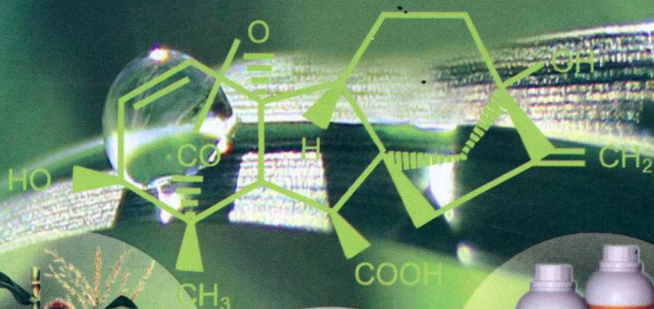




EN NHƯ KHANH (Chủ biên)

NGUYỄN VĂN ĐÌNH

GIÁO TRÌNH CÁC CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG THỰC VẬT



UYÊN
LIỆU



NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC VIỆT NAM

GS. TS. NGUYỄN NHƯ KHANH (*Chủ biên*)
TS. NGUYỄN VĂN ĐÌNH

GIÁO TRÌNH
CÁC CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG
THỰC VẬT

(Tái bản lần thứ nhất)

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC VIỆT NAM

LỜI GIỚI THIỆU

Giáo trình *Các chất điều hoà sinh trưởng thực vật* là giáo trình thuộc chuyên ngành Sinh lý học thực vật ở các trường Đại học Sư phạm và các trường khác. Giáo trình cập nhật những kiến thức mới nhất (đến năm 2010) về các chất điều hoà sinh trưởng là hormon thực vật, những chất tự nhiên khác và những chất được con người tổng hợp nên có tác động điều hoà sinh trưởng thực vật. Giáo trình cập nhật kiến thức hiện đại về cơ chế sinh tổng hợp, các con đường vận chuyển trong cơ thể thực vật và cơ chế tác động của các chất điều hoà sinh trưởng đối với các chức năng sinh lý, trao đổi chất của cơ thể thực vật. Giáo trình cũng giới thiệu khái quát về các hệ điều hoà khác tồn tại trong cơ thể thực vật nhằm làm sáng tỏ vai trò và vị trí của hệ điều hoà hormon giữa các hệ điều hoà khác đảm bảo cho sự hoạt động hài hoà các chức năng sống của cơ thể thực vật. Trong giáo trình cũng giới thiệu các thành tựu ứng dụng các chất điều hoà sinh trưởng vào hoạt động sản xuất của con người ở lĩnh vực nông nghiệp, công nghiệp thực phẩm, đặc biệt trong nghề làm vườn và lâm nghiệp.

Sách phục vụ cho sinh viên và học viên cao học của các khoa Sinh học, Sinh học – Kỹ thuật nông nghiệp, Sinh – Hoá học và Sinh học – Môi trường trong các trường Đại học, Cao đẳng Sư phạm, sinh viên các chuyên ngành có liên quan đến sinh học thực vật thuộc các trường Đại học khác.

Sách cũng rất bổ ích cho giáo viên trung học trong việc nâng cao kiến thức sinh học thực vật nói chung, đặc biệt, sinh học cơ thể thực vật liên quan đến những kiến thức về hormon thực vật, cảm ứng, sinh trưởng phát triển và sinh sản thực vật thuộc chương trình Sinh học lớp 11 và điều hoà hoạt động gen thuộc chương trình Sinh học lớp 12 ở trường THPT, cũng như chương trình Sinh học 6 và chương trình Sinh học 9 ở trường THCS.

Sách sẽ là tài liệu tham khảo bổ ích cho các nhà làm vườn trồng cây lấy quả, các nhà lâm nghiệp cũng như cho những ai muốn tìm hiểu vai trò của các hệ điều hoà đối với các chức năng hoạt động sống của cơ thể thực vật.

Giáo trình gồm 9 chương:

Chương 1. Tổng quan về các hệ điều hoà trong cơ thể thực vật. Các chương từ chương 2 đến chương 9 giới thiệu về các chất điều hoà sinh trưởng chính và vai trò của chúng đối với thực vật cũng như những ứng dụng vào đời sống sản xuất của con người.

Phân công biên soạn:

GSTS. Nguyễn Như Khanh, chủ biên và tham gia viết các chương 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8.

TS. Nguyễn Văn Đỉnh tham gia viết chương 3 và chương 9.

Mặc dù đã rất cố gắng trong quá trình biên soạn nhưng sách cũng không thể tránh khỏi những sai sót, các tác giả rất mong sự đóng góp ý kiến của các bạn đồng nghiệp, các sinh viên và các bạn đọc để lần tái bản sau sách được tốt hơn. Mọi ý kiến đóng góp xin gửi về Công ty cổ phần sách Đại học – Dạy nghề, Nhà xuất bản Giáo dục Việt Nam, 25 Hàn Thuyên, Hà Nội.

Xin trân trọng cảm ơn.

CÁC TÁC GIẢ

MỤC LỤC

Lời giới thiệu	3
Nhập môn	7
1.1. Phytohormon là gì?	7
1.2. Đặc trưng chung	8
Chương 1. TỔNG QUAN VỀ CÁC HỆ ĐIỀU HOÀ TRONG CƠ THỂ THỰC VẬT	
1.1. Khái niệm chung	9
1.2. Điều hoà nội bào	9
1.2.1. Điều hoà hoạt tính của enzym	9
1.2.2. Điều hoà màng	10
1.2.3. Điều hoà gen và truyền tín hiệu	12
1.3. Các hệ thống điều hoà giữa các tế bào, mô và cơ quan	39
1.3.1. Điều hoà dinh dưỡng	39
1.3.2. Điều hoà điện sinh lý	40
1.3.3. Nhịp nội tại (đồng hồ sinh học)	43
1.3.4. Điều hoà hormon	75
Chương 2. AUXIN	
2.1. Lược sử phát minh auxin	76
2.2. Phân bố, sinh tổng hợp, dạng tồn tại, phân giải và vận chuyển	78
2.2.1. Phân bố	78
2.2.2. Sinh tổng hợp	78
2.2.3. Dạng tồn tại của AIA trong cơ thể thực vật	87
2.2.4. Sự phân giải AIA	88
2.2.5. Vận chuyển AIA trong cây	100
2.3. Hiệu ứng sinh lý sinh trưởng và phát triển của auxin	112
2.3.1. Cấp độ cơ thể	112
2.3.2. Cấp độ tế bào	134
2.3.3. Cấp độ phân tử	145
2.4. Auxin tổng hợp (nhân tạo)	151
2.4.1. Cấu trúc chung của hợp chất có đặc tính sinh lý như auxin	152
2.4.2. Sự phù hợp cấu trúc giữa auxin và chất nhận nó	153
2.4.3. Hiện tượng đối kháng và hợp lực	154
Chương 3. GIBBERELLIN	
3.1. Lược sử phát hiện gibberellin	156
3.2. Cấu trúc, sinh tổng hợp, vận chuyển và dạng tồn tại	157
3.2.1. Cấu trúc	157
3.2.2. Sinh tổng hợp	159
3.2.3. Vận chuyển gibberellin trong cây	185
3.2.4. Dạng tồn tại của gibberellin trong cơ thể thực vật	185
3.3. Hiệu ứng của gibberellin đến sinh lý sinh trưởng và phát triển của thực vật	186
3.3.1. Cấp độ cơ thể	186
3.3.2. Cấp độ tế bào	188
3.3.3. Cấp độ phân tử	190
Chương 4. XYTOKININ	
4.1. Lược sử phát hiện xytokinin	209
4.2. Phân bố, sinh tổng hợp, dạng tồn tại và vận chuyển	211
4.2.1. Phân bố	211
4.2.2. Sinh tổng hợp	211
4.2.3. Dạng tồn tại của xytokinin trong cơ thể thực vật	220
4.2.4. Vận chuyển	222
4.3. Hiệu ứng sinh học của các xytokinin	224
4.3.1. Hiệu ứng của xytokinin ở cấp độ cơ thể	224
4.3.2. Hiệu ứng của xytokinin ở cấp độ tế bào	230
4.3.3. Hiệu ứng của xytokinin ở cấp độ phân tử	235

Chương 5. ETYLEN

5.1. Lược sử phát hiện etylen	244
5.2. Phân bố, cấu trúc và tính chất, sinh tổng hợp, phân giải và liên kết, vận chuyển của etylen	245
5.2.1. Phân bố	245
5.2.2. Cấu trúc (công thức cấu tạo) và tính chất của etylen	245
5.2.3. Sinh tổng hợp etylen	246
5.2.4. Các tác nhân ảnh hưởng đến sinh tổng hợp etylen	249
5.2.5. Phân giải và liên kết etylen	253
5.2.6. Vận chuyển của etylen	253
5.3. Hiệu ứng sinh lý và phát triển của etylen	254
5.3.1. Hiệu ứng của etylen ở cấp độ cơ thể	254
5.3.2. Hiệu ứng của etylen ở cấp độ tế bào và phân tử	265

Chương 6. AXIT ABXIXIC

6.1. Lược sử phát hiện axit abxixic	274
6.2. Cấu trúc, phân bố, sinh tổng hợp, trao đổi và vận chuyển ABA ở trong cây	276
6.2.1. Cấu trúc hoá học	276
6.2.2. Phân bố	276
6.2.3. Sinh tổng hợp	277
6.2.4. Trao đổi và vận chuyển ABA trong cây	286
6.3. Hiệu ứng sinh học của ABA	289
6.3.1. Cấp độ cơ thể	290
6.3.2. Cấp độ tế bào	298
6.3.3. Hiệu ứng ở cấp độ phân tử	307

Chương 7. BRASSINOSTEROIT VÀ CÁC CHẤT CÓ HOẠT TÍNH SINH HỌC KHÁC

7.1. Brassinosteroid	313
7.1.1. Lược sử nghiên cứu	313
7.1.2. Cấu trúc	313
7.1.3. Phân bố	314
7.1.4. Sinh tổng hợp	314
7.1.5. Hiệu ứng sinh học	326
7.2. Polyamin	327
7.2.1. Sinh tổng hợp polyamin	328
7.2.2. Dị hoá polyamin	330
7.3. Axit jasmonic	332
7.3.1. Lược sử nghiên cứu và cấu trúc hoá học của axit jasmonic	332
7.3.2. Sinh tổng hợp (-)-axit jasmonic	335
7.4. Axit salixylic	339
7.4.1. Lược sử phát hiện axit salixylic (AS)	339
7.4.2. Sinh tổng hợp axit salixylic	340
7.4.3. Hiệu ứng sinh học của axit salixylic	343

Chương 8. TƯƠNG TÁC GIỮA CÁC PHYTOHORMON VÀ CƠ CHẾ TÁC ĐỘNG CỦA CHÚNG

8.1. Tương tác cạnh tranh tiến chất và phân nhánh trong sinh tổng hợp phytohormon	351
8.2. Tương quan giữa các hormon kích thích và ức chế sinh trưởng	352
8.3. Tương quan giữa các hormon kích thích	353

Chương 9. CÁC CHẤT ĐIỀU HOÀ SINH TRƯỞNG TỔNG HỢP VÀ ỨNG DỤNG

9.1. Các chất điều hoà sinh trưởng tổng hợp	355
9.1.1. Auxin tổng hợp (nhân tạo)	355
9.1.2. Các đối chất của gibberellin (antigibberellin)	358
9.1.3. Một số các hợp chất tổng hợp có tác động bất chức hoặc đối kháng xytokinin	359
9.1.4. Các chất sản sinh ra etylen	360
9.2. Một số ứng dụng các chất điều hoà sinh trưởng thực vật	360
9.2.1. Nguyên tắc ứng dụng	360
9.2.2. Auxin và các chất tổng hợp thuộc nhóm auxin	361
9.2.3. Gibberellin	366
9.2.4. Xytokinin	372
9.2.5. Etylen	374
9.2.6. Các chất làm chậm sinh trưởng (retardant)	376
9.2.7. Axit salixylic (AS)	380
Tài liệu tham khảo	381

NHẬP MÔN

Trong cơ thể đa bào luôn tồn tại, phát triển và hoàn thiện theo tiến trình tiến hoá các hệ thống điều hoà, đảm bảo thực hiện sự tương tác giữa các quá trình phát sinh hình thái (hình thành các tế bào, mô và cơ quan của cơ thể), đó là hệ điều hoà dinh dưỡng, điều hoà hormon và điều hoà điện sinh lý. Các hệ điều hoà đó liên quan với nhịp nội tại (đồng hồ sinh học) vốn là phương tiện đo đếm nhịp phát triển nội tại trong mối tương quan thích nghi của cơ thể thực vật đối với ngoại cảnh (thay đổi ngày, đêm, mùa). Trong giáo trình này, chúng ta tập trung xem xét sâu hệ điều hoà hormon (phytohormon), nhưng để có khái niệm về vị trí và vai trò của hệ điều hoà hormon giữa các hệ điều hoà khác, chúng ta cần có khái quát về các hệ điều hoà trước khi đi sâu nghiên cứu các phytohormon (các chất điều hoà sinh trưởng) trong cơ thể thực vật.

1.1. PHYTOHORMON LÀ GÌ?

Phytohormon (hormon thực vật) là các phân tử tín hiệu (truyền tin), tồn tại ở hàm lượng rất bé nhỏ (nồng độ μg , ng), được hình thành tại một nơi nhưng gây hiệu ứng sinh học mạnh tại một nơi (mô, cơ quan) khác cách xa nguồn, do đó nó phải di chuyển. Sự biến đổi nồng độ hormon và cảm ứng của mô là trung gian của hàng loạt các quá trình diễn ra trong cây, nhiều quá trình trong đó liên quan với các tác nhân môi trường. Trong cơ thể thực vật, hormon điều hoà và phối hợp quá trình trao đổi chất, sinh trưởng và phát sinh hình thái thường phụ thuộc vào các tín hiệu hóa học từ một phần này đến một phần khác của cơ thể. Ý tưởng đó đã bắt nguồn trong thế kỷ XIX từ nhà thực vật học người Đức Julius von Sachs (1832 – 1897).

Sachs đã đề xuất rằng, các tín hiệu hoá học có vai trò điều hoà đối với sự hình thành và sinh trưởng của các cơ quan khác nhau của thực vật. Ông cũng giả định rằng, các tác nhân bên ngoài như trọng lực có thể tác động đến sự phân bố của các hợp chất trong cây. Mặc dầu Sachs chưa biết bản chất của các tín hiệu hoá học đó, ý tưởng của ông đã dẫn đến sự phát hiện ra chúng.

Nhiều quan niệm của chúng ta về mối liên hệ giữa các tế bào trong cơ thể thực vật xuất phát từ các nghiên cứu tương tự trong động vật. Trong cơ thể động vật, các tín hiệu hoá học vốn là phương tiện liên kết

giữa các tế bào được gọi là **hormon**. Hormon tương tác với các protein đặc hiệu của tế bào gọi là *chất nhận*.

Phytohormon, là những hợp chất hữu cơ, là sản phẩm tự nhiên bình thường do cơ thể thực vật tổng hợp nên, là những phân tử tín hiệu với liều lượng rất thấp (μg hoặc thậm chí ng) gây nên hiệu ứng sinh học cao tại các mô cách xa nơi chúng được hình thành. Phytohormon đóng vai trò chủ đạo trong sự điều hoà các quá trình sinh trưởng, phát triển, phản ứng thích nghi đối với môi trường và những quá trình sinh lý, hoá sinh khác trong cơ thể thực vật.

1.2. ĐẶC TRƯNG CHUNG

Phytohormon là những hợp chất phân tử thấp. Hàm lượng phytohormon trong mô rất ít (khoảng 10^{-13} – 10^{-5} mol/l) nhưng có hiệu ứng sinh học rất cao. Hệ phytohormon ít chuyên hóa hơn so với hormon động vật bậc cao, nơi có tuyến nội tiết riêng biệt. Phytohormon di chuyển theo con đường chung vận chuyển vật chất trong cây, theo hệ mạch dẫn. Trong cơ thể thực vật, việc điều hoà bằng cách đóng hay ngắt các chương trình sinh lý và phát sinh hình thái đều do cùng một số các hormon với tương quan hàm lượng khác nhau thực hiện.

Có 5 hormon được phát hiện trước đây là auxin, gibberellin, xytokinin, axit abxixic, etylen và mới đây đã phát hiện thêm các chất cũng có vai trò điều hoà sự phát triển của cây là braxinosteroid, polyamin, axit jasmonic và axit salixylic.

Phytohormon không chỉ tham gia điều hoà quá trình sinh trưởng mà còn là tác nhân rất quan trọng trong các hiện tượng chín, già, phản ứng của cơ thể đối với môi trường, vận chuyển vật chất và nhiều chức năng khác của cơ thể.

Hormon thực vật có nhiều ứng dụng trong thực tế sản xuất, đặc biệt trong ngành trồng trọt, trong công nghệ sinh học.

Ngoài hệ điều hoà hormon, trong cơ thể thực vật tồn tại một số các hệ điều hoà khác góp phần đảm bảo sự hoạt động hài hoà các chức năng hoạt động sống của cơ thể. Do đó sẽ rất bổ ích khi chúng ta tổng quan lại các hệ điều hoà khác để thấy được vai trò của hormon trong tổng thể các hệ điều hoà chức năng của cơ thể thực vật.

Chương 1

TỔNG QUAN VỀ CÁC HỆ ĐIỀU HOÀ TRONG CƠ THỂ THỰC VẬT

1.1. KHÁI NIỆM CHUNG

Trước khi xem xét các phytohormon, chúng ta cần khái quát về các hệ điều hoà khác tồn tại trong cơ thể thực vật, trên nền điều hoà chung đó, chúng ta sẽ tìm hiểu sâu hơn và chi tiết hơn về vai trò của các phytohormon.

Thực vật với sự phân hoá thành hệ thống tổ chức phức tạp gồm các cơ quan, các mô chứa số lượng lớn các tế bào và bào quan chuyên hoá đòi hỏi phải hình thành hệ thống kiểm tra hoàn chỉnh đảm bảo điều phối hài hoà các hoạt động sống xảy ra bình thường trong phạm vi của tế bào cũng như trong toàn bộ cơ thể.

Trong quá trình tiến hoá, trước tiên xuất hiện các hệ thống điều hoà nội bào bao gồm sự điều hoà enzym, điều hoà hoạt động của màng và sự điều hoà gen được thể hiện ở sự biểu hiện gen và truyền tín hiệu.

Từ khi xuất hiện các cơ thể đa bào, hình thành các hệ điều hoà giữa các tế bào trong mô và giữa các mô trong cơ quan và giữa các cơ quan trong cơ thể. Các hệ điều hoà trong cơ thể thực vật bảo đảm sự tương tác của các quá trình trao đổi chất, các chức năng sinh lý dẫn tới sự nhịp nhàng, hài hoà trong quá trình phát sinh hình thái (hình thành tế bào, mô và các cơ quan của cơ thể). Về bản chất, đó là hệ điều hoà dinh dưỡng, điều hoà hormon, điều hoà điện sinh lý trong mối tương tác liên quan với nhịp nội tại (đồng hồ sinh học). Thực vật sử dụng đồng hồ sinh học trong đo đếm nhịp nội tại trong mối tương tác thích nghi đối với ngoại cảnh (biến đổi theo ngày đêm) thông qua sự điều biến của sắc tố phytochrom....

1.2. ĐIỀU HOÀ NỘI BÀO

Trong các hệ điều hoà nội bào, trước tiên chúng ta nghiên cứu sự điều hoà hoạt tính của các enzym.

1.2.1. Điều hoà hoạt tính của enzym

Điều hoà hoạt tính enzym được thực hiện ở các trung tâm xúc tác. Trước hết là khả năng phản ứng và hướng hoạt động của trung tâm xúc tác phụ thuộc vào hàm lượng cơ chất, sự hiện diện của các coenzym (đối với các enzym hai thành phần), các cofactor (các ion tác động đặc hiệu), các chất hoạt hoá và các chất ức chế tác động ở trung tâm xúc tác cũng