khả năng chống chịu của cây tốt hơn. Do ở nhiệt độ thấp, màng vẫn ở trạng thái lỏng mà không bị đông kết nên các chức năng của màng vẫn tiến hành bình thường, đặc biệt các ion và các chất khác không thấm ra khỏi rễ vào đất.

**Bảng 9.1. Ảnh hưởng của ABA lên tỷ lệ steroid/photpholipit-colin trong lá lúa mì, đậu cô ve và ngô (Farkas, 1981)**

Nồng độ ABA (mol)	Steroid / photpholipit-colin tự do		
	Đậu cô ve	Ngô	Lúa mì
0	6,33	2,70	0,30
10 <sup>-7</sup>	4,03	1,28	0,15
10 <sup>-4</sup>	2,10	0,30	0,04

##### \* *Sự tăng hàm lượng axit abxixic (ABA)*

- Sự tăng hàm lượng ABA trong các thực vật chống chịu lạnh cũng là một cơ chế chống chịu của cây. Các cơ quan đang ngủ nghỉ có hàm lượng ABA rất cao nên có khả năng chịu lạnh rất tốt. Vì vậy, các thực vật ôn đới trước khi vào đông, chúng rụng lá và tích lũy ABA để bước vào giai đoạn ngủ nghỉ đông. Chúng có thể tồn tại suốt mùa đông

ở nhiệt độ rất thấp (âm 30 - 40°C), trong khi đó chúng có thể chết ở mùa hè khi nhiệt độ xuống chỉ 1 - 2°C.

- Bản chất tác động của ABA lên tính chống lạnh có liên quan đến cấu trúc màng. ABA tăng cường tổng hợp các photpholipit-colin và ức chế tổng hợp các steroid và do đó mà làm giảm tỷ lệ steroid/ photpholipit-colin, giảm tính nhạy cảm của màng với nhiệt độ thấp.

- Việc xử lý CCC (Clo Colin Clorit) đã ức chế tổng hợp gibberelin và các chất steroid vì giai đoạn đầu của sự tổng hợp của cả hai chất này là như nhau. Đây là cơ sở tác động lên tính chịu lạnh của CCC, nó vừa ức chế sinh trưởng chiều cao, vừa thay đổi cấu trúc của màng.

**\* Sự tăng các chất thấm thấu và các protein chống đông lạnh**

Để tăng cường chống chịu lạnh, cây có sự tích lũy đường saccarose và các đường đơn khác. Điều này đã phát hiện được ở nhiều cây. Ngoài ra, các chất thấm thấu như prolin cũng được tích lũy nhiều khi cây bị lạnh. Trong quá trình bị lạnh nhiều cây còn tích lũy các protein ở vùng apoplast. Có thể kể tên một số protein cụ thể như: endochitinase, 1-3 $\beta$ endoglycanase, osmotin... Các protein này có thể kết hợp thành các oligomer góp phần bảo vệ cấu trúc tế bào khi bị lạnh, ngăn cản sự hình thành tinh thể đá trong mô.

**\* Các hoạt động trao đổi chất vẫn duy trì tốt trong điều kiện lạnh**

Do cấu trúc màng không bị thương tổn, các protein và hệ thống enzym ít mẫn cảm với nhiệt độ nên keo nguyên sinh chất không bị biến tính, không bị phân huỷ như các thực vật không chịu lạnh.

**\* Các hoạt động sinh lý quan trọng trong cây chống chịu lạnh vẫn diễn ra bình thường trong điều kiện lạnh.**

- Quang hợp vẫn tiến hành tốt trong điều kiện lạnh vì lục lạp và diệp lục không bị phá huỷ.

- Hô hấp có bị giảm nhưng hiệu quả năng lượng vẫn bảo đảm tốt.

- Các quá trình sinh lý khác trong cây chịu lạnh như trao đổi nước, chất khoáng, vận chuyển vật chất trong cây không bị ức chế nhiều...

- Kết quả là cây vẫn sinh trưởng và phát triển bình thường khi gặp lạnh. Quá trình thụ tinh vẫn diễn ra nên vẫn cho năng suất thu hoạch trong điều kiện lạnh. Tuy theo nhiệt độ hạ thấp và khả năng chống chịu của cây trồng mà năng suất giảm nhiều hay ít. Các thực vật chống chịu lạnh tốt thì mức độ giảm năng suất là không đáng kể.

Từ năm 1980 đến nay, nhiều nghiên cứu đã phát hiện có sự thay đổi quá trình thể hiện gen ở cây chống chịu lạnh. Các gen này được cảm ứng bởi sự thiếu hụt nước hoặc

tăng ABA. Các kết quả này cho thấy vai trò của các gen điều khiển tính chống lạnh và mở ra hướng nghiên cứu tăng cường sự thể hiện của các gen theo hướng bảo vệ cây trước stress lạnh.

#### **4.3. Vận dụng vào sản xuất**

Các hiểu biết về cơ chế chống chịu lạnh của cây trồng giúp cho ta đề xuất các biện pháp nhằm tăng cường khả năng chịu lạnh của chúng và chọn tạo các giống cây trồng có khả năng chống chịu lạnh .

##### **\* *Luyện hạt giống***

Người ta xử lý hạt giống ở nhiệt độ thấp trong thời gian nhất định trước khi gieo có thể làm cho cây chịu được nhiệt độ thấp. Có lẽ dưới tác dụng của nhiệt độ thấp, cây có khả năng tích lũy các chất thuận lợi cho việc giảm nhiệt độ chuyển pha của membran.

Xử lý nhiệt độ thấp cho cà chua 11 ngày đã làm cây con không chết rét trong khi đối chứng không xử lý nhiệt độ thấp bị chết trên 60%...

##### **\* *Xử lý hoá học***

- Xử lý các chất retardant như CCC, AMO 1618 (piperidin cacboxilat) và cả etanolamin đã làm thay đổi cấu trúc của màng, tăng cường tổng hợp các chất photpholipit-colin, giảm các chất steroid nên giảm được nhiệt độ chuyển pha có thể gây chết, tăng tính chống chịu lạnh. Do đó biện pháp xử lý CCC là biện pháp phổ biến vừa tăng khả năng chống đổ, vừa tăng tính chống lạnh cho cây trồng.

- Có thể xử lý một số nguyên tố vi lượng như Cu, Zn, Mo... hoặc nitơ, kali cũng có khả năng tăng tính chịu lạnh cho các cây trồng. Chúng có tác động vào tính chất lý hoá của chất nguyên sinh theo hướng tăng tính chịu lạnh. Ví dụ như xử lý sulphat amon 0,25% cho bông đã làm tăng tính chịu lạnh và tăng năng suất 4 - 5 tạ/ha. Xử lý hạt giống bằng supe photphat và tro bếp (20 g supe photphat + 20 g tro bếp hoà trong 1 lit nước rồi ngâm hạt trong 1 ngày) cũng tăng tính chống chịu lạnh cho cây.

Người ta thường bón tro bếp để tăng tính chống rét cho mạ xuân có lẽ trong tro bếp chứa rất nhiều kali. Có thể sử dụng dung dịch  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  để phun cho cây mạ để chống rét. Nhiệt độ thấp sẽ làm tăng độ nhớt chất nguyên sinh và cản trở các hoạt động sống nên cây chết rét. Kali trong tro bếp sẽ làm giảm độ nhớt về mức bình thường nên cây có thể qua được rét.

##### **\* *Biện pháp cải lương giống cây trồng***

Việc chọn tạo giống có khả năng chống chịu nhiệt độ thấp là một hướng quan trọng của các nhà chọn tạo giống cây trồng.

- Trước hết, người ta tiến hành thanh lọc nhanh chóng để chọn lọc ra các vật liệu khởi đầu có các đặc tính chống chịu lạnh ở các mức độ khác nhau..

- Công việc tiếp theo là đưa chúng ra khảo nghiệm và đánh giá trong sản xuất, thử thách với điều kiện lạnh để chọn ra các giống có khả năng chống chịu lạnh và năng suất cao, ổn định trong điều kiện lạnh. Bằng phương pháp lai tạo các vật liệu đó với nhau có định hướng, các nhà tạo giống có thể tạo được các giống mới có đặc tính chống chịu lạnh tốt để đưa vào trồng ở các vùng luôn có nhiệt độ thấp...

## **5. TÍNH CHỐNG CHỊU MẶN**

### **5.1. Đất nhiễm mặn**

#### **Đất mặn**

Đất mặn rất phổ biến trên thế giới, làm hạn chế năng suất cây trồng. Tính chất vật lý và hoá học của đất mặn rất đa dạng. Biến thiên này tùy thuộc vào nguồn gốc của mặn, pH đất, hàm lượng chất hữu cơ trong đất, chế độ thủy văn, và nhiệt độ (Akbar và Ponnampereuma, 1982).

Mức độ gây hại của đất mặn tùy thuộc vào loại cây trồng, giống cây, thời gian sinh trưởng, các yếu tố môi trường đi kèm theo nó, và tính chất của đất. Do đó, người ta rất khó định nghĩa đất mặn một cách chính xác và đầy đủ. Hầu hết các định nghĩa đều chấp nhận đất mặn là đất có độ dẫn điện cao hơn 4dS/m ở điều kiện nhiệt độ 25°C, phần trăm kali trao đổi kém hơn 15, và pH nhỏ hơn 8,5 (US Salinity Laboratory Staff, 1954).

Đất mặn bị ảnh hưởng mặn chiếm 7% diện tích đất toàn thế giới. Đất bị ảnh hưởng mặn không phải đều có khả năng canh tác giống như nhau, mà nó được chia ra thành từng nhóm khác nhau để sử dụng hợp lý. Đất bị ảnh hưởng mặn ở đại lục thuộc Châu Âu và Bắc Mỹ rất ít có khả năng trồng trọt. Ở Châu Phi và Nam Mỹ, khoảng 30% đất bị nhiễm mặn có khả năng trồng trọt. Hiện tượng nhiễm mặn là mối đe dọa lớn nhất đến việc gia tăng sản lượng lương thực ở các quốc gia Châu Á (Abrol 1986).

\* Năm 1980, Viện Quy hoạch và thiết kế nông nghiệp đã công bố kết quả điều tra đất mặn ở Việt Nam với diện tích là 991 202 ha, chiếm 3% đất tự nhiên của cả nước. Nguyên nhân mặn chủ yếu là muối NaCl. Nhiều diện tích đất mặn ven biển chưa khai thác tốt vì chưa có các giống cây trồng thích ứng và chống chịu mặn, một số giống được trồng có khả năng chịu mặn tốt thì lại có năng suất rất thấp.

Chính vì vậy mà việc nghiên cứu bản chất của tính chống chịu mặn để có biện pháp cải tạo đất mặn và khai thác tốt đất mặn hiện nay là vô cùng quan trọng.

### **5.2. Tác hại của mặn**

#### **\* Gây hạn sinh lý**

Việc dư thừa muối trong đất đã làm tăng áp suất thẩm thấu của dung dịch đất. Cây lấy được nước và chất khoáng từ đất khi nồng độ muối tan trong đất nhỏ hơn nồng độ



dịch bào của rễ, tức áp suất thẩm thấu và sức hút nước của rễ cây phải lớn hơn áp suất thẩm thấu và sức hút nước của đất. Nếu độ mặn của đất tăng cao đến mức sức hút nước của đất vượt quá sức hút nước của rễ thì chẳng những cây không lấy được nước trong đất mà còn mất nước vào đất. Cây không hấp thu được nước nhưng quá trình thoát hơi nước của lá vẫn diễn ra bình thường làm mất cân bằng nước gây nên hạn sinh lý.

Việc tăng áp suất thẩm thấu trong đất mặn quá mức là nguyên nhân quan trọng nhất gây hại cho cây trồng trên đất mặn.

**\* Mặn ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lý của cây**

- Sự trao đổi nước: Mặn thường cản trở sự hấp thu nước của cây và có thể gây nên hạn sinh lý và cây bị héo lâu dài...

- Sự tổng hợp xytokinin bị ngừng vì rễ là cơ quan tổng hợp phytohormon này nên cây thiếu xytokinin, ảnh hưởng đến sinh trưởng của các cơ quan trên mặt đất.

- Sự hút khoáng của rễ cây bị ức chế nên cây thiếu chất khoáng. Do thiếu P nên quá trình photphoryl hoá bị kìm hãm và cây thiếu năng lượng.

- Sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong mạch libe bị kìm hãm nên các chất hữu cơ tích lũy trong lá ảnh hưởng đến quá trình tích lũy vào cơ quan dự trữ ...

- Sự dư thừa các ion trong đất gây nên sự rối loạn tính thấm của màng nên cây không thể kiểm tra được các chất đi qua màng, làm rò rỉ các ion ra ngoài rễ. Quá trình trao đổi chất đặc biệt là trao đổi protein bị rối loạn dẫn đến tích lũy các axit amin và amit trong cây...

**\* Kìm hãm sinh trưởng**

Sự ức chế sinh trưởng của cây khi bị mặn là đặc trưng rõ rệt nhất. Nó làm suy giảm nghiêm trọng diện tích lá, khối lượng rễ và chồi cũng giảm mạnh. Trong đất mặn, các thực vật kém chịu mặn ngừng sinh trưởng do các chức năng sinh lý bị kìm hãm. Nồng độ muối càng cao thì kìm hãm sinh trưởng càng mạnh.

Cây lúa khi bị mặn có chiều cao bị giảm, đẻ nhánh rất kém, trở muộn và chín cũng muộn. Cây lúa mẫn cảm nhất với mặn vào giai đoạn 1 - 2 lá và sau đó là giai đoạn trổ, còn ở giai đoạn chín thì mặn ảnh hưởng ít hơn...

Tùy theo mức độ mặn và khả năng chống chịu của cây mà chúng giảm năng suất nhiều hay ít.

**5.3. Bản chất của các thực vật có khả năng thích nghi và chống chịu mặn**

**\* Mức độ chống chịu mặn của các cây trồng**

Các thực vật khác nhau có khả năng chống chịu rất khác nhau với độ mặn của môi trường. Người ta phân thành các mức độ chịu mặn của các cây trồng như sau:

- Các cây trồng chịu mặn yếu gồm ngô, nhiều giống lúa, đậu đỗ, khoai tây... Chúng thường bị chết khi nồng độ muối đạt đến 0,4%.

- Những cây trồng chịu mặn trung bình gồm cà chua, củ cải, bông... Các thực vật nhóm này có khả năng chịu được nồng độ muối 0,4 - 0,6%.

- Các cây trồng chịu mặn khá như củ cải đường, bầu bí, dưa hấu, một số giống lúa trên đất mặn, cói... có khả năng sống bình thường khi nồng độ muối trong đất đạt 0,7 - 1%. Trên đất mặn, chúng có khả năng cho năng suất tốt.

#### **\* Các đặc điểm thích nghi về giải phẫu, hình thái**

Mặn có thể làm thay đổi một số đặc tính của cây mà các đặc tính đó có thể cải thiện được cân bằng nước trong trường hợp đất mặn. Chúng có lá ít và nhỏ, giảm số lượng khí khổng, tăng độ mỏng nước, làm dày tầng cutin và sáp phủ trên lá, giảm sự hình thành mô dẫn, lignin hoá rễ sớm... Do sự sinh trưởng chậm của các bộ phận trên mặt đất nên giảm tỷ lệ thân lá/rễ. Tất cả các đặc điểm đó giúp cho cây giảm sự dẫn nước và thoát hơi nước để duy trì sự cân bằng nước trong điều kiện đất mặn.

#### **\* Sự điều chỉnh thẩm thấu**

Do áp suất thẩm thấu của cây thấp hơn của đất nên cây không hút được nước. Các thực vật chịu mặn có khả năng tự điều chỉnh thẩm thấu để làm tăng áp suất thẩm thấu trong tế bào vượt quá áp suất thẩm thấu của đất. Tốc độ và thời gian điều chỉnh thẩm thấu phụ thuộc vào loài thực vật. Người ta đo được tốc độ điều chỉnh thẩm thấu trung bình là 1 atm/ngày. Tốc độ này chỉ theo kịp các biến đổi xảy ra trong đất mặn. Tùy thuộc vào thực vật mà có các cách điều chỉnh thẩm thấu khác nhau.

- Một số thực vật có khả năng tích lũy một lượng muối cao trong tế bào chủ yếu là muối NaCl và có thể có cả K<sup>+</sup>...

- Một số thực vật có khả năng tổng hợp và tích lũy một số chất hữu cơ đơn giản, có phân tử lượng thấp để tăng áp suất thẩm thấu. Các chất tích lũy chủ yếu là các axit hữu cơ, axit amin, các đường. Khi gặp môi trường mặn thì trong cây lập tức tổng hợp các chất hữu cơ nhóm này để tự điều chỉnh áp suất thẩm thấu của chính mình. Ngoài ra, các hợp chất prolin, betain, putressin cũng được hình thành khi bị mặn.

#### **\* Hình thành các khoang chứa muối, tiết muối để giảm nồng độ muối có thể gây độc trong cây.**

- Các thực vật chịu mặn có khả năng hình thành nhiều tế bào đồng nhất gọi là các hạch muối. Chúng có nhiệm vụ thu gom muối ở các tế bào khác của lá và thân. Các túi muối hoạt động trong một thời gian ngắn rồi vỡ ra tung muối ra mặt lá. Các túi muối khác được hình thành và tiếp tục thu gom muối. Nồng độ muối trong các túi muối cao gấp 60 lần so với các tế bào khác. Bằng cách này mà cây có thể duy trì nồng độ muối thấp trong lá.

- Một số thực vật hình thành các túi muối nhưng chỉ đóng vai trò "giám giữ" muối mà không loại ra khỏi lá. Số lượng túi muối càng nhiều thì khả năng chịu mặn càng cao.

Cũng có một số thực vật tích lũy nhiều muối trong lá rồi khi lá chết đi, muối được loại ra khỏi cây...

Yeo và Flower (1984) đã tổng kết các cơ chế chống chịu mặn của cây lúa:

- Hiện tượng ngăn chặn muối – Cây không hấp thu một lượng muối dư thừa nhờ hiện tượng hấp thu có chọn lọc.

- Hiện tượng tái hấp thu – Cây hấp thu một lượng muối thừa nhưng được tái hấp thu trong mô libe.  $\text{Na}^+$  không chuyển vị đến chồi thân.

Ngăn chặn chực vận chuyển  $\text{Na}^+$  lên chồi ngọn qua điều chỉnh hệ thống điện thế trong cây.

- Hiện tượng ngăn cách từ lá đến lá - Lượng muối dư thừa được chuyển từ lá non sang lá già, muối được định vị tại lá già không thể chuyển ngược lại.

- Chống chịu ở mô - Cây hấp thu muối và được ngăn cách trong các không bào (vacuoles) của lá, làm giảm ảnh hưởng độc hại của muối đối với hoạt động sinh trưởng của cây.

- Ảnh hưởng pha loãng – Cây hấp thu muối nhưng sẽ làm loãng nồng độ muối nhờ tăng cường tốc độ sinh trưởng nhanh và gia tăng sinh trưởng trong chồi.

Tất cả những cơ chế này đều nhằm hạ thấp nồng độ  $\text{Na}^+$  trong các mô chức năng, do đó làm giảm tỷ lệ  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  trong chồi (<1).

Tỷ lệ  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  trong chồi được xem như là chỉ tiêu chọn lọc giống lúa chống chịu mặn (Gregorio và Senadhira, 1993).

#### **5.4. Vận dụng vào thực tiễn sản xuất**

##### **\* Cải tạo đất mặn**

- Đất mặn có hàm lượng muối cao nên việc giảm nồng độ muối trong đất bằng biện pháp thao chua rửa mặn là dễ áp dụng nhất. Người ta tháo nước ngọt vào ruộng để pha loãng nồng độ muối trong đất làm cho áp suất thẩm thấu của dung dịch đất giảm xuống thấp hơn áp suất thẩm thấu của rễ cây. Nhờ vậy mà cây hút được nước và chất khoáng.

Chính vì vậy mà biện pháp thủy lợi cho vùng đất phèn mặn là biện pháp hàng đầu để sử dụng có hiệu quả vùng đất này.

- Đất mặn ven biển thường có độ pH rất thấp. Do đó, biện pháp có hiệu quả nhất là sử dụng vôi và lân để cải tạo đất chua mặn, làm tăng độ pH trong đất và cải thiện được chế độ dinh dưỡng của đất mặn.

Các nghiên cứu của Trường Đại học Nông nghiệp I cho thấy bón vôi và lân trên đất mặn đã làm tăng năng suất lúa lên khoảng 18 - 25%.

- Với các vùng đất phèn như ở Đồng bằng sông Cửu Long, người ta có biện pháp ép phèn, hạ phèn. Đào kênh rạch để hạ mực nước xuống thấp kéo theo phèn xuống dưới để giảm nồng độ sắt, nhôm di động trong tầng đất canh tác. Nếu không áp dụng biện pháp này thì khó mà canh tác được trên đất phèn này.

#### **\* Cải lương giống cây trồng chống chịu mặn**

- Công việc trước tiên là phải thanh lọc nhanh chóng các giống cây trồng theo tiêu chí chịu mặn. Người ta sử dụng các chỉ tiêu đơn giản liên kết với tính chịu mặn. Viện lúa Quốc tế IRRI đã sử dụng phương pháp đếm số lá chết sau một tháng xử lý mặn NaCl 0,4% cho mạ. Dựa vào sự sai khác về tỷ lệ lá chết để đánh giá mức độ chịu mặn của các giống lúa. Cũng có thể sử dụng các chỉ tiêu khác như tỷ lệ nảy mầm, mức độ giảm chiều cao, sự điều chỉnh thẩm thấu... trong điều kiện bị mặn. Bằng phương pháp thanh lọc nhanh, người ta có thể chọn ra các vật liệu khởi đầu để tiến hành chọn tạo giống chống chịu mặn.

- Công việc tiếp theo là đưa các giống đã thanh lọc ra khảo nghiệm trên đồng ruộng có độ mặn khác nhau để chọn ra các giống chịu mặn ở các mức độ khác nhau.

- Các nhà chọn tạo giống tiến hành lai tạo giữa các vật liệu chọn lọc để tạo ra các giống cây trồng mới có khả năng chống chịu mặn để đưa vào trồng các vùng đất mặn. Đây là công việc phức tạp và lâu dài mà các nhà tạo giống phải tiến hành để sử dụng có hiệu quả diện tích đất mặn rộng lớn ở nước ta.

- Có thể sử dụng các phương pháp của công nghệ sinh học trong tạo giống cây trồng nói chung và giống chống chịu mặn nói riêng. Việc đơn giản nhất là chọn dòng tế bào chịu mặn rồi nhân in vitro để tạo ra giống chịu mặn. Người ta xử lý tế bào trong dung dịch muối có nồng độ khác nhau rồi chọn các tế bào sống sót để tái sinh cây và nhân chúng. Các cây tái sinh từ chọn dòng tế bào chịu mặn có các đặc tính chống chịu mặn.

Tương lai, bằng công nghệ chuyển gen chống chịu mặn vào cây trồng ta có thể tạo ra các giống có khả năng chống chịu mặn có định hướng và ổn định.

## **6. TÍNH CHỐNG CHIỊ ỨNG CỦA CÂY TRỒNG**

### **6.1. Tác hại của ngập nước đối với cây trồng**

\* **Ứng là hiện tượng thừa nước đối với cây trồng.** Đây là trường hợp khá phổ biến ở nước ta. Có nhiều mức độ ứng khác nhau: Những vùng trũng bị ngập ứng quanh năm, nhưng có những vùng chỉ ngập ứng vào mùa mưa nhiều và cũng có trường hợp ứng tạm thời sau các trận mưa to... Dù ở mức độ nào thì ứng cũng gây ra tác hại ở các mức độ khác nhau đối với các cây trồng.

**Bảng 8.2. Mối quan hệ giữa mức độ ngập úng và giảm năng suất lúa (Pande, 1976)**

<b>Giai đoạn sinh trưởng</b>	<b>Chiều cao bị ngập (%)</b>	<b>Năng suất ( % )</b>
Đối chứng ( ngập nước $5\pm 2$ cm)	0	100
	25	75
	50	62
Mạ đến đẻ nhánh tối đa	75	58
	25	74
	50	64
Đẻ nhánh tối đa đến trỗ	75	56
	25	71
	50	66
Trỗ đến chín	75	50

\* **Tác hại cơ bản** là khi ngập nước, các mao quản đất được lấp đầy nước, không khí bị đẩy ra khỏi các mao quản và do đó đất hoàn toàn thiếu oxi. Nồng độ  $O_2$  trong các loại đất thoát nước là 20,6% cũng xấp xỉ nồng độ  $O_2$  trong khí quyển. Hệ số khuếch tán của  $O_2$  trong nước thấp hơn 4 lần so với trong không khí

Do đất thiếu oxi nên rễ cây hô hấp yếm khí không đủ năng lượng cho việc hút nước và hút khoáng. Đây cũng là một trường hợp xảy ra hạn sinh lý cho cây trồng ảnh hưởng đến các hoạt động sinh lý và năng suất. Tùy theo mức độ ngập úng và giai đoạn sinh trưởng khác nhau mà tác hại của úng đối với cây trồng khác nhau. Ví dụ như cây lúa khi ngập úng 25% chiều cao thì năng suất giảm 18 - 25%, còn ngập 75% thì giảm năng suất 30 - 50%. Khi ngập úng, diện tích quang hợp bị giảm và đẻ nhánh giảm.

\* **Trong điều kiện yếm khí**, các quá trình lên men đặc biệt lên men butyric trong đất xảy ra và sản sinh các chất gây độc cho hệ rễ.

## **6.2. Các đặc điểm thích nghi của thực vật chịu úng**

Khả năng chịu úng của một số loài thực vật được phân loại như sau:

Cây trồng trong nước	Cây chịu úng	Cây mẫn cảm với úng
<i>Acorus calamus</i> (sweetplag)	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Glycin max</i> (đậu tương)
<i>Echinochloa crus-galli</i> (cỏ lúa)	<i>Ec. Crus-pavonis</i> (cỏ lồng vực)	<i>Lycopersicon esculentum</i> (cà chua)
<i>Ec. phyllopogon</i> (cỏ lồng vực)	<i>Hordeum Vulgare</i> (yến mạch)	<i>Pisum Sativum</i> (đậu)
<i>Erythina caffra</i> (cây san hô)	<i>Solanum tuberosum</i> (khoai tây)	
<i>Rumex maritimus</i> (cây chút chút vàng)	<i>Triticum aestivum</i> (lúa mì)	
<i>Oryza sativa</i> (lúa nước)	<i>Zea Mays</i> (ngô)	
<i>Zizania aquatica</i> (lúa dại)		

\* **Các thực vật chịu úng thường có hệ thống rễ ít mẫn cảm** với điều kiện yếm khí và nhất là không bị độc do các chất sản sinh trong điều kiện yếm khí.

\* **Đặc điểm thích nghi quan trọng** là trong thân, rễ của chúng có hệ thống các gian bào rất lớn thông nhau thành một hệ thống để dẫn oxi từ không khí trên mặt đất xuống cung cấp cho rễ hô hấp. Mặc dù đất yếm khí nhưng rễ vẫn được cung cấp đầy đủ oxi. Đây là đặc trưng cơ bản nhất giúp cây sống trong điều kiện thường xuyên ngập nước. Các thực vật sống ở đầm lầy như các loại sù vẹt thường có các rễ chọc lên khỏi mặt bùn để dẫn không khí xuống rễ nằm ngập sâu dưới bùn... Cây lúa cũng có hệ thống gian bào phát triển mạnh trong thân và rễ, nên có thể sống thường xuyên trong đất ngập nước...

\* **Đặc điểm trao đổi chất:** cây chịu úng là cây có khả năng tăng cường sự hô hấp yếm khí và ngăn cản sự axit hóa tế bào chất.

\* **Một số vấn đề về đặc tính chống úng của cây lúa**

Các giống lúa chịu được úng được chia thành 4 nhóm như sau:

- Chịu ngập hoàn toàn trong vòng 10 ngày sau đó có thể phục hồi khi nước rút. Thường sảy ra khi bị lũ quét hay bị ngập bất thành linh.

- Nhóm lúa có khả năng vươn chiều cao 5 – 10 cm/ngày hoặc nhiều hơn trong vùng bị lũ lụt kéo dài, thường là các dạng lúa nổi. Nước dâng từ từ và kéo dài trong nhiều tháng. Tính chống chịu trong trường hợp này được thể hiện qua khả năng vươn lóng. Khả năng vươn lóng là tính trạng quan trọng của các giống lúa nổi giúp làm tăng chiều cao cây nhờ vươn dài lóng thân, bẹ lá, lá lúa hoặc đồng thời tất cả những bộ phận này. Hiện tượng vươn lóng thường xảy ra ở giai đoạn sinh trưởng và ít thấy ở giai đoạn sinh sản. Bẹ lá và phiến lá non có thể vươn dài rất nhanh trong điều kiện cây lúa bị ngập nước. Sự

vươn lóng rất cần năng lượng tích lũy và đây được xem là tính trạng quan trọng nhất của lúa nổi giúp nó sống sót và phát triển.

- Nhóm lúa có khả năng thích nghi ở vùng đầm lầy ven biển nơi có thủy triều lên xuống trong ngày làm cho cây bị ngập lúc triều cường.

- Nhóm không có khả năng vươn lóng nhưng thích nghi tốt trong nước ngập sâu kéo dài 2–3 tháng và thường là các giống lúa có phản ứng quang chu kỳ và trở vào lúc nước rút.

### **6.3. Vận dụng vào sản xuất**

\* **Thực hiện chế độ tưới tiêu hợp lý cho cây trồng.** Trong trường hợp gặp úng thì phải có biện pháp tiêu nước. Rễ các cây trồng cạn thường rất nhạy cảm với thừa nước trong đất nên sau khi mưa to mà bị úng thì ta phải nhanh chóng tháo nước cho chúng và phải phá váng, xới xáo đất để tăng oxi cho rễ nếu thấy cần thiết.

\* **Chọn tạo các giống chống chịu úng** để đưa vào trồng trên các vùng thường bị úng. Ví dụ như người ta chọn tạo các giống lúa chịu úng cho các vùng ngập úng khác nhau:

- Với các vùng ngập úng không thường xuyên thì có thể chọn các giống lúa cao cây trung bình (110 - 130 cm). Các giống này cao hơn các giống thấp cây nhưng lại thấp hơn các giống lúa cao cây truyền thống. Chúng thích hợp cho các vùng thỉnh thoảng mới ngập úng.

- Với các vùng trũng thường xuyên và sâu thì công tác giống phức tạp hơn. Phương hướng chung là chọn tạo các giống lúa có khả năng vươn theo độ sâu của nước tương tự như lúa nổi nhưng có năng suất cao. Người ta chuyển các gen vươn cao của giống lúa nổi vào các giống thấp cây có năng suất cao. Các giống này gọi là các giống lúa nước sâu. Khi không bị úng thì chúng vẫn thấp cây, còn khi nước sâu thì chúng vươn theo mực nước...

- Hiện nay, các cơ sở nghiên cứu về lúa đã chọn tạo một số giống lúa có khả năng chịu úng ở mức độ khác nhau (ký hiệu là U) và đang được trồng ở các vùng trũng ngập úng...

## **7. TÍNH CHỐNG CHỊU LỚP ĐỎ CỦA CÂY TRỒNG**

### **7.1. Tác hại của lớp đỏ**

- Lớp và đỏ là hai hiện tượng khác nhau nhưng thường đi kèm nhau. Lớp là nguyên nhân dẫn đến đỏ. Lớp đỏ có thể xảy ra với các cây trồng nhưng phổ biến là các cây đơn tử diệp như lúa, ngô, lúa mì... vì các thực vật này không có rễ cọc nên rễ thường ăn nông và đặc biệt là mô cơ giới, hệ thống dẫn kém phát triển hơn cây song tử diệp.

- Lốp là do thừa dinh dưỡng nhất là thừa đạm nên cây sinh trưởng quá mạnh. Khi bị lốp, thân lá phát triển quá mức, diện tích lá quá cao vượt quá chỉ tiêu hệ số lá tối thích, các lá che khuất nhau nên quang hợp giảm, năng suất giảm nghiêm trọng, có khi không cho thu hoạch. Ngoài ra, trong điều kiện bị lốp, cây dễ bị nhiễm sâu bệnh nhiều hơn...

- Đổ rạp thường xảy ra khi bị lốp. Khi bị lốp, các glucit được huy động vào cho sinh trưởng thân lá nên thiếu glucit để hình thành nên các polimer như hemixeluloza, xeluloza, pectin, lignin... Do đó, các mô cơ giới nhất là ở phần gốc cây không được hình thành và gốc cây rất yếu. Do khối lượng của thân lá quá lớn nên cây bị đổ rạp nhất là khi gặp mưa, gió to hoặc bão.

- Lốp đổ làm giảm năng suất cây trồng nghiêm trọng. Mức độ giảm năng suất phụ thuộc vào thời gian bị đổ rạp. Đổ vào các giai đoạn sinh trưởng càng sớm thì càng tác hại, có khi không cho thu hoạch. Đổ vào giai đoạn lúa chín ít tác hại hơn vào giai đoạn trổ và làm hạt...

## **7.2. Đặc điểm của các thực vật chống đổ**

\* **Đặc điểm quan trọng nhất** của các cây trồng có khả năng chống đổ là có mô cơ giới phát triển mạnh làm cho cây cứng, hệ thống dẫn phát triển và hoá gỗ, hàm lượng silic cao trong thân và lá nên cây cứng hơn...

\* **Loại hình chống lốp đổ**: Thấp cây và có lá mọc thẳng đứng, góc độ lá và thân nhỏ, cứng cây... Các giống lúa cũ thường cao và lá không đứng nên rất dễ đổ. Các giống lúa mới có năng suất cao thường có chiều cao thấp và bộ lá đứng. Nhờ vậy mà ta có thể cấy dày mà không bị lốp đổ. Những giống lúa này thường có tỷ lệ thân lá/rễ cân đối, không quá cao như các giống cũ.

Những đặc điểm trên là các đặc điểm của loại hình cây trồng chịu thâm canh, chịu phân. Với các cây trồng đó, chúng ta có thể sử dụng phân bón đặc biệt là phân đạm để điều khiển phát triển của diện tích lá mà không bị đổ. Đây là điều kiện quan trọng để tăng năng suất.

## **7.3. Vận dụng vào sản xuất**

### **\* Chế độ dinh dưỡng cân đối**

Để phòng hiện tượng lốp có thể xảy ra, ta phải bảo đảm chế độ dinh dưỡng cân đối nhất là giữa N, P, K, tránh việc thừa dinh dưỡng nhất là thừa đạm. Với mỗi loại cây trồng cần xác định tỷ lệ và liều lượng các loại phân bón thích hợp để cho năng suất cao nhất mà không gây ra lốp đổ.

### **\* Khắc phục nguy cơ lốp đổ**

Nếu quần thể có nguy cơ lốp đổ thì ta phải có biện pháp làm giảm diện tích lá, có thể bằng cắt tỉa bớt lá. Với ruộng lúa tốt quá nên áp dụng biện pháp tháo nước phơi



ruộng vào giai đoạn lúa đứng cái để ức chế sinh trưởng chiều cao có thể dẫn đến lốp đổ.

**\* Xử lý hoá chất**

Để chống lốp đổ, ta có thể sử dụng chất ức chế sinh trưởng để ức chế sinh trưởng chiều cao và tăng cường hình thành mô cơ giới. Chất được sử dụng nhiều nhất vào mục đích chống đổ trong điều kiện thâm canh cao là CCC (Clo Colin Clorit). CCC kìm hãm tổng hợp GA nên có tác dụng ức chế sự dãn của tế bào theo chiều dọc, làm giảm sinh trưởng chiều cao. Các cây ngũ cốc khi sử dụng CCC có thể giảm chiều cao 20 - 30%. CCC có hiệu quả nhất với lúa mì nên xử lý CCC là biện pháp bắt buộc trong thâm canh lúa mì. Với lúa thì CCC cũng có hiệu quả tốt trong điều kiện thâm canh nhưng hiệu quả thấp hơn lúa mì. Người ta phun hay bón CCC vào đất với liều lượng 5 - 8 kg/ha vào giai đoạn 5 - 6 lá thì có thể tăng năng suất lúa mì lên 3 - 5 tạ/ha...

**\* Cải lương giống cây trồng theo hướng chịu phân đạm và chống đổ**

Đây là một hướng chọn tạo giống quan trọng đã và đang được tiến hành và thu được các kết quả quan trọng.

Cuộc cách mạng về giống lúa đã đưa ra hàng loạt các giống lúa mới chịu thâm canh cao, chống chịu lốp đổ và cho năng suất cao hơn rất nhiều so với các giống lúa cũ không chịu phân và dễ lốp đổ. Các giống này có đặc điểm ngoại hình chung là thấp cây, góc lá nhỏ, cây cứng... Nhờ vậy mà ta có thể làm tăng diện tích lá để tăng quang hợp bằng cách cấy dày, bón phân nhiều mà không bị lốp đổ...

## TÓM TẮT CHƯƠNG 8

■ *Tính chống chịu sinh lý của cây trồng là sự thích nghi của cây đối với các nhân tố ngoại cảnh stress để tồn tại, phát triển và bảo tồn nòi giống của mình. Tương ứng với các nhân tố sinh thái bất thuận mà cây có các đặc tính chống chịu sau: Tính chống chịu hạn, chống chịu nóng, chống chịu lạnh, chống chịu úng, chống chịu mặn, chống chịu lớp đất, chống chịu sâu bệnh. Nghiên cứu bản chất tính chống chịu sinh lý để đề xuất các biện pháp làm tăng khả năng sản xuất của cây trồng trong điều kiện môi trường bất thuận .*

■ *Hạn đất, hạn không khí và hạn sinh lý gây ra mất cân bằng nước trong cây và gây tác hại nghiêm trọng lên cấu trúc của hệ thống nguyên sinh chất, cấu trúc hệ thống màng dẫn đến đảo lộn quá trình trao đổi chất, ức chế các hoạt động sinh lý, quá trình sinh trưởng, phát triển và hình thành năng suất. Các cây chống chịu hạn thường có đặc tính chung là rất bền vững trong điều kiện bị hạn và duy trì được các hoạt động sinh lý bình thường. Có thể dùng các biện pháp xử lý để tăng tính chịu hạn hoặc có thể chọn tạo giống chống chịu hạn để trồng ở các vùng đất thiếu nước.*

■ *Nhiệt độ cao quá làm rối loạn quá trình trao đổi chất theo hướng tăng quá trình phân giải protein giải phóng  $NH_3$  gây độc, làm biến tính protein và chất nguyên sinh dẫn đến rối loạn các hoạt động sinh lý, ngăn cản quá trình thụ tinh làm giảm năng suất cây trồng. Hệ thống nguyên sinh chất, màng sinh học bền vững ở nhiệt độ cao, không bị phân huỷ là đặc tính quan trọng nhất của các cây chịu nóng. Chọn tạo giống cây trồng có khả năng chống chịu nóng tốt để đưa trồng các vùng có nhiệt độ cao như ở các tỉnh miền Trung là công việc quan trọng hiện nay của các nhà chọn giống cây trồng.*

■ *Nhiệt độ thấp (lạnh) gây tác hại nghiêm trọng đến cây trồng. Nhiệt độ thấp làm thương tổn hệ thống màng trong tế bào theo hướng chuyển từ trạng thái lỏng hoạt động sang trạng thái đông đặc không linh hoạt gây ức chế lên toàn bộ các hoạt động sống xảy ra trong tế bào và trong cây. Nhiệt độ thấp làm quá trình thụ tinh không thực hiện được nên hạt bị lép, giảm năng suất nghiêm trọng. Các cây chống chịu lạnh trước hết có cấu trúc của hệ thống màng bền vững theo hướng tăng hàm lượng của photpholipit-colin, giảm các chất steroid, làm hạ nhiệt độ chuyển pha xuống thấp hơn. Việc chọn tạo giống cây trồng chống chịu lạnh bằng biện pháp thanh lọc, chọn lọc và lai tạo là công việc thường xuyên của các nhà chọn tạo giống cây trồng.*

■ *Việc thừa muối trong đất sẽ làm tăng áp suất thẩm thấu của dung dịch đất và cây không lấy được nước, gây hạn sinh lý, ức chế các hoạt động sống trong cây, ức chế sinh trưởng, giảm năng suất cây trồng. Các cây chống chịu mặn thường có khả năng điều chỉnh thẩm thấu để tăng áp suất thẩm thấu của cây vượt trên áp suất thẩm thấu của đất, hoặc tạo nên các túi muối trong thân lá để giảm nồng độ muối trong cây... Việc cải tạo đất mặn bằng thao chua rửa mặn, bón vôi và lân, ép phèn cùng với chọn giống chống chịu phèn mặn sẽ làm tăng hiệu quả sử dụng diện tích đất mặn ở nước ta.*

■ *Ngập úng sẽ làm cho đất yếm khí, thiếu oxi cho hô hấp của rễ nên gây hạn sinh lý. Cây chịu úng thường có hệ thống thông khí dẫn oxi từ không khí xuống cung cấp cho rễ hô hấp. Chọn*

tạo giống lúa chịu úng theo hướng tăng chiều cao trung bình cho các vùng thỉnh thoảng bị úng hoặc theo hướng chuyển các gen vươn cao cây theo mực nước ngập cho các vùng ngập úng sâu.

■ Lớp do thừa đạm làm cho cây sinh trưởng quá mức, còn đổ là do mô cơ giới phát triển yếu làm cho gốc cây không chống đỡ được với khối lượng lớn thân lá trên mặt đất. Lớp đổ đã làm giảm năng suất cây trồng nghiêm trọng. Do vậy, việc phòng ngừa khả năng lớp đổ và làm tăng tính chịu phân đạm và chống đổ là những biện pháp rất có ý nghĩa trong sản xuất.

## CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Tính chống chịu sinh lý của cây là gì? Cây có các tính chống chịu nào? Hiểu biết về tính chống chịu của cây với điều kiện ngoại cảnh bất thuận có ý nghĩa gì trong sản xuất?

2. Thiếu nước gây tác hại gì cho cây và năng suất cây trồng?

3. Những đặc điểm nào chứng tỏ cây thích nghi và chống chịu với khô hạn? Ứng dụng các hiểu biết đó vào sản xuất.

4. Tại sao cây chết ở nhiệt độ cao? Những đặc trưng nào giúp cây chống chịu với nhiệt độ cao? Hiểu biết đó có ý nghĩa gì trong sản xuất?

5. Nêu một vài tác hại chủ yếu của lạnh đối với cây. Việc thay đổi cấu trúc của màng có ý nghĩa gì trong tính chịu lạnh của cây? Cơ sở khoa học của biện pháp xử lý CCC và tro bếp để chống rét?

6. Tác hại chủ yếu nhất của mặn đối với cây ? Các cây sống được trên đất mặn cần có đặc điểm thích nghi gì? Các biện pháp thường sử dụng để cải tạo đất phèn mặn?

7. Tại sao nhiều thực vật bị chết khi đất ngập nước? Cấu trúc đặc trưng của cây thích nghi với đất ngập úng? Phương hướng chọn tạo giống cho các vùng bị úng.

8. Nguyên nhân gây nên lớp đổ? Các biện pháp khắc phục hiện tượng lớp đổ cho cây trồng? Hãy mô phỏng đặc điểm chính của giống lúa chịu thâm canh và chống lớp đổ?

## CÂU HỎI TRẮC NGHIỆM

- Có thể xem tính chống chịu của cây với điều kiện bất thuận là:  
A. Là hoạt động sinh lý của cây                      B. Là hoạt động thích nghi của cây  
C. Là hoạt động sinh lý thích nghi của cây      D. Là hoạt động sinh thái của cây
- Biện pháp sau đây không phải là mục đích của việc nghiên cứu sinh lý chống chịu của cây trồng đối với điều kiện bất thuận:  
A. Chọn giống chống chịu                              B. Tăng cường khả năng chống chịu  
C. Giảm thiểu tác hại của stress môi trường      D. Bố trí mật độ gieo trồng thích hợp.
- Nguyên nhân trực tiếp gây nên hạn cho cây là:  
A. Thoát hơi nước quá nhiều                      B. Hút nước quá ít  
C. Hút nước cân bằng với thoát nước              D. Cây mất cân bằng nước
- Dạng hạn nào gây tác hại nghiêm trọng nhất:  
A. Hạn đất                      B. Hạn không khí                      C. Hạn sinh lý                      D. A + B
- Giai đoạn nào của cây mẫn cảm nhất với hạn:  
A. Nảy mầm                      B. Cây con                      C. Hình thành hoa                      D. Già chín
- Nguyên nhân trực tiếp làm giảm năng suất kinh tế khi cây gặp hạn là:  
A. Giảm sút quang hợp                              B. Giảm sút hô hấp  
C. Giảm sút hút khoáng                              D. Giảm sút dòng vận chuyển chất hữu cơ
- Đặc tính nào của tế bào bị thương tổn khi thiếu nước ?  
A. Cấu trúc màng                                      B. Đặc tính lý hoá của chất nguyên sinh  
C. Trạng thái keo nguyên sinh chất              D. Quan điểm khác
- Hoạt động sinh lý nào khi cây thiếu nước là quyết định nhất?  
C. Vận chuyển vật chất                      A. Quang hợp                      B. Hô hấp                      D. Cân bằng nước
- Với thực vật đoãn sinh thì đặc trưng chống hạn nào là quan trọng nhất?  
A. Hạn chế mất nước                              B. Tăng hút nước  
C. Điều chỉnh thẩm thấu                              D. Phát triển thật nhanh chóng
- Cây xương rồng sống được trên sa mạc khô cằn do:  
A. Nước liên kết cao                                      B. Rễ ăn sâu  
C. Đóng khí khổng                                      D. Quan điểm khác
- Để chọn giống chống chịu hạn, các nhà chọn giống dựa vào đặc tính chống hạn nào?  
A. Chín sớm    B. Rễ ăn sâu  
C. Quang hợp tốt khi thiếu nước                      D. Tuỳ mục đích chọn giống
- Sự khác nhau cơ bản giữa hạn đất và hạn sinh lý là:  
A. Mất cân bằng nước                                      B. Mất sức trương nước  
C. Thiếu nước trong môi trường                      D. Giảm sút quang hợp
- Hoạt động nào diễn ra trong cây không bị thay đổi khi cây gặp hạn:  
A. Đường hướng quang hợp                              B. Cường độ trao đổi chất  
C. Động thái tích lũy chất khô                              D. Động thái hấp thu chất khoáng
- Với thực vật CAM, đặc tính nào có tính đặc trưng nhất liên quan đến khả năng chịu hạn  
A. Khí khổng đóng ban ngày                              B. Hàm lượng nước liên kết cao  
C. Hệ rễ ăn sâu    D. Dự trữ nhiều nước
- Đặc trưng hình thái nào ít ảnh hưởng đến khả năng chịu hạn của cây:  
A. Phân bố của bộ rễ sâu và rộng                      B. Tầng cutin trên lá dày  
C. Lá dày    D. Giảm diện tích lá

15. Nguyên nhân chủ yếu làm cây chết ở nhiệt độ cao là:  
 A. Phân huỷ protein sinh ra  $\text{NH}_3$       B. Rối loạn trao đổi chất  
 C. Quang hợp giảm      D. Cấu trúc màng thay đổi
16. Đặc tính nào ít liên quan đến tính chịu nóng:  
 A. Thoát hơi nước để giảm nhiệt độ      B. Giảm diện tích lá  
 C. Hệ thống màng bền vững      D. Hàm lượng nước liên kết cao
17. Đặc điểm quan trọng nhất giúp cây chịu được nhiệt độ cao là:  
 A. Hệ thống nguyên sinh chất bền vững      B. Hoạt động sinh lý được duy trì  
 C. Cân bằng nước được duy trì      D. Trao đổi chất không bị rối loạn
18. Khi gặp nhiệt độ cao, cây có phản ứng thích nghi tăng hô hấp nhằm:  
 A. Cung cấp năng lượng      B. Cung cấp sản phẩm trung gian  
 C. Cung cấp các axit hữu cơ      D. Không tán thành
19. Cây mạ thường mẫn cảm nhất với nhiệt độ thấp vào giai đoạn nào?  
 A. 1 lá      B. 2 lá      C. 3 lá      D. 4 lá
20. Đặc tính nào là chủ yếu gây chết khi cây gặp nhiệt độ hạ thấp?  
 A. Độ nhớt tăng      B. Màng bị thương tổn  
 C. Quang hợp giảm      D. Sản sinh chất độc
21. Đặc tính nào quyết định cho cây chống chịu với nhiệt độ hạ thấp?  
 A. Tăng ABA khi lạnh      B. Cấu trúc màng bền vững  
 C. Trao đổi chất không đảo lộn      D. Hoạt động sinh lý ổn định
22. Lúc lúa trở gặp lạnh giảm năng suất chủ yếu do:  
 A. Hút nước kém      B. Quang hợp kém  
 C. Vận chuyển kém      D. Thụ tinh kém
23. Biện pháp nào có tính cơ bản nhất khi trồng trọt trong vùng có nhiệt độ thấp?  
 A. Tỏi luyện hạt giống ở nhiệt độ thấp      B. Xử lý nguyên tố vi lượng  
 C. Xử lý chất ức chế sinh trưởng      D. Chọn giống chống chịu lạnh
24. Trên đất mặn, cây chết chủ yếu do:  
 A. Thiếu dinh dưỡng      B. Gây hạn sinh lý  
 C. Các ion gây độc      D. Rối loạn trao đổi chất
25. Theo anh chị thì cơ chế thích nghi nào với mặn có sức thuyết phục nhất?  
 A. Tạo túi muối      B. Điều chỉnh để tăng áp suất thẩm thấu  
 C. Hệ thống màng bền vững      D. Duy trì hoạt động sinh lý
26. Việc tích lũy chất nào trong tế bào không có vai trò điều chỉnh thẩm thấu?  
 A.  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$       B. Đường      C. Axit amin      D. Protein
27. Biện pháp nào không nên áp dụng để cải tạo đất mặn?  
 A. Rửa mặn      B. Ép phèn      C. Bón vôi      D. Bón đạm
28. Cây lúa sống được trong điều kiện ngập nước là do:  
 A. Rễ ít mẫn cảm chất độc      B. Rễ ít mẫn cảm với yếm khí  
 C. Có hệ thống thông khí      D. Ý kiến khác
29. Biện pháp nào hữu hiệu để sử dụng đất bị ngập úng?  
 A. Tiêu nước      B. Chọn giống      C. Chuyển hướng sử dụng      D. Ý khác
30. Hiện tượng lốp đổ gây ra chủ yếu do:  
 A. Mất cân bằng dinh dưỡng      B. Mất cân bằng sinh trưởng  
 C. Mưa gió to      D. Mô cơ giới kém phát triển
31. Biện pháp nào kém thuyết phục khi khắc phục lốp đổ cho cây trồng?

A. Rút nước phơi ruộng

B. Xử lý CCC

C. Giảm diện tích lá

D. Bón phân

32. Để chọn tạo giống lúa chịu phân và chống đổ cần dựa vào chỉ tiêu gì?

A. Thấp cây

B. Góc lá nhỏ

C. Mô cơ giới

D. Ý khác

**PHỤ LỤC**  
**CÁC TRIỆU CHỨNG THIẾU HỤT DINH DƯỠNG Ở MỘT SỐ CÂY TRỒNG**



Hình 6. 6. Triệu chứng thiếu phospho



Cây đồng tiền thiếu sắt    Cây ngô thiếu lưu huỳnh

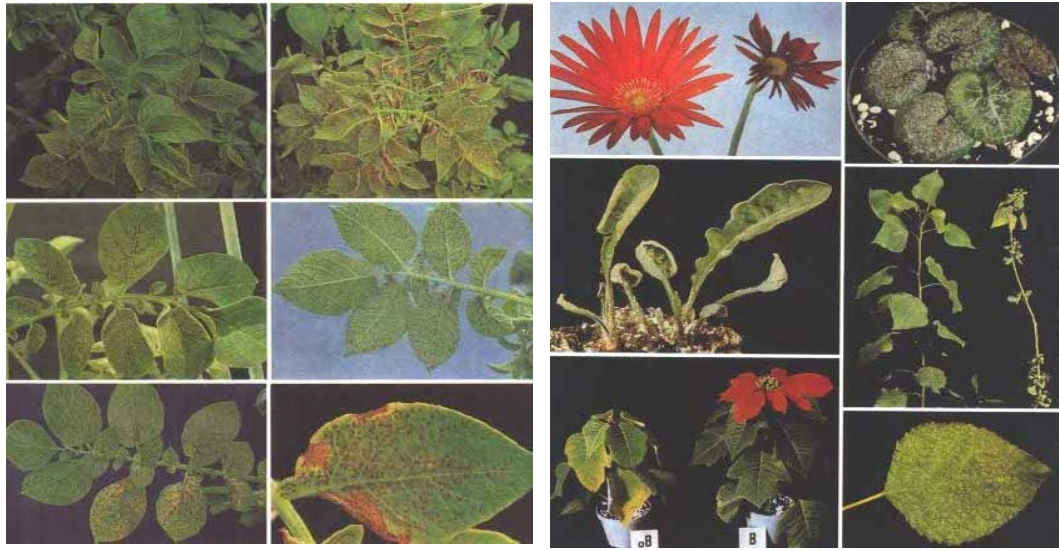
Cây bắp cải thiếu kali



Cây khoai tây thiếu canxi



Triệu chứng thiếu đồng



Cây khoai tây thiếu Mn

Triệu chứng thiếu Bo



Triệu chứng thiếu kẽm



Biểu hiện thiếu nitơ trên cây ngô



Triệu chứng thiếu Mo trên cây bắp cải, súp lơ



## TÀI LIỆU THAM KHẢO

- 1. Trần Đăng Kế - Nguyễn Như Khanh**  
*Sinh lý học thực vật*  
Nhà xuất bản giáo dục - Hà Nội 2000.
- 2. Võ Thị Bạch Mai**  
*Thủy canh cây trồng*  
Nhà xuất bản Đại học Quốc gia TP Hồ Chí Minh, 2003
- 3. Hoàng Minh Tấn - Nguyễn Quang Thạch - Trần Văn Phẩm**  
*Giáo trình Sinh lý thực vật*  
Nhà xuất bản Nông nghiệp - Hà Nội 2000.
- 4. Hoàng Minh Tấn - Nguyễn Quang Thạch**  
*Chất điều hoà sinh trưởng đối với cây trồng*  
Nhà xuất bản Nông nghiệp - Hà Nội 1993.
- 5. Hoàng Minh Tấn - Vũ Quang Sáng - Nguyễn Kim Thanh**  
*Giáo trình Sinh lý thực vật*  
Nhà xuất bản Đại học sư phạm 2003.
- 6. Nguyễn Quang Thạch, Nguyễn Thị Lý Anh, Nguyễn Thị Phương Thảo**  
*Giáo trình Công nghệ sinh học nông nghiệp*  
Nhà xuất bản Nông nghiệp, 2005
- 7. Lê Văn Tri**  
*Chất điều hoà sinh trưởng và năng suất cây trồng*  
Nhà xuất bản Nông nghiệp, 1998
- 8. Lê Ngọc Tú - Đỗ Ngọc Liên - Đặng Thị Thu**  
*Tế bào và các quá trình sinh học*  
Nhà xuất bản Khoa học và kỹ thuật 2002
- 9. Vũ Văn Vụ - Vũ Thanh Tâm - Hoàng Minh Tấn**  
*Giáo trình Sinh lý thực vật*  
Nhà xuất bản giáo dục - 1996.
- 10. Vũ Văn Vụ**  
*Sinh lý thực vật ứng dụng*  
Nhà xuất bản giáo dục - 1999.
- 11. A.W. Galston - P.J. Davis - R.L. Satter**  
*The life of green plant*  
New York, 1985
- 12. Lincolh Taiz - Eduardo Zeiger**  
*Plant phisyology*  
University of California, 1998



## MỤC LỤC

Mở đầu	3
Chương 1: Sinh lý tế bào	6
1. Đại cương về tế bào thực vật	6
2. Khái quát về cấu trúc và chức năng sinh lý của tế bào thực vật	7
2.1. Sơ đồ cấu trúc tế bào thực vật	7
2.2. Thành tế bào	7
2.3. Không bào	12
2.4. Chất nguyên sinh (Protoplasm)	13
3. Các đặc tính cơ bản của chất nguyên sinh	19
3.1. Thành phần hóa học chủ yếu của chất nguyên sinh	19
3.2. Đặc tính vật lý của chất nguyên sinh	25
3.3. Đặc tính hóa keo của chất nguyên sinh	27
4. Sự trao đổi nước của tế bào thực vật	29
4.1. Sự trao đổi nước của tế bào theo cơ chế thẩm thấu	29
4.2. Sự trao đổi nước của tế bào thực vật theo phương thức hút trương	37
5. Đặc tính hóa keo của chất nguyên sinh	38
5.1. Sự xâm nhập chất tan thụ động vào tế bào thực vật	38
5.2. Sự xâm nhập chất khoáng chủ động	40
Tóm tắt chương 1	43
Câu hỏi ôn tập chương 1	44
Chương 2: Sự trao đổi nước	45
1. Nước trong cây và vai trò của nước đối với đời sống của cây	45
1.1. Một vài số liệu về hàm lượng nước trong cây	45
1.2. Vai trò của nước đối với đời sống của cây	46
1.3. Sự cân bằng về nước trong cây	47
1.4. Nước và sự phân bố của thực vật	48
2. Sự hút nước của rễ cây	49
2.1. Cơ quan hút nước	49
2.2. Các dạng nước trong đất và khả năng cây sử dụng	49
2.3. Sự vận động của nước từ đất vào rễ	52
2.4. Nhân tố ngoại cảnh ảnh hưởng đến hấp thu nước – Hạn sinh lý	54
3. Quá trình vận chuyển nước trong cây	58
3.1. Sự vận chuyển nước gần	58
3.2. Sự vận chuyển nước xa	58
4. Sự thoát hơi nước của lá	62
4.1. ý nghĩa của quá trình thoát hơi nước	63
4.2. Các chỉ tiêu đánh giá sự thoát hơi nước	64
4.3. Sự thoát hơi nước qua cutin	65
4.4. Sự thoát hơi nước qua khí khổng	65

5. Sự cân bằng nước và trạng thái héo của cây	77
5.1. Khái niệm về cân bằng nước	77
5.2. Độ thiếu hụt bão hoà nước (THBH)	77
5.3. Các loại cân bằng nước	79
5.4. Sự héo của thực vật	79
6. Cơ sở sinh lý của việc tưới nước hợp lý cho cây trồng	80
6.1. Xác định nhu cầu nước của cây trồng	81
6.2. Xác định thời điểm tưới nước thích hợp cho cây trồng	87
6.3. Xác định phương pháp tưới thích hợp	82
Tóm tắt chương 2	83
Câu hỏi ôn tập chương 2	84
Chương 3: Quang hợp	85
1. Khái niệm chung về quang hợp	85
1.1. Định nghĩa quang hợp	85
1.2. Phương trình tổng quát của quang hợp	86
1.3. ý nghĩa của quang hợp	86
2. Cơ quan làm nhiệm vụ quang hợp, Hệ sắc tố quang hợp	88
2.1. Lá	88
2.2. Lục lạp (chloroplast)	89
2.3. Các sắc tố quang hợp	92
3. Bản chất của quá trình quang hợp	98
3.1. Pha sáng và sự tham gia của diệp lục trong quang hợp	98
3.2. Pha tối và sự đồng hoá CO <sub>2</sub> trong quang hợp	104
4. Quang hợp và các điều kiện ngoại cảnh	117
4.1. ảnh hưởng của ánh sáng đến quang hợp	117
4.2. Quang hợp và nồng độ CO <sub>2</sub>	121
4.3. Quang hợp và nhiệt độ	123
4.4. Quang hợp và nước	124
4.5. Quang hợp và dinh dưỡng khoáng	125
5. Quang hợp và năng suất cây trồng	127
5.1. Hoạt động quang hợp quyết định 90-95% năng suất cây trồng	127
5.2. Năng suất sinh vật học và biện pháp nâng cao năng suất sinh vật học	128
5.3. Năng suất kinh tế (NSkt) và biện pháp nâng cao năng suất kinh tế	132
Tóm tắt chương 3	135
Câu hỏi ôn tập chương 3	136
Chương 4: Hô hấp	137
1. Khái niệm chung về hô hấp của thực vật	137
1.1. Định nghĩa và phương trình tổng quát của hô hấp	137
1.2 Vai trò của hô hấp đối với thực vật	138
2. Ty thể và bản chất của hô hấp	139
2.1. Ty thể	139
2.2. Bản chất hoá học của hô hấp	141

2.3. Hiệu suất sử dụng năng lượng trong hô hấp	153
3. Cường độ hô hấp và hệ số hô hấp	154
3.1. Cường độ hô hấp	154
3.2. Hệ số hô hấp (Respiration quotient - RQ)	156
4. Mối quan hệ giữa hô hấp và hoạt động sống trong cây	157
4.1. Hô hấp và sự trao đổi chất	157
4.3. Hô hấp và sự hấp thu nước và chất dinh dưỡng của cây	161
4.2. Hô hấp và quang hợp	159
4.4. Hô hấp và tính chống chịu của cây đối với điều kiện bất thuận	162
5. ảnh hưởng của các điều kiện ngoại cảnh đến hô hấp	163
5.1. Nhiệt độ	163
5.2. Hàm lượng nước của mô	164
5.3. Thành phần khí O <sub>2</sub> và CO <sub>2</sub> trong không khí	165
6. Hô hấp và vấn đề bảo quản nông sản phẩm	166
6.1. Quan hệ giữa hô hấp và bảo quản nông sản phẩm	166
6.2. Hậu quả của hô hấp đối với bảo quản nông sản	167
6.3. Các biện pháp khống chế hô hấp trong bảo quản nông sản phẩm	167
Tóm tắt chương 6	232
Câu hỏi ôn tập chương 6	233
Chương 5: Sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hóa trong cây	172
1. Khái niệm chung	172
1.1. Các dòng vận chuyển vật chất trong cây	172
1.2. ý nghĩa của sự vận chuyển và phân bố vật chất trong cây	172
2. Sự vận chuyển các chất đồng hóa ở khoảng cách gần	174
2.1. Sự vận chuyển các chất hữu cơ trong các tế bào đồng hóa	174
2.2. Sự vận chuyển các chất đồng hóa qua các tế bào nhu mô lá đến mạch libe	176
3. Sự vận chuyển các chất đồng hóa ở khoảng cách xa	177
3.1. Cấu trúc của hệ thống libe	177
3.2. Các chất được vận chuyển trong floem	187
3.3. Tốc độ của các chất đồng hóa trong mạch libe	181
3.4. Cơ chế vận chuyển trong mạch libe	182
4. Phương hướng vận chuyển và phân bố các chất đồng hóa trong cây	185
4.1. Phương hướng vận chuyển và phân bố	185
4.2. Các yếu tố chi phối hoạt động của nguồn và nơi chứa	186
5. ảnh hưởng của các nhân tố ngoại cảnh lên sự vận chuyển và phân bố các chất đồng hoá trong cây	188
5.1. Ánh sáng	188
5.2. Nhiệt độ	188
5.3. Nước	198
5.4. Dinh dưỡng khoáng	190
Tóm tắt chương 5	191
Câu hỏi ôn tập chương 5	192

Chương 6: Dinh dưỡng khoáng	193
1. Khái niệm chung	193
1.1. Các nguyên tố thiết yếu	193
1.2. Nguyên tố khoáng và phân loại chúng trong cây	195
1.3. Kỹ thuật đặc biệt trong nghiên cứu dinh dưỡng khoáng	197
1.4. Vai trò của các nguyên tố khoáng đối với cây và năng suất cây trồng	198
2. Sự hấp thu và vận chuyển chất khoáng của cây	199
2.1. Sự trao đổi chất khoáng của rễ trong đất	199
2.2. Sự vận chuyển chất khoáng trong cây	201
2.3. Sự dinh dưỡng khoáng ngoài rễ	202
3. ảnh hưởng của các nhân tố ngoại cảnh đến sự xâm nhập chất khoáng vào cây	203
3.1. Nhiệt độ	203
3.2. Nồng độ $H^+$ (pH) của dung dịch đất	203
3.3. Nồng độ oxi trong đất	206
4. Mối quan hệ giữa các ion hấp thu – Sự đối kháng ion	206
4.1. Sự tương tác giữa các ion khoáng	206
4.2. Sự đối kháng ion	208
5. Vai trò sinh lý của các nguyên tố khoáng thiết yếu	209
5.1. Photpho	209
5.2. Lưu huỳnh (S)	211
5.3. Kali	213
5.4. Can xi	214
5.5. Magiê	216
5.6 Silic	216
5.7. Các nguyên tố vi lượng	217
6. Vai trò của nitơ và sự đồng hóa nitơ của thực vật	220
6.1. Vai trò của N đối với cây	220
6.2. Thừa và thiếu nitơ	221
6.3. Sự đồng hóa nitơ của cây	222
7. Cơ sở sinh lý của việc sử dụng phân bón cho cây trồng	228
7.1. Xác định lượng phân bón thích hợp	228
7.2. Xác định tỷ lệ giữa các loại phân bón và thời kỳ bón phân	230
7.3. Phương pháp bón phân thích hợp	231
Tóm tắt chương 6	232
Câu hỏi ôn tập chương 6	233
Chương 7: Sinh trưởng và phát triển	234
1. Khái niệm chung về sinh trưởng và phát triển của thực vật	235
2. Các chất điều hoà sinh trưởng, phát triển thực vật	236
2.1. Khái niệm chung	236
2.2. Auxin	239
2.3. Gibberelin	249
2.4. Xytokinin	253

2.5. Axit abxixic (ABA)	255
2.6. Etylen	257
2.7. Các chất làm chậm sinh trưởng (Retardant)	259
2.8. Sự cân bằng hocmon trong cây	261
2.9. Một số ứng dụng chất điều hoà sinh trưởng trong sản xuất	264
3. Sự sinh trưởng và phân hoá tế bào - nuôi cấy mô tế bào thực vật (nuôi cấy in vitro)	267
3.1. Giai đoạn phân chia tế bào	267
3.2. Giai đoạn dẫn của tế bào	268
3.3. Sự phân hoá, phản phân hoá và tính toàn năng của tế bào	270
4. Sự tương quan sinh trưởng trong cây	274
4.1. Tương quan kích thích - Tương quan giữa rễ và thân lá	274
4.2. Tương quan ức chế	274
5. Sự nảy mầm của hạt	277
5.1. Biến đổi hoá sinh	278
5.2. Biến đổi sinh lý	278
5.3. ảnh hưởng của điều kiện ngoại cảnh đến sự nảy mầm	279
6. Sự hình thành hoa	280
6.1. Sự cảm ứng hình thành hoa bởi nhiệt độ (Sự xuân hoá)	281
6.2. Sự cảm ứng ra hoa bởi ánh sáng (Quang chu kỳ)	283
7. Sự hình thành quả và sự chín của quả	290
7.1. Sự hình thành quả	290
7.2. Sự chín của quả	293
8. Sinh lý sự hoá già của thực vật	295
8.1. Sự hoá già của cơ quan	296
8.2. Sự hóa già của toàn cây	297
8.3. Bản chất di truyền phân tử của sự hoá già	298
8.4. Điều chỉnh quá trình hoá già	299
9. Sự rụng của cơ quan	300
10. Trạng thái ngủ nghỉ của thực vật	302
Tóm tắt chương 7	306
Câu hỏi ôn tập chương 7	308
Chương 8: Tính chống chịu sinh lý của cây với các điều kiện ngoại cảnh bất thuận	310
1. Khái niệm chung	310
2. Tính chống chịu hạn	312
2.1. Các loại hạn	312
2.2. Tác hại của hạn	312
2.3. Bản chất của cây thích nghi và chống chịu khô hạn	313
2.4. Vận dụng vào sản xuất	316
3. Tính chống chịu nóng	318
3.1. Tác hại của nhiệt độ cao	318
3.2. Bản chất của thực vật thích nghi và chống chịu nóng	319

3.3. Vận dụng vào sản xuất	320
4. Tính chống chịu lạnh	320
4.1. Tác hại của nhiệt độ thấp	320
4.2. Bản chất của thực vật thích nghi và chống chịu lạnh	322
4.3. Vận dụng vào sản xuất	324
5. Tính chống chịu mặn	325
5.1. Đất nhiễm mặn	325
5.2. Tác hại của mặn	326
5.3. Bản chất của các thực vật có khả năng thích nghi và chống chịu mặn	327
5.4. Vận dụng vào thực tiễn sản xuất	328
6. Tính chống chịu úng của cây trồng	330
6.1. Tác hại của ngập nước đối với cây trồng	330
6.2. Các đặc điểm thích nghi của thực vật chịu úng	331
6.3. Vận dụng vào sản xuất	332
7. Tính chống chịu lớp đất của cây trồng	332
7.1. Tác hại của lớp đất	332
7.2. Đặc điểm của các thực vật chống đất	333
7.3. Vận dụng vào sản xuất	333
Tóm tắt chương 8	335
Câu hỏi ôn tập chương 8	336