

Cấu trúc, sinh trưởng và phát triển của thực vật

▲ Hình 35.1 Tại sao cây này lại có hai kiểu lá?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 35.1 Cơ thể thực vật có hệ thống thứ bậc các cơ quan, mô và tế bào
- 35.2 Mô phân sinh sinh ra tế bào cho các cơ quan mới
- 35.3 Sự sinh trưởng sơ cấp kéo dài rễ và thân
- 35.4 Sự sinh trưởng thứ cấp bổ sung vòng sinh trưởng trong thân và rễ ở cây gỗ
- 35.5 Sự sinh trưởng, phát sinh hình thái và biệt hoá tạo nên cơ thể thực vật

TỔNG QUAN

Thực vật mềm dẻo?

Mặc dù cây tiem liên hay rong lá ngò (*Cabomba caroliniana*) (Hình 35.1), là loại cây được dùng trong nhiều bể cá cảnh, hình ảnh ấn tượng nhất của nó là tính cực kỳ mềm dẻo trong phát triển – là khả năng thay đổi hình dạng của nó đáp ứng các điều kiện môi trường nơi sống. Những lá dưới nước có hình lông chim là một sự thích nghi bảo vệ lá khỏi bị hư hỏng do tính chống đỡ yếu ớt với sự chuyển động của nước. Trái lại những lá trên mặt nước thì lại là những cái phao giúp cho lá nổi lên. Cả hai kiểu lá đều có cùng tế bào y hệt nhau về mặt di truyền nhưng do môi trường khác nhau dẫn đến sự mở hoặc đóng các gene khác nhau trong quá trình phát triển của lá. Tính cực kỳ mềm dẻo của sự phát triển đó thường gặp nhiều ở thực vật hơn là ở động vật và có thể giúp bù trừ cho tính bất khả thi của thực vật thoát khỏi những điều kiện bất lợi bằng cách vận động.

Ngoài việc từng cây có các đáp ứng cấu trúc với những tín hiệu đặc biệt của môi trường, toàn bộ loài do chọn lọc tự nhiên đã tích lũy những sự thích nghi về hình thái, hoặc hình dạng ngoài, và ít thay đổi ở các cây trong loài đó. Ví dụ, hầu hết các loài xương rồng, bất kể môi trường sống nào đều có lá tiêu giảm rất mạnh – thành gai – còn thân thì lại là cơ quan quang hợp chủ yếu. Sự thích nghi như thế về hình thái lá làm tăng thêm sự sống sót và sự thành đạt sinh sản của cây xương rồng bởi vì với bề mặt lá giảm bớt thì những cây ở sa mạc này ít bị mất nước.

Cả hai yếu tố di truyền và môi trường đều ảnh hưởng tới hình dạng ở thực vật và động vật nhưng hiệu ứng môi trường là lớn hơn ở thực vật. Bởi vậy, thực vật thường biến đổi nhiều trong loài hơn so với động vật. Ví dụ, tất cả sư tử đều có bốn chân và có cùng một kích thước khi trưởng thành. Trái lại những cây bạch quả thì lại khác nhau rất lớn về số lượng, kích thước và vị trí của rễ, cành và lá của chúng. Không có khả năng chuyển động, thực vật phải thích nghi với môi trường sống theo các cách khác nhau. Bởi vậy hình thái của thực vật là vấn đề trung tâm để hiểu được thực vật cạnh tranh như thế nào.

Chương này tập trung vào việc cơ thể thực vật được hình thành như thế nào, làm nền tảng cho những vấn đề còn lại của phần này về sinh học thực vật. Chương 29 và 30 đã mô tả sự tiến hoá và các đặc tính của thực vật không mạch, thực vật có mạch không hạt, hạt trần và hạt kín (thực vật có hoa). Ở đây, tại phần Sáu chúng ta tập trung chủ yếu vào thực vật có mạch – đặc biệt là thực vật hạt kín bởi vì thực vật hạt kín chiếm tới gần 90% các loài thực vật và rất quan trọng cho con người. Vì dân số thế giới tăng, sự cần thiết chưa bao giờ lớn như vậy về thực vật để cung cấp lương thực, chất đốt, sợi, thuốc, gỗ làm nhà, giấy, càng làm tăng thêm sự quan trọng của sự hiểu biết thực vật sinh trưởng và phát triển như thế nào.

KHÁI NIỆM 35.1

Cơ thể thực vật có hệ thống thứ bậc các cơ quan, mô và tế bào

Thực vật cũng giống như hầu hết các động vật có các cơ quan gồm các mô khác nhau và các mô đến lượt lại gồm tế bào các kiểu khác nhau. Mô là một nhóm tế bào có chung chức năng, chung cấu trúc hoặc cả hai. Một cơ quan gồm một số kiểu mô cùng thực hiện những chức năng riêng biệt. Khi xem xét trình tự thứ bậc của các cơ quan, mô và tế bào thực vật, chúng ta bắt đầu với các cơ quan vì rằng các cơ quan là quen thuộc nhất và là những cấu trúc của thực vật dễ quan sát. Khi bạn học về hệ thống thứ bậc trong cấu trúc của thực vật thì cần nhớ rằng chọn lọc tự nhiên đã tạo nên các dạng thực vật về mọi mức độ tổ chức phù hợp với chức năng của cây như thế nào.

Ba cơ quan cơ bản của thực vật là: rễ, thân và lá

Hình thái cơ bản của hầu hết thực vật có mạch phản ánh lịch sử tiến hoá của chúng như là những sinh vật sống trên cạn, sống và khai thác tài nguyên từ hai môi trường rất khác nhau – dưới đất và phía trên mặt đất. Thực vật cần hấp thụ nước và các chất khoáng từ dưới mặt đất còn CO_2 và ánh sáng từ trên mặt đất. Khả năng tìm kiếm được những nguồn đó phát sinh từ sự tiến hoá của ba cơ quan cơ bản là rễ, thân và lá. Những cơ quan này tạo thành hệ rễ và hệ chồi thân gồm thân và lá (**Hình 35.2**). Trừ một số ít ngoại lệ, thực vật hạt kín và những thực vật có mạch khác cần có đầy đủ cả hai hệ để tồn tại. Rễ là cơ quan điển hình không quang hợp và sẽ chết nếu không có các sản phẩm quang hợp như đường và các chất carbohydrate khác được tạo ra trong quá trình quang hợp được đưa đến từ hệ chồi thân. Ngược lại hệ chồi thân lại phụ thuộc nước và chất khoáng do rễ hấp thụ từ đất.

Sự sinh trưởng dinh dưỡng là sự tạo ra lá, thân và rễ không sinh sản – chỉ là một giai đoạn trong đời sống của thực vật. Nhiều cây cũng có sự sinh trưởng sinh sản. Ở thực vật hạt kín chồi sinh sản mang hoa, hoa gồm các lá biến thái mạnh cho sự sinh sản hữu tính. Phần cuối của chương này chúng ta sẽ thảo luận việc chuyển tiếp từ

sự hình thành chồi dinh dưỡng tới sự hình thành chồi sinh sản.

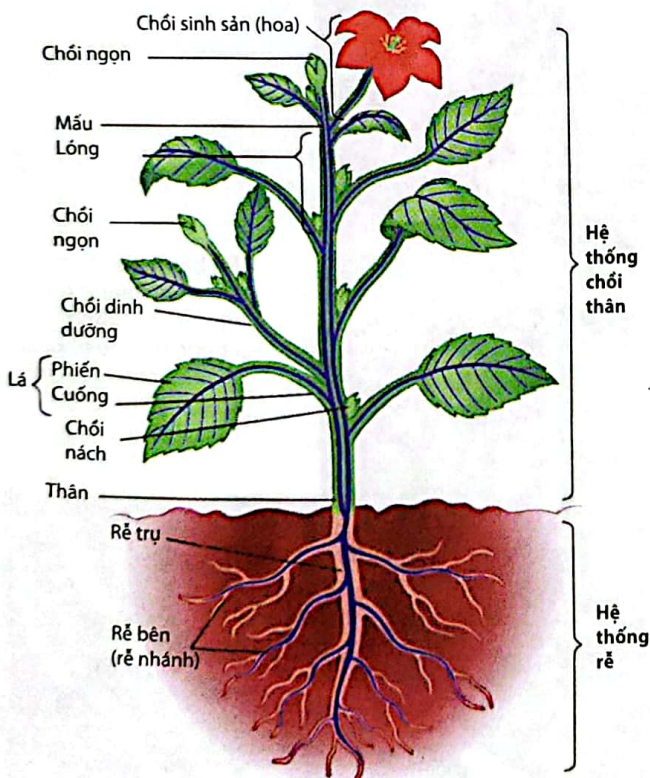
Trong việc mô tả các cơ quan chúng ta sẽ đề cập những ví dụ chủ yếu từ hai nhóm chính của thực vật hạt kín là một lá mầm và hai lá mầm thực (xem Hình 30.13).

RỄ

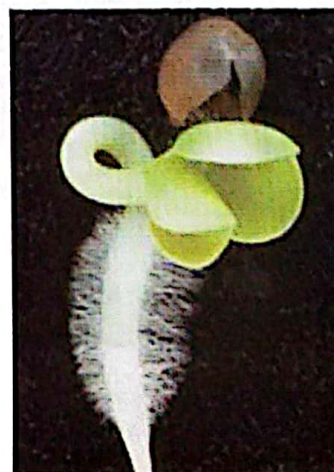
Rễ là một cơ quan đa bào, dính bám cây có mạch vào đất, hấp thụ các chất khoáng và nước và thường tích lũy các chất carbohydrate. Hầu hết thực vật hai lá mầm thực và hạt trần có hệ rễ trụ, gồm một rễ chính mọc thẳng là rễ trụ, là rễ phát triển từ rễ phôi. Rễ trụ sinh ra các rễ bên, cũng còn được gọi là rễ nhánh (xem Hình 35.2). Ở nhiều cây hạt kín rễ trụ tích lũy đường và bột để cho cây tiêu thụ trong thời kỳ ra hoa và kết quả. Vào mùa này rễ trụ của những cây như cà rốt, củ cải, củ cải đường được thu hoạch trước khi những cây này có hoa. Hệ rễ trụ thường xuyên sâu và do đó thích nghi tốt với đất sâu, nơi nước trong đất không giữ trên bề mặt.

Ở thực vật có mạch không hạt và hầu hết cây một lá mầm như các cây họ lúa thì rễ phôi chết và vì vậy không sinh ra rễ chính. Vì vậy, có nhiều rễ nhỏ phát triển từ thân. Những rễ như thế được gọi là rễ phụ (adventitious từ tiếng Latin *adventicus* là xa lạ, không liên quan), là thuật ngữ mô tả một cơ quan mọc ra ở nơi không nhất định như các rễ sinh ra từ thân hoặc lá. Mỗi rễ con đó hình thành nên những rễ bên của nó. Kết quả là một hệ rễ chùm – một đám rễ thường là mỏng dần ra ở dưới mặt đất, không có rễ làm chức năng như rễ chính (xem Hình 30.13). Hệ rễ chùm thường không xuyên sâu và do đó thích nghi tốt nhất với đất nông hoặc những miền nơi mưa nhỏ và không gây ẩm nhiều dưới lớp bề mặt. Phần lớn các cây họ Lúa có hệ rễ cạn, tập trung thành một lớp đất trên vài centimet. Vì những rễ này ăn nông giữ cho lớp trên của đất, mà những cây cỏ lúa làm thành lớp che phủ đất tuyệt vời để chống lại sự xói mòn.

Dù cho cả hệ thống rễ giúp neo dính cây, ở phần lớn cây sự hấp thụ nước và chất khoáng thực hiện chủ yếu ở gần phần ngọn của rễ, nơi có rất nhiều những lông rễ mảnh mai làm tăng bề mặt của rễ một cách đáng kể (**Hình 35.3**). Lông rễ sống ngắn ngủi và thường xuyên



▲ **Hình 35.2 Khái quát về một thực vật có hoa.** Cơ thể thực vật được chia thành hệ rễ và hệ chồi thân được nối với nhau bởi mô dẫn (các dải màu đỏ nâu trong sơ đồ này) liên tục trong suốt cây. Cây này thể hiện một cây hai lá mầm thực điển hình.



◀ **Hình 35.3 Lông rễ của cây mầm củ cải.** Lông rễ mọc ra hàng nghìn cái ngay sau đỉnh của mỗi rễ. Do sự phát triển của bề mặt rễ mà lông rễ làm tăng mạnh sự hấp thụ nước và chất khoáng từ đất.

được thay thế. Một lông rễ là một phần kéo dài hình ống, nhỏ của tế bào biểu bì rễ. Đỉnh nhâm với rễ bên là một cơ quan đa bào. Mặc dù diện tích bề mặt lớn như vậy, lông rễ không giống với rễ bên, góp phần rất ít cho việc neo dính cây. Chức năng chính của chúng là hấp thụ.

Nhiều cây có rễ biến thái (**Hình 35.4**). Một số trong đó sinh ra từ rễ, số khác là rễ phụ, phát triển từ thân hoặc

trong một số ít trường hợp từ lá. Một số rễ biến thái giúp chống đỡ và neo dính cây, trong khi đó những rễ khác lại tích lũy nước và chất dinh dưỡng hoặc hấp thụ oxygen từ không khí.

Thân

Thân là một cơ quan gồm một hệ thống nối tiếp của các mấu, là những điểm mà tại đây các lá được dính vào và lóng là các đoạn thân ở giữa các mấu (xem Hình 35.2). Ở góc trên (nách) tạo thành bởi một lá và thân là một chồi nách, là một cấu trúc hình thành nên chồi bên mà thường được gọi là cành. Phần lớn chồi nách của những chồi non là chồi ngủ (không sinh trưởng). Như vậy, sự kéo dài của chồi non thường tập trung gần phía đỉnh chồi, nơi gồm chồi ngọn hoặc chồi tận cùng với sự phát triển của lá và hàng loạt các mấu và lóng dính chặt vào nhau.

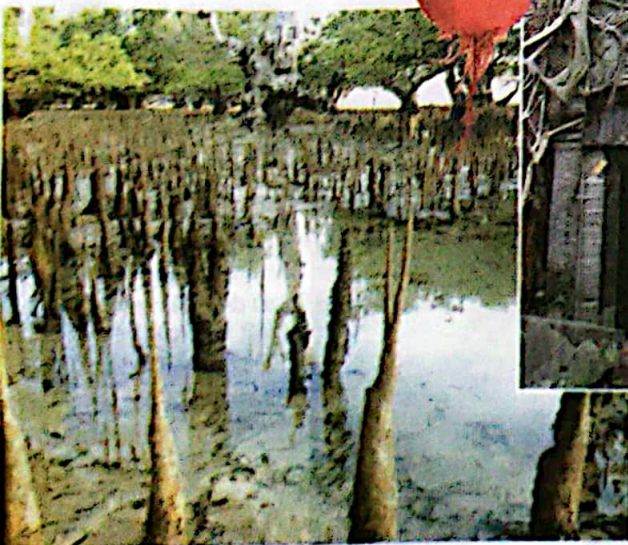
Chồi nách gắn với chồi ngọn, một phần là do đáp ứng với trạng thái ngủ của chồi. Sự kìm hãm chồi nách do chồi ngọn được gọi là **ưu thế ngọn**. Do tập trung nguồn

▼ Hình 35.4 Rễ biến thái.

▼ **Rễ chống.** Rễ không khí ở cây ngô là ví dụ về rễ chống, gọi như thế bởi vì nó chống cho cây cao, nặng trên đầu. Tất cả rễ của cây ngô trưởng thành là rễ phụ sau khi các rễ đầu tiên đã chết. Các rễ mới nhú thể hiện ở đây về sau sẽ đâm xuống đất.



▶ **Rễ dự trữ.** Nhiều cây như cây củ cải đỏ tích lũy chất dinh dưỡng và nước trong rễ của chúng.



▲ **Rễ hô hấp.** Cũng là rễ không khí được sinh ra ở những cây gỗ như những cây rừng ngập mặn sống ở vùng đầm triều. Những rễ này thoát lên khỏi mặt nước cho hệ rễ nhận được oxygen mà không có được ở lớp bùn dày dưới nước.

▼ **Rễ khí sinh "bóp cổ".** Hạt của cây si bóp cổ nảy mầm trên cành những cây gỗ cao của loài khác và mọc ra rất nhiều rễ không khí hướng xuống đất. Những rễ giống như con rắn này dần dần bao quanh cây chủ và vật đáng thương như cái miếu tàn ở Campuchia này, cây chủ chết do sự che bóng bởi lá cây si.



▼ **Rễ bệnh.** Rễ không khí trông giống như những trụ tường chống đỡ cho những thân cây cao của một số cây gỗ nhiệt đới như ở cây bông gòn này ở Trung Mỹ.

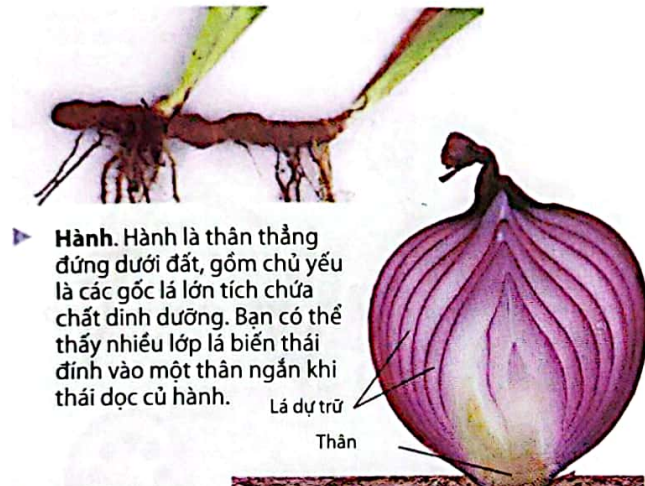


lực cho sự kéo dài, nên sự tiến hoá thích nghi của ưu thế ngọn làm tăng sự vươn trải cây ra ánh sáng. Nếu một con vật ăn phần ngọn chồi hoặc nếu như sự che bóng gây cho ánh sáng mạnh hơn ở phía bên của cây hơn là trực tiếp từ trên, thì chồi nách thức giấc ngủ và chồi bắt đầu phát triển. Một chồi nách phát triển cho ra cành bên với đầy đủ chồi ngọn, lá và chồi nách của nó. Cắt bỏ chồi ngọn thường kích thích sự sinh trưởng của chồi nách, kết quả có nhiều cành bên hơn. Thế cho nên việc tỉa các cây gỗ và cây bụi và bấm ngọn các cây cảnh sẽ làm cho nó thành cây thấp hơn.

Một số cây, thân có thêm các chức năng như dự trữ chất dinh dưỡng và sinh sản vô tính. Những thân biến thái như thế bao gồm thân ngầm, hành, thân bò và củ và thường dễ nhầm với rễ (**Hình 35.5**).

▼ Hình 35.5 Thân biến thái.

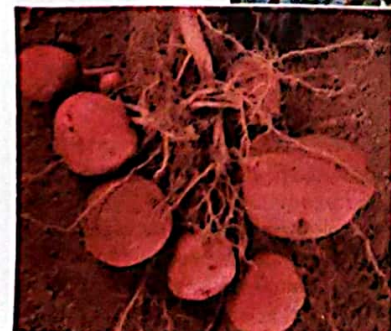
- ▶ **Thân rễ.** Gốc thân cây lưỡi đồng là một ví dụ về thân rễ, là thân nằm ngang mọc ngay sát dưới bề mặt đất. Các thân thẳng đứng mọc lên từ các chồi nách trên thân rễ.



- ▶ **Hành.** Hành là thân thẳng đứng dưới đất, gồm chủ yếu là các gốc lá lớn tích chứa chất dinh dưỡng. Bạn có thể thấy nhiều lớp lá biến thái dính vào một thân ngắn khi thái dọc củ hành.

Lá dự trữ
Thân

- ▶ **Thân bò.** Đây là cây dâu tây, thân bò là thân nằm ngang, mọc theo mặt đất. Những "thân bò" này có thể giúp cây sinh sản vô tính khi những cây con sinh ra ở các mấu dọc theo thân bò.



- ▶ **Củ.** Củ như củ khoai tây đỏ này là phần tận cùng phát triển của thân rễ hoặc thân bò chuyên hoá để tích chứa chất dinh dưỡng. "Mắt" là cụm của các chồi nách tại các mấu.

Lá

Ở hầu hết thực vật có mạch, lá là cơ quan quang hợp chính, mặc dù thân có màu lục cũng quang hợp. Lá thay đổi rất nhiều về hình dạng, nhưng nhìn chung lá gồm một phiến dẹp và một cuống, cuống lá nối lá với thân tại mấu (xem Hình 35.2). Cây họ lúa và nhiều cây một lá mầm khác, không có cuống lá; thay vì gốc lá hình thành nên một bẹ lá ôm lấy thân.

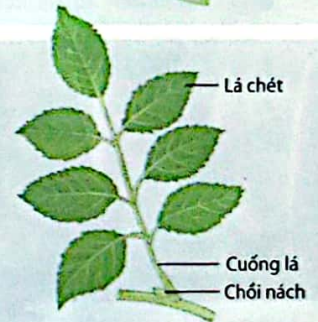
Thực vật một lá mầm và hai lá mầm thực khác nhau về cách sắp xếp các gân, tức là mô dẫn trong lá. Hầu hết cây một lá mầm có gân lớn chạy song song theo chiều dài của phiến. Cây hai lá mầm thực thường có mạng phân nhánh của các gân chính (xem Hình 30.13).

Khi định loại thực vật hạt kín, dựa theo cấu trúc, các nhà phân loại học dựa chủ yếu vào hình thái hoa, nhưng họ cũng còn dùng cả các dạng khác nhau về hình thái lá như hình dạng lá, kiểu phân nhánh của gân và sự phân bố trong không gian của lá. **Hình 35.6** minh hoạ sự khác nhau về hình dạng lá: lá đơn và lá kép. Nhiều lá rất lớn

- (a) **Lá đơn.** Lá đơn có một phiến, không phân chia. Một số lá đơn có các thùy phát triển sâu.



- (b) **Lá kép.** Ở lá kép, phiến lá gồm nhiều lá chết. Chú ý là lá chết không có chồi nách ở gốc của nó.



- (c) **Lá kép hai lần.** Ở lá kép hai lần mỗi lá chết được phân thành các lá chết nhỏ hơn.



▲ **Hình 35.6 Lá đơn so với lá kép.** Ta có thể phân biệt lá đơn và lá kép bằng cách nhìn vào chồi nách. Lá có chồi nách, còn lá chết thì không.

là những lá kép hoặc lá kép hai lần. Sự thích nghi về cấu trúc này có thể làm cho các lá kép chịu được gió mạnh mà không bị rách. Lá kép cũng có thể làm hạn chế một số tác nhân bệnh (các sinh vật gây bệnh và virus) do chỉ lấy nhiễm vào lá theo từng lá chết đơn chứ không lây lan trên toàn lá.

Hầu hết mọi thứ lá đều chuyên hoá cho quang hợp. Tuy nhiên, một số loài có lá thích nghi cho phép chúng hoàn thành những chức năng phụ như chống đỡ, bảo vệ, dự trữ và sinh sản (Hình 35.7).

▼ Hình 35.7 Lá biến thái

▶ **Tua cuốn.** Tua cuốn, nhờ nó mà cây đậu hoa có thể leo lên giàn đỡ, là lá biến thái. Sau khi "bám" được vào dàn thì tua cuốn tạo nên một vòng xoắn để giữ cây chặt hơn vào dàn đỡ. Tua cuốn là lá biến thái điển hình nhưng có một số tua cuốn là thân biến thái như ở cây nho.

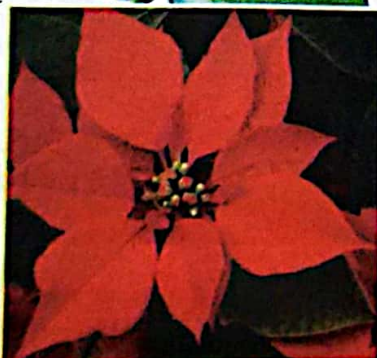


▶ **Gai.** Gai xương rồng ở cây xương rồng bà này thực chất là lá; quang hợp được thực hiện bởi thân mọng, màu lục.



▶ **Lá dự trữ.** Phần lớn các cây mọng nước như cây họ Phiên hạnh này, có lá biến thái để tích trữ nước.

▶ **Lá sinh sản.** Lá của một số cây mọng nước như cây thuốc đầu Kalanchoe daigremontiana, sinh ra những cây con phụ khi rơi khỏi lá xuống thì mọc rễ vào đất.

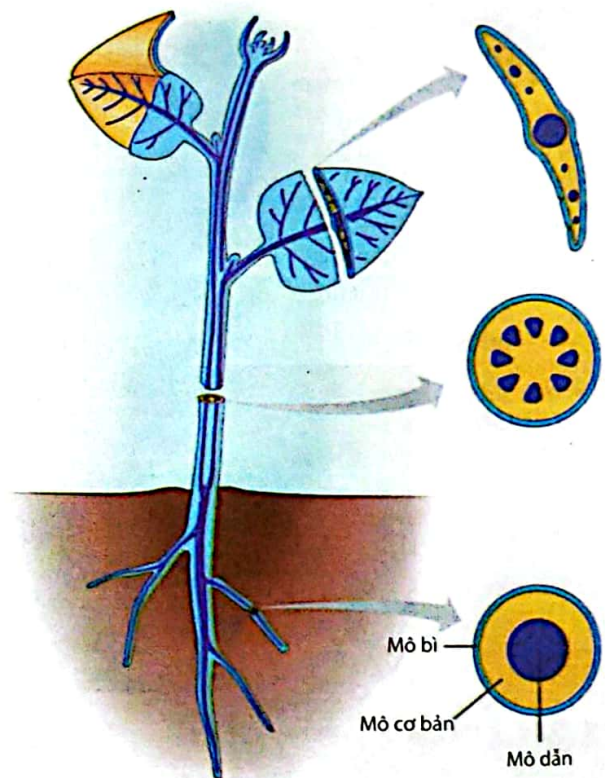


▶ **Lá hoa.** Thường dễ nhầm với cánh tràng, các phần màu đỏ của cây trạng nguyên thực chất là lá biến thái được gọi là lá hoa (hay lá bắc) bao quanh lấy một nhóm hoa. Lá có màu sáng chói như thế này để thu hút các con vật thụ phấn.

Mô bì, mô dẫn và mô cơ bản

Mỗi cơ quan của cây – rễ, thân hoặc lá – đều có các mô bì, mô dẫn và mô cơ bản. Mỗi một trong số ba loại mô này tạo nên hệ thống mô, là một đơn vị chức năng liên kết mọi cơ quan của cây. Mặc dù mỗi một hệ thống mô là liên tục trong cây, nhưng các đặc tính chuyên hoá của các mô và mối liên kết trong cơ thể với nhau là thay đổi ở các cơ quan khác nhau (Hình 35.8).

Hệ thống mô bì là lớp che phủ bên ngoài của cây. Giống như da chúng ta, hệ thống mô bì của thực vật tạo nên lớp đầu tiên bảo vệ chống lại tác hại vật lý và các tác nhân gây bệnh. Ở những cây không phải cây gỗ, đó thường là một mô đơn được gọi là biểu bì, lớp các tế bào dính chặt với nhau. Ở lá và phần lớn thân có cuticle là lớp sáp phủ trên bề mặt biểu bì giúp ngăn cản sự thoát hơi nước. Ở các cây gỗ, mô che chở được gọi là chu bì thay thế cho biểu bì ở các phần già của thân và rễ. Cần nói thêm rằng, để bảo vệ cây khỏi mất nước và khỏi mắc bệnh, biểu bì còn có những đặc tính chuyên hoá trong mỗi cơ quan. Ví dụ, lông rễ là phần kéo dài của tế bào biểu bì nơi gần đầu tận cùng của rễ. Lông, những phần lồi ra giống như lông rễ của biểu bì thân làm giảm sự mất nước và phản xạ ánh sáng thừa. Lông cũng có thể giúp bảo vệ, chống lại các côn trùng bằng cách tạo rào cản



▲ **Hình 35.8 Ba hệ thống mô.** Hệ thống mô bì (màu xanh) cung cấp lớp bảo vệ cho toàn bộ cơ thể cây. Hệ thống mô dẫn (màu tím) dẫn truyền các chất khoáng giữa hệ thống rễ và thân và cũng liên tục xuyên suốt cây nhưng sắp xếp khác nhau ở từng cơ quan. Hệ thống mô cơ bản (màu vàng) có nhiệm vụ cho phần lớn chức năng trao đổi chất của thực vật, nằm giữa mô bì và mô dẫn trong từng cơ quan.

hoặc do tiết ra các chất lỏng dính và các hợp chất độc. Ví dụ, lông của lá cây thorn như cây bạc hà tiết ra chất dầu để bảo vệ cây khỏi các con vật ăn cỏ và bệnh. **Hình 35.9** mô tả một nghiên cứu về mối quan hệ giữa mật độ lông trên quả đậu tương và sự phá hoại của bọ cánh cứng.

▼ Hình 35.9 Tìm hiểu

Có phải lông ở quả đậu tương chống lại vật ăn cỏ?

THÍ NGHIỆM Bọ cánh cứng lá đậu (*Cerotoma trifurcata*) ăn quả đậu đang lớn, làm cho quả có sẹo và giảm chất lượng hạt. W. K. Lam và L. P. Pedigo ở Trường Đại học Purdue đã nghiên cứu những lông cứng trên quả đậu tương (*Glycine max*) có chống lại các con bọ này hay không. Các nhà nghiên cứu đặt những con bọ đang đói trong các túi vải muslin và buộc các túi bao quanh các quả đậu của các cây liên kế có quả với độ phủ lông khác nhau. Số quả bị hỏng được ghi nhận sau 24 giờ.



KẾT QUẢ Bọ cánh cứng phá hỏng rất ít quả đậu có lông dày đặc so với các kiểu quả khác.



KẾT LUẬN Lông ở quả đậu tương chống lại sự phá hoại của bọ cánh cứng.

NGUỒN W. F. Lam and L. P. Pedigo, Effect of trichome density on soybean pod feeding by adult bean leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae), *Journal of Economic Entomology* 94(6): 1459-1463(2001).

ĐIỀU GÌ NẾU? Lông của quả đậu ở phần lớn các giống đậu tương có màu trắng, nhưng một số giống có lông màu hung. Giả sử rằng hiệu ứng của mật độ lông đối với sự gặm ăn của bọ cánh cứng được quan sát chỉ có ở các giống có lông màu hung. Vậy sự phát hiện đó có thể gợi lên điều gì về cách những lông này chống lại các con bọ cánh cứng như ra sao?

Hệ thống mô dẫn thực hiện sự vận chuyển đường dài các chất, giữa rễ và hệ thống chồi thân. Có hai kiểu mô dẫn là xylem và phloem. Xylem dẫn truyền nước và các chất khoáng hoà tan đi lên từ rễ tới các chồi thân. Phloem vận chuyển đường, các sản phẩm của quang hợp từ nơi chúng được tạo ra (thường là lá) tới nơi chúng được dùng đến – thường là rễ và những nơi đang sinh trưởng như lá và quả đang phát triển. Mô dẫn của rễ hoặc thân được gọi chung là trụ (gốc chữ Hy Lạp “pillar” là cột, trụ). Cách sắp xếp của trụ thay đổi tùy thuộc loài và cơ quan. Ví dụ, ở thực vật hạt kín trụ của rễ là một trụ dẫn trung tâm rắn chắc của xylem và phloem, trong khi trụ của thân và lá lại gồm các bó mạch là những dải tách rời nhau của xylem và phloem (xem Hình 35.8). Cả xylem và phloem đều gồm những kiểu tế bào khác nhau, có những tế bào chuyên hoá cao cho sự vận chuyển và chống đỡ.

Mô không phải là mô bì, chẳng phải là mô dẫn là thành phần của hệ thống mô cơ bản. Mô cơ bản nằm trong mô dẫn là tuỷ và phần mô cơ bản nằm ngoài mô dẫn được gọi là vỏ. Hệ thống mô cơ bản không phải là cái nền lấp chỗ trống. Mô này bao gồm các tế bào khác nhau chuyên hoá với các chức năng như dự trữ, quang hợp và chống đỡ.

Các loại tế bào phổ biến ở thực vật

Như mọi sinh vật đa bào, thực vật được đặc trưng bởi sự phân hoá tế bào, sự chuyên hoá tế bào về cấu trúc và chức năng. Sự phân hoá tế bào có thể kéo theo sự thay đổi cả tế bào chất và các bào quan và cả trong thành tế bào.

Hình 35.10 ở trang sau sẽ tập trung vào các kiểu chính của tế bào thực vật: tế bào mô mềm, tế bào mô dày, tế bào mô cứng, tế bào dẫn nước của xylem và tế bào dẫn chất đường của phloem. Cần chú ý rằng sự thích nghi về cấu trúc trong các tế bào khác nhau tạo cho chúng các chức năng chuyên biệt. Bạn cũng có thể xem lại Hình 6.9 và 6.28 về cấu trúc cơ bản của tế bào thực vật.

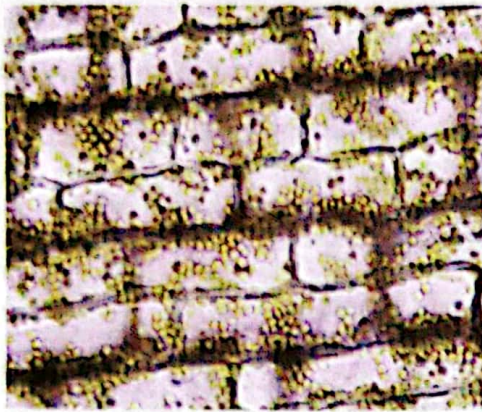
KIỂM TRA KHÁI NIỆM 35.1

1. Hệ thống mô dẫn tạo cho lá và rễ phối hợp hoạt động trong hỗ trợ sinh trưởng và phát triển của toàn bộ cây như thế nào?
2. Khi bạn ăn những thứ sau tức là bạn đã tiêu thụ những cấu trúc nào? (a) cải brussel; (b) cần tây; (c) hành; (d) củ cà rốt.
3. Nêu đặc trưng về chức năng của mỗi một trong ba hệ thống mô ở lá.
4. Mô tả ít nhất ba sự chuyên hoá trong các cơ quan thực vật và tế bào thực vật thích nghi với đời sống trên cạn.
5. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu như con người là quang tự dưỡng, chế tạo thức ăn bằng cách lấy năng lượng ánh sáng để quang hợp thì cấu tạo con người chúng ta sẽ như khác đi như thế nào?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Khảo sát Các ví dụ về tế bào thực vật đã biệt hoá

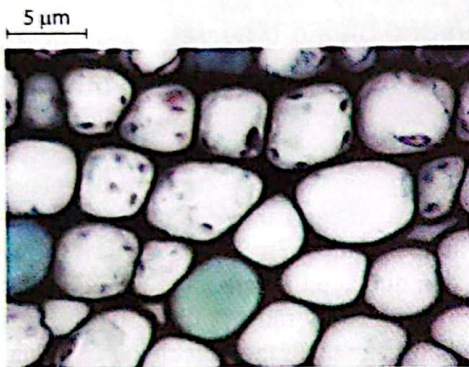
Tế bào mô mềm



Tế bào mô mềm ở lá cây *Elodea* với các hạt lục lạp (LM) 60 μm

Tế bào mô mềm trưởng thành có thành tế bào sơ cấp tương đối mỏng và mềm dẻo, phần lớn không có thành thứ cấp. (Xem Hình 6.28 để ôn lại thành tế bào sơ cấp và thứ cấp.) Lúc trưởng thành tế bào mô mềm thường có một không bào lớn. Các sơ đồ về tế bào thực vật “điển hình” thường dùng mô tả tế bào mô mềm vì đó là những tế bào ít chuyên hoá nhất về cấu tạo. Tế bào mô mềm tiến hành phần lớn các chức năng trao đổi chất của cây, tổng hợp và tích lũy các sản phẩm hữu cơ khác nhau. Ví dụ, quang hợp tiến hành trong lục lạp của tế bào mô mềm ở lá. Một số tế bào mô mềm trong thân và rễ có các lục lạp không màu tích lũy tinh bột. Mô mọng nước ở nhiều loại quả, chủ yếu là tế bào mô mềm. Hầu hết tế bào mô mềm có khả năng phân chia và phân hoá thành các kiểu khác của tế bào thực vật trong các điều kiện đặc biệt – ví như khi khôi phục lại vết thương. Các nhà khoa học, thậm chí có thể cho phát triển một cây trọn vẹn từ một tế bào mô mềm đơn độc.

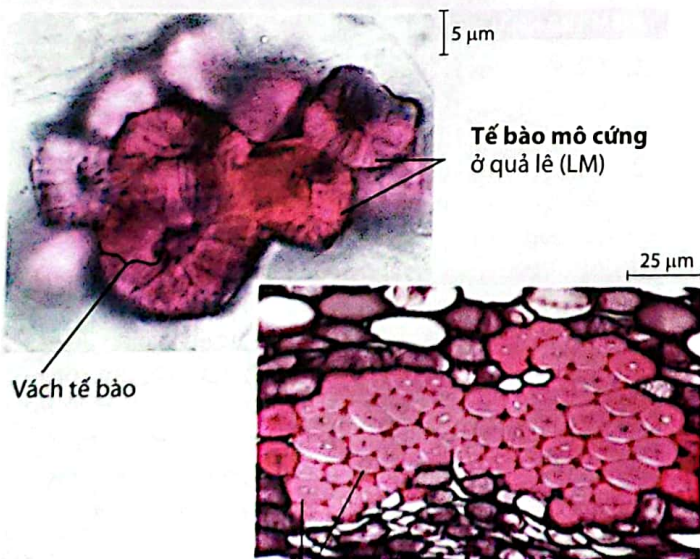
Tế bào mô dày



Tế bào mô dày (ở thân *Helianthus*) (LM)

Tế bào mô dày tập hợp lại thành từng dải hay hình trụ, giúp chống đỡ các phần còn non của chồi thân cây. Tế bào mô dày có thành sơ cấp dày hơn tế bào mô mềm dù cho thành dày không đều. Thân non và cuống lá thường có các dải tế bào mô dày ngay sát dưới mô bì (ví dụ, các “thớ” ở cọng rau cần tây là cuống lá). Tế bào mô dày không có thành thứ cấp và lignin, tác nhân làm cứng không có trong thành sơ cấp của chúng. Tuy thế, những tế bào này cung cấp sức chống đỡ dẻo dai, không kìm hãm sự sinh trưởng. Lúc trưởng thành tế bào mô dày là những tế bào sống và rất mềm dẻo, kéo dài ra cùng với thân và lá mà mô này nâng đỡ – khác với tế bào mô cứng mà chúng ta sẽ nói tới sau đây.

Tế bào mô cứng



Cũng giữ chức năng chống đỡ trong cây, nhưng với thành thứ cấp dày và thường được tăng cường bởi chất lignin, tế bào mô cứng là cứng rắn hơn tế bào mô dày. Tế bào mô cứng trưởng thành không kéo dài được và những tế bào này sinh ra ở những vùng của cây đã dừng sự sinh trưởng về chiều dài. Tế bào mô cứng cũng được chuyên hoá để chống đỡ mà phần lớn làm chức năng khi đã chết ở trạng thái trưởng thành, nhưng các tế bào đó đã tạo nên thành thứ cấp trước khi chất nguyên sinh (phần sống của tế bào) chết. Thành tế bào cứng được giữ như một “bộ xương” chống đỡ cho cây, trong một số trường hợp đến hàng trăm năm.

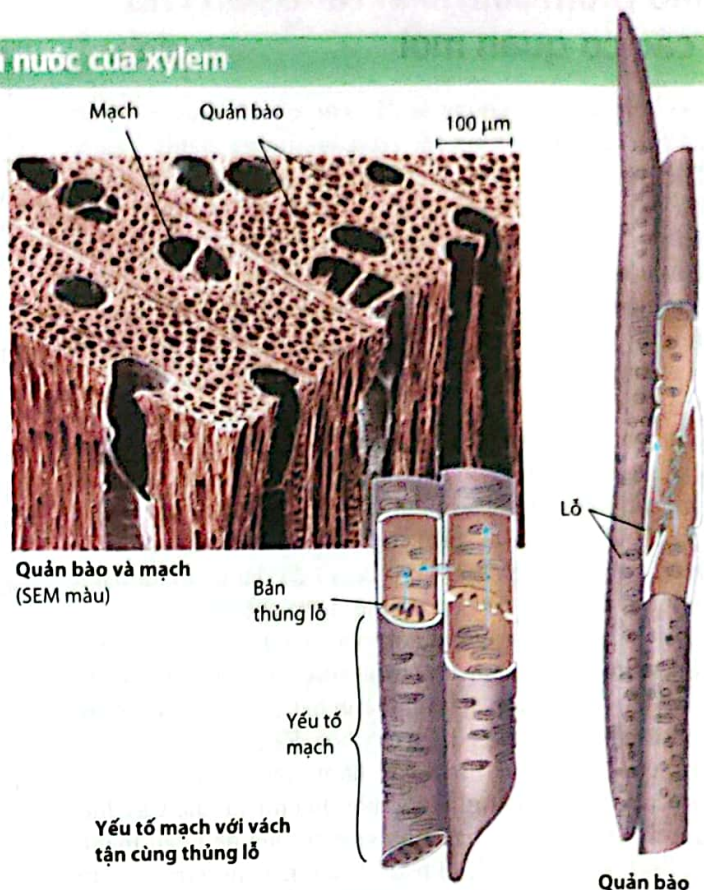
Có hai kiểu tế bào mô cứng được biết là thể cứng (sclereid) và sợi là chuyên hoá hoàn toàn cho sự chống đỡ và sự vững chắc. Thể cứng ngắn hơn sợi và hình dạng không đồng đều, có thành thứ cấp hoá gỗ dày. Thể cứng cũng làm cho vỏ quả hạch và vỏ hạt thêm cứng và tạo cát trong quả lê. Sợi thường xếp thành dòng, dài, mảnh và nhọn đầu. Một số sợi được dùng trong thương mại như sợi gai dầu được dùng để làm dây thừng, sợi cây lanh để dệt vải lanh.

Tế bào dẫn nước của xylem

Có hai kiểu tế bào dẫn nước là **quản bào** và **yếu tố mạch**, đó là những tế bào hình ống kéo dài, có chức năng đẩy đủ khi đã chết. Quản bào có trong xylem của gần như toàn bộ thực vật có mạch. Ngoài quản bào, hầu hết thực vật hạt kín cũng như một số ít cây hạt trần và một số ít thực vật có mạch không hạt cũng có các yếu tố mạch. Khi một tế bào chất sống của quản bào hoặc yếu tố mạch bị phân huỷ, thành tế bào dày còn lại tạo nên một ống dẫn không sống qua đó nước có thể lưu thông. Thành thứ cấp của quản bào và yếu tố mạch thường bị ngắt quãng bởi các lỗ, đó là những vùng mỏng hơn, nơi chỉ có thành sơ cấp (xem Hình 6.28 để xem lại thành sơ cấp và thứ cấp). Nước có thể chuyển vận sang phía bên giữa các tế bào cạnh nhau qua các lỗ.

Quản bào dài, thành mỏng, tận cùng nhọn. Nước chuyển từ tế bào này sang tế bào khác chủ yếu qua các lỗ, nơi không có thành thứ cấp dày cắt qua. Thành thứ cấp của quản bào hoá cứng với lignin, chất ngăn cản sự gãy do sức nén của sự chuyển vận nước cũng như cung cấp thêm sự chống đỡ.

Yếu tố mạch thường rộng hơn, ngắn hơn, thành dày hơn và ít nhọn đầu hơn quản bào. Các yếu tố nối các đầu tận cùng với nhau tạo nên những ống dẫn nhỏ được gọi là **mạch**. Thành tận cùng của các yếu tố mạch có bản thủng lỗ để cho nước lưu thông tự do trong suốt mạch.



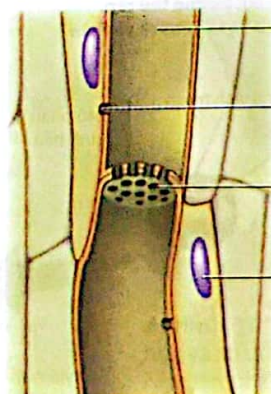
Tế bào dẫn truyền đường của Phloem

Khác với các tế bào dẫn nước của xylem, các tế bào dẫn truyền đường của phloem là tế bào sống có chức năng khi ở trạng thái trưởng thành. Ở thực vật có mạch không hạt và hạt trần, đường và các chất dinh dưỡng hữu cơ khác được vận chuyển theo những tế bào dài, hẹp được gọi là tế bào rây. Trong phloem của thực vật hạt kín các chất dinh dưỡng được vận chuyển theo các ống rây, là chuỗi các tế bào được gọi là **yếu tố ống rây**, hay là thành phần ống rây.

Mặc dù ở trạng thái sống, nhưng yếu tố ống rây không có nhân, ribosome, không bào rõ rệt và bộ khung xương. Sự tiêu giảm đó trong tế bào chất cho phép các chất dinh dưỡng chuyển vận dễ dàng qua tế bào. Thành tận cùng giữa các yếu tố ống rây được gọi là **phiến rây**, có các lỗ hỗ trợ cho sự di chuyển của dòng dịch bào từ tế bào này sang tế bào khác theo ống rây. Bên cạnh yếu tố ống rây là các tế bào không dẫn truyền được gọi là **tế bào kèm**, được liên kết với yếu tố ống rây bởi nhiều kênh nhỏ, là các cấu sinh chất (xem Hình 6.28). Nhân và ribosom của tế bào kèm không chỉ được dùng cho chính nó mà cả cho yếu tố ống rây bên cạnh. Ở một số cây, tế bào kèm trong lá cũng giúp tải đường tới các yếu tố ống rây để từ đây chuyển đường tới các phần khác của cây.

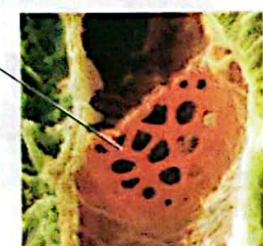
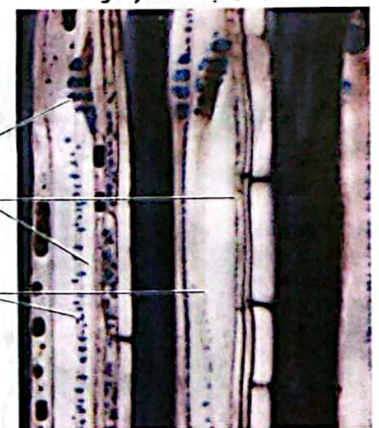


Yếu tố ống rây (bên trái) và tế bào kèm: bản cắt ngang (TEM)



Yếu tố ống rây: nhìn dọc

Yếu tố ống rây: nhìn dọc (LM)



Phiến rây với các lỗ (SEM)

Mô phân sinh sinh ra tế bào cho các cơ quan mới

Cho đến bây giờ chúng ta đã xem xét cấu trúc và vị trí các mô và tế bào trong các cơ quan trưởng thành. Các tổ chức đó đã hình thành như thế nào? Sự khác nhau chính yếu giữa thực vật và hầu hết động vật là sự sinh trưởng của thực vật không bị giới hạn từ giai đoạn phôi hay giai đoạn non trẻ. Thay vào đó, sự sinh trưởng xảy ra suốt đời sống thực vật, là một quá trình được gọi là **sinh trưởng vô hạn**. Tại bất cứ thời điểm nào, cây điển hình gồm các cơ quan phôi, phát triển và trưởng thành. Ngoại trừ thời kỳ nghỉ ra, hầu hết các cây đều sinh trưởng liên tục. Trái lại hầu hết động vật và một số cơ quan thực vật – như hầu hết lá, gai và hoa – có sự **sinh trưởng có hạn**; nghĩa là dừng sinh trưởng sau khi đạt được kích thước nhất định.

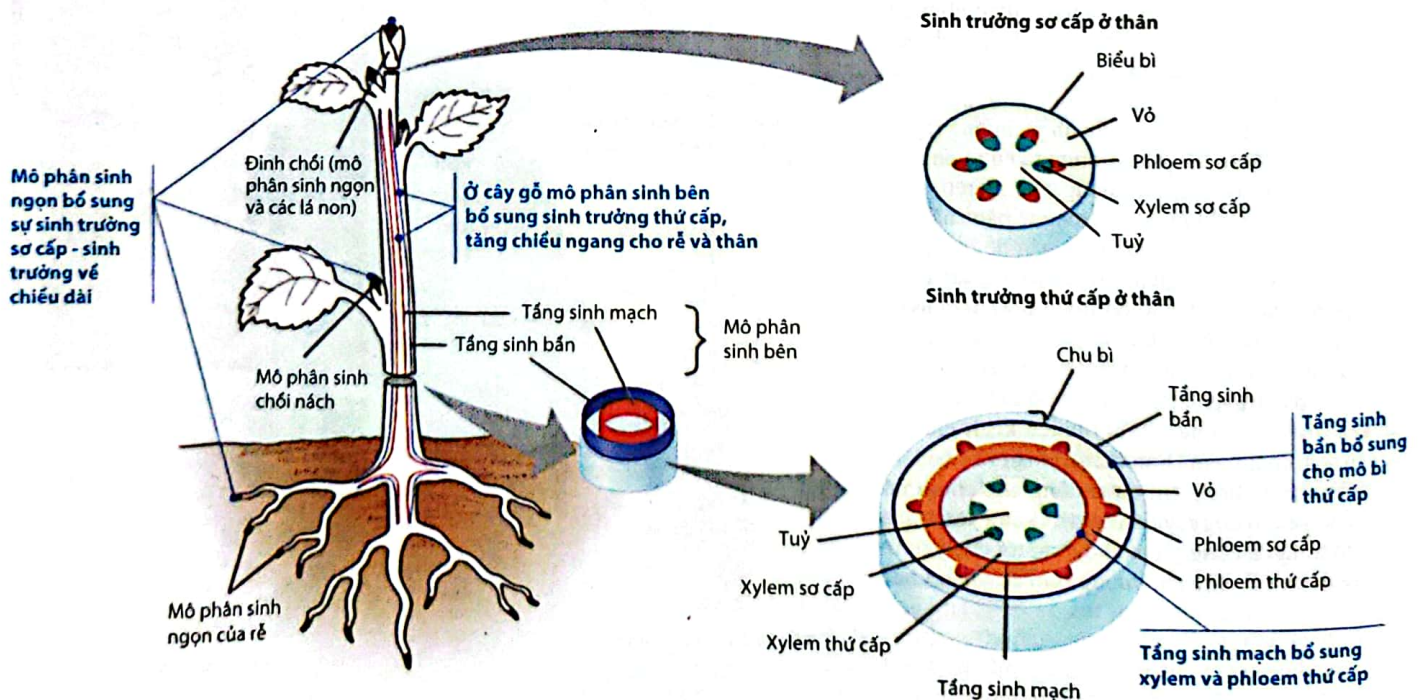
Mặc dù thực vật sinh trưởng liên tục suốt đời, tất nhiên nó vẫn phải chết. Trên cơ sở độ dài của chu trình sống mà thực vật có hoa có thể được chia thành ba loại là cây hằng năm, cây hai năm và cây lâu năm. Thực vật **hằng năm** hoàn thành chu trình sống của nó – từ khi nảy mầm đến ra hoa, tới sự hình thành hạt và chết – chỉ trong một năm hoặc ít hơn. Nhiều cây hoa đồng nội là cây hằng năm, cũng như nhiều loại cây lương thực chủ yếu kể cả đậu, các cây cho hạt ngũ cốc như lúa mì và lúa. Cây **hai năm** thường đòi hỏi hai mùa sinh trưởng để hoàn thành chu trình sống của nó, ra hoa và kết quả chỉ ở trong năm thứ hai. Củ cải đỏ, cà rốt là những cây hai năm cho dù chúng thường được thu hoạch sau năm thứ nhất. Cây **lâu năm** sống nhiều năm bao gồm cây gỗ, cây bụi và một số cỏ lúa. Một số cỏ trâu ở đồng bằng Bắc Mỹ được cho là đã sinh trưởng 10.000 năm từ hạt mọc lên ở vào cuối thời

băng hà sau cùng. Khi một cây lâu năm chết thì đó không phải vì tuổi tác già mà là do nhiễm bệnh hoặc do thương tổn môi trường như cháy hoặc hạn hán nghiêm trọng.

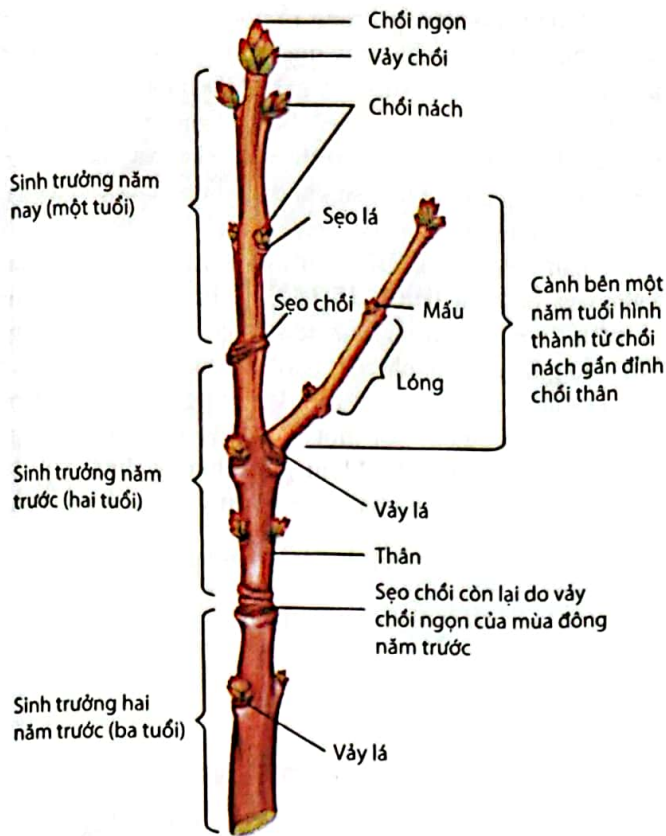
Thực vật có khả năng sinh trưởng vô hạn bởi vì chúng có mô phôi sinh sản liên tục được gọi là **mô phân sinh**. Có hai kiểu chính là: mô phân sinh ngọn và mô phân sinh bên (**Hình 35.11**). **Mô phân sinh ngọn** ở đỉnh của rễ và chồi thân và ở các chồi nách của thân cung cấp các tế bào bổ sung để cho cây lớn lên về chiều dài, quá trình được gọi là **sinh trưởng sơ cấp**. Sự sinh trưởng sơ cấp cho phép rễ kéo dài xuyên qua đất và các chồi thân tăng thêm sự phơi sáng. Ở những cây loại cỏ (không phải cây gỗ) sự sinh trưởng sơ cấp tạo nên tất cả hoặc hầu như tất cả cơ thể thực vật. Tuy nhiên, những cây gỗ cũng sinh trưởng về chiều ngang ở từng phần của thân và rễ mà phần đó không còn sinh trưởng về chiều dài nữa. Sự sinh trưởng về chiều dày này gọi là **sinh trưởng thứ cấp**, đó là do hoạt động của **mô phân sinh bên** được gọi là tầng sinh mạch và tầng sinh bản. Những trụ của các tế bào phân chia này kéo dài dọc theo chiều dài của rễ và thân. **Tầng sinh mạch** bổ sung các lớp mô dẫn được gọi là xylem thứ cấp và phloem thứ cấp. **Tầng sinh bản** thay thế cho biểu bì với chu bì dày hơn và dai bền hơn.

Những tế bào trong mô phân sinh phân chia tương đối đều đặn sinh ra các tế bào bổ sung. Một số trong các tế bào mới đó giữ lại trong mô phân sinh và sản sinh ra nhiều tế bào hơn còn những tế bào khác thì phân hoá và sát nhập với các mô và cơ quan của cây đang sinh trưởng. Các tế bào được giữ lại là nguồn của những tế bào mới được gọi là **tế bào khởi sinh**. Những tế bào mới tách ra khỏi mô phân sinh thì được gọi là **dẫn xuất**, lại tiếp tục được phân chia cho đến khi các tế bào được tạo ra được chuyên hoá trong mô đang phát triển.

Mối quan hệ giữa sinh trưởng sơ cấp và thứ cấp thể hiện rõ ràng ở các cành con mùa đông của các cây gỗ



▲ Hình 35.11 Khái quát về sự sinh trưởng sơ cấp và thứ cấp.



▲ **Hình 35.12** Một cành non mùa đông có ba năm sinh trưởng.

rụng lá. Ở trên đỉnh chồi thân là một chồi ngọn đang ngủ có vảy bao bọc để bảo vệ cho mô phân sinh ngọn (**Hình 35.12**). Sang xuân chồi rụng vảy đi và bắt đầu một chồi mới sinh trưởng sơ cấp tạo ra một loạt mấu và lóng. Dọc theo mỗi đoạn sinh trưởng, mấu được đánh dấu bởi các vết sẹo để lại khi lá rụng đi. Trên mỗi sẹo lá là một chồi nách hoặc cành được hình thành bởi một chồi nách. Xuống xa cành non là vảy chồi của vòng vảy bao lấy chồi ngọn trong suốt mùa đông vừa qua. Qua từng mùa sinh trưởng, sự sinh trưởng sơ cấp kéo dài chồi ra và sự sinh trưởng thứ cấp làm dày lên từng phần được hình thành ở những năm trước.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 35.2

1. Phân biệt sinh trưởng sơ cấp và thứ cấp.
2. Tế bào lớp dưới của da bạn phân chia và thay thế các tế bào chết bị bong ra từ bề mặt. Tại sao sự so sánh vùng phân chia tế bào như thế này với mô phân sinh của thực vật là không đúng?
3. Rễ và thân sinh trưởng vô hạn, nhưng lá thì không. Điều đó có thể có lợi cho cây như thế nào?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử người làm vườn nhổ một số củ cải đỏ lên và thấy rằng củ còn nhỏ quá. Vì củ cải đỏ là cây hai năm, người làm vườn bỏ lại những cây còn lại trong đất vì nghĩ rằng chúng sẽ sinh trưởng lớn hơn trong năm thứ hai. Phải chăng đó là một ý hay? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

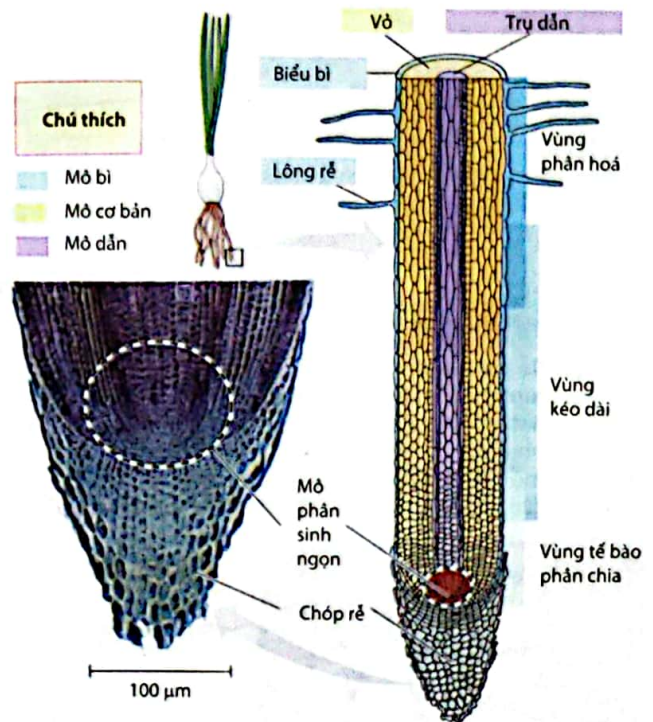
KHÁI NIỆM 35.3

Sinh trưởng sơ cấp kéo dài rễ và thân

Như bạn đã học sự sinh trưởng sơ cấp là sinh trưởng về chiều dài do mô phân sinh ngọn sinh ra. Tập hợp chung kết quả của sự sinh trưởng đó được gọi là **cơ thể sơ cấp của thực vật**. Ở những cây loại cỏ, đó thường là toàn bộ cây. Ở những cây gỗ sự sinh trưởng này chỉ có ở những phần non nhất, chưa có gỗ. Mặc dù mô phân sinh ngọn kéo dài cả rễ và thân nhưng có sự khác biệt trong sinh trưởng sơ cấp của hai hệ thống này.

Sinh trưởng sơ cấp của rễ

Đỉnh rễ được **chóp rễ** giống như cái đe khâu che phủ, bảo vệ cho mô phân sinh ngọn non nớt khi rễ xuyên qua đất thô nhám trong quá trình sinh trưởng sơ cấp. Chóp rễ còn tiết ra những chất polysaccharid nhầy để bôi trơn đất bao quanh đỉnh rễ. Sự sinh trưởng xảy ra ngay sau đỉnh rễ ở cả ba vùng tế bào có các giai đoạn kế tiếp của sự sinh trưởng sơ cấp. Trên phần đỉnh rễ là các vùng phân chia tế bào, vùng kéo dài và vùng phân hoá (**Hình 35.13**).



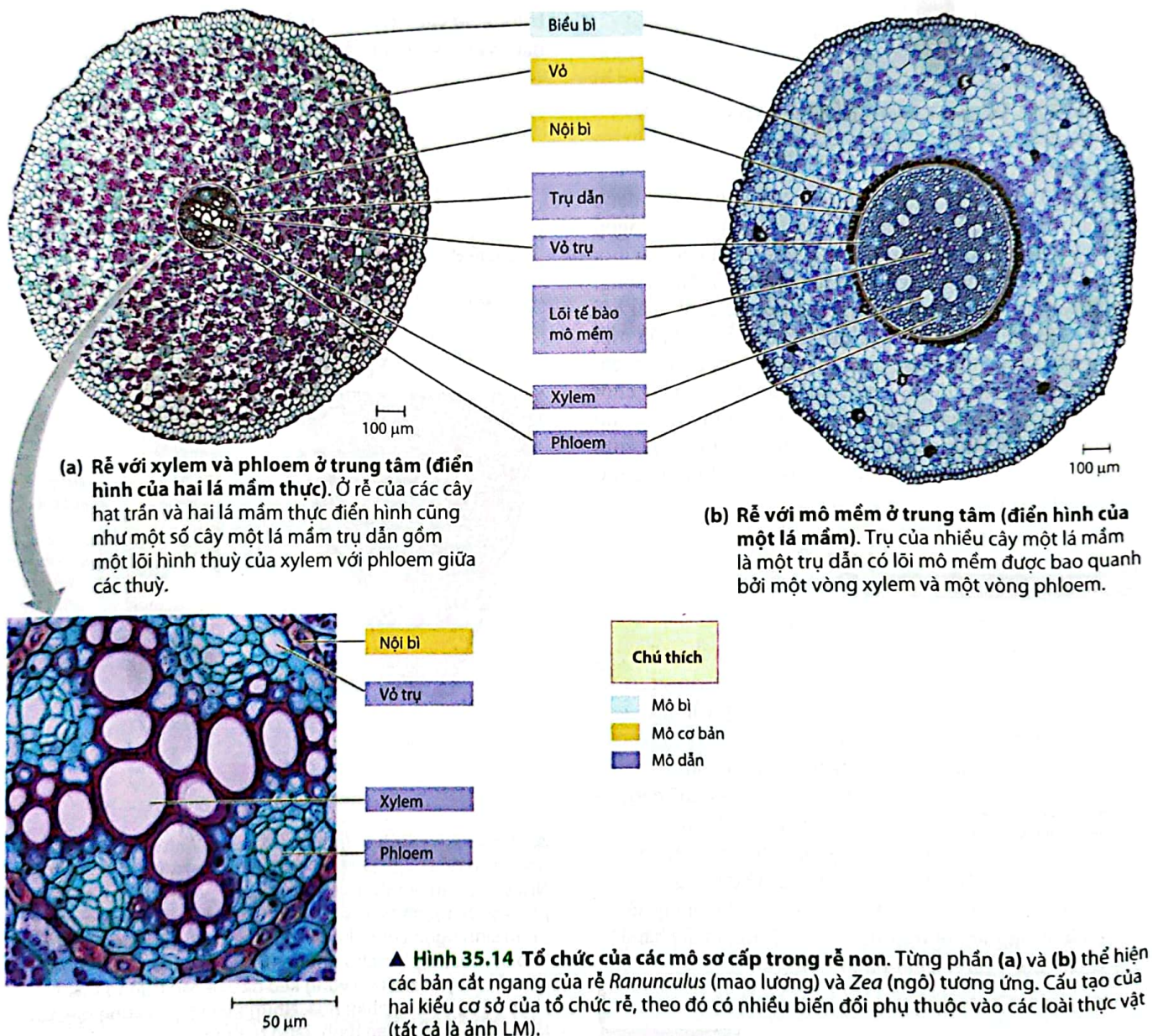
▲ **Hình 35.13** Sinh trưởng sơ cấp ở rễ. Ảnh hiển vi quang học và sơ đồ cho thấy các đặc điểm giải phẫu của đỉnh rễ hành. Nguyên phân tập trung ở vùng tế bào phân chia nơi có mô phân sinh ngọn và các sản phẩm sinh trưởng trực tiếp. Mô phân sinh ngọn cũng duy trì chóp rễ bằng cách sinh ra những tế bào mới thay thế cho những tế bào bị bong ra. Sự kéo dài của rễ chủ yếu xảy ra ở vùng kéo dài. Tế bào trưởng thành có chức năng ở vùng phân hoá. Những vùng giữa vùng này vùng kia không có giới hạn hình dạng rõ ràng.

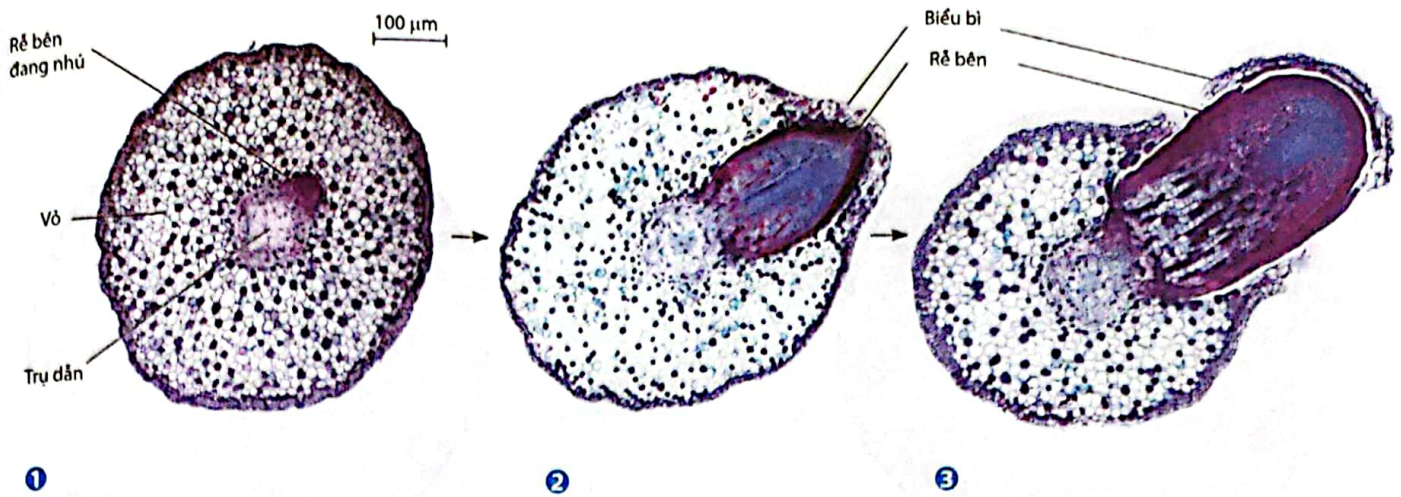
Ba vùng thứ tự kế tiếp không có giới hạn rõ rệt về hình dạng. *Vùng phân chia tế bào* bao gồm mô phân sinh tận cùng (ngọn) và các sản phẩm của nó. Những tế bào mới của rễ được tạo ra trong vùng này kể cả chóp rễ. Điển hình là khoảng một millimet sau đỉnh rễ là *vùng kéo dài*, nơi tế bào rễ kéo dài ra đôi khi đến hơn mười lần chiều dài ban đầu của nó. Sự kéo dài tế bào ở vùng này đã đẩy đỉnh rễ sâu vào đất. Trong khi đó mô phân sinh ngọn của rễ bổ sung thêm tế bào cho phần cuối non hơn của vùng kéo dài. Ngay trước khi các tế bào rễ kết thúc sự kéo dài, nhiều tế bào đã bắt đầu chuyên hoá về cấu trúc và chức năng. Trong *vùng phân hoá* hay vùng trưởng thành, các tế bào hoàn thành sự phân hoá của chúng và có các kiểu tế bào phân biệt.

Sự sinh trưởng sơ cấp của rễ sinh ra biểu bì, mô cơ bản và mô dẫn. **Hình 35.14** thể hiện rõ trong bản cắt ngang

ba hệ thống mô sơ cấp trong rễ non của một cây hai lá mầm thực (*Ranunculus*, cây mao lương) và một cây một lá mầm (*Zea*, ngô). Nước và các chất khoáng được hấp thụ từ đất vào, phải qua biểu bì rễ. Lông rễ chịu trách nhiệm chính trong việc hấp thụ các chất và chức năng này được tăng cường nhờ sự gia tăng diện tích bề mặt của các tế bào biểu bì.

Ở hầu hết các rễ, trụ là trụ dẫn, một lõi cứng của xylem và phloem (**Hình 35.14a**). Ở hầu hết rễ cây hai lá mầm thực, xylem có hình sao và phloem nằm ở phần lõm vào giữa các nhánh của "sao" xylem. Ở nhiều rễ cây một lá mầm, mô dẫn gồm một lõi trung tâm của tế bào mô mềm bao quanh bởi một vòng xylem và một vòng phloem (**Hình 35.14b**). Miền giữa thường được gọi là tuỷ nhưng không nên nhầm lẫn với tuỷ thân vì tuỷ thân là mô cơ bản.





▲ **Hình 35.15 Sự hình thành rễ bên.** Một rễ bên có nguồn gốc vỏ trụ là lớp ngoài cùng của trụ dẫn của rễ và mọc xuyên qua vỏ và biểu bì. Trong loạt ảnh hiển vi quang học này, nhìn rễ chính là bản cắt ngang, còn nhìn rễ bên là cắt dọc.

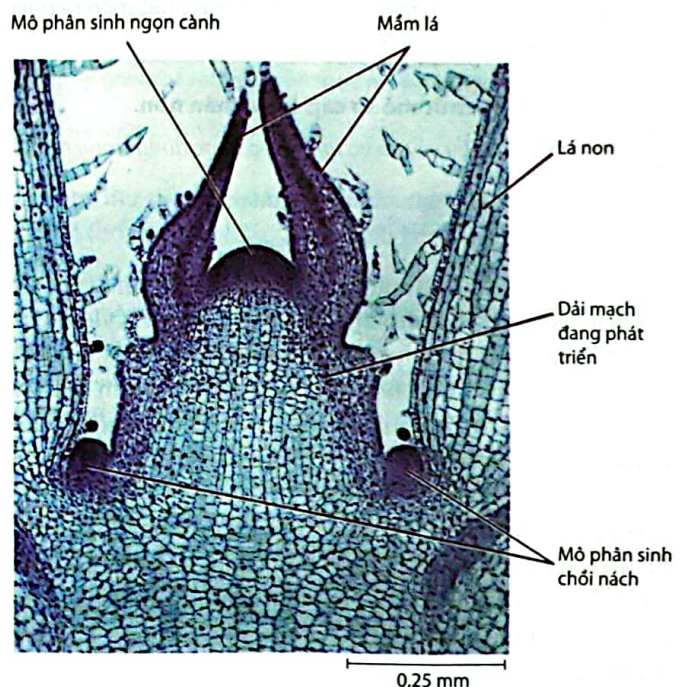
Mô cơ bản của rễ gồm chủ yếu là mô mềm lấp đầy lớp vỏ, miền giữa trụ dẫn và biểu bì. Tế bào mô mềm tích lũy carbohydrate và màng sinh chất của nó hấp thụ nước và chất khoáng từ đất. Lớp trong cùng của vỏ được gọi là **nội bì**, một trụ gồm một lớp tế bào tạo nên ranh giới với trụ dẫn. Như bạn sẽ thấy ở Chương 36 nội bì là một rào chắn chọn lọc điều chỉnh sự di chuyển qua của vật chất từ đất vào trụ dẫn.

Rễ bên mọc ra từ **vỏ trụ**, lớp ngoài cùng của trụ dẫn, là lớp sát ngay trong nội bì (xem Hình 35.14). Rễ bên xuyên qua vỏ và biểu bì cho đến khi nó nhú ra từ rễ đã có (**Hình 35.15**). Rễ bên không thể bắt nguồn từ gần bề mặt rễ được vì hệ thống mô dẫn của nó phải kế tục trụ dẫn ở giữa rễ đã có.

Sinh trưởng sơ cấp của chồi thân

Mô phân sinh ngọn của chồi thân là một khối hình vòm của những tế bào đang phân chia ở đỉnh chồi (**Hình 35.16**). Lá phát triển từ **mầm lá** (*primordium*) là những chỗ lõm hình ngón dọc theo phía bên của mô phân sinh ngọn. Chồi nách phát triển từ các đảo của tế bào phân sinh để lại bởi mô phân sinh ngọn ở gốc của các mầm lá. Chồi nách có thể tạo nên các cành bên muộn hơn một ít (xem Hình 35.12).

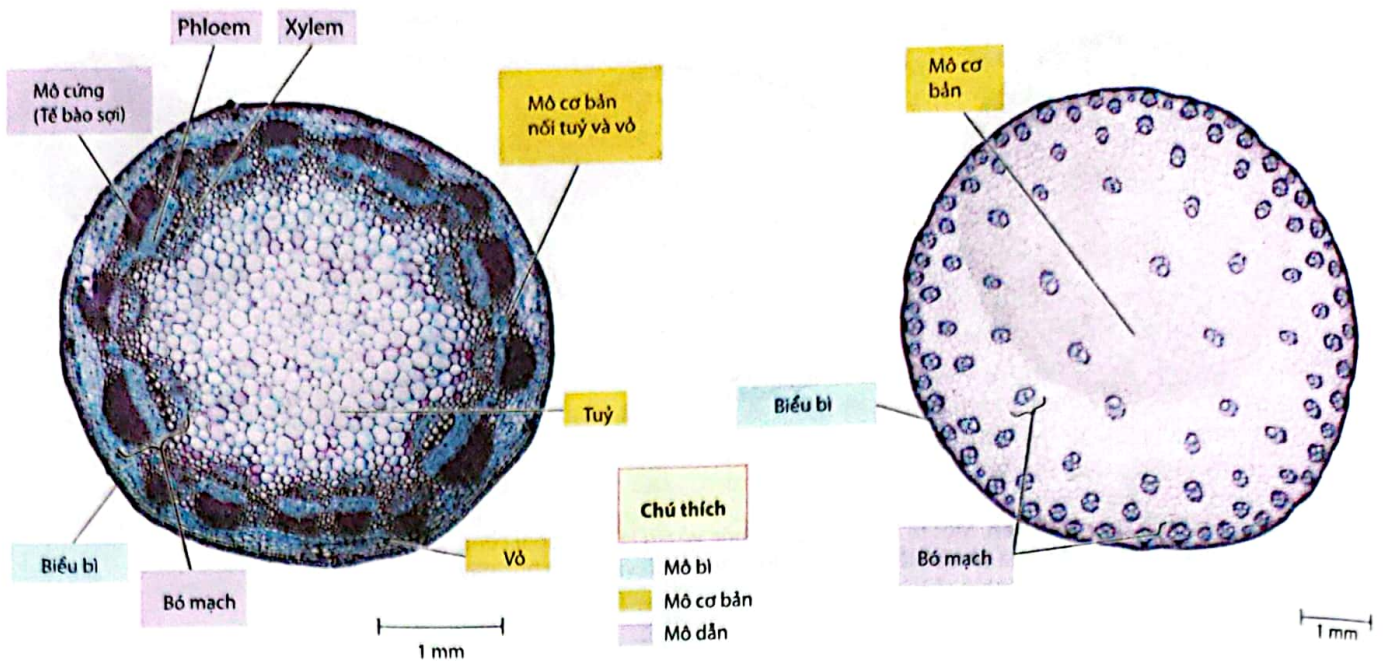
Trong chồi, các mầm lá nằm rất sát nhau vì lẽ các lông rất ngắn. Phần lớn sự kéo dài của chồi là do sự kéo dài của tế bào lông ở phía dưới đỉnh chồi. Ở một số cây, kể cả những cây họ lúa, một số ít tế bào lá được sinh ra bởi miền mô phân sinh tách ra từ mô phân sinh ngọn. Những miền này ở gốc phiến lá và lông thân, được gọi là **mô phân sinh lông**. Đặc điểm hình thái này giúp cho cây họ Lúa chống chịu được sự gặm cỏ bởi vì phần trên cao của phiến lá có thể mất đi mà sự sinh trưởng vẫn không dừng lại.



▲ **Hình 35.16 Đỉnh chồi.** Các mầm lá sinh ra từ sườn của vòm mô phân sinh ngọn. Đây là bản cắt dọc đỉnh chồi *Coleus* (LM).

Tổ chức mô của thân

Biểu bì bao bọc lấy thân như là phần của hệ thống mô bì liên tục. Mô dẫn chạy theo chiều dài thân trong các bó mạch. Khác với rễ bên được sinh ra từ mô dẫn ở sâu trong rễ và chúng phá vỡ tầng phát sinh mạch, vỏ và biểu bì khi chúng hình thành (xem Hình 35.15), các cành bên phát triển từ mô phân sinh của chồi nách trên bề mặt thân mà không phá vỡ các mô khác (xem Hình 35.16). Các bó mạch của thân hội tụ với trụ dẫn của rễ tại vùng chuyển tiếp ở nơi gần mặt đất.



(a) Bản cắt ngang thân với các bó mạch tạo thành vòng (điển hình của hai lá mầm thực). Mô cơ bản phát triển vào phía trong được gọi là tuỷ, còn mô cơ bản phát triển ra phía ngoài được gọi là vỏ (LM).

(b) Bản cắt ngang thân với các bó mạch sắp xếp rải rác (điển hình của cây một lá mầm). Trong kiểu sắp xếp này mô cơ bản không phân chia từng phần thành tuỷ và vỏ (LM).

▲ Hình 35.17 Tổ chức mô sơ cấp ở các thân non.

? Tại sao thuật ngữ tuỷ và vỏ lại không được dùng trong mô tả mô cơ bản ở thân cây một lá mầm?

Ở hầu hết các loài hai lá mầm thực mô dẫn gồm các bó mạch sắp xếp thành vòng (Hình 35.17a). Xylem của mỗi bó mạch sát ngay với lõi và phloem của mỗi bó nằm sát với vỏ. Còn ở hầu hết thân cây một lá mầm các bó mạch phân bố rải rác trong mô cơ bản mà không làm thành vòng (Hình 35.17b). Trong thân của cả cây một lá mầm và hai lá mầm thực mô cơ bản gồm chủ yếu là tế bào mô mềm. Tuy nhiên tế bào mô dày ở ngay sát dưới biểu bì làm vững thêm cho nhiều thân cây. Tế bào mô cứng đặc biệt là các tế bào sợi cũng cung cấp sức chống đỡ trong những phần đó của thân, phần không kéo dài thêm nữa.

Tổ chức mô ở lá

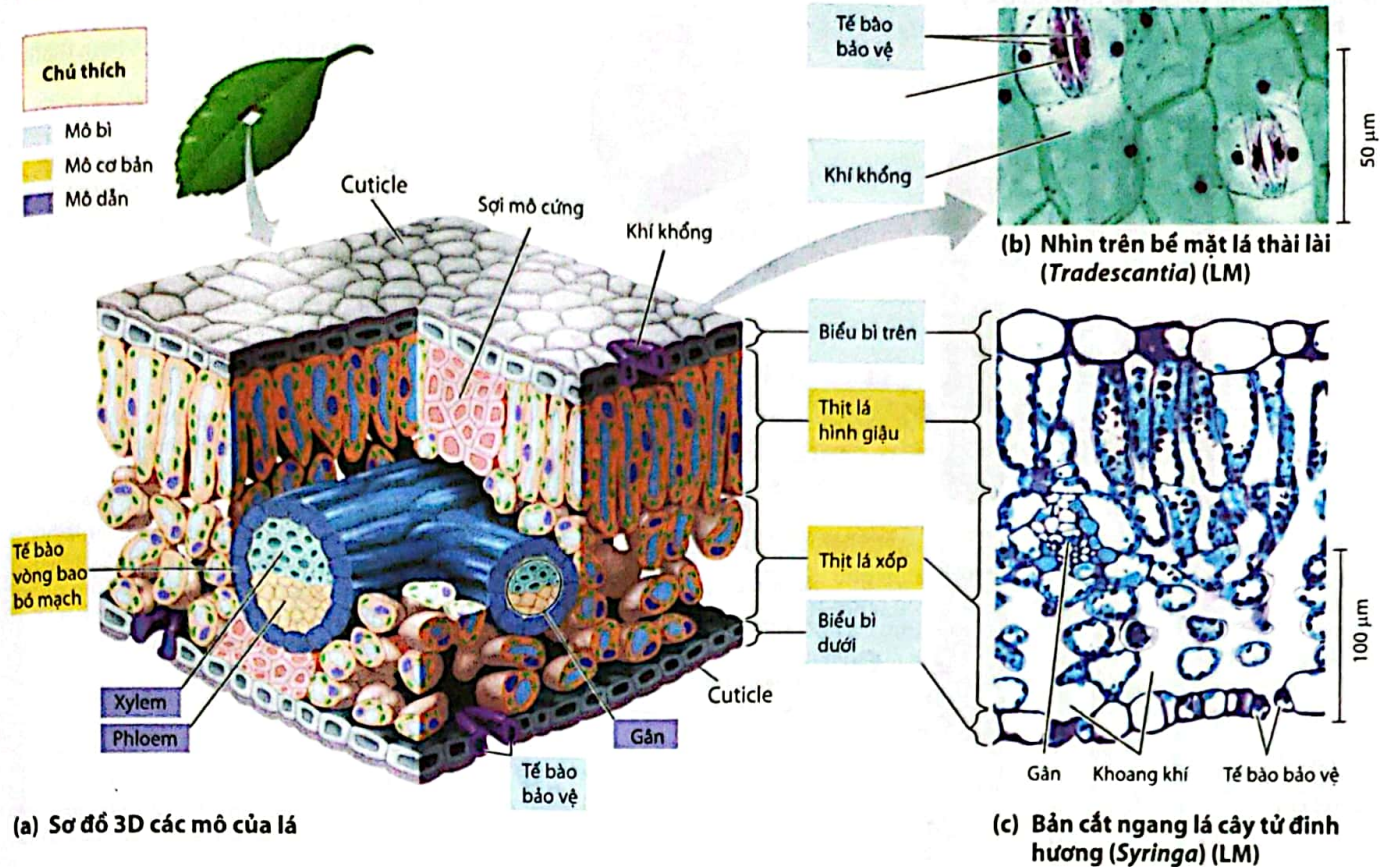
Hình 35.18 cho ta một tổng quan về cấu tạo của lá. Lỗ khí hay khí khổng làm gián đoạn lớp rào cản biểu bì để cho sự trao đổi khí giữa không khí bao quanh và tế bào quang hợp bên trong lá. Cần nói thêm là để điều hoà khí CO_2 hấp thụ cho quang hợp thì lỗ khí là con đường chính làm mất nước do bay hơi. Thuật ngữ *lỗ khí khổng* là nói về cái lỗ hay là nói về toàn bộ phức hợp lỗ khí gồm một lỗ mà bên cạnh có hai tế bào bảo vệ, là các tế bào điều tiết sự mở và đóng lỗ khí. Chúng ta sẽ thảo luận về lỗ khí chi tiết hơn ở Chương 36.

Mô cơ bản ở lá là miền được gọi là **thịt lá** (mesophyll từ tiếng Hy Lạp *mesos* là ở giữa và *phyll* là lá) bị kẹp giữa

các lớp biểu bì trên và biểu bì dưới. Thịt lá cấu tạo chủ yếu là các tế bào mô mềm chuyên hoá cho quang hợp. Lá của nhiều cây hai lá mầm thực, có hai vùng khác nhau là **thịt lá hình giậu** (mô giậu) và **thịt lá xốp** (mô xốp). **Thịt lá hình giậu** gồm một hoặc một số lớp tế bào mô mềm kéo dài ở phía trên của lá. **Thịt lá xốp** ở phía dưới thịt lá hình giậu. Những tế bào mô mềm này sắp xếp lỏng lẻo với nhiều khoang chứa khí qua đó CO_2 và oxygen chuyển động xung quanh các tế bào để tới miền tế bào hình giậu. Các khoang trống chứa khí đặc biệt rộng ở gần khí khổng nơi khí trao đổi với không khí bên ngoài.

Mô dẫn ở mỗi lá liên thông với mô dẫn của thân. **Vết lá** là phần nối tiếp từ bó mạch trong thân, qua cuống lá và vào lá. Gân lá là bó mạch của lá, chia nhỏ nhiều lần và phân nhánh khắp thịt lá. Mạng gân đưa xylem và phloem tiếp xúc chặt chẽ với mô quang hợp để nhận nước và các chất khoáng từ xylem và tải đường và các sản phẩm hữu cơ khác tới phloem để chuyển tới các phần khác của cây. Cấu trúc mạch cũng có chức năng như bộ xương để giữ hình dạng phiến lá. Mỗi gân lá được bao quanh bởi một **vòng bao bó mạch** gồm một hay nhiều lớp tế bào thường là các tế bào mô mềm. Tế bào của vòng bao bó mạch đặc biệt thể hiện rõ trong các lá cây có tiến hành quang hợp C_4 (xem Chương 10). Khác với thân và rễ, lá hiếm khi có sinh trưởng thứ cấp, đó là vấn đề của phần tiếp theo.

▼ Hình 35.18 Cấu tạo của lá.



KIỂM TRA KHÁI NIỆM 35.3

1. Mô tả rễ và thân phân nhánh khác nhau như thế nào?
2. So sánh sinh trưởng sơ cấp của rễ và thân.
3. Khi các động vật chân thả được chuyển đi khỏi đồng cỏ thì cây hai lá mầm thực thay thế cây họ Lúa. Hãy nêu lý do vì sao.
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu như lá quay hướng thẳng đứng thì bạn nghĩ thế nào về thịt lá của nó phân chia thành các lớp mô xốp và mô giậu? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 35.4

Sinh trưởng thứ cấp bổ sung vòng sinh trưởng trong thân và rễ ở cây gỗ

Như bạn đã thấy sự sinh trưởng sơ cấp sinh ra từ mô phân sinh ngọn, tạo ra và kéo dài rễ, thân và lá. Trái lại, sinh trưởng thứ cấp, sự sinh trưởng về chiều dày, được tạo ra bởi mô phân sinh bên, mô xuất hiện trong thân và rễ ở các cây gỗ, nhưng hiếm khi có ở lá. Cơ thể thực vật thứ cấp gồm các mô được tăng sinh mạch và tăng sinh bản sinh ra. Tầng sinh mạch bổ sung xylem thứ cấp (gỗ) và

phloem thứ cấp làm tăng thêm dòng mạch và chống đỡ cho hệ thống chồi thân. Tầng sinh bản sinh ra lớp che phủ dày và dai, cấu tạo chủ yếu là những tế bào thấm chất sáp nhằm bảo vệ cho thân khỏi mất nước và sự xâm hại của côn trùng, vi khuẩn và nấm. Tất cả các loài hạt trần và nhiều loài hai lá mầm thực, có sinh trưởng thứ cấp nhưng hiếm khi có ở các cây một lá mầm.

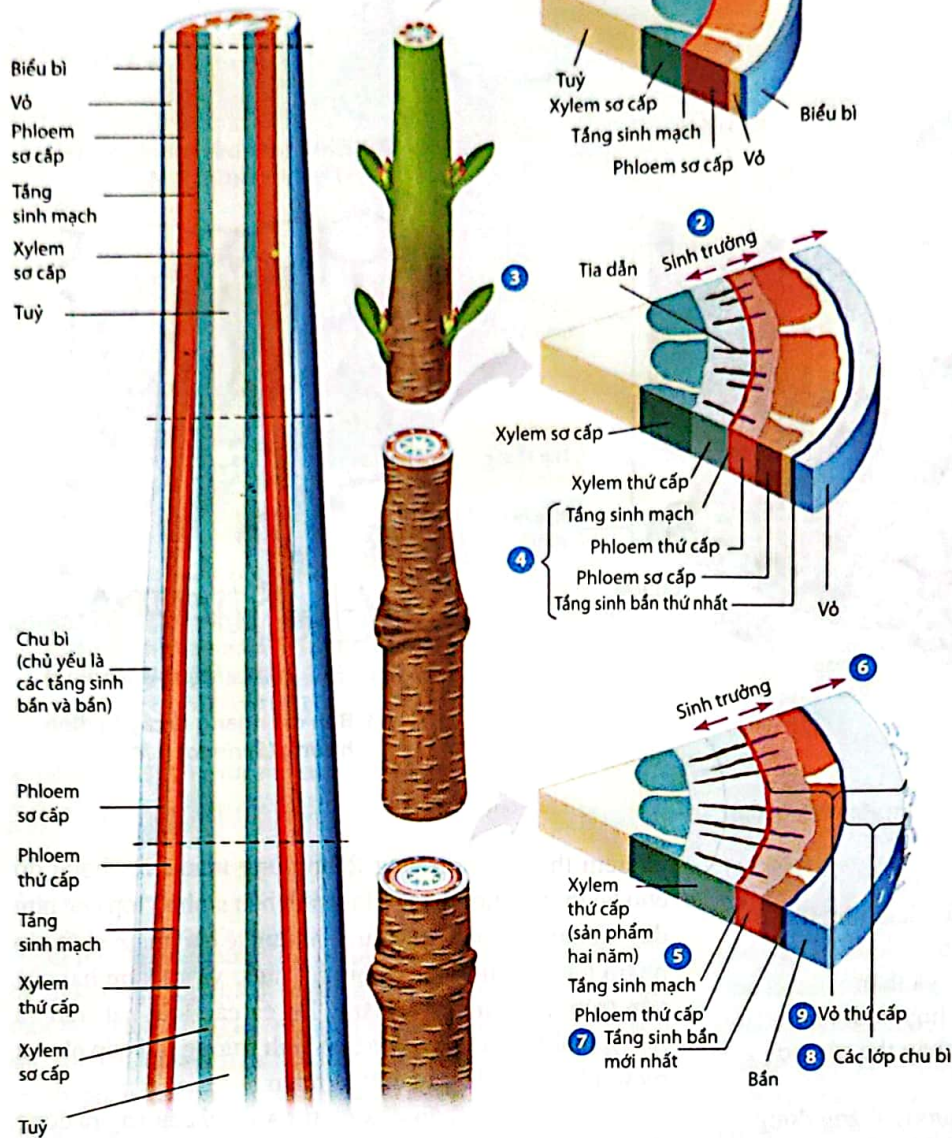
Sinh trưởng sơ cấp và sinh trưởng thứ cấp xảy ra đồng thời. Khi sinh trưởng sơ cấp bổ sung thêm lá và chiều dài thân và rễ ở những phần non của cây, thì sinh trưởng thứ cấp làm dày thêm thân và rễ ở những vùng già hơn nơi sinh trưởng sơ cấp đã dừng lại. Quá trình đó giống nhau ở cành và rễ. Hình 35.19 ở trang tiếp theo cho một tổng quan về sự sinh trưởng ở thân cây gỗ.

Tầng sinh mạch và mô dẫn thứ cấp

Tầng sinh mạch là một trụ của các tế bào phân sinh thường chỉ dày một tế bào. Tầng sinh mạch làm tăng chu vi và cũng bổ sung các lớp xylem thứ cấp ở bên trong và phloem thứ cấp ở bên ngoài nó. Mỗi lớp có đường kính lớn hơn lớp trước đó (xem Hình 35.19). Bằng cách đó tầng sinh mạch làm dày thêm rễ và thân.

Trong một thân cây gỗ điển hình, tầng sinh mạch gồm một trụ liên tục của các tế bào mô mềm không phân hoá nằm ở phía ngoài lõi và xylem sơ cấp, và ở phía trong của vỏ và phloem sơ cấp. Trong rễ một cây gỗ điển hình, tầng sinh mạch tạo nên phần phía ngoài của xylem sơ cấp và phần phía trong của phloem sơ cấp và vỏ trụ.

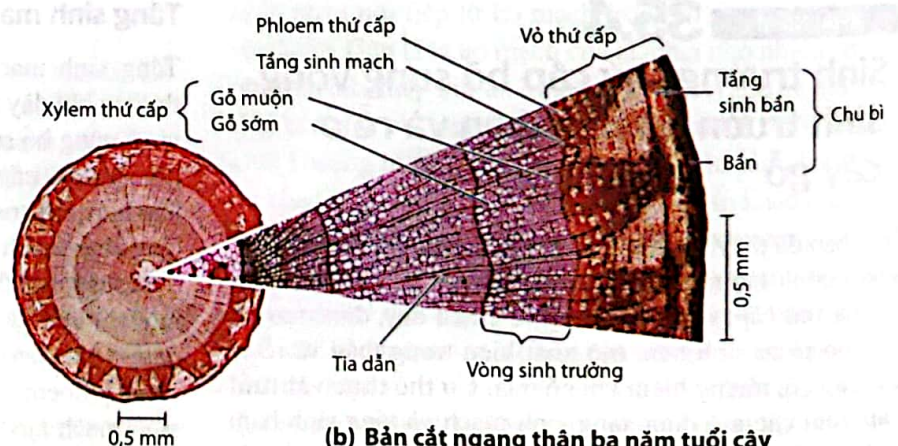
(a) Sinh trưởng sơ cấp và thứ cấp ở cây hai năm tuổi



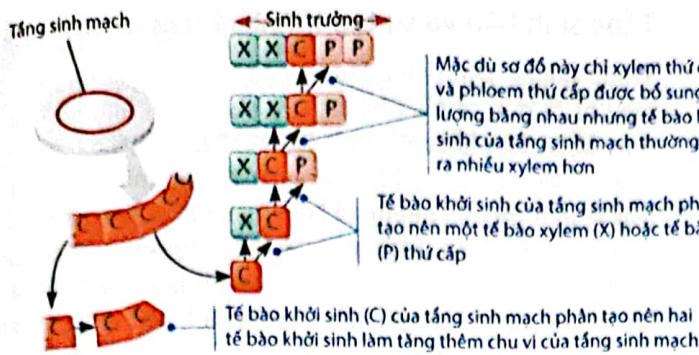
- 1 Sinh trưởng sơ cấp do hoạt động của mô phân sinh ngọn gần kết thúc. Tầng sinh mạch vừa được hình thành.
- 2 Mặc dù sinh trưởng sơ cấp vẫn tiếp diễn ở chồi ngọn. Sinh trưởng thứ cấp chỉ xuất hiện ở phần này. Thân dày lên khi tầng sinh mạch tạo xylem thứ cấp vào phía trong và phloem thứ cấp ra phía ngoài.
- 3 Một số tế bào khởi sinh sinh ra tầng sinh mạch hình thành nên các tia của mạch (xem trang sau).
- 4 Khi đường kính của tầng sinh mạch tăng lên thì phloem thứ cấp và các mô khác bên ngoài tầng sinh mạch không thể giữ nhịp độ tiến triển vì tế bào của chúng không phân chia nữa. Kết quả là những mô này, kể cả biểu bì cuối cùng sẽ rụng đi. Một mô phân sinh bên là tầng sinh bản sẽ phát triển từ các tế bào mô mềm trong vỏ. Tầng sinh bản tạo ra tế bào bản để thay thế biểu bì.
- 5 Trong năm thứ hai của sinh trưởng thứ cấp, tầng sinh mạch sinh ra nhiều xylem và phloem thứ cấp hơn và tầng sinh bản sinh ra nhiều bản hơn.
- 6 Khi đường kính của thân tăng thêm các mô ngoài cùng phía ngoài tầng sinh bản bị phá vỡ và bong đi.
- 7 Trong nhiều trường hợp, tầng sinh bản xuất hiện lại sâu hơn bên trong vỏ. Khi không còn vỏ nữa thì tầng sinh bản phát triển từ tế bào mô mềm phloem.
- 8 Mỗi tầng sinh bản và các mô do nó sinh ra tạo nên một lớp chu bì.
- 9 Vỏ thứ cấp bao gồm tất cả các mô phía ngoài của tầng sinh mạch.

▲ Hình 35.19 Sinh trưởng sơ cấp và thứ cấp ở thân. Sự tiến triển của sinh trưởng thứ cấp có thể theo dõi bằng cách xem các lát cắt liên tục qua các phần già của thân.

? Tầng sinh mạch làm cho các mô rụng đi như thế nào?



(b) Bản cắt ngang thân ba năm tuổi cây Tilia (đoạn) (LM)

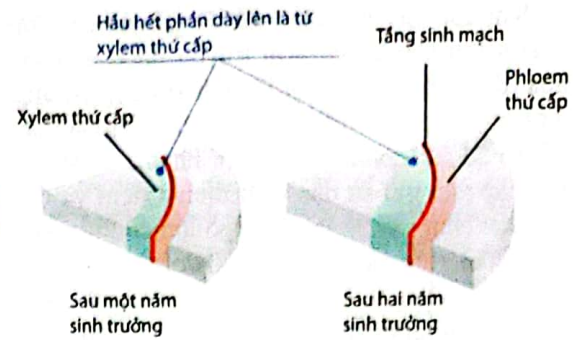


Hình 35.20 Tầng sinh mạch tạo nên sinh trưởng thứ cấp.

Xem trên bản cắt ngang, tầng sinh mạch xuất hiện như một vòng tế bào khởi sinh. Khi những tế bào phân sinh này phân chia chúng làm tăng thêm đường vòng quanh của tầng sinh mạch và cũng là bổ sung thêm xylem thứ cấp ở bên trong tầng sinh mạch và phloem thứ cấp ở bên ngoài (Hình 35.20). Một số tế bào khởi sinh kéo dài và hướng trục dài song song với trục của thân và rễ. Những tế bào này hình thành nên các quản bào, yếu tố mạch và sợi của xylem cũng như là các yếu tố ống rây, tế bào kèm, mô mềm và sợi phloem. Những tế bào khởi sinh khác ngắn hơn và hướng thẳng góc với trục của thân và rễ. Chúng tạo nên các tia dẫn – là những dải tế bào xuyên tâm nối kết xylem thứ cấp với phloem thứ cấp. Tế bào của tia dẫn chuyển nước và chất dinh dưỡng giữa xylem thứ cấp và phloem, tích lũy các chất carbohydrate và giúp sửa chữa các thương tổn.

Khi sinh trưởng thứ cấp tiếp diễn quá nhiều năm thì các lớp xylem thứ cấp (gỗ) tích lũy lại, gồm chủ yếu là quản bào, các yếu tố mạch và sợi (xem Hình 35.10). Thực vật hạt trần chỉ có quản bào còn hầu hết thực vật hạt kín có cả quản bào và yếu tố mạch. Thành thứ cấp của tế bào xylem thấm lignin nhiều và làm cho gỗ trở nên cứng và rắn chắc. Ở các vùng ôn đới, gỗ phát triển sớm về mùa xuân được gọi là gỗ sớm, gỗ này thường gồm các tế bào xylem thứ cấp có đường kính tương đối rộng và thành tế bào mỏng (xem Hình 35.19b). Cấu trúc này đạt tới đa sự chuyển nước tới các lá mới đang sinh trưởng. Gỗ được tạo ra muộn hơn trong mùa sinh trưởng vào cuối hè và đầu thu được gọi là gỗ muộn. Gỗ này gồm những tế bào có thành dày do đó không thể vận chuyển được nhiều nước nhưng lại tham gia nhiều hơn vào sự chống đỡ cho thân.

Ở các vùng ôn đới, tầng sinh mạch nghỉ trong suốt mùa đông và sự sinh trưởng bắt đầu lại vào mùa xuân, sự tương phản rõ rệt giữa các tế bào lớn của gỗ sớm mới và các tế bào nhỏ hơn của gỗ muộn mùa sinh trưởng trước đó. Sự sinh trưởng hàng năm xuất hiện các vòng rõ rệt trên bản cắt ngang của hầu hết thân và rễ các cây gỗ. Do đó, các nhà nghiên cứu có thể đánh giá tuổi cây gỗ bằng cách tính các vòng hàng năm. *Niên sử thụ mộc học* (dendrochronology từ tiếng Hy Lạp *dendron* là cây gỗ) là khoa học phân tích các kiểu sinh trưởng theo vòng của cây gỗ. Vòng gỗ có thể khác nhau về độ dày, tùy thuộc sự tăng trưởng theo mùa. Cây gỗ sinh trưởng tốt ở những năm ẩm và ấm áp nhưng lại có thể sinh trưởng rất khó khăn ở những năm lạnh và khô. Do vòng dày thể hiện



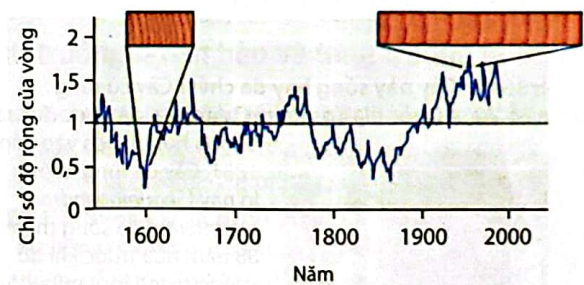
Hình 35.21 Phương pháp nghiên cứu

Sử dụng niên sử thụ mộc học để nghiên cứu khí hậu

ỨNG DỤNG Sử dụng niên sử thụ mộc học để nghiên cứu khí hậu ứng dụng. Niên sử thụ mộc học là khoa học phân tích các vòng gỗ rất cần để nghiên cứu sự thay đổi khí hậu. Phần lớn các nhà khoa học đều cho rằng sự nóng lên toàn cầu hiện nay là do sự đốt cháy các nhiên liệu hoá thạch và sự thải khí CO₂ và các khí nhà kính khác nhưng một số ít thì lại cho rằng đó là sự biến đổi tự nhiên. Nghiên cứu các kiểu khí hậu đòi hỏi sự so sánh nhiệt độ quá khứ và hiện tại nhưng khoảng cách ghi lại được khí hậu bằng dụng cụ thì chỉ mới có ở hai thế kỷ và áp dụng cũng chỉ ở một số vùng. Bằng cách nghiên cứu vòng sinh trưởng các cây thông ở Mông Cổ có tuổi được xác định là từ giữa những năm 1500, G. C Jacoby và Rosanne D'Arrigo ở Đài Thiên văn Trái Đất Lamont-Doherty và các cộng tác viên đã tìm hiểu xem liệu Mông Cổ có phải đã trải qua thời kỳ ấm áp trong quá khứ.

KỸ THUẬT Các nhà nghiên cứu đã phân tích các kiểu vòng ở những cây đang sống và những cây đã chết. Họ cũng nghiên cứu cả những gỗ dùng để xây dựng từ lâu về trước bằng cách so sánh các mẫu đó với những mẫu từ trạng thái tự nhiên có tuổi trùng nhau. Mẫu lõi mỗi cái có đường kính bằng cái bút chì được lấy từ vỏ đến giữa thân. Mỗi mẫu được sấy khô và đánh cát để lộ rõ các vòng. Bằng cách so sánh, sắp xếp và lấy trung bình của nhiều mẫu từ những cây thông Mông Cổ, các nhà nghiên cứu đã sưu tập một bảng niên đại. Trong cách làm đó các cây được dùng như một sử biên niên của sự thay đổi môi trường.

KẾT QUẢ

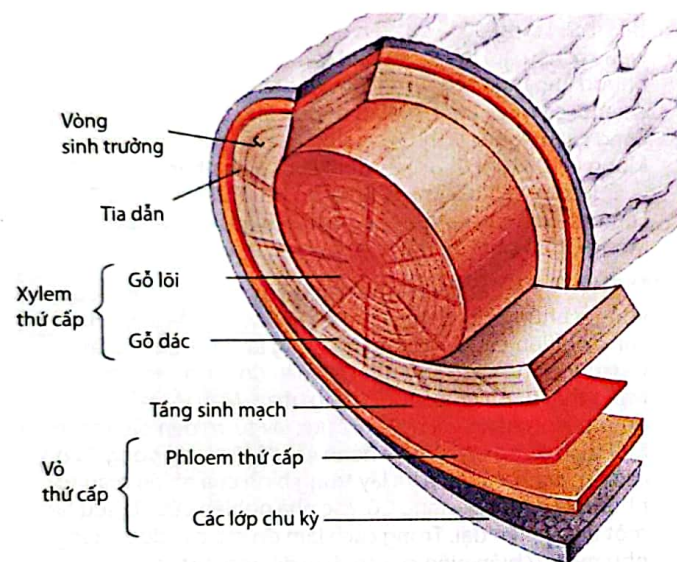


Sơ đồ này tóm tắt bảng ghi đa hợp các chỉ số độ rộng của vòng cho các cây thông Mông Cổ từ 1550 đến 1993. Những chỉ số cao chỉ các vòng rộng và nhiệt độ ấm áp. Thời kỳ vòng rộng nhất là từ 1974 đến 1993 và 17 trong số 20 năm sinh trưởng cao nhất xuất hiện từ 1946, điều đó gợi lên rằng sự ấm nóng bất thường trong suốt những năm 1900.

năm ấm áp và vòng mỏng thể hiện năm lạnh và khô, các nhà khoa học sử dụng các kiểu vòng để nghiên cứu sự thay đổi khí hậu (Hình 35.21).

Khi các cây bụi thân gỗ đã già thì các lớp cũ của xylem thứ cấp không dẫn truyền nước và chất khoáng nữa (dung dịch được gọi là dịch xylem). Những lớp này được gọi là **gỗ lõi** bởi vì các lớp này ở giữa thân hoặc rễ (**Hình 35.22**). Những lớp mới nhất ở ngoài của xylem thứ cấp vẫn giữ sự dẫn chất dịch xylem và được gọi là **gỗ dác**. Như vậy, những cây gỗ lớn có thể sống được dù cho phần giữa của thân rỗng (**Hình 35.23**). Do mỗi lớp mới của xylem thứ cấp có chu vi lớn hơn, cho nên vòng sinh trưởng thứ cấp cho xylem dẫn được nhiều chất dịch hơn hàng năm, giúp làm tăng thêm số lượng lớn lá. Gỗ lõi thường xam màu hơn gỗ dác bởi vì các chất dầu nhựa và các hợp chất khác thấm vào khoang tế bào và giúp bảo vệ cho lõi của thân gỗ khỏi nấm và các côn trùng phá hoại gỗ.

Chỉ có phần phloem non nhất sát với tầng sinh mạch giữ chức năng dẫn truyền đường. Khi thân và rễ tăng trưởng chu vi thì phần phloem thứ cấp già hơn bong đi do vậy mà tại sao phloem thứ cấp lại không tích lũy lại nhiều hơn như là xylem thứ cấp.



▲ **Hình 35.22** Giải phẫu thân cây gỗ.

▼ **Hình 35.23** Cây này sống hay đã chết? Cây cù tùng Wawona ở Vườn Quốc gia Yosemite California, đã được đục ra



để thu hút du lịch vào năm 1881. Cây cù tùng khổng lồ này (*Sequoiadendron giganteum*) đã sống thêm 88 năm nữa trước khi đổ xuống trong một mùa đông khắc nghiệt. Cây cao 71,3 m và ước tính có 2100 năm tuổi. Dù cho chính sách bảo tồn ngày nay có cấm đục chạm những mẫu quan trọng như thế này, thì cây cù tùng Wawona cho chúng ta bài học thực vật có giá trị là: Các cây gỗ không cần có gỗ lõi vẫn sống được.

Tăng sinh bản và sự tạo thành chu bì

Trong những giai đoạn đầu của sự sinh trưởng thứ cấp, biểu bì bị dãn ra phía ngoài làm cho nó bị nứt, khô và rụng khỏi thân hoặc rễ. Biểu bì sẽ được thay thế bởi hai loại mô do tăng sinh bản thứ nhất tạo ra, mà tăng sinh bản là một trụ của những tế bào phân chia được sinh ra trong vỏ ngoài của thân (xem Hình 35.19a) và trong lớp ngoài của vỏ trụ ở rễ. Một mô được gọi là **vỏ lục** là một lớp mỏng các tế bào mô mềm hình thành bên trong tầng sinh bản. Mô khác gồm những tế bào bản tích tụ phía ngoài tầng sinh bản. Khi tế bào vỏ trưởng thành thì sẽ tiết ra chất sáp được gọi là **suberin** trong thành của chúng và rồi sẽ chết. Mô bản có chức năng như một rào chắn giúp bảo vệ thân và rễ khỏi bị mất nước, các tác hại vật lý và các yếu tố gây bệnh. Mỗi tầng sinh bản và các mô nó sinh ra tạo nên một lớp chu bì.

Vì tế bào bản có suberin và gắn chặt với nhau, nên hầu hết chu bì là không thấm nước và khí, khác với biểu bì. Tuy nhiên, ở phần lớn thực vật, nước và các chất khoáng được hấp thụ chủ yếu ở những phần non nhất của rễ. Những phần già hơn của rễ dính giữ cây và dẫn truyền nước và các dung dịch giữa đất và thân. Chu bì có những điểm nhỏ sinh ra những vùng được gọi là **lỗ vỏ**, trong đó giữa các tế bào bản có nhiều khoảng trống cho các tế bào sống bên trong thân và rễ cây gỗ trao đổi khí với không khí bên ngoài. Lỗ vỏ thường xuất hiện như những khe hở nhỏ như ở Hình 35.19a.

Sự dày lên của thân hoặc rễ thường làm vỡ tầng sinh bản đầu tiên, làm mất hoạt động phân sinh của nó và phân hoá thành các tế bào bản. Một tầng sinh bản mới hình thành ở phía trong một lớp khác của chu bì. Khi quá trình này tiếp diễn các lớp cũ của chu bì rụng đi như bạn thấy ở vỏ cây bị nứt, tróc ra ở nhiều thân cây gỗ.

Nhiều người nghĩ rằng vỏ thứ cấp chỉ là lớp che phủ bảo vệ bên ngoài của thân và rễ cây gỗ. Thực tế thì **vỏ thứ cấp** gồm tất cả các mô phía ngoài tầng sinh mạch. Theo hướng ra phía ngoài thì thành phần chính của nó là phloem thứ cấp (do tầng sinh mạch sinh ra), lớp mới sinh của chu bì và tất cả các lớp cũ của chu bì (xem Hình 35.22).

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 35.4

1. Một cái đinh đánh dấu được đóng vào cây gỗ cách gốc 2 m. Nếu như cây gỗ cao 10 m và mỗi năm dài ra 1 m thì sau 10 năm cái dấu đó ở cao bao nhiêu?
2. Lỗ khí và lỗ vỏ cả hai đều tham gia trao đổi khí. Vậy tại sao lỗ khí cần được đóng lại mà lỗ vỏ thì không?
3. Bạn nghĩ gì về một cây gỗ nhiệt đới có vòng sinh trưởng rõ rệt. Tại sao và tại sao không?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu như một vòng đầy đủ của vỏ thứ cấp được bóc ra quanh một thân cây gỗ (quá trình này được gọi là bóc vỏ), cây thường chết đi. Giải thích tại sao.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Sinh trưởng, phát sinh hình thái và biệt hoá tạo nên cơ thể thực vật

Cho đến giờ, chúng ta đã mô tả sự phát triển cơ thể thực vật từ mô phân sinh. Tại đây chúng ta chuyển từ mô tả sự sinh trưởng và phát triển của thực vật tới cơ chế làm phát sinh những quá trình này.

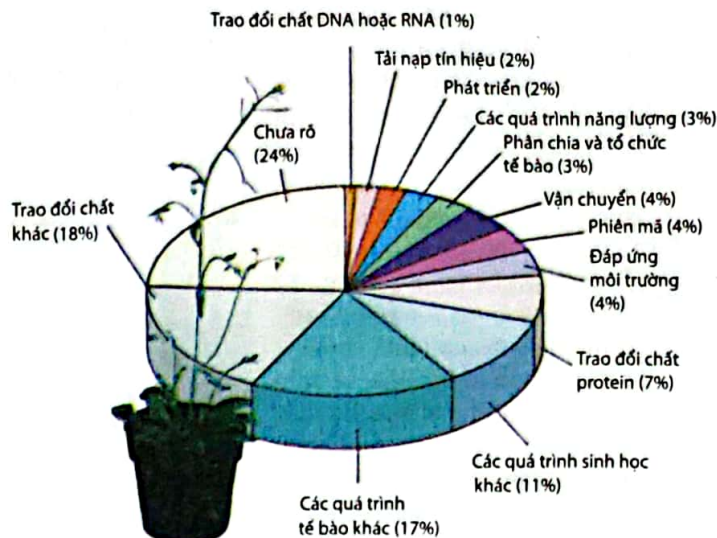
Ta thấy rằng một cây nhỏ điển hình, cũng có thể có tới hàng tỷ tế bào – một số lớn, một số bé, một số chuyên hoá cao và số khác thì không. Sự sinh trưởng xuất hiện trong suốt đời sống của thực vật là do kết quả của cả hai quá trình phân chia và tăng trưởng của tế bào. Nhưng sự kiểm soát các quá trình đó như thế nào? Tại sao lá lại dừng quá trình sinh trưởng khi đạt tới một kích thước nhất định, trong khi đó thì tế bào mô phân sinh ngọn của thân vẫn phân chia? Cũng vậy, kiểm soát sự phân hoá và phát triển của các mô và cơ quan đã biết là như thế nào? Lá xuất hiện từ các mầm; rễ thường là không như thế. Biểu bì tạo nên mặt ngoài của lá và mô dẫn ở trong – điều ngược lại không bao giờ xảy ra.

Mỗi tế bào trong cơ thể thực vật có chứa cùng một bộ gene. Các kiểu khác nhau của sự biểu hiện gene trong các tế bào khác nhau gây nên sự biệt hoá tế bào và điều đó đã tạo ra tính đa dạng của các kiểu tế bào (xem Chương 18). Các quá trình khác dẫn tới sự phát triển hình thái và tổ chức cơ thể được gọi là **phát sinh hình thái**. Ba quá trình phát triển là sinh trưởng, phát sinh hình thái và biệt hoá tế bào hoạt động hài hoà để tạo nên cơ thể thực vật.

Sinh học phân tử: Cách mạng hoá việc nghiên cứu thực vật

Kỹ thuật phân tử hiện đại, đã giúp các nhà sinh học thực vật khám phá sự sinh trưởng, phát sinh hình thái và phân hoá tế bào thành một cái cây như thế nào. Trong sự phục hưng hiện tại của sinh học thực vật, các phương pháp nghiên cứu mới và sự tập trung vào những sinh vật mô hình gây nên sự bùng nổ các công trình nghiên cứu. Nghiên cứu chính tập trung vào cây *Arabidopsis thaliana*, một cây hoang dại thuộc họ Rau cải, đủ để cho các nhà nghiên cứu trồng hàng nghìn cây trên một diện tích nhỏ trong phòng thí nghiệm. Khoảng cách thế hệ ngắn của nó, khoảng sáu tuần từ nảy mầm đến ra hoa tạo cho cây *Arabidopsis* trở thành một mô hình tuyệt vời để nghiên cứu di truyền học. Nó cũng là cây có hệ gene nhỏ nhất trong những cây đã biết. *Arabidopsis* là cây đầu tiên toàn bộ hệ gene đã được biết trình tự, một sự nỗ lực đa quốc gia trong sáu năm (**Hình 35.24**). Mới đây, lúa, một loài phổ biến, nho và ngô cũng đã được giải trình tự toàn bộ hệ gene.

Arabidopsis có khoảng 26.700 gene mã hoá protein nhưng nhiều gene trong số đó là các bản sao. Có thể là có ít hơn 15.000 các kiểu gene khác nhau, một số lượng tương tự như ở *Drosophila*. Việc xác định chức năng của nhiều gene *Arabidopsis* đã mở rộng sự hiểu biết của chúng ta về sự phát triển của thực vật. Để lấp các lỗ trống trong kiến thức của chúng ta, các nhà sinh học thực vật đã có tham vọng tìm tòi để xác định chức năng của từng



▲ Hình 35.24 Các chức năng gene của *Arabidopsis thaliana*.

Do kích thước nhỏ, chu trình sống nhanh và hệ gene nhỏ mà *Arabidopsis* là cây đầu tiên mà toàn bộ hệ gene đã biết trình tự, (có khoảng 26.700 gene). Sơ đồ bánh cát thể hiện tỷ lệ các gene *Arabidopsis* trong các loại chức năng khác nhau. (Dẫn liệu từ TAIR, The *Arabidopsis* Information Resource, 2007.)

gene một trong bộ gene của thực vật. Tiến tới mục đích này họ đã cố gắng tạo ra các đột biến cho từng gene trong hệ gene của loài này. Chúng ta sẽ thảo luận một số trong những đột biến này một cách ngắn gọn khi chúng ta xem xét kỹ các cơ chế phân tử làm cơ sở cho sinh trưởng, phát sinh hình thái và phân hoá tế bào. Để xác định chức năng của từng gene và theo dõi mỗi quá trình hoá sinh các nhà nghiên cứu hướng tới việc thành lập một sơ đồ về thực vật phát triển như thế nào, một mục tiêu chính của sinh học hệ thống. Có thể một ngày nào đấy, người ta sáng tạo ra được chiếc máy tính sản sinh “cây thực thụ” cho phép các nhà nghiên cứu nhìn thấy được gene nào của cây là hoạt động trong các phần khác nhau của cây trong toàn bộ quá trình phát triển.

Sinh trưởng: Phân bào và tăng trưởng tế bào

Bằng cách tăng số lượng tế bào, sự phân chia tế bào trong mô phân sinh tăng tiềm năng cho sự sinh trưởng. Tuy nhiên, sự tăng trưởng đặc biệt là sự kéo dài tế bào làm gai tăng kích thước. Quá trình phân chia tế bào được mô tả đầy đủ hơn ở Chương 12 (xem Hình 12.10) và Chương 39 thảo luận về quá trình kéo dài tế bào (xem Hình 39.8). Ở đây chúng ta đề cập vấn đề những quá trình này tham gia vào hình dạng thực vật như thế nào.

Mật cắt và sự đối xứng trong phân chia tế bào

Mật cắt (hướng) và sự đối xứng trong phân chia tế bào là cực kỳ quan trọng trong việc xác định hình dạng thực vật. Hãy tưởng tượng là một tế bào riêng lẻ đang chuẩn bị phân chia. Nếu như mật cắt của sự phân chia của các tế bào con cháu song song với mật cắt của lần phân chia thứ nhất thì một dãy tế bào đơn độc sẽ được sinh ra

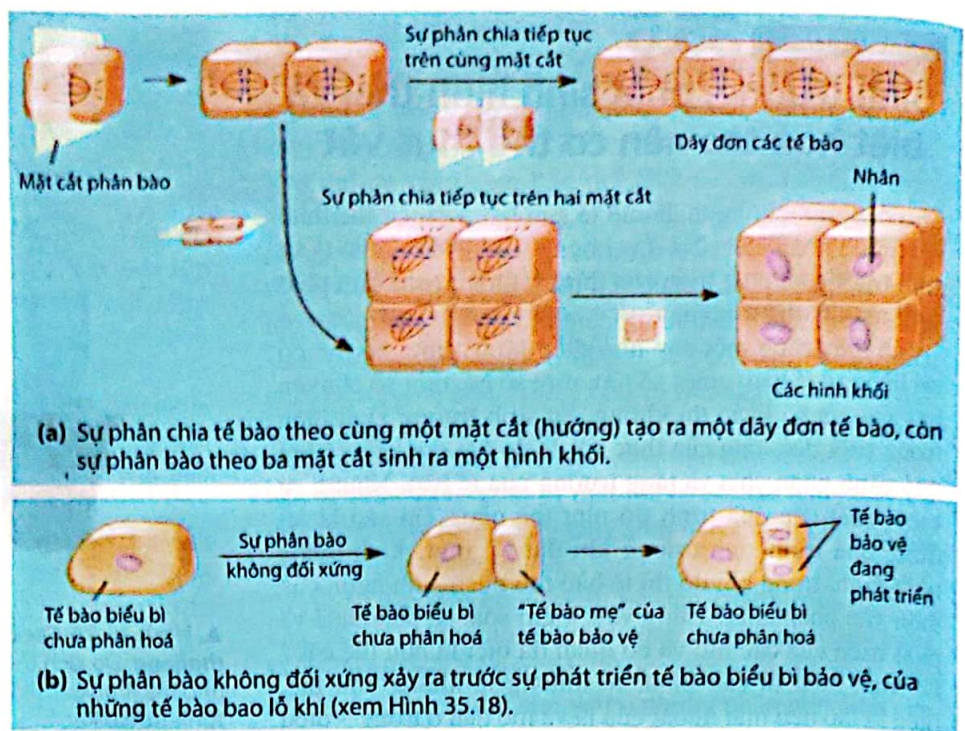
(Hình 35.25a). Mặt khác, nếu như các mặt cắt rất ngẫu nhiên thì kết quả là có một khối tế bào không có tổ chức. Trong khi đó dù cho các nhiệm sắc thể được phân chia cho các tế bào con là như nhau trong nguyên phân, nhưng tế bào chất thì có thể phân chia không đối xứng. Sự phân bào không đối xứng trong đó một tế bào con nhận nhiều tế bào chất hơn tế bào kia, là điều thường gặp trong tế bào thực vật và thường báo hiệu một hiện tượng quan trọng trong phát triển. Ví dụ, sự hình thành tế bào bảo vệ điển hình có sự tham gia của cả sự phân bào không đối xứng và sự thay đổi mặt cắt của sự phân chia tế bào. Một tế bào biểu bì phân chia không đối xứng tạo nên một tế bào lớn mà tế bào này vẫn là tế bào biểu bì không phân hoá và một tế bào bé để trở thành “tế bào mẹ” của tế bào bảo vệ. Tế bào bảo vệ hình thành khi tế bào mẹ nhỏ này phân chia theo mặt cắt thẳng góc với lần phân chia thứ nhất (**Hình 35.25b**).

Mặt cắt trong đó một tế bào phân chia được xác định ở cuối kỳ trung gian. Dấu hiệu đầu tiên của sự định hướng không gian này là sự sắp xếp lại của bộ khung tế bào. Các vi ống trong tế bào chất tập trung lại thành một vòng được gọi là đai trước kỳ đầu (**Hình 35.26**). Đai biến mất trước kỳ giữa nhưng nó báo trước mặt cắt tương lai của sự phân bào. “Dấu vết” gồm một dãy ngay ngắn các vi sợi actin được giữ lại sau khi các vi quản đã phân tán đi.

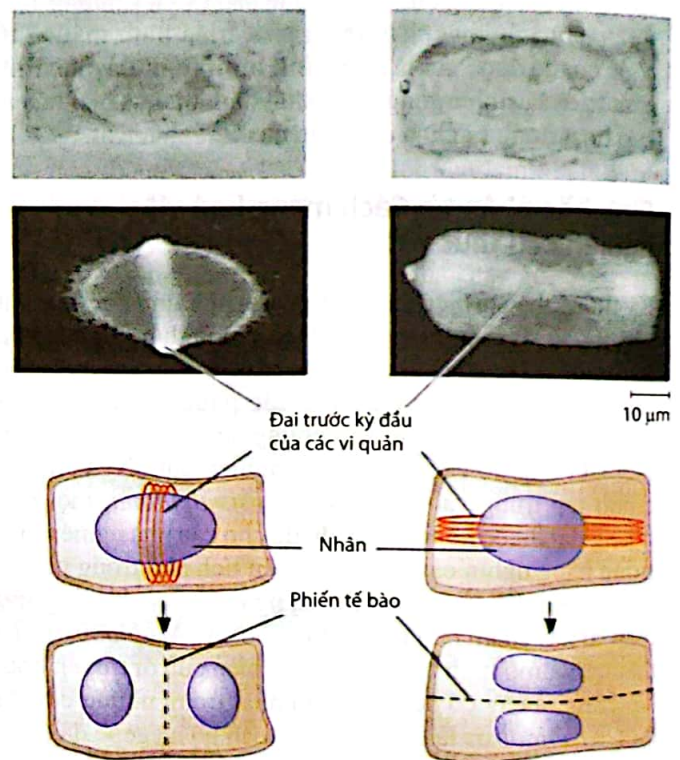
Định hướng của sự tăng trưởng tế bào

Trước khi thảo luận đến sự tăng trưởng tế bào góp phần như thế nào tới hình thái thực vật, cũng sẽ rất hữu ích khi chúng ta đề cập một chút về sự khác nhau trong sự tăng trưởng tế bào giữa thực vật và động vật. Tế bào động vật sinh trưởng chủ yếu bằng cách tổng hợp tế bào chất giàu protein, một quá trình đắt về trao đổi chất. Sự sinh trưởng của tế bào thực vật cũng tạo ra nguyên liệu bổ sung giàu protein trong tế bào chất nhưng sự hấp thụ nước được xem là chiếm khoảng 90% cho tăng trưởng. Phần lớn lượng nước này nằm trong một không bào trung tâm lớn. Dịch không bào rất loãng và hầu như không có các đại phân tử cần phải tiêu hao năng lượng mới tổng hợp được, những chất này có rất nhiều trong phần còn lại của tế bào chất. Không bào lớn do đó mà là cách “rẻ tiền” để lấp đầy không gian làm cho cây lớn nhanh mà lại tiết kiệm. Ví dụ, cây măng tre có thể kéo dài hơn 2 m mỗi tuần. Sự phát triển nhanh của chồi thân và rễ là sự thích nghi tiến hoá quan trọng để tăng thêm sự phơi ánh sáng và đất.

Ở tế bào đang lớn lên, các enzyme làm yếu các mối liên kết trên thành tế bào để cho nước khuếch tán vào không bào bởi thẩm thấu. Sự nở lỏng thành tế bào có được khi các ion hydrogen do tế bào hoạt hoá enzyme

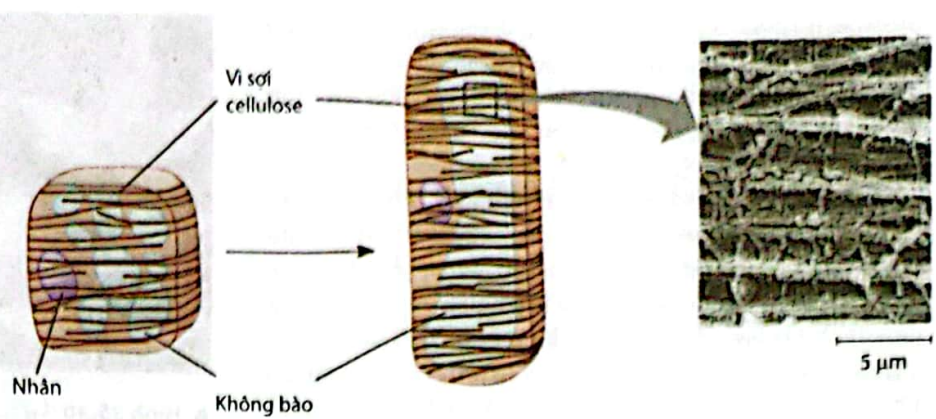


▲ **Hình 35.25** Mặt cắt và đối xứng của sự phân bào ảnh hưởng tới sự phát triển hình dạng.



▲ **Hình 35.26** Đai trước kỳ đầu của phân bào. Sự định vị của đai trước kỳ đầu báo trước mặt cắt phân bào. Mặc dù các tế bào bên trái và bên phải về hình dạng giống nhau, chúng sẽ phân chia theo các mặt cắt khác nhau. Mỗi tế bào thể hiện bởi hai ảnh hiển vi quang học, một cái (ở trên) không nhuộm màu, tế bào kia (dưới) nhuộm thuốc nhuộm huỳnh quang để rõ ràng biệt các vi ống. Các vi ống được nhuộm tạo nên một “quầng sáng” (đai trước kỳ đầu) bao quanh nhân ở phía ngoài tế bào chất.

► **Hình 35.27 Định hướng của sự tăng trưởng tế bào thực vật.** Tế bào thực vật đang sinh trưởng lớn lên chủ yếu là do hấp thụ nước. Trong một tế bào đang lớn lên, các enzyme làm yếu liên kết trên thành tế bào để nó phình ra khi nước khuếch tán vào không bào do thẩm thấu; cùng lúc đó nhiều vi sợi được hình thành. Sự định hướng sinh trưởng tế bào chủ yếu trên mặt cắt thẳng góc với sự định hướng của các vi sợi cellulose trong thành. Các vi sợi nằm trong chất nền của chất polysaccharide khác (không phải cellulose), một số trong đó tạo nên các đường liên kết ngang thấy rõ ở ảnh hiển vi (TEM).



của thành tế bào phá huỷ các liên kết giữa các chất trùng hợp trên thành tế bào.

Điều đó làm giảm sức nén lên tế bào đang trương để có thể nhận được nước nhiều hơn và phình ra. Những không bào nhỏ tích tụ hầu hết lượng nước đó dính lại với nhau và hình thành nên một không bào trung tâm lớn.

Tế bào thực vật ít khi phát triển lớn bằng nhau về mọi hướng. Sự tăng trưởng lớn nhất thường định hướng dài theo trục chính của cây. Ví dụ, tế bào gần đỉnh rễ có thể kéo dài gấp 20 lần độ dài ban đầu của nó với độ rộng tăng lên tương đối ít. Sự định hướng của các vi sợi cellulose trong các lớp trong cùng của thành tế bào tạo nên sự sinh trưởng phân hoá này. Các vi sợi không kéo căng ra mà tế bào tăng trưởng chủ yếu là thẳng góc với “thớ” của vi sợi như thể hiện ở **Hình 35.27**.

Cùng với mặt cắt của phân chia tế bào, các vi sợi giữ vai trò quan trọng trong điều hoà mặt cắt của sự tăng trưởng tế bào. Đó là sự định hướng của các vi sợi trong lớp tế bào chất ngoài cùng, lớp đó xác định sự định hướng của các vi sợi cellulose, là đơn vị cấu trúc cơ sở của thành tế bào.

Vi ống và sự sinh trưởng của thực vật

Việc nghiên cứu các thể đột biến *fass* của *Arabidopsis* khẳng định sự quan trọng của các vi ống của chất nguyên sinh trong phân chia và tăng trưởng tế bào. Thể đột biến *fass* có tế bào lùn không bình thường với gần như các mặt cắt ngẫu nhiên của sự phân bào. Rễ và thân của chúng không có các dây và lớp tế bào có thứ tự. Dù cho có những bất thường đó, các thể đột biến *fass* vẫn phát triển thành cây trưởng thành nhỏ, còn các cơ quan của chúng nén lại về chiều dài (**Hình 35.28**).

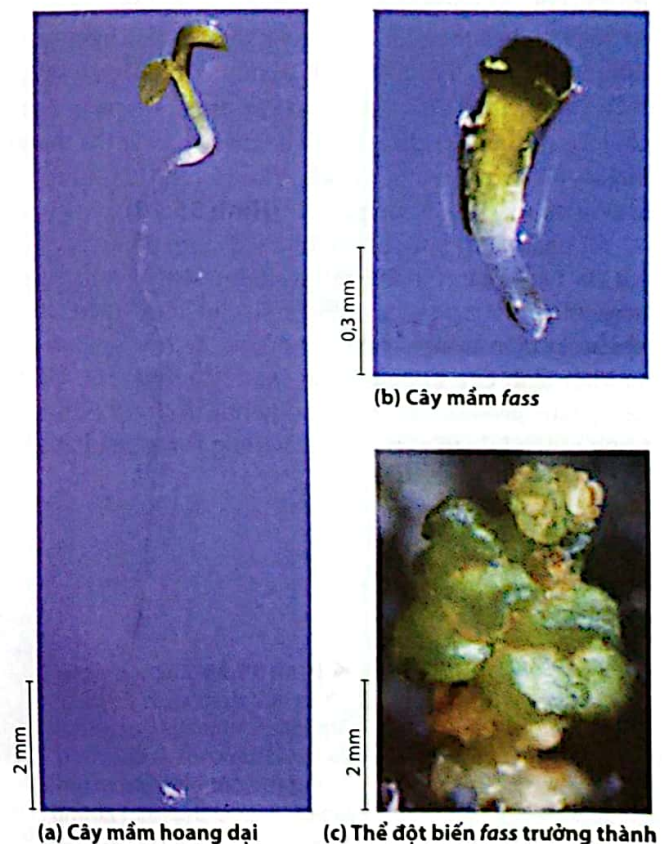
Hình dạng lùn mập và sự sắp xếp mô không có tổ chức có thể cho thấy sự tổ chức bất thường của các vi ống. Trong kỳ trung gian, các vi ống được định vị một cách ngẫu nhiên và các đai trước kỳ đầu không tạo thành trước nguyên phân (xem Hình 35.26). Kết quả là “thớ” của vi sợi cellulose không có trật tự trong thành tế bào để xác định hướng của sự kéo dài (xem Hình 35.27). Sự sai sót đó sinh ra những tế bào tăng trưởng về mọi hướng và phân chia ngẫu nhiên không định hướng.

Phát sinh hình thái và sự tạo mẫu hình

Cơ thể thực vật khác với tập hợp các tế bào đang phân chia và tăng trưởng. Quá trình phát sinh hình thái phải

xuất hiện để cho sự phát triển đích thực; có nghĩa là tế bào phải được tổ chức trong sự sắp xếp đa bào của mô và cơ quan. Sự phát triển của những cơ quan chuyên biệt trong những vùng chuyên biệt được gọi là **sự tạo mẫu hình**.

Nhiều nhà sinh học phát triển đề xuất rằng sự hình thành mẫu hình được xác định bởi thông tin về vị trí dưới dạng các tín hiệu được liên tục chỉ rõ cho từng tế bào vị trí của nó trong cơ quan đang phát triển. Theo như giả thiết này thì mỗi tế bào trong cơ quan đang phát triển đáp ứng với thông tin về vị trí từ tế bào bên cạnh bởi sự phân hoá thành kiểu tế bào đặc biệt, định hướng



▲ **Hình 35.28** Thể đột biến *fass* ở *Arabidopsis* khẳng định tính chất quan trọng của các vi ống tế bào chất trong sinh trưởng của thực vật. Cơ thể lùn của thể đột biến *fass* là do kết quả của sự phân bào và kéo dài tế bào của sự định hướng ngẫu nhiên thay vì theo chiều hướng bình thường của trục thân.

theo cách riêng. Các nhà sinh học đã tích lũy chứng cứ rằng gradient của các phân tử đặc biệt như các hormone, protein hoặc RNA thông tin đã cung cấp thông tin định vị. Ví dụ, sự khuếch tán của phân tử điều hoà sinh trưởng tạo nên trong mô phân sinh ngọn của chồi thân có thể “thông tin” cho các tế bào phía dưới một khoảng cách từ đỉnh chồi. Các tế bào có thể “đọc” các vị trí xuyên tâm bên trong cơ quan đang phát triển bằng sự phát hiện tín hiệu hoá học thứ hai từ những tế bào ngoài cùng. Gradient của hai hợp chất đó có thể đủ cho mỗi tế bào “có sự hiệu chỉnh” ở vị trí của nó liên quan với trục dài và trục xuyên tâm của cơ quan đang phát triển. Giả thiết về sự khuếch tán của các tín hiệu hoá học chỉ là một phương án để các nhà sinh học phát triển kiểm nghiệm.

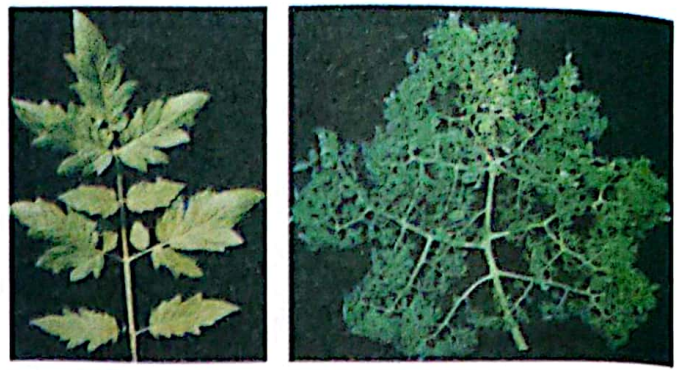
Một kiểu thông tin về định vị được liên kết với **tính phân cực**, là hiện tình có sự khác nhau về cấu trúc hoặc hoá học ở các đầu đối lập của cơ thể. Thực vật điển hình có trục với tận cùng rễ và tận cùng chồi thân. Sự phân cực như vậy là rất rõ rệt trong sự phân biệt về hình thái nhưng nó cũng biểu lộ trong các đặc tính sinh lý bao gồm sự vận động không định hướng của hormone auxin (xem Chương 39) và sự mọc ra các rễ phụ và chồi từ các “cành giâm”. Rễ phụ tạo nên bên trong cuối gốc của cành giâm từ thân và chồi phụ phát sinh từ phần cuối bên trên của cành giâm từ rễ.

Lần phân chia đầu tiên của hợp tử thực vật thường là không đối xứng, tính phân cực khởi đầu của cơ thể thực vật thành chồi thân và rễ. Khi tính phân cực được tạo ra thì rất khó để đảo ngược lại bằng thực nghiệm. Do vậy, sự xác lập đích thực tính phân cực theo trục là bước quyết định trong hình thái phát sinh của thực vật. Trong thể đột biến *gnom* của *Arabidopsis*, sự xác định tính phân cực là sai lệch. Lần phân chia thứ nhất của hợp tử là bất thường bởi vì nó là đối xứng và kết quả là một cây hình cầu không có rễ, cũng không có lá (**Hình 35.29**).

Sự phát sinh hình thái ở thực vật cũng như ở các sinh vật đa bào khác thường do sự kiểm soát của các gene homeotic, những gene điều hoà chủ chốt điều chỉnh nhiều sự kiện trong sự phát triển cá thể, chẳng hạn như sự khởi sinh của một cơ quan (xem Chương 21). Ví dụ, sản phẩm protein của gene homeotic *KNOTTED-1*, có trong nhiều loài thực vật là quan trọng trong sự phát triển



◀ **Hình 35.29** Xác lập tính phân cực theo trục. Cây mầm *Arabidopsis* bình thường (trái) có tận cùng chồi và tận cùng rễ. Trong thể đột biến *gnom* (phải) lần phân chia thứ nhất không phải không đối xứng và do vậy cây có hình cầu, không rễ và lá. Thiếu sót trong thể đột biến *gnom* được biết về sự bất lực trong việc chuyển hormone auxin theo cực.



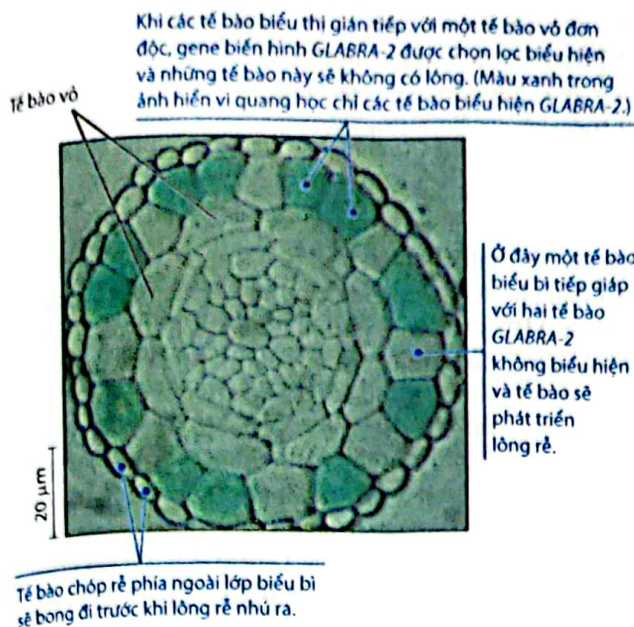
▲ **Hình 35.30** Sự biểu hiện quá mức của gene homeotic trong quá trình hình thành lá. *KNOTTED-1* là gene homeotic tham gia vào sự hình thành lá và lá chét. Một sự tăng sự biểu hiện gene đó ở cây cà chua, do đó lá có lá “siêu kép” (bên phải) so với lá bình thường (trái).

hình thái lá kể cả việc sinh ra các lá kép. Nếu như gene *KNOTTED-1*, được biểu hiện với một lượng lớn trong hệ gene cây cà chua thì lá kép bình thường sẽ trở thành lá “siêu kép” (**Hình 35.30**).

Biểu hiện gene và sự điều hoà biệt hoá tế bào

Các tế bào của một cơ thể đang phát triển có thể tổng hợp các protein khác nhau và phân hoá về cấu trúc và chức năng dù cho chúng có cùng một hệ gene chung. Nếu một tế bào trưởng thành được chuyển từ rễ hoặc lá có thể phản biệt hoá trong nuôi cấy mô và sinh ra các kiểu tế bào khác nhau của một cây, và rồi nó phải có toàn bộ các gene cần thiết để tạo nên bất kỳ loại tế bào thực vật nào (xem Chương 20.16). Điều đó có nghĩa là sự phân hoá tế bào phụ thuộc lớn vào sự kiểm soát sự biểu hiện gene – sự điều chỉnh phiên mã và dịch mã kết quả hình thành nên những protein đặc biệt. Các nhà nghiên cứu bắt đầu tháo gỡ cơ chế phân tử đóng và mở các gene đặc biệt ở những thời điểm quan trọng trong quá trình biệt hoá tế bào (xem Chương 18).

Sự hoạt hoá hoặc không hoạt hoá các gene đặc biệt tham gia vào quá trình biệt hoá tế bào phụ thuộc rất lớn vào thông tin vị trí – nơi một tế bào nhất định được định vị tương đối so với các tế bào khác. Ví dụ, có hai kiểu tế bào khác nhau được hình thành trên biểu bì rễ cây *Arabidopsis*: tế bào lông rễ và tế bào biểu bì không lông. Số phận của tế bào gắn liền với vị trí của các tế bào biểu bì. Những tế bào biểu bì chưa trưởng thành tiếp xúc với hai tế bào ở dưới của vỏ rễ phân hoá thành tế bào lông rễ, trong khi đó các tế bào biểu bì chưa trưởng thành tiếp xúc chỉ với một tế bào vỏ phân hoá thành tế bào trưởng thành không có lông. Sự biểu hiện phân hoá của một gene định vị được gọi là *GLABRA-2* (từ tiếng Latin *glaber* là nhẵn) là cần thiết cho sự phân bố lông rễ thích hợp. Các nhà nghiên cứu đã chứng minh điều đó bằng cách ghép gene *GLABRA-2* với “gene chỉ thị” để tạo cho mọi tế bào biểu hiện *GLABRA-2* trong rễ màu xanh nhạt sau khi xử lý tế bào bằng phương pháp đặc biệt (**Hình 35.31**). Gene *GLABRA-2* thường chỉ biểu hiện trong tế bào biểu bì không phát triển lông rễ.



▲ Hình 35.31 Gene định vị kiểm tra sự phân hoá lông r (LM).

ĐIỀU GÌ NẾU? Rễ sẽ giống cái gì nếu như *GLABRA-2* mất chức năng do đột biến?

Vị trí và số phận phát triển của tế bào

Trong quá trình tạo hình dạng của cơ quan, kiểu phân chia và tăng trưởng tế bào ảnh hưởng đến sự phân hoá của tế bào bằng cách đặt các tế bào đó ở những vị trí đặc biệt trong tương quan với những tế bào khác. Như vậy, thông tin về vị trí làm cơ sở cho mọi quá trình phát triển là: sinh trưởng, phát sinh hình thái và biệt hoá. Một phương pháp nghiên cứu mối quan hệ trong các quá trình này là *phân tích dòng* trong đó các dòng tế bào phát sinh từ mỗi tế bào trong mô phân sinh ngọn được lập bản đồ trong sự phát triển của cơ quan. Các nhà khoa học dùng đột biến để phân biệt tế bào mô phân sinh đặc biệt với các tế bào bên cạnh trong đỉnh chồi thân. Mọi tế bào phát triển từ tế bào đột biến do sự phân chia tế bào do đó sẽ được “đánh dấu”. Ví dụ, một tế bào đơn độc trong mô phân sinh có thể có sự đột biến để ngăn cản tổng hợp chất chlorophyll. Tế bào này và mọi tế bào con cháu của nó sẽ trở nên “bạch tạng” và chúng sẽ hình thành nên một dãy dài các tế bào “bạch tạng” chạy xuống phía dưới dọc theo trục của chồi màu lục khác biệt.

Số phận phát triển của tế bào ban đầu được xác định như thế nào trong một cấu trúc phôi? Trong chùng mực nào đó, thì số phận phát triển của tế bào ở trong đỉnh chồi được báo trước rất sớm. Ví dụ, việc phân tích dòng đã chỉ ra rằng hầu hết các tế bào phát sinh từ lớp ngoài cùng của tế bào phân sinh sẽ là thành phần của mô bì. Tuy nhiên, chúng ta không thể xác định chính xác được những tế bào phân sinh nào sẽ sinh ra các mô và cơ quan riêng biệt. Những sự thay đổi ngẫu nhiên một cách rõ ràng về tốc độ và mật cắt của sự phân bào có thể cơ cấu lại mô phân sinh. Ví dụ, những tế bào ngoài cùng thường phân chia thẳng góc với bề mặt của đỉnh chồi, bổ sung thêm tế bào cho lớp bề mặt. Tuy nhiên, đôi khi một trong số những tế bào ngoài cùng phân chia song song với bề mặt của đỉnh chồi để cho một tế bào con ở dưới bề mặt trong số các tế bào phát sinh từ các dòng khác nhau. Ngoại lệ đó chỉ ra

rằng các tế bào phân sinh không phải từ đầu đã chuẩn bị sẵn để tạo nên các mô và cơ quan chuyên biệt. Thay vì vị trí *sau cùng* của tế bào trong một cơ quan mới hình thành xác định loại tế bào nào mà nó sẽ hình thành nên.

Những thay đổi trong phát triển: Chuyển đổi giai đoạn

Các sinh vật đa bào thường trải qua các giai đoạn phát triển. Ở người đó là các giai đoạn ấu thơ, non trẻ, thanh niên và trưởng thành với tuổi dậy thì như là giai đoạn phân chia giữa các giai đoạn không sinh sản và sinh sản. Thực vật cũng trải qua các giai đoạn phát triển từ giai đoạn non trẻ tới giai đoạn trưởng thành dinh dưỡng tới giai đoạn trưởng thành sinh sản. Ở động vật, những thay đổi trong sự phát triển xảy ra trong toàn bộ cơ thể như khi một con ấu trùng phát triển thành con vật trưởng thành. Trái lại, các giai đoạn phát triển của thực vật diễn ra trong một vùng đơn độc là mô phân sinh ngọn. Những thay đổi hình thái xuất hiện từ những chuyển đổi đó trong hoạt động của mô phân sinh ngọn của chồi được gọi là *sự chuyển đổi giai đoạn*. Trong thời chuyển tiếp từ giai đoạn non trẻ tới giai đoạn trưởng thành thì những thay đổi rõ ràng nhất điển hình xuất hiện trong kích thước và hình dạng của lá (Hình 35.32). Các mẫu và lông non trẻ



▲ Hình 35.32 Sự chuyển đổi giai đoạn trong hệ thống chồi của *Acacia koa*. Cây bản địa này ở Hawaii có lá kép thời non trẻ gồm nhiều lá chét nhỏ và “lá” trưởng thành đơn (nói chính xác ra là cuống lá biến đổi mạnh). Hai kiểu phiên lá này phản ánh sự chuyển đổi giai đoạn trong sự phát triển của mô phân sinh ngọn của mỗi một chồi thân. Cứ một mẫu hình thành, giai đoạn phát triển — non trẻ hay trưởng thành — được cố định; thì lá kép không thể trưởng thành thành lá đơn.

giữ trạng thái non trẻ của chúng mặc dù sau khi chồi tiếp tục kéo dài và mô phân sinh ngọn đã thay đổi sang giai đoạn trưởng thành. Do đó bất kỳ một lá *mới* nào phát triển trên cành từ chồi nách ở các mẫu non trẻ thì cũng là non trẻ dù cho mô phân sinh ngọn của thân chính đã sinh ra các mẫu trưởng thành qua nhiều năm.

Sự chuyển đổi giai đoạn là ví dụ về tính mềm dẻo, linh hoạt của sự phát triển. Sự chuyển tiếp từ lá non trẻ tới lá trưởng thành chỉ là một kiểu chuyển đổi giai đoạn. Một ví dụ khác là sự chuyển tiếp ở cây rong lá ngò (xem Hình 35.1) từ các lá dưới nước hình lông chim đến các lá nổi hình quạt. Tiếp theo chúng ta sẽ xem xét một hiện tượng thường gặp là sự chuyển đổi giai đoạn quan trọng – sự chuyển tiếp từ mô phân sinh ngọn của chồi dinh dưỡng thành mô phân sinh hoa.

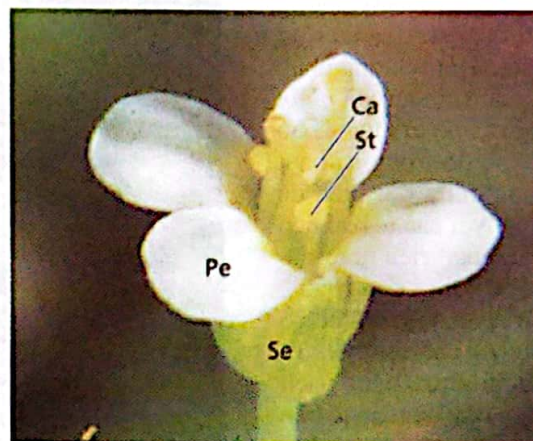
Điều hoà di truyền sự ra hoa

Sự hình thành hoa kéo theo sự chuyển đổi giai đoạn từ sinh trưởng dinh dưỡng tới sinh trưởng sinh sản. Sự chuyển tiếp đó được gây ra do tổ hợp các tín hiệu môi trường như độ dài ngày, các tín hiệu nội tại như các hormone (bạn sẽ được học kỹ hơn về vai trò của các tín hiệu này trong sự nở hoa ở Chương 39.) Khác với sự sinh trưởng dinh dưỡng là vô hạn, sự sinh trưởng của hoa là có hạn. Hoa được sinh ra do mô phân sinh của chồi ngọn làm ngừng sự sinh trưởng sơ cấp của chồi thân đó. Sự chuyển tiếp từ sinh trưởng dinh dưỡng tới sự ra hoa liên quan với sự mở của các **gene xác định mô phân sinh** hoa. Sản phẩm protein của những gene này là các yếu tố phiên mã điều hoà các gene cần thiết để biến mô phân sinh dinh dưỡng vô định tới mô phân sinh xác định của hoa.

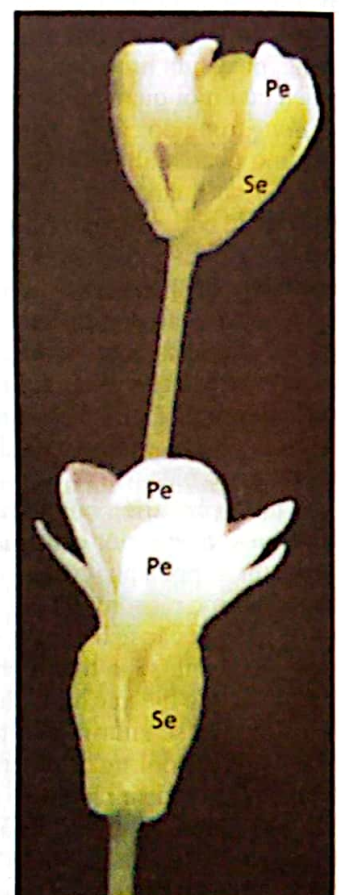
Khi mô phân sinh ngọn của chồi thân được kích hoạt để tạo hoa thì vị trí tương đối của mỗi mầm xác định sự phát triển của nó thành kiểu riêng biệt của cơ quan của hoa như: lá đài, cánh tràng, nhị đực hoặc lá noãn (xem Hình 30.7 để xem lại cấu trúc cơ bản của hoa). Nhìn từ phía trên, các cơ quan của hoa phát triển trong bốn vòng đồng tâm là: lá đài làm thành vòng thứ tư (ngoài cùng); cánh tràng làm thành vòng thứ ba; nhị đực làm thành vòng thứ hai và lá noãn làm thành vòng thứ nhất (trong cùng). Các nhà sinh học thực vật nhận dạng một số **gene xác định cơ quan**, chúng điều hoà sự phát triển của mẫu hình đặc trưng hoa đó. Gene xác định cơ quan cũng được gọi là **gene homeotic thực vật** (gene phát sinh đồng dạng thực vật), mã hoá cho các yếu tố phiên mã. Thông tin vị trí xác định gene xác định cơ quan được biểu hiện trong các mầm cơ quan hoa riêng biệt. Kết quả là phát triển các mầm cơ quan hoa thành những cơ quan hoa đặc trưng. Cũng

giống như đột biến ở ruồi giấm, gene homeotic làm cho chân phát triển ở vị trí của râu (xem Hình 18.18), một đột biến ở gene xác định cơ quan thực vật có thể gây nên sự phát triển không bình thường ở hoa như cánh tràng mọc ra ở chỗ của nhị đực như được thể hiện ở (Hình 35.33).

Bằng việc nghiên cứu các đột biến với các hoa bất thường, các nhà khoa học đã nhận dạng và tách dòng ba lớp gene xác định cơ quan hoa và các nghiên cứu của họ đã bắt đầu cho biết các gene này hoạt động như thế nào. **Mô hình ABC** của sự hình thành hoa được sơ đồ hoá ở **Hình 35.34a**, xác định ba lớp gene này điều khiển sự hình thành bốn kiểu cơ quan của hoa như thế nào. Theo mô hình ABC thì mỗi lớp gene xác định cơ quan được kích hoạt ở hai vòng chuyên biệt của mô phân sinh hoa. Thông thường thì gene A hoạt động ở hai vòng ngoài (lá đài và cánh tràng); gene B hoạt động ở hai vòng giữa (cánh tràng và nhị đực) và gene C hoạt động ở hai vòng trong (nhị đực và lá noãn). Các lá đài xuất hiện từ những phần của mô phân sinh hoa, nơi chỉ có gene A hoạt động; các cánh tràng xuất hiện ở nơi các gene A và B hoạt động; nhị đực ở nơi gene B và C hoạt động và lá noãn nơi chỉ có gene C hoạt động. Mô hình ABC có thể giải thích các kiểu hình của các thể đột biến khi không có hoạt động của gene A, B hoặc C với một điều kiện là: Nơi có hoạt động của gene A thì nó ức chế C và ngược lại. Nếu như cả A và C đều mất thì gene khác sẽ thay thế. **Hình 35.34b** thể hiện mẫu hình hoa của thể đột biến không có một trong ba lớp gene xác định cơ quan và mô tả mô hình giải



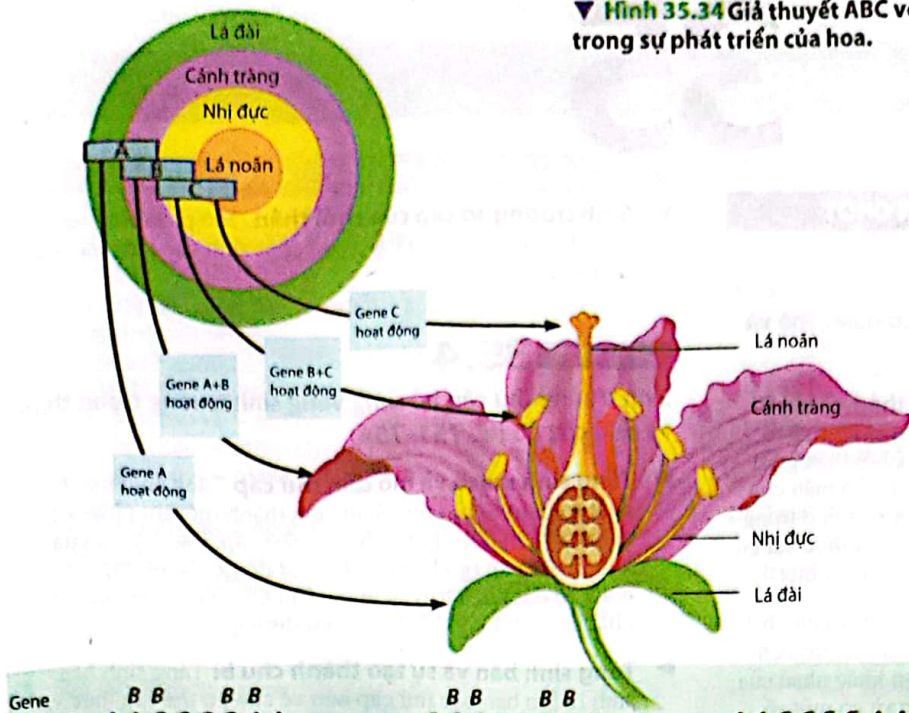
(a) Hoa *Arabidopsis* bình thường. *Arabidopsis* bình thường có bốn vòng thành phần hoa: lá đài (Se), cánh tràng (Pe), nhị đực (St) và lá noãn (Ca).



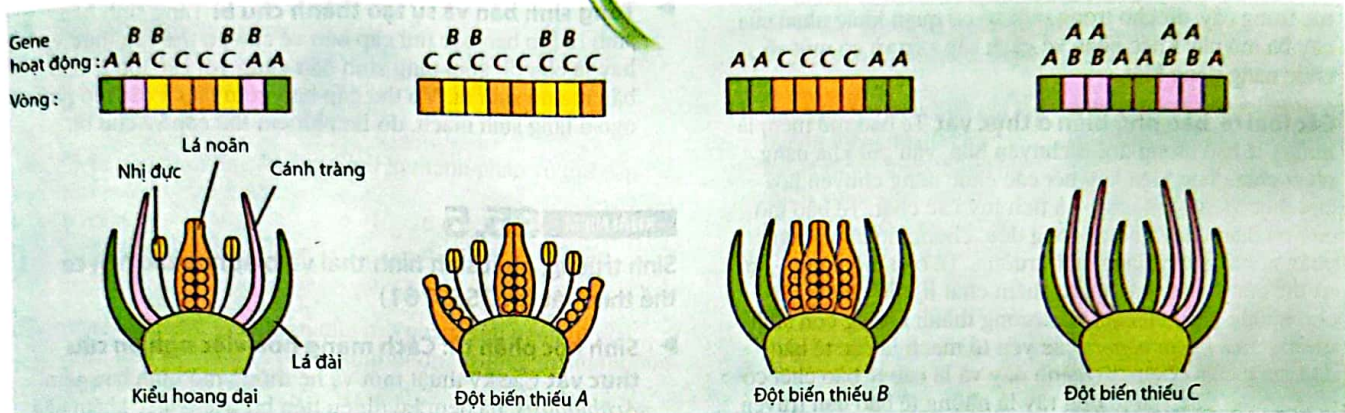
(b) Hoa *Arabidopsis* bất thường. Các nhà nghiên cứu đã xác định một số biến dị của gene nhận dạng cơ quan tạo nên sự phát triển các hoa bất thường. Hoa này có phần phụ của cánh tràng thay thế nhị đực và một hoa bên trong nơi ở cây thường là lá noãn.

▲ **Hình 35.33** Gene nhận dạng cơ quan và sự hình thành kiểu dáng trong sự phát triển của hoa.

▼ **Hình 35.34** Giả thuyết ABC về chức năng của gene xác định cơ quan trong sự phát triển của hoa.



(a) **Sơ đồ giả thiết ABC** Việc nghiên cứu đột biến ở thực vật phát hiện thấy ba lớp của gene xác định cơ quan có vai trò trong mô hình không gian của các thành phần hoa. Những gene này được biểu thị được gọi là A, B và C điều hoà sự biểu hiện các gene khác có vai trò trong sự phát triển của lá đài, cánh tràng, nhị đực và lá noãn. Lá đài phát triển từ miền phần sinh nơi chỉ có gene A hoạt động. Cánh tràng phát triển nơi cả gene A và B cùng biểu hiện. Nhị đực sinh ra nơi các gene B và C hoạt động. Lá noãn sinh ra nơi chỉ có gene C biểu hiện.



(b) **Nhìn phía bên của hoa với các đột biến xác định cơ quan.** Kiểu hình của các thể đột biến thiếu gene xác định cơ quan hoạt động A, B hoặc C có thể được giải thích bằng cách phối hợp mô hình ở phần (a) với nguyên tắc: nếu như hoạt động của A hoặc C bị mất thì hoạt động khác diễn ra ở tất cả bốn vòng.

thích như thế nào về các kiểu hình của hoa. Bằng cách xây dựng các giả thiết như thế và thiết kế các thí nghiệm để kiểm tra lại các giả thiết đó, các nhà khoa học đã tìm thấy cơ sở di truyền học của sự phát triển thực vật.

Bằng việc khảo sát từng phần để nghiên cứu cây như chúng ta đã thực hiện trong chương này, chúng ta cần nhớ lại rằng toàn bộ các chức năng của thực vật là trong một cơ thể thống nhất. Trong các chương tiếp theo chúng ta sẽ học kỹ hơn về các vật liệu được vận chuyển bên trong thực vật có mạch như thế nào (Chương 36), thực vật thu nhận các chất dinh dưỡng như thế nào (Chương 37), thực vật sinh sản như thế nào (Chương 38, tập trung vào thực vật có hoa) và các chức năng của thực vật được phối hợp với nhau như thế nào (Chương 39). Nên nhớ rằng cấu tạo phù hợp với chức năng, giải phẫu và sinh lý thực vật phản ánh sự tiến hoá thích nghi với những thử thách của sự sống trên đất liền sẽ nâng cao hiểu biết về thực vật của bạn.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 35.5

1. Tính chất gì của cây *Arabidopsis thaliana* làm nó trở thành sinh vật nghiên cứu tốt?
2. Làm thế nào mà hai tế bào trong một cây có cấu tạo rất khác nhau mặc dù chúng có cùng một hệ gene?
3. Giải thích tại sao đột biến *fass* ở *Arabidopsis* lại cho ra một cây lùn chứ không phải là cây dài bình thường?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Ở một số loài như ngọc lan ở trên bìa cuốn sách này, các lá đài trông giống với cánh tràng và cả hai đều được gọi chung là “cánh hoa”. Hãy giả định một mô hình ABC suy rộng để giải thích về mặt lý thuyết nguồn gốc của các cánh hoa này.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

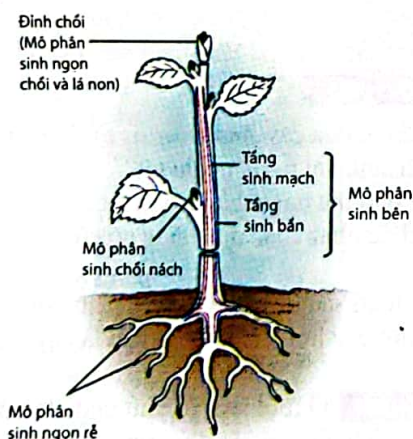
KHÁI NIỆM 35.1

Cơ thể thực vật có hệ thống thứ bậc các cơ quan, mô và tế bào (tr. 738 - 745)

- **Ba cơ quan cơ bản của thực vật là: rễ, thân và lá** Rễ neo dính cây, hấp thụ và dẫn truyền nước và các chất khoáng, và tích lũy các chất dinh dưỡng. Chồi thân gồm thân, lá và hoa (ở thực vật hạt kín). Lá dính vào mẫu của thân và là cơ quan quang hợp chủ yếu. Chồi nách ở trong nách lá và thân, sinh ra cành. Các cơ quan của thực vật có thể biến dạng thực hiện những chức năng chuyên biệt.
- **Mô bì, mô dẫn và mô cơ bản** Mô bì (biểu bì và chu bì), mô dẫn (xylem và phloem) và mô cơ bản là các mô liên tục trong cây, dù cho trong một số cơ quan khác nhau của cây ba mô này khác nhau về cách sắp xếp và có một số chức năng riêng biệt.
- **Các loại tế bào phổ biến ở thực vật** Tế bào mô mềm là những tế bào tương đối ít chuyên hoá, vẫn giữ khả năng phân chia, thực hiện hầu hết các chức năng chuyển hoá của thực vật về tổng hợp và tích lũy các chất. Tế bào mô dày có thành dày không đồng đều, chống đỡ cho những phần non của cây đang sinh trưởng. Tế bào mô cứng – sợi và thể cứng – có thành dày, thấm chất lignin chống đỡ cho những phần của cây đã trưởng thành không còn sinh trưởng nữa. Quản bào và các yếu tố mạch là các tế bào dẫn nước của xylem có thành dày và là các tế bào chết có chức năng. Các yếu tố ống rây là những tế bào dẫn truyền đường của phloem ở thực vật hạt kín. Mặc dù ở trạng thái sống có chức năng, các yếu tố ống rây phụ thuộc vào các tế bào kèm bên cạnh.

KHÁI NIỆM 35.2

Mô phân sinh sinh ra tế bào cho các cơ quan mới (tr. 746-747)



KHÁI NIỆM 35.3

Sinh trưởng sơ cấp kéo dài rễ và thân (tr. 747-751)

- **Sinh trưởng sơ cấp của rễ** Mô phân sinh ngọn của rễ ở ngay gần đỉnh rễ, sinh ra các tế bào cho sự sinh trưởng của trục rễ và chóp rễ.

- **Sinh trưởng sơ cấp của chồi thân** Mô phân sinh ngọn của chồi thân nằm ở chồi ngọn phát sinh các lông và mẫu mang lá.

KHÁI NIỆM 35.4

Sinh trưởng thứ cấp bổ sung vòng sinh trưởng trong thân và rễ ở cây gỗ (tr. 751-754)

- **Tầng sinh mạch và mô dẫn thứ cấp** Tầng sinh mạch phát triển từ tế bào mô phân sinh thành một trụ phân sinh tạo ra xylem thứ cấp và phloem thứ cấp. Các lớp cũ của xylem thứ cấp (gỗ lõi) không hoạt động còn những lớp trẻ hơn (gỗ đặc) dẫn truyền nước. Chỉ có phloem thứ cấp trẻ nhất là hoạt động để dẫn truyền đường.
- **Tầng sinh bản và sự tạo thành chu bì** Tầng sinh bản sinh ra lớp bao bọc thứ cấp bảo vệ cho cơ thể của thực vật hay là chu bì, gồm tầng sinh bản cùng với các lớp tế bào bản mà nó sinh ra. Vỏ thứ cấp bao gồm tất cả các mô phía ngoài tầng sinh mạch, đó là: phloem thứ cấp và chu bì.

KHÁI NIỆM 35.5

Sinh trưởng, phát sinh hình thái và biệt hoá tạo nên cơ thể thực vật (tr. 755-761)

- **Sinh học phân tử: Cách mạng hoá việc nghiên cứu thực vật** Các kỹ thuật mới và hệ thống mô hình bao gồm *Arabidopsis*, đã đem lại nhiều tiến bộ trong việc khám phá về thực vật. *Arabidopsis* là thực vật đầu tiên có hệ gene đã được giải trình tự.
- **Sinh trưởng: Phân bào và tăng trưởng tế bào** Sự phân bào và tăng trưởng tế bào là những yếu tố chủ yếu quy định sự sinh trưởng và hình dạng của thực vật. Một đại trước kỳ đầu xác định nơi phiên tế bào sẽ được hình thành trong phân chia tế bào. Sự định hướng bộ khung tế bào ảnh hưởng đến hướng kéo dài tế bào bằng cách kiểm soát sự định hướng các vi sợi cellulose trong thành tế bào.
- **Phát sinh hình thái và sự tạo mẫu hình** Sự phát triển của mô và cơ quan trong các vị trí riêng biệt phụ thuộc sự đáp ứng của tế bào về thông tin vị trí, ví như tính phân cực. Gene homeotic thường kiểm soát sự phát sinh hình thái.
- **Biểu hiện gene và sự điều hoà biệt hoá tế bào** Mặc dù có hệ gene giống hệt nhau, tế bào thực vật phân hoá theo sự hoạt hoá của gene khác nhau.
- **Vị trí và số phận phát triển của tế bào** Cách thức mà tế bào thực vật phân hoá được xác định phần lớn bởi vị trí tế bào trong quá trình phát triển cơ thể thực vật.
- **Những thay đổi trong phát triển: Chuyển đổi giai đoạn** Những tín hiệu nội tại hoặc của môi trường có thể tạo cho thực vật chuyển từ một giai đoạn phát triển này sang giai đoạn khác – ví dụ, từ chỗ phát triển thành lá non tới phát triển thành lá trưởng thành. Sự chuyển đổi hình thái đó được gọi là chuyển đổi giai đoạn.
- **Điều hoà di truyền sự ra hoa** Việc nghiên cứu gene đặc trưng quy định sự phát triển của hoa cung cấp hệ thống

mô hình cho việc nghiên cứu sự tạo mẫu hình. Mô hình ABC xác định ba lớp gene đặc trưng cho cơ quan kiểm soát sự hình thành lá dài, cánh tràng, nhị đực và lá noãn.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

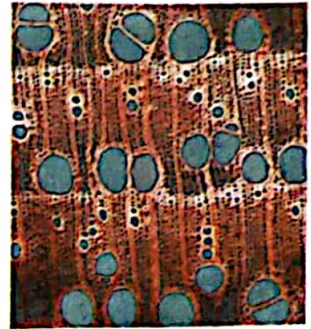
TỰ KIỂM TRA

- Cấu trúc nào dưới đây là cặp đôi *không phù hợp* với hệ thống mô của nó?
 - lông rể – mô bì
 - thịt lá hình giậu – mô cơ bản
 - tế bào bảo vệ – mô bì
 - tế bào kèm – mô cơ bản
 - quản bào – mô dẫn
- Ở rễ, yếu tố mạch hoàn thành sự phát triển ở vùng sinh trưởng nào?
 - vùng phân chia tế bào
 - vùng kéo dài
 - vùng phân hoá
 - chóp rễ
 - mô phân sinh ngọn
- Gỗ lõi và gỗ dác gồm
 - vỏ thứ cấp
 - chu bì
 - xylem thứ cấp
 - phloem thứ cấp
 - bần
- Phần nào dưới đây *không phải* là thành phần vỏ thứ cấp của một cây gỗ già?
 - bần
 - tầng sinh bần
 - lỗ vỏ
 - xylem thứ cấp
 - phloem thứ cấp
- Sự chuyển đổi giai đoạn của mô phân sinh ngọn từ giai đoạn non trẻ tới giai đoạn dinh dưỡng trưởng thành thường được biểu hiện bởi
 - thay đổi trong hình thái lá được sinh ra.
 - tế bào khởi sinh trong xylem thứ cấp.
 - hình thành rễ bên.
 - thay đổi trong sự định hướng của đai trước kì đầu và các vi ống của tế bào chất trong mô phân sinh bên.
 - Sự hoạt hoá của gene xác định mô phân sinh hoa.
- Cấu trúc nào sau đây sinh ra từ hoạt động mô phân sinh?
 - xylem thứ cấp
 - lá
 - mô bì
 - củ
 - tất cả trên
- Ngắt ngọn cây hoa mồm chó làm cho cây ra nhiều hoa hơn là giữ lại đơn độc một hoa. Tại sao ngắt bỏ đỉnh ngọn thì có nhiều hoa hơn?
 - Ngắt bỏ mô phân sinh ngọn gây nên sự chuyển tiếp giai đoạn từ phát triển sinh dưỡng sang phát triển hoa.
 - Ngắt bỏ mô phân sinh ngọn gây nên sự phân chia tế bào không có tổ chức như trong thể đột biến *fass* ở *Arabidopsis*.
 - Ngắt bỏ mô phân sinh ngọn cho phép có nhiều chất dinh dưỡng hơn được đưa tới mô phân sinh hoa.

- Ngắt bỏ mô phân sinh ngọn làm mọc ra các chồi bên để hình thành nhiều cành về sau sinh nhiều hoa.
- Ngắt bỏ mô phân sinh ngọn cho phép chu bì tạo nên các cành bên mới.

- Cấu tạo nào dưới đây *không* do tăng sinh mạch tạo ra?
 - tế bào mô cứng
 - tế bào mô mềm
 - yếu tố ống rây
 - lông rể
 - yếu tố mạch
- Kiểu tế bào trưởng thành, mà một tế bào phối thực vật riêng biệt tạo nên, được xác định chủ yếu bởi
 - mất gene có chọn lọc.
 - vị trí cuối cùng của tế bào trong cơ quan đang phát triển.
 - kiểu di chuyển của tế bào.
 - tuổi tế bào.
 - đồng phân sinh đặc biệt của tế bào.
- Trên cơ sở mô hình ABC, cấu trúc nào của hoa biểu hiện bình thường của gene A và C và biểu hiện của gene B trong tất cả bốn vòng?
 - lá noãn-cánh tràng-cánh tràng-lá noãn
 - nhị đực-nhị đực-cánh tràng-cánh tràng
 - lá dài-lá noãn-lá noãn-lá dài
 - lá dài-lá dài-lá noãn-lá noãn
 - lá noãn-lá noãn-lá noãn-lá noãn

- HÃY VẼ** Trên bản cắt ngang này của gỗ cây hai lá mầm thực, hãy chú thích vòng sinh trưởng, gỗ muộn, gỗ sớm và các yếu tố mạch. Vẽ mũi tên theo chiều lõi tới bần.



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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

- Các nhà sinh học tiến hoá đặt ra thuật ngữ *thích nghi mới* (exaptation) để mô tả hiện tượng thường thấy trong tiến hoá của sự sống, một cảnh hoặc cơ quan khởi đầu đã có chức năng nhất định nhưng về sau lại thực hiện một chức năng mới. Cho một số ví dụ về sự thích ứng mới trong các cơ quan của thực vật.

TÌM HIỂU KHOA HỌC

- Viết một đoạn giải thích tại sao các thể đột biến là cần thiết để nghiên cứu sự điều chỉnh phát triển của thực vật. Cho ít nhất một ví dụ đặc biệt.