

Các đáp ứng của thực vật với các tín hiệu bên trong và bên ngoài



▲ Hình 39.1 Hoa có thể mách cho bạn thời gian trong ngày không?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 39.1 Các con đường truyền tín hiệu liên kết sự thu nhận tín hiệu với đáp ứng
- 39.2 Hormone thực vật giúp điều phối sự sinh trưởng, phát triển và các đáp ứng với các kích thích
- 39.3 Các đáp ứng với ánh sáng có tính chất quyết định cho sự thành công của thực vật
- 39.4 Thực vật đáp ứng với nhiều tác nhân kích thích khác ngoài ánh sáng
- 39.5 Thực vật đáp ứng với sự tấn công của các động vật ăn thực vật và các tác nhân gây bệnh

TỔNG QUAN

Các tác nhân kích thích và cuộc sống tĩnh tại

Carolus Linnaeus - ông tổ của phân loại học, là nhà tự nhiên học và người quan sát thực vật xuất sắc. Linnaeus nhận thấy một số loài cây nhất định nở hoa và cúp hoa vào thời điểm riêng trong ngày và thời gian nở và cúp hoa thay đổi từ loài này tới loài khác. Do đó, người ta có thể suy ra các thời gian tương đối của ngày dựa vào thời gian nở và cúp hoa của một số loài. Nếu thời điểm nở và cúp được sắp xếp theo trình tự, thì có thể xem chúng như một loại đồng hồ hoa (*horologium florum*) như Linnaeus đã mệnh danh cho nó. Hình 39.1 giới thiệu một hình đơn giản, hiện đại của một mặt đồng hồ 12 giờ. Tại sao sự định giờ lại khác nhau? Thời điểm mà ở đó hoa nở có thể phản ánh thời điểm khi côn trùng thụ phấn hoạt động mạnh nhất, đúng là một trong nhiều nhân tố môi trường mà thực vật phải cảm nhận để cạnh tranh thành công. Trái với ý kiến chung về thực vật là hầu như không chuyển động, sinh thái học và sinh lý học thực vật coi chúng luôn có liên hệ với xung quanh qua các tương tác phức tạp giữa các tác nhân kích thích môi trường và các tín hiệu bên trong.

Chương này tập trung vào thực vật đáp ứng như thế nào với tín hiệu bên ngoài và bên trong. Ở mức cơ thể, thực vật và động vật đáp ứng với tác nhân kích thích từ môi trường theo các cách rất khác nhau. Động vật là di

động, đáp ứng chủ yếu theo cơ chế tập tính - Vận động hướng đến các tác nhân kích thích dương và ra xa tác nhân kích thích âm. Sống tĩnh tại, thực vật thường đáp ứng với tín hiệu môi trường nhờ điều chỉnh một mẫu hình riêng về sinh trưởng và phát triển. Vì lý do đó, các cây cùng loài biến đổi về hình dạng cơ thể nhiều hơn so với động vật cùng loài. Trước khi thực vật có thể khởi đầu các đáp ứng sinh trưởng với tín hiệu môi trường, đầu tiên nó phải phát hiện được các thay đổi môi trường của chúng. Ở mức tế bào, các quá trình mà nhờ đó thực vật nhận biết các biến đổi môi trường cũng phức tạp như quá trình mà tế bào động vật sử dụng và chúng thường giống nhau.

KHÁI NIỆM

39.1

Các con đường truyền tín hiệu liên kết sự thu nhận tín hiệu với đáp ứng

Mọi sinh vật đều nhận tín hiệu đặc hiệu và đáp ứng lại các tín hiệu theo cách làm tăng khả năng sống sót và thành đạt sinh sản. Ví dụ, con ong có các quang thụ thể mẫn cảm UV trong mắt, có thể phân biệt được các kiểu cánh hoa cho biết có mật hoa - những kiểu này mắt người hoàn toàn không thể nhìn thấy được (xem Hình 38.4). Cũng vậy, thực vật có các thụ thể tế bào để phát hiện các biến đổi quan trọng trong môi trường bên trong hoặc bên ngoài, như sự gia tăng về nồng độ một hormone sinh trưởng, sự tổn thương do sâu ăn lá, hoặc sự giảm về độ dài ngày khi mùa đông đến gần.

Để cho một tác nhân kích thích có thể gây ra một đáp ứng, cơ thể phải có tế bào mang thụ thể thích hợp - phân tử chịu tác động của tác nhân kích thích. Ví dụ, con người không thể thấy kiểu hoa phản xạ UV là do mắt của chúng ta thiếu các quang thụ thể UV. Khi nhận một tác nhân kích thích, thụ thể khởi động con đường truyền tín hiệu - một loạt các bước sinh hoá liên kết sự tiếp nhận tín hiệu với sự đáp ứng lại tín hiệu (xem Chương 11 để khái quát các khái niệm chung về sự truyền tín hiệu). Thực vật mẫn cảm với một phạm vi rộng các tác nhân kích thích, mỗi tác nhân khởi động một con đường truyền tín hiệu đặc hiệu.



(a) Trước khi phơi ra ánh sáng. Khoai tây sinh trưởng trong tối có thân cao, khẳng khiu và lá không phát triển - những thích nghi hình thái cho phép chồi xâm nhập vào đất. Rễ ngắn nhưng có ít nhu cầu hấp thụ nước do chồi ít mất nước.

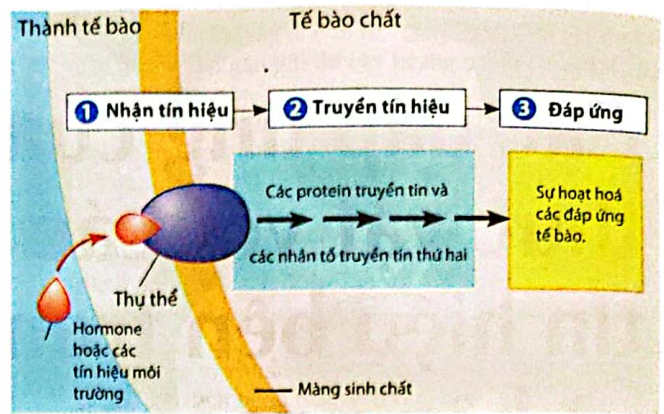


(b) Sau một tuần đưa ra ánh sáng tự nhiên. Cây khoai tây bắt đầu giống cây điển hình có lá rộng màu lục, thân mập, ngắn và rễ dài. Sự biến đổi này bắt đầu với việc tiếp nhận ánh sáng nhờ sắc tố đặc hiệu, phytochrome.

▲ **Hình 39.2** Ánh sáng gây khử vống (sự hoá xanh) ở khoai tây đã sinh trưởng trong tối.

Hãy xem một củ khoai tây bỏ quên trong góc khuất của tủ bếp. Thân ngầm hay củ biến thái này có chồi nhú ra từ các “mắt” của nó (chồi nách). Song chồi này chắc không giống chồi của cây khoai tây điển hình. Thay vì thân mập khoẻ và lá màu lục mở rộng, cây này có thân nhợt nhạt yếu ớt và lá không phát triển cũng như rễ thì ngắn, thô (**Hình 39.2a**). Đây là những thích nghi hình thái như thế để sinh trưởng trong tối, được gọi chung là **sự úa vàng**, có thể hiểu được nếu chúng ta cho rằng cây khoai tây non trong tự nhiên thường gặp bóng tối liên tục khi mọc mầm dưới đất. Trong hoàn cảnh đó, lá mở rộng sẽ là một trở lực để xuyên qua đất và sẽ bị tổn thương khi đẩy chồi xuyên qua đất. Do lá không mở rộng và ở dưới đất nên ít mất hơi nước và yêu cầu ít nước cho hệ rễ mở rộng để thay thế sự mất nước do thoát hơi nước. Ngoài ra, việc dùng năng lượng để tổng hợp chlorophyll sẽ là lãng phí bởi vì không có ánh sáng cho quang hợp. Do vậy, cây khoai tây sinh trưởng trong tối, dành năng lượng càng nhiều càng tốt cho việc kéo dài thân của nó. Thích nghi này cho phép chồi phá vỡ đất trước khi tiêu thụ hết các chất dinh dưỡng dự trữ trong củ. Đáp ứng úa vàng lá là một ví dụ cho thấy hình thái và sinh lý của cây được điều chỉnh ra sao để phù hợp với môi trường xung quanh nhờ các tương tác phức tạp giữa các tín hiệu từ môi trường và tín hiệu bên trong cơ thể.

Khi chồi vươn ra ánh sáng mặt trời, cây trải qua các biến đổi sâu sắc gọi chung là **khử úa vàng** (còn được gọi nôm na là sự xanh hoá). Thân dài khá chậm, lá mở rộng, rễ kéo dài và chồi tạo chlorophyll. Tóm lại, cây khoai tây bị úa vàng bắt đầu giống với cây điển hình (**Hình 39.2b**). Trong phần này, chúng ta sẽ dùng đáp ứng khử úa này như một ví dụ về sự tiếp nhận tín hiệu. Trong trường hợp này ánh sáng đã dẫn đến các đáp ứng (xanh hoá) ra sao. Đồng thời, chúng ta sẽ khảo sát các nghiên cứu thể đột



▲ **Hình 39.2** Tổng quan về mô hình khái quát cho các con đường truyền tín hiệu. Như đã thảo luận trong Chương 11, hormone hay loại tác nhân kích thích khác tương tác với một protein thụ thể đặc hiệu có thể khởi động sự hoạt hoá theo trình tự các protein truyền tin và cũng tạo ra các nhân tố truyền tin thứ hai tham gia trong con đường truyền tín hiệu. Tín hiệu được truyền qua và cuối cùng dẫn đến các đáp ứng tế bào. Trong sơ đồ này, thụ thể nằm trên bề mặt của tế bào đích. Trong các trường hợp khác, tác nhân kích thích tương tác với các thụ thể bên trong tế bào.

biến cho chúng ta một cái nhìn sâu sắc như thế nào về các chi tiết ở mức độ phân tử của các giai đoạn trong quá trình nhận tín hiệu, truyền tín hiệu và đáp ứng lại tín hiệu của tế bào (**Hình 39.3**).

Tiếp nhận tín hiệu

Tín hiệu được thụ thể phát hiện đầu tiên. Thụ thể là protein bị biến đổi về hình dạng khi đáp ứng lại một tác nhân kích thích đặc hiệu. Thụ thể tham gia trong quá trình khử úa là một loại *phytochrome* – quang thụ thể (photoreceptor) mà chúng ta sẽ khảo sát kỹ hơn ở phần sau của chương này. Không giống như phần lớn các thụ thể gắn trong màng sinh chất, phytochrome hoạt động trong đáp ứng khử úa nằm trong tế bào chất. Các nhà nghiên cứu đã chứng minh vai trò của phytochrome trong đáp ứng khử úa qua các nghiên cứu ở cà chua – dạng họ hàng gần của khoai tây. Cà chua dạng đột biến *aurea* có mức phytochrome thấp hơn bình thường, hoá lục ít hơn cà chua loài hoang dại khi phơi ra ánh sáng. (Tên *aurea* xuất phát từ chữ Latin có nghĩa màu vàng”. Trong tình trạng thiếu chlorophyll, sắc tố của cây có màu vàng gọi là carotenoid nổi rõ hơn). Các nhà nghiên cứu đã tạo ra đáp ứng khử úa bình thường trong tế bào lá của thể đột biến *aurea* nhờ tiêm phytochrome từ cây khác và phơi tế bào ra ánh sáng. Các thí nghiệm đó cho thấy phytochrome hoạt động trong việc phát hiện ánh sáng trong quá trình khử úa.

Truyền tín hiệu

Thụ thể có thể miễn cảm với tín hiệu rất yếu của môi trường hoặc tín hiệu hoá học. Một số đáp ứng khử úa được khởi động ở mức ánh sáng rất yếu. Ví dụ, mức ánh sáng tương đương với một vài giây dưới ánh sáng trăng là đủ để làm chậm sự kéo dài thân trong cây yến mạch

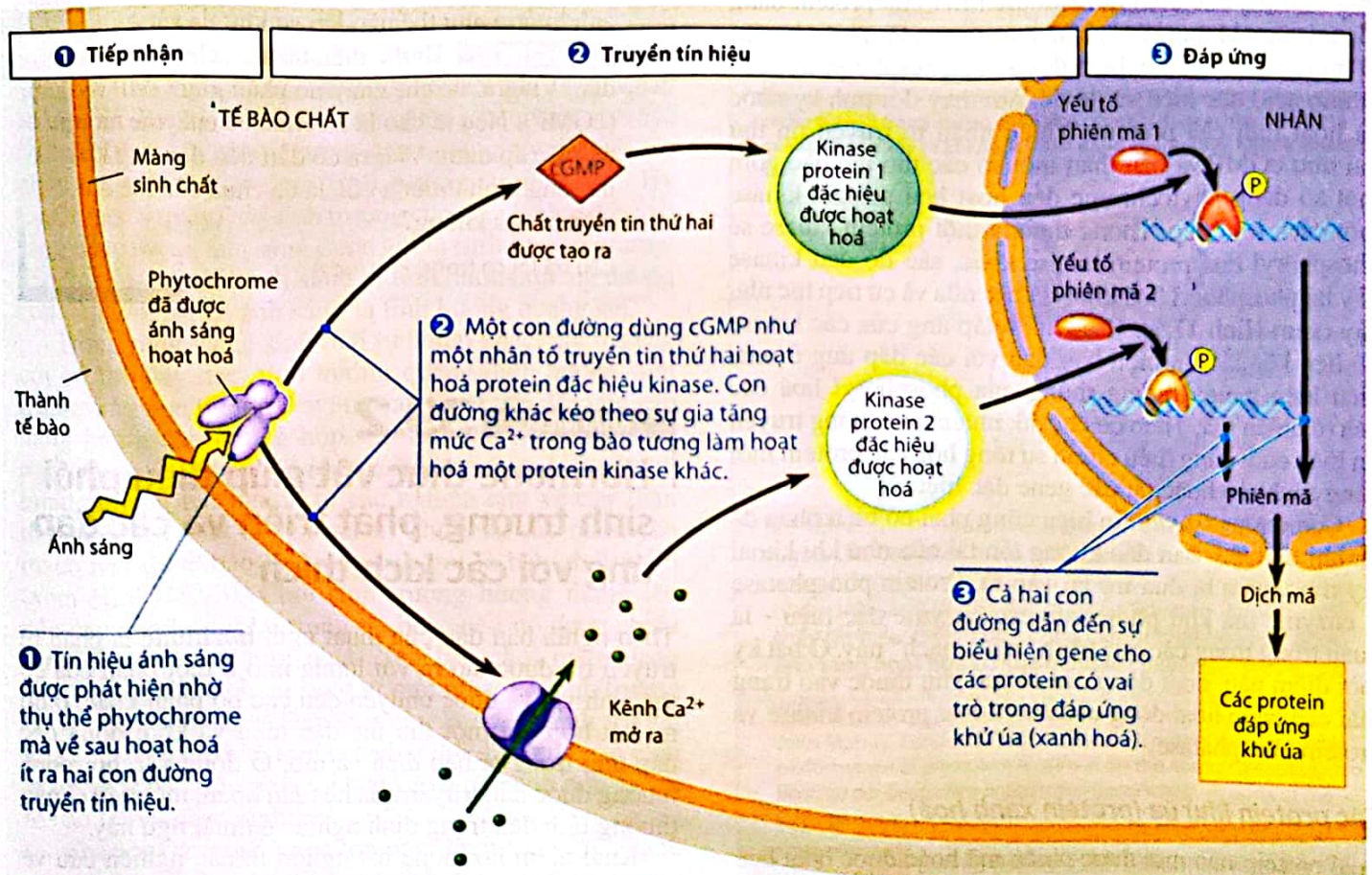
non sinh trưởng trong tối. Thông tin từ các tín hiệu rất yếu này được khuếch đại như thế nào và sự tiếp nhận tín hiệu được chuyển thành đáp ứng đặc hiệu ra sao ở cây? Câu trả lời là **chất truyền tin thứ hai** – các phân tử nhỏ và các ion trong tế bào có vai trò khuếch đại tín hiệu và truyền nó từ thụ thể đến các protein khác. Ví dụ, trong khử úa, mỗi phân tử phytochrome đã hoạt hoá có thể kích hoạt hàng trăm phân tử truyền tin thứ hai và mỗi phân tử này lại có thể hoạt hoá hàng trăm phân tử enzyme đặc hiệu. Nhờ các cơ chế đó nên một chất truyền tin thứ hai trong con đường truyền tín hiệu nhanh chóng khuếch đại tín hiệu. Trong Chương 11, chúng ta đã thảo luận một vài loại chất truyền tin thứ hai (xem các Hình 11.11 và 11.13). Ở đây, chúng ta xem xét vai trò riêng của các nhân tố truyền tin thứ hai trong đáp ứng khử úa. Để làm sáng tỏ vấn đề, **Hình 39.4** giới thiệu các con đường truyền tín hiệu trong thực vật.

Ánh sáng làm phytochrome biến đổi về hình dạng dẫn đến tăng mức các chất truyền tin thứ hai GMP vòng (cGMP) và Ca^{2+} . Một chức năng của GMP là hoạt hoá kinase protein – một nhóm enzyme đa dạng có tác động hoạt hoá các protein khác nhờ quá trình phosphoryl hoá, một sự biến đổi trong đó nhóm phosphate được gắn vào protein ở vị trí đặc hiệu. Tiêm cGMP cho tế bào lá cà

chưa *aurea* kích thích đáp ứng khử úa một phần, thậm chí không cần bổ sung phytochrome, theo con đường phía trên trong hình. Các biến đổi mức Ca^{2+} trong bào tương cũng đóng một vai trò quan trọng trong sự truyền tín hiệu của phytochrome. Nồng độ Ca^{2+} trong bào tương thường rất thấp (khoảng 10^{-7} M). Nhưng sự hoạt hoá của phytochrome có thể mở các kênh Ca^{2+} và dẫn đến sự tăng nhất thời tới 100 lần mức Ca^{2+} của bào tương. Trong các trường hợp khác của dẫn truyền tín hiệu, cả cGMP và Ca^{2+} bào tương có thể tác động lên hoạt tính của các kênh ion đặc hiệu, các protein bộ khung tế bào và các enzyme kể cả các kinase protein.

Đáp ứng

Cuối cùng, con đường dẫn truyền tín hiệu dẫn đến việc điều chỉnh một hoặc nhiều hoạt động của tế bào. Trong phần lớn trường hợp, các đáp ứng này làm gia tăng hoạt tính của các enzyme đặc hiệu. Có hai cơ chế chủ yếu nhờ đó con đường truyền tín hiệu có thể tăng cường một enzyme trong một giai đoạn của con đường sinh hoá: sự điều chỉnh phiên mã và sự biến đổi sau dịch mã. Sự điều chỉnh phiên mã làm tăng hoặc làm giảm tổng hợp mRNA mã hoá enzyme. Sự biến đổi sau dịch mã hoạt hoá các phân tử enzyme hiện hữu.



▲ **Hình 39.4** Một ví dụ về sự truyền tín hiệu trong thực vật: Vai trò của phytochrome trong đáp ứng khử úa (sự xanh hoá).

Điều hoà phiên mã

Như đã thảo luận trong Chương 18, các protein chúng ta gọi *yếu tố phiên mã đặc hiệu* liên kết với các vùng đặc hiệu của DNA và điều tiết sự phiên mã của các gene đặc hiệu (xem Hình 18.9). Trong trường hợp khử úa được cảm ứng bởi phytochrome, một số các yếu tố phiên mã như vậy được hoạt hoá nhờ sự phosphoryl hoá để đáp ứng với các điều kiện ánh sáng thích hợp. Sự hoạt hoá của một số các yếu tố phiên mã này phụ thuộc vào cGMP. Trong khi đó sự hoạt hoá của nhân tố khác lại cần Ca^{2+} .

Cơ chế mà nhờ đó một tín hiệu thúc đẩy một quá trình phát triển mới có thể phụ thuộc vào các yếu tố phiên mã là chất hoạt hoá (làm *tăng* sự phiên mã các gene đặc hiệu) hoặc chất ức chế (làm *giảm* sự phiên mã) hoặc cả hai. Ví dụ, xem xét các thể đột biến của *Arabidopsis* mà ngoài trừ có màu nhạt của chúng, nó lại có một hình thái sinh trưởng ngoài sáng khi sinh trưởng trong tối, chúng có lá mở rộng, còn thân ngắn mập nhưng không có màu lục do bước cuối cùng trong tổng hợp chlorophyll đòi hỏi ánh sáng trực tiếp. Các thể đột biến này có các chỗ sai hỏng trong một chất ức chế làm ức chế sự biểu hiện của các gene khác, vốn bình thường được ánh sáng hoạt hoá. Khi chất ức chế bị đột biến triệt tiêu, con đường mà nó thường cản trở lại tiếp tục. Do đó, các thể đột biến này dường như đã sinh trưởng ngoài sáng trừ màu nhạt nhạt của chúng.

Sự biến đổi sau dịch mã của các protein

Mặc dù sự tổng hợp các protein mới nhờ phiên mã và dịch mã là sự kiện phân tử quan trọng liên quan với đáp ứng khử úa, các biến đổi sau dịch mã của protein đang tồn tại cũng không kém phần quan trọng. Phổ biến hơn cả là protein hiện hữu bị biến đổi do sự phosphoryl hoá các amino acid đặc hiệu và do đó làm thay đổi tính kỵ nước và hoạt tính của protein. Nhiều nhân tố truyền tín thứ hai như cGMP và bản thân một số các thụ thể bao gồm một số dạng phytochrome đều hoạt hoá protein kinase một cách trực tiếp. Thông thường một protein kinase sẽ phosphoryl hoá protein kinase khác, sau đó đến kinase này lại phosphoryl hoá kinase khác nữa và cứ tiếp tục như vậy (xem Hình 11.9). Các chuỗi đáp ứng của các kinase đó liên kết các tín hiệu ban đầu với các đáp ứng ở mức biểu hiện gene, thường thông qua phosphoryl hoá các yếu tố phiên mã. Theo cơ chế đó, nhiều con đường truyền tín hiệu cuối cùng điều chỉnh sự tổng hợp các protein mới bằng cách mở hoặc tắt các gene đặc hiệu.

Con đường truyền tín hiệu cũng phải có biện pháp để tắt khi tín hiệu ban đầu không tồn tại nữa như khi khoai tây mọc mầm bị đưa trở lại vào tủ. Protein phosphatase – enzyme mà khử phosphate các enzyme đặc hiệu – là quan trọng trong các quá trình “ngắt mạch” này. Ở bất kỳ thời điểm nào, hoạt động của tế bào phụ thuộc vào trạng thái cân bằng hoạt động của nhiều loại protein kinase và protein phosphatase.

Các protein khử úa (protein xanh hoá)

Loại protein nào mới được phiên mã hoặc được hoạt hoá nhờ phosphoryl hoá trong quá trình khử úa? Phần nhiều là enzyme trực tiếp hoạt động trong quang hợp, một số khác là enzyme tham gia trong việc cung cấp các tiền chất

hoá học cần thiết cho tổng hợp chlorophyll. Vẫn còn chất khác tác động lên mức hormone thực vật điều chỉnh sinh trưởng. Ví dụ, mức auxin và brassinosteroid, hormone làm tăng sự kéo dài thân cây, tiếp theo làm giảm sự hoạt hoá của phytochrome. Sự giảm này là nguyên nhân làm chậm kéo dài thân trong đáp ứng khử úa.

Chúng ta đã thảo luận khá chi tiết sự dẫn truyền tín hiệu kéo theo đáp ứng khử úa vàng của cây khoai tây để bạn cảm thấy độ phức tạp của các biến đổi sinh hoá của quá trình này. Mỗi hormone thực vật và mỗi tác nhân kích thích môi trường gây ra một hoặc nhiều con đường truyền tín hiệu có độ phức tạp khác nhau. Cũng như với thể đột biến cà chua *aurea*, các kỹ thuật của sinh học phân tử kết hợp với các nghiên cứu thể đột biến di truyền đang trợ giúp các nhà nghiên cứu xác định các con đường khác nhau này. Nhưng sinh học phân tử dựa vào lịch sử nghiên cứu lâu dài về sinh lý và sinh hoá để giải thích thực vật hoạt động như thế nào. Như bạn sẽ đọc trong phần tiếp theo, các thí nghiệm kinh điển đã cung cấp các manh mối đầu tiên về các phân tử truyền tín hiệu gọi là hormone, là chất điều hoà bên trong đối với sinh trưởng thực vật.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 39.1

1. Sự khác nhau về hình thái giữa cây sinh trưởng trong tối và ngoài sáng là gì?
2. Giải thích sự úa vàng giúp cây non cạnh tranh thành công như thế nào?
3. Cycloheximide là một loại thuốc ức chế sự tổng hợp protein. Hãy dự đoán cycloheximide sẽ có ảnh hưởng như thế nào lên sự khử úa vàng.
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Thuốc điều trị loạn chức năng tình dục, Viagra, ức chế enzyme phân giải GMP vòng (cGMP). Nếu tế bào lá cà chua có enzyme tương tự, việc áp dụng Viagra có dẫn đến đáp ứng khử úa vàng bình thường của lá cà chua của thể đột biến *aurea* không?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 39.2

Hormone thực vật giúp điều phối sinh trưởng, phát triển và các đáp ứng với các kích thích

Theo nghĩa ban đầu của thuật ngữ, hormone là phân tử truyền tin được tạo ra với lượng nhỏ ở một phần của cơ thể sinh vật và được chuyển đến các bộ phận khác, ở đó nó kết hợp với một thụ thể đặc hiệu và khởi động các đáp ứng trong tế bào đích và mô. Ở động vật, hormone thường được dẫn truyền qua hệ tuần hoàn, một tiêu chuẩn thường tính đến trong định nghĩa về thuật ngữ này.

Khái niệm hormone bắt nguồn từ các nghiên cứu về động vật và được các nhà sinh lý thực vật chấp nhận vào đầu những năm 1900. Song nhiều nhà sinh học thực vật hiện đại chỉ rõ rằng nó rất hạn chế để mô tả các quá trình

sinh lý thực vật dùng cho định nghĩa hẹp do nhà sinh lý động vật nêu ra. Ví dụ, thực vật không có máu hoặc hệ tuần hoàn để dẫn truyền các phân tử truyền tín hiệu kiểu hormone. Hơn nữa, một số phân tử truyền tín hiệu được xem như hormone thực vật chỉ hoạt động tại chỗ. Cuối cùng, có một số phân tử truyền tín hiệu trong thực vật như sucrose ($C_{12}H_{22}O_{11}$ = đường mía), thường tồn tại trong cây ở nồng độ cao hơn gấp hàng trăm ngàn lần so với hormone điển hình. Tuy nhiên, chúng được dẫn truyền qua cây và hoạt hoá các con đường truyền tín hiệu làm biến đổi lớn hoạt động của thực vật theo cách thức giống với hormone. Do đó, nhiều nhà sinh học thực vật thích dùng thuật ngữ rộng hơn là *chất điều hoà sinh trưởng thực vật* để mô tả các hợp chất hữu cơ hoặc là tự nhiên hoặc tổng hợp làm biến đổi hoặc điều tiết một hoặc nhiều quá trình sinh lý chuyên hoá trong cây. Ở thời điểm này, thuật ngữ *hormone thực vật* và *chất điều hoà sinh trưởng thực vật* được dùng như nhau, nhưng theo tính kế tục lịch sử, chúng ta sẽ dùng từ *hormone thực vật* và trung thành với tiêu chuẩn cho rằng hormone thực vật hoạt động ở nồng độ rất thấp.

Thực sự, mỗi khía cạnh của sinh trưởng và phát triển thực vật ở mức độ nào đó chịu sự điều tiết của hormone. Chỉ một hormone có thể điều hoà một dãy gồm nhiều loại quá trình tế bào và quá trình phát triển. Ngược lại, nhiều hormone có thể gây tác động chỉ tới một quá trình.

Sự khám phá ra các hormone thực vật

Ý tưởng cho rằng các chất truyền tin hoá học tồn tại trong cây bắt nguồn từ một loạt các thí nghiệm kinh điển về thân cây đáp ứng với ánh sáng như thế nào. Như bạn biết chồi của các cây trên bầu cửa sổ trong vườn ươm thì sinh trưởng hướng ra ánh sáng. Nếu bạn quay cây lại, nó sẽ sớm định hướng lại sinh trưởng cho đến khi lá lại quay ra cửa sổ. Bất kỳ đáp ứng sinh trưởng nào làm cho các cơ quan thực vật quay hướng đến hoặc quay đi khỏi tác nhân kích thích được gọi **tính hướng** (tropism) (từ Hy Lạp tropos = quay). Sự sinh trưởng của chồi hướng đến ánh sáng hoặc rời xa ánh sáng được gọi là **tính hướng quang**, đáp ứng hướng đến ánh sáng là tính hướng quang dương còn đáp ứng rời xa ánh sáng là tính hướng quang âm.

Trong rừng và hệ sinh thái tự nhiên khác, nơi mà cây cối có thể dày đặc, tính hướng quang định hướng sinh trưởng cây non hướng đến ánh sáng mặt trời để cung cấp năng lượng cho quang hợp. Cơ chế cho đáp ứng thích nghi này là gì? Phần lớn những điều người ta biết về tính hướng quang bắt nguồn từ các nghiên cứu về cây thân thảo non, đặc biệt là yến mạch. Chồi của cây yến mạch này được bao lại trong bao gọi là bao chồi mầm (xem Hình 38.9b). Chồi sinh trưởng hướng thẳng lên nếu cây non bị giữ lại trong tối hoặc nếu nó được chiếu sáng đồng đều từ mọi phía. Nếu bao chồi mầm đang sinh trưởng được chiếu sáng từ một phía, nó sinh trưởng hướng đến ánh sáng. Đáp ứng này là do sự sinh trưởng khác nhau của tế bào trên các phía đối diện của bao chồi mầm và tế bào trên phía tối hơn kéo dài nhanh hơn so với tế bào trên phía sáng hơn.

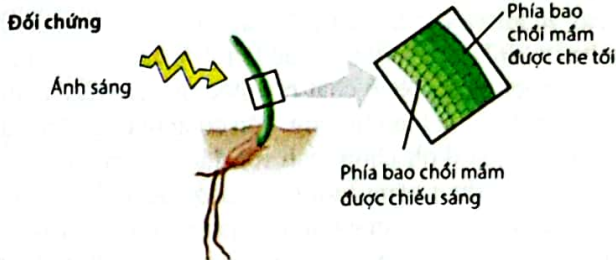
Charles Darwin và con trai ông, Francis đã tiến hành một số thí nghiệm đầu tiên về tính hướng quang vào cuối những năm 1800 (**Hình 39.5**). Họ cho rằng cây yến mạch có thể uốn cong hướng đến ánh sáng chỉ khi có

Hình 39.5 Tìm hiểu

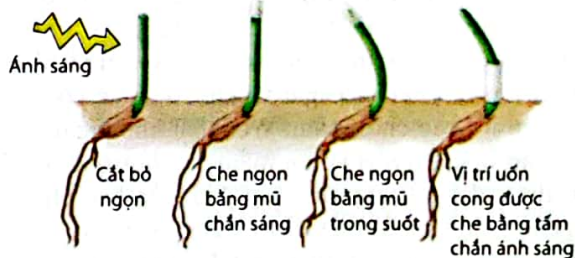
Phần nào của bao chồi mầm cây yến mạch cảm với ánh sáng và tín hiệu được dẫn truyền như thế nào?

THÍ NGHIỆM Trong năm 1880, Charles và Francis Darwin cắt bỏ và che sáng các phần của bao chồi mầm cây yến mạch để xác định phần nào cảm ánh sáng. Trong năm 1913 Peter Boysen-Jensen tách bao chồi mầm với các nguyên liệu khác nhau để xác định tín hiệu được truyền dẫn như thế nào cho tính hướng quang.

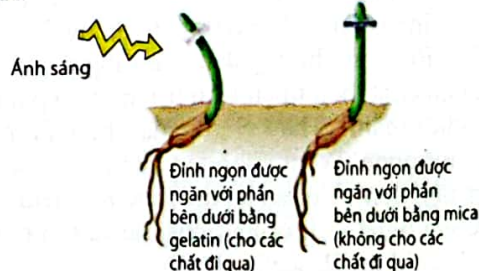
KẾT QUẢ



Darwin và Darwin: Tính hướng quang chỉ xảy ra khi đỉnh được chiếu sáng



Boysen-Jensen: Tính hướng quang xảy ra khi đỉnh ngọn được ngăn cách với thân bằng miếng chắn cho các chất đi qua, nhưng hướng quang không xảy ra khi được ngăn bằng miếng chắn không cho các chất đi qua.



KẾT LUẬN Thí nghiệm của Darwin cho thấy chỉ đỉnh ngọn của bao chồi mầm cảm ánh sáng. Song sự uốn cong hướng quang xảy ra ở cách một khoảng từ vị trí tiếp nhận ánh sáng (đỉnh). Kết quả của Boysen-Jensen cho thấy tín hiệu cho sự uốn cong là một chất hoá học được ánh sáng hoạt hoá có khả năng di chuyển.

NGUỒN C.R.Darwin. The power of movement in plants, John Murray, London (1880). P.Boysen-Jensen, Concerning the performance of phototropic stimuli on the *Avena* coleoptile, *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* (Reports of the German Botanical Society) 31:559-566 (1913)

ĐIỀU GÌ NẾU? Bạn có thể xác định bằng thực nghiệm màu nào của ánh sáng có thể gây ra sự uốn cong hướng quang lớn nhất?

đỉnh của bao chồi mầm. Nếu đỉnh ngọn bị loại bỏ, bao chồi mầm không uốn cong. Cây non cũng không có khả năng sinh trưởng hướng đến ánh sáng nếu đỉnh bao chồi mầm được bao bọc bằng mũ chắn sáng, nhưng nếu đặt mũ trong suốt ở trên đỉnh ngọn và tấm chắn sáng đặt ở dưới đỉnh bao chồi mầm thì không ngăn cản đáp ứng hướng quang. Darwin kết luận chóp của bao chồi mầm có chức năng cảm nhận ánh sáng. Song, họ cho rằng đáp ứng sinh trưởng khác nhau dẫn đến uốn cong bao chồi mầm xảy ra cách phía dưới đỉnh một khoảng. Darwin giả định rằng một số tín hiệu được dẫn truyền từ đỉnh xuống đến vùng kéo dài của bao chồi mầm. Sau một vài thập niên, nhà khoa học Đan Mạch Peter Boysen-Jensen đã chứng minh rằng tín hiệu là một chất hoá học di động. Ông đã cắt rời chóp của cây mầm và đặt lại lên thân nhưng được ngăn cách với nhau nhờ khối gelatin có tác dụng ngăn chặn tế bào tiếp xúc nhưng cho phép chất hoá học đi qua. Cây mầm thí nghiệm đáp ứng bình thường, uốn cong hướng đến ánh sáng. Song, nếu đỉnh chóp tách rời được ngăn cách với phần thân bên dưới bằng một tấm chắn mica không cho các chất đi qua thì đáp ứng hướng quang không xảy ra.

Năm 1926, Frits Went, một sinh viên tốt nghiệp Đại học Đức đã chiết tách chất truyền tin hoá học quy định tính hướng quang nhờ biến đổi các thí nghiệm của Boysen-Jensen (**Hình 39.6**). Went đã cắt đỉnh bao chồi mầm và đặt nó lên một khối thạch (agar) – chất dạng gelatin. Went đã phán đoán là chất truyền tin hoá học từ đỉnh sẽ khuếch tán vào agar và khối agar sẽ có thể thay thế cho đỉnh bao chồi mầm. Went đặt khối agar lên trên cây mầm bị cắt bỏ bao chồi mầm và giữ trong tối. Khối agar được đặt ở trung tâm trên đỉnh của bao chồi mầm làm cho thân sinh trưởng thẳng đứng. Song, khi đặt khối agar lệch tâm, bao chồi mầm bắt đầu uốn cong khỏi phía có khối agar như thể là sinh trưởng hướng đến ánh sáng. Went kết luận, khối agar có chứa một chất hoá học được tạo ra trong đỉnh bao chồi mầm, và chất hoá học này kích thích sinh trưởng khi nó truyền xuống thân mầm và thân mầm uốn cong hướng đến ánh sáng do có nồng độ cao hơn của chất kích thích sinh trưởng trên phía tối hơn của bao chồi mầm. Thay vì gọi chất truyền tin hoá học này hay hormone, Went chọn tên auxin (từ gốc Hy Lạp auxein = tăng lên). Về sau auxin được Kenneth Thimann ở Viện công nghệ California tinh chế và tìm ra cấu trúc hoá học là acid indoleacetic (IAA).

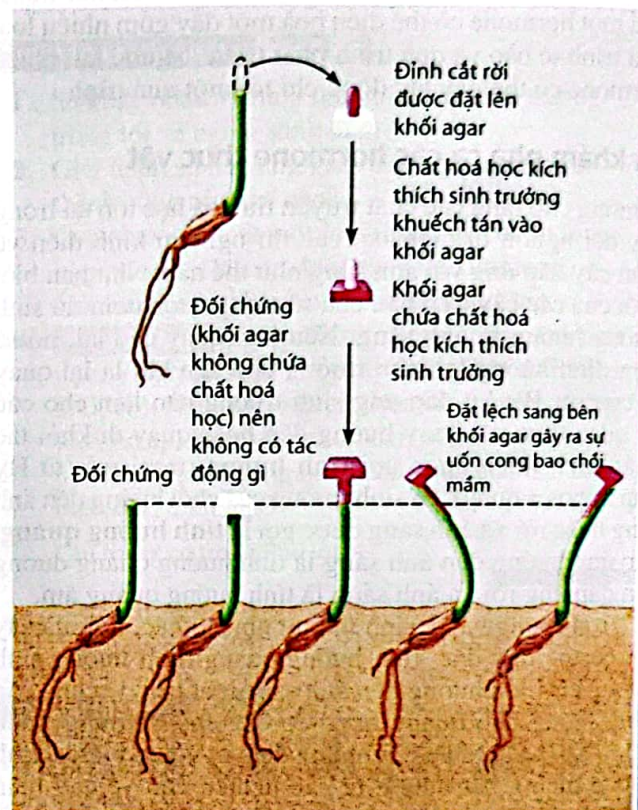
Giả thuyết kinh điển về chất nào gây cho bao chồi mầm cây yến mạch sinh trưởng hướng đến ánh sáng, dựa vào công trình của Darwin, Boysen - Jensen và Went, cho rằng sự phân bố bất đối xứng của auxin vận động hướng xuống từ đỉnh bao chồi mầm làm cho tế bào ở phía tối hơn kéo dài nhanh hơn so với tế bào phía sáng hơn. Nhưng các nghiên cứu về tính hướng quang ở các cơ quan khác ngoài bao chồi mầm cây hoà thảo lại không ủng hộ cho ý tưởng này. Không có bằng chứng cho rằng sự chiếu sáng từ một phía gây nên sự phân bố bất đối xứng của auxin trong thân của hoa hướng dương hoặc cây hai chồi mầm khác. Song có sự phân bố bất đối xứng của các chất nhất định hoạt động như là chất ức chế sinh trưởng và các chất này tập trung nhiều hơn trên phía được chiếu sáng của thân.

▼ Hình 39.6 Tìm hiểu

Sự phân bố bất đối xứng của chất hoá học kích thích sinh trưởng có làm cho bao chồi mầm sinh trưởng hướng đến ánh sáng không?

THÍ NGHIỆM Năm 1926 thí nghiệm của Frits Went xác định chất kích thích sinh trưởng gây cho bao chồi mầm sinh trưởng hướng đến ánh sáng như thế nào. Ông đặt bao chồi mầm trong tối và loại bỏ đỉnh bao chồi mầm, đặt một số đỉnh bao chồi mầm cắt rời lên khối agar mà ông dự đoán sẽ hấp thụ chất kích thích sinh trưởng. Trên một bao chồi mầm đối chứng, ông đặt một khối agar mà không có chất kích thích. Trên các bao chồi mầm khác ông đặt khối agar chứa chất kích thích hoặc đặt ở trung tâm trên đỉnh của bao chồi mầm để phân bố chất kích thích đồng đều hoặc đặt lệch tâm (lệch sang bên) để làm tăng nồng độ trên một phía.

KẾT QUẢ Bao chồi mầm sinh trưởng thẳng đứng nếu chất kích thích sinh trưởng phân bố đồng đều. Nếu chất kích thích phân bố không đồng đều, bao chồi mầm uốn cong quay đi khỏi phía với khối agar như thể sinh trưởng hướng đến ánh sáng dù rằng nó đã sinh trưởng trong tối.



KẾT LUẬN Went đã kết luận rằng bao chồi mầm uốn cong hướng đến ánh sáng do phía tối của nó có nồng độ cao hơn của chất kích thích sinh trưởng mà ông đặt tên là auxin.

NGUỒN F.Went, Agrowth Substance and growth, *Recueils des Travaux Botaniques Néerlandais* (Collections of Dutch Botanical Works) 25:1-116 (1928)

ĐIỀU GÌ NẾU? Acid triiodobenzoic (TIBA) ức chế dẫn truyền auxin. Nếu một viên agar nhỏ có chứa TIBA được đặt lệch tâm trên đỉnh của bao chồi mầm nguyên vẹn, bao chồi mầm uốn cong theo cách nào: hướng đến phía với viên agar hay quay đi khỏi nó? Giải thích.

Tổng quan về các hormone thực vật

Các nghiên cứu đầu tiên về tính hướng quang mà chúng ta vừa thảo luận đã cung cấp cơ sở cho các nghiên cứu tiếp theo về hormone thực vật. **Bảng 39.1** khái quát một số nhóm chủ yếu các hormone thực vật: auxin, cytokinin, gibberellin, brassinosteroid, acid abscisic và ethylene. Nhiều phân tử trong cây có chức năng phòng ngừa chống lại tác nhân gây bệnh có thể cũng là các hormone thực vật. (Các phân tử này sẽ được thảo luận trong cuối chương)

Hormone thực vật được tạo ra với nồng độ rất thấp, nhưng một lượng hormone nhỏ có thể có ảnh hưởng sâu sắc lên sinh trưởng và phát triển của một cơ quan thực vật. Điều đó hàm ý rằng tín hiệu hormone phải được khuếch đại theo một số cách. Hormone có thể hoạt động bằng cách thay đổi sự biểu hiện của gene, bằng cách tác động lên hoạt tính của các enzyme hiện có hoặc bằng cách thay đổi tính chất của màng. Bất kỳ một trong các kiểu tác động này có thể định hướng lại quá trình chuyển hoá và phát triển của tế bào đáp ứng với một lượng nhỏ của các phân tử hormone. Các con đường truyền tín hiệu

khuếch đại tín hiệu hormone và liên kết nó với các đáp ứng đặc hiệu của tế bào.

Nói chung, hormone điều hoà sinh trưởng và phát triển thực vật nhờ tác động lên sự phân chia, kéo dài và phân hoá tế bào. Một số hormone cũng điều hoà các đáp ứng sinh lý ngắn hạn hơn của cây với các tác nhân kích thích môi trường. Mỗi hormone có nhiều tác động, phụ thuộc vào vị trí hoạt động, nồng độ của nó và trạng thái phát triển của cây.

Đáp ứng với một hormone thường phụ thuộc không quá nhiều vào lượng của hormone đó mà vào nồng độ tương đối của nó so với các hormone khác. Chính sự cân bằng hormone, hơn là các hormone hoạt động một cách riêng rẽ, có vai trò quan trọng trong việc điều hoà sinh trưởng và phát triển. Những tương tác này sẽ trở nên rõ ràng trong phần khảo sát sau đây về chức năng của hormone.

Auxin

Thuật ngữ **auxin** được dùng cho bất kỳ chất hoá học nào kích thích sự kéo dài của bao chồi mầm, mặc dù auxin có

Bảng 39.1 Tổng quan về các hormone thực vật

Hormone	Được tạo ra ở chỗ nào và tìm thấy ở đâu trong thực vật	Chức năng chủ yếu
Auxin (IAA)	Mô phân sinh đỉnh chồi và lá non là vị trí đầu tiên tổng hợp auxin. Mô phân sinh đỉnh rễ cũng tạo auxin, mặc dù rễ phụ thuộc vào chồi về nhiều loại auxin. Hạt và quả đang phát triển chứa auxin với hàm lượng cao nhưng vấn đề chưa rõ ràng hoặc nó vừa được tổng hợp hoặc được chuyển từ các mô của cây mẹ.	Kích thích kéo dài thân (chỉ nồng độ thấp) kích thích sự hình thành các rễ bên và rễ phụ, điều chỉnh sự phát triển của quả, tăng cường ưu thế ngọn, hoạt động trong hướng quang và hướng trọng lực, kích thích sự phân hoá mô mạnh, làm chậm sự rụng lá.
Cytokinin	Được tổng hợp chủ yếu trong rễ và được dẫn truyền đến cơ quan khác mặc dù cũng có nhiều vị trí tổng hợp thứ yếu.	Điều chỉnh phân chia tế bào trong chồi và rễ, làm thay đổi ưu thế ngọn và kích thích sự sinh trưởng chồi bên, xúc tiến sự vận động các chất dinh dưỡng vào mô trữ, kích thích sự nảy mầm hạt, làm chậm sự hoá già của lá.
Gibberellin	Các mô phân sinh của chồi ngọn và rễ, lá non và hạt đang phát triển là vị trí tổng hợp chủ yếu.	Kích thích kéo dài thân, phát triển hạt phấn, sự sinh trưởng của ống phấn, sự sinh trưởng của quả và sự phát triển và sự nảy mầm hạt, điều chỉnh sự xác định giới tính và sự chuyển tiếp từ pha chưa thành thực (non) đến pha trưởng thành.
Brassinosteroid	Hợp chất này có trong mọi mô thực vật, mặc dù các sản phẩm trung gian khác nhau chiếm ưu thế trong các cơ quan khác nhau. Brassinosteroid được tạo ra bên trong cây và hoạt động gần vị trí tổng hợp.	Kích thích sự dân nở tế bào và phân chia tế bào trong chồi, kích thích sinh trưởng rễ ở nồng độ thấp, ức chế sinh trưởng rễ ở nồng độ cao, kích thích sự phân hoá của xylem và ức chế sự phân hoá phloem, kích thích hạt nảy mầm và kéo dài ống phấn.
Acid abscisic (ABA)	Hầu như mọi tế bào thực vật đều có khả năng để tổng hợp acid abscisic và nó đã được phát hiện trong tất cả các cơ quan chính và mô sống, có thể được dẫn truyền trong phloem hoặc xylem.	Ức chế sinh trưởng, kích thích đóng lỗ khí trong stress khô hạn, kích thích trạng thái ngủ của hạt và ức chế sự nảy mầm sớm, kích thích lá hoá già, kích thích sự chịu hạn.
Ethylene	Hormone khí này có thể được tạo ra ở hầu như mọi bộ phận của cây. Nó được tạo ra với nồng độ cao trong quá trình hoá già, sự rụng lá và sự chín của một số loại quả. Sự tổng hợp ethylene cũng được kích thích do bị tổn thương và stress.	Kích thích sự chín nhiều loại quả, sự rụng lá và đáp ứng bộ ba trong cây non (ức chế kéo dài thân, kích thích sự dân nở bên và sinh trưởng ngang) tăng cường tốc độ hoá già, kích thích sự hình thành rễ và lông hút, kích thích ra hoa ở họ Dứa.

nhiều chức năng ở thực vật có hoa. Auxin tự nhiên trong cây là acid indoleacetic hay IAA, nhưng một số hợp chất khác, như một số chất tổng hợp cũng có hoạt tính của auxin. Song trong toàn bộ chương này, từ *auxin* được dùng riêng để biểu thị IAA. Mặc dù IAA là hormone thực vật đầu tiên được phát hiện, nhiều điều vẫn chưa biết về sự dẫn truyền tín hiệu auxin và sự điều hoà sinh tổng hợp auxin.

Auxin từ đỉnh chồi được dẫn xuống thân ở một vận tốc khoảng 10mm/giờ, nhanh hơn nhiều so với khuếch tán mặc dù chậm hơn sự di chuyển trong phloem. Auxin được dẫn truyền trực tiếp qua mô mềm từ tế bào này đến tế bào khác. Trong chồi, nó chỉ di chuyển từ đỉnh đến gốc, không theo hướng ngược lại. Sự di chuyển auxin theo một hướng này được gọi là dẫn truyền phân cực. Dẫn truyền phân cực không bị ảnh hưởng bởi trọng lực. Nhiều thí nghiệm đã chỉ ra rằng auxin dẫn truyền hướng lên khi thân hoặc đoạn bao chồi mầm được đặt lộn ngược. Đúng hơn, sự phân cực trong di chuyển của auxin có thể quy cho sự phân bố theo cực của protein vận chuyển auxin trong tế bào. Auxin trong tế bào tập trung ở đầu gốc của tế bào, các chất vận chuyển auxin chuyển hormone ra ngoài tế bào. Về sau auxin có thể thâm nhập vào đầu đỉnh của tế bào lân cận (**Hình 39.7**). Auxin có nhiều tác động như kích thích kéo dài tế bào và sự hình thành rễ bên.

Vai trò của auxin trong kéo dài tế bào Mặc dù auxin tác động lên một số khía cạnh của phát triển thực vật, nhưng một trong các chức năng chủ yếu của nó là kích thích sự kéo dài tế bào bên trong các chồi non đang phát triển. Mô phân sinh đỉnh chồi (chồi ngọn) là vị trí chủ yếu tổng hợp auxin. Khi auxin từ đỉnh chồi di chuyển xuống vùng kéo dài tế bào (xem Hình 35.16), hormone này kích thích sinh trưởng tế bào có lẽ nhờ liên kết với thụ thể ở màng sinh chất. Auxin kích thích sinh trưởng chỉ ở một phạm vi nồng độ nhất định từ khoảng 10^{-8} đến 10^{-4} M. Với các nồng độ cao hơn, auxin có thể ức chế sự kéo dài tế bào có thể do kích thích hình thành ethylene là hormone thường ức chế sự kéo dài tế bào. Chúng ta sẽ quay lại sự tương tác hormone này khi chúng ta thảo luận về ethylene.

Theo mô hình mang tên *giả thuyết sinh trưởng acid*, bơm proton đóng vai trò chủ yếu trong đáp ứng sinh trưởng của tế bào với auxin. Trong vùng kéo dài của chồi, auxin kích thích các bơm proton (H^+) của màng sinh chất. Sự bơm H^+ làm tăng điện thế màng và làm giảm pH trong thành tế bào trong chốc lát (**Hình 39.8**). Sự acid hoá thành tế bào có tác dụng hoạt hoá các enzyme gọi là **expansin** làm phá vỡ các liên kết ngang (liên kết hydrogen) giữa các vi sợi cellulose và các hợp phần khác của thành tế bào, làm lỏng lẻo kết cấu của thành. (Expansin thậm chí có thể làm yếu độ nguyên vẹn của giấy lọc làm bằng cellulose nguyên chất). Sự tăng điện thế màng tăng cường hấp thụ ion vào tế bào gây ra hấp thụ nước nhờ thẩm thấu và làm tăng độ trương. Độ trương tăng và độ dẻo thành tế bào tăng cho phép tế bào kéo dài.

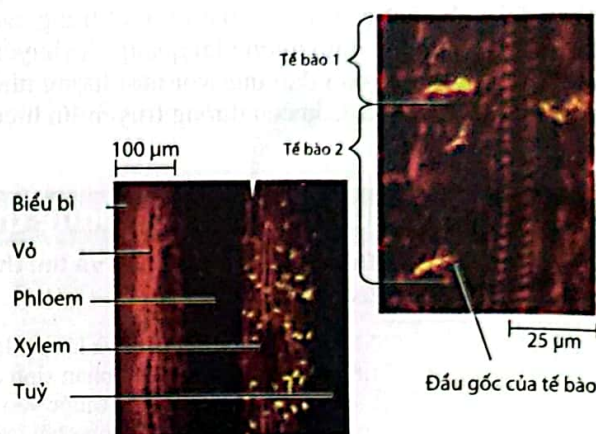
Auxin cũng nhanh chóng làm thay đổi sự biểu hiện gene, làm cho tế bào trong vùng kéo dài tạo ra các protein

▼ Hình 39.7 Tìm hiểu

Điều gì gây nên sự vận chuyển phân cực của auxin từ đỉnh chồi đến gốc?

THÍ NGHIỆM Để nghiên cứu auxin được vận chuyển đơn hướng như thế nào, Leo Gälweiler và đồng sự đã thiết kế thí nghiệm xác định vị trí của protein vận chuyển auxin. Họ đã sử dụng một phân tử huỳnh quang màu vàng lục để đánh dấu các kháng thể liên kết với protein vận chuyển auxin. Về sau họ dùng kháng thể cho lát cắt dọc của thân *Arabidopsis*.

KẾT QUẢ Ảnh hiển vi thường bên trái cho thấy các protein vận chuyển auxin không có ở mọi mô thân mà chỉ có trong mô mềm xylem. Ở ảnh hiển vi bên phải với độ phóng đại cao hơn cho thấy các protein này chủ yếu định vị ở đầu gốc của tế bào.



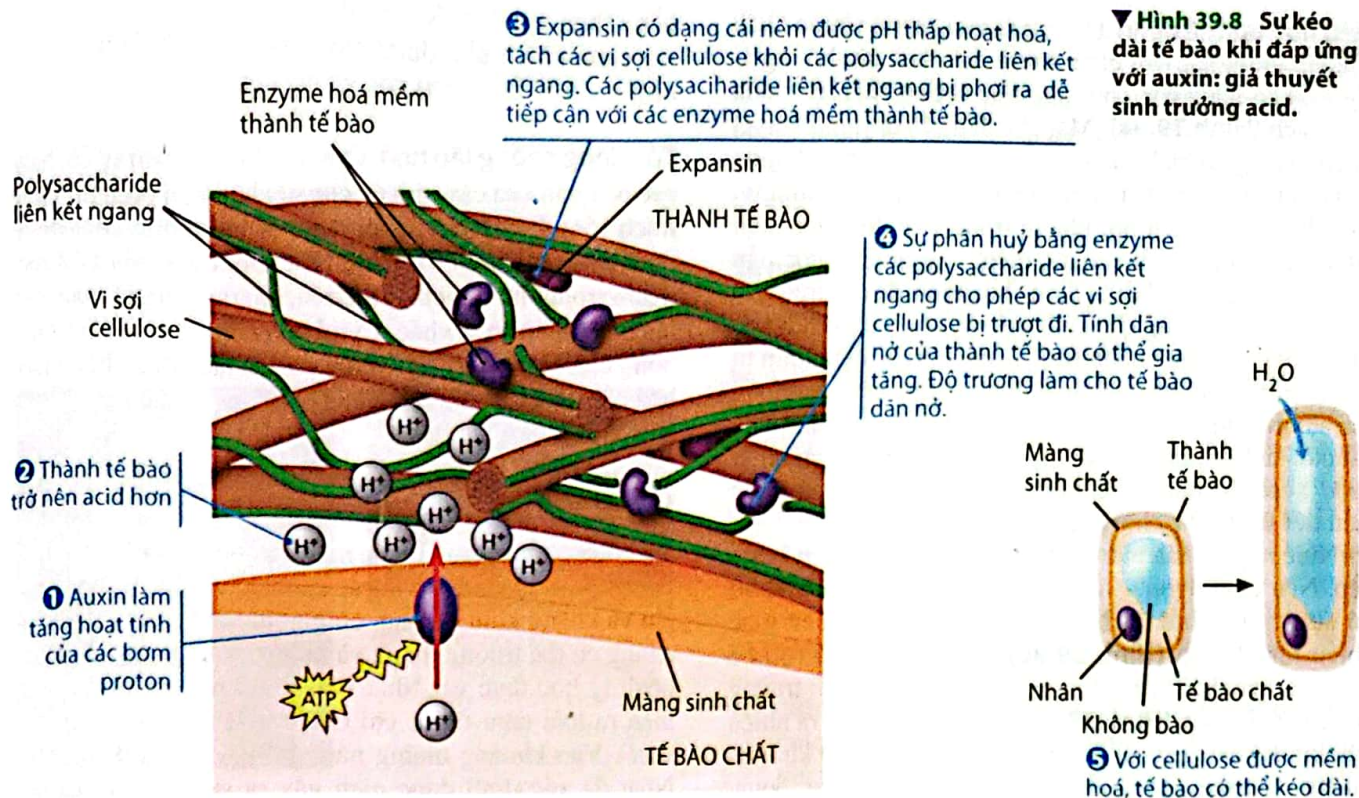
KẾT LUẬN Kết quả ủng hộ giả thuyết cho rằng nồng độ của protein vận chuyển auxin ở các đầu gốc của tế bào điều hoà vận chuyển có hướng của auxin.

NGUỒN L.Gälweiler et al. Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue, Science 282:2226-2230 (1998)

ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu các protein vận chuyển auxin phân bố đồng đều ở cả hai đầu của tế bào, thì sự vận chuyển phân cực của auxin có xảy ra hay không? Giải thích.

mới trong vài phút. Một số các protein này là các yếu tố phiên mã có thời gian tồn tại ngắn làm ức chế hoặc hoạt hoá sự biểu hiện của các gene khác. Để duy trì sự sinh trưởng sau sự tăng tốc ban đầu này, tế bào phải tạo ra nhiều tế bào chất và nguyên liệu thành tế bào hơn. Auxin cũng kích thích đáp ứng duy trì sinh trưởng này.

Sự hình thành rễ bên và rễ phụ Auxin được sử dụng trong nhân giống vô tính cây bằng cành giâm. Xử lý lá hoặc thân cắt rời với bột sinh rễ chứa auxin thường tạo ra rễ phụ (bất định) gần bề mặt cắt. Auxin cũng gây nên sự phân nhánh rễ. Các nhà nghiên cứu đã tìm ra thể đột biến *Arabidopsis* có khả năng tăng sinh rễ bên nhanh có nồng độ auxin cao hơn 17 lần so với bình thường.



Auxin như là thuốc diệt cỏ dại Các auxin tổng hợp như 2, 4 – dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) được sử dụng rộng rãi như là thuốc diệt cỏ dại. Các cây một chồi mầm như ngô và cỏ lát mặt sân có thể nhanh chóng phân huỷ auxin tổng hợp này. Song cây hai chồi mầm điển hình không có khả năng này và do đó chết vì dùng quá liều hormone. Việc phun 2,4-D cho cánh đồng ngô cốc hoặc bãi cỏ loại bỏ các loại cỏ dại hai chồi mầm (có lá rộng).

Các tác động khác của auxin Ngoài việc tác động làm kéo dài tế bào trong quá trình sinh trưởng sơ cấp, auxin còn ảnh hưởng lên sinh trưởng thứ cấp do làm tăng hoạt động của tầng phát sinh bên và có ảnh hưởng lên sự phân hoá của các tế bào khởi sinh của tầng phát sinh bên (xem Hình 35.20).

Các hạt đang phát triển tạo auxin kích thích sinh trưởng quả. Trong nhà kính, sự tạo hạt thường là kém do thiếu các côn trùng giao phấn dẫn đến quả chưa phát triển yếu. Song, phun auxin tổng hợp lên cả chua trồng trong nhà kính kích thích sự phát triển quả bình thường mà không cần thụ phấn. Bằng cách này người ta có thể sản xuất cả chua thương phẩm trong nhà kính.

Cytokinin

Nhiều cố gắng thử nghiệm để tìm ra chất phụ gia hoá học làm tăng sinh trưởng và phát triển các tế bào thực vật trong nuôi cấy mô đã dẫn đến việc phát hiện ra cytokinin. Trong những năm 1940, Johannen van Overbeek làm việc ở The Cold Spring Harbor Laboratory ở New York, dựa vào kinh nghiệm, ông có thể kích thích sự sinh trưởng của phôi thực vật nhờ cho thêm nước dừa – dịch nội nhũ của hạt dừa khổng lồ vào môi trường nuôi cấy. Một thập niên sau, Folke Skoog và Carl O. Miller ở đại học Wisconsin,

Madison, đã làm cho tế bào thuốc lá nuôi cấy phân chia nhờ cho thêm các mẫu DNA đã phân huỷ. Thành phần có hoạt tính của cả hai phụ gia thí nghiệm là các dạng biến đổi của adenine – một thành phần của acid nucleic. Đây là các chất điều hoà sinh trưởng mang tên cytokinin bởi vì chúng kích thích sự phân chia tế bào. Cytokinin tự nhiên phổ biến nhất là zeatin, mang tên như vậy do nó được phát hiện đầu tiên trong cây ngô (*Zea mays*). Dù còn cần phải biết thêm nhiều về sự tổng hợp cytokinin và dẫn truyền tín hiệu, tác động của các cytokinin lên phân chia và phân hoá tế bào, ưu thế đỉnh và sự lão hoá đã được chứng minh kỹ càng.

Điều hoà phân chia và phân hoá tế bào Các cytokinin được tạo ra trong các mô đang sinh trưởng mạnh, đặc biệt trong rễ, phôi và quả. Cytokinin được tạo ra trong rễ di đến các mô đích nhờ vận động hướng lên cây trong dịch xylem. Hoạt động phối hợp với auxin, cytokinin kích thích sự phân chia tế bào và tác động lên con đường biệt hoá. Tác động của cytokinin lên tế bào đang sinh trưởng trong nuôi cấy mô cung cấp manh mối về nhóm hormone này có thể hoạt động trong cây nguyên vẹn như thế nào. Khi một mảnh mô mềm từ thân được nuôi trong môi trường thiếu cytokinin, tế bào sinh trưởng rất mạnh nhưng không phân chia. Nhưng nếu thêm cytokinin cùng với auxin, thì tế bào phân chia. Chỉ riêng cytokinin không có tác động gì. Tỷ lệ của cytokinin với auxin có tác dụng điều hoà sự phân hoá tế bào. Khi nồng độ của hai hormone này ở mức nào đó, khối tế bào tiếp tục sinh trưởng, nhưng nó vẫn là một cụm tế bào không phân hoá gọi mô sẹo (xem Hình 38.14). Nếu mức cytokinin tăng lên, các mầm chồi sẽ phát triển từ mô sẹo. Nếu tăng mức auxin, rễ hình thành.

Điều hoà ưu thế ngọn Các cytokinin, auxin và các nhân tố khác tương tác với nhau trong điều hoà ưu thế ngọn (đỉnh), khả năng của chồi ngọn ức chế sự phát triển của chồi nách (**Hình 39.9a**). Mãi cho đến gần đây, giả thuyết chủ đạo để giải thích sự điều hoà hormone về ưu thế ngọn – giả thuyết ức chế trực tiếp cho rằng auxin và cytokinin hoạt động một cách đối kháng trong việc điều hoà sinh trưởng chồi nách. Theo quan điểm này, auxin được dẫn truyền xuống thân chồi từ đỉnh chồi ngọn, ức chế trực tiếp các chồi nách không cho sinh trưởng, khiến cho chồi kéo dài ra thay vì phân nhánh bên. Trong khi đó, cytokinin từ rễ xâm nhập vào hệ chồi hoạt động ngược với hoạt động của auxin bằng cách truyền tín hiệu cho các chồi nách để bắt đầu sinh trưởng. Do đó, tỷ lệ của auxin và cytokinin được xem như nhân tố có tính chất quyết định trong việc điều tiết sự ức chế chồi nách.

Nhiều quan sát phù hợp với giả thuyết ức chế trực tiếp. Nếu chồi ngọn – nguồn chính của auxin bị loại bỏ thì sự ức chế chồi nách bị loại bỏ và cây trở nên mọc nhiều nhánh hơn (**Hình 39.9b**). Bổ sung auxin cho bề mặt cắt của chồi bị bấm ngọn thì ức chế sự sinh trưởng của các mầm bên (**Hình 39.9c**). Thể đột biến tạo ra nhiều cytokinin hoặc cây xử lý với cytokinin cũng có khuynh hướng mọc rậm (có nhiều cành) hơn bình thường. Song, một điều dự đoán của giả thuyết ức chế trực tiếp không được ủng hộ bằng thí nghiệm cho rằng sự bấm ngọn, tức loại bỏ nguồn auxin chủ yếu, sẽ dẫn đến sự giảm mức auxin của chồi nách. Thực ra, các nghiên cứu sinh hoá đã cho thấy là ngược lại: Mức auxin thực sự tăng lên trong các chồi nách của cây bấm ngọn. Do đó, giả thuyết ức chế trực tiếp không giải thích cho tất cả các phát hiện

bằng thực nghiệm. Rất có thể là các nhà sinh học thực vật chưa khám phá được mọi khúc mắc của điều bí ẩn này.

Tác động chống lão hoá Cytokinin làm chậm sự lão hoá các cơ quan của cây nhờ ức chế sự phân giải protein, kích thích tổng hợp RNA và protein và huy động chất dinh dưỡng từ các mô bao quanh. Nếu lá bị cắt khỏi cây được ngâm trong dung dịch cytokinin, chúng vẫn giữ màu lục lâu hơn nhiều so lá khác. Cytokinin cũng làm chậm sự hư hỏng của lá trên cây nguyên vẹn. Do tác động chống lão hoá này, người trồng hoa dùng cytokinin phun để giữ cho hoa cắt rời tươi lâu hơn.

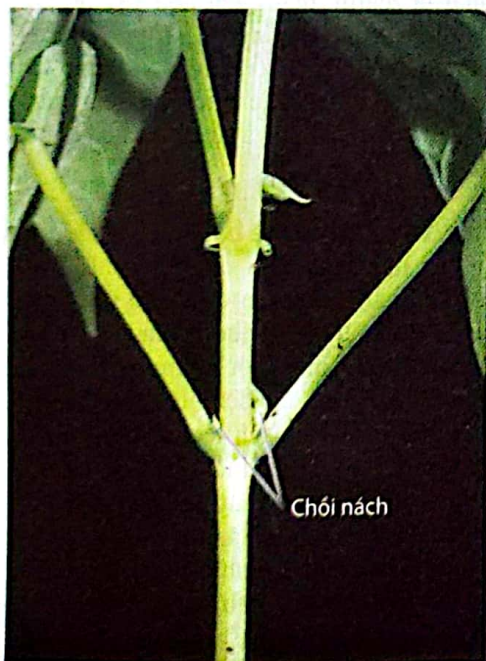
Gibberellin

Vào đầu những năm 1900, người trồng lúa châu Á nhận thấy một số lúa non trong các cánh đồng của họ cao vống lên và khẳng khiu đến nỗi chúng đổ rạp xuống trước khi chúng có thể trưởng thành và ra hoa. Vào năm 1926, nhà bệnh lý học thực vật Nhật Bản Ewiti Kurosawa đã phát hiện ra loài nấm thuộc chi *Gibberella* gây ra “bệnh lúa von”. Vào khoảng những năm 1930, các nhà khoa học Nhật đã xác định được nấm gây ra sự kéo dài quá cỡ ở thân cây lúa do nó tiết ra một chất hoá học mang tên gibberellin. Trong những năm 1950, các nhà nghiên cứu đã phát hiện ra thực vật cũng tạo ra gibberellin (GA). Từ đó, các nhà khoa học đã xác định hơn 100 gibberellin khác nhau tồn tại tự nhiên trong cây, mặc dù một số nhỏ hơn nhiều tồn tại trong mỗi loài thực vật. Đường như là “cây lúa von” có một đáp ứng quá mạnh với gibberellin

vốn thường tìm thấy trong cây với nồng độ thấp hơn. Gibberellin có nhiều tác động như kéo dài thân, sinh trưởng quả và nảy mầm hạt.

Sự kéo dài thân Vị trí chủ yếu tạo gibberellin là rễ và lá non. Gibberellin kích thích sinh trưởng thân và lá nhưng có ít tác động lên rễ. Trong thân, chúng kích thích kéo dài tế bào và phân chia tế bào. Một giả thuyết cho rằng chúng hoạt hoá các enzyme làm nổi lỏng các thành tế bào, thúc đẩy sự xâm nhập của các protein expansin. Do đó, gibberellin hoạt động phối hợp với auxin để kích thích sự kéo dài thân.

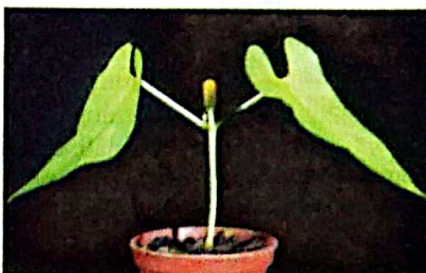
Tác động của gibberellin trong việc làm kéo dài thân là hiển nhiên khi các giống cây lùn (thể đột biến) nào đó được xử lý với gibberellin. Ví dụ, một số cây đậu lùn (gồm dạng Mendel đã nghiên cứu, xem Chương 14) sinh trưởng cao lên nếu xử lý với gibberellin. Nhưng thường không có đáp ứng nếu gibberellin được dùng cho cây loại hoang dại. Rõ ràng, các thực vật này đã tạo ra



(a) Chồi ngọn nguyên vẹn (không thể hiện trong ảnh)



(b) Chồi ngọn bị loại bỏ

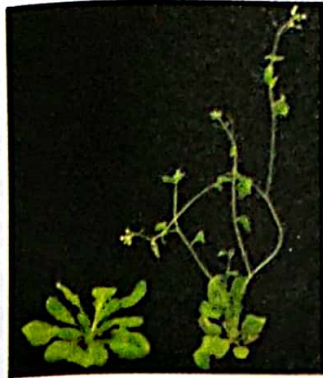


(c) Auxin được bổ sung cho thân bị bấm ngọn

▲ Hình 39.9 Ưu thế ngọn. (a) Sự ức chế sinh trưởng của chồi nách, có thể chịu tác động do auxin từ chồi ngọn làm kéo dài trực tiếp của chồi. (b) Việc loại bỏ chồi ngọn khỏi cây cho phép các cành bên sinh trưởng. (c) Gắn mũ gelatin chứa auxin vào chồi cắt ngăn cản sự sinh trưởng cành bên.

một liều hormone tối thích. Ví dụ gây ấn tượng sâu sắc nhất về sự kéo dài thân do gibberellin là mọc vống – sự sinh trưởng nhanh của cuống hoa (**Hình 39.10a**).

Sự sinh trưởng quả Ở nhiều thực vật, cần phải có cả auxin và gibberellin thì quả mới phát triển. Ứng dụng thương mại quan trọng nhất của gibberellin là việc phun cho nho Thompson không hạt (**Hình 39.10b**). Hormone làm cho quả nho có thể sinh trưởng lớn hơn – một đặc



(a) Một số cây phát triển theo dạng hoa thị thấp đến đất có lóng rất ngắn như trong cây *Arabidopsis* hình bên trái. Khi cây chuyển sang sinh trưởng sinh sản, sự tăng nhanh đột ngột của gibberellin gây nên sự mọc vống: các lóng kéo dài rất nhanh, nâng mầm hoa cao lên mà phát triển ở các chóp thân (đỉnh thân) (bên phải)



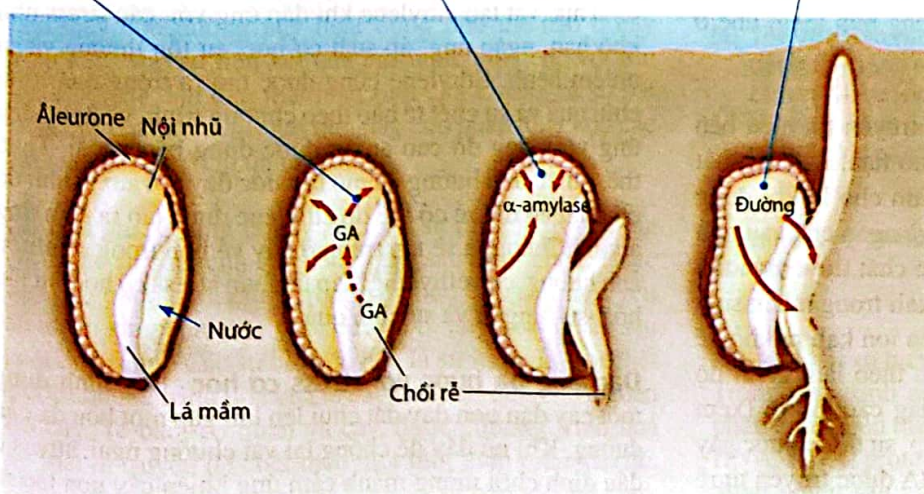
(b) Chùm nho không hạt Thompson bên trái là từ cây nho đối chứng không xử lý. Chùm bên phải sinh trưởng từ cây nho được phun với gibberellin trong quá trình phát triển quả.

◀ **Hình 39.10** Ảnh hưởng của gibberellin lên sự kéo dài thân và sinh trưởng quả

❶ Sau khi hạt ngâm nước, phôi phóng thích GA và chất này chuyển tín hiệu đến aleurone, tầng mỏng ngoài của nội nhũ.

❷ Tầng aleurone đáp ứng với GA nhờ tổng hợp và tiết các enzyme tiêu hoá thủy phân chất dinh dưỡng dự trữ trong nội nhũ. Một ví dụ là α -amylase thủy phân tinh bột.

❸ Đường và các chất dinh dưỡng khác được chổi mầm hấp thụ từ nội nhũ được tiêu thụ trong quá trình sinh trưởng của phôi thành cây con.



▲ **Hình 39.11** Sự huy động các chất dinh dưỡng nhờ GA trong quá trình nảy mầm của hạt giống cây lương thực như lúa đại mạch.

điểm có giá trị cho người tiêu thụ. Phun gibberellin cũng làm cho các lóng của chùm nho kéo dài ra, tạo nhiều không gian hơn cho mỗi quả nho. Nhờ tăng cường lưu thông không khí giữa các quả nho nên sự tăng không gian thoáng cũng làm cho nó cứng cáp hơn đối với nấm men và các vi sinh vật khác lây nhiễm quả.

Sự nảy mầm Phôi của hạt là một nguồn giàu gibberellin. Sau khi ngâm nước, từ phôi hạt phóng thích gibberellin và gibberellin truyền tín hiệu để hạt phá vỡ trạng thái ngủ và nảy mầm. Một số hạt cần các điều kiện môi trường riêng để nảy mầm như phơi ra ánh sáng hoặc nhiệt độ thấp, phá vỡ trạng thái ngủ nếu chúng được xử lý với gibberellin. GA hỗ trợ cho sinh trưởng của cây ngũ cốc non nhờ kích thích sự tổng hợp các enzyme tiêu hoá như α -amylase để huy động các chất dinh dưỡng dự trữ (**Hình 39.11**).

Brassinosteroids

Brassinosteroids là steroid và do đó về mặt hoá học giống với cholesterol và hormone giới tính của động vật. Chúng kích thích sự kéo dài tế bào và sự phân chia trong các đốt thân và cây mầm ở nồng độ thấp đến $10^{-12}M$. Chúng cũng làm chậm sự rụng lá và kích thích sự phân hoá xylem. Về mặt định tính thì các ảnh hưởng này là giống với tác động của auxin và sau một số năm tranh luận các nhà sinh lý thực vật xác định rằng brassinosteroid không thuộc loại auxin.

Bằng chứng sinh học phân tử đã xác định brassinosteroid là hormone thực vật. Joanne Chory và đồng sự ở The Salk Institute in San Diego rất quan tâm đến thể đột biến *Arabidopsis* với các đặc điểm hình thái giống với đặc

điểm của cây sinh trưởng ngoài sáng mặc dù thể đột biến đã sinh trưởng trong tối. Các nhà nghiên cứu đã phát hiện ra rằng đột biến tác động lên gene bình thường mã hoá cho enzyme tương tự với enzyme tham gia trong tổng hợp steroid trong động vật có vú. Họ cũng tìm thấy thể đột biến thiếu brassinosteroid này có thể được hồi phục kiểu hình hoang dại nhờ dùng brassinosteroid trong phòng thí nghiệm.

Acid abscisic

Trong những năm 1960, một nhóm nhà khoa học nghiên cứu các biến đổi hoá học xảy ra trước giai đoạn ngủ của chổi nụ và sự rụng lá trong cây gỗ rụng lá và một nhóm khác đã nghiên cứu các biến đổi hoá học xảy ra trước sự rụng quả bông và đã tách được cùng một hợp chất acid abscisic (ABA). Thật trớ trêu thay, ABA

không còn được coi là đóng một vai trò chủ yếu trong trạng thái ngủ của chồi nụ hoặc sự rụng lá, mà là rất quan trọng trong các chức năng khác. Không như các hormone kích thích sinh trưởng mà chúng ta đã nghiên cứu cho đến nay – auxin, cytokinins, gibberellins và brassinosteroids, ABA làm chậm sinh trưởng. ABA thường có tác dụng đối kháng với hoạt động của các hormone sinh trưởng và tỷ lệ của ABA với một hoặc nhiều hormone sinh trưởng quyết định hậu quả sinh lý cuối cùng. Chúng ta sẽ xem xét ở đây hai trong nhiều ảnh hưởng của ABA: trạng thái ngủ của hạt và tính chịu khô.

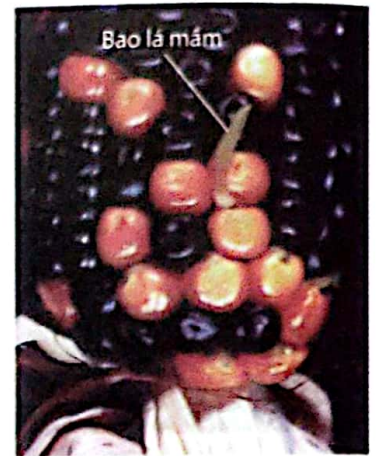
Trạng thái ngủ của hạt Trạng thái ngủ của hạt làm tăng khả năng rằng hạt sẽ nảy mầm chỉ khi có đủ lượng ánh sáng, nhiệt độ và ẩm độ để cây non sinh sống (xem Chương 38). Lý do nào cản trở hạt phát tán trong mùa thu khô nảy mầm ngay lập tức, chỉ để chết trong mùa đông? Cơ chế nào đảm bảo rằng những hạt đó không nảy mầm cho đến mùa xuân? Điều gì cản trở hạt nảy mầm trong tối, hơi ẩm bên trong quả? Câu trả lời cho các vấn đề này là ABA. Mức ABA có thể tăng lên 100 lần trong quá trình chín hạt. Mức cao của ABA trong hạt đã chín có tác dụng ức chế sự nảy mầm và kích thích sự hình thành các protein nào đó giúp hạt chịu đựng được trạng thái mất nước tốt bậc thường khi hạt chín.

Nhiều loại hạt ngủ có thể nảy mầm khi ABA bị loại bỏ hoặc mất hoạt tính. Hạt của một số thực vật sa mạc phá bỏ trạng thái ngủ chỉ khi các trận mưa lớn tẩy sạch ABA khỏi hạt. Một số hạt khác cần ánh sáng hoặc trải qua thời gian lạnh kéo dài để làm ABA mất hoạt tính. Thường thì tỷ lệ của ABA với GA quyết định hoặc hạt vẫn ngủ hoặc nảy mầm và việc bổ sung ABA cho hạt chuẩn bị nảy mầm làm cho chúng ngủ trở lại. ABA mất hoạt tính hoặc mức thấp của ABA có thể dẫn đến sự nảy mầm sớm (Hình 39.12). Ví dụ, thể đột biến ngô, có hạt nảy mầm trong khi vẫn ở trên bắp ngô là do thiếu một yếu tố phiên mã có chức năng cần để cho ABA gây nên sự biểu hiện của các gene nhất định. Sự nảy mầm sớm của hạt cây đước màu đỏ do mức ABA thấp thực sự là một đặc điểm thích nghi giúp cây non tự cắm xuống bùn mềm nhẹ ở dưới cây gốc.

Sự chịu khô hạn ABA là phân tử truyền tín hiệu bên trong chủ yếu, cho phép cây chịu khô hạn. Khi cây bắt đầu héo, ABA tích lũy trong lá và làm cho lỗ khí đóng lại nhanh, làm giảm thoát hơi nước và ngăn chặn sự mất nước thêm nữa. Nhờ tác động lên các chất truyền tin thứ hai như calcium, ABA mở các kênh kali trong màng sinh chất của tế bào bảo vệ, dẫn đến nhiều ion kali ra khỏi tế bào. Sự mất nước do thẩm thấu kèm theo làm giảm độ trương tế bào bảo vệ và dẫn đến đóng các lỗ khí (xem Hình 36.17). Trong một số trường hợp, sự thiếu nước gây stress cho hệ rễ trước hệ chồi và ABA được truyền từ rễ đến lá có thể hoạt động như một “hệ dự báo sớm”. Nhiều thể đột biến có xu hướng đặc biệt dễ héo là do không có khả năng sản sinh ra ABA.



◀ Hạt cây đước đỏ (*Rhizophora mangle*) chỉ sản xuất rất ít ABA và hạt của chúng nảy mầm trong khi vẫn ở trên cây. Trong trường hợp này, sự nảy mầm sớm là một đặc điểm thích nghi có lợi. Khi được phóng thích, rễ phôi của cây non giống mũi tên cắm sâu vào bãi đất lầy lội, nơi cây đước sinh sống.



▲ Sự nảy mầm sớm trong thể đột biến ngô này xảy ra do thiếu vắng yếu tố phiên mã có chức năng cần cho hoạt động của ABA

▲ Hình 39.12 Sự nảy mầm sớm của hạt đước hoang dại và hạt ngô đột biến

Ethylene

Trong những năm 1800, khi khí than bùn được sử dụng làm nhiên liệu để chiếu sáng đường phố, sự rò rỉ từ ống dẫn khí làm cho cây gần cạnh rụng lá non. Năm 1901, nhà khoa học Nga Dimitry Neljubow đã chứng minh rằng khí ethylene là nhân tố hoạt động có trong khí than bùn. Song ý tưởng cho rằng ethylene là một hormone thực vật không được thừa nhận rộng rãi, mãi cho đến khi có phương pháp xác định đơn giản bằng sắc ký khí.

Thực vật tạo ethylene khi đáp ứng với các stress như khô hạn, ngập úng, áp suất cơ học, sự tổn thương và sự nhiễm bệnh. Ethylene cũng được tạo ra trong quá trình chín quả và sự chết tế bào theo chương trình và trong đáp ứng với nồng độ cao auxin được dùng bên ngoài. Thực tế, nhiều ảnh hưởng đã mô tả trước đây với auxin như ức chế sự kéo dài rễ có thể do ethylene được tạo ra cảm ứng auxin. Chúng ta sẽ tập trung ở đây về bốn trong số nhiều ảnh hưởng của ethylene: đáp ứng với stress cơ học, sự lão hóa, sự rụng lá và sự chín quả.

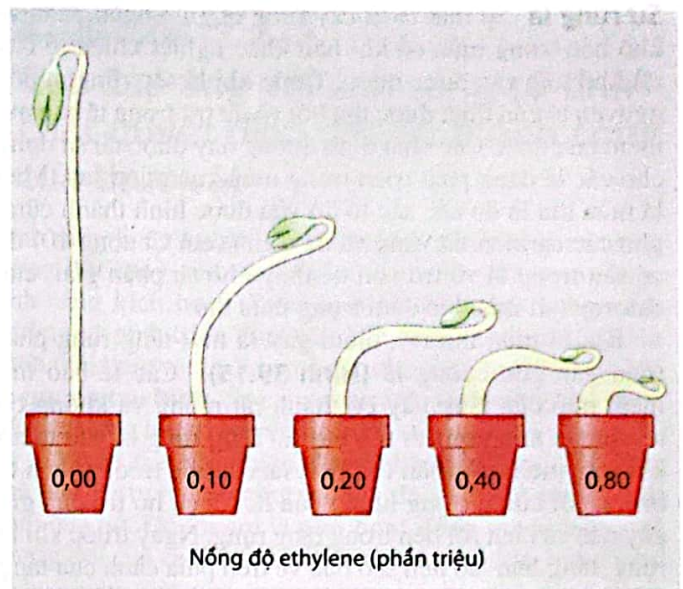
Đáp ứng ba bước với stress cơ học Hãy hình dung một cây đậu non đầy đất chui lên khi gặp một hòn đá cản đường. Khi nó đẩy để chống lại vật chướng ngại, stress ở đầu đỉnh chồi mỏng manh cảm ứng khiến cây non tạo ra ethylene. Hormone kích thích một thủ thuật sinh trưởng gọi là **đáp ứng ba bước** cho phép chồi tránh vật chướng ngại. Ba bước của đáp ứng này là làm chậm sự kéo dài

thân, thân to ra (khiến cây mạnh mẽ hơn) và sự uốn cong làm cho thân bắt đầu sinh trưởng theo hướng nằm ngang. Khi tác động khởi đầu của ethylene giảm dần, thân khôi phục lại sự sinh trưởng thẳng đứng. Nếu nó gặp lại một chướng ngại, thì một đợt phóng thích khác của ethylene lại xảy ra và sự sinh trưởng nằm ngang lại khôi phục. Song nếu sự tiếp xúc hướng lên không có vật rắn thì sự tổng hợp ethylene giảm xuống, và lúc này không còn vật chướng ngại, thân khôi phục lại sự sinh trưởng hướng lên bình thường. Chính ethylene gây cho thân sinh trưởng nằm ngang hơn là bản thân chướng ngại vật lý. Khi dùng ethylene cho cây non bình thường sinh trưởng không bị các chướng ngại vật lý thì chúng vẫn trải qua đáp ứng ba bước (Hình 39.13).

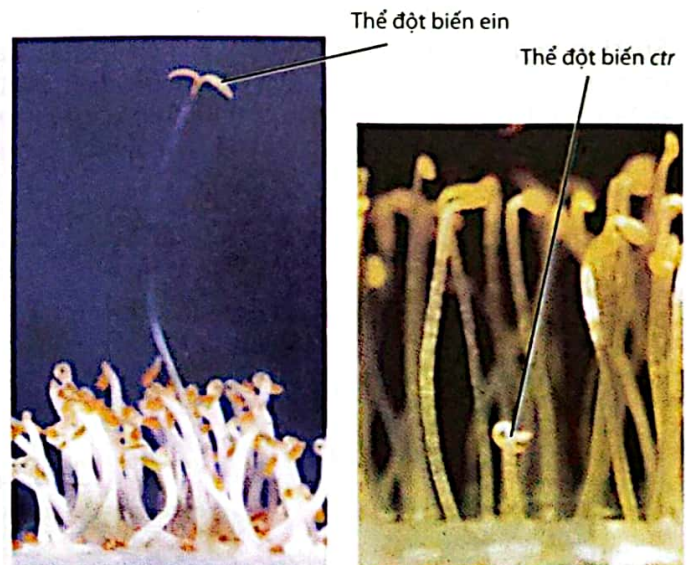
Các nghiên cứu thể đột biến của *Arabidopsis* có đáp ứng ba bước khác thường là ví dụ cho thấy các nhà sinh học xác định con đường truyền tín hiệu ra sao. Các nhà khoa học đã phân lập được các thể đột biến không cảm ứng ethylene (*ein*) nên chúng không trải qua đáp ứng ba bước sau khi tiếp xúc với ethylene (Hình 39.14a). Một số thể đột biến *ein* không mẫn cảm với ethylene do chúng thiếu thụ thể ethylene có chức năng. Thể đột biến loại khác trải qua đáp ứng ba bước thậm chí ở ngoài đất, trong không khí, nơi không có vật chướng ngại. Một số thể đột biến loại này có sai hỏng trong bộ phận điều hoà khiến chúng tạo ethylene cao gấp 20 lần bình thường. Kiểu hình của các thể đột biến (*eto*) sản xuất thừa ethylene, có thể phục hồi như loại hoang dại nhờ xử lý cây non với chất ức chế tổng hợp ethylene. Các thể đột biến khác gọi là thể đột biến thường trực đáp ứng ba bước (*ctr*) có đáp ứng ba bước trong không khí nhưng không đáp ứng với chất ức chế tổng hợp ethylene (Hình 39.14b). (Gene thường trực là gene liên tục được biểu hiện trong mọi tế bào của một sinh vật). Ở thể đột biến *ctr*, sự dẫn truyền tín hiệu ethylene luôn hoạt động, thậm chí ngay cả khi không có ethylene.

Gene bị tác động trong thể đột biến *ctr* mã hoá cho một protein kinase. Thực tế là đột biến này hoạt hoá đáp ứng với ethylene nói lên rằng sản phẩm bình thường của kinase của allele kiểu dại là chất điều hoà âm tính trong quá trình dẫn truyền tín hiệu ethylene. Có một giả thuyết cho thấy con đường này hoạt động như thế nào ở cây kiểu dại: Nhờ sự liên kết của hormone ethylene với thụ thể ethylene dẫn đến mất hoạt tính của kinase và sự bất hoạt của chất điều hoà âm tính này cho phép tổng hợp các protein cần cho đáp ứng ba bước.

Sự hoá già Chúng ta hãy xem xét sự rụng lá trong mùa thu hoặc sự chết của cây hằng năm sau khi ra hoa. Hoặc nghĩ về bước cuối cùng trong sự phân hoá của một yếu tố mạch khi phần chất sống của nó bị huỷ hoại để lại sau một ống rỗng. Các sự kiện đó đều là sự hoá già - sự chết được chương trình hoá của tế bào hoặc cơ quan hoặc toàn bộ cây. Tế bào, cơ quan và cây, được chương trình hoá về mặt di truyền để chết theo một thời gian biểu nào đó, không đơn giản là đóng cửa bộ máy tế bào và chờ chết. Thay vì thế, ở mức độ phân tử, khởi sự của sự chết tế bào theo chương trình được gọi chết theo chương trình, **apoptosis** là một thời kỳ rất bận rộn trong đời sống của tế



▲ Hình 39.13 Đáp ứng ba bước do ethylene gây nên. Trong đáp ứng với ethylene – hormone khí của cây, cây đậu non đang nảy mầm trong tối trải qua đáp ứng ba bước – làm chậm sự kéo dài thân, hoá dày thân và sinh trưởng thân nằm ngang. Đáp ứng mạnh hơn khi nồng độ ethylene tăng lên.



(a) Thể đột biến *ein*. Thể đột biến không mẫn cảm ethylene (*ein*) không trải qua đáp ứng ba bước khi có ethylene.
(b) Thể đột biến *ctr*. Thể đột biến cấu trúc đáp ứng ba bước (*ctr*) trải qua đáp ứng ba bước thậm chí khi không có ethylene.

▲ Hình 39.14 Thể đột biến *Arabidopsis* có đáp ứng ba bước do ethylene.

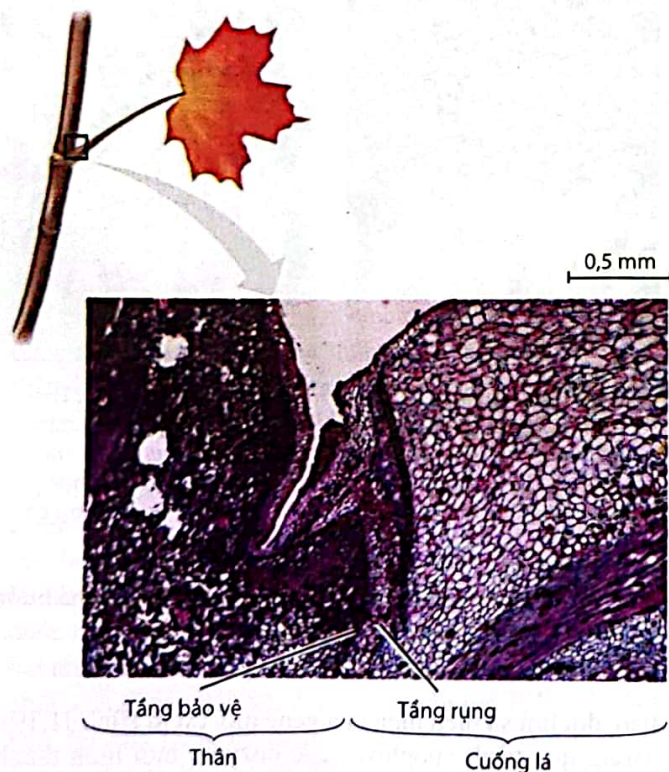
bào, đòi hỏi sự biểu hiện của gene mới (xem Hình 11.19). Trong quá trình apoptosis, các enzyme mới hình thành phân giải nhiều thành phần hoá học bao gồm chlorophyll, DNA, RNA, protein và các lipid của màng. Thực vật tận dụng nhiều sản phẩm đã bị phân giải. Sự xuất hiện đợt ngót của ethylene hầu như luôn luôn đi kèm với sự phá huỷ theo chương trình của tế bào, cơ quan hoặc toàn cơ thể thực vật.

Sự rụng lá Sự mất lá từ cây rụng lá giúp ngăn chặn sự khô héo trong mùa có khí hậu khắc nghiệt khiến rễ cây rất khó tiếp cận được nước. Trước khi lá sắp rụng, nhiều nguyên tố cần thiết được thu hồi và dự trữ trong tế bào mô mềm của thân. Các chất dinh dưỡng này được tái sử dụng cho các lá đang phát triển trong mùa xuân tiếp sau. Màu lá mùa thu là do các sắc tố đỏ vừa được hình thành cũng như các carotenoid vàng và da cam (xem Chương 10) đã có sẵn trong lá và trở nên dễ thấy nhờ sự phân giải của chlorophyll màu lục đậm trong mùa thu.

Khi lá mùa thu rơi, điểm gãy là một tầng rụng phát triển gần gốc cuống lá (Hình 39.15). Các tế bào mô mềm nhỏ của tầng này có thành rất mỏng và không có tế bào sợi xung quanh mô mạch. Tầng rụng bị yếu thêm khi enzyme thủy phân các polysaccharide trong thành tế bào. Cuối cùng, trọng lượng của lá với sự hỗ trợ của gió gây nên sự tách rời bên trong tầng rụng. Ngay trước khi lá rụng, tầng bản tạo nên sẹo bảo vệ trên phía cành của tầng rụng, ngăn chặn tác nhân gây bệnh xâm nhập vào cây.

Sự biến đổi về tỷ lệ của ethylene với auxin điều tiết sự rụng lá. Lá già tạo ngày càng ít auxin làm cho tế bào của tầng rụng mất cảm hơn với ethylene. Khi ảnh hưởng của ethylene lên tầng rụng chiếm ưu thế, tế bào tạo enzyme tiêu hoá cellulose và các thành phần khác của thành tế bào.

Sự chín quả Quả nạc non thường chua, chát, cứng và có màu xanh – nét đặc trưng giúp bảo vệ hạt đang phát triển khỏi động vật ăn thực vật. Sau khi chín, quả hấp dẫn, lôi cuốn động vật ăn quả chín để phát tán hạt (xem



▲ **Hình 39.15 Sự rụng của lá cây thích.** Sự rụng lá được điều tiết nhờ sự biến đổi trong tỷ số của ethylene với auxin. Tầng rụng thấy được trong tiêu bản cắt dọc này dưới dạng băng trắng đứng ở gốc của cuống lá. Sau khi lá rụng, tầng bản bảo vệ biến thành sẹo lá giúp ngăn chặn các tác nhân gây bệnh khỏi xâm hại cây (LM).

Hình 30.8 và 30.9). Trong nhiều trường hợp, sự bột phát tạo ethylene trong quả chám ngòi cho quá trình chín. Sự phân giải bằng enzyme các thành phần thành tế bào làm quả mềm đi và sự biến đổi của tinh bột và acid thành đường làm cho quả ngọt. Sự tạo mùi vị mới và màu sắc cũng giúp quảng cáo quả chín cho động vật ăn quả làm phát tán hạt.

Một đáp ứng dây chuyền xảy ra trong quá trình chín quả. Ethylene chám ngòi cho sự chín và sự chín chám ngòi cho sự tạo ethylene nhiều hơn – Một ví dụ hiếm thấy về mối liên hệ ngược dương trong sinh lý học (xem Hình 1.13). Kết quả là một lượng lớn ethylene đột ngột được sản sinh. Do ethylene là chất khí, tín hiệu làm chín quả truyền từ quả này đến quả khác. Nếu hái hoặc mua quả còn xanh, bạn có thể làm quả chín nhanh nhờ giữ quả trong một túi giấy cho phép tích tụ ethylene. Trên quy mô thương mại, nhiều loại quả được làm chín trong các container bảo quản lớn trong đó mức ethylene được tăng cường. Trong các trường hợp khác, các nhà sản xuất quả dùng các biện pháp để làm chậm sự chín nhờ dùng ethylene tự nhiên. Ví dụ, táo được bảo quản trong các thùng được xịt carbon dioxide. Làm lưu thông không khí khiến ethylene không được tích lại và CO_2 ức chế sự tổng hợp ethylene mới. Được bảo quản theo cách này, táo được hái trong mùa thu có thể vẫn được chở bằng tàu thủy đến cửa hàng khô bảo quản cho mùa hè năm sau.

Biết được tầm quan trọng của ethylene trong sinh lý sau thu hoạch quả, nên kỹ thuật di truyền làm biến đổi các con đường truyền tín hiệu ethylene có những ứng dụng thương mại tiềm tàng. Ví dụ bằng kỹ thuật di truyền có thể phong toả sự phiên mã một trong các gene cần cho tổng hợp ethylene, các nhà sinh học phân tử đã tạo ra quả cà chua chín theo nhu cầu. Các quả này được hái khi còn xanh và sẽ không chín trừ khi khí ethylene được bổ sung. Khi các phương pháp này được cải tiến, chúng sẽ làm giảm sự thối quả và rau xanh, một vấn đề làm hư hỏng gần một nửa nông sản vật được thu hoạch ở Hoa Kỳ.

Sinh học hệ thống và các tương tác hormone

Như chúng ta đã thảo luận, các đáp ứng của thực vật thường liên quan tới sự tương tác của nhiều hormone và các con đường dẫn truyền tín hiệu của chúng. Nghiên cứu về các tương tác của hormone có thể là một vấn đề phức tạp. Ví dụ, sự úng ngập của lúa nước sâu dẫn đến tăng 50 lần mức ethylene bên trong và kéo dài thân nhanh chóng. Nhưng vai trò của ethylene trong đáp ứng này là một phần nhỏ của sự kiện. Sự úng ngập cũng dẫn đến sự tăng về độ mất cảm với gibberellin được điều hoà do giảm lượng ABA. Do đó, sự kéo dài thân là do sự tương tác của ba hormone này và các con đường truyền tín hiệu của chúng.

Bạn tự hình dung như một nhà sinh học phân tử hoạch định nhiệm vụ áp dụng kỹ thuật di truyền cho cây lúa nước sâu sao cho nó sinh trưởng thậm chí nhanh hơn khi bị ngập sâu. Liệu có phải mục tiêu phân tử tốt nhất là làm biến đổi di truyền enzyme có chức năng vô hiệu hoá ABA? Hay tạo một enzyme giúp sản sinh nhiều gibberellin hơn? Hay biến đổi di truyền một thụ thể của ethylene? Thật là khó mà dự đoán được. Và đây không phải là một vấn đề gì bất thường. Thực ra mỗi đáp ứng của cây được thảo luận trong chương này là khá phức tạp.

Do hậu quả lan toả và không tránh khỏi do có các tương tác phức tạp, nhiều nhà sinh học thực vật đang khuyến khích một cách tiếp cận mới dựa trên cơ sở hệ thống cho sinh học thực vật.

Chương 1 đã mô tả chung về sinh học hệ thống nhằm cố gắng phát hiện và tìm hiểu các tính chất sinh học nảy sinh từ các tương tác của nhiều yếu tố hệ thống (ví dụ, mRNA, protein, hormone, và các chất chuyển hoá). Dùng các kỹ thuật phân tích hệ gene, hiện giờ các nhà sinh học có thể xác định tất cả các gene trong một cây. Đầu năm 2008, hệ gene của một số loài thực vật đã được xác định trình tự như loài *Arabidopsis*, lúa nước (*Oryza sativa*) loài cây dương (*Populus trichocarpa*), cây nho (*Vitis vinifera*) và ngô (*Zea mays*). Hơn nữa, việc sử dụng các kỹ thuật vi dây (microarray) và kỹ thuật phân tích hệ protein (xem Chương 20 và 21), các nhà khoa học có thể xác định gene nào được hoạt hoá hoặc bất hoạt trong quá trình phát triển hoặc trong đáp ứng với biến đổi môi trường. Song, việc nhận biết hoàn toàn tất cả các gene và protein (các yếu tố của hệ thống) trong một cơ thể thì có thể sánh với việc ghi danh mục tất cả các bộ phận của một chiếc máy bay. Mặc dù một danh mục như vậy cung cấp bảng liệt kê các thành phần, nhưng nó không đủ để hiểu độ phức tạp làm cơ sở để cấu thành hệ hoàn chỉnh. Điều mà các nhà sinh học thực vật thực sự muốn biết là tất cả các yếu tố của hệ thống này tương tác với nhau thế nào.

Cách tiếp cận dựa trên hệ thống có thể làm biến đổi mạnh cách thức nghiên cứu thực vật. Một viễn cảnh là các phòng thí nghiệm được lắp đặt các bộ máy quét kiểu người máy hiệu năng cao có khả năng ghi lại các gene nào trong một hệ gene của cây được hoạt hoá trong các tế bào nào và dưới các điều kiện nào. Các giả thuyết mới và các con đường dẫn tới nghiên cứu sẽ bắt nguồn từ sự phân tích các hệ dữ liệu toàn diện này. Cuối cùng, một mục tiêu của sinh học hệ thống là mô hình hoá toàn bộ một cây sống. Được trang bị kiến thức chi tiết như vậy, các nhà sinh học cố gắng điều khiển di truyền sự kéo dài thân nhanh hơn trong cây lúa để có thể tiếp tục vươn cao một cách có hiệu quả hơn. Khả năng để mô hình hoá một thực vật sống có thể tạo khả năng để dự đoán kết quả một thao tác di truyền trước khi nó được tiến hành trong phòng thí nghiệm.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 39.2

1. Nêu lý do sinh lý cho câu ngạn ngữ cũ: “Một quả táo hồng làm hồng cả chùm”.
2. Nêu lý do tại sao hoa cát rừi như hoa cẩm chướng thường được xử lý với cytokinin trước khi cho xuống tàu để chuyển đi.
3. Fusicoccin là một độc tố của nấm kích thích các bơm H^+ của màng sinh chất tế bào thực vật. Nó có thể ảnh hưởng thế nào lên sự sinh trưởng của các đoạn thân cát rừi?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu một cây có đột biến kép *ctr* và *ein*, kiểu hình đáp ứng ba bước của nó sẽ như thế nào? Giải thích.

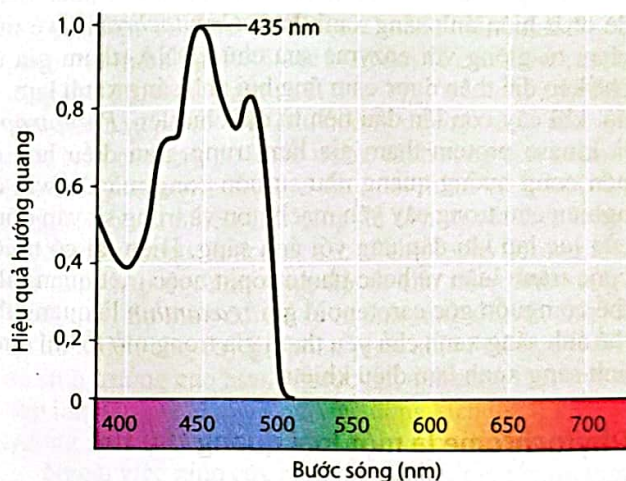
Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 39.3

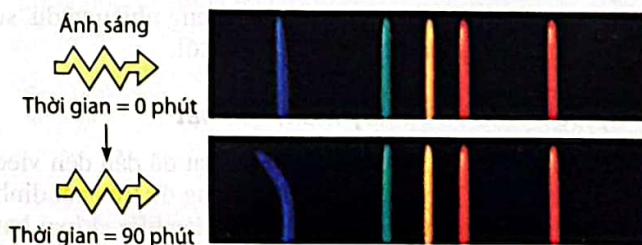
Các đáp ứng với ánh sáng có tính chất quyết định cho sự thành công của thực vật

Ánh sáng là một nhân tố môi trường đặc biệt quan trọng trong đời sống của cây. Ngoài việc cần cho quang hợp, ánh sáng kích hoạt nhiều sự kiện then chốt trong sinh trưởng và phát triển thực vật. Tác động của ánh sáng lên hình thái thực vật là điều mà các nhà sinh học thực vật gọi là **quang tạo hình**. Sự cảm nhận ánh sáng cũng cho phép cây đo được bước chuyển tiếp của các ngày và mùa.

Cây có thể phát hiện được không những ánh sáng mà còn biết chiều hướng, cường độ và bước sóng (màu sắc) của nó. Đồ thị gọi là **phổ hoạt động** mô tả hiệu quả tương đối của các bước sóng bức xạ khác nhau trong việc điều khiển một quá trình riêng. Ví dụ, phổ hoạt động cho quang hợp có hai đỉnh, một đỉnh trong ánh sáng đỏ và một trong ánh sáng xanh lam (xem Hình 10.9b). Đó là do chlorophyll hấp thụ ánh sáng chủ yếu trong phần đỏ và xanh lam (blue) của phổ nhìn thấy. Phổ hoạt động rất hữu ích trong việc nghiên cứu bất kỳ quá trình phụ thuộc ánh sáng nào như tính hướng quang (**Hình 39.16**).



(a) Phổ hoạt động chỉ minh họa các bước sóng ánh sáng dưới 500nm (ánh sáng xanh và tím) gây nên sự uốn cong.



(b) Các bức ảnh này chụp các bao chồi mầm thu được trước và sau 90 phút phơi với nguồn ánh sáng gồm các màu như trong hình.

▲ **Hình 39.16** Phổ hoạt động cho tính hướng quang được ánh sáng xanh kích thích trong bao chồi mầm của ngô. Sự uốn cong hướng quang hướng đến ánh sáng được điều tiết nhờ phototropin, một quang thụ thể mẫn cảm với ánh sáng xanh lam và tím, đặc biệt ánh sáng xanh lam.

Nhờ so sánh phổ hoạt động của các đáp ứng khác nhau của cây, các nhà nghiên cứu xác định được các đáp ứng nào xảy ra do cùng loại quang thụ thể (sắc tố). Họ cũng so sánh phổ hoạt động với phổ hấp thụ của sắc tố, mối tương ứng chặt chẽ giữa hai phổ này cho một loại sắc tố nào đó cho thấy chính sắc tố là trung gian quang thụ thể dẫn đến đáp ứng. Phổ hoạt động cho thấy ánh sáng đỏ và xanh lam (blue) là màu quan trọng nhất trong việc điều chỉnh quang phát sinh hình thái của cây. Những quan sát này đã dẫn các nhà nghiên cứu đến hai nhóm chính của thụ thể ánh sáng: các **quang thụ thể ánh sáng xanh lam** và các **phytochrom**, quang thụ thể hấp thụ chủ yếu ánh sáng đỏ.

Quang thụ thể ánh sáng xanh lam

Ánh sáng xanh lam khơi mào nhiều đáp ứng trong thực vật bao gồm tính hướng quang, sự mở lỗ khí do ánh sáng (xem Hình 36.16) và làm chậm sự kéo dài trụ dưới chồi mầm cảm ứng ánh sáng xảy ra khi mầm cây làm vỡ đất chui lên. Nhận biết về hoá sinh của quang thụ thể ánh sáng xanh là rất phức tạp, đến nỗi trong những năm 1970 các nhà sinh lý thực vật bắt đầu gọi thụ thể khó nhớ này là "cryptochrome" (từ gốc Hy Lạp kryptos: trốn, ẩn nấp và chrom:sắc tố). Trong những năm 1990, các nhà sinh học phân tử phân tích các thể đột biến của *Arabidopsis* đã nhận thấy thực vật sử dụng ít ra ba loại sắc tố khác nhau để phát hiện ánh sáng xanh lam. *Cryptochrome*, về mặt phân tử giống với enzyme sửa chữa DNA, tham gia ức chế kéo dài thân được cảm ứng bởi ánh sáng xanh lam, ví dụ, khi cây con lần đầu tiên từ đất chui lên. *Phototropin* là kinase protein tham gia làm trung gian điều hoà sự uốn cong hướng quang như sự uốn cong mà Darwin đã nghiên cứu trong cây yến mạch non và trong sự vận động của lục lạp khi đáp ứng với ánh sáng. Hiện tại có nhiều cuộc tranh luận về hoặc phototropin hoặc một quang thụ thể có nguồn gốc carotenoid gọi *zeaxanthin* là quang thụ thể ánh sáng xanh chủ yếu tham gia trong mở lỗ khí được ánh sáng xanh lam điều khiển.

Phytochrome là một loại quang thụ thể

Khi giới thiệu sự dẫn truyền tín hiệu trong cây ở phần trước của chương, chúng ta đã thảo luận vai trò của sắc tố thực vật gọi là phytochrome trong quá trình khử ủa vàng. Phytochrome điều khiển nhiều đáp ứng của thực vật với ánh sáng. Chúng ta hãy xem xét hai trong nhiều ví dụ, sự nảy mầm của hạt và sự tránh xa bóng tối.

Phytochrome và sự nảy mầm của hạt

Các nghiên cứu về sự nảy mầm của hạt đã dẫn đến việc phát hiện ra các phytochrome. Do lượng dự trữ chất dinh dưỡng bị hạn chế nên nhiều loại hạt, đặc biệt là loại hạt nhỏ, chỉ nảy mầm khi môi trường ánh sáng và các điều kiện khác là gần tối thích. Những hạt đó thường duy trì trạng thái ngủ trong nhiều năm cho đến khi các điều kiện ánh sáng thay đổi. Ví dụ, sự chết của cây che bóng hoặc việc cày đồng ruộng có thể tạo một môi trường ánh sáng thích hợp.

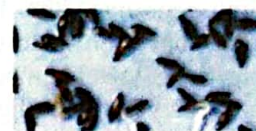
Trong những năm 1930, các nhà khoa học ở Bộ Nông nghiệp Hoa Kỳ đã xác định phổ hoạt động cho sự nảy mầm cảm ứng ánh sáng của hạt rau diếp. Họ phơi hạt đã

▼ Hình 39.7 Tìm hiểu

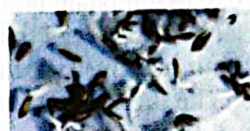
Thứ tự chiếu ánh sáng đỏ và đỏ xa ảnh hưởng như thế nào lên sự nảy mầm của hạt?

THÍ NGHIỆM Các nhà khoa học ở Bộ Nông nghiệp Hoa Kỳ đã chiếu sáng các mẻ hạt rau diếp với ánh sáng đỏ hoặc ánh sáng đỏ xa trong thời gian ngắn để thử nghiệm các tác động của chúng lên sự nảy mầm. Sau khi chiếu sáng, hạt được đưa vào tối và kết quả được so sánh với hạt đối chứng không được chiếu sáng.

KẾT QUẢ Vạch ở dưới mỗi tấm ảnh cho thấy thứ tự chiếu ánh sáng đỏ, ánh đỏ xa và tối. Tốc độ nảy mầm tăng lên đáng kể trong nhóm hạt mà lần cuối được chiếu ánh sáng đỏ (phía trái). Sự nảy mầm bị ức chế trong nhóm hạt mà lần cuối được chiếu với ánh sáng đỏ xa (phía phải)



Tối (đối chứng)



Đỏ

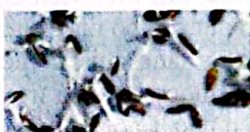
Tối



Đỏ

Đỏ xa

Tối



Đỏ

Đỏ xa

Đỏ

Tối



Đỏ

Đỏ xa

Đỏ

Đỏ xa

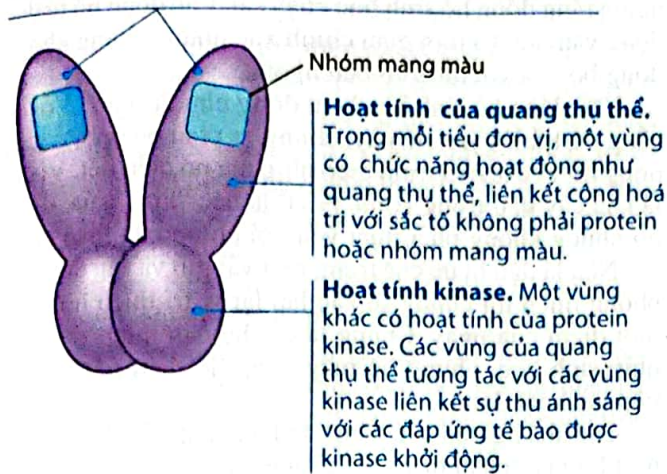
KẾT LUẬN Ánh sáng đỏ kích thích sự nảy mầm còn ánh sáng đỏ xa ức chế sự nảy mầm. Ánh sáng của lần chiếu cuối cùng là nhân tố quyết định. Ảnh hưởng của ánh sáng đỏ và đỏ xa là thuận nghịch.

NGUỒN H.Borthwick et.al, A reversible photoreaction controlling seed germination, *Proceeding of the national Academy of science*, USA 38:662-666(1952).

ĐIỀU GÌ NẾU? Phytochrome phản ứng với ánh sáng đỏ nhanh hơn so với ánh sáng đỏ xa. Nếu cho hạt vào ánh sáng trắng thay vì cho vào tối sau các xử lý ánh sáng đỏ và ánh sáng đỏ xa, kết quả thử nghiệm có khác nhau không?

trương nước trong một vài phút với ánh sáng đơn sắc có bước sóng khác nhau và về sau giữ hạt trong tối. Sau hai ngày, các nhà nghiên cứu đếm số hạt đã nảy mầm ở mỗi chế độ ánh sáng. Họ đã nhận thấy ánh sáng đỏ có bước sóng 660nm làm tăng tỷ lệ nảy mầm của hạt rau diếp đến tối đa, trong khi đó ánh sáng đỏ xa nghĩa là ánh sáng có bước sóng gần giới hạn nhìn thấy của người (730nm), *ức chế* sự nảy mầm so với đối chứng trong tối (**Hình 39.17**). Điều gì xảy ra khi cho hạt rau diếp vào một chớp ánh sáng đỏ tiếp theo bằng một chớp ánh sáng đỏ xa, hoặc

Hai tiểu đơn vị giống nhau. Mỗi tiểu đơn vị có hai vùng

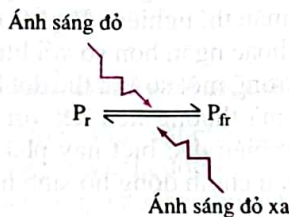


▲ Hình 39.18 Cấu trúc của phytochrome.

ngược lại vào ánh sáng đỏ xa tiếp theo bằng ánh sáng đỏ? Chớp ánh sáng *sau cùng* quyết định đáp ứng của hạt. Nói cách khác, tác động của ánh sáng đỏ và ánh sáng đỏ xa là thuận nghịch.

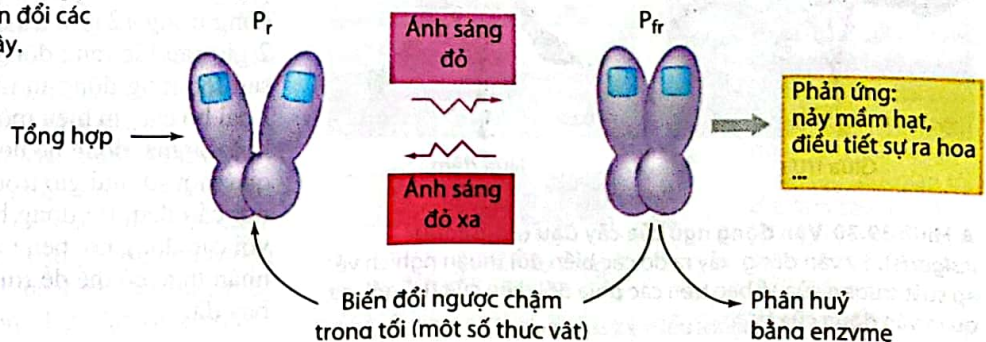
Quang thụ thể chịu trách nhiệm gây ra các tác động trái ngược của ánh sáng đỏ và ánh sáng đỏ xa là phytochrome. Mỗi phytochrome có hai tiểu đơn vị giống nhau, mỗi tiểu đơn vị gồm thành phần polypeptide liên kết cộng hoá trị với nhóm phi peptid mang màu (*chromophore*) - phần hấp thụ ánh sáng của tiểu đơn vị (Hình 39.18). Cho đến nay, các nhà nghiên cứu đã xác định 5 phytochrome trong *Arabidopsis* và mỗi phytochrome có thành phần polypeptide khác nhau chút ít.

Nhóm mang màu của phytochrome là quang thuận nghịch giữa hai dạng đồng phân, phụ thuộc vào màu của ánh sáng được cung cấp (xem Hình 4.7 tổng quan về các chất đồng phân). Ở dạng đồng phân P_r , phytochrome hấp thụ cực đại ánh sáng đỏ (r), trong khi đó ở dạng đồng phân P_{fr} , nó hấp thụ ánh sáng đỏ xa (fr):



► Hình 39.19 Phytochrome: Bộ chuyển mạch phân tử.

Sự hấp thụ ánh sáng đỏ làm cho P_r biến đổi thành P_{fr} . Ánh sáng đỏ xa làm đảo ngược sự biến đổi này. Trong phần lớn trường hợp, chính dạng P_{fr} của sắc tố chuyển đổi các đáp ứng sinh lý và phát triển trong cây.



Sự biến đổi qua lại của $P_r \rightleftharpoons P_{fr}$ là bộ chuyển mạch có tác dụng điều tiết các sự kiện cảm ứng ánh sáng khác nhau trong đời sống của cây (Hình 39.19). P_{fr} là dạng phytochrome khởi động nhiều đáp ứng phát triển của cây với ánh sáng. Ví dụ, P_r trong hạt rau diếp được chiếu với ánh sáng đỏ thì biến đổi thành P_{fr} , kích thích các đáp ứng tế bào dẫn đến sự nảy mầm. Khi hạt đã chiếu ánh sáng đỏ, về sau chiếu ánh sáng đỏ xa, P_{fr} biến thành P_r , ức chế đáp ứng nảy mầm.

Sự chuyển đổi phytochrome giải thích ra sao sự nảy mầm cảm ứng bởi ánh sáng trong tự nhiên? Thực vật tổng hợp phytochrome dưới dạng P_r , và nếu hạt được giữ trong tối, sắc tố hầu như hoàn toàn duy trì ở dạng P_r (xem Hình 39.19). Ánh sáng mặt trời chứa cả ánh sáng đỏ và ánh sáng đỏ xa nhưng sự biến đổi thành P_{fr} là nhanh hơn so với biến đổi thành P_r . Do đó, tỷ lệ của P_{fr} với P_r tăng lên trong ánh sáng mặt trời. Khi hạt được chiếu ánh sáng mặt trời thích hợp, sự hình thành và tích lũy của P_{fr} sẽ khởi động sự nảy mầm hạt.

Phytochrome và sự tránh bị che bóng

Hệ thống phytochrome cũng cung cấp cho cây thông tin về *chất lượng* của ánh sáng. Do ánh sáng mặt trời bao gồm cả bức xạ đỏ và bức xạ đỏ xa, nên trong ngày thì sự biến đổi tương hỗ $P_r \rightleftharpoons P_{fr}$ đạt trạng thái cân bằng động, với tỷ lệ của hai dạng phytochrome cho thấy lượng tương đối của ánh sáng đỏ và đỏ xa. Cơ chế miễn cảm này cho phép cây thích nghi với các biến đổi về các điều kiện ánh sáng. Ví dụ, ta hãy xem xét đáp ứng “tránh bị che bóng” của một cây gỗ có nhu cầu cường độ ánh sáng tương đối cao. Nếu các cây gỗ khác trong cánh rừng che bóng cây này thì tỷ số phytochrome thay đổi thiên về P_r bởi vì tán rừng lọc bỏ đi nhiều ánh sáng đỏ hơn so với ánh sáng đỏ xa. Sở dĩ như vậy là do các sắc tố chlorophyll trong lá của tán rừng hấp thụ ánh sáng đỏ và cho phép ánh sáng đỏ xa đi qua. Sự thay đổi về tỷ lệ ánh sáng đỏ với ánh sáng đỏ xa khiến cho cây gỗ phân phối nhiều tài nguyên hơn để sinh trưởng cao hơn. Ngược lại, ánh sáng mặt trời trực tiếp làm tăng tỷ lệ của P_{fr} có tác dụng kích thích kiểu sinh trưởng phân nhánh và ức chế sinh trưởng thẳng đứng.

Ngoài việc giúp cây phát hiện ánh sáng, phytochrome còn giúp cây nhận biết được sự chuyển ngày và mùa. Để tìm hiểu vai trò của phytochrome trong các quá trình định thời này, đầu tiên chúng ta phải xem xét bản chất đồng hồ nội sinh của cây.

Đồng hồ sinh học và nhịp ngày đêm

Nhiều quá trình của cây như thoát hơi nước và tổng hợp enzyme biến động trong ngày. Một số các biến đổi theo chu kỳ này là các đáp ứng với những thay đổi về mức ánh sáng, nhiệt độ và ẩm độ tương đối diễn biến theo chu kỳ 24h của ngày và đêm. Người ta có thể điều tiết các nhân tố bên ngoài này là nhờ việc gieo trồng cây trong phòng sinh trưởng dưới các điều kiện được khống chế nghiêm ngặt như ánh sáng, nhiệt độ và độ ẩm. Nhưng thậm chí dưới các điều kiện ổn định nhân tạo, thì nhiều quá trình sinh lý trong thực vật như sự mở và đóng lỗ khí và sự hình thành các enzyme quang hợp vẫn tiếp tục dao động với tần số khoảng 24h. Ví dụ, nhiều cây họ Đậu hạ thấp lá trong buổi tối và nâng lá lên trong buổi sáng (**Hình 39.20**).

Cây đậu tiếp tục “vận động ngủ” này thậm chí nếu giữ liên tục ngoài sáng hoặc trong tối, lá không đáp ứng một cách đơn giản với mặt trời mọc và mặt trời lặn. Các chu kỳ với tần số khoảng 24 giờ và không được điều tiết một cách trực tiếp bởi bất kỳ biến đổi môi trường đã biết nào được gọi **nhịp ngày đêm** và nhịp này phổ biến trong mọi mặt đời sống tế bào nhân thực. Nhịp mạch của bạn, huyết áp, nhiệt độ, tốc độ phân chia tế bào, số tế bào hồng cầu, sự tinh táo, thành phần nước tiểu, tốc độ chuyển hoá, ham muốn tình dục và đáp ứng với thuốc chữa bệnh đều dao động theo phương thức ngày đêm.

Nghiên cứu hiện nay cho thấy “cơ cấu” phân tử của đồng hồ ngày đêm là một đáp ứng nội sinh hơn là đáp ứng hàng ngày với một số yếu tố không dễ phát hiện nhưng đầy rẫy trong chu kỳ môi trường như địa từ hoặc bức xạ vũ trụ. Các sinh vật kể cả thực vật và con người tiếp tục các nhịp sinh học của mình, thậm chí khi được đặt trong các đường hầm mỏ sâu dưới lòng đất hoặc khi quay theo quỹ đạo trong vệ tinh nhân tạo, các điều kiện làm biến đổi tính chu kỳ địa vật lý tinh vi này. Song các tín hiệu hàng ngày từ môi trường có thể chỉnh giờ cho đồng hồ ngày đêm theo một kỳ hạn chính xác 24 giờ.

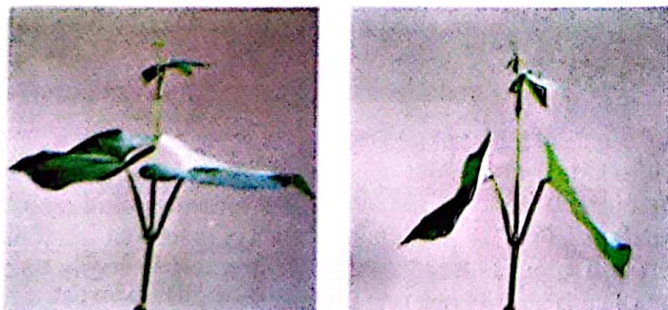
Nếu giữ sinh vật trong môi trường ổn định, nhịp ngày đêm lệch khỏi thời lượng 24 giờ (thời lượng này là thời gian của một chu kỳ). Thời lượng dao động-tự do này như chúng ta vẫn gọi, dao động từ khoảng 21 đến 27 giờ, phụ thuộc vào đáp ứng riêng theo nhịp. Ví dụ vận động ngủ của cây đậu có chu kỳ với thời lượng khoảng 26 giờ khi giữ cây trong điều kiện tối hoàn toàn. Sự lệch khỏi thời

lượng chính xác 24 giờ của chu kỳ ngày đêm không có ý nghĩa rằng đồng hồ sinh học chạy sai. Các đồng hồ tự dao động vẫn duy trì thời gian chính xác nhưng chúng không đồng bộ hoá với thế giới bên ngoài.

Vậy đồng hồ sinh học hoạt động như thế nào? Với cố gắng để trả lời vấn đề này, chúng ta phải phân biệt giữa đồng hồ và các quá trình theo nhịp mà nó điều tiết. Ví dụ, lá của cây đậu trong **Hình 39.20** là các “kim” của đồng hồ nhưng không phải thiết yếu với chính bản thân đồng hồ. Nếu lá đậu bị ức chế trong một vài giờ và sau đó được phóng thích thì chúng sẽ xác lập lại vị trí thích hợp cho thời điểm của ngày. Chúng ta có thể can thiệp vào một nhịp sinh học, nhưng bộ máy đồng hồ điều tiết nó vẫn tiếp tục hoạt động.

Các nhà nghiên cứu đang lần theo dấu vết đồng hồ với một bộ máy phân tử có thể chung cho mọi sinh vật nhân thực. Giả thuyết dẫn đầu cho rằng sự định giờ sinh học có thể phụ thuộc vào sự tổng hợp của một protein mà protein này lại điều chỉnh sự sản xuất của chính nó thông qua sự điều hoà ngược. Protein này có thể là một yếu tố phiên mã ức chế sự phiên mã của gene có chức năng mã hoá cho chính yếu tố phiên mã. Nồng độ của yếu tố phiên mã này có thể tăng lên trong nửa đầu của chu kỳ ngày đêm và về sau giảm xuống trong nửa sau như là kết quả của sự ức chế việc sản xuất của chính yếu tố phiên mã.

Gần đây, các nhà nghiên cứu đã dùng kỹ thuật mới để xác định các thể đột biến đồng hồ của *Arabidopsis*. Một nhịp ngày đêm nổi bật trong cây là sự sản xuất hàng ngày các protein nhất định có liên quan với quang hợp. Các nhà sinh học phân tử đã truy tìm được nguyên nhân của nhịp sinh học này là promoter có vai trò khởi động sự phiên mã các gene quy định protein quang hợp. Để xác định các thể đột biến đồng hồ, các nhà khoa học đã gắn gene quy định enzyme có chức năng trong việc phát quang sinh học của đom đóm gọi là luciferase, với promoter nói trên. Khi đồng hồ sinh học mở promoter trong hệ gene *Arabidopsis*, thì promoter cũng khởi động việc sản xuất luciferase. Cây bắt đầu phát sáng theo chu kỳ ngày đêm. Về sau người ta đã tách riêng các thể đột biến đồng hồ nhờ chọn các vật mẫu thí nghiệm đã phát sáng trong một thời gian dài hơn hoặc ngắn hơn so với bình thường. Các gene đã biến đổi trong một số các thể đột biến này có tác động lên protein mà thường liên kết với các quang thụ thể. Có lẽ các đột biến đặc biệt này phá vỡ cơ chế phụ thuộc ánh sáng điều chỉnh đồng hồ sinh học.



Giữa trưa

Nửa đêm

▲ **Hình 39.20** Vận động ngủ của cây đậu (*Phaseolus vulgaris*). Sự vận động xảy ra do các biến đổi thuận nghịch về áp suất trương của tế bào trên các phía đối diện của thể gối, cơ quan vận động của lá.

Tác động của ánh sáng lên đồng hồ sinh học

Như chúng ta đã thảo luận, chu kỳ tự dao động của nhịp ngày đêm của sự vận động lá đậu là 26 giờ. Hãy xem xét việc cho một cây đậu vào trong một phòng tối lúc rạng đông trong 72 giờ. Lá đậu lại không nâng lên cho tới tận 2 giờ sau lúc rạng đông tự nhiên vào ngày thứ hai, 4 giờ sau lúc rạng đông tự nhiên vào ngày thứ ba và tiếp tục. Loại bỏ các tín hiệu môi trường, cây trở nên mất đồng bộ hoá. Sự mất đồng bộ hoá xảy ra với người khi chúng ta đi qua một số múi giờ trong một máy bay, khi chúng ta đến nơi cần đến, thì đồng hồ trên tường nhà không đồng bộ với các đồng hồ bên trong của chúng ta. Tất cả sinh vật nhân thực có thể dễ rơi vào tình trạng mệt lử sau chuyến bay dài.

Nhân tố điều chỉnh đồng hồ sinh học cho đúng 24 giờ mỗi ngày là ánh sáng. Cả phytochrome và các quang thụ thể ánh sáng xanh có thể điều chỉnh các nhịp ngày đêm trong cây nhưng vấn đề là toàn diện hơn nếu chúng ta tìm hiểu phytochrome tiến hành như thế nào. Cơ chế đóng, mở các đáp ứng tế bào chính là việc chuyển đổi $P_r \rightleftharpoons P_{fr}$.

Lại xem xét hệ thống quang thuận nghịch trong Hình 39.19. Trong tối, tỷ lệ phytochrome chuyển dần sang phía dạng P_r , một phần là do sự luân chuyển trong tổng kho phytochrome. Sắc tố được tổng hợp ở dạng P_r và enzyme phá huỷ P_{fr} nhiều hơn là phá huỷ P_r . Trong một số loài thực vật, P_{fr} có mặt lúc mặt trời lặn rồi biến đổi chậm thành P_r . Trong tối, P_r không biến đổi trở lại thành P_{fr} nhưng khi chiếu sáng, mức P_{fr} lại đột ngột tăng lên trong khi P_r bị biến đổi nhanh. Sự tăng về P_{fr} mỗi ngày lúc rạng đông chỉnh lại đồng hồ sinh học: Lá đậu vừng đạt được tư thế đêm tối đa 16 giờ sau rạng đông.

Trong tự nhiên, các tương tác giữa phytochrome và đồng hồ sinh học cho phép cây đo được sự chuyển tiếp giữa đêm và ngày. Song, độ dài tương đối của đêm và ngày thì biến đổi theo tiến trình của năm (trừ ở vùng xích đạo). Thực vật sử dụng sự biến đổi này để điều chỉnh các hoạt động sao cho đồng bộ với sự biến thiên của mùa.

Hiện tượng quang chu kỳ và các đáp ứng với mùa

Hãy tưởng tượng hậu quả thế nào nếu cây ra hoa khi sinh vật thụ phấn không có hoặc nếu cây gõ rụng lá tạo ra lá giữa mùa đông. Các biến cố theo mùa có tầm quan trọng đặc biệt trong chu trình sống của phần lớn thực vật. Sự nảy mầm của hạt, sự nở hoa, và sự khởi đầu hoặc phá vỡ trạng thái nghỉ của chồi đều là các giai đoạn mà thường xảy ra ở các thời kỳ nhất định của năm. Tín hiệu kích thích từ môi trường mà cây sử dụng phổ biến nhất để phát hiện thời gian của năm là quang chu kỳ (photoperiod), độ dài tương đối của đêm và ngày. Đáp ứng sinh lý với quang chu kỳ, như sự nở hoa được gọi là **hiện tượng quang chu kỳ**.

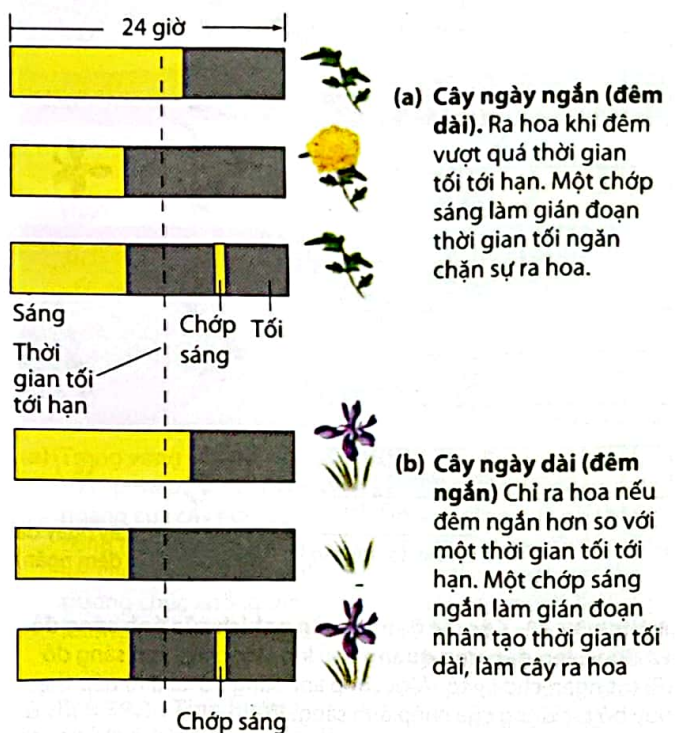
Hiện tượng quang chu kỳ và việc điều tiết sự ra hoa

Manh mối đầu tiên về thực vật phát hiện mùa như thế nào xuất phát từ chủng thuốc lá đột biến mang tên Maryland Mammoth, sinh trưởng cao lên nhưng không có khả năng ra hoa trong mùa hè. Cuối cùng nó nở hoa trong nhà kính trong tháng 12. Sau khi cố gắng làm ra hoa sớm nhờ thay đổi nhiệt độ, ẩm độ và sự dinh dưỡng khoáng, các nhà nghiên cứu đã biết rằng rút ngắn ngày mùa đông có tác dụng kích thích chủng này ra hoa. Nếu giữ cây trong hộp kín ánh sáng sao cho có thể thao tác các bóng đèn “ngày” và “đêm” thì sự ra hoa chỉ xảy ra nếu độ dài ngày là 14 giờ hoặc ngắn hơn. Nó không ra hoa trong mùa hè do ở vĩ độ của Maryland thì ngày mùa hè là quá dài.

Nhà nghiên cứu gọi Maryland Mammoth là một cây **ngày ngắn** bởi vì nó đòi hỏi rõ ràng một chu kỳ sáng ngắn hơn một độ dài tối hạn để ra hoa. Cúc, cây cảnh lá đỏ hoa vàng (poinsettias) và một số chủng đậu tương cũng là cây ngày ngắn và thường nở hoa vào cuối mùa hè, mùa thu hoặc mùa đông. Nhóm thực vật khác chỉ nở

hoa khi chu kỳ sáng dài hơn một số giờ nhất định. Đó là **cây ngày dài**, thường nở hoa vào cuối mùa xuân hoặc đầu mùa hè. Ví dụ rau chân vịt (spinach) ra hoa khi độ dài ngày là 14 giờ hoặc dài hơn. Cây cải củ đỏ, rau diếp, cây lưỡi đồng và nhiều chủng ngũ cốc cũng là cây ngày dài. **Cây ngày trung tính** như cà chua, lúa nước và cây bồ công anh thì không chịu tác động do quang chu kỳ và ra hoa khi chúng đạt được một giai đoạn sinh trưởng nhất định bất kể độ dài ngày như thế nào.

Độ dài đêm tới hạn Trong những năm 1940, các nhà nghiên cứu đã biết rằng sự nở hoa và các đáp ứng khác với quang chu kỳ được điều tiết thực sự nhờ độ dài đêm, không phải độ dài ngày. Nhiều nhà khoa học này đã tiến hành nghiên cứu với cây ké đầu ngựa (*Xanthium Strumarium*), một loài cây ngày ngắn chỉ ra hoa khi độ dài ngày là 16 giờ hoặc ngắn hơn (và đêm ít nhất dài 8 giờ). Họ đã nhận thấy nếu thời gian ngày của quang chu kỳ bị gián đoạn ngắn bằng bóng tối thì không tác động lên sự nở hoa. Song nếu thời gian đêm của quang chu kỳ bị gián đoạn, thậm chí bằng một vài phút chiếu sáng lơ mờ, thì ké đầu ngựa sẽ không ra hoa và điều này cũng minh chứng sự thật cho cây ngày ngắn khác (**Hình 39.21a**). Ké đầu ngựa không đáp ứng với ngày dài, nhưng nó cần ít nhất 8 giờ tối liên tục để ra hoa. Cây ngày ngắn thực sự là cây đêm dài, nhưng thuật ngữ cũ đã ăn sâu vào thổ ngữ của sinh lý học thực vật. Như vậy, cây ngày dài thực sự là cây đêm ngắn. Một cây ngày dài phát triển theo quang chu kỳ của đêm dài thường sẽ không cảm ứng ra hoa, sẽ ra hoa nếu chu kỳ tối liên tục bị gián đoạn do một vài phút chiếu sáng (**Hình 39.21b**). Lưu ý rằng, chúng ta phân biệt cây ngày dài với cây ngày ngắn không phải bằng độ dài đêm tuyệt đối mà bởi hoặc độ dài đêm tới hạn xác định số giờ tối tối đa (đối với cây ngày dài) hoặc



▲ Hình 39.21 Quang chu kỳ điều khiển sự ra hoa.

số giờ tối tối thiểu (đối với cây ngày ngắn) cần để cây ra hoa. Trong cả hai trường hợp, số giờ thực sự trong độ dài đêm tối hạn là đặc hiệu cho mỗi loài thực vật.

Ánh sáng đỏ là màu hiệu quả nhất trong việc làm gián đoạn phần ban đêm của quang chu kỳ. Phổ hoạt động và các thí nghiệm về tính quang thuận nghịch chứng tỏ phytochrome là sắc tố phát hiện ánh sáng đỏ (**Hình 39.22**). Ví dụ, trong thời gian tối, nếu một chớp ánh sáng đỏ (R) được nối tiếp bằng một chớp ánh sáng đỏ xa (FR) thì cây không phát hiện sự gián đoạn của độ dài đêm. Như trong trường hợp nảy mầm hạt có phytochrome điều hoà thì sẽ xảy ra hiện tượng quang thuận nghịch đỏ/đỏ xa.

Thực vật phát hiện độ dài đêm rất chính xác; một số cây ngày ngắn sẽ không ra hoa nếu đêm thậm chí ngắn hơn 1 phút so với độ dài đêm tối hạn. Một số loài thực vật luôn ra hoa cùng ngày mỗi năm. Rõ ràng cây dùng đồng hồ sinh học điều chỉnh nhờ độ dài đêm với sự hỗ trợ của phytochrome để báo mùa của năm. Ngành công nghiệp trồng hoa dùng kiến thức này để sản xuất hoa không theo mùa. Ví dụ, hoa cúc là cây ngày ngắn thường ra hoa trong mùa thu nhưng sự ra hoa của chúng có thể bị trì hoãn cho đến ngày lễ các bà mẹ trong tháng 5 nhờ ngắt mỗi đêm dài với một chớp ánh sáng, do đó biến một đêm dài thành hai đêm ngắn.

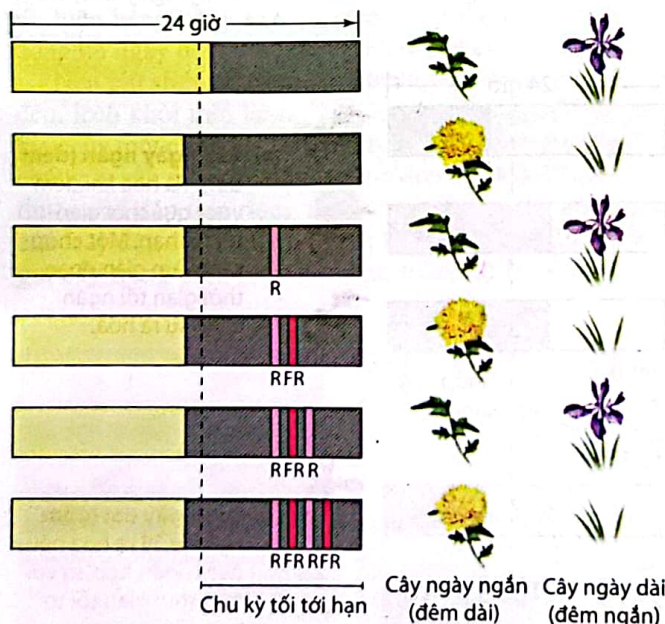
Một số thực vật ra hoa sau khi chiếu một lần duy nhất với quang chu kỳ cần cho sự ra hoa. Loài khác cần một số ngày liên tiếp của quang chu kỳ thích hợp. Vẫn còn thực vật khác chỉ đáp ứng với một quang chu kỳ nếu chúng được phơi sáng trước với một số tác nhân kích thích môi trường khác như một thời kỳ nhiệt độ thấp. Ví dụ, lúa mùa đông sẽ không ra hoa trừ khi nó có được một

vài tuần nhiệt độ dưới 10°C. Việc sử dụng biện pháp xử lý trước với lạnh để cảm ứng ra hoa được gọi là **sự xuân hoá**. Một vài tuần sau khi lúa mùa đông được xuân hoá, một quang chu kỳ với ngày dài (đêm ngắn) sẽ kích thích sự ra hoa.

Có hormone ra hoa?

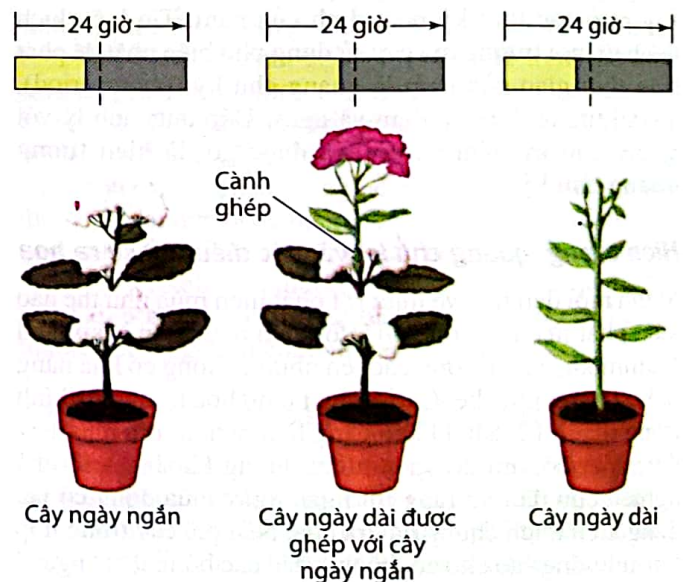
Mặc dù hoa hình thành từ mô phân sinh chồi đỉnh hoặc mô phân sinh chồi nách, chính các lá phát hiện các biến đổi về quang chu kỳ và tạo ra các phân tử truyền tín hiệu báo cho chồi phát triển thành hoa. Trong nhiều cây ngày ngắn và ngày dài, chỉ phơi một lá với quang chu kỳ thích hợp là đủ để cảm ứng ra hoa. Thật vậy, miễn là một lá được để nguyên trên cây, quang chu kỳ sẽ được phát hiện và các chồi nụ hoa sẽ xuất hiện. Nếu tất cả lá bị loại bỏ thì cây không mất cảm với quang chu kỳ.

Các thí nghiệm kinh điển đã phát hiện ra tác nhân kích thích ra hoa có thể di chuyển qua cành ghép từ cây cảm ứng đến cây không cảm ứng và khởi động sự ra hoa ở cây không cảm ứng. Hơn nữa, tín hiệu kích thích ra hoa hình như là tương tự cho cây ngày ngắn và cây ngày dài, mặc dù điều kiện quang chu kỳ khác nhau cần cho lá để chuyển tín hiệu này (**Hình 39.23**). Phân tử tín hiệu giả thuyết cho sự ra hoa được gọi **florigene** vẫn chưa được xác định sau 70 năm, có thể do các nhà khoa học thực vật đã tập trung vào các phân tử nhỏ kiểu hormone. Như đã thảo luận trong Chương 36, các đại phân tử lớn như mRNA và protein có thể di chuyển nhờ con đường hợp bào thông qua cầu sinh chất (xem Hình 36.11) và điều chỉnh sự phát triển thực vật. Liệu florigene có phải là một đại phân tử? Giờ đây khả năng này đang lôi cuốn



▲ Hình 39.22 Các tác động thuận nghịch của ánh sáng đỏ và đỏ xa lên đáp ứng quang chu kỳ. Một chớp ánh sáng đỏ (R) rút ngắn chu kỳ tối. Một chớp ánh sáng đỏ xa (FR) tiếp theo huỷ bỏ tác động của chớp ánh sáng đỏ.

? Một chớp đơn ánh sáng có phổ toàn phần sẽ tác động lên mỗi thực vật như thế nào?



▲ Hình 39.23 Bằng chứng thực nghiệm cho hormone ra hoa. Nếu gieo trồng từng cây dưới điều kiện ngày ngắn, cây ngày ngắn sẽ ra hoa còn cây ngày dài sẽ không ra hoa. Song, cả hai cây sẽ ra hoa nếu được ghép cùng nhau và phơi ra với ngày ngắn. Kết quả này cho thấy một chất cảm ứng ra hoa (florigene) được truyền qua cành ghép và cảm ứng ra hoa trong cả hai cây ngày ngắn và ngày dài.

ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu sự nở hoa bị ức chế trong cả hai phần của cây ghép, bạn sẽ kết luận như thế nào?

các nhà sinh học thực vật. *Arabidopsis* là một cây ngày dài cần một gene *CONSTANS* hoạt động để cây ra hoa trong điều kiện ngày dài. Brian Ayre và Robert Turgeon thuộc Đại học Cornell đã cho rằng cây *Arabidopsis* chỉ nở hoa khi *CONSTANS* được biểu hiện trong lá, một phát hiện phù hợp với quan sát cho rằng florigene chỉ được tạo ra trong lá. Họ đã cung cấp thêm bằng chứng về vai trò của protein *CONSTANS* trong phát tín hiệu ra hoa khi họ ghép cây *Arabidopsis* không chứa protein *CONSTANS* với cây tổng hợp *CONSTANS* trong lá. Thí nghiệm mới này đã cho thấy *CONSTANS* hoặc nhân tố khác mà nó tương tác có thể di chuyển qua điểm nối cành ghép để chuyển tín hiệu ra hoa cho các bộ phận của cây mà trước đây không có protein này. Nhiều bằng chứng gần đây cho rằng *CONSTANS* mở gene gọi locus ra hoa-*FLOWERING LOCUS T (FT)*, trong lá và rằng protein *FT* di chuyển đến mô phân sinh đỉnh chồi và khởi xướng sự ra hoa.

Sự chuyển đổi trạng thái của mô phân sinh và sự ra hoa

Bất luận tổ hợp của các tín hiệu môi trường (như quang chu kỳ và sự xuân hoá) với các phân tử truyền tín hiệu nội sinh (như protein *FT*) là cần cho sự ra hoa, thì kết quả cuối cùng vẫn là sự chuyển đổi mô phân sinh chồi từ trạng thái sinh dưỡng đến trạng thái ra hoa. Sự chuyển đổi này cần các thay đổi về sự biểu hiện của các gene điều chỉnh sự tạo mẫu hình. Các gene nhận dạng mô phân sinh làm cảm ứng chồi tạo hoa thay vì phát triển chồi sinh dưỡng, phải được mở đầu tiên. Sau đó, các gene xác định cơ quan giúp phân định tổ chức không gian của các bộ phận của hoa – đài, tràng, nhị và nhụy – được hoạt hoá trong các vùng thích hợp của mô phân sinh (xem Hình 35.34). Nghiên cứu về sự phát triển hoa đang tiến triển một cách nhanh chóng và mục đích duy nhất là xác định các con đường dẫn truyền tín hiệu liên kết các tín hiệu như các biến đổi quang chu kỳ và biến đổi hormone với biểu hiện gene cần cho sự ra hoa.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 39.3

1. Nếu một enzyme trong lá đậu tương sinh trưởng trên đồng ruộng hoạt động mạnh nhất lúc trưa và yếu nhất lúc nửa đêm, thì hoạt tính của enzyme có chịu sự điều hoà chu kỳ ngày đêm không?
2. Người bảo vệ một đêm bật đèn một cách lơ đãng trong nhà kính, nhưng cây vẫn nở hoa theo đúng thời gian biểu. Hãy nêu hai lý do tại sao cây không bị tác động do sự gián đoạn của bóng tối.
3. Một số mầm cây nho sinh trưởng hướng đến bóng tối cho đến khi đạt được một cấu trúc đứng thẳng. Sự thích nghi này giúp cho nho non “tìm được” một vật che bóng để leo lên. Làm thế nào bạn có thể kiểm chứng được tính hướng quang âm này là được điều hoà nhờ các quang thụ thể ánh sáng xanh hay là nhờ phytochrome?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu một cây ra hoa trong phòng điều hoà với chu kỳ ngày khoảng 10 giờ sáng và 14 giờ tối thì nó có phải là cây ngày ngắn hay không? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 39.4

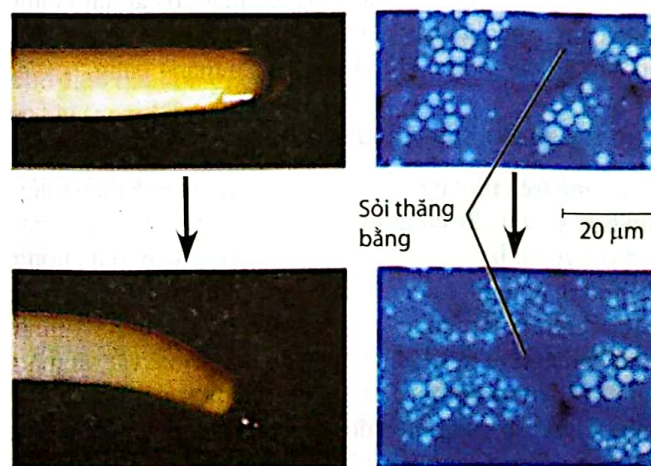
Thực vật đáp ứng với nhiều tác nhân kích thích khác ngoài ánh sáng

Cây cũng không thể di chuyển đến nơi có nước khi nước khan hiếm, cũng không tìm kiếm vật che chắn gió. Hạt rơi lộn ngược xuống đất không thể tự lật lại cho đúng tư thế bình thường. Do không có khả năng di chuyển, cây phải điều chỉnh nhiều điều kiện môi trường thông qua các cơ chế phát triển và sinh lý, và sự chọn lọc tự nhiên đã cải tiến các đáp ứng này. Ánh sáng là quan trọng trong đời sống của cây đến mức chúng ta đã dành toàn bộ phần trước về sự nhận cảm và đáp ứng của cây với nhân tố môi trường số một này. Trong phần này, chúng ta khảo sát các đáp ứng với các tác nhân kích thích môi trường khác mà cây thường gặp phải.

Trọng lực

Do thực vật là sinh vật được ánh sáng mặt trời cung cấp năng lượng, nên không có gì là ngạc nhiên là cơ chế sinh trưởng hướng đến ánh sáng mặt trời đã được tiến hoá. Nhưng tín hiệu môi trường nào làm cho chồi của cây non sinh trưởng hướng lên khi nó hoàn toàn ở dưới đất và không có ánh sáng để nó phát hiện? Cũng như vậy, tín hiệu môi trường nào kích thích rễ non sinh trưởng hướng xuống? Câu trả lời cho cả hai câu hỏi là trọng lực.

Đặt cây nằm nghiêng xuống và cây điều chỉnh sinh trưởng sao cho chồi uốn cong hướng lên, còn rễ uốn cong hướng xuống. Trong đáp ứng với trọng lực hay **tính hướng trọng lực**, rễ biểu lộ tính hướng trọng lực dương (Hình 39.23), còn chồi biểu thị tính hướng trọng lực



(a) Trong vòng vài giờ, rễ sơ cấp theo hướng nằm ngang của cây ngô uốn cong theo hướng trọng lực cho đến khi đỉnh sinh trưởng chúc xuống theo hướng thẳng đứng (LMs).

(b) Trong vài phút, sau khi rễ được đặt nằm ngang, lập tức được gọi là sỏi thẳng bằng, bắt đầu lắng xuống phía thấp nhất của tế bào chóp mũi rễ. Sự lắng xuống này có thể là cơ chế miễn cảm trọng lực dẫn đến sự phân bố lại auxin và tốc độ kéo dài khác nhau ở tế bào trên phía đối lập của rễ (LMs).

▲ Hình 39.24 Tính hướng trọng lực dương trong rễ: giả thuyết sỏi thẳng bằng.

am. Tính hướng trọng lực xảy ra ngay sau khi hạt nảy mầm, đảm bảo cho rễ hướng vào đất và chồi hướng đến ánh sáng mặt trời bất kể hạt định hướng như thế nào khi nó tiếp đất. Auxin đóng vai trò chủ yếu trong tính hướng trọng lực.

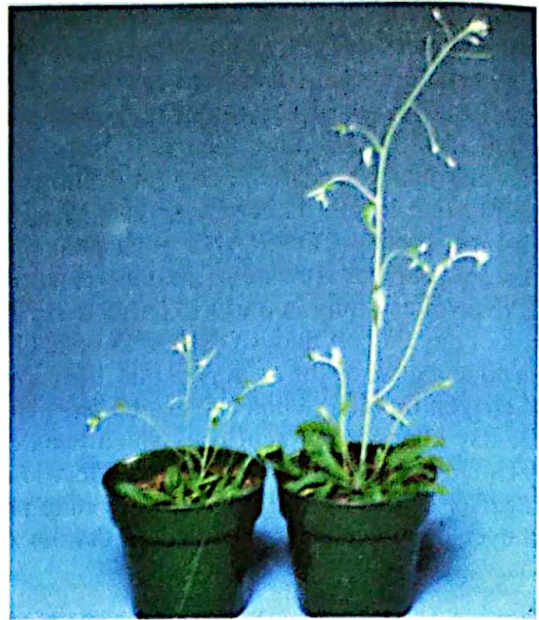
Thực vật có thể phát hiện trọng lực nhờ sự lắng xuống của sỏi thăng bằng (statolith), đó là các lập thể chuyên hoá chứa hạt tinh bột dày đặc, xuống phần dưới tế bào (Hình 39.24b, trong trang trước). Trong rễ, sỏi thăng bằng nằm trong các tế bào nhất định của mũ chóp rễ. Theo một giả thuyết, sự tập hợp của sỏi thăng bằng ở điểm thấp phía dưới của tế bào này làm phân bố lại calcium gây ra sự vận chuyển bên của auxin bên trong rễ. Calcium và auxin tích lũy ở phía thấp hơn của vùng rễ kéo dài. Do calcium và auxin đều hoà tan, chúng không đáp ứng với trọng lực nhưng phải được vận chuyển chủ động về một phía của rễ. Ở nồng độ cao, auxin ức chế sự kéo dài tế bào, một tác động làm chậm sự sinh trưởng ở phía thấp hơn của rễ. Sự kéo dài nhanh hơn của tế bào ở phía trên khiến cho rễ uốn cong khi nó sinh trưởng. Tính hướng này tiếp tục cho đến khi rễ sinh trưởng thẳng hướng xuống.

Các nhà sinh lý thực vật đang cải tiến giả thuyết “rơi sỏi thăng bằng” về tính hướng trọng lực của rễ dựa trên các thí nghiệm mới. Ví dụ, thể đột biến của *Arabidopsis* và thuốc lá không có sỏi thăng bằng vẫn có thể hướng trọng lực, mặc dù đáp ứng chậm hơn so với ở loài hoang dại. Có thể cho rằng toàn bộ tế bào giúp rễ cảm nhận được trọng lực bằng lực kéo cơ học lên các protein neo buộc thể nguyên sinh vào thành tế bào, kéo căng protein lên phía “trên” và nén ép protein xuống phía “dưới” của tế bào rễ. Ngoài các hạt tinh bột, các bào quan dày đặc cũng có thể làm biến dạng khung tế bào khi chúng bị kéo do trọng lực. Sỏi thăng bằng có với mật độ cao làm tăng khả năng cảm trọng lực gây nên bởi một cơ chế mà cơ chế này hoạt động chậm hơn khi không có sỏi thăng bằng.

Các tác nhân kích thích cơ học

Cây sống trên một ngọn núi lộng gió thường có thân thấp, lùn hơn so với cây cùng loài sống nơi được che chắn hơn. Lợi thế về hình thái thấp lùn cho phép cây bám đất chống lại những cơn gió mạnh. Thuật ngữ **sự tạo hình qua tiếp xúc** (thigmomorphogenesis) chịu các biến đổi về hình dạng bắt nguồn từ sự nhiễu loạn cơ học. Thực vật rất nhạy cảm với stress cơ học: Thậm chí việc đo độ dài của lá bằng thước kẻ cũng biến đổi sự sinh trưởng tiếp theo của nó. Việc cọ xát thân của cây non hàng ngày một đôi lần khiến cho cây thấp hơn đối chứng (Hình 39.25). Sự kích thích cơ học có tác dụng hoạt hoá một con đường truyền tín hiệu kéo theo sự tăng về Ca^{2+} bào tương điều hoà việc hoạt hoá các gene đặc hiệu, một số gene này mã hoá protein tác động lên đặc tính thành tế bào.

Thông qua lịch trình tiến hoá của mình, một số loài thực vật đã trở thành “chuyên gia xúc giác”. Trạng thái đáp ứng nhanh nhạy với các nhân kích thích cơ học là một bộ phận hợp thành về “chiến lược sống” của những cây này. Phần lớn cây nho và cây leo khác có tua cuốn



▲ Hình 39.25 Thay đổi biểu hiện gene do tiếp xúc ở *Arabidopsis*. Cây thấp hơn bên trái bị cọ xát hai lần một ngày. Cây không bị đụng chạm (phải) sinh trưởng cao hơn nhiều.

để quấn nhanh xung quanh các trụ đỡ (xem Hình 35.7). Đây là cơ quan nắm bắt, thường sinh trưởng hướng thẳng cho đến khi chúng tiếp xúc với vật gì đó. Sự tiếp xúc kích thích đáp ứng cuốn tua do sự sinh trưởng khác nhau của tế bào ở các phía đối diện của tua cuốn gây ra. Sự sinh trưởng có hướng khi ứng với sự tiếp xúc được gọi **tính hướng tiếp xúc** (thigmotropism) và cho phép cây nho luôn có lợi thế dù có giá đỡ cơ học chắn ngang nó vẫn leo tiếp hướng lên đến tán cây rừng.

Ví dụ khác về “chuyên gia xúc giác” là cây trải qua các hình thức vận động lá nhanh khi đáp ứng với kích thích cơ học. Ví dụ, khi lá kép của cây xấu hổ *Mimosa pudica* bị chạm phải, lá xếp gập lại và các lá chét xếp lại với nhau (Hình 39.26). Đây là đáp ứng chỉ xảy ra trong một hoặc hai giây do sự mất trương nhanh của tế bào bên trong thể gối lá, cơ quan vận động chuyên hoá nằm ở mấu lá. Tế bào vận động lập tức bị xẹp xuống sau khi bị kích thích do chúng mất kali làm cho nước rời khỏi tế bào theo quá trình thẩm thấu. Khoảng 10 phút sau, tế bào trở lại trạng thái trương và phục hồi dạng lá “không bị kích thích”. Chức năng của tập tính cây xấu hổ đang mời gọi sự nghiên cứu. Có lẽ do sự xếp lá làm giảm diện tích bề mặt nên hạn chế cơn gió mạnh xô đẩy và cây bảo toàn nước. Hoặc có lẽ do sự gập xếp lá làm phơi gai trên thân cây nhờ đó cây xấu hổ đáp ứng nhanh cản trở các động vật ăn cỏ.

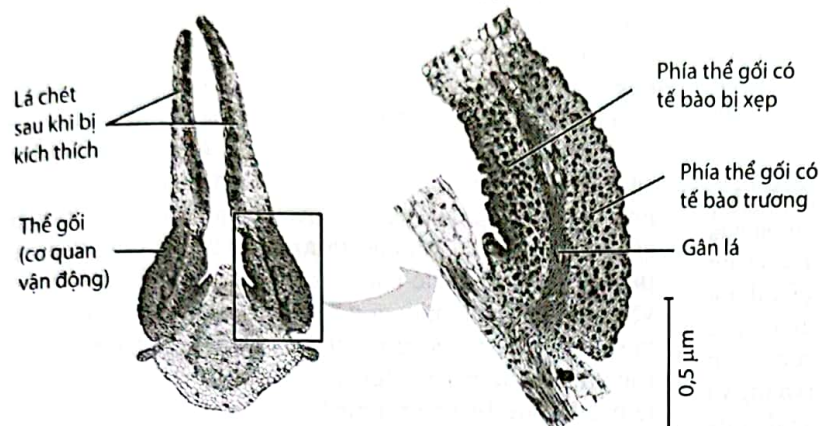
Nét đặc trưng của hình thức vận động lá nhanh là phương thức truyền tác nhân kích thích qua cây. Nếu một lá chét trên cây xấu hổ bị va chạm thì lá chét đầu tiên đó đáp ứng rồi lá chét kế tiếp đáp ứng và cứ thế cho đến khi tất cả các đôi lá chét gập xếp lại với nhau. Theo quan điểm về sự kích thích, tín hiệu tạo ra đáp ứng đó được truyền ở một vận tốc khoảng 1cm/giây. Một xung điện được truyền cùng vận tốc có thể được phát hiện nhờ gắn các điện cực vào lá.



(a) Trạng thái không bị kích thích (lá chết xòe ra)



(b). Trạng thái bị kích thích (lá chết xếp gập lại)



(c) Tiêu bản cắt ngang của một cặp lá chết ở trạng thái bị kích thích (LM). Độ uốn cong của thế gối (cơ quan vận động) là do khi tế bào vận động trên một phía của thế gối bị mất nước và trở bị xẹp xuống trong khi các tế bào trên phía đối diện vẫn giữ trong trạng thái trương.

▲ Hình 39.26 Các hình thức vận động trương nhanh ở cây xấu hổ (*Mimosa pudica*).

Các xung đó được gọi là **điện thế hoạt động** tương tự như các xung thần kinh trong động vật, mặc dù điện thế hoạt động của thực vật chậm hơn hàng ngàn lần. Điện thế hoạt động được phát hiện trong nhiều loài tảo và thực vật có thể được sử dụng phổ biến như là một hình thức thông tin nội bộ. Ví dụ, ở cây bắt ruồi Venus (*Dionaea muscipula*), điện thế hoạt động được truyền từ lông cảm giác trong bẫy cho các tế bào đáp ứng nhờ đóng bẫy lại (xem Hình 37.14). Trong trường hợp của *Mimosa pudica*, các tác nhân kích thích mạnh mẽ hơn như chạm vào lá bằng kim nóng làm cho tất cả lá và lá chết trên cây gục rũ xuống, nhưng đáp ứng dây truyền này kéo theo sự lan truyền của các phân tử truyền tín hiệu được phóng thích từ vùng bị tổn thương đến các bộ phận khác của chồi.

Các stress môi trường

Đôi khi một số nhân tố nào đó trong môi trường gây ra các biến đổi nghiêm trọng có tác động bất lợi tiềm tàng lên sự sống còn, sinh trưởng và sinh sản của cây. Các stress môi trường như sự úng ngập, khô hạn hoặc các nhiệt độ thái quá có thể có một tác động rất bất lợi lên năng suất cây trồng trong nông nghiệp. Trong các hệ sinh thái tự nhiên, cây không thể chống chịu stress môi trường hoặc sẽ chết hoặc sẽ bị cạnh tranh mạnh hơn, do các thực vật

khác và chúng sẽ trở nên bị tuyệt chủng cục bộ. Do đó các stress môi trường là một nhân tố quan trọng trong việc xác định phạm vi phân bố địa lý của cây. Ở đây chúng ta sẽ xem xét một số các stress phi sinh học phổ biến hơn mà cây gặp phải. Trong phần cuối của chương này, chúng ta sẽ xem xét các đáp ứng bảo vệ của cây với các stress sinh học phổ biến như các tác nhân gây bệnh và động vật ăn cỏ.

Sự khô hạn

Với một ngày chói sáng, nóng và khô, cây có thể bị stress do thiếu nước. Lý do làm cây mất nước là do thoát hơi nước nhanh hơn nước được phục hồi nhờ hấp thụ từ đất. Sự khô hạn kéo dài có thể gây stress cho cây trồng và cây của các hệ sinh thái tự nhiên trong hàng tuần hoặc hàng tháng. Tất nhiên, sự thiếu nước nghiêm trọng sẽ giết chết cây như bạn có thể biết theo kinh nghiệm với các cây cảnh bị sao nhãng, bỏ bê. Nhưng thực vật có các hệ điều tiết cho phép chúng vượt qua sự thiếu nước ít nghiêm trọng.

Nhiều đáp ứng của cây với sự thiếu nước giúp cây bảo toàn

nước nhờ làm giảm tốc độ thoát hơi nước. Sự mất nước trong lá làm cho các tế bào bảo vệ mất trương, một cơ chế điều tiết đơn giản làm chậm sự thoát nước nhờ đóng lỗ khí (xem Hình 36.17). Sự mất nước cũng kích thích sự tổng hợp và giải phóng acid abscisic trong lá tăng lên. Hormone này giúp giữ lỗ khí luôn đóng lại nhờ tác động lên màng tế bào bảo vệ. Lá đáp ứng với sự thiếu nước theo một vài cách khác. Do sự dẫn nở tế bào là một quá trình phụ thuộc độ trương nên sự mất nước ức chế sự sinh trưởng của lá non cũng giống như cách tác động của sự tích lũy acid abscisic. Đáp ứng này giảm thiểu sự mất nước do thoát hơi nước nhờ làm chậm lại sự tăng về bề mặt lá. Khi lá của nhiều cây thảo và cây khác bị héo do thiếu nước chúng cuộn thành dạng làm giảm thoát hơi nước nhờ phơi bề mặt lá bé hơn với không khí khô và gió. Mặc dù các đáp ứng của lá có tác dụng giữ nước, nhưng chúng làm giảm sút quang hợp và do vậy đó là một lý do tại sao sự khô hạn làm giảm năng suất cây trồng.

Sự sinh trưởng của rễ cũng đáp ứng với sự thiếu nước. Trong một đợt khô hạn, đất thường khô từ vùng dưới bề mặt. Điều đó ức chế sự sinh trưởng của các rễ ở nông, một phần do tế bào không thể duy trì độ trương cần cho sự kéo dài. Các rễ ở sâu hơn được đất bao quanh vẫn giữ được ẩm để tiếp tục sinh trưởng. Do đó, hệ rễ lây lan theo cách tối ưu hoá sự tiếp xúc với nước của đất.

Sự úng ngập

Quá nhiều nước cũng là một vấn đề đối với thực vật. Cây cảnh được tưới nước quá mức có thể lâm vào tình trạng thiếu oxygen do đất thiếu các khoảng không khí để cung cấp oxygen cho hô hấp tế bào trong rễ. Một số thực vật có đặc điểm thích nghi về cấu trúc thích hợp với nơi sống rất ẩm ướt. Ví dụ, rễ bị ngập nước của cây được sống ở vùng đầm lầy ven biển thường có rễ khí sinh phôi ra với oxygen (xem Hình 35.4). Nhưng các thực vật ít chuyên hoá hơn vượt qua tình trạng thiếu oxygen trong đất bị ngập nước như thế nào? Sự thiếu oxygen kích thích việc tạo ra ethylene làm cho một số tế bào trong vỏ rễ trải qua sự chết tế bào theo chương trình. Sự phân huỷ các tế bào này lại tạo ra các ống không khí có chức năng như là các "bình dưỡng khí" cung cấp oxygen cho rễ bị ngập nước (Hình 39.27).

Stress về muối

Sự dư thừa NaCl hoặc các muối khác trong đất đe dọa thực vật vì hai lý do. Đầu tiên là do hạ thấp thế nước của dung dịch đất, muối có thể gây ra sự thiếu nước trong cây thậm chí đất có nhiều nước. Khi thế nước của dung dịch đất trở nên âm hơn, gradient thế nước từ đất đến rễ bị giảm xuống, từ đó làm giảm sự hấp thụ nước (xem Chương 36). Vấn đề thứ hai với đất mặn là ở chỗ natri và các ion nhất định là độc hại đối với cây khi nồng độ của chúng tương đối cao. Màng thẩm chọn lọc của tế bào rễ ngăn cản sự hấp thụ phần lớn các ion độc hại, nhưng điều này chỉ làm trầm trọng thêm vấn đề hấp thụ nước từ đất có nhiều chất tan. Nhiều cây có thể đáp ứng với độ mặn vừa phải của đất nhờ tạo ra các chất tan chịu đựng tốt ở nồng độ cao: Đó chủ yếu là các hợp chất hữu cơ có tác dụng duy trì thế nước của tế bào âm hơn so với thế nước của dung dịch đất nhờ đó tế bào rễ không nhận vào lượng muối độc hại. Song, phần lớn thực vật không thể sinh sống lâu dài trong điều kiện stress về muối. Ngoại trừ là

các cây chịu muối, halophyte, với đặc tính thích nghi như có các tuyến tiết muối giúp bơm muối ra ngoài thông qua biểu bì lá.

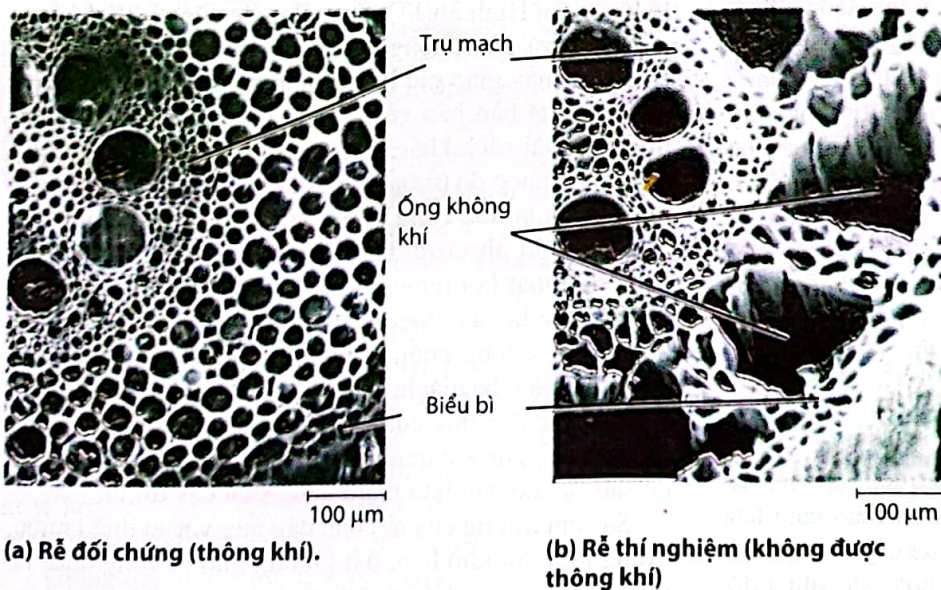
Stress về nhiệt

Giống như đối với các cơ thể khác, lượng nhiệt thừa là có hại và thậm chí giết cây do gây biến tính các enzyme tế bào và làm tổn thương quá trình chuyển hoá của cơ thể. Một trong các chức năng của quá trình thoát hơi nước là làm mát nhờ bay hơi nước. Ví dụ, với ngày nóng, nhiệt độ lá có thể từ 3-10°C thấp hơn nhiệt độ không khí xung quanh. Thời tiết nóng, khô cũng có khuynh hướng làm mất nước ở nhiều cây; việc đóng lỗ khí khi đáp ứng với stress này để giữ nước nhưng lại phải hy sinh việc làm mát nhờ bay hơi nước. Tình trạng tiến thoái lưỡng nan này là một lý do giải thích tại sao với các ngày rất nóng, khô gây tổn thất cho phần lớn thực vật.

Phần lớn thực vật có một đáp ứng dự bị cho phép chúng sinh sống trong điều kiện stress về nhiệt. Ở trên nhiệt độ nhất định, khoảng 40°C - đối với phần lớn thực vật trong các vùng ôn đới - tế bào thực vật bắt đầu tổng hợp các protein sốc nhiệt để bảo vệ các protein khác khỏi stress về nhiệt. Đáp ứng này cũng xảy ra trong các động vật và vi sinh vật bị stress về nhiệt. Một số protein sốc nhiệt là các protein chaperone (chaperonins) hoạt động trong các tế bào không bị stress như là các giàn giáo tạm thời để giúp các protein khác gấp nếp thành các dạng có chức năng (xem Chương 5). Trong vai trò như là protein sốc nhiệt có lẽ các phân tử này liên kết với các protein khác và giúp ngăn chặn sự biến tính các protein đó.

Stress về lạnh

Một vấn đề mà thực vật phải đương đầu khi nhiệt độ của môi trường giảm xuống là sự thay đổi về độ linh động của các màng tế bào. Nhớ lại từ Chương 7 rằng màng sinh học là một bộ khảm lỏng với các protein và lipid di động bên trong mặt phẳng của màng. Khi màng bị lạnh ở dưới điểm tới hạn thì màng mất đi độ linh động vốn có do các lipid bị khoá lại thành các cấu trúc tinh thể. Điều này làm biến đổi sự dẫn truyền chất tan qua màng và cũng gây các ảnh hưởng có hại lên chức năng của các protein màng. Thực vật đáp ứng với stress lạnh nhờ làm thay đổi thành phần lipid của màng. Ví dụ, các lipid màng tăng lên theo tỷ lệ của các acid béo không bão hoà. Các acid béo này có hình dạng giúp giữ màng linh động ở nhiệt độ thấp hơn nhờ ngăn chặn sự hình thành tinh thể (xem Hình 7.5b). Sự biến đổi màng như vậy cần từ vài giờ đến hàng ngày, và đó chính là lý do tại sao nhiệt độ lạnh không theo mùa thường căng thẳng hơn đối với cây so với giảm từ từ nhiệt độ không khí theo mùa.



▲ Hình 39.27 Đáp ứng phát triển của rễ ngô với sự úng ngập và sự thiếu oxygen. (a) Tiêu bản cắt ngang rễ đối chứng được trồng trong môi trường thủy canh thông khí. (b) Rễ được trồng trong môi trường thủy canh không được thông khí. Sự chết tế bào được chương trình hoá do ethylene kích thích tạo ra các ống thông khí (HVĐTq).

Sự đóng băng là một biến tướng nghiêm trọng hơn của stress lạnh. Ở nhiệt độ dưới đóng băng, băng hình thành trong thành tế bào và các khoảng gian bào của phần lớn thực vật. Bào tương thường không đóng băng ở tốc độ lạnh trong tự nhiên bởi vì nó chứa chất tan nhiều hơn so với dung dịch rất loãng có trong thành tế bào và chất tan có vai trò hạ thấp điểm đóng băng của dung dịch. Sự giảm sút về lượng nước lỏng trong thành tế bào do sự hình thành băng gây ra làm giảm thể nước ngoại bào, làm cho nước rời khỏi tế bào chất ra ngoài. Kết quả của sự gia tăng về nồng độ các ion trong tế bào chất là có hại và có thể dẫn đến sự chết tế bào. Liệu có phải tế bào sống sót phụ thuộc chủ yếu vào việc nó chịu đựng được tình trạng mất nước tới mức nào hay không. Trong các vùng có mùa đông lạnh lẽo, cây sống tự nhiên đã tiến hoá để thích nghi đối phó với stress đóng băng. Ví dụ, trước khi mùa đông bắt đầu, tế bào của nhiều loài chịu sương giá làm tăng mức các chất tan đặc hiệu tế bào chất như các loại đường có thể chống chịu tốt ở nồng độ cao và giúp làm giảm sự mất nước khỏi tế bào trong quá trình đóng băng ngoại bào. Sự không bão hoà của các lipid màng cũng tăng lên, nhờ đó duy trì mức độ thích hợp về độ linh động của màng.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 39.4

1. Các hình ảnh nhiệt là các bức ảnh do nhiệt phát ra ở một vật. Các nhà nghiên cứu đã dùng ảnh nhiệt của cây để tách các thể đột biến tạo ra acid abscisic quá mức. Hãy nêu lý do tại sao các thể đột biến này là ấm hơn so với cây loài hoang dại trong các điều kiện bình thường và không căng thẳng.
2. Một công nhân nhà kính phát hiện thấy hoa cúc trồng vào chậu để ngoài rìa thì thường thấp hơn cúc để ở giữa bàn. Giải thích “hiệu ứng rìa” này, một vấn đề phổ biến trong nghề làm vườn.
3. Thực vật thường phải chịu stress khô hạn thì thường chống chịu hơn với stress đóng băng so với thực vật mà không chịu khô hạn. Nêu lý do tại sao.
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu bạn loại bỏ mũ rễ khỏi rễ, thì liệu rễ có còn đáp ứng với trọng lực nữa không? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 39.5

Thực vật đáp ứng với sự tấn công của động vật ăn thực vật và các tác nhân gây bệnh

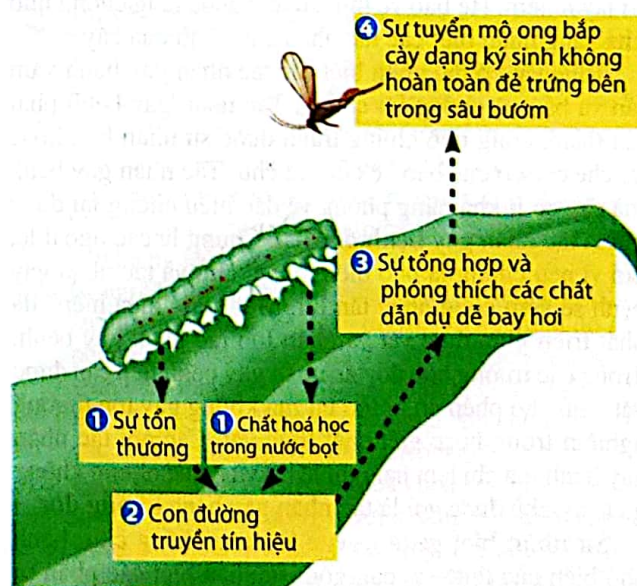
Thực vật không tồn tại riêng lẻ mà tương tác với nhiều loài khác trong các quần xã của chúng. Một số tương tác giữa các loài, ví dụ như sự kết hợp của thực vật với nấm trong rễ nấm (xem Hình 37.12) hoặc với động vật thụ phấn (xem Hình 38.4) là hai bên cùng có lợi. Song phần lớn các tương tác của thực vật với các sinh vật khác thì không có lợi cho thực vật. Như là sinh vật sản xuất chủ yếu, thực vật là nền tảng của phần lớn lưới thức ăn và dễ bị nhiều động vật ăn thực vật tấn công. Thực vật cũng dễ

bị lây nhiễm bởi các virus, vi khuẩn và nấm khác nhau mà có thể gây tổn thương cho mô hoặc thậm chí giết chết thực vật. Thực vật chống lại các mối đe dọa này bằng các hệ phòng vệ ngăn cản động vật ăn thực vật và ngăn chặn sự lây nhiễm hoặc chiến đấu chống lại các tác nhân gây bệnh nhiễm vào cây.

Sự bảo vệ chống lại động vật ăn thực vật

Động vật ăn cỏ - động vật ăn thực vật, là một stress mà thực vật phải đương đầu trong bất kỳ hệ sinh thái nào. Thực vật phòng tránh lượng động vật ăn cỏ quá cao nhờ dùng cả hai biện pháp bảo vệ thực thể như gai và bảo vệ hoá học như tạo ra các hợp chất có mùi khó chịu hoặc chất độc. Ví dụ, một số cây tạo ra một amino acid đặc biệt gọi là canavanine, mang tên theo một trong các nguồn tạo ra nó đó là cây đậu rựa (*Canavalia ensiformis*). Canavanine giống với arginine, một trong 20 amino acid mà sinh vật kết hợp thành protein. Nếu côn trùng ăn cây có chứa canavanine thì phân tử canavanine kết hợp thành các protein của côn trùng ở vị trí của arginine. Do canavanine là khác về bản chất với arginine nên tạo ra tác động có hại lên hình dáng và do đó lên chức năng của protein và côn trùng bị chết.

Một số thực vật thậm chí “tuyển mộ” các động vật ăn thịt để giúp cây phòng vệ chống lại các động vật ăn cỏ riêng biệt. Ví dụ, các côn trùng mang tên ong bắp cày dạng ký sinh không hoàn toàn, bơm trứng của chúng vào con sâu sống trên cây (xem Hình 54.1). Trứng nở bên trong sâu bướm và ấu trùng ăn xuyên qua các vật chứa chất hữu cơ từ mặt trong ra ngoài. Cây được lợi nhờ huỷ diệt sâu bướm ăn thực vật có một vai trò tích cực trong vở kịch này. Lá bị tổn thương do sâu phóng thích các hợp chất dễ bay hơi có tác dụng dẫn dụ ong bắp cày dạng ký sinh không hoàn toàn. Tín hiệu kích thích cho đáp ứng này là sự phối hợp của sự tổn thương thực thể đối với lá gây ra do sâu bướm nhai gặm và hợp chất đặc hiệu trong nước bọt của sâu bướm (Hình 39.28).



▲ Hình 39.28 Lá ngô “tuyển mộ” ong bắp cày dạng ký sinh không hoàn toàn như là một đáp ứng bảo vệ chống lại loài sâu ăn lá.

Các hợp chất dễ bay hơi mà cây phóng thích khi đáp ứng với tổn thương do động vật ăn cỏ gây ra cũng có thể hoạt động như một “hệ cảnh báo sớm” cho cây lân cận cùng loài. Ví dụ, cây đậu lima bị rệp cây (spidermite) lây nhiễm thì phóng thích một hỗn hợp chất gồm các sản phẩm hoá học dễ bay hơi như acid methyljasmonic truyền “tin tức” về sự tấn công đến các cây đậu lima lân cận không bị lây nhiễm. Khi đáp ứng với các hoá chất này, lá đậu lima không bị lây nhiễm biểu hiện các gene phòng vệ. Các hoá chất dễ bay hơi được phóng thích khỏi lá bị tổn thương cơ học trong thí nghiệm thì không có tác động tương tự. Kết quả của sự hoạt hoá các gene đặc hiệu do các hoá chất dễ bay hơi được phóng thích này, khiến đậu lima lân cận không bị lây nhiễm trở nên ít mẫn cảm hơn với rệp cây và trở nên hấp dẫn hơn với loài khác của rệp ăn thịt loài rệp này. Iris Kappers và các đồng sự của bà ở Trường Đại học Wageningen Hà Lan đã tạo ra cây *Arabidopsis* chuyển gene có thể sản sinh ra hai chất dễ bay hơi, mà *Arabidopsis* thông thường không tạo ra được, nhưng có tính hấp dẫn các rệp ăn thịt ở các loài thực vật khác. Giờ đây rệp ăn thịt cũng bị hấp dẫn với *Arabidopsis* biến đổi gene, một phát hiện có ý nghĩa cho việc dùng kỹ thuật di truyền tạo ra sự chống chịu côn trùng của cây trồng.

Các phương thức bảo vệ chống lại tác nhân gây bệnh

Tuyến bảo vệ đầu tiên của cây chống lại sự lây nhiễm là hàng rào vật lý, lớp biểu bì của thể sơ cấp của cây và chu bì (lớp vỏ ngoài) của thể cây thứ cấp (xem Hình 35.19). Song hệ bảo vệ đầu tiên này không phải là không lọt qua được. Virus, vi khuẩn, các bào tử và sợi nấm của nấm có thể vẫn thâm nhập vào cây thông qua các vết thương hoặc các lỗ mở tự nhiên trong biểu bì như lỗ khí. Mỗi lần tác nhân gây bệnh xâm lấn, cây tổ chức một cuộc tấn công hoá học như là tuyến bảo vệ thứ hai để phá huỷ các tác nhân gây bệnh và ngăn chặn sự lan truyền của chúng từ vị trí lây nhiễm. Hệ bảo vệ thứ hai này được tăng cường nhờ khả năng nhận biết các tác nhân gây bệnh của cây.

Thực vật có thể nhận biết các tác nhân gây bệnh xâm lấn và bảo vệ chống lại chúng. Tác nhân gây bệnh phát tán thành công nhờ chúng tránh được sự nhận biết hoặc ức chế các cơ chế bảo vệ của vật chủ. Tác nhân gây bệnh mà cây có ít khả năng phòng vệ đặc hiệu chống lại được gọi là tác nhân gây bệnh độc hại. Chúng là các ngoại lệ, bởi vì nếu chúng là phổ biến thì vật chủ và tác nhân gây bệnh sẽ sớm cùng nhau tàn lụi. Một loại “thỏa hiệp” đã phát triển giữa thực vật và phần lớn tác nhân gây bệnh. Trong các trường hợp đó, tác nhân gây bệnh tiếp cận được vật chủ cho phép nó tự tồn tại mà không gây tổn thương nghiêm trọng hoặc giết chết thực vật. Các loài tác nhân gây bệnh mà chỉ làm hại ở mức độ vừa phải nhưng không giết cây chủ được gọi là tác nhân gây bệnh không độc.

Sự nhận biết gene - gene là dạng chống chịu bệnh phổ biến của thực vật bao gồm sự nhận biết các phân tử bắt nguồn từ tác nhân gây bệnh nhờ các sản phẩm protein của các gene kháng bệnh (R) đặc hiệu của cây. Có nhiều tác nhân gây bệnh và cây có nhiều gene R - *Arabidopsis*

ít nhất có đến vài trăm. Một protein R thường chỉ nhận biết được một phân tử của tác nhân gây bệnh tương ứng được mã hoá bởi một trong các gene không độc (Avr) của tác nhân gây bệnh. Mặc dù tên như thế, các protein Avr là có hại cho cây. Chúng được cho là định hướng lại quá trình chuyển hoá của cây chủ có lợi cho tác nhân gây bệnh. Sự nhận biết các phân tử phát sinh từ tác nhân gây bệnh, gọi là elicitor (chất báo hiệu), nhờ các protein R khởi động các con đường truyền tín hiệu dẫn đến sự hoạt hoá kho vũ khí của các đáp ứng bảo vệ. Vũ khí này bao gồm **đáp ứng quá mẫn** - sự chết của tế bào lây nhiễm được chương trình hoá về mặt di truyền - cũng như sự tăng cường củng cố mô và sự sản xuất chất kháng sinh ở vị trí lây nhiễm. Sự xâm nhập của tác nhân gây bệnh có thể cũng khởi động sự **chống chịu tập nhiễm toàn cơ thể**, một đáp ứng kéo dài suốt cơ thể mà có tác dụng chuẩn bị sẵn sàng cho cây để chống chịu một phổ rộng gồm các tác nhân gây bệnh. Các đáp ứng cục bộ và toàn cơ thể đối với các tác nhân gây bệnh đòi hỏi sự chương trình hoá lại di truyền rất mạnh và sự đảm bảo về các nguồn lực của tế bào. Do đó, cây hoạt hoá các phương thức bảo vệ này chỉ sau khi phát hiện tác nhân gây bệnh xâm nhập.

Đáp ứng quá mẫn

Đáp ứng quá mẫn là một đáp ứng bảo vệ gây ra sự chết tế bào và mô gần vị trí lây nhiễm, nhờ đó hạn chế sự lây lan của tác nhân gây bệnh. Sau khi tế bào ở vị trí lây nhiễm thiết lập sự bảo vệ hoá học và cách ly khu vực, chúng tự tiêu huỷ. Đáp ứng quá mẫn được khởi đầu khi các elicitor của tác nhân gây bệnh liên kết với các protein R, làm thay đổi tính thẩm chọn lọc của màng sinh chất và kích thích sự sản xuất các phytoalexin là các hợp chất độc hại với đặc tính chung là diệt nấm và diệt vi khuẩn. Đáp ứng quá mẫn cũng gây ra sự sản xuất các *protein PR* (các protein liên quan với sự phát sinh bệnh) mà nhiều protein này là các enzyme có chức năng thủy phân các thành phần trong thành tế bào của các tác nhân gây bệnh. Sự lây nhiễm cũng kích thích sự liên kết ngang của các phân tử bên trong thành tế bào và sự lắng đọng của lignin, các đáp ứng giúp thiết lập một vật chướng ngại cục bộ để làm chậm sự lây lan của tác nhân gây bệnh vào các bộ phận khác của cây.

Chúng ta có thể thấy kết quả của đáp ứng quá mẫn dưới dạng các thương tổn trên lá. Khi lá xuất hiện “sự ố mầu” như vậy thì nó sẽ vẫn còn sống và đáp ứng bảo vệ của nó sẽ giúp bảo vệ phần còn lại của cây (Hình 39.29).

Sự đề kháng tập nhiễm hệ thống toàn cơ thể

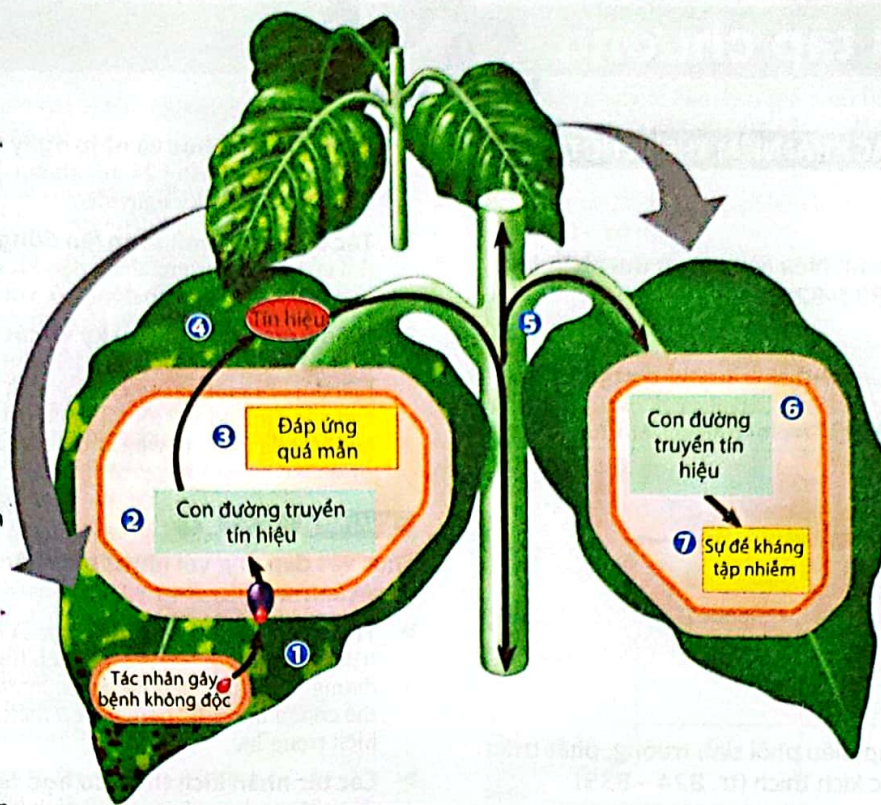
Đáp ứng quá mẫn được khu trú và đặc hiệu, một đáp ứng ngăn chặn dựa trên sự nhận biết gene-gene (R-Avr) giữa vật chủ và tác nhân gây bệnh. Song như đã trình bày trước, sự xâm nhập của tác nhân gây bệnh cũng có thể tạo ra các phân tử truyền tin “âm thanh báo động” về sự lây nhiễm cho toàn cây. Sự đề kháng tập nhiễm toàn hệ thống, kết hợp với sự biểu hiện toàn hệ thống của các gene bảo vệ là không đặc hiệu, tạo ra sự bảo vệ chống lại nhiều loại tác nhân gây bệnh kéo dài nhiều ngày. Việc tìm kiếm phân tử truyền tín hiệu chuyển khỏi vị trí lây nhiễm và khám phá ra sự chống chịu tập nhiễm toàn hệ

4 Trước khi chết, tế bào bị lây nhiễm phóng thích phân tử truyền tín hiệu, acid methylsalicylic.

5 Trong đáp ứng quá mẫn, tế bào thực vật tạo ra các phân tử kháng khuẩn, bịt kín các khu vực bị lây nhiễm nhờ biến đổi thành tế bào và sau đó tự phá hủy. Đáp ứng cục bộ này tạo ra các thương tổn và bảo vệ các bộ phận khác của lá bị lây nhiễm.

2 Sự nhận biết trong bước 1 khởi động con đường truyền tín hiệu.

1 Sự chống chịu đặc hiệu dựa vào sự liên kết của các phân tử từ tác nhân gây bệnh với các thụ thể trong tế bào thực vật.



Sự nhận biết R-Avr và đáp ứng quá mẫn

Sự đề kháng tập nhiễm toàn hệ thống cơ thể

5 Phân tử truyền tín hiệu được phân bố cho phần còn lại của cây.

6 Trong các tế bào cách xa vị trí lây nhiễm, methylsalicylate biến đổi thành acid salicylic khởi động con đường truyền tín hiệu.

7 Sự đề kháng tập nhiễm toàn hệ thống được hoạt hoá: Tạo ra các phân tử giúp bảo vệ tế bào chống lại nhiều loại tác nhân gây bệnh trong một số ngày.

▲ Hình 39.29 Các đáp ứng bảo vệ chống lại tác nhân gây bệnh không độc.

thống đã dẫn đến việc xác định *acid methylsalicylic* như là ứng cử viên sáng giá nhất. Acid methylsalicylic được tạo ra xung quanh vị trí lây nhiễm và được hệ dẫn truyền phloem mang đi suốt cây, nơi mà nó bị biến đổi thành *acid salicylic* trong các khu vực cách xa vị trí lây nhiễm. Acid salicylic hoạt hoá con đường truyền tín hiệu, gây ra sự sản xuất các protein PR và chống chịu với sự tấn công của tác nhân gây bệnh (Hình 39.29).

Dạng biến đổi của acid salicylic – acid acetylsalicylic là hợp phần hữu hiệu trong aspirin. Các thế kỷ trước, aspirin được bán dưới dạng một thuốc giảm đau. Một số nền văn hoá đã biết rằng nhai vỏ cây liễu (*Salix*) sẽ làm giảm cơn đau răng hoặc chứng nhức đầu. Với việc phát hiện về tính đề kháng tập nhiễm toàn cơ thể, cuối cùng các nhà sinh học đã biết một chức năng của acid salicylic trong thực vật. Aspirin là dạng thuốc tự nhiên trong cây tạo ra nó, nhưng với ảnh hưởng hoàn toàn khác với tác dụng làm thuốc trong người dùng thuốc.

Các nhà sinh học thực vật nghiên cứu sự chống chịu bệnh và các thích nghi tiến hoá khác của cây đang hướng đến vấn đề trung tâm là thực vật đáp ứng như thế nào với các tín hiệu bên trong và bên ngoài. Các nhà khoa học này, cùng với hàng ngàn các nhà sinh học thực vật khác nghiên cứu về các vấn đề khác nhau và hàng triệu sinh viên đang tiến hành các thí nghiệm ở thực vật trong các

khoá sinh học, đều đang phát triển tính ham hiểu biết có truyền thống hàng nghìn năm về các sinh vật màu xanh giúp nuôi sống sinh quyển.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 39.5

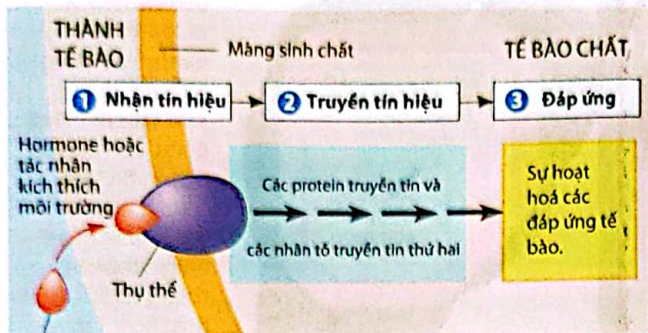
1. Một số mặt hạn chế về việc phun đồng ruộng bằng thuốc diệt côn trùng phổ rộng là gì?
2. Các côn trùng nghiền nhai làm tổn thương cơ học cây và làm giảm diện tích bề mặt lá cho quang hợp. Ngoài ra, các côn trùng này làm cho cây dễ bị tổn thương hơn với sự tấn công của tác nhân gây bệnh. Hãy nêu một lý do tại sao.
3. Nhiều tác nhân gây bệnh dạng nấm thu nhận thức ăn nhờ làm cho tế bào cây trở nên rò rỉ, từ đó phóng thích các chất dinh dưỡng vào các khoảng gian bào. Phải chăng đó là cách thức làm lợi cho nấm để giết cây chủ theo cách mà làm cho tất cả các chất dinh dưỡng rò rỉ ra ngoài?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử một nhà khoa học tìm thấy quần thể cây sinh sống ở nơi thoáng gió dễ bị côn trùng phá hoại hơn quần thể cùng loài sinh sống ở khu vực được che chắn. Hãy nêu giả thuyết để giải thích cho quan sát này.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 39.1

Các con đường truyền tín hiệu liên kết sự thu nhận tín hiệu với đáp ứng (tr. 821-824)



KHÁI NIỆM 39.2

Hormone thực vật giúp điều phối sinh trưởng, phát triển và các đáp ứng với các kích thích (tr. 824 - 835)

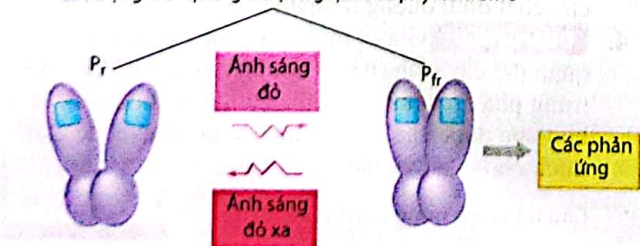
- **Sự khám phá ra các hormone thực vật** Các nhà nghiên cứu đã phát hiện auxin nhờ xác định hợp chất chịu trách nhiệm dẫn truyền tín hiệu hướng xuống qua bao chồi mầm từ đỉnh cho đến các vùng đang kéo dài trong tính hướng quang.
- **Tổng quan về các hormone thực vật** Auxin được tạo ra chủ yếu trong mô phân sinh đỉnh chồi, kích thích sự kéo dài tế bào trong các mô đích khác nhau. Cytokinin kích thích sự phân chia tế bào. Gibberellin được tạo ra trong rễ và lá non, kích thích sự sinh trưởng trong lá và thân. Brassinosteroid giống về hoá học với các hormone giới tính của động vật gây ra sự kéo dài và phân chia tế bào. Acid abscisic duy trì trạng thái ngủ trong hạt. Ethylene giúp điều tiết sự chín quả.
- **Sinh học hệ thống và các tương tác hormone** Sự tương tác giữa các hormone và các con đường truyền tín hiệu của chúng khiến con người ta khó tiên đoán là thao tác di truyền tác động như thế nào lên thực vật. Sinh học hệ thống tìm kiếm sự hiểu biết toàn diện về thực vật và sẽ cho phép mô hình hoá thành công về các chức năng của thực vật.

KHÁI NIỆM 39.3

Các đáp ứng với ánh sáng có tính chất quyết định cho sự thành công của thực vật (tr. 835 - 841)

- **Quang thụ thể ánh sáng xanh lam** Các quang thụ thể ánh sáng xanh khác nhau điều tiết các đáp ứng về sự kéo dài trụ dưới chồi mầm, sự mở lỗ khí và tính hướng quang.
- **Phytochrome là một loại quang thụ thể**

Các trạng thái quang thuận nghịch của phytochrome



- **Đồng hồ sinh học và nhịp ngày đêm** Chu kỳ ngày đêm tự dao động khoảng 24 giờ nhưng được chỉnh lại đến đúng 24 giờ theo chu kỳ ngày/đêm.
- **Tác động của ánh sáng lên đồng hồ sinh học** Sự biến đổi của phytochrome đánh dấu lúc mặt trời mọc và lúc mặt trời lặn, cung cấp đồng hồ với tín hiệu môi trường.
- **Hiện tượng quang chu kỳ và các đáp ứng với mùa** Một số các quá trình phát triển như sự nở hoa trong nhiều loài đòi hỏi một quang chu kỳ nhất định. Độ dài đêm tối hạn xác định số giờ tối tối thiểu (trong cây ngày ngắn) hoặc tối đa trong cây ngày dài cần cho sự ra hoa.

KHÁI NIỆM 39.4

Thực vật đáp ứng với nhiều tác nhân kích thích khác ngoài ánh sáng (tr 841 - 845)

- **Trọng lực** Tính hướng trọng lực là một đáp ứng sinh trưởng với trọng lực. Rễ thể hiện tính hướng trọng lực dương, còn thân biểu hiện tính hướng trọng lực âm. Láp thể có tên là sỏi thăng bằng có thể cho phép rễ cây phát hiện trọng lực.
- **Các tác nhân kích thích cơ học** Sự sinh trưởng trong đáp ứng với va chạm được gọi là tính hướng tiếp xúc. Sự vận động nhanh của lá kéo theo sự dẫn truyền các xung điện gọi là điện thế hoạt động.
- **Các stress môi trường** Trong quá trình khô hạn, thực vật đáp ứng với sự thiếu nước nhờ làm giảm sự thoát hơi nước. Sự phá huỷ tế bào bằng enzyme tạo ra các ống không khí giúp cây sinh sống khi thiếu oxygen trong quá trình úng ngập. Thực vật đáp ứng với stress về muối nhờ tạo ra các chất tan chịu được ở nồng độ cao, duy trì thế nước của tế bào âm hơn dung dịch đất. Protein sốc nhiệt giúp cây sống trong điều kiện stress nhiệt. Làm thay đổi thành phần lipid của màng là một đáp ứng đối với stress lạnh.

KHÁI NIỆM 39.5

Thực vật đáp ứng với sự tấn công của động vật ăn thực vật và tác nhân gây bệnh (tr. 845 - 847)

- **Sự bảo vệ chống lại động vật ăn thực vật** Ngoài biện pháp bảo vệ bằng thực thể như gai, thực vật tự bảo vệ bằng hoá học nhờ tạo ra các hợp chất có mùi khó chịu hoặc độc hại, cũng như các chất dẫn dụ dạng khí mà hấp dẫn các động vật tiêu diệt động vật ăn thực vật.
- **Các phương thức bảo vệ chống lại tác nhân gây bệnh** Một tác nhân gây bệnh là không độc nếu nó có gene Avr đặc hiệu tương ứng với alen R riêng trong cây chủ. Đáp ứng quá mẫn chống lại tác nhân gây bệnh không độc phong toả sự lây nhiễm và tiêu huỷ cả tác nhân gây bệnh lẫn tế bào vật chủ trong vùng lây nhiễm. Sự chống chịu tập nhiễm toàn hệ thống cơ thể là một đáp ứng bảo vệ phổ biến trong các cơ quan cách xa vị trí lây nhiễm.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

- Đáp ứng nào sau đây không xảy ra trong các con đường truyền tín hiệu?
 - sự kích thích thụ thể nhờ phân tử truyền tin
 - sự sản xuất các tác nhân truyền tin thứ hai như GMP vòng

- c. sự biểu hiện của các gene đặc hiệu
d. sự hoạt hoá của kinase protein
e. sự phosphoryl hoá các yếu tố phiên mã
2. Auxin làm tăng sự kéo dài tế bào nhờ mọi cách này *trừ*
a. tăng sự hấp thụ chất tan
b. sự hoạt hoá gene
c. sự acid hoá thành tế bào, dẫn đến sự biến tính của các protein ức chế sinh trưởng thành tế bào.
d. hoạt tính của các bơm proton màng sinh chất tăng lên.
e. sự nổi lòng thành tế bào.
3. Charles và Francis Darwin đã phát hiện ra
a. auxin có thể đảm trách cho sự uốn cong hướng quang.
b. auxin có thể đi qua agar.
c. ánh sáng phá huỷ auxin.
d. ánh sáng được các đỉnh bao chồi mầm cảm nhận.
e. ánh sáng đỏ là hiệu quả nhất trong việc gây ra sự uốn cong hướng quang.
4. Hormone nào được ghép đôi *không đúng* với chức năng của nó?
a. auxin – kích thích sự sinh trưởng của thân thông qua sự kéo dài tế bào
b. cytokinin – khởi đầu sự chết tế bào theo chương trình
c. gibberellin – kích thích sự nảy mầm của hạt
d. acid abscisic – kích thích trạng thái ngủ của hạt
e. ethylene – ức chế sự kéo dài tế bào
5. Hormone giúp thực vật đáp ứng với khô hạn là
a. auxin. d. ethylene.
b. gibberellin. e. acid abscisic.
c. cytokinin.
6. Phân tử truyền tín hiệu cho sự ra hoa có thể được phóng thích sớm hơn bình thường trong một cây ngày dài được phơi ra với các chớp sáng của
a. ánh sáng đỏ xa trong đêm.
b. ánh sáng đỏ trong đêm.
c. ánh sáng đỏ được kế tiếp bằng ánh sáng đỏ xa trong đêm.
d. ánh sáng đỏ xa trong ngày.
e. ánh sáng đỏ trong ngày.
7. Nếu một cây ngày dài có một độ dài đêm tới hạn khoảng 9 giờ, chu kỳ 24 giờ nào sẽ cản trở sự ra hoa?
a. 16 giờ sáng/ 8 giờ tối
b. 14 giờ sáng/ 10 giờ tối
c. 15,5 giờ sáng/ 8,5 giờ tối
d. 4 giờ sáng/ 8 giờ tối/ 4 giờ sáng/ 8 giờ tối
e. 8 giờ sáng/ 8 giờ tối/ chớp ánh sáng/ 8 giờ tối
8. Nếu một nhà khoa học phát hiện ra thể đột biến của *Arabidopsis* mà không dự trữ tinh bột trong hạt, nhưng có sự uốn cong hướng trọng lực bình thường. Vậy khía cạnh nào về sự hiểu biết của chúng ta về tính hướng trọng lực sẽ cần phải được đánh giá lại?
a. vai trò của auxin trong tính hướng trọng lực
b. vai trò của calcium trong tính hướng trọng lực
c. vai trò của sỏi thăng bằng trong tính hướng trọng lực
d. vai trò của ánh sáng trong tính hướng trọng lực
e. vai trò về sự sinh trưởng phân hoá trong sự uốn cong hướng trọng lực
9. Thực vật có thể đáp ứng như thế nào với stress nhiệt nghiêm trọng?
a. nhờ định hướng lá để làm tăng sự làm mát do bay hơi nước
b. nhờ tạo ra ethylene giết một số tế bào vỏ và tạo ra các ống không khí để thông khí

- c. nhờ khởi đầu đáp ứng miễn dịch tập nhiễm toàn hệ thống cơ thể.
d. nhờ làm tăng tỷ lệ các acid béo không bão hoà trong các màng tế bào, làm giảm độ linh động của chúng.
e. nhờ tạo ra các protein sốc nhiệt để có thể bảo vệ các protein của cây khỏi biến tính.

10. Trong chống chịu tập nhiễm hệ thống toàn cơ thể, acid salicylic có thể
a. phá huỷ trực tiếp các tác nhân gây bệnh.
b. hoạt hoá sự bảo vệ trong toàn cây trước khi sự lây nhiễm lan tràn.
c. đóng lỗ khí, do đó ngăn chặn sự xâm nhập của các tác nhân gây bệnh.
d. hoạt hoá các protein sốc nhiệt.
e. hy sinh các mô bị lây nhiễm nhờ thủy phân tế bào.
11. **HÃY VẼ** Nêu rõ đáp ứng cho mỗi điều kiện nhờ vẽ cây mầm thẳng đứng hoặc một điều kiện với đáp ứng ba bước.

	Đối chứng	Cho thêm ethylene	Chất ức chế tổng hợp ethylene
Kiểu đại			
Không mất cảm ethylene (ein)			
Tạo ra quá mức ethylene (eto)			
Đáp ứng ba bước thường trực (ctr)			

Đáp án cho câu hỏi trắc nghiệm có trong Phụ lục A.

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

12. Đồng tiến hoá được định nghĩa như là sự tiến hoá các đặc điểm thích nghi có đi có lại giữa hai loài, sự thích nghi của loài này trong mối tương hỗ với loài khác. Trong ngữ cảnh này, hãy giải thích mối quan hệ đồng tiến hoá giữa một thực vật và một tác nhân gây bệnh không độc.

TÌM HIỂU KHOA HỌC

13. Một nhà sinh học thực vật quan sát thấy một mẫu hình đặc biệt khi một cây bụi nhiệt đới bị sâu bướm tấn công. Sau khi sâu bướm ăn lá, nó bỏ qua các lá lân cận và tấn công lá cách xa. Chỉ loại bỏ một lá không ngăn sâu bướm ăn các lá lân cận. Nhà sinh học cho rằng lá bị côn trùng làm tổn thương đã truyền hoá chất báo hiệu đến lá lân cận. Nhà nghiên cứu có thể kiểm tra giả thuyết này như thế nào?

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

14. Hãy mô tả cách thức ứng dụng những hiểu biết của chúng ta về các hệ điều khiển của thực vật trong nông nghiệp hoặc nghề làm vườn, nêu ba ví dụ.