

CHƯƠNG 4

HÔ HẤP Ở THỰC VẬT

Giới thiệu

Giúp người học giải thích được vì sao cây có thể sử dụng nguồn năng lượng chuyển hoá từ ánh sáng sau quang hợp sang nguồn năng lượng phục vụ cho các hoạt động sống của bản thân cũng như các yếu tố ảnh hưởng đến quá trình đó.

Mục tiêu:

Kiến thức:

- + Trình bày được cơ chế thực vật tạo ra và sử dụng năng lượng cho các hoạt động sống từ sản phẩm của quang hợp.

- + Trình bày được cơ chế chống chịu với điều kiện bất lợi của cây trồng.

Kỹ năng:

- + Nhận biết hoạt động hô hấp thực vật.

- + So sánh khả năng hô hấp của một số loại hạt thực vật.

Năng lực tự chủ và trách nhiệm: Rèn luyện tính cẩn thận, chính xác, ham học hỏi. Đánh giá kết quả thí nghiệm và đưa ra nhận định cho kết quả đã phân tích.

1. Khái niệm về hô hấp và vai trò của hô hấp

a/ Khái niệm

Hô hấp là một quá trình oxy hóa khử mà trong đó các hợp chất (tinh bột, đường, chất béo, các acid hữu cơ và đôi khi cả protein) bị oxy hóa thành CO_2 và H_2O . Sự hô hấp thông thường của glucose được biểu thị như sau:



Cũng giống như sự quang hợp, phản ứng hô hấp là một chuỗi của hơn 50 phản ứng khác nhau và xảy ra trong tế bào chất cũng như trong ty thể. Sự phân giải carbohydrate, protein, lipid,... tạo ra ATP và sau đó nó sẽ được sử dụng cho nhiều quá trình cần thiết của sự sống như hấp thu nước, dinh dưỡng, chuyển vận các chất, ra hoa, kết trái.

Có thể tóm tắt ngắn gọn của quá trình hô hấp gồm 3 quá trình chính:

1. *Glycolysis* bao gồm hàng loạt phản ứng và kết quả nó sẽ phân tử glucose thành 2 phân tử có 3 carbon cùng với một lượng nhỏ ATP và NADH. Chuỗi phản ứng này xảy ra ở tế bào chất.

2. Chu trình Krebs tiếp tục bẻ gãy các phân tử 3 carbon đó trong ty thể. Kết quả của quá trình này tạo ra ATP, NADH, FADH₂ và giải phóng CO₂.
3. Hệ thống vận chuyển điện tử nằm trên màng trong ty thể, hệ thống này bao gồm hàng loạt những protein phức tạp và xảy ra nhiều phản ứng oxy hóa khử, chúng sử dụng điện tử của ion H⁺ trong các hợp chất NADH và FADH₂ được tạo ra trong chu trình Krebs để tổng hợp ATP.

b/ Vai trò của hô hấp

- Cung cấp năng lượng cho mọi hoạt động của cây như phân chia tế bào, sinh trưởng, hút và vận chuyển nước, khoáng trong cây, sinh tổng hợp các chất hữu cơ.

- Sản sinh ra nhiều hợp chất trung gian mà chúng lại là nguyên liệu để tổng hợp nên các chất hữu cơ khác nhau trong cơ thể như protein, lipid, glucid, acid nucleic...

- Tạo ra năng lượng và nguyên liệu giúp cây trồng chống chịu với các điều kiện ngoại cảnh bất lợi như chịu bệnh, chịu nóng, chịu phân đạm...

2. Cơ quan thực hiện – Ty thể

Ty thể là bào quan đảm nhiệm chức năng hô hấp của tế bào. Nó là trạm biến thế năng lượng của tế bào.

- Hình thái, số lượng, kích thước thay đổi theo loài, các cơ quan khác nhau, các loại tế bào khác nhau và mức độ hoạt động trao đổi chất của chúng.

- Hình dạng của ty thể cũng khác nhau, phụ thuộc vào loại tế bào thực vật: hình que, hình hạt, hình bầu dục, hình cầu...

- Kích thước dao động từ 0,2 – 1 μ.

- Số lượng ty thể dao động từ vài trăm đến vài ngàn ty thể trong một tế bào. Cơ quan nào hoạt động mạnh thì số lượng ty thể càng nhiều.

- Thành phần hóa học: chủ yếu là protein, chiếm **70%** khối lượng khô, lipid khoảng **27%**, còn lại là AND và ARN khoảng **0,5 – 2%**.

- Cấu trúc: màng bao bọc, khoang ty thể và hệ thống màng trong của ty thể.

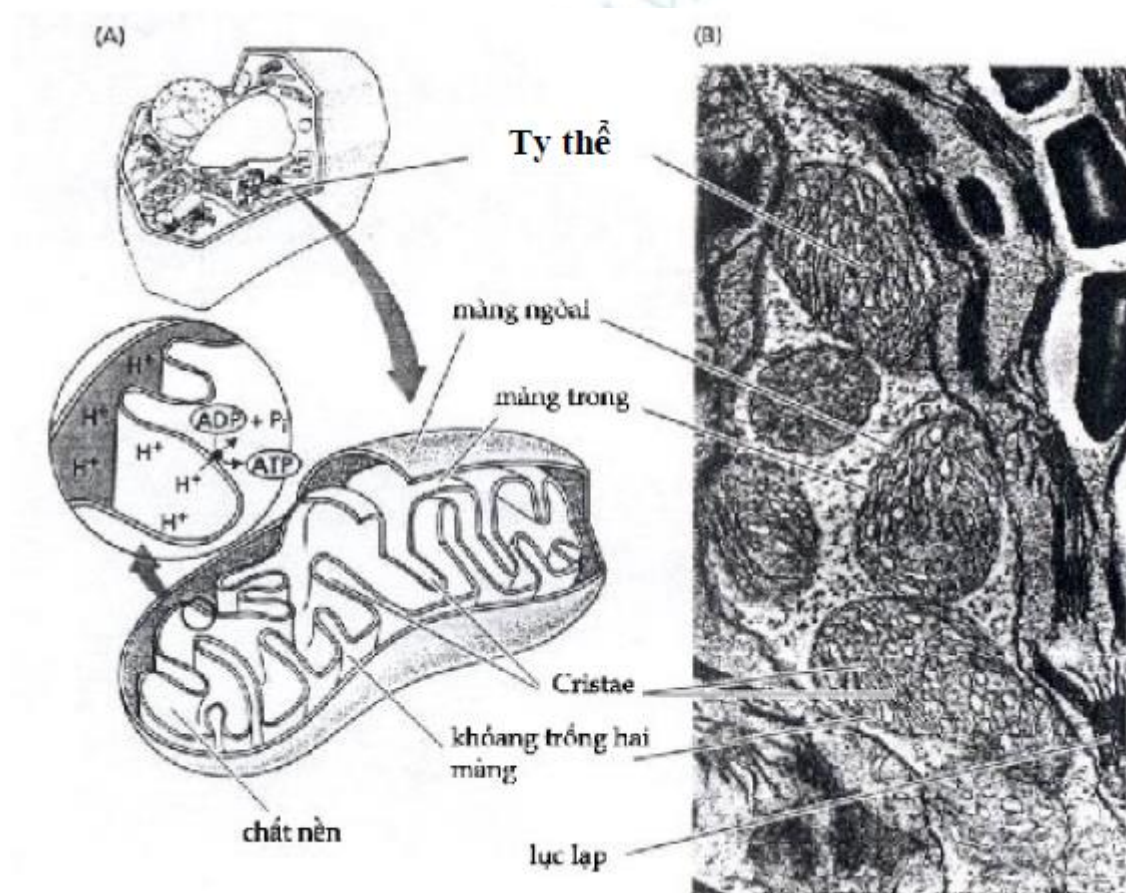
+ Màng bao bọc: màng ngoài là màng kép được cấu tạo từ màng cơ sở, thực hiện chức năng bao bọc, bảo đảm và quyết định tính thấm đối với các chất đi ra, đi vào.

+ Màng trong gồm 1 hệ thống màng ăn sâu vào không gian bên trong ty thể. Màng trong tạo nên nhiều 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. Trên bề

mặt của màng trong có nhiều hạt nhỏ hình cầu, là các thể hình nấm. Thực hiện quá trình vận chuyển điện tử và liên hợp với phản ứng phosphoryl hóa để tổng hợp nên năng lượng ATP.

+ Khoảng ty thể là khoảng không gian còn lại trong ty thể chứa đầy chất nền cơ bản gọi là cơ chất. Thành phần hóa học chủ yếu là các enzyme của chu trình Krebs và các enzyme khác. Thực hiện chu trình Krebs để oxy hóa acid pyruvic một cách triệt để.

- Chức năng ty thể: thực hiện quá trình oxy hóa chất hữu cơ để giải phóng năng lượng, tích lũy trong phân tử ATP để cung cấp cho mọi hoạt động sống của tế bào và cây. Ngoài ra, ty thể còn 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.



Hình 4.1: (A) Cấu tạo ty thể, bao gồm vị trí H⁺ -ATPase trong sự tổng hợp ATP ở màng trong; (B) ty thể được quan sát dưới kính hiển vi điện tử (phóng đại 26.000 lần)

3. Cơ chế quá trình hô hấp

3.1. Quá trình đường phân

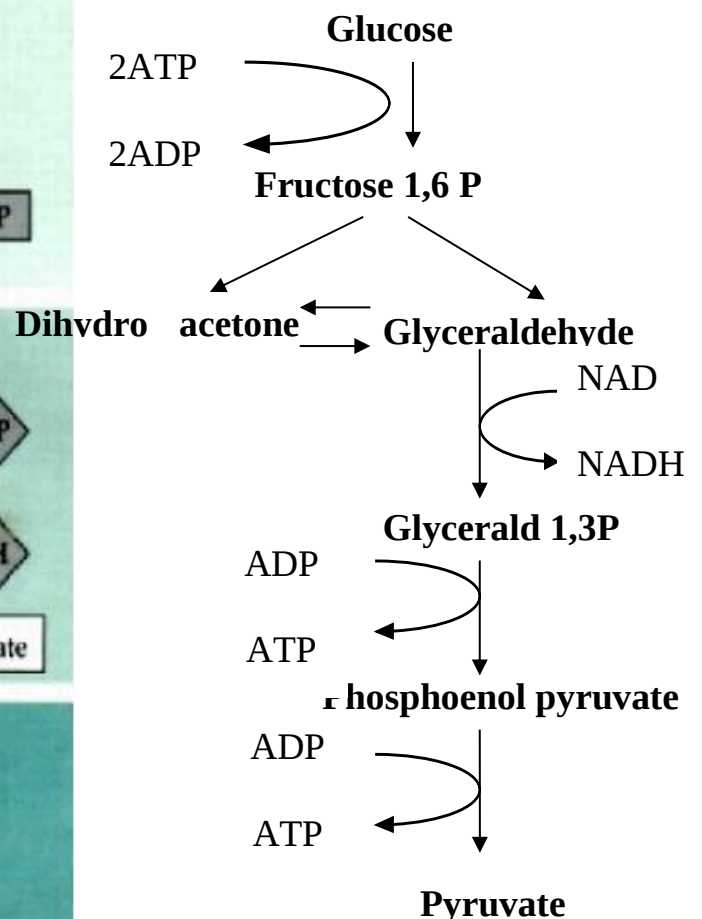
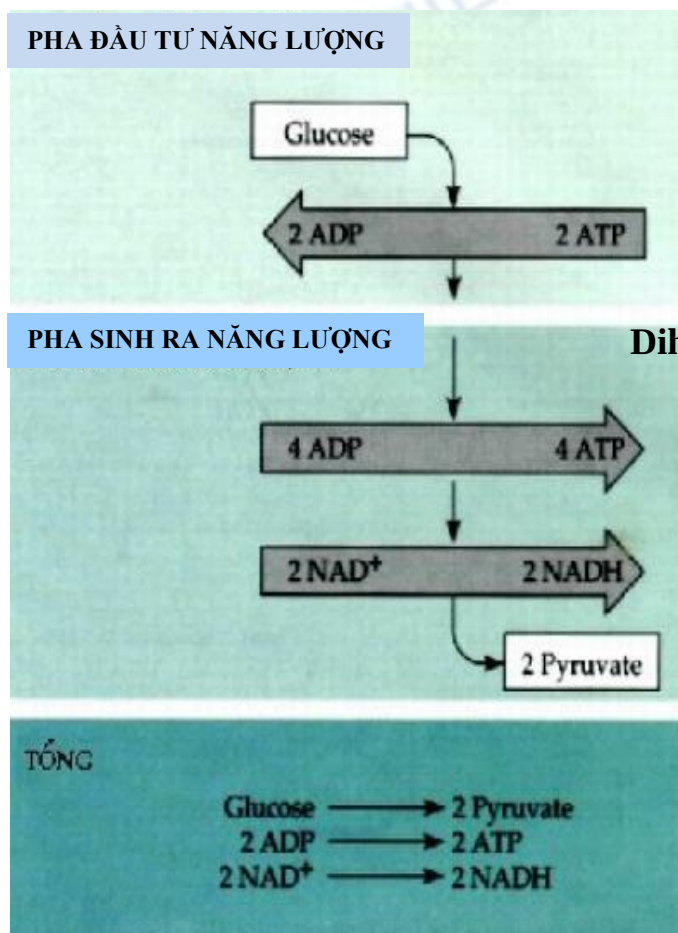
Sự đường phân (glycolysis) là một chuỗi phản ứng chuyển hóa đường 6C → pyruvic acid, trong quá trình này có sự tạo ra ATP và NADH.

+ Chuyển hóa 1 phân tử đường 6C → 2 phân tử đường 3C. Các đường 3C này bị oxy hóa và tái sắp xếp để cho ra 2 phân tử pyruvic acid là nguyên liệu quan trọng cho chu trình Krebs.

+ Tạo ra một lượng nhỏ năng lượng hóa học dưới dạng 2ATP và 2NADH.

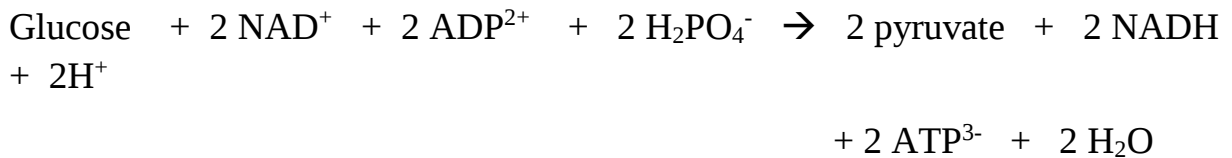
+ Tạo ra nhiều sản phẩm trung gian khác và từ đó tổng hợp thành phần các chất khác cần thiết cho hoạt động của cây như từ 3 phospho glyceraldehyde hoặc a.pyruvic có thể tổng hợp thành protein, acid béo.

Sự đường phân quan trọng vì pyruvate do nó tạo ra có thể bị oxy hóa trong ty thể tạo nên số lượng lớn ATP.



Hình 4.2: Lược về sự đường phân

Quá trình tổng quát có thể được tóm tắt như sau:



3.2. Chu trình Krebs (Tri Carboxylic acid –TCA)

Chu trình Krebs hay là chu trình acid citric, bởi vì acid citric là chất trung gian quan trọng trong đó pyruvate bị oxy hóa hoàn toàn tạo ra CO_2 và năng lượng dưới dạng ATP, NADH (*Nicotine Adenine nucleotide*), FADH_2 (*Flavin adenine dinucleotide*) xảy ra trong ty thể dưới điều kiện có O_2 .

Kích thước ty thể rất nhỏ có đường kính 0,5 – 1 μm , chiều dài khoảng 3 μm . Ty thể có màng đôi gồm màng ngoài và màng trong. Màng ngoài có những lỗ nhỏ, pyruvate có thể đi vào tự do. Ngược lại màng trong không cho pyruvate xuyên qua mà phải nhờ đến một nhân tố chuyển vận (*stranlocator*), nhân tố này xúc tác trao đổi điện tử của pyruvate bên ngoài màng và nhóm OH^- nằm bên trong màng ty thể. Giữa hai màng là khoảng không gọi là *intermembrane space*, khoảng không này rất quan trọng chứa $[\text{H}^+]$ cao hơn bên trong ty thể và là động lực hình thành ATP trong ty thể.

- Khi pyruvate xâm nhập vào bên trong ty thể thì pyruvate trở thành **Acetyl CoA (2 carbon)** dưới sự tham gia NAD^+ bị khử tạo thành NADH-H^+ .

- Khi pyruvate xâm nhập vào bên trong ty thể thì pyruvate trở thành **acetyl CoA (2 carbon)** dưới sự tham gia NAD^+ bị khử tạo thành NADH-H^+ .

- Chất **Acetyl CoA** đi vào chu trình Krebs kết hợp với chất có **4C** (*a. oxalo acetic*) để tạo thành chất có **6C** (*a.citric*).

- Sau đó, **AOA** bị khử và giải phóng CO_2 tạo thành chất có **5C** (*a.ketogluteric*) và **1 NADH** tạo thành.

- **Acid ketogluteric** bị khử tạo ra chất có **4C** (*a.succinic*) và giải phóng CO_2 cùng với **ATP** và **NADH**.

- Từ đây **a.succinic** tạo ra **a.malic 4C** và **1 FADH_2** được tạo ra.

- Bước cuối cùng là a.malic tái tạo lại chất nhận CO_2 có **4C AOA** và đồng thời tạo ra **1 NADH**.

Nói chung, khi bẻ gãy hoàn toàn một phân tử pyruvate sẽ tạo ra **4 NADH, 1 FADH_2 , 5 ATP, 3 CO_2** và hàng loạt các chất trung gian khác: *Acetyl CoA, a.citric, a glutamic, a.succinic, ...* là nguyên liệu để tổng hợp nên các acid amin, protein, chất béo, chất điều hòa sinh trưởng thực vật.

Trong điều kiện thoáng khí 1 phân tử glucose bị oxy hóa hoàn toàn sẽ tạo ra **10 NADH, 2 FADH₂ và 12 ATP** (bao gồm chuỗi phản ứng đường phân + chu trình Krebs).

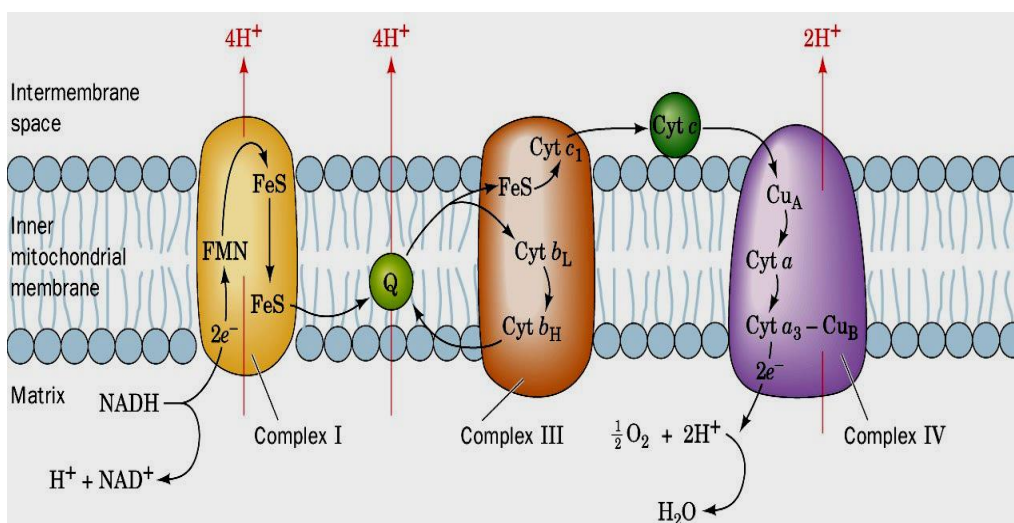
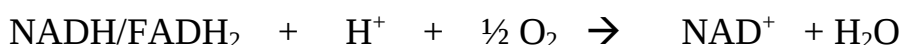
Nếu như nguyên liệu dùng để hô hấp là protein hay lipid thì qua quá trình phân giải thành 3 phospho glyceraldehyde hay Acetyl CoA để đi vào chu trình Krebs.

3.3. Hệ thống vận chuyển điện tử trên màng ty thể

Mục đích là để hiểu rõ hơn cơ chế tạo ra ATP xảy ra màng trong của ty thể.

Ty thể có màng đôi giống với màng tế bào. Màng ngoài có các lỗ hổng và a.pyruvic, a.malic dễ dàng đi vào nhưng màng trong ty thể thì không cho phép các chất này đi vào tự do mà phải có chất chuyên chở đặc biệt tốn năng lượng. Trên màng trong ty thể còn chứa hàng loạt các enzyme/protein làm nhiệm vụ truyền điện tử và bơm H⁺ từ trong ra ngoài màng. Tạo ra sự chênh lệch nồng độ ion H⁺ và là nguyên nhân tạo ra ATP.

Sản phẩm của 2 quá trình đường phân và chu trình Krebs tạo ra nhiều sản phẩm là ATP, NADH-H⁺, FADH₂ còn có CO₂ nhưng rõ ràng chúng ta chưa thấy phân tử nước tạo ra và có sự tham gia của phân tử O₂. Hơn nữa NADH, FADH₂ làm thế nào để biến đổi thành ATP như phản ứng tổng quát là oxy hóa hoàn toàn 1 phân tử đường glucose tạo ra **36 ATP**. Để hiểu rõ sự hình thành nước và ATP từ NADH, FADH₂, chúng ta xét đến sự vận chuyển điện tử của [H⁺] từ những hợp chất này sẽ được truyền qua 1 hệ thống protein phức tạp hiện diện trên màng trong ty thể (inner mambrane) và chất nhận điện tử cuối cùng là nguyên tử O₂. Trong quá trình vận chuyển điện tử đến oxy để tạo thành H₂O theo sơ đồ tổng quát sau:



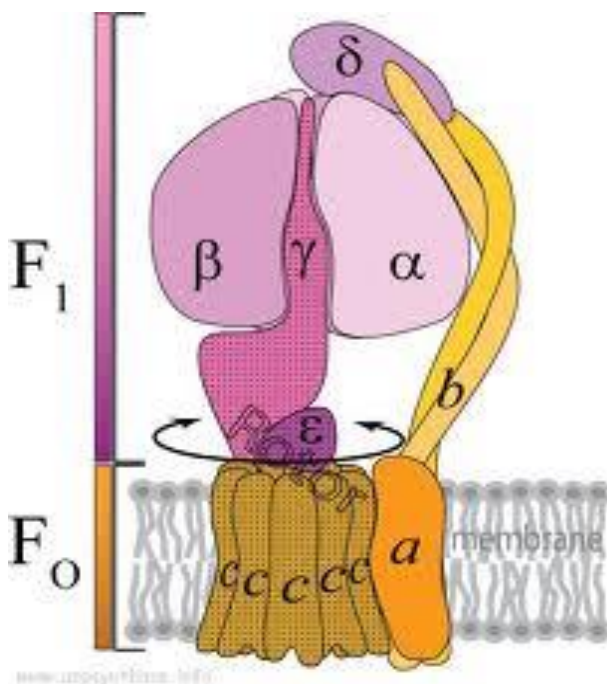
Hình 4.3: Sự chuyển vận điện tử qua màng ty thể

Khi điện tử của ion H^+ trong hợp chất $NADH$ và $FADH_2$ được chuyển vận trên hệ thống vận chuyển điện tử thì H^+ từ phía bên trong ty thể được đẩy ra ngoài màng trong ty thể tại 3 vị trí của chuỗi vận chuyển. Kết quả là $[H^+]$ phía bên ngoài và trong màng ty thể chênh lệch nhau. Do sự chênh lệch $[H^+]$, nên H^+ có xu hướng đi vào bên trong nhưng màng trong ty thể thì không cho H^+ thấm tự do đi vào bên trong.

Theo giả thuyết, trên màng trong ty thể có 1 nhân tố bắt cặp chuyển vận H^+ theo thuyết thẩm thấu hóa học của Peter Mitchell đề cập ở quang hợp. Nhân tố bắt cặp CF có nhiệm vụ chuyển vận H^+ từ ngoài vào trong ty thể (nơi có $[H^+]$ cao $\rightarrow$ thấp) và dưới xúc tác của enzyme F_0F_1 -ATPase thì ATP sẽ được thành lập trong ty thể (hình 4.3)

Theo lý thuyết, cứ 2 H^+ được chuyển vận qua màng trong ty thể bởi nhân tố CF và dưới sự xúc tác của ATPase thì 1 ATP được hình thành.

Hai điện tử của 2 ion H^+ từ hợp chất $NADH$ tham gia vào đầu chuỗi vận chuyển đến cuối chuỗi sẽ chuyển 6 H^+ từ trong ra ngoài tương đương 3 ATP. Riêng điện tử của ion H^+ từ hợp chất $FADH_2$ tham gia vào vị trí thứ 2 của hệ thống vận chuyển điện tử, khi $2e^-$ này được chuyển vận đến cuối chuỗi sẽ chuyển 4 H^+ , tương đương 2 ATP. Tương tự như vậy, 2 điện tử từ 2 ion H^+ trong chất $FADH$ được tạo ra ngoài tế bào chất (do quá trình đường phân tạo ra) khi vận chuyển qua hệ thống truyền điện tử tạo ra 2ATP mà thôi.



Hình 4.4: Mô hình giả định của phân tử CF.

Khi phản ứng tổng hợp ATP xảy ra, H^+ khuếch tán vào trong F_0 theo nguyên tắc giảm gradient nồng độ thì tiểu phần γ cũng xoay quanh trục nó và màng ty thể. Khi tiểu phần γ xoay thì gây ra sự thay đổi hình dạng của F_0 . Chính sự thay đổi này dẫn đến hình thành ATP dưới sự xúc tác của ATP synthase.

Tóm tắt năng lượng tạo ra do oxy hóa hoàn toàn 1 phân tử glucose như sau:

Bảng 4.1: Tổng kết năng lượng tạo ra do O₂ hóa hoàn toàn 1 phân tử glucose

Quá trình	ATP tạo ra
1/ Glycolysis	
▪ 2 ATP	2 ATP
▪ 2 NADH (1NADH tế bào chất = 2ATP)	4 ATP
2/ Acetyl CoA (2 vòng)	
▪ 1 NADH x 2 vòng (1NADH ty thể = 3ATP)	6 ATP
3/ Chu trình Krebs	
▪ 1 ATP x 2 vòng	2 ATP
▪ 3 NADH x 2 vòng x 3 ATP	18 ATP
▪ 1 FADH x 2 vòng x 2 ATP	4 ATP
Tổng cộng	36 ATP

So sánh hai quá trình quang hợp và hô hấp xảy ra ở cây trồng. Quang hợp được xem như là quá trình sử dụng năng lượng ánh sáng mặt trời để tổng hợp carbohydrate. Hô hấp thì ngược lại, oxy hóa chất hữu cơ để tạo ra năng lượng hóa học.

Bảng 4.2 Tổng kết và so sánh 2 quá trình quang hợp và hô hấp trong cây

Quang hợp	Hô hấp
1. Dự trữ năng lượng trong phân tử đường	1. Bẻ gãy phân tử đường tạo ra năng lượng
2. Sử dụng CO ₂ và H ₂ O làm nguyên liệu	2. Sử dụng O ₂ làm nguyên liệu
3. Tăng trọng lượng	3. Giảm trọng lượng
4. Xảy ra khi có ánh sáng	4. Xảy ra hoặc ánh sáng hoặc bóng tối
5. Xảy ra trong những tế bào chứa DLT	5. Xảy ra trong tất cả các tế bào sống
6. Tạo ra O ₂	6. Tạo ra CO ₂ và H ₂ O
7. Tạo ra ATP từ ánh sáng mặt trời	7. Tạo ATP từ phân tử đường

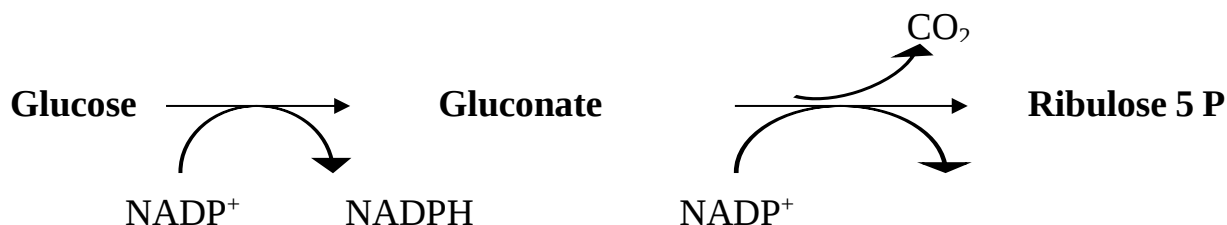
3.4. Chu trình Pentozphosphate (oxy hoá pentose phosphate)

Trong tế bào chất không chỉ xảy ra duy nhất một quá trình glycolysis (oxy hóa glucose → 2 pyruvate) mà còn có 1 quá trình khác nữa gọi là quá trình pentose phosphate. Người ta xếp những phản ứng này vào loại phản ứng hô hấp vì có sự

oxy hóa đường glucose 6C → đường 5C gọi chung là đường pentose và 1 phân tử CO₂ đồng thời tạo ra NADH là chất cần thiết trong quang hợp.

Tóm lại, sự oxy hóa pentose phosphate là sự oxy hóa đường 6C thành đường 5C để tạo ra CO₂, NADH và những sản phẩm trung gian khác.

Sơ đồ tóm tắt phản ứng pentose phosphate:



Hình 4.5: Sơ đồ phản ứng của sự oxy hóa pentose phosphate

Vai trò của sự oxy hóa pentose phosphate:

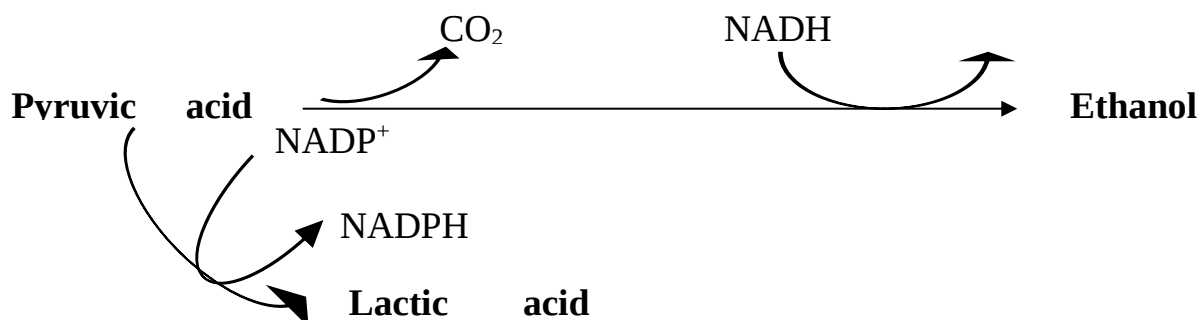
1. Tạo ra NADPH trong tế bào chất.
2. Enzyme NADPH dehydrogenase nằm trong màng ty thể cũng có khả năng oxy hóa NADPH để tạo ra oxy và ATP.
3. Ribulose 5 phosphate là sản phẩm của quá trình này cũng là tiền chất để tổng hợp RNA và DNA.
4. Các sản phẩm trung gian khác như đường 4C kết hợp với PEP tạo ra những acid amin, tiền chất lignin, flavonoids,... cần thiết cho tế bào trưởng thành.

4. Sự lên men (Fermentation, hô hấp không có oxy)

Là sự oxy hóa pyruvate và NADH trong điều kiện không có oxy xảy ra trong tế bào chất, sản phẩm cuối cùng là ethanol hoặc lactic acid.

Khi tế bào thiếu oxy thì chu trình Krebs không hoạt động, lúc đó pyruvate và NADH tích tụ nhiều trong tế bào chất.

Có thể tóm tắt các phản ứng như sau:



Hình 4.6: Sơ đồ sự lên men

Quá trình đường phân cũng không xảy ra tiếp tục vì tế bào chất bị thiếu hụt NAD^+ cho nên bước tạo ra glycerate 1,3 bisP bị dừng lại. Lúc này quá trình lên men yếm khí lại xảy ra phân giải pyruvic acid và NADH tạo ra ethanol hoặc acid lactic.

Phản ứng tạo ra ethanol được xúc tác bởi alcohol dehydrogenase. Một vài tế bào chứa lactic acid dehydrogenase, sẽ sử dụng NADH để khử pyruvic acid thành lactic acid.

Vì vậy, là ethanol hoặc lactic acid hoặc cả hai, là sản phẩm của sự lên men, phụ thuộc vào hoạt tính của mỗi enzyme hiện diện cùng với 2 ATP. Như vậy sự phân giải 1 phân tử glucose bằng con đường yếm khí tạo ra chỉ có ATP.

Kiểu hô hấp này xảy ra trong vùng đất bị ngập nước với nồng độ oxy thấp hoặc không có oxy.

Để tìm hiểu những phản ứng của cây khi bị ngập úng, chúng ta xét đến những biến đổi của đất và cây trong điều kiện ngập nước như trình bày dưới đây.

a/ Đất

+ *Vật lý đất:*

- Các tế không chứa đầy nước nên không có oxy cung cấp cho rễ.
- Đất trở nên mềm nhão trong khi ngập nước và nén chặt khi nước rút.
- Lớp phù sa dày hay mỏng (phụ thuộc vào thời gian ngập và lượng phù sa trong nước) phủ lên mặt đất và khi nước rút lớp phù sa bị đóng ván không cho oxy xâm nhập vào đất, gây hiện tượng nghẹt rễ.

+ *Hóa học đất*

- NH_4 , ethanol, CO_2 , H_2S , Fe^{2+} , ... hiện diện với nồng độ rất cao và gây độc cho rễ vì không có oxy.
- pH đất tăng lên một ít.

Các độc chất này sẽ bị dòng nước mang đi khi vận tốc dòng chảy lớn nhưng chúng sẽ tích lũy lượng lớn khi vận tốc dòng chảy giảm xuống. Điều này giải thích vì sao trong thực tế một vài loại cây trồng cạn sẽ chết nhiều khi đỉnh lũ giảm xuống hoặc vận tốc dòng chảy giảm.

b/ Cây trồng

+ *Rễ:* hô hấp yếm khí, tích lũy nhiều ethanol và các chất khử khác gây ngộ độc rễ, rễ chết, đặc biệt là những rễ nằm sâu dưới đất. Rễ không hấp thu được nước mặc dù chung quanh rễ đầy nước. Rễ tổng hợp tiền chất ethylen và mọc ra nhiều rễ mới gần mặt nước để hấp thu O_2 .

+ Lá: rũ xuống, khầu đóng lại vì thiếu nước. Hàm lượng ABA và ethylen trong lá tăng lên, lá chuyển sang màu vàng và rụng rất sớm. Trong một vài trường hợp, ethylen nội sinh tích lũy trong mô cây sẽ kích thích ra hoa như xoài, nhãn, mai vàng,... nhưng sau đó cây chết vì tốn hao nhiều năng lượng.

5. Cơ chế trao đổi lipid trong thực vật

Trong cây ngoài dạng đường và tinh bột sử dụng trong hô hấp còn có một dạng hữu cơ hữu dụng khác cũng được sử dụng như là nguyên liệu trong hô hấp là chất béo (fats) và dầu (oils) dự trữ trong hạt như đậu nành, hướng dương, đậu phộng, hạt bông vải hoặc trong vài loại trái như olives, bơ. Sinh tổng hợp lipid những loại này trong 2 loại bào quan là lục thể và mạng lưới nội chất. Lipid nói chung không hòa tan trong nước nhưng hòa tan trong dung môi hữu cơ để oxy hóa hoàn toàn 1 gram lipid sinh ra năng lượng 40 KJ hoặc 9,3 Kcal trong khi đó 1 g tinh bột cho ra khoảng 15,9 KJ hoặc 3,8 Kcal.

Nói chung có 2 loại glycerolipids:

- + Triacylglycerol: là những chất béo và dầu dự trữ trong hạt.
- + Polar glycerolipids: là những chất béo và dầu cấu tạo màng tế bào.

5.1. Các dạng lipid trong cây

Triacylglycerol là những chất dự trữ trong oleosomes:

Dầu và acid béo gọi chung là triacylglycerol, acid béo có cầu nối ester nối với 3 nhóm hydroxyl của glycerol. Acid béo trong cây thường là dạng mạch carbon thẳng có khoảng 12 – 14 carbons có nhiều trong hạt dự trữ trong tế bào chất của tử diệp hoặc trong nội phôi nhũ. Cấu trúc chi tiết của **olesomes** = **spherosomes** hoặc **oil bodies** có màng đơn phospholipid bao bọc bên trong là những lipid nằm trong tế bào chất. Màng đơn này khá bền vững không cho những chất khác đi vào hoặc đi ra nhờ trên màng này có hiện diện 1 protein gọi là oleosin. Cũng có những tác giả cho rằng oleosomes là mạng lưới nội chất chứa đầy lipid mà thành.

Polar glycerolipid là những lipids cấu trúc màng tế bào:

Màng tế bào là một màng đôi phospholipid. Cấu tạo chính yếu của màng này là *polar glycerolipid* (lipid phân cực) với 2 đầu kỵ nước hướng vào nhau có khoảng 16-18 carbon. Tương tự như vậy, màng của các bào quan cũng có cấu trúc giống như vậy. Chính cấu trúc này ngăn cản sự khuếch tán tự do các chất từ bào quan này sang bào quan khác cũng như các chất từ bên ngoài vào trong tế bào.

5.2. Lipid dự trữ trong hạt sẽ chuyển đổi sang carbohydrate trong khi hạt nảy mầm

Sau khi nảy mầm, lipid không có khả năng di chuyển trong cây từ nơi dự trữ đến rễ hoặc mầm để tiêu thụ. Do vậy, lipid sẽ chuyển đổi sang dạng carbohydrate linh động hơn thường là dạng sucrose. Quá trình này bao gồm nhiều bước và xảy ra nhiều vị trí khác nhau như: oleosome, glyosome, ty thể và trong tế bào chất.

Một cách tổng quát có thể tóm tắt như sau:

- Các lipid dự trữ trong hạt (trong oleosomes) biến đổi thành đường các acid béo và acid bị oxy hóa thành acetyl CoA.
- Acetyl CoA tiếp tục bị oxy hóa trong bào quan gọi là glyoxysomes (là một bào quan được bao bọc bởi màng đơn có nhiều trong các hạt chứa lipid) bằng quá trình **glyoxylate cycle** tạo ra succinate.
- Đây là nguyên liệu cung cấp cho Krebs cycle trong ty thể. Tại đây succinate qua chu trình Krebs biến đổi thành malate và cuối cùng thành oxaloacetate trong tế bào chất.
- Oxaloacetate biến đổi thành glucose, sucrose qua con đường **gluconeogenesis**.

Chi tiết được trình bày sau đây:

a/ Thủy phân lipid (lipase hydrolysis): *triacyl glyceryl* dự trữ trong các thể dầu sẽ bị bể gãy thành 3 phân tử acid béo và glycerol bằng enzyme lipase mà enzyme này nằm ở màng ngoài của thể dầu (oil bodies).

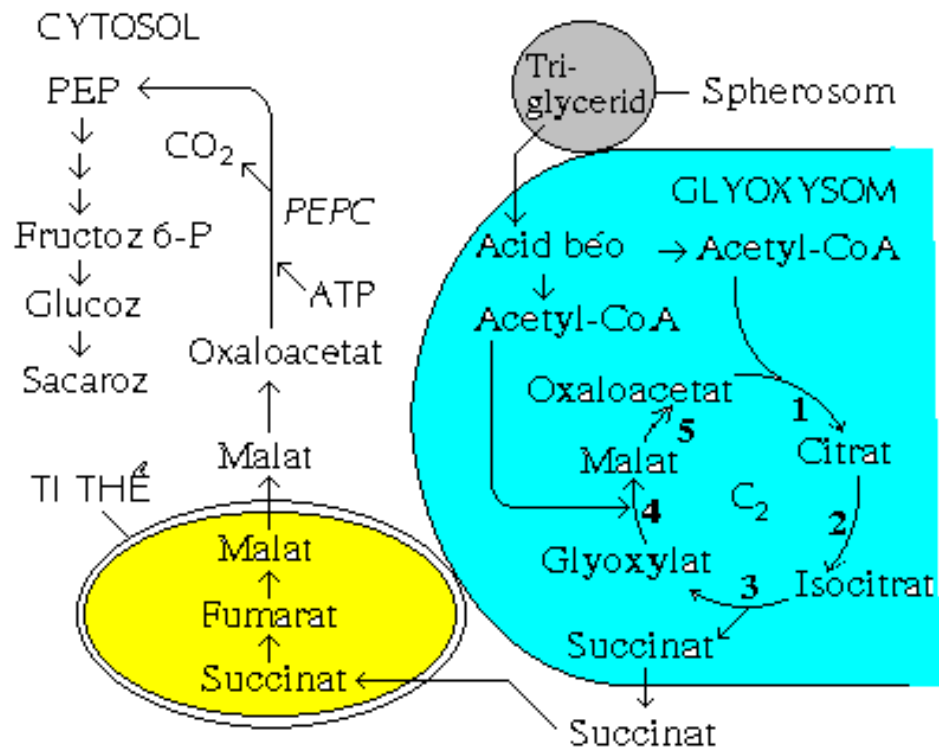
b/ Sự oxy hóa các acid béo (β -oxidation of fatty acids): các acid béo bị thủy phân sẽ đi vào glyoxysome và các acid béo bị biến đổi thành acid béo Acyl CoA là nguyên liệu cho hàng loạt phản ứng β -oxidation. Nếu acid béo này có n carbon thì có đến $n/2$ phân tử acetyl CoA được tạo ra. Trong chuỗi phản ứng này kết quả tạo ra nước, NADH, FADH₂ và Acetyl CoA.

Chu trình Glyoxylate (Glyoxylate cycle): khởi đầu là Acetyl CoA kết hợp với oxaloacetate thành citrate và thành isocitrate dưới sự xúc tác enzyme citrate synthase và aconitase (giống như chu trình Krebs xảy ra trong ty thể). Tiếp theo đó isocitrate 6C bị cắt cho ra succinate 4C và glyoxylate 2C bằng enzyme isocitrate lyase. Tiếp theo chu trình này là tạo ra malate và oxaloacetate.

c/ Vai trò của ty thể trong sự chuyển đổi lipid dự trữ thành carbohydrate

Succinate là sản phẩm của quá trình β -oxidation sau đó di chuyển vào trong ty thể. Tại đây succinate sẽ biến đổi thành malate bằng chu trình Krebs. Sau đó,

succinate đi ra khỏi ty thể nhờ 1 chất vận chuyển gọi là dicarboxy transporter nằm ở màng trong của ty thể vận chuyển ra khỏi ty thể và tiếp tục bị oxy hóa thành oxaloacetate bởi enzyme malate dehydrogenase. Từ đây oxaloacetate sẽ bị biến đổi và tổng hợp thành carbohydrate là nguyên liệu cho quá trình glycolysis xảy ra trong tế bào chất.



Hình 4.7: Sự chuyển đổi các hợp chất lipid thành đường trong các hạt có dầu

6. Thực hành

6.1. Thí nghiệm 1: Phát hiện CO₂ thải ra trong hô hấp

* Dụng cụ và nguyên liệu

- Hạt nảy mầm hoặc lá cây.
- khay nhựa có nắp đậy.
- Nước vôi trong Ca(OH)₂ hoặc Ba(OH)₂ bão hoà.
- Cốc thủy tinh, que diêm, nhiệt kế.

* Cách tiến hành

Dùng 2 cốc thủy tinh có dung tích 1-2 lít trong đó 1 cốc làm đối chứng và 1 cốc làm thí nghiệm.

- Phần Thí nghiệm: Cho hạt nảy mầm trên đĩa petri hoặc lá cây rồi đặt 1 cốc nước vôi trong và 1 nhiệt kế vào khay nhựa đậy nắp lại.

- Phần Đồi chứng: cho vào một cốc nước vôi và nhiệt kế vào khay nhựa và đặt nắp lại.

Đặt thí nghiệm lên bàn sau 2 – 3h quan sát 2 beaker, nhiệt kế thí nghiệm. Sau đó đốt que diêm đang cháy đưa vào 2 phần trên và quan sát ngọn lửa.

* Trình bày kết quả

a. Cốc nước vôi như thế nào? Giải thích?

b. Đưa một que diêm đang cháy vào bình thì có hiện tượng gì? Giải thích?

6.2. Thí nghiệm 2: Đánh giá sức sống của hạt

Hạt được ủ trong dung dịch 2,3,5 triphenyltetrazolium chloride. Ban đầu dung dịch không màu nhưng sau đó thay đổi sang màu hồng đỏ khi tiếp xúc hydrogen (khử) xuất phát từ các enzyme trong quá trình hô hấp (đây là phương pháp test dương tính với enzyme dehydrogenase). Các phôi cho ta thấy hô hấp chủ động được xem như sức sống và chuyển sang màu hồng đỏ, các hạt không có sức sống thì không ăn màu.

• Dụng cụ, vật liệu

- Các loại hạt, mỗi loại 40 hạt.
- Đĩa Petri, cốc thủy tinh, ống nghiệm, đèn cồn.
- Dung dịch 2,3,5 triphenyltetrazolium chloride 1%.

* Tiến hành

Chọn 40 hạt cho mỗi loại cây trồng chia ra 2 phần:

- Phần 1: cắt hạt làm đôi, sau đó úp phần mặt cắt xuống, rồi cho dung dịch 2,3,5 triphenyltetrazolium chloride 1% vào, quan sát hiện tượng.
- Phần 2: cho vào một ống nghiệm đun sôi 100°C trong 3-5 phút. Sau đó lấy hạt ra cắt đôi cho vài giọt 2,3,5 triphenyltetrazolium chloride 1% vào mặt cắt.
- Xác định phôi ăn màu với 2,3,5 triphenyltetrazolium chloride được trình bày với bảng sau:

Loại hạt	Số hạt bị đun sôi	Số hạt bị nhuộm	% sức sống	Số hạt không bị đun sôi	Số hạt bị nhuộm	% sức sống
Hạt bắp						
Hạt lúa						

Hạt dưa leo						
Hạt cam						

*** Trình bày kết quả:** So sánh % sức sống của hạt không bị đun và bị đun sôi?
Giải thích?

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Hô hấp có vai trò gì với đời sống thực vật?
2. Cấu tạo của cơ quan thực hiện việc hô hấp?
3. Hô hấp có phải luôn tạo ra nhiều năng lượng không? Vì sao?
4. Ý nghĩa của hô hấp với sự hình thành và phát triển của hạt? Lúc còn ở cây mẹ và khi tách biệt?
5. Vai trò của Oxy trong hô hấp thực vật? Thực vật có bị thiếu Oxy hay không?

CHƯƠNG 5

DINH DƯỠNG KHOÁNG THỰC VẬT

Giới thiệu:

Nêu lên vai trò của nguồn dinh dưỡng đối với hoạt động sống của cây. Đây là nhân tố chính mà con người có thể tác động nhằm tối ưu năng suất cho cây cũng như đạt hiệu quả canh tác cao nhất

Mục tiêu:

Kiến thức:

- + Trình bày được vai trò, dạng hấp thu và đặc tính của các loại dinh dưỡng khoáng.

Kỹ năng:

- + Nhận dạng các biểu hiện khi cây thừa hoặc thiếu các loại dinh dưỡng khoáng.
- + Đánh giá kết quả và đưa ra khuyến cáo.

Năng lực tự chủ và trách nhiệm: Rèn luyện tính cẩn thận, chính xác, ham học hỏi. Đánh giá kết quả thí nghiệm và đưa ra nhận định cho kết quả đã phân tích.

1. Một số khái niệm về dinh dưỡng khoáng cây trồng và nitơ ở thực vật

Liebig (1803 – 1873) là người xây dựng thuyết dinh dưỡng khoáng thực vật và ông đưa ra “*định luật tối thiểu*” cho rằng khi bón vào đất một chất khoáng nào đó với bất kỳ liều lượng nào sẽ không làm tăng năng suất nếu như các nguyên tố khác bị thiếu. Liebig cho rằng N, P, K, Ca, Mg, Na, Si và Fe là những nguyên tố tối cần thiết cho cây. Lý thuyết này được châu Âu áp dụng lần đầu tiên để tăng năng suất cây trồng nhất là loại cây lương thực và ngành phân bón ra đời từ đây.

Ngày nay, con người đã biết hơn 100 nguyên tố khoáng có mặt trong cơ thể thực vật bậc thấp và bậc cao, trong đó khoảng 16 nguyên tố là những nguyên tố khoáng thật sự cần thiết cho cây sống và phát triển. Theo các tác giả này thì một nguyên tố được xem là cơ bản thì phải hội đủ 3 tiêu chuẩn dưới đây:

- + *Cây không thể hoàn tất chu trình sống khi không có nguyên tố khoáng đó.*
- + *Chức năng của nguyên tố khoáng đó không thể bị thay thế bởi 1 nguyên tố khác.*
- + *Nó ảnh hưởng trực tiếp đến các quá trình hấp thu và vận chuyển khoáng trong cây.*

✿ Với hàng loạt các khoáng kể trên, người ta chia ra thành 2 nhóm dựa vào tính kim loại:

+ *Nhóm kim loại: K, Ca, Mg, Fe, Zn, Mn, Cu và Mo.*

+ *Nhóm phi kim loại: N, P, S, B và Cl.*

✿ Dựa vào đặc tính sinh lý của khoáng chất trong cây người ta chia thành 4 nhóm:

+ *Nhóm 1: C, H, O, N và S.* Những chất này có mặt trong những hợp chất hữu cơ, tham gia vào thành phần enzyme, xúc tác các phản ứng oxy hóa khử.

+ *Nhóm 2: P và B,* những chất này tham gia vào trong phản ứng chuyển hóa năng lượng và ester hóa các nhóm có chứa alcol trong cây.

+ *Nhóm 3: K, Ca, Mg và Cl* đóng vai trò như chất gây áp suất thẩm thấu, cân bằng ion và có mặt trong các enzyme.

+ *Nhóm 4: Fe, Cu, Zn, Mo,* có mặt trong các chelate, trong các protein chuyên biệt làm nhiệm vụ vận chuyển điện tử.

✿ Nếu dựa vào quan điểm số lượng mà cây cần thiết, phụ thuộc vào số lượng sử dụng cho cây. Người ta chia thành 2 nhóm:

+ Nguyên tố vi lượng (micronutrient): hiện diện trong cây với nồng độ rất thấp, thường các nguyên tố này có trong thành phần của enzyme. Như **Fe, Cu, Zn, B, Mo,...**

+ Nguyên tố đa lượng (macronutrient): hiện diện trong cây với nồng độ cao, thường có trong cấu trúc cơ quan của cây hoặc đóng vai trò như chất gây thẩm thấu. Như **N, P, K, Ca, Mg, S.**

2. Cơ chế hút các chất khoáng của cây

2.1. Cơ chế hút khoáng qua rễ

a/ Cơ chế thụ động

Chất khoáng có khả năng khuếch tán qua màng tế bào từ nơi có nồng độ cao sang thấp thông qua những protein hiện diện trên màng tế bào. Quá trình khuếch tán dừng lại khi nồng độ hai bên bằng nhau. Sự khuếch tán này dành cho những phân tử có kích thước nhỏ, có tính phân cực gọi là khuếch tán đơn giản.

Ngoài ra, sự xâm nhập vào tế bào có những phân tử có kích thước to thì chúng đến tiếp xúc và liên kết với những protein đóng vai trò như những chất mang chuyên chở các chất khoáng từ nơi nồng độ cao sang thấp mà không cần tốn năng lượng.

Sự khuếch tán chất khoáng vào tế bào theo cơ chế này được tính theo công thức

$$V = \frac{V_{\max} C_s}{K_m + C_s}$$

$V_{\max}$: Tốc độ hấp thu tối đa của chất khoáng qua các “chất mang” trên màng tb.

K_m : hằng số Michaelis, hằng số này = $\frac{1}{2}$ vận tốc hấp thu chất khoáng tối đa.

C_s : nồng độ chất khoáng hiện diện bên ngoài tb.

Công thức trên giải thích được hàm lượng chất khoáng có trong tb thường tỷ lệ thuận với nồng độ chất khoáng bên ngoài tế bào.

b/ Cơ chế chủ động

Sự hấp thu chất khoáng theo cách này phải có ATP và đi ngược lại Gradient nồng độ (từ nồng độ thấp sang cao).

+ Theo ghi nhận, hàm lượng K trong tế bào cao hơn 80 lần so với hàm lượng bên ngoài. Ngược lại hàm lượng Na trong tế bào thấp hơn 6 lần so với môi trường ngoài của những thực vật sống trong vùng nước mặn. Người ta cho rằng trên màng tế bào có hiện diện “chất mang” (thường là protein), trên chất mang có những điểm gắn đặc biệt và chất này mang chất khoáng ra ngoài mà tế bào không sử dụng. Ngược lại, nó hấp thu vào những phần khác cần thiết cho tế bào. Quá trình cần phải tốn ATP được cung cấp từ hô hấp của tế bào.

+ Trong những năm gần đây, người ta cho rằng trên màng tế bào cũng như màng không bào có hiện diện 1 cái bơm proton H^+ , thực chất cái bơm ra ngoài làm cho pH môi trường trong tế bào chất tăng lên (pH= 7 – 7,5) so với môi trường bên ngoài (pH= 5,5) tạo ra sự chênh lệch hiệu điện thế. H^+ sẽ đi vào trong tế bào chất và kèm theo đó là chất khoáng cation và anion. Ngược lại, trên màng không bào cũng có hiện diện 1 cái bơm proton H^+ , cái bơm này bơm H^+ từ ngoài tế bào chất vào trong không bào làm cho pH trong không bào thấp (pH= 5,5) hơn ngoài tế bào chất dưới tác dụng của H^+ ATPase. Khi H^+ được bơm ra ngoài thì 1 cation được trao đổi. Vì nồng độ H^+ chênh lệch giữa 2 môi trường nên H^+ có khuynh hướng đi vào không bào. Quá trình đi vào H^+ thường kèm theo 1 anion đồng hành. Bơm H^+ hoạt động đòi hỏi tốn rất nhiều năng lượng dạng ATP do hô hấp cung cấp.

2.2. Sự hấp thu khoáng qua lá

Lá cũng là cơ quan hấp thu 1 lượng khoáng đáng kể, trên lá có lớp sáp làm ngăn cản sự xâm nhập của chất tan vào bên trong tế bào. Để khắc phục hiện tượng này có thể phun phân bón lá vào sáng sớm hoặc chiều mát hoặc cho vào dung dịch phân bón lá 1 ít chất dính để tăng khả năng xâm nhập của chất tan vào bên trong tế bào.

Bề mặt dưới lá của cây 2 lá mầm có rất nhiều khí khổng cũng là cửa ngõ để chất khoáng xâm nhập vào khí khổng mở ra, đặc biệt là dạng khí NH_3 , SO_2 .

Sự hấp thu chất khoáng qua lá phụ thuộc rất nhiều vào chất mang ion khoáng. Hiện nay người ta thường dùng các chất hữu cơ có trọng lượng phân tử lớn như acid humic, acid fulvic, chelate (EDTA: Ethylene Diamine Tetra Acetic acid) để kèm giữ và mang các ion khoáng đặc biệt là các ion khoáng vi lượng.

2.3. Sự vận chuyển chất khoáng trong cây

❖ Sự vận chuyển đoạn ngắn (từ tế bào lông hút đến mô gỗ)

Sự vận chuyển khoáng cũng giống như nước là theo 2 con đường nội bào chất và ngoại bào chất. Xem lại chương nước và thực vật.

❖ Sự vận chuyển chất khoáng trong mô gỗ (vận chuyển đoạn dài)

Các chất khoáng và những phân tử hữu cơ có trong lượng phân tử thấp được vận chuyển chủ yếu bằng gỗ từ rễ lên thân và từ thân lên lá. Nước là chất mang di chuyển trong mạch gỗ. Tốc độ vận chuyển chất khoáng phụ thuộc vào vận tốc di chuyển của nước trong mô gỗ.

❖ Sự vận chuyển chất khoáng trong mạch floem (libe)

Một số ion cũng có thể tách ra từ các tế bào hoặc từ mạch hệ thống mạch gỗ đi vào hệ thống mạch floem để cùng vận chuyển với các chất đồng hóa đi đến các cơ quan, bộ phận của cây. Người ta phát hiện ra nhiều ion khoáng có trong thành phần của dịch vận chuyển trong mạch floem với nồng độ rất khác nhau. Các chất khoáng có khả năng di động lớn thì dễ dàng vận chuyển trong mạch floem như K, Na, P,...

3. Các yếu tố ảnh hưởng đến sự hấp thu dinh dưỡng ở rễ

3.1. Ảnh hưởng của điều kiện bên trong đến quá trình hút khoáng của cây

✿ Nhu cầu sinh lý của cây

Rễ cây có khả năng hấp thu chọn lọc các chất khoáng, tùy thuộc vào nhu cầu đòi hỏi của chúng. Khi các loài thực vật khác nhau được trồng trên cùng một loại đất và trong điều kiện ngoại cảnh như nhau, hàm lượng chất khoáng của chúng

sẽ khác nhau. Trong các bộ phận khác nhau của thực vật cũng vậy, thành phần các chất khoáng của nó cũng không giống nhau.

Rễ cây chứa đầy đủ các nguyên tố của 1 khoáng nào đó không thể hấp thu nhanh rễ cây thiếu nguyên tố khoáng đó. Ở các tế bào già ngừng sinh trưởng thì không thể tích lũy ion tốt như những tế bào đang phân chia.

❁ Thời kỳ sinh trưởng và phát triển

Khi cây còn non nó chỉ hút được chất khoáng trong đất ở dạng dễ hòa tan. Khi cây trưởng thành nó có thể sử dụng cả những dạng khoáng khó hòa tan để hấp thu bằng cách rễ cây tiết ra các chất để hòa tan các chất khoáng.

Ở các loài cây khác nhau, tính chất xâm nhập các nguyên tố khác nhau khá lớn. Ở cây hàng năm vào giai đoạn cuối của quá trình sinh trưởng và phát triển, phần lớn cây không những hút các chất khoáng từ môi trường ngoài mà còn có thể có hiện tượng ngược trở lại. Ở cuối thời gian sinh trưởng và phát triển Kali có thể mất đến 1/3 số lượng tối đa, Ca mất 1/5, Mg mất 1/10.

❁ Độ pH của dịch bào

Độ pH dịch bào của tế bào rễ có ảnh hưởng đến khả năng tích điện của các phân tử protein, do đó, nó ảnh hưởng đến khả năng hấp thu các ion khoáng của cây. Trong môi trường acid thì protein của chất nguyên sinh tích điện dương nên tăng khả năng hút các cation, còn trong môi trường kiềm thì protein sẽ tích điện âm và tăng khả năng hút các anion.

3.2. Ảnh hưởng của điều kiện bên ngoài đến quá trình hút khoáng của cây

Đất là nơi cung cấp dinh dưỡng chính cho thực vật bậc cao. Nên phần lớn các điều kiện ảnh hưởng đến sự hút các khoáng của cây là các yếu tố trong đất.

Đất được chia 4 phần:

- + Khoáng (chất vô cơ): chiếm 45% gồm những khoáng chưa phân hủy và phân hủy

- + Chất hữu cơ: chiếm 5%. Nhiệm vụ cầm giữ nước và muối khoáng cung cấp cho dung dịch đất. Tốc độ khoáng hóa Chất hữu cơ thành chất hữu dụng cho cây phụ thuộc vào nhiệt độ, pH, ẩm độ.

- + Khí 20% thể tích, hiện diện trong các loại đại tế khổng (lỗ hổng to) của đất.

- + Thành phần lỏng 30% thể tích, diện hiện trong các tiểu tế khổng (lỗ hổng nhỏ) của đất bao gồm nước và chất dinh dưỡng khoáng.