

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

GS.TS. Hoàng Minh Tân (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, đậm 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 bổ 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 chung 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 phân 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 Tân, 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 hóa 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 hóa 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 μm), 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...

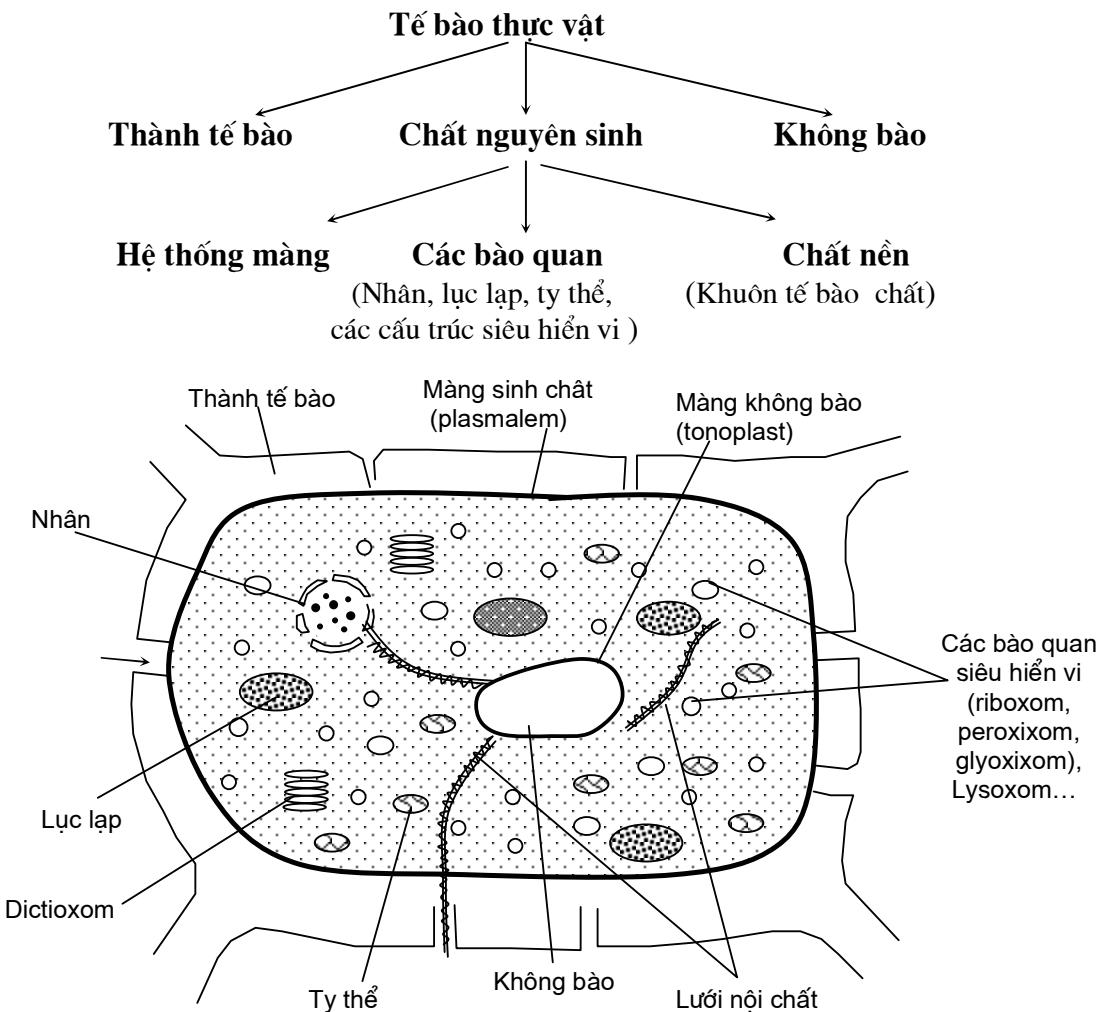
Học thuyết tế bào khẳng định rằng tế bào là đơn vị cấu trúc và chức năng của cơ thể sống. Sự sống của một cơ thể là sự kết hợp hài hòa giữa cấu trúc và chức năng của từng tế bào hợp thành. Theo quan niệm về tính toàn năng của tế bào thì mỗi một tế bào chứa một lượng thông tin di truyền tương đương với 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 cũng 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 cm³. 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 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.

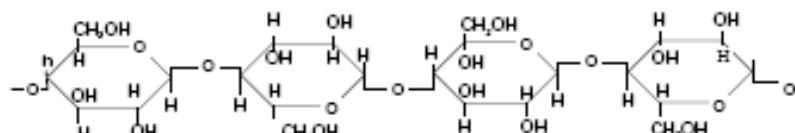
- Tính bền vững về cơ học có được là nhờ vật liệu cấu trúc có tính đàn hồi và ổn định của các phân tử xelulose.

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

Xellulose 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.

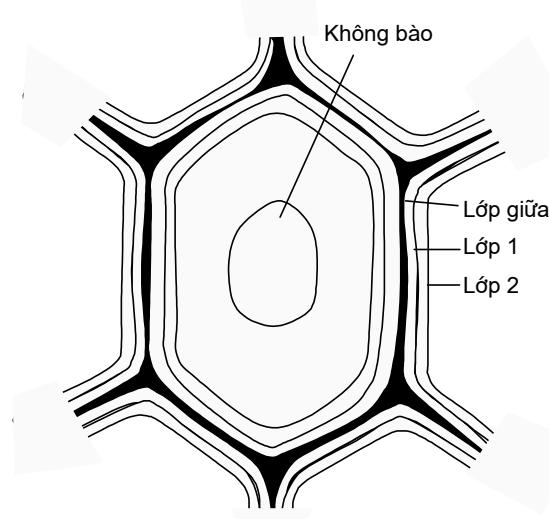
- **Hemixelulose:** Đây là các polyxacarit gồm các monoxacarit khác nhau liên kết với nhau tạo nên: Galactose, manose, xylose, arabinose... (gồm 150-300 monome).

- **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 rìa 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 dần nén 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 xcellulose được nhúng trong khuôn (gồm hemixellulose và protopectin) mà không liên kết với nhau bằng liên kết hoá học, nên chúng rất dẻo dẽ thay đổi, dễ biến dạng.

- **Lớp thành thứ 2** được hình thành khi tế bào ngừng sinh trưởng. Nó được hình thành do bôi đắp thêm vào 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 xcellulose của lớp 2 chiếm đến 60% với độ dài phân tử xcellulose 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 (dẫn) nhưng nước và các chất tan vẫn thẩm 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 xcelluloza 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 bần:** Ở một số mô làm nhiệm vụ bảo vệ như mô bì, lớp vỏ củ... thì các tế bào đều hóa bần, 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 bần 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 bần 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 xcellulose 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.