

Thu nhận và vận chuyển vật chất ở cây có mạch



▲ Hình 36.1 Thực vật hay đá cuội?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 36.1 Thực vật trên cạn thu nhận các chất từ phía trên và cả phía dưới mặt đất
- 36.2 Các chất được vận chuyển bằng cách khuếch tán ở khoảng cách ngắn hoặc vận chuyển chủ động và vận chuyển theo dòng khối ở khoảng cách dài
- 36.3 Nước và các chất khoáng được vận chuyển từ rễ đến chồi
- 36.4 Lỗ khí giúp điều chỉnh vận tốc thoát hơi nước
- 36.5 Đường được vận chuyển từ lá và từ các nguồn khác đến các vị trí sử dụng hoặc đến nơi dự trữ
- 36.6 Vận chuyển theo con đường hợp bào là rất năng động

TỔNG QUAN

Cây dưới mặt đất

Sa mạc Kalahari của Nam Phi chỉ nhận khoảng 20cm lượng mưa mỗi năm, hầu như chỉ trong những tháng mùa hè khi nhiệt độ ngày lên đến 35 - 45°C nóng như thiêu đốt (95 - 113°F). Nhiều động vật trốn thoát sức nóng của sa mạc nhờ tìm kiếm chỗ nấp dưới mặt đất. Một giống cây lưu niên lạ mang tên cây đá (*Lithops*) có lối sống tương tự, hầu như sống ngầm dưới đất (Hình 36.1). Ngoại trừ chóp của hai lá mỏng nước trời lên bề mặt cát, cây đá sống hoàn toàn dưới đất. Mỗi chóp lá có một vùng gồm các tế bào trong suốt kiểu thấu kính cho phép ánh sáng xâm nhập vào mô quang hợp ở dưới mặt đất. Các thích nghi này tạo khả năng cho cây đá để giữ độ ẩm và tránh nhiệt độ có hại tiềm tàng và cường độ ánh sáng cao của sa mạc.

Tập tính sinh trưởng đặc biệt của *Lithops* nhắc nhở chúng ta rằng sự thành công của thực vật phụ thuộc chủ yếu vào khả năng khai thác các chất từ môi trường và gìn giữ các chất trong cây. Thông qua quá trình chọn lọc tự nhiên, nhiều loài thực vật đã có được khả năng thu nhận các nguồn tài nguyên vốn đặc biệt nghèo nàn trong môi trường của chúng một cách rất hiệu quả, nhưng chúng

thường phải trả giá cho khả năng đặc biệt đó. Ví dụ, kiểu sống ngầm dưới đất của *Lithops* là thuận lợi cho việc thu nhận nước nhưng không tốt cho quang hợp. Kết quả là cây đá, *Lithops* sinh trưởng rất chậm chạp.

Chương này bắt đầu bằng việc khảo sát các nét đặc trưng về cấu trúc của hệ chồi và hệ rễ, những bộ phận giúp cây tăng cường hiệu quả trong việc thu nhận các chất. Việc thu nhận các chất từ môi trường không phải là đã kết thúc câu chuyện, mà thực ra mới chỉ bắt đầu. Một khi được thu nhận, các chất phải được vận chuyển đến các bộ phận của cây mà chúng cần. Do đó, sự vận chuyển các nguyên vật liệu là quan trọng cho hoạt động phối hợp của toàn cây. Chủ đề trung tâm của chương này là ba cơ chế vận chuyển cơ bản - sự khuếch tán, vận chuyển tích cực và vận chuyển theo dòng khối, hoạt động phối hợp ra sao trong cây có mạch để vận chuyển nước, các chất khoáng và các sản phẩm quang hợp (sugars).

KHÁI NIỆM

36.1

Thực vật trên cạn thu nhận các chất từ phía trên và cả phía dưới mặt đất

Cây trên cạn điển hình sống ở hai thế giới - trên mặt đất, nơi mà hệ chồi thu nhận ánh sáng mặt trời và CO_2 và ở dưới mặt đất, ở đó hệ rễ hấp thụ nước và các chất khoáng. Nếu không có sự thích nghi để thu nhận và vận chuyển các nguồn tài nguyên có từ hai nơi này, thực vật không thể chiếm cứ mặt đất được.

Tổ tiên của thực vật trên cạn là tảo. Chúng hấp thụ nước, chất khoáng và CO_2 trực tiếp từ nước. Sự vận chuyển các chất trong các tảo này là tương đối đơn giản bởi vì mỗi tế bào tiếp cận trực tiếp với nguồn các chất này. Thực vật trên cạn xưa nhất là cây không có mạch sinh ra các chồi quang hợp ngay trên chỗ nước ngọt nóng mà chúng sinh sống. Các chồi không lá này có tầng sáp cutin và một số lỗ khí cho phép chúng tránh được sự mất nước quá mức trong khi vẫn cho phép trao đổi khí để quang hợp. Chức năng neo giữ và hấp thụ của thực vật trên cạn đầu tiên được giả định là nhờ gốc của thân hoặc nhờ rễ giả dạng sợi nấm nhận (xem Hình 29.8).

Khi cây trên cạn đã phát triển và tăng lên về số lượng, thì sự cạnh tranh đối với ánh sáng, nước và chất dinh dưỡng được tăng cường. Cây cao hơn với các phần phụ rộng, phẳng có ưu thế trong hấp thụ ánh sáng. Song sự tăng về diện tích bề mặt làm bay hơi nước nhiều hơn và do đó cần nhiều nước hơn. Chồi thân lớn hơn cũng đòi hỏi neo giữ nhiều hơn. Các nhu cầu này thúc đẩy việc tạo ra rễ đa bào, phân nhánh. Trong lúc ấy, khi chiều cao của chồi lớn tách phần ngọn có chồi quang hợp khỏi phần không quang hợp ở dưới đất, chọn lọc tự nhiên tạo điều kiện thuận lợi cho cây có khả năng vận chuyển nước, chất khoáng và các sản phẩm quang hợp theo khoảng cách dài một cách hiệu quả.

Sự tiến hoá của mô mạch gồm xylem và phloem có thể thúc đẩy sự phát triển của hệ rễ và hệ chồi mở rộng để thực hiện sự vận chuyển khoảng cách dài (xem Hình 35.10). Xylem vận chuyển nước và chất khoáng từ rễ đến chồi. Phloem vận chuyển các sản phẩm quang hợp từ nơi chúng được tạo ra hoặc dự trữ đến nơi chúng được sử dụng. **Hình 36.2** cung cấp một cái nhìn khái quát về sự thu nhận và sự vận chuyển các chất trong cây có mạch.

Do sự thành công của thực vật phụ thuộc vào quang hợp, nên sự tiến hoá đã dẫn đến nhiều cơ chế để thu nhận ánh sáng mặt trời, CO_2 từ không khí và nước từ đất. Có lẽ điều quan trọng chính là cây trên cạn phải giảm đến mức tối thiểu sự mất hơi nước đặc biệt trong môi trường nước khan hiếm. Sự thích nghi của mỗi loài biểu thị sự thoả hiệp giữa việc tăng cường quang hợp và việc làm giảm

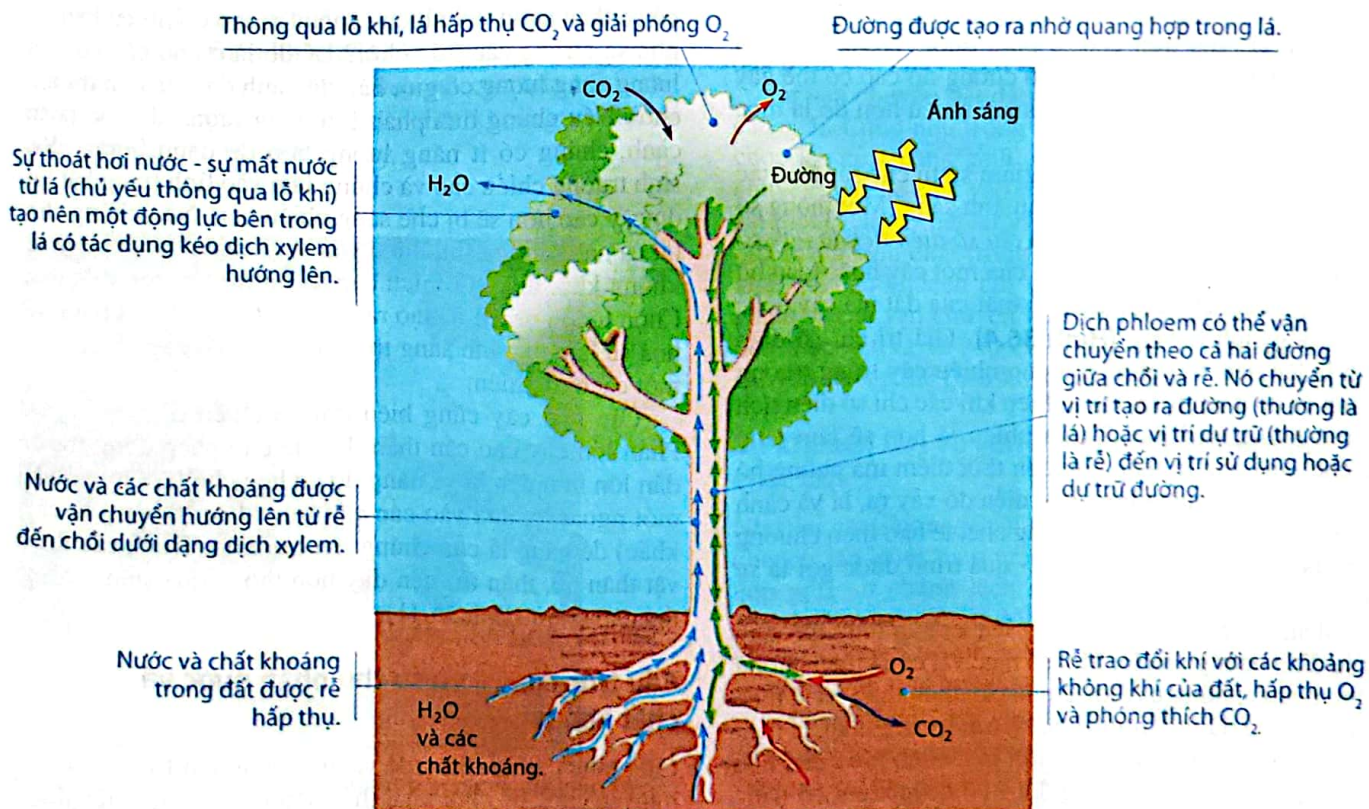
đến mức tối thiểu sự mất nước của loài trong những nơi mà chúng sống. Phần sau trong chương này, chúng ta sẽ thảo luận cây làm giảm đến mức tối thiểu sự mất nước như thế nào. Ở đây, chúng ta sẽ khảo sát cấu trúc cơ bản của chồi và rễ giúp cây thu nhận các chất như thế nào.

Cấu trúc của chồi và sự hấp thụ ánh sáng

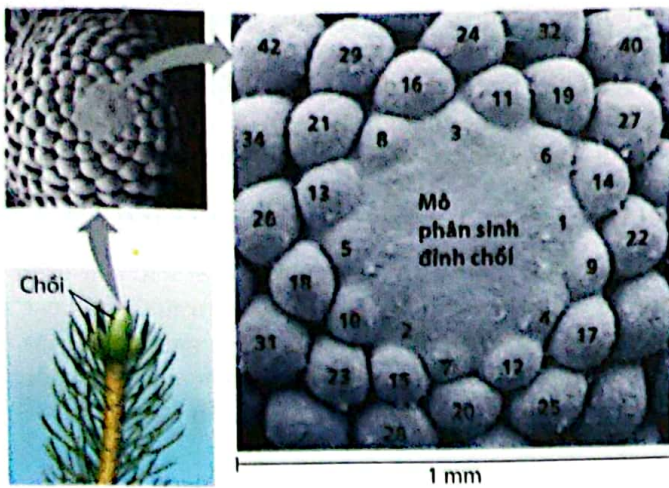
Trong hệ chồi, thân có chức năng như là các cấu trúc nâng đỡ cho lá và như là ống vận chuyển nước và chất dinh dưỡng. Các biến dị trong hệ chồi bắt nguồn chủ yếu từ hình dạng và cách sắp xếp của lá, mẫu của các chồi phụ và sự sinh trưởng tương đối về độ dài và chiều dày của thân.

Cỡ và cấu trúc của lá lý giải về tính đa dạng bên ngoài mà chúng ta nhìn thấy ở dạng cây. Lá có độ dài trong phạm vi từ lá nhỏ li ti 1,3mm của cây cỏ còi (*Crassula erecta*), cỏ sống tự nhiên ở vùng cát khô miền Tây Hoa Kỳ, đến 20m của cây cọ *Raphia regalis*, một loài bản địa của rừng mưa châu Phi. Hai loài này là các ví dụ đạt mức độ cao nhất về mối liên quan chung thấy được giữa lượng nước mà cây có thể tiếp cận với kích cỡ lá. Lá lớn thường thấy trong các rừng mưa nhiệt đới và lá bé thường thấy trong môi trường khô hoặc rất lạnh nơi mà nước lỏng rất khan hiếm và sự mất hơi nước khỏi lá là vấn đề tiềm tàng hơn.

Sự sắp xếp lá trên thân gọi **mẫu xếp lá (phyllotaxy)** là nét đặc trưng về kiến trúc có ý nghĩa lớn lao trong hấp



▲ **Hình 36.2** Tổng quan về sự thu nhận và vận chuyển các chất trong cây có mạch.



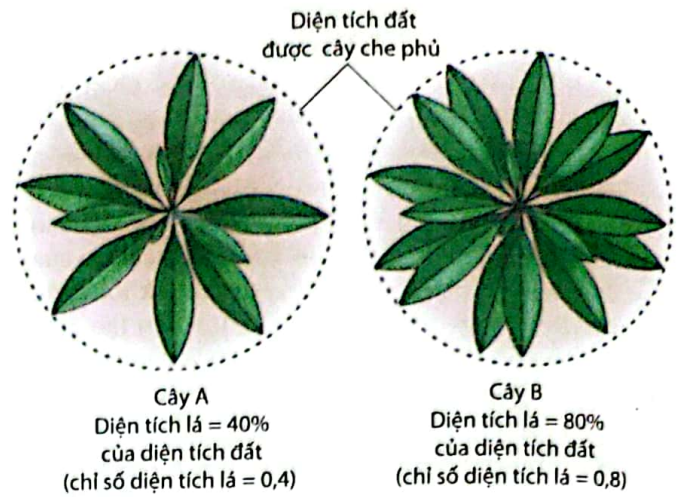
▲ Hình 36.3 Mẫu xếp lá nhú ra của cây vân sam Na Uy. Ảnh hiển vi điện tử này (SEM) thu từ trên đỉnh chồi, biểu thị kiểu nhú lá. Lá được đánh số với số 1 là non nhất (một số lá được đánh số không thể thấy trong hình chụp gần).

? Với ngón tay, bạn hãy theo dõi tiến triển của sự nhú lá, bắt đầu với số lá 29. Kiểu nhú lá là gì?

thụ ánh sáng. Mẫu xếp lá được xác định nhờ mô phân sinh đỉnh chồi và là đặc hiệu cho mỗi loài (**Hình 36.3**). Loài có thể có một lá trên một mẫu (mẫu xếp lá mọc cách hoặc vòng xoắn), hai lá trên mẫu (mẫu xếp lá mọc đối) hoặc nhiều lá (mẫu xếp lá mọc vòng). Phần lớn thực vật hạt kín có mẫu xếp lá mọc cách với lá sắp xếp theo vòng xoắn đi lên xung quanh thân, mỗi lá kế tiếp nhú ra khoảng $137,5^\circ$ từ vị trí của lá trước. Tại sao $137,5^\circ$? Các phân tích toán học cho rằng góc này cho phép mỗi lá nhận sự phơi sáng cực đại và làm giảm sự che chắn lẫn nhau của lá phía trên cho lá phía dưới. Trong các môi trường mà ánh sáng mặt trời có cường độ cao có thể gây tổn thương cho lá, sự che ánh sáng nhiều hơn do lá mọc đối tạo ra có thể là có lợi thế.

Các đặc điểm của cây làm giảm sự tự che sáng có tác dụng làm tăng khả năng hấp thụ ánh sáng. Một thông số có lợi trong phương diện này là *chỉ số diện tích lá* - tỷ số của tổng số bề mặt lá phía trên của một cây hoặc toàn bộ cây trồng chia cho diện tích bề mặt của đất mà cây hoặc cây trồng sinh trưởng (**Hình 36.4**). Giá trị chỉ số diện tích lá lên đến 7 là phổ biến cho nhiều cây trồng trưởng thành và có ít ích lợi nông nghiệp khi các chỉ số diện tích lá cao hơn giá trị này. Thêm nhiều lá hơn sẽ làm tăng sự che sáng cho lá thấp hơn đến thời điểm mà chúng hô hấp nhiều hơn quang hợp. Khi điều đó xảy ra, lá và cành không sinh lợi trải qua phản ứng chết tế bào theo chương trình hoá và cuối cùng rụng lá - quá trình được gọi là *sự tự tỉa cành cây*.

Nhân tố khác có ảnh hưởng lên sự hấp thụ ánh sáng là sự định hướng của lá. Một số thực vật có lá theo hướng nằm ngang, những cây khác như cây thân thảo có lá theo hướng thẳng đứng. Trong điều kiện ánh sáng thấp, lá nằm ngang hấp thụ ánh sáng mặt trời một cách hiệu quả hơn lá thẳng đứng. Song ở vùng đồng cỏ hoặc vùng có nắng khác, sự định hướng ngang, có thể phơi lá phía trên với ánh sáng mạnh, làm tổn thương lá và làm giảm sút quang hợp. Nhưng nếu lá của cây gần thẳng đứng, các tia sáng



▲ Hình 36.4 Chỉ số diện tích lá. Chỉ số diện tích lá của cây đơn độc là tỷ số của tổng diện tích bề mặt lá trên đỉnh với diện tích của đất được cây che phủ như minh họa trong tranh này của hai cây nhìn từ ngọn.

? Một chỉ số diện tích lá cao hơn luôn luôn làm tăng lượng quang hợp phải không? Giải thích.

gần song song với bề mặt lá, như vậy không có lá nào nhận quá nhiều ánh sáng và ánh sáng thâm nhập sâu hơn vào các lá thấp hơn.

Một số nhân tố khác đóng góp nhiều cho ngoại hình và sự thành công sinh thái của cây là mẫu chồi và sự kéo dài thân. Carbon dioxide và ánh sáng mặt trời là tài nguyên được khai thác hiệu quả hơn nhờ sự phân nhánh. Song, một số thực vật như cây cọ thường không phân nhánh, trong khi đó những thực vật khác như cây thân cỏ có thân ngắn với nhiều cành. Tại sao có nhiều biến dị như vậy trong cấu trúc chồi? Lý do là ở chỗ cây có một lượng năng lượng có giới hạn để dành cho sự sinh trưởng chồi. Nếu chúng đưa phần lớn năng lượng đó vào phân cành, chúng có ít năng lượng hơn để dành hướng đến sinh trưởng chiều cao và chúng lâm vào tình trạng bất lợi do cây cao hơn sẽ bị che sáng nhiều hơn. Nếu chúng cho tất cả năng lượng thu được vào tăng chiều cao, chúng sẽ không khai thác tối thích các tài nguyên ở trên mặt đất. Chọn lọc tự nhiên đã tạo ra các cấu trúc chồi giúp tối ưu hoá sự hấp thụ ánh sáng trong ổ sinh thái cây chiếm giữ một cách tự nhiên.

Các loài cây cũng biến đổi về chiều dày của thân. Phần lớn cây cao cần thân dày để cho phép dòng mạch dẫn lớn hơn đến lá và nâng đỡ cơ học cho lá. Cây nho là một ngoại lệ, dựa vào các cấu trúc khác (thường là cây khác) để nâng lá của chúng lên cao hơn. Trong các thực vật thân gỗ, thân trở nên dày hơn thông qua sinh trưởng thứ cấp (xem Hình 35.11).

Cấu trúc của rễ và sự thu nhận nước và chất khoáng

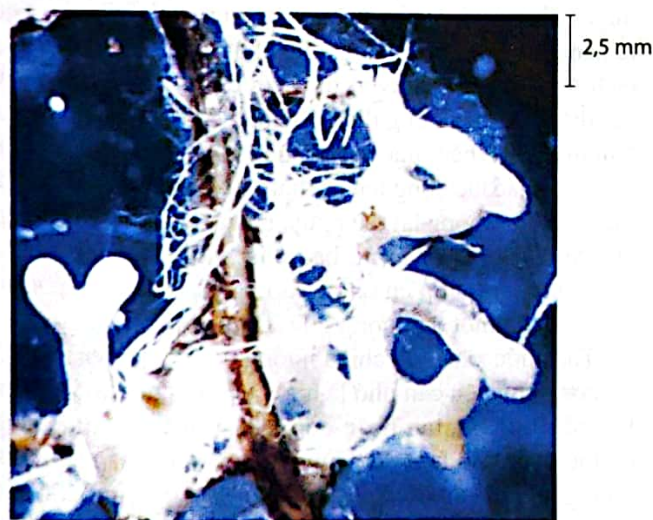
Cũng như carbon dioxide và ánh sáng mặt trời là các tài nguyên được hệ chồi khai thác, đất chứa tài nguyên được hệ rễ khai thác. Sự tiến hoá của quá trình phân nhánh rễ cho phép cây trên cạn thu nhận hiệu quả hơn nước và chất dinh dưỡng từ đất, đồng thời vẫn neo giữ cây một cách

chắc chắn. Loài thực vật cao nhất bao gồm cây hạt trần và cây hai lá mầm được neo giữ chủ yếu bằng hệ rễ cái (rễ cọc) mạnh với vô số nhánh (xem Hình 35.2). Mặc dù có những ngoại lệ như cây cọ, phần lớn cây một lá mầm không đạt tới chiều cao như cây gỗ do hệ rễ sợi của chúng không đủ sức neo giữ một cây cao, mạnh như hệ rễ cái (xem Hình 30.13).

Bằng chứng gần đây cho rằng các cơ chế sinh lý làm giảm sự cạnh tranh bên trong hệ rễ của một cây. Cành giâm từ thân bò của cỏ trâu (*Buchloe dactyloides*) đã phát triển rễ ít hơn và ngắn hơn khi có cành giâm từ cùng cây đó so với trường hợp chúng phát triển khi có các cành giâm từ cây cỏ trâu khác. Hơn nữa, khi cành giâm từ cùng mẫu đó được tách ra, cuối cùng hệ rễ của chúng bắt đầu cạnh tranh với nhau. Mặc dù cơ chế giúp phân biệt cái tự thân với cái không phải tự thân còn chưa biết, sự tránh cạnh tranh giữa các rễ của cùng một cây về nguồn tài nguyên chung có hạn, chắc chắn là một điều có lợi.

Sự tiến hoá của các quần hợp hỗ sinh giữa rễ và nấm là một bước có tính chất quyết định trong việc thực vật xâm chiếm thành công đất liền, đặc biệt đất nghèo dinh dưỡng sẵn có ở thời đó. Các quần hợp hỗ sinh rất chuyên hoá giữa rễ và nấm gọi là **rễ nấm** (mycorrhizae) (Hình 36.5). Khoảng 80% loài thực vật hiện sống trên cạn tạo các quần hợp rễ nấm (đã thảo luận trong các Chương 31 và 37). Sợi nấm có rễ nấm giúp cho nấm và rễ cây một diện tích bề mặt khổng lồ để hấp thụ nước và các chất khoáng đặc biệt là phosphate. Từ mỗi centimeter dọc theo chiều dài rễ cây, sợi nấm có thể kéo dài đến 3m và do đó dễ dàng tiếp cận với khối lượng đất lớn hơn nhiều so với việc chỉ riêng rễ có thể xâm nhập.

Mỗi khi được thu nhận, tài nguyên phải được vận chuyển đến các phần khác của cây nơi cần chúng. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ khảo sát các quá trình cho phép tài nguyên như nước, các chất khoáng và đường được vận chuyển trong toàn cây.



▲ Hình 36.5 Rễ nấm, một quần hợp hỗ sinh của nấm và rễ. Thể sợi nấm màu trắng của nấm bao bọc rễ cây thông. Rễ phân nhánh có dạng cái dùi cui thường là nét đặc trưng của sự quần hợp này. Sợi nấm tạo nên một diện tích bề mặt rộng lớn để hấp thụ nước và các chất khoáng.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 36.1

1. Tại sao sự vận chuyển đường dài là quan trọng cho cây có mạch?
2. Các đặc điểm cấu trúc nào có tác động lên sự tự che ánh sáng?
3. Tại sao một cây trồng có biểu hiện thiếu chất khoáng sau khi cây được xử lý với thuốc diệt nấm?
4. Một số thực vật có thể phát hiện mức độ gia tăng ánh sáng phản xạ từ lá của cây lân cận cạnh. Phát hiện này gây ra sự kéo dài thân, tạo ra lá đứng thẳng và sự phân nhánh bên giảm sút. Các phản ứng này giúp cây cạnh tranh như thế nào?
5. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu bạn tỉa bớt đỉnh chồi cây thì ảnh hưởng ngắn hạn lên sự phân nhánh cây và chỉ số diện tích lá sẽ như thế nào?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 36.2

Các chất được vận chuyển bằng cách khuếch tán ở khoảng cách ngắn hoặc vận chuyển chủ động và vận chuyển theo dòng khối ở khoảng cách dài

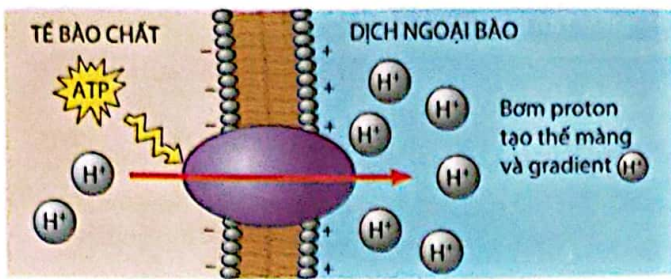
Cũng như động vật, thực vật cần vận chuyển nước và các chất dinh dưỡng từ một bộ phận này đến bộ phận khác trong cơ thể. Chúng tiến hành quá trình này như thế nào mà không dùng một cơ chế bơm như quả tim động vật? Để trả lời câu hỏi này, đầu tiên chúng ta phải xem xét các quá trình vận chuyển cơ bản của thực vật.

Sự vận chuyển bắt đầu từ việc các tế bào cây hấp thụ các chất. Cũng như trong bất kỳ sinh vật nào, tính thẩm chọn lọc của màng sinh chất có vai trò điều tiết sự vận chuyển của các chất vào và ra khỏi tế bào. Chúng ta khảo sát một cách chi tiết sự vận chuyển các chất tan và nước qua màng sinh chất trong Chương 7. Ở đây, chúng ta sẽ khái quát sự khuếch tán và vận chuyển chủ động trong phạm vi của vận chuyển khoảng cách ngắn trong các tế bào thực vật và về sau đó chúng ta sẽ xem xét sự vận chuyển đường dài theo kiểu dòng khối.

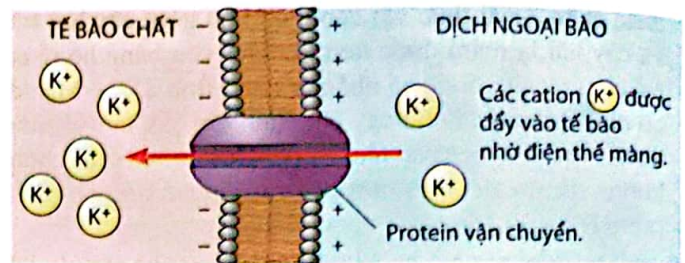
Sự khuếch tán và vận chuyển chủ động các chất tan

Nhớ lại từ Chương 7, một chất tan có khuynh hướng khuếch tán xuôi theo gradient điện hoá - hiệu ứng kết hợp giữa sự chênh lệch nồng độ chất tan và điện thế (chênh lệch về điện tích) qua màng. Sự khuếch tán qua màng được gọi là *vận chuyển thụ động* vì nó xảy ra mà tế bào không trực tiếp dùng năng lượng chuyển hoá. *Vận chuyển chủ động* (tích cực) là quá trình bơm chất tan qua màng ngược với gradient điện hoá. Nó được gọi là “chủ động” bởi vì tế bào phải tiêu thụ năng lượng, thường là ở dạng ATP để vận chuyển một chất tan ngược chiều chất tan khuếch tán chung cuộc.

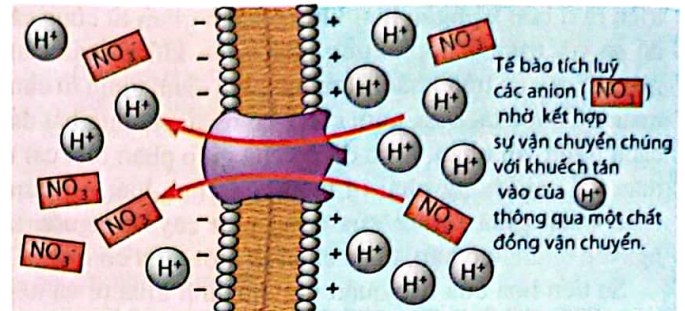
Phần lớn các chất tan không thể khuếch tán một cách trực tiếp qua lớp phospholipid của màng. Thay vì, chúng



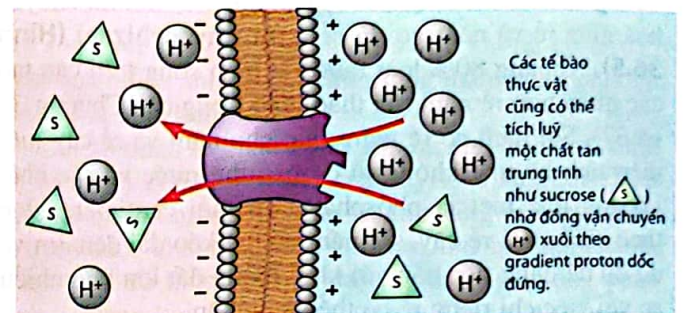
▲ **Hình 36.6** Bơm proton cung cấp năng lượng để vận chuyển chất tan. Nhờ bơm H^+ ra ngoài tế bào, bơm proton tạo ra một gradient H^+ và sự phân tách điện tích gọi là điện thế màng. Hai dạng thế năng này có thể thúc đẩy sự vận chuyển các chất tan.



(a) Điện thế màng và sự hấp thụ cation



(b) Đồng vận chuyển anion với H^+



(c) Đồng vận chuyển chất tan trung tính với H^+

▲ **Hình 36.7** Vận chuyển chất tan trong các tế bào thực vật.

phải thông qua các protein vận chuyển được gắn trong màng. Protein vận chuyển tham gia vận chuyển chủ động cần năng lượng để hoạt động, trong khi protein này vận chuyển thụ động thì không dùng năng lượng. Trong một số trường hợp, các protein vận chuyển liên kết một cách chọn lọc với một chất tan trên một phía của màng và về sau biến đổi hình dạng và phóng thích chất tan ở phía đối diện. Các protein vận chuyển khác tạo nên các kênh chọn lọc qua màng. Ví dụ, các màng của phần lớn tế bào thực vật có các kênh kali cho phép các ion kali (K^+) đi qua nhưng không cho các ion khác như natri (Na^+) đi qua. Một số kênh có cổng, mở hoặc đóng lại để đáp ứng với các tác nhân kích thích như các hoá chất, áp suất hoặc điện thế. Phần sau trong chương này, chúng ta sẽ thảo luận về kênh K^+ trong tế bào bảo vệ trong hoạt động mở và đóng lỗ khí như thế nào.

Ở vận chuyển chủ động trong tế bào thực vật, protein vận chuyển quan trọng nhất là **bơm proton** dùng năng lượng từ ATP để bơm proton (H^+) ra ngoài tế bào. Sự vận chuyển này gây nên gradient H^+ với một nồng độ H^+ bên ngoài tế bào cao hơn bên trong tế bào (**Hình 36.6**). Gradient H^+ qua màng là một dạng thế năng (được dự trữ) và dòng H^+ trở lại tế bào có thể được khai thác để sinh công. Sự vận chuyển của H^+ ra ngoài tế bào cũng làm cho phần bên trong tế bào có điện tích âm so với bên ngoài. Sự tách biệt điện tích qua màng tạo nên điện thế gọi là **điện thế màng**, một dạng thế năng khác mà tế bào có thể khai thác để thực hiện công tế bào.

Tế bào thực vật dùng năng lượng do chênh lệch nồng độ H^+ và điện thế màng để vận chuyển chủ động nhiều chất tan khác nhau. Ví dụ, điện thế màng được phát sinh nhờ các bơm proton giúp tế bào rễ cây hấp thụ K^+ (**Hình 36.7a**). Trong cơ chế gọi là **đồng vận chuyển**, protein vận chuyển kết hợp sự khuếch tán một chất tan (H^+) với vận chuyển chủ động một chất tan khác (NO_3^- trong **Hình 36.7b**).

Hiệu ứng "coattail" ("tác động hỗ trợ người đồng hành") của đồng vận chuyển cũng đảm nhận chức năng hấp thụ các chất tan trung tính như đường sucrose ở tế bào thực vật (**Hình 36.7c**). Chất đồng vận chuyển sucrose- H^+ kết hợp vận chuyển sucrose ngược gradient nồng độ với sự vận chuyển của H^+ xuôi theo gradient điện hoá.

Sự khuếch tán của nước (thẩm thấu)

Để tồn tại, cây phải cân bằng sự hấp thụ và mất nước. Sự hấp thụ và mất nước ở tế bào xảy ra nhờ sự thẩm thấu -

sự khuếch tán nước qua màng (xem Hình 7.12). Cái gì quyết định hướng của sự vận chuyển nước? Trong một tế bào động vật, nếu màng sinh chất không thấm với các chất tan, nước sẽ chuyển từ dung dịch có nồng độ chất tan thấp hơn đến dung dịch có nồng độ chất tan cao hơn. Nhưng một tế bào thực vật có thành tế bào cứng tạo thêm nhân tố khác tác động lên sự thẩm thấu: áp suất vật lý của thành tế bào chống lại thể nguyên sinh dẫn nở (phần sống của tế bào gồm nhân, tế bào chất và màng sinh chất). Hiệu ứng tổng hợp của nồng độ các chất tan và áp suất vật lý thành một đại lượng gọi là **thế nước**.

Thế nước xác định chiều hướng vận chuyển của nước. Ý tưởng chủ yếu cần nhớ là nước tự do - nước không liên kết với các chất tan hoặc bề mặt - vận chuyển từ vùng có thế nước cao hơn đến vùng có thế nước thấp hơn nếu không có rào cản đối với dòng vận chuyển của nước. Ví dụ, nếu một tế bào thực vật được nhúng trong một dung dịch có một thế nước cao hơn tế bào, nước sẽ vận chuyển vào tế bào. Khi di chuyển, nước có thể thực hiện công như làm tế bào dẫn nở. Từ thế trong thuật ngữ thế nước muốn nói đến thế năng của nước - khả năng của nước để

thực hiện công khi nó di chuyển từ vùng có thế nước cao hơn đến vùng có thế nước thấp hơn.

Thế nước được viết tắt bằng chữ Hy Lạp Ψ (psi, được phát âm theo tiếng Anh là "sigh"). Các nhà sinh học thực vật đo Ψ theo đơn vị áp suất gọi megapascals (viết tắt MPa). Các nhà vật lý đã ấn định giá trị bằng số không ($\Psi = 0$ MPa) cho thế nước của nước nguyên chất trong một thùng chứa mở thông với khí quyển trong các điều kiện tiêu chuẩn (ở mực nước biển và ở nhiệt độ phòng). 1 MPa là bằng áp suất khoảng 10 atmosphere (1 atmosphere là áp suất chịu tác động ở mực nước biển bởi thể tích không khí trong toàn bộ chiều cao của khí quyển – với áp suất khoảng 1 kg trên một cm^2). Áp suất bên trong của một tế bào thực vật là khoảng 0,5 MPa, khoảng gấp 2 lần áp suất không khí bên trong một lốp xe ôtô được bơm phồng lên.

Các chất tan và áp suất tác động lên thế nước như thế nào

Cả áp suất và nồng độ chất tan có thể tác động lên thế nước như được biểu thị trong phương trình thế nước:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$$

Trong đó Ψ là thế nước, Ψ_s là thế chất tan (thế thẩm thấu), còn Ψ_p là thế áp suất. **Thế chất tan (Ψ_s)** của dung dịch tỷ lệ với nồng độ mol của nó. Thế chất tan cũng được gọi **thế thẩm thấu** do chất tan tác động lên chiều hướng của thẩm thấu. Chất tan là các hoá chất hoà tan mà trong thực vật thì điển hình là các ion khoáng và đường. Theo định nghĩa, Ψ của nước nguyên chất là 0. Nhưng điều gì xảy ra khi chất tan được bổ sung vào nước nguyên chất? Chất tan liên kết với các phân tử nước, làm giảm số lượng các phân tử nước tự do và làm giảm khả năng di chuyển và

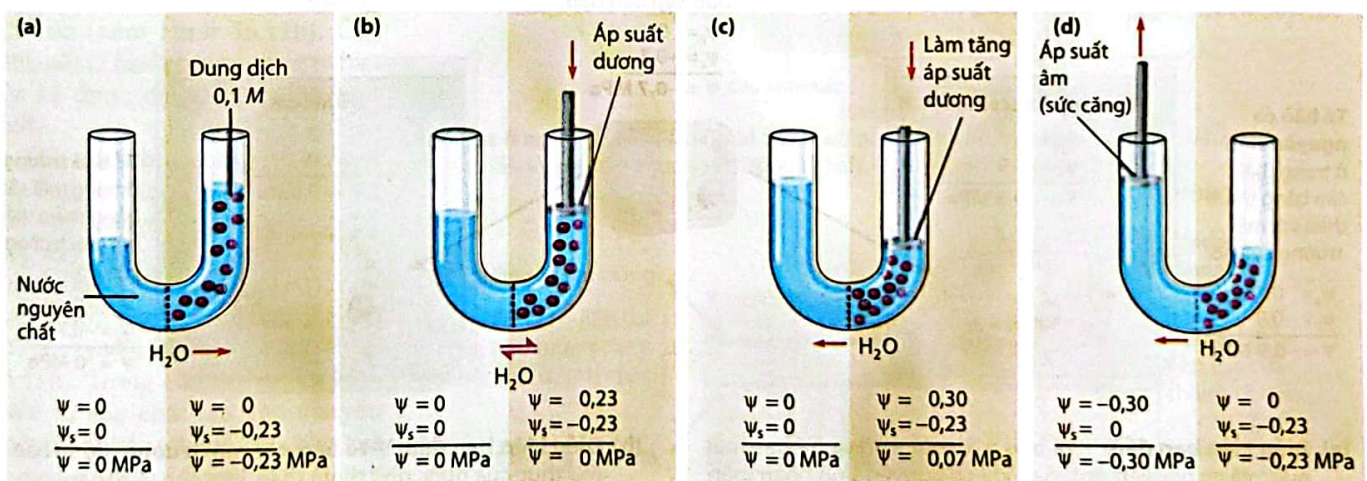
sinh công của nước. Do đó, việc đưa thêm chất tan luôn luôn làm giảm thế nước và Ψ_s của một dung dịch luôn luôn âm. Ví dụ, dung dịch đường 0,1M có Ψ_s khoảng -0,23 MPa.

Thế áp suất (Ψ_p) là áp suất vật lý lên dung dịch. Không giống Ψ_s , Ψ_p có thể là dương hoặc âm có liên quan với áp suất khí quyển. Ví dụ, nước trong các tế bào xylem không sống (quản bào và các yếu tố mạch) của cây thường là một thế áp suất âm (sức căng) nhỏ hơn khoảng -2MPa. Trái lại, rất giống không khí trong quả bóng bay, nước trong các tế bào sống thường có áp suất dương. Đặc biệt các thành phần tế bào ép màng sinh chất chống lại thành tế bào và đến lượt mình thành tế bào ép lại thể nguyên sinh, tạo nên cái gọi là **áp suất trương**.

Do thế nước

Bây giờ chúng ta hãy sử dụng phương trình thế nước. Chúng ta sẽ dùng nó cho mô hình nhân tạo và sau đó cho một tế bào sống của cây.

Có thể dùng ống hình chữ U để chứng minh sự vận chuyển của nước qua màng thẩm chọn lọc (**Hình 36.8**). Khi bạn xem xét mô hình này, hãy nhớ điểm chủ yếu: *Nước vận chuyển từ vùng có thế nước cao hơn đến các vùng có thế nước thấp hơn*. Hai cánh của ống chữ U được tách bằng màng (biểu thị bằng đường chấm chấm thẳng đứng) chỉ thấm với nước nhưng không cho các chất tan đi qua. Nếu nhánh phải của ống chứa dung dịch 0,1M ($\Psi_s = -0,23$ MPa), nhánh trái chứa nước nguyên chất ($\Psi_s = 0$) và không có áp suất vật lý (nghĩa là $\Psi_p = 0$), thì thế nước Ψ bằng Ψ_s . Như vậy, Ψ của nhánh phải là -0,23 MPa, trong khi Ψ của nhánh trái (nước nguyên chất) là 0 MPa. Do nước vận chuyển từ vùng có thế nước cao hơn đến vùng có thế nước thấp hơn, nên sự vận chuyển thực của



▲ Hình 36.8 Thế nước và sự vận chuyển của nước: một mô hình nhân tạo. Trong bộ máy hình chữ U này, màng tách nước nguyên chất (nhánh trái) khỏi dung dịch 0,1M (nhánh phải) chứa dung dịch mà không thể chuyển tự do qua màng. Các giá trị Ψ , Ψ_s và Ψ_p ở phía trái và nhánh phải của ống chữ U được đưa

ra cho các điều kiện ban đầu, trước khi có bất kỳ sự vận chuyển thực nào của nước. (a) Nếu không có áp suất tác động thì Ψ_s xác định sự vận chuyển thực của nước. (b) Áp suất dương (Ψ_p tăng lên) trên nhánh phải làm tăng Ψ trên phía phải, tại đây làm Ψ như nhau trong cả hai nhánh, như vậy cuối cùng không có sự vận

chuyển thực của nước. (c) Tăng hơn nữa áp suất dương trên phía nhánh phải làm nước vận chuyển thực về phía trái. (d) Áp suất âm làm giảm Ψ_p . Trong trường hợp này, áp suất âm trên phía nhánh trái làm giảm Ψ trên phía trái, gây ra sự vận chuyển thực của nước vào phía trái.

nước sẽ là từ nhánh trái của ống đến nhánh phải như biểu thị trong Hình 36.8a. Nhưng tác động một áp suất vật lý dương khoảng $+0,23\text{MPa}$ lên dung dịch nhánh phải thì làm tăng thế nước của nó từ giá trị âm đến 0MPa ($\Psi = -0,23 + 0,23$). Như đã biểu thị trong Hình 36.8b, lúc này chung cuộc không có dòng nước giữa dung dịch bị tác động bởi áp suất vật lý với nhánh chứa nước nguyên chất. Nếu chúng ta tăng Ψ_p đến $+0,30\text{MPa}$ trong nhánh phải như trong Hình 36.8c, thì dung dịch có một thế nước khoảng $+0,07\text{MPa}$ ($\Psi = -0,23 + 0,30$) và dung dịch này sẽ thực sự mất nước do nước di chuyển sang nhánh chứa nước nguyên chất. Trong khi việc dùng áp suất dương làm tăng Ψ , thì việc dùng áp suất âm (sức căng) làm giảm Ψ như biểu thị trong Hình 36.8d. Trong trường hợp này, thế áp suất âm khoảng $-0,30\text{MPa}$ làm giảm Ψ của nhánh chứa nước nguyên chất làm cho nước bị rút từ nhánh phải sang trái.

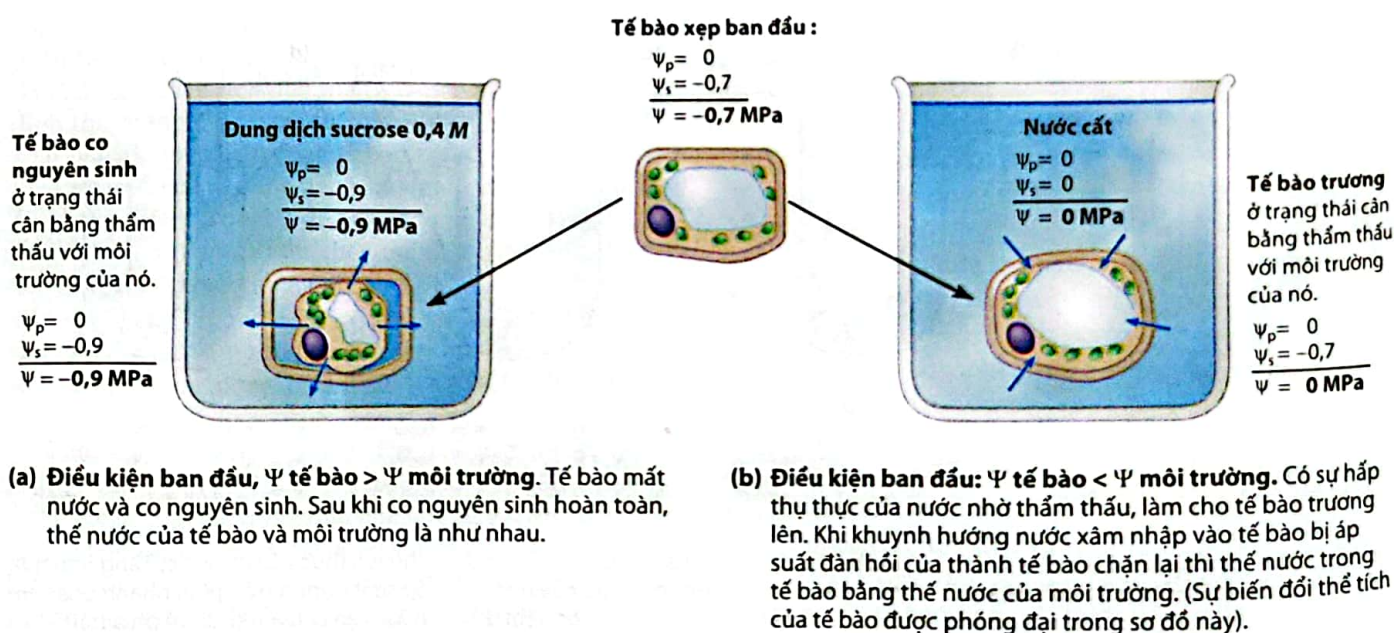
Bây giờ chúng ta hãy xem xét thế nước có ảnh hưởng như thế nào lên sự hấp thụ và mất nước ở một tế bào sống của cây. Trước hết, hãy hình dung tế bào mà bị héo (xẹp) là kết quả của sự mất nước. Tế bào có Ψ_p khoảng 0MPa . Giả định tế bào bị héo này được ngâm trong dung dịch có nồng độ chất tan cao hơn (thế chất tan âm hơn) so với bản thân tế bào (Hình 36.9a). Bởi vì dung dịch ngoài có thế nước thấp hơn (âm hơn), nên nước khuếch tán ra ngoài tế bào. Thể nguyên sinh của tế bào ở vào trạng thái co nguyên sinh – nghĩa là thể nguyên sinh co lại và tách khỏi thành tế bào. Nếu chúng ta cho tế bào bị héo đó vào nước cất ($\Psi = 0\text{MPa}$) (Hình 36.9b), thì tế bào do chứa chất tan, nên có một thế nước thấp hơn nước và nước đi vào tế bào nhờ thẩm thấu. Tế bào bắt đầu trương lên và ép màng sinh chất vào thành tế bào. Thành tế bào đàn hồi một phần, gây áp suất trương đẩy ngược trở lại khiến thể nguyên sinh chịu áp suất nhất định. Khi áp suất

này đủ lớn ngăn không cho nước từ bên ngoài xâm nhập vào tế bào do tế bào có các chất tan, thì Ψ_p và Ψ_s là bằng nhau và $\Psi = 0$. Điều này tương ứng với thể nước của môi trường ngoại bào: trong ví dụ này là 0MPa . Một trạng thái cân bằng động được thiết lập và rốt cuộc không có sự vận chuyển nước nữa.

Khác với tế bào bị héo, tế bào có thành có nồng độ chất tan lớn hơn nồng độ chất tan của môi trường thì trương lên hay rất cứng. Khi các tế bào trương lên trong một mô không phải là mô gỗ thì chúng ép lẫn nhau làm cho mô trở nên cứng lại. Ảnh hưởng của sự mất trương thường xuất hiện trong quá trình héo, là khi lá và thân rũ xuống do tế bào mất nước (Hình 36.10).



▲ Hình 36.10 Cây bóng nước (*Impatiens*) bị héo phục hồi độ trương khi được tưới nước.



▲ Hình 36.9 Mối liên quan về nước trong tế bào thực vật. Trong các thí nghiệm này, các tế bào giống hệt nhau, ban đầu bị héo (xẹp) được đưa vào hai môi trường. (Thể nguyên sinh của tế bào héo tiếp xúc với thành tế bào của chúng nhưng thiếu áp suất trương). Mũi tên màu xanh biểu thị sự vận chuyển chung cuộc của nước lúc khởi đầu.

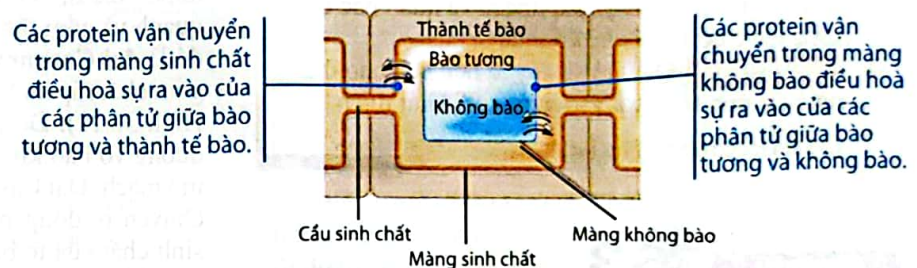
Sự khác biệt về thế nước quyết định chiều hướng di chuyển nước qua màng, nhưng sự thực các phân tử nước đi qua màng như thế nào? Phân tử nước là đủ bé để khuếch tán qua tầng kép phospholipid, mặc dù vùng giữa là kỵ nước (xem Hình 7.2), nhưng sự vận chuyển nước xảy ra nhanh tới mức mà không thể giải thích bằng sự khuếch tán bình thường. Thực tế, các protein vận chuyển gọi là **aquaporin** làm cho sự khuếch tán được tăng cường nhiều (xem Chương 7). Đây là các kênh chọn lọc rất phổ biến ở thực vật làm tăng tốc độ khuếch tán nước xuôi theo gradient thế nước. Nhiều bằng chứng cho rằng tốc độ vận chuyển nước thông qua các protein này được điều chỉnh nhờ phosphoryl hoá các protein aquaporin, mà các protein này có thể bị kích hoạt do tăng ion calcium tế bào chất hoặc làm giảm pH tế bào chất. Bằng chứng gần đây cho thấy aquaporin cũng có thể tăng cường sự hấp thụ CO_2 ở tế bào thực vật.

Vận chuyển các chất trong cây cũng được điều chỉnh nhờ cấu trúc chia xoang của tế bào thực vật (**Hình 36.11a**). Ở phía ngoài thể nguyên sinh là thành tế bào (xem Hình 6.9 và 6.28), gồm một mạng lưới các polysaccharide, qua đó các ion khoáng có thể khuếch tán một cách nhanh chóng. Do các tế bào thực vật được phân tách nhau bằng các thành tế bào, nên các ion có thể khuếch tán qua mô (hoặc được mang bị động theo dòng nước) hoàn toàn thông qua con đường vô bào (**Hình 36.11b**), một con đường liên thông được hình thành nhờ các thành tế bào, các khoảng ngoại bào và các phân chết bên trong gồm các quản bào và mạch dẫn. Tuy nhiên, chính màng sinh chất mới điều tiết trực tiếp sự lưu thông các phân tử vào và ra ngoài thể nguyên sinh. Giống như con đường vô bào tạo nên một con đường liên thông thì bào tương của các tế bào cũng được kết nối với nhau thành con đường hợp bào (xem Hình 36.11b). Các kênh nối tế bào chất của các tế bào liền kề được gọi là các cầu sinh chất.

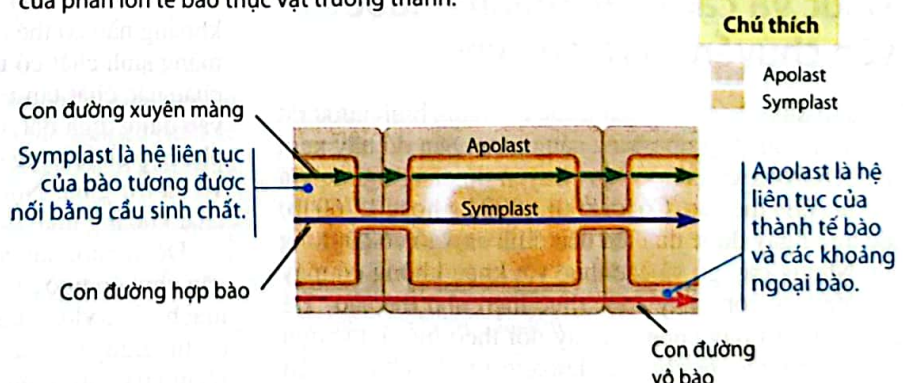
thông qua cấu sinh chất. Trong con đường xuyên qua màng, nước và chất tan được vận chuyển ra ngoài một tế bào, đi qua thành tế bào và vào tế bào lân cận và sau đó có thể di chuyển đến tế bào kế tiếp theo cùng cách thức. Con đường xuyên màng đòi hỏi nước và các chất tan đi ra khỏi một tế bào và thâm nhập vào tế bào tiếp theo qua hết màng sinh chất này đến màng sinh chất khác. Các chất có thể sử dụng nhiều hơn một con đường. Các nhà khoa học đang tranh luận con đường nào có thể đảm nhận cho phần lớn sự vận chuyển.

Khuếch tán và vận chuyển chủ động là khá hiệu quả cho vận chuyển khoảng cách ngắn bên trong tế bào và giữa các tế bào. Song các quá trình này là quá chậm để vận chuyển đường dài bên trong cơ thể thực vật. Mặc dù sự khuếch tán từ một đầu của tế bào đến đầu kia chỉ tính bằng giây, nhưng sự khuếch tán từ rễ đến ngọn của cây cù tùng lớn sẽ chiếm hàng thập kỷ hoặc lâu hơn. Trong vận chuyển đường dài kiểu dòng khối (dòng chuyển động của cả khối các chất tan) thì dòng vận chuyển của các chất được thực hiện nhờ áp suất.

Bên trong quản bào và các yếu tố mạch dẫn của xylem và bên trong các yếu tố ống rây (cũng được gọi các thành viên ống rây) của phloem, nước và các chất tan vận chuyển cùng nhau theo cùng hướng nhờ dòng khối. Cấu trúc của các tế bào vận chuyển này của xylem và phloem giúp cho dòng khối vật chất lưu thông. Nếu bạn đã từng xử lý đường cống rãnh bị tắc một phần thì bạn biết rằng dung lượng của dòng chảy phụ thuộc vào đường kính của ống dẫn. Các vật chướng ngại làm giảm đường kính hữu hiệu của ống thoát nước. Những kinh



(a) Các ô ngăn tế bào. Thành tế bào, bào tương và không bào là ba ô chủ yếu của phần lớn tế bào thực vật trưởng thành.



b) Các con đường vận chuyển giữa các tế bào. Ở mức mô, có ba con đường: con đường xuyên màng, con đường hợp bào và con đường vô bào. Các chất có thể vận chuyển từ con đường này đến con đường khác.

▲ Hình 36.11 Các xoang tế bào và các con đường vận chuyển ngắn.

nghiệm đó sẽ giúp bạn hiểu được rằng các cấu trúc của tế bào thực vật được chuyên hoá như thế nào giúp phù hợp với sự di chuyển của dòng khối vật chất của chúng. Như bạn đã nghiên cứu trong Chương 35, các quản bào và yếu tố mạch trưởng thành là các tế bào chết và do đó chúng không có tế bào chất, các tế bào chất của các yếu tố quản bào hoàn toàn không có các bào quan (xem Hình 35.10). Giống như việc làm thông hệ cống rãnh của nhà bếp, sự mất tế bào chất trong hệ thống ống dẫn nước của cây cho phép dòng khối lưu thông hiệu quả thông qua xylem và phloem. Dòng khối cũng được tăng cường nhờ các lỗ ở đầu cuối của các yếu tố mạch và tấm rây có nhiều lỗ nối các yếu tố ống rây.

Khuếch tán, vận chuyển chủ động và vận chuyển dòng khối hoạt động phối hợp với nhau để vận chuyển các tài nguyên trong cây. Ví dụ, dòng khối do sự chênh lệch áp suất là cơ chế của vận chuyển đường dài của đường trong phloem, nhưng sự vận chuyển chủ động của đường ở mức tế bào duy trì sự chênh lệch áp suất này. Trong ba phần tiếp theo, chúng ta sẽ khảo sát một cách chi tiết hơn sự vận chuyển nước và các chất khoáng từ rễ đến chồi, sự điều tiết bay hơi nước và sự vận chuyển đường.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 36.2

1. Nếu ngâm một tế bào thực vật trong nước cất có Ψ_s là $-0,7$ MPa và Ψ là 0 MPa, Ψ_p của tế bào là bao nhiêu? Nếu bạn cho tế bào này vào cốc không đầy nắp, một dung dịch có Ψ là $-0,4$ MPa, Ψ_p của tế bào ở trạng thái cân bằng là bao nhiêu?
2. Nếu không có aquaporin thì sẽ ảnh hưởng như thế nào lên khả năng của tế bào thực vật trong việc điều chỉnh các điều kiện thẩm thấu mới?
3. Sự vận chuyển đường dài của nước sẽ bị tác động như thế nào nếu các yếu tố mạch và quản bào còn sống lúc trưởng thành? Giải thích.
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Điều gì sẽ xảy ra nếu bạn cho thể nguyên sinh thực vật vào nước cất? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 36.3

Nước và các chất khoáng được vận chuyển từ rễ đến chồi

Hãy hình dung bạn đang gắng sức để mang bình nước rất lớn lên một số tầng nhà bằng cầu thang. Sau đó hãy xem nước bên trong cây được vận chuyển dễ dàng ngược với trọng lực như thế nào. Có tới 800L (800 kg hoặc 1.760 lb) nước mỗi ngày được đưa lên đến đỉnh cây gỗ có cỡ trung bình. Nhưng cây gỗ và các thực vật khác không có máy bơm. Vậy kỳ công này được thực hiện như thế nào? Để trả lời câu hỏi này chúng ta hãy đi theo mỗi bước trên con đường nước và các chất khoáng từ các chóp rễ lên đến các đỉnh chồi cây.

Sự hấp thụ nước và các chất khoáng ở tế bào rễ

Mặc dù tất cả tế bào sống của thực vật hấp thụ chất dinh dưỡng qua màng sinh chất, nhưng các tế bào gần chóp rễ

là đặc biệt quan trọng bởi vì phần lớn sự hấp thụ nước và chất khoáng xảy ra ở đây. Trong vùng này, các tế bào biểu bì là thấm với nước và nhiều tế bào biểu bì được phân hoá thành lông hút, tế bào biến dạng chịu trách nhiệm chính về hấp thụ nước ở rễ (xem Hình 35.3). Lông hút hấp thụ dung dịch đất gồm các phân tử nước và các ion khoáng hoà tan không liên kết chặt với hạt đất. Dung dịch đất đi vào các thành ưa nước của tế bào biểu bì và di chuyển tự do dọc theo các thành tế bào và các khoảng gian bào vào trong vỏ rễ. Dòng vận chuyển này làm tăng cường độ phơi của các tế bào vỏ với dung dịch đất, cung cấp một diện tích bề mặt màng hấp thụ lớn hơn nhiều so với diện tích bề mặt màng chỉ của riêng biểu bì. Mặc dù dung dịch đất thường có nồng độ khoáng thấp, nhưng vận chuyển chủ động cho phép rễ tích lũy các chất khoáng cần thiết như K^+ đến nồng độ gấp hàng trăm lần cao hơn so với K^+ trong đất.

Sự vận chuyển nước và chất khoáng vào xylem

Nước và chất khoáng chuyển từ đất vào vỏ rễ không thể được vận chuyển vào phần còn lại của cây cho đến khi chúng thâm nhập vào xylem của trụ giữa hoặc trụ mạch. **Nội bì** - tầng tế bào trong cùng trong vỏ rễ bao quanh trụ dẫn, hoạt động như một trạm kiểm soát cuối cùng cho sự vận chuyển có chọn lọc các chất khoáng từ vỏ vào mô mạch (Hình 36.12). Khi chúng đến nội bì chất khoáng đã ở trong con đường hợp bào tiếp tục di chuyển qua cầu sinh chất của tế bào nội bì và chuyển vào trụ giữa. Đây là các chất khoáng đã được màng sinh chất sàng lọc, chúng phải thâm nhập vào con đường hợp bào trong biểu bì hoặc vỏ. Chất khoáng nào mà đến nội bì qua con đường vô bào đều đi vào đoạn đường cụt khiến chúng không thể đi vào trụ giữa. Đây là lớp rào chắn nằm bao quanh và gồm thành tế bào toả tia của mỗi tế bào nội bì, đó là **đai Caspary**, một vành đai do suberin tạo thành - gồm chất sáp không cho nước và các khoáng đi qua (xem Hình 36.12). Do đó, nước và các chất khoáng theo con đường vô bào không thể đi qua nội bì và thâm nhập vào mô mạch. Đai Caspary bắt buộc nước và chất khoáng vận chuyển bị động bằng đường vô bào, phải đi qua màng sinh chất của tế bào nội bì và đi vào trụ giữa thông qua con đường hợp bào.

Nội bì với đai Caspary đảm bảo không một chất khoáng nào có thể đến mô mạch của rễ mà không đi qua màng sinh chất có tính thẩm chọn lọc. Nội bì cũng ngăn chặn các chất tan tích lũy trong xylem khỏi thẩm trở lại vào dung dịch đất. Cấu trúc của nội bì và vị trí trọng yếu phù hợp chức năng của nó như là một rào cản vô bào giữa vỏ và trụ giữa. Nội bì hỗ trợ rễ vận chuyển ưu tiên các chất khoáng nhất định từ đất vào xylem.

Đoạn cuối cùng trong con đường từ đất đến xylem là vận chuyển nước và chất khoáng vào quản bào và yếu tố mạch của xylem. Các tế bào vận chuyển nước này không có thể nguyên sinh khi trưởng thành và do đó là một bộ phận của con đường vô bào. Các tế bào nội bì cũng như các tế bào sống bên trong trụ giữa phóng thích các chất khoáng từ thể nguyên sinh của chúng vào các thành tế bào của chính chúng. Cả khuếch tán và vận chuyển chủ động đều tham gia trong vận chuyển chất tan từ con đường hợp bào đến con đường vô bào và lúc này nước và chất

Hình 36.12 Sự vận chuyển nước và chất khoáng từ lông hút vào xylem.

? Đai Caspary làm thế nào buộc nước và chất khoáng phải đi qua màng sinh chất của tế bào nội bì?

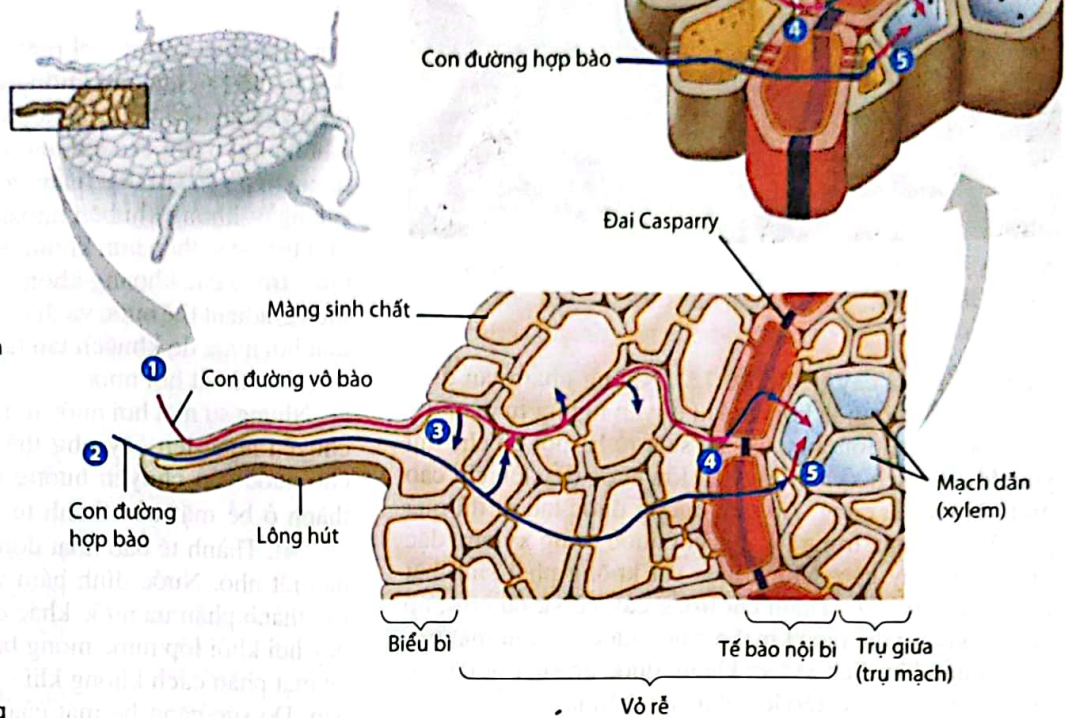
1 Con đường vô bào. Sự hấp thụ của dung dịch đất nhờ thành tế bào ưa nước của lông hút tạo nên con đường vô bào. Nước và chất khoáng có thể khuếch tán vào vô bào dọc theo chất nền này của thành tế bào.

2 Con đường hợp bào. Chất khoáng và nước qua màng sinh chất của lông hút có thể xâm nhập vào con đường hợp bào.

3 Con đường xuyên màng. Khi dung dịch đất được vận chuyển theo đường vô bào, một số nước và chất khoáng được vận chuyển vào thể nguyên sinh của tế bào biểu bì và vỏ rễ và về sau đó được vận chuyển bằng con đường hợp bào.

4 Nội bì: Sự xâm nhập có điều tiết vào trụ giữa. Bên trong các thành ngang và thành toả tia của mỗi tế bào nội bì là đai Caspary, một vành đai bằng chất sáp (bằng màu đỏ tía) có tác dụng phong tỏa sự vận chuyển nước và các chất khoáng hoà tan. Chỉ các chất khoáng đã ở trong con đường hợp bào hoặc xâm nhập vào tế bào qua màng sinh chất của tế bào nội bì có thể đi qua đai Caspary và chuyển vào trụ giữa - trụ mạch dẫn.

5 Sự vận chuyển trong xylem. Các tế bào nội bì và cả các tế bào sống bên trong trụ giữa phóng thích nước và chất khoáng vào thành tế bào của chúng (con đường vô bào) — Sau đó các mạch xylem vận chuyển nước và các chất khoáng đi lên hệ chồi thân.



khoáng tự do đi vào quản bào và mạch dẫn, nơi chúng được vận chuyển đến hệ chồi nhờ dòng khối.

Vận chuyển dòng khối được thực hiện nhờ áp suất âm trong xylem

Nước và chất khoáng từ đất thâm nhập vào cây qua biểu bì của rễ, đi qua vỏ rễ và chuyển vào trụ giữa. Từ đây dịch xylem - nước và các khoáng chất hoà tan trong xylem sẽ được vận chuyển đường dài nhờ dòng khối đến gân lá và tỏa ra toàn bộ lá.

Như đã nêu lên trong các phần trước, vận chuyển dòng khối đi nhanh hơn nhiều so khuếch tán và vận chuyển chủ động. Vận tốc cực đại trong vận chuyển dịch xylem có thể đạt trong phạm vi từ 15 - 45m/giờ cho cây gỗ với mạch dẫn rộng. Lá được cung cấp nước nhờ hệ thống phân phối rất hiệu quả này. Cây mất một lượng nước lớn do **thoát hơi nước** - sự mất hơi nước từ lá và các phần khí sinh khác của cây. Hãy xem ví dụ về ngô, cây ngô thoát hơi nước 60L (60kg) nước trong một mùa sinh trưởng. Ngô được gieo trồng theo mật độ điển hình khoảng 60.000 cây trên hecta thì thoát hơi nước gần 4 triệu L nước trên

hecta mỗi mùa sinh trưởng (khoảng 400.000 gallon nước trên acre trên mùa sinh trưởng). Nếu lượng nước bị mất đi do thoát hơi nước không được bù bằng nước được vận chuyển lên từ rễ, thì lá sẽ bị héo và cuối cùng cây sẽ chết. Dòng dịch xylem cũng mang các chất dinh dưỡng khoáng cho hệ chồi.

Dịch xylem dâng lên độ cao hơn 100m trong các cây gỗ cao nhất. Phải chăng dịch xylem chủ yếu đẩy hướng lên từ rễ hoặc chủ yếu nó được kéo hướng lên nhờ lá? Chúng ta hãy đánh giá vai trò tương đối của hai cơ chế này.

Dẩy dịch xylem: Áp suất rễ

Về đêm, khi hầu như không có thoát hơi nước, tế bào rễ tiếp tục bơm các ion khoáng vào xylem của trụ giữa. Trong khi đó, nội bì ngăn chặn ion khỏi thấm ra ngoài. Như vậy, sự tích lũy các chất khoáng làm giảm thế nước bên trong trụ giữa. Nước chuyển vào từ vỏ rễ làm phát sinh **áp suất rễ** - sức đẩy của dịch xylem. Đôi khi áp suất rễ làm cho nước thâm nhập vào lá nhiều hơn nước mất đi do thoát hơi nước dẫn đến **sự ứ giọt** - sự ứ các giọt nước nhỏ mà có thể thấy vào buổi sáng trên đỉnh hoặc



▲ Hình 36.13 Sự ứa giọt. Áp suất rễ là động lực đẩy nước thừa từ lá dâu tằm.

mép một số lá cây (Hình 36.13). Không nhầm lẫn dịch tạo giọt với sương là hơi ẩm khí quyển ngưng tụ nên.

Trong phần lớn thực vật, áp suất rễ là một cơ chế thứ yếu để đẩy dịch xylem và phần lớn nước đẩy lên chỉ cao một vài mét là cùng. Áp suất dương được tạo ra thì quá yếu để vượt qua trọng lực của cột nước trong xylem, đặc biệt trong cây cao. Nhiều thực vật không phát sinh bất kỳ áp suất rễ nào. Thậm chí trong cây có sự ứa giọt, áp suất rễ không thể theo kịp thoát hơi nước sau khi mặt trời mọc. Phần lớn dịch xylem không được áp suất rễ đẩy từ phía dưới mà được kéo lên nhờ bản thân lá.

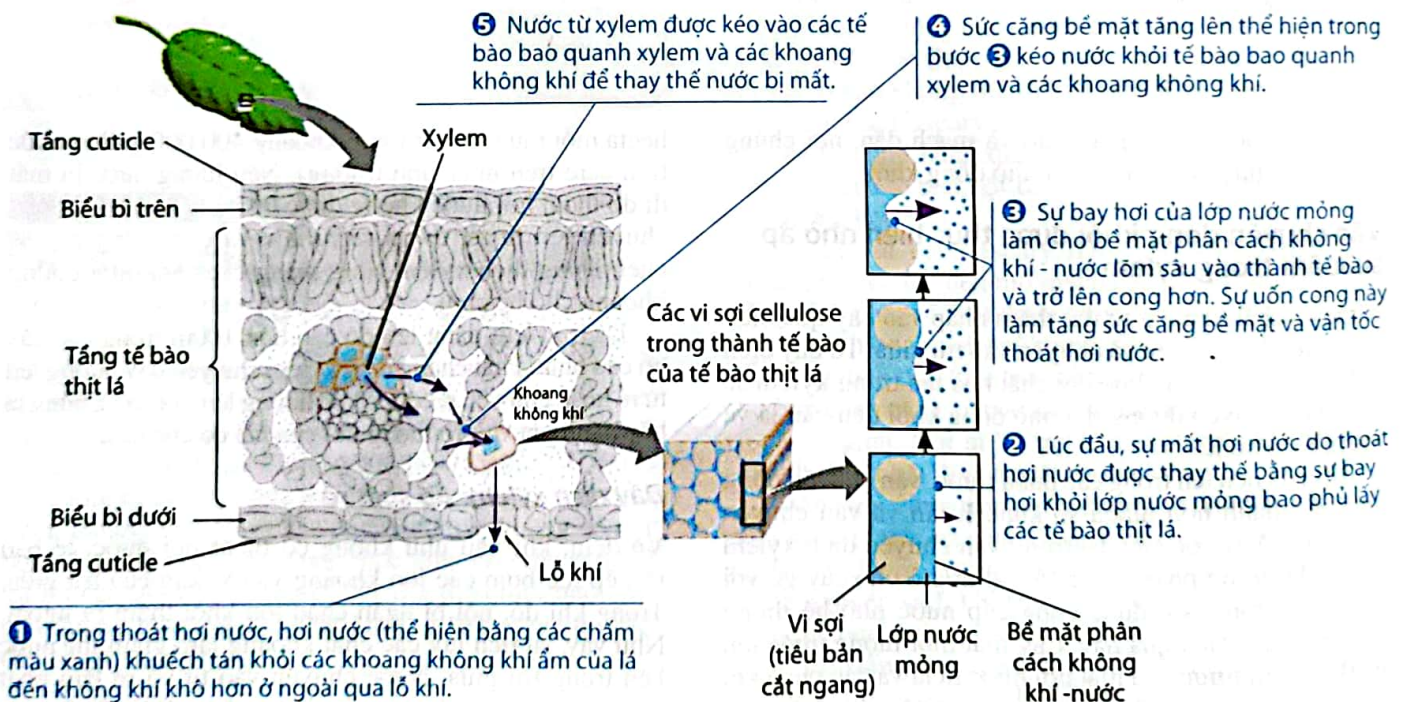
Kéo dịch xylem: Cơ chế thoát hơi nước - kết dính - sức căng

Nguyên liệu có thể được vận chuyển hướng lên nhờ áp suất dương từ phía dưới hoặc áp suất âm từ phía trên. Ở

đây chúng ta sẽ tập trung vào vấn đề nước được hút lên nhờ thế áp suất âm trong xylem như thế nào. Khi chúng ta nghiên cứu cơ chế vận chuyển này, chúng ta sẽ thấy rằng sự thoát hơi nước cung cấp sức kéo và sự kết dính của nước do liên kết hydrogen truyền sức kéo dọc theo toàn bộ độ dài của xylem đến rễ.

Sức kéo nhờ thoát hơi nước Lỗ khí trên bề mặt lá dẫn đến mở các khoang không khí bên trong giúp cho các tế bào thịt lá tiếp xúc trực tiếp với CO_2 cần cho quang hợp. Không khí trong các khoang này được bão hòa hơi nước do nó tiếp xúc với thành ẩm ướt của tế bào. Trong hầu hết các ngày, không khí bên ngoài lá khô hơn, nghĩa là nó có một thế nước thấp hơn không khí bên trong lá. Do đó, hơi nước trong các khoang không khí của lá khuếch tán xuôi theo gradient thế nước và đi ra khỏi lá qua lỗ khí. Đó là sự mất hơi nước do khuếch tán từ lá và sự bay hơi mà chúng ta gọi là thoát hơi nước.

Nhưng sự mất hơi nước từ lá biến thành lực kéo để vận chuyển nước lên cây như thế nào? Thế áp suất âm làm cho nước vận chuyển hướng lên thông qua xylem hình thành ở bề mặt của thành tế bào thịt lá trong lá (Hình 36.14). Thành tế bào hoạt động như một mạng lưới mao dẫn rất nhỏ. Nước dính bám vào các vi sợi cellulose và các thành phần ưa nước khác của thành tế bào. Khi nước bay hơi khỏi lớp nước mỏng bao phủ thành tế bào thịt lá, bề mặt phân cách không khí - nước lõm sâu vào thành tế bào. Do sức căng bề mặt của nước cao nên độ lõm của không khí - nước trong lá là cơ sở của lực kéo thoát hơi nước rút nước ra ngoài xylem. Bề mặt phân cách gây nên một sức căng hay áp suất âm, trong nước. Khi nhiều nước bay hơi khỏi thành tế bào, độ lõm của bề mặt phân cách không khí - nước tăng lên và áp suất của nước trở nên



▲ Hình 36.14 Sự phát sinh lực kéo do thoát hơi nước. Áp suất âm (sức căng) ở bề mặt phân cách không khí - nước trong lá là cơ sở của lực kéo thoát hơi nước để kéo nước ra ngoài xylem.

âm hơn. Các phân tử nước từ các bộ phận bị hydrat hoá (mất nước) hơn của lá được kéo về phía vùng này để làm giảm sức căng. Các lực kéo này được truyền đến xylem do mỗi phân tử nước liên kết chặt chẽ với phân tử kế tiếp nhờ liên kết hydrogen. Do đó lực kéo thoát hơi nước phụ thuộc vào một số tính chất của nước đã thảo luận trong Chương 3: sự dính bám, sự kết dính và sức căng bề mặt.

Vai trò của thế áp suất âm trong thoát hơi nước là phù hợp với phương trình thế nước do thế áp suất âm (sức căng) làm giảm thế nước (xem Hình 36.8d). Do nước vận chuyển từ vùng có thế nước cao hơn đến vùng có thế nước thấp hơn, nên áp suất âm hơn ở bề mặt phân cách không khí - nước làm cho nước trong các tế bào xylem "bị kéo" vào tế bào thịt lá sau đó nước từ các tế bào này lại bị kéo vào khoang không khí, từ đó nước khuếch tán ra ngoài thông qua lỗ khí. Theo cách này, thế nước âm của lá tạo lực "kéo" trong thoát hơi nước.

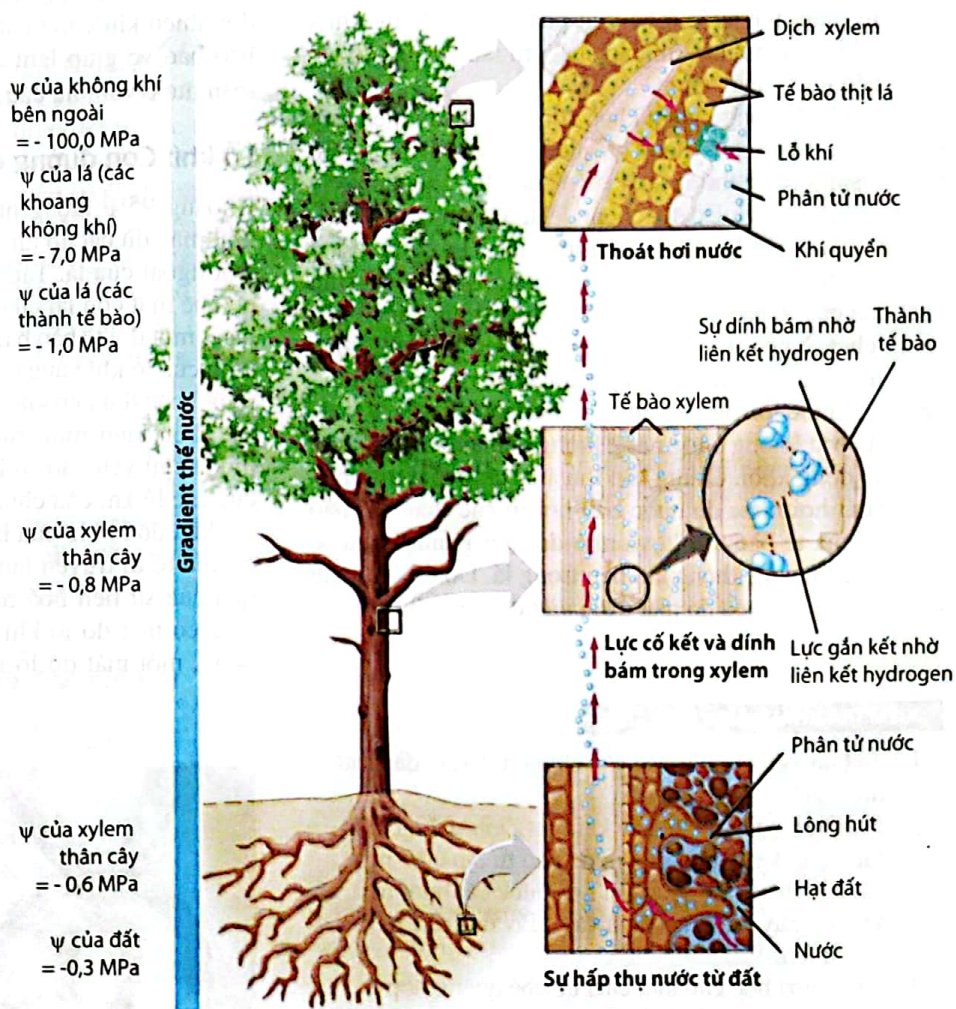
Lực cố kết và dính bám trong sự dâng lên của dịch xylem

Sức kéo do thoát hơi nước lên dịch xylem được lan truyền dọc theo đường từ lá đến chóp rễ và thậm chí đến dung dịch đất (Hình 36.15). Lực cố kết và dính bám hỗ trợ thêm cho sự vận chuyển đường dài nhờ dòng khối. Lực cố kết của nước do liên kết hydrogen tạo ra, làm cho dòng vận chuyển có thể kéo cột dịch xylem từ phía trên mà không làm các phân tử nước tách nhau ra. Phân tử nước ra khỏi xylem trong lá kéo mạnh các phân tử nước lân cận và sức kéo này chuyển đến phân tử tiếp theo xuôi theo toàn bộ cột nước trong xylem. Trong khi đó, sự dính bám mạnh của phân tử nước (lại nhờ có liên kết hydrogen) với các thành ưa nước của tế bào xylem giúp bù lại lực hướng xuống của trọng lực.

Sức kéo hướng lên trên của dịch bào (nước và muối khoáng) tạo ra sức căng bên trong các mạch xylem và quản bào, những tế bào này giống như các ống dẫn nước có thể đàn hồi. Áp suất dương làm cho ống dẫn đàn hồi trương lên, trong khi sức căng kéo thành của ống dẫn co hướng vào bên trong. Với thời tiết ban ngày ẩm áp, thậm chí có thể đo được sự giảm về đường kính của thân cây gỗ. Khi sức kéo thoát hơi nước làm các mạch dẫn và quản

bào căng lên, các thành tế bào thứ cấp dày của chúng ngăn không cho chúng xẹp xuống, giống như các vòng dây kim loại giữ nguyên hình dạng của vòi máy hút bụi khỏi co lại. Sức căng tạo ra do lực kéo thoát hơi nước làm thế nước trong xylem của rễ giảm đến mức mà dòng nước bị động đi khỏi đất qua vỏ rễ và vào trụ giữa.

Lực kéo thoát hơi nước có thể truyền xuống rễ chỉ thông qua chuỗi phân tử nước không bị gián đoạn. Sự tạo xoang rỗng - tạo túi hơi nước làm gián đoạn chuỗi. Đây là hiện tượng xảy ra phổ biến trong các mạch dẫn rộng, hơn là trong các quản bào và có thể xảy ra trong thời kỳ khô hạn hoặc khi dịch xylem bị đóng băng trong mùa đông. Các bọt không khí xuất hiện do sự tạo xoang làm dẫn nổ và làm tắc nghẽn các kênh vận chuyển nước của xylem. Sự dẫn nổ nhanh của các bọt khí tạo tiếng ồn lách cách có thể nghe được nhờ đặt một máy ghi âm cực nhạy ở bề mặt của thân cây.



▲ Hình 36.15 Sự dâng lên của dịch xylem. Liên kết hydrogen tạo nên chuỗi phân tử nước liên tục mở rộng từ lá đến đất. Động lực đẩy dịch xylem dâng lên là chênh lệch thế nước (Ψ). Để vận chuyển đường dài theo dòng khối, chênh lệch thế nước chủ yếu do chênh lệch của thế áp suất (Ψ). Sự thoát hơi nước làm cho thế áp suất ở phần cuối lá của xylem thấp hơn thế áp suất ở phần cuối rễ. Giá trị thế nước (Ψ) biểu thị ở phía trái biểu đồ là một "bức ảnh chụp nhanh". Trong ngày, chúng có thể thay đổi, nhưng chiều hướng của gradient Ψ vẫn không thay đổi.

Áp suất rễ cho phép cây nhỏ làm cho đẩy lại các mạch dẫn bị tắc nghẽn trong mùa xuân. Tuy nhiên, trong cây gỗ, áp suất rễ không đủ mạnh để đẩy nước đến ngọn cây và mạch dẫn với túi hơi nước như vậy thường không thể vận chuyển được dịch xylem. Song chuỗi phân tử nước có thể đi vòng xung quanh túi qua các khe nhỏ giữa các quản bào hoặc mạch bên cạnh. Ngoài ra, sinh trưởng thứ cấp hàng năm bổ sung một tầng xylem mới. Chỉ xylem thứ cấp ngoài cùng non nhất vận chuyển nước. Mặc dù xylem thứ cấp già hơn không còn vận chuyển nước nữa, song nó cung cấp sức nâng đỡ cho cây gỗ (xem Hình 35.22).

Dịch xylem dâng lên nhờ dòng khối: Tổng quan

Cơ chế thoát hơi nước – kết dính – sức căng vận chuyển dịch xylem ngược trọng lực là một ví dụ tuyệt vời về việc áp dụng như thế nào các nguyên lý vật lý cho các quá trình sinh học. Trong vận chuyển đường dài của nước từ rễ đến lá theo dòng khối, sự vận chuyển của dòng chất lỏng được đẩy lên nhờ chênh lệch thế nước ở hai đầu đối lập của mô xylem. Sự chênh lệch thế nước ở đầu phía lá của xylem là do sự bay hơi nước khỏi tế bào lá. Sự bay hơi làm giảm thế nước ở bề mặt phân cách không khí – nước, nhờ đó làm phát sinh áp suất âm (sức căng) có tác dụng kéo nước qua xylem.

Dòng khối trong xylem khác với khuếch tán theo một số phương thức chủ yếu. Thứ nhất, nó được thực hiện nhờ chênh lệch về thế áp suất (Ψ_p); còn thế chất tan (Ψ_s) không có vai trò gì. Do đó, chênh lệch thế nước bên trong xylem về cơ bản là chênh lệch áp suất. Hơn nữa, dòng vận chuyển xylem không xảy ra thông qua màng sinh chất của các tế bào sống mà xảy ra bên trong các tế bào rỗng, chết. Ngoài ra, nó vận chuyển toàn bộ dung dịch cùng một lúc – không chỉ riêng nước hoặc riêng chất tan – và với vận tốc lớn hơn nhiều so với khuếch tán.

Thực vật không dùng năng lượng để nâng dịch xylem lên nhờ dòng khối. Chúng hấp thụ ánh sáng mặt trời thúc đẩy thoát hơi nước do nước bay hơi từ các thành tế bào ẩm ướt của tế bào thịt lá và nhờ đó làm giảm thế nước trong các khoang không khí bên trong lá. Do đó, sự nâng dịch xylem chủ yếu do mặt trời cung cấp năng lượng.

Kiểm tra khái niệm

36.3

1. Tế bào xylem hỗ trợ sự vận chuyển đường dài như thế nào?
2. Nhà làm vườn nhận thấy khi hoa *Zinnia* được cắt lúc rạng đông, một giọt nước nhỏ tụ tập ở bề mặt cắt của thân cây. Song khi hoa được cắt buổi trưa, không thấy giọt nước như vậy. Hãy đưa ra cách giải thích.
3. Nhà khoa học cho một chất ức chế quang hợp tan trong nước vào một rễ cây, nhưng quang hợp không bị giảm. Tại sao?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả định rằng một thể đột biến của *Arabidopsis* thiếu aquaporin hoạt động có khối lượng rễ lớn gấp ba lần khối lượng rễ cây loại hoang dại. Hãy giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Khái niệm

36.4

Lỗ khí giúp điều chỉnh vận tốc thoát hơi nước

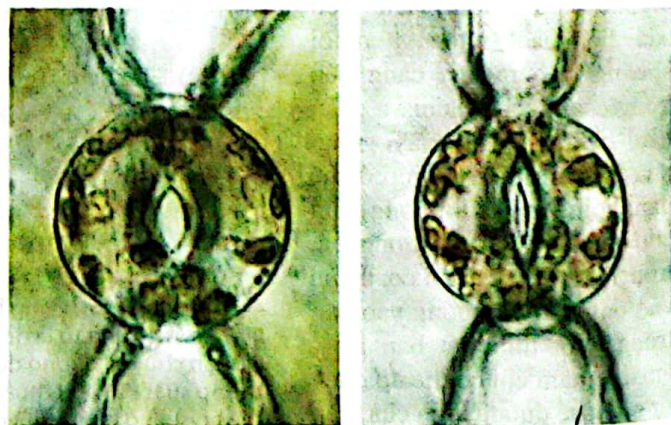
Lá thường có diện tích bề mặt lớn và tỷ lệ bề mặt – thể tích cao. Diện tích bề mặt lớn có tác dụng tăng cường sự hấp thụ ánh sáng cho quang hợp. Tỷ lệ diện tích bề mặt – thể tích cao trợ giúp hấp thụ CO_2 trong quá trình quang hợp cũng như trong việc giải phóng O_2 , sản phẩm cuối cùng của quang hợp. Khi khuếch tán qua lỗ khí, CO_2 thâm nhập vào các ô không khí dạng lỗ tổ ong, được hình thành nhờ các tế bào thịt lá mô xếp (xem Hình 35.18). Do hình dạng bất định của các tế bào này, nên diện tích bề mặt trong của lá có thể từ 10 đến 30 lần lớn hơn so diện tích bề mặt ngoài.

Mặc dù diện tích bề mặt lớn và tỷ lệ bề mặt – thể tích cao làm tăng tốc độ quang hợp nhưng chúng cũng làm tăng sự mất nước theo con đường qua lỗ khí. Do đó, yêu cầu về nước một cách khác thường của cây ở một chừng mực nào đó là một hệ quả tiêu cực của hệ chồi cần để trao đổi nhiều khí cho quang hợp. Nhờ mở và đóng lỗ khí, tế bào bảo vệ giúp làm cân bằng nhu cầu của cây để bảo toàn nước với nhu cầu cho quang hợp (Hình 36.16).

Lỗ khí: Con đường chủ yếu làm mất nước

Khoảng 95% lượng nước thất thoát khỏi cây là qua lỗ khí, mặc dù các lỗ nhỏ này chỉ chiếm khoảng 1 - 2% bề mặt ngoài của lá. Tầng sáp cuticle hạn chế sự mất nước qua bề mặt còn lại của lá. Mỗi lỗ khí được gắn bên sườn bằng một đôi tế bào bảo vệ. Tế bào bảo vệ điều tiết đường kính của lỗ khí bằng cách biến đổi hình dạng, nhờ đó mở rộng hoặc thu hẹp khe giữa đôi tế bào bảo vệ. Trong cùng các điều kiện môi trường, lượng nước mất đi ở lá phụ thuộc chủ yếu vào số lượng lỗ khí và kích cỡ trung bình của các lỗ khí của chúng.

Mật độ lỗ khí của lá có thể cao đến 20.000/cm², được cả yếu tố di truyền lẫn môi trường kiểm soát. Ví dụ, kết quả của sự tiến hoá nhờ chọn lọc tự nhiên, thực vật sa mạc có mật độ lỗ khí thấp hơn thực vật trong đầm lầy. Song, một mật độ lỗ khí là một đặc điểm phát triển để



▲ Hình 36.16 Lỗ khí mở (trái) và lỗ khí đóng (LM)

biến đổi của nhiều thực vật. Độ phơi sáng cao và mức CO_2 thấp trong quá trình phát triển lá dẫn đến mật độ tăng trong nhiều loài. Nhờ xác định mật độ lỗ khí của các hoá thạch lá cây, các nhà khoa học đã xác nhận các bằng chứng sống động về mức CO_2 của khí quyển trong các thời kỳ khí hậu đã qua. Một khảo sát của Anh Quốc gần đây đã tìm thấy rằng mật độ lỗ khí của nhiều loài cây rừng đã giảm xuống từ năm 1927 khi một khảo sát tương tự đã tiến hành. Khảo sát này là phù hợp với các phát hiện khác cho rằng mức CO_2 khí quyển đã tăng lên một cách đột ngột trong những năm 1900.

Cơ chế mở và đóng lỗ khí

Khi tế bào bảo vệ hấp thụ nước từ tế bào lân cận nhờ thẩm thấu, chúng trở nên trương hơn. Trong phần lớn loài thực vật hạt kín thì thành tế bào của tế bào bảo vệ có chiều dày không đồng đều và các vi sợi cellulose được định hướng theo một chiều làm cho tế bào bảo vệ uốn cong ra phía ngoài khi trương (**Hình 36.17a**). Sự uốn cong ly tâm này làm tăng cỡ của lỗ nhỏ giữa các tế bào bảo vệ. Khi tế bào bảo vệ mất nước và trở nên mềm nhũn, chúng không bị cong và lỗ đóng lại.

Các biến đổi trong áp suất trương ở tế bào bảo vệ chủ yếu là do sự hấp thụ thuận nghịch và sự mất K^+ . Lỗ khí mở khi tế bào bảo vệ tích lũy chủ động K^+ từ các tế bào biểu bì lân cận (**Hình 36.17b**). Dòng K^+ đi qua màng sinh chất của tế bào bảo vệ gắn liền với sự phát sinh điện thế màng nhờ các bơm proton. Sự mở lỗ khí có liên quan với sự vận chuyển chủ động của H^+ ra ngoài tế bào bảo vệ. Điện thế màng đã thiết lập đẩy K^+ đi vào tế bào thông qua các kênh đặc hiệu của màng (xem **Hình 36.17a**). Sự hấp thụ K^+ làm cho thế nước trở nên âm hơn trong tế bào bảo vệ và tế bào trương hơn khi nước xâm nhập nhờ thẩm thấu. Do phần lớn K^+ và nước được dự trữ trong không bào nên màng không bào cũng đóng vai trò trong việc điều chỉnh động thái của tế bào bảo vệ. Sự đóng lỗ khí là do K^+ chuyển từ tế bào bảo vệ sang các tế bào lân cận dẫn đến mất nước do thẩm thấu. Các kênh nước, aquaporin cũng giúp điều chỉnh độ trương và độ co do thẩm thấu của tế bào bảo vệ.

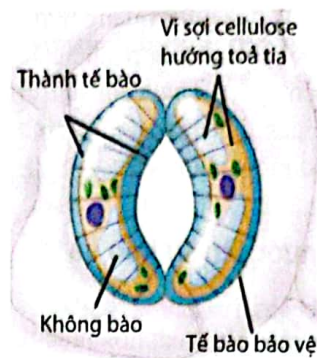
Các tác nhân kích thích mở và đóng lỗ khí

Nói chung lỗ khí mở ban ngày và đóng ban đêm, ngăn chặn cây khỏi mất nước khi cây không thể quang hợp. Ít ra có ba tín hiệu làm mở lỗ khí lúc rạng đông: ánh sáng, sự thiếu CO_2 và một "đồng hồ" nội sinh trong các tế bào bảo vệ.

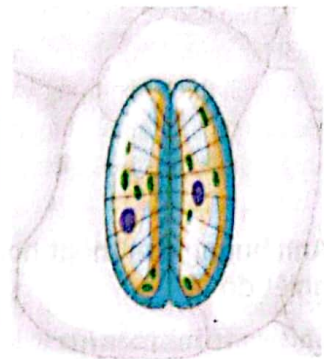
Ánh sáng kích thích tế bào bảo vệ tích lũy K^+ và tế bào trương lên. Đáp ứng này được gây nên khi ánh sáng tác động lên thụ thể ánh sáng - xanh trong màng sinh chất của tế bào bảo vệ. Sự hoạt hoá các thụ thể này có tác dụng kích thích hoạt tính của các bơm proton trong màng sinh chất của tế bào bảo vệ, từ đó lại kích thích sự hấp thụ K^+ .

Lỗ khí cũng mở ra để đáp ứng với sự thiếu CO_2 bên trong các khoang không khí của lá do kết quả của quang hợp. Khi nồng độ CO_2 giảm xuống trong ngày, lỗ khí từ từ mở ra nếu đủ nước cung cấp cho lá.

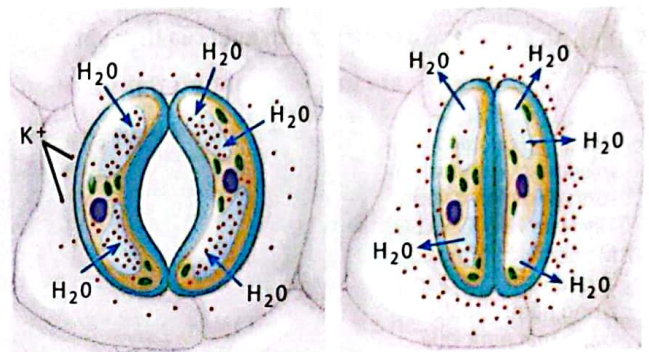
Tế bào bảo vệ trương/lỗ khí mở



Tế bào bảo vệ xẹp/lỗ khí đóng



(a) **Các biến đổi về hình dạng của tế bào và sự mở đóng lỗ khí (ảnh bề mặt).** Tế bào bảo vệ của thực vật hạt kín điển hình được minh hoạ trong các trạng thái trương (lỗ khí mở) và mềm nhũn (lỗ khí đóng). Sự định hướng toả tia của vi sợi cellulose trong thành tế bào làm cho tế bào bảo vệ tăng nhiều hơn về độ dài so với chiều rộng khi độ trương tăng lên. Vì hai tế bào bảo vệ kết nối chặt ở các đỉnh của chúng nếu chúng uốn cong hướng ra khí trương lên, làm lỗ khí không mở ra.



(b) **Vai trò của kali trong mở và đóng lỗ khí.** Sự vận chuyển K^+ (các ion kali được ký hiệu ở đây dưới dạng các chấm màu đỏ) qua màng sinh chất và màng không bào làm độ trương tế bào bảo vệ biến đổi. Sự hấp thụ các anion như malate và ion chloride (không biểu thị trong sơ đồ) cũng đóng góp cho sự trương của tế bào bảo vệ.

▲ **Hình 36.17 Cơ chế mở và đóng lỗ khí.**

Tín hiệu thứ ba - "đồng hồ" nội sinh trong tế bào bảo vệ làm lỗ khí mở - đóng theo nhịp ngày đêm của chúng. Nhịp mở ngày đêm này làm cho lỗ khí mở thậm chí nếu cây được giữ ở nơi tối. Tất cả các sinh vật nhân thực đều có đồng hồ nội sinh điều chỉnh các quá trình theo chu kỳ. Chu kỳ với khoảng cách khoảng 24 giờ được gọi là **nhịp ngày đêm** mà bạn sẽ biết nhiều hơn trong Chương 39.

Các stress môi trường như khô hạn có thể làm cho lỗ khí đóng trong ngày. Khi cây thiếu nước, tế bào bảo vệ có thể mất trương và đóng lỗ khí. Ngoài ra, hormone gọi là acid abscisic được tạo ra trong rễ và lá khi phản ứng với sự thiếu nước, chuyển tín hiệu cho tế bào bảo vệ để đóng lỗ khí. Phản ứng này làm giảm sự héo nhưng cũng hạn chế sự hấp thụ CO_2 , từ đó làm giảm quang hợp. Do độ trương là cần thiết cho sự kéo dài tế bào, nên sự sinh

trường dừng lại. Đây là một số lý do để giải thích tại sao sự khô hạn làm giảm năng suất cây trồng.

Tế bào bảo vệ điều tiết sự dung hoà giữa quang hợp - thoát hơi nước từng thời điểm một nhờ phối hợp nhiều tác nhân kích thích bên trong và bên ngoài. Thậm chí sự trôi qua của một đám mây hay tia nắng thoáng qua một cánh rừng có thể ảnh hưởng lên tốc độ thoát hơi nước.

Ảnh hưởng của thoát hơi nước lên sự héo và nhiệt độ lá

Chừng nào mà phần lớn lỗ khí vẫn mở, thoát hơi nước là lớn nhất với ngày có nắng, ẩm áp, khô và có gió bởi vì các nhân tố môi trường này làm tăng quá trình bay hơi nước. Nếu thoát hơi nước không thể kéo đủ nước cho lá, thì chồi trở lên bị héo nhẹ khi tế bào mất áp suất trương (xem Hình 36.10). Mặc dù cây phản ứng với stress khô hạn ở mức độ nhẹ nhờ đóng nhanh lỗ khí, nhưng một số nước bị mất do bay hơi vẫn xảy ra thông qua tầng sáp cuticle. Khi

các điều kiện khô kéo dài, lá có thể bị héo nghiêm trọng và những tổn thương là không thể hồi phục.

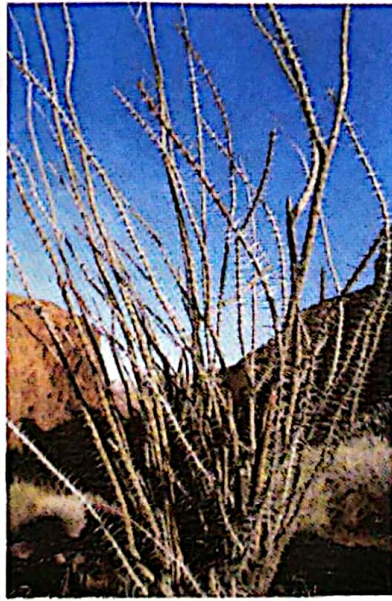
Sự thoát hơi nước cũng có thể làm giảm nhiệt độ lá khoảng đến 10°C so với không khí xung quanh. Sự làm lạnh này có tác dụng làm cho lá không bị nóng tới mức làm biến tính các enzyme tham gia trong quang hợp và các quá trình chuyển hoá khác.

Các thích nghi có tác dụng làm giảm sự thoát hơi nước

Thực vật thích nghi với điều kiện sa mạc và các vùng khác có độ ẩm thấp gọi **thực vật chịu hạn** (xerophytes) (từ tiếng Hy Lạp xero = khô). Cây đá trong Hình 36.1 là một ví dụ. **Hình 36.18** nêu thêm các dạng thực vật khác. Mưa ít xảy ra trong sa mạc, nhưng khi có mưa thì thảm thực vật (thực bì) bị biến đổi. Nhiều loài cây sa mạc tránh được khô hạn nhờ hoàn thành chu trình sống ngắn của mình trong các mùa mưa ngắn ngủi. Những loài sống

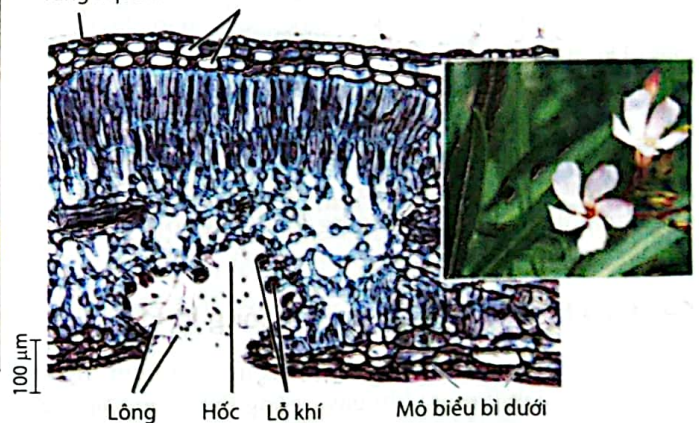
▼ Hình 36.18 Một số đặc điểm thích nghi của thực vật chịu hạn.

► **Ocotillo** (*Fouquieria splendens*), một loài cây sống phổ biến ở vùng Tây Nam Hoa Kỳ và Bắc Mexico. Nó không có lá phần lớn thời gian trong năm, nhờ đó tránh mất nước quá mức (phía phải). Ngay sau một trận mưa nặng hạt, nó tạo lá con (phía dưới và ảnh nhỏ chụp gần). Khi đất khô, lá nhanh chóng teo quắt lại và chết.



▼ Cây trúc đào (*Nerium oleander*) trong ảnh nhỏ kèm bên, thường tồn tại trong các vùng khí hậu khô. Lá có tầng sáp cuticle dày và mô biểu bì có nhiều tầng có tác dụng làm giảm sự mất nước. Lỗ khí nằm sâu trong các khoang gọi là hốc, một kiểu thích nghi làm giảm tốc độ thoát hơi nước nhờ bảo vệ lỗ khí khỏi gió nóng, khô. Các lông giúp giảm thiểu thoát hơi nước nhờ cản trở dòng không khí, làm cho hốc chứa lỗ khí có độ ẩm cao hơn khí quyển bao quanh (LM).

Tầng sáp cuticle Mô biểu bì trên



► Đây là bức ảnh chụp gần của thân cây xương rồng ông già (*Cephalocereus senilis*) một thực vật sa mạc Mexico. Các lông trắng, dài như tóc giúp phản xạ ánh sáng mặt trời.



lâu hơn có tính thích nghi sinh lý hoặc hình thái đặc biệt cho phép chúng vượt qua được các điều kiện sa mạc khắc nghiệt. Thực vật chịu hạn cũng có trong các môi trường khác, nhưng việc tiếp cận với nguồn nước ngọt là vấn đề nan giải như ở các vùng bị đóng băng và vùng bờ biển. Nhiều thực vật chịu hạn như xương rồng có lá hoàn toàn bị tiêu giảm biến thành gai có khả năng chịu mất nước quá mức; chúng tiến hành quang hợp chủ yếu trong thân. Thân của nhiều cây chịu hạn có phần nạc do chúng dự trữ nước để sử dụng trong chu kỳ khô hạn kéo dài. Đặc điểm thích nghi khác đối với nơi sống khô hạn là quá trình chuyển hoá acid cây mọng nước (CAM), một dạng chuyển hoá của quang hợp có trong thực vật mọng nước thuộc Crassulaceae và một số họ khác (xem Hình 10.20). Do lá của thực vật CAM hấp thụ CO_2 ban đêm, nên lỗ khí có thể đóng lại ban ngày khi các stress bay hơi nước lớn hơn.

Như chúng ta đã thấy, thực vật đương đầu với thể tiến thoái lưỡng nan: làm sao để nhận được nhiều CO_2 từ không khí cũng như làm thế nào để cùng lúc có thể giữ được nhiều nước cho mình. Lỗ khí là nhân tố điều tiết quan trọng nhất dung hoà các yêu cầu đối lập giữa nhu cầu thu nhận CO_2 và nhu cầu giữ nước.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 36.4

1. Các tác nhân kích thích mở và đóng lỗ khí là gì?
2. Nấm gây bệnh *Fusicoccum amygdali* tiết ra một độc tố gọi là fusicoccin làm hoạt hoá các bơm proton màng sinh chất của tế bào thực vật và dẫn đến sự mất nước không điều tiết được. Hãy nêu cơ chế làm hoạt hoá bơm proton dẫn đến sự héo lá một cách nghiêm trọng.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu bạn mua các cành hoa ngoài chợ, tại sao người bán hoa lại khuyên bạn nên cắt đầu cành hoa ngâm dưới nước và chuyển hoa đến bình hoa trong khi đầu cắt vẫn đắm nước?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 36.5

Đường được vận chuyển từ lá và từ các nguồn khác đến các vị trí sử dụng hoặc đến nơi dự trữ

Bạn đã hiểu nước và chất khoáng được tế bào hấp thụ, vận chuyển qua nội bì, phóng thích vào mạch dẫn và quản bào của xylem và mang đến đỉnh của cây nhờ dòng khối và được thoát hơi nước đẩy lên như thế nào. Song, thoát hơi nước không thể đáp ứng tất cả yêu cầu vận chuyển đường dài của cây. Dòng vận chuyển nước và chất khoáng từ đất đến rễ đến lá chủ yếu là theo một chiều ngược với chiều cần vận chuyển đường từ lá trưởng thành đến các bộ phận thấp hơn của cây như các chóp rễ cần lượng lớn đường cho năng lượng và sinh trưởng. Có một loại mô

khác - phloem - có chức năng vận chuyển các sản phẩm của quang hợp, một quá trình được gọi sự chuyển vị.

Sự vận chuyển đường từ nơi sản xuất đến nơi chứa

Ở thực vật hạt kín, các tế bào chuyên hoá làm ống dẫn cho sự chuyển vị là các yếu tố ống rây. Xếp nối đầu đuôi vào nhau, chúng tạo nên các ống rây dài (xem Hình 35.10). Giữa các tế bào ống rây là các đĩa (tấm) rây, các cấu trúc cho phép dòng dịch bào chuyển dọc theo ống rây.

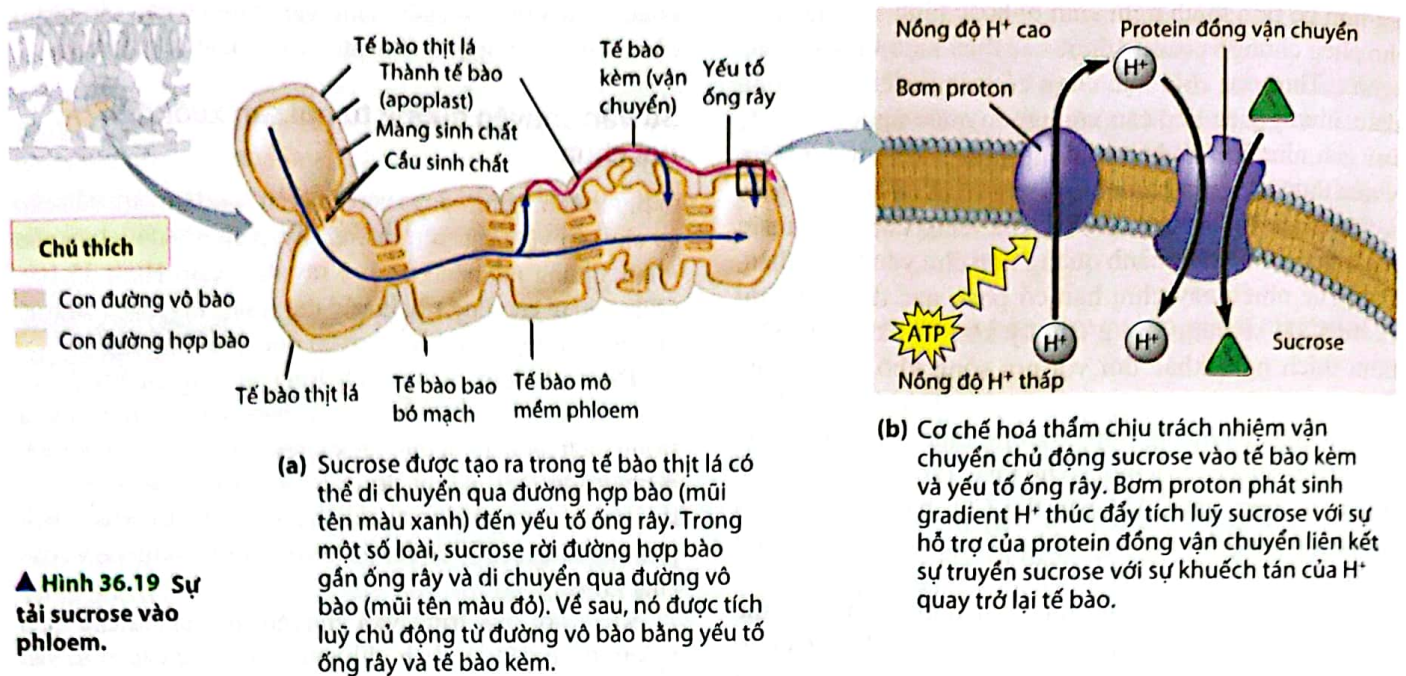
Dịch phloem, dung dịch lỏng di chuyển trong các ống rây khác nhiều với dịch xylem. Chất tan chủ yếu trong dịch phloem là đường, sucrose là chất tan điển hình ở phần lớn loài. Nồng độ sucrose có thể cao đến 30% theo trọng lượng khiến cho dịch này có độ đặc xirô. Dịch phloem cũng có thể chứa các amino acid, hormone và các chất khoáng.

Khác với quá trình vận chuyển một chiều của dịch xylem từ rễ đến lá, dịch phloem chuyển từ các vị trí sản xuất đường (nơi nguồn) đến nơi sử dụng hoặc dự trữ (nơi chứa) đường (xem Hình 36.2). **Nguồn đường** là cơ quan của cây trực tiếp sản sinh ra đường nhờ quang hợp hoặc nơi tạo ra đường nhờ sự phân giải tinh bột. **Vị trí sử dụng hoặc dự trữ đường** - nơi chứa là cơ quan tiêu thụ thực hoặc kho chứa đường. Các loại rễ, chồi, thân và quả đang sinh trưởng đều là các nơi chứa đường.

Mặc dù lá đang lớn là các nơi chứa, nhưng lá đã sinh trưởng hoàn toàn nếu được chiếu sáng tốt là các nơi nguồn. Cơ quan dự trữ như củ hoặc dạng củ hành có thể là nơi nguồn hoặc nơi chứa phụ thuộc vào mùa. Khi dự trữ các carbohydrate trong mùa hè, nó là một nơi chứa. Sau khi phá vỡ trạng thái ngủ trong mùa xuân, nó là một nơi nguồn bởi vì tinh bột của nó bị phân giải thành đường được mang đến các đỉnh chồi đang sinh trưởng.

Các nơi chứa thường nhận đường từ các nơi nguồn gần nhất. Ví dụ, các lá phía trên một cành có thể xuất khẩu đường cho đỉnh chồi đang sinh trưởng, trong khi đó lá phía dưới có thể xuất khẩu đường cho rễ. Quả đang sinh trưởng có thể chiếm độc quyền các nguồn đường bao quanh nó. Đối với mỗi ống rây, chiều hướng của vận chuyển phụ thuộc vào các vị trí của nơi nguồn và nơi chứa đường được kết nối bằng ống rây. Do đó, các ống rây bên cạnh có thể mang dịch theo hướng ngược lại nếu chúng khởi đầu và kết thúc trong các vị trí khác nhau.

Đường phải được vận chuyển hoặc được tải vào các yếu tố ống rây trước khi được xuất vào nơi chứa. Trong một số loài, đường được vận chuyển từ các tế bào thịt lá đến các yếu tố ống rây thông qua đường hợp bào, qua cầu sinh chất. Trong loài khác, đường vận chuyển nhờ con đường hợp bào và vô bào. Ví dụ, ở lá ngô, sucrose khuếch tán qua đường hợp bào từ các tế bào thịt lá quang hợp đến các gân con. Về sau nhiều sucrose vận chuyển bằng con đường vô bào và được tích lũy nhờ các yếu tố ống rây bên cạnh hoặc trực tiếp hoặc thông qua các tế bào kèm (**Hình 36.19a**). Trong một số thực vật, thành của tế bào kèm có nhiều nếp lõm vào làm tăng cường sự vận chuyển chất tan giữa con đường vô bào và con đường



▲ **Hình 36.19** Sự tải sucrose vào phloem.

hợp bào. Các tế bào biến thái đó được gọi là tế bào truyền (xem Hình 29.5).

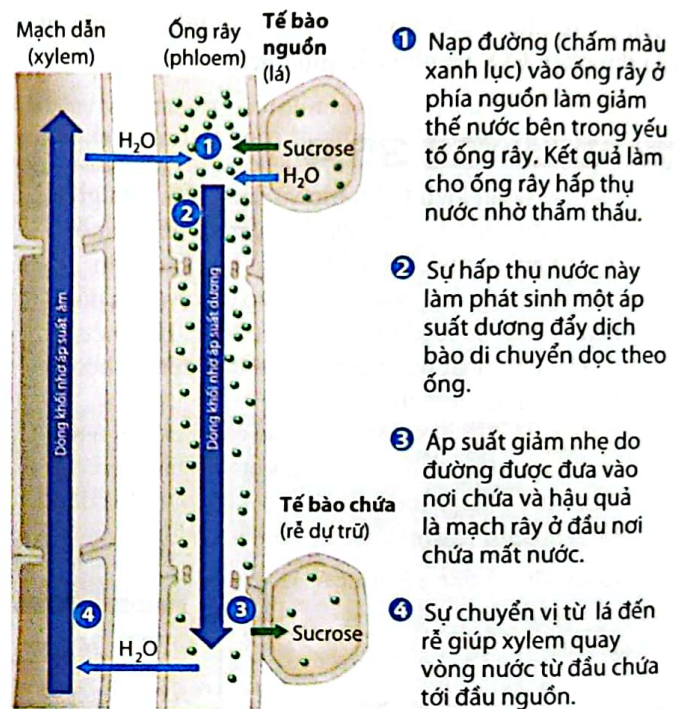
Trong nhiều thực vật, sự vận chuyển đường vào phloem đòi hỏi vận chuyển chủ động do sucrose tập trung nhiều hơn trong yếu tố ống rây và tế bào kèm so với trong tế bào thịt lá. Sự bơm proton và đồng vận chuyển cho phép sucrose vận chuyển từ tế bào thịt lá đến yếu tố ống rây (Hình 36.19b).

Sucrose được đổ vào đầu chứa của ống rây. Quá trình này biến đổi tùy theo loài hoặc cơ quan. Song nồng độ của đường tự do trong nơi chứa luôn luôn thấp hơn trong ống rây do đường được tiêu thụ trong quá trình sinh trưởng và chuyển hóa của tế bào ở nơi chứa hoặc bị biến đổi thành các polymer không hoà tan như tinh bột. Kết quả của gradient nồng độ đường là phân tử đường khuếch tán từ phloem đến các mô nơi chứa và nước cuốn theo nhờ thẩm thấu.

Vận chuyển dòng khối nhờ áp suất dương: Cơ chế vận chuyển ở thực vật hạt kín

Dịch phloem di chuyển từ nơi nguồn đến nơi chứa với vận tốc cao đến 1m/giờ, nhanh hơn nhiều so với khuếch tán hoặc dòng di chuyển của tế bào chất - dòng tế bào chất đi vòng quanh bên trong tế bào. Trong khi nghiên cứu thực vật hạt kín, các nhà nghiên cứu đã đi đến kết luận rằng dịch phloem di chuyển qua ống rây bằng vận chuyển dòng khối nhờ áp suất dương gọi là **dòng áp suất** (Hình 36.20). Áp suất tăng ở đầu cuối phía nguồn và giảm ở đầu nơi chứa làm cho nước di chuyển từ nguồn đến nơi chứa cùng với đường.

Giả thuyết dòng áp suất giải thích tại sao dịch phloem di chuyển từ nơi nguồn đến nơi chứa và các thí nghiệm đã chứng minh dòng áp suất là cơ chế vận chuyển trong thực vật hạt kín (Hình 36.21). Song, các nghiên cứu dùng kính hiển vi điện tử cho thấy trong các cây có mạch không ra hoa, các lỗ giữa các tế bào phloem có thể là quá bé hoặc



▲ **Hình 36.20** Dòng khối nhờ áp suất dương (dòng áp suất) trong ống rây.

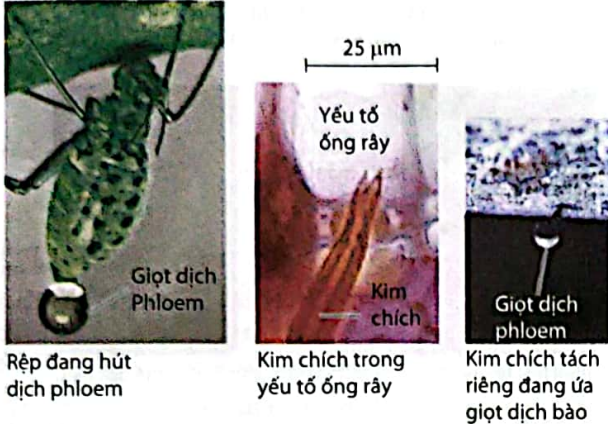
bị kín làm triệt tiêu áp suất dòng. Do đó người ta không biết mô hình có dùng được cho mọi thực vật có mạch khác hay không.

Các nơi chứa là khác nhau tùy theo nhu cầu năng lượng và khả năng cung cấp đường. Đôi khi có nhiều nơi chứa hơn nơi nguồn. Trong các trường hợp đó, cây có thể cho thui một số hoa, hạt hoặc quả - hiện tượng gọi là **tự tỉa**. Việc loại bỏ nơi chứa cũng có thể là một biện pháp thực tế có lợi cho nghề làm vườn. Ví dụ, do quả táo lớn có được giá cao hơn nhiều so với quả bé, nên đôi khi người trồng cây loại bỏ hoa hoặc quả non sao cho cây tạo quả ít hơn nhưng quả lớn hơn.

Hình 36.21 Tìm hiểu

Có phải dịch phloem ở gần nguồn chứa nhiều đường hơn so với ở gần nơi chứa hay không?

THÍ NGHIỆM Giả thuyết dòng áp suất dự đoán rằng dịch phloem ở gần nơi nguồn sẽ có một hàm lượng đường cao hơn dịch phloem ở gần nơi chứa. Để kiểm tra khía cạnh này của giả thuyết, S. Rogers và A.J. Peel ở Đại học Hull của Anh Quốc đã sử dụng rệp cây sống bằng dịch phloem. Rệp tìm kiếm thức ăn bằng phần phụ miệng dưới da gọi là ngòi chích đâm xuyên vào yếu tố ống rây. Khi áp suất ống rây đẩy dịch phloem vào ngòi chích, các nhà nghiên cứu tách rệp khỏi ngòi chích và ngòi chích hoạt động như cái vòi ứa dịch hàng giờ. Các nhà nghiên cứu đã xác định nồng độ đường của dịch từ ngòi chích ở các điểm khác nhau giữa nơi nguồn và nơi chứa.



KẾT QUẢ Ngòi chích càng gần nguồn đường hơn thì có nồng độ đường càng cao hơn.

KẾT LUẬN Kết quả của thí nghiệm này ủng hộ cho giả thuyết dòng khối cho rằng nồng độ đường sẽ cao hơn trong các ống rây ở gần nơi nguồn hơn.

NGUỒN S. Rogers and A.J. Peel, Some evidence for the existence of turgor pressure in the sieve tubes of willow (*Salix*), *Planta* 126, no3: 259 - 267 (1975).

ĐIỀU GÌ NẾU? Một loại rệp sống bằng dịch xylem của cây, dùng các cơ khoẻ để bơm dịch xylem vào ruột của chúng. Bạn có thể tách riêng dịch xylem từ ngòi chích đã được cắt rời của rệp này được không?

KHÁI NIỆM 36.6

Vận chuyển theo con đường hợp bào rất năng động

Mặc dù chúng ta đang bàn luận sự vận chuyển hầu hết theo nghĩa vật lý, gần giống như dòng gồm các loại dung dịch thông qua các ống dẫn, nhưng sự vận chuyển của cây là một quá trình năng động. Điều đó có nghĩa là sự vận chuyển cần một loại tế bào thực vật biến đổi điển hình trong quá trình phát triển của nó. Ví dụ, lá có thể bắt đầu như một nơi chứa đường nhưng trải qua phần lớn đời sống của nó như một nguồn đường. Như vậy, các biến đổi môi trường có thể gây ra các phản ứng rõ rệt trong các quá trình vận chuyển của cây. Stress về nước có thể hoạt hoá các con đường vận chuyển tín hiệu làm biến đổi đáng kể các protein vận chuyển màng điều khiển toàn bộ vận chuyển nước và chất khoáng. Do kiểu vận chuyển hợp bào qua các mô sống nên cách vận chuyển này chủ yếu gây ra các biến đổi năng động trong các quá trình vận chuyển của cây.

Cấu sinh chất: Cấu trúc không ngừng biến đổi

Cấu sinh chất cho chúng ta một ví dụ về bản chất năng động của con đường hợp bào. Trước đây các nhà sinh học coi cấu sinh chất như là cấu trúc dạng lỗ nhỏ bất biến, chủ yếu dựa vào các bức ảnh tĩnh từ kính hiển vi điện tử. Song gần đây, các kỹ thuật mới đã cho thấy cấu sinh chất là cấu trúc rất biến động, có thể biến đổi về tính thấm và số lượng. Chúng có thể mở hoặc đóng một cách nhanh chóng khi phản ứng với các biến đổi trong áp suất trương, mức calcium tế bào chất hoặc pH tế bào chất. Mặc dù một số cấu sinh chất được hình thành trong quá trình phân chia tế bào chất, nhưng chúng có thể hình thành vào những giai đoạn sau. Tuy nhiên, cấu sinh chất thường bị mất chức năng trong quá trình phân hoá tế bào. Ví dụ, khi lá trưởng thành từ một nơi chứa thành một nơi nguồn, thì cấu sinh chất của nó hoặc đóng lại hoặc bị loại bỏ làm ngừng việc chuyển đường từ phloem (dễ tải phloem) vào nơi dự trữ.

Nhiều nghiên cứu trước đây của các nhà sinh lý học thực vật và nhà bệnh lý học đi đến các kết luận khác nhau về kích cỡ lỗ của cấu sinh chất. Các nhà sinh lý học tiêm các mẫu dò huỳnh quang có cỡ phân tử khác nhau vào tế bào và xem các phân tử này có chuyển vào tế bào lân cận hay không. Dựa vào các nghiên cứu này, họ đã kết luận rằng cỡ lỗ xấp xỉ 2,5 nm là quá bé để cho các đại phân tử như protein đi qua. Ngược lại, các nhà bệnh lý học đã cung cấp các bức ảnh hiển vi điện tử cho thấy các hạt virus với đường kính khoảng 10 nm hoặc lớn hơn có thể đi qua. Một giả thuyết để giải thích các phát hiện trái ngược nhau này là ở chỗ virus có thể làm giãn nở đáng kể cấu sinh chất.

Về sau, người ta đã biết rằng các virus thực vật tạo ra các protein vận chuyển virus làm cho cấu sinh chất giãn nở ra cho phép RNA của virus đi qua các tế bào. Bằng chứng gần đây hơn chỉ ra rằng bản thân tế bào thực vật điều chỉnh cấu sinh chất như là một phần của mạng lưới thông tin năng động. Virus làm suy yếu mạng lưới này nhờ bắt chước các chất điều chỉnh cấu sinh chất của tế bào.

Mức độ liên thông tế bào chất giữa các tế bào với nhau có thể phát triển rất mạnh chỉ ở một số nhóm tế bào và mô nhất định, được biết như là các miền hợp bào.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 36.5

- So sánh và nêu bật sự khác biệt giữa các lực dùng để vận chuyển đường dài dịch phloem và xylem.
- Hãy xác định cơ quan thực vật là nơi nguồn đường, các cơ quan là nơi chứa đường và cơ quan có thể thực hiện cả hai chức năng. Giải thích.
- Tại sao xylem có thể vận chuyển nước và chất khoáng nhờ các tế bào chết, trong khi đó phloem lại cần các tế bào sống?
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Đôi khi người trồng táo ở Nhật Bản tạo một vết cắt hình xoắn ốc không gây hại (không gây chết) xung quanh vỏ cây táo dự định sẽ loại bỏ sau mùa sinh trưởng. Cách làm này lại khiến cho quả táo ngọt hơn. Tại sao.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Các phân tử thông tin như protein và RNA điều hoà sự phát triển giữa các tế bào bên trong mỗi miền hợp bào. Nếu sự thông tin qua đường hợp bào bị biến đổi do đột biến thì sự phát triển có thể bị tác động một cách toàn diện như Patricia Zambryski và các đồng sự ở Đại học California, Berkeley đã chứng minh. (Hình 36.22). (Xem cuộc phỏng vấn trên trang 736 – 737).

Sự truyền tin hiệu điện trong phloem

Sự truyền tín hiệu điện đường dài nhanh qua phloem là nét đặc trưng năng động khác của con đường hợp bào. Sự truyền tín hiệu điện đã được nghiên cứu nhiều ở thực vật có sự vận động nhanh của lá như cây xấu hổ (*Mimosa pudica*) và cây bắt ruồi Venus (*Dionaea muscipula*). Song vai trò của nó trong loài khác thì ít rõ ràng hơn. Một số nghiên cứu cho rằng một tác nhân kích thích trong một bộ phận của cây có thể gây ra một tín hiệu điện trong phloem ảnh hưởng đến các bộ phận khác như gây ra biến đổi trong phiên mã gene, hô hấp, quang hợp, sự dỡ tải phloem hoặc mức hormone. Do đó, phloem có thể đáp ứng một chức năng như dây thần kinh, cho phép thông tin điện nhanh chóng giữa các cơ quan cách xa nhau.

Phloem: Đường truyền tin cao tốc

Ngoài vận chuyển đường và vận chuyển các tín hiệu điện, phloem còn là “đường siêu cao tốc” của hệ thống vận chuyển các đại phân tử và các virus dọc cơ thể. Các biến đổi cơ thể là các biến đổi lan truyền khắp cơ thể, tác động lên nhiều hoặc tất cả các hệ cơ quan hoặc các cơ quan của cơ thể. Các đại phân tử được di chuyển qua phloem bao gồm các protein và các loại RNA khác nhau và thâm nhập vào các ống rây qua cấu trúc sinh chất. Mặc dù cấu trúc sinh chất thường giống như là các mối liên kết hờ giữa các tế bào động vật, nhưng khả năng cho lưu thông các protein và RNA của chúng là rất độc đáo.

Sự thông tin trên toàn cơ thể qua phloem giúp phối hợp các chức năng của toàn cơ thể thực vật. Một ví dụ kinh điển là sự phát tán tín hiệu cảm ứng ra hoa từ lá đến các mô phân sinh sinh dưỡng. Ví dụ khác là phản ứng phòng vệ với khu vực nhiễm trùng trong đó các tín hiệu chuyển qua phloem hoạt hoá các gene phòng vệ trong các mô không bị nhiễm bệnh.

Sự vận chuyển có điều phối các nguyên liệu và thông tin có tính sống còn đối với thực vật. Thực vật chỉ thu nhận nhiều tài nguyên như vậy trong tiến trình hoạt động sống của chúng. Nếu nguồn tài nguyên này không được phân bố và sử dụng trong một phương thức tối ưu thì thực vật sẽ không thể cạnh tranh tốt. Cuối cùng, sự thu nhận và bảo tồn thành công các nguồn tài nguyên và hoạt động điều hoà của toàn cơ thể thực vật là nhân tố quyết định cơ bản nhất để cây sẽ cạnh tranh thành công hay không.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 36.6

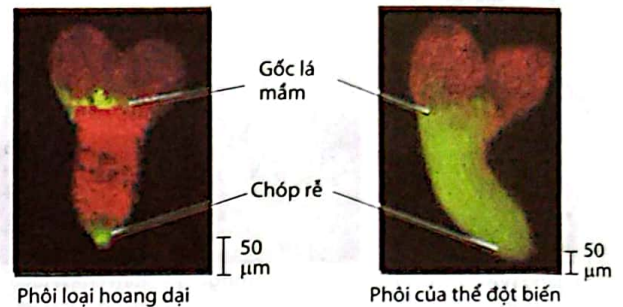
1. Nhân tố nào có ảnh hưởng lên sự lưu thông bằng con đường hợp bào?
2. Cấu trúc sinh chất khác với các liên kết hờ như thế nào?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu cây biến đổi di truyền không phản ứng với các protein truyền virus, liệu điều này có phải là phương thức tốt để ngăn chặn sự lan truyền bệnh? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

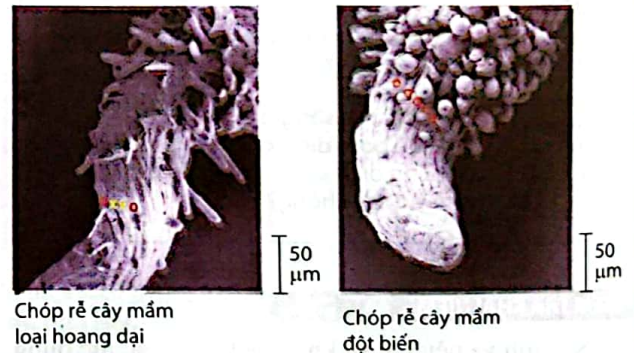
▼ Hình 36.22 Tìm hiểu

Sự thay đổi trong truyền tin qua con đường hợp bào có ảnh hưởng đến sự phát triển của thực vật không?

THÍ NGHIỆM Patricia Zambryski và các đồng nghiệp ở trường Đại học California, Berkeley đã tiêm các mẫu dò huỳnh quang lớn và nhỏ vào gốc lá mầm và chóp rễ của phôi *Arabidopsis* đang phát triển. Các nghiên cứu ở phôi loại hoang dại, đã phát hiện một giai đoạn ở giữa quá trình phát triển phôi, khi đó sự vận chuyển bằng con đường hợp bào các mẫu dò lớn dừng lại nhưng sự vận chuyển của mẫu dò bé vẫn tiếp tục. Các nhà nghiên cứu đã chọn lọc các thể đột biến vẫn vận chuyển mẫu dò lớn trong giai đoạn này và về sau phân tích sự nảy mầm thành cây con. Các bức ảnh hiển vi quang học ở phía dưới cho thấy sự khác biệt giữa sự vận chuyển của các mẫu dò lớn (huỳnh quang xanh) trong phôi kiểu dại và phôi thể đột biến.



KẾT QUẢ Như đã hiển thị trong bức ảnh hiển vi điện tử quét ở phía trái, khoảng một nửa dây tế bào trong loại hoang dại gồm tế bào đã phân hoá không có lông hút (vùng được đánh dấu bằng màu vàng, Xs). Cây mầm đột biến, phát triển chậm với sự phân hoá tế bào ít hơn cây mầm loại hoang dại. Tất cả các dây tế bào trong biểu bì rễ cây mầm đột biến đã phát triển lông hút (vùng được đánh dấu với vòng tròn màu đỏ).



KẾT LUẬN Việc phân lập các thể đột biến và chứng minh những biến đổi trong phát triển của thể đột biến đã ủng hộ cho giả thuyết cho rằng việc duy trì các miền hợp bào là có tính chất quyết định cho sự phát triển bình thường của cây.

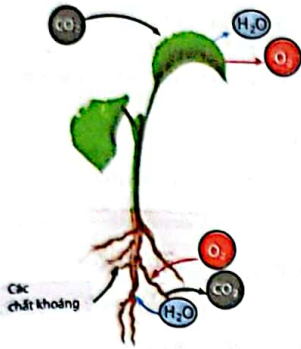
NGUỒN I. Kim, F. Hempel, K. Sha, J. Pfluger, and P. Zambryski. Identification of a developmental transition in plasmodesmatal function during embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Development* 125:1261 - 1272 (2002).

ĐIỀU GÌ NẾU? Giả sử người ta đã tìm thấy đột biến gây nên sự sản xuất quá mức một enzyme phân huỷ phân tử huỳnh quang của mẫu dò lớn vào giữa quá trình phát triển phôi. Bạn có thể giải thích các kết quả đó một cách khác được không?

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 36.1

Thực vật trên cạn thu nhận các chất từ phía trên và cả phía dưới mặt đất (tr. 764-767)



- ▶ **Cấu trúc của chồi và sự hấp thụ ánh sáng** Sự sắp xếp và kích cỡ của lá, sự phân nhánh và độ dày của thân cây giúp chồi thu nhận CO_2 và ánh sáng.
- ▶ **Cấu trúc của rễ và sự thu nhận nước và chất khoáng** Sự kéo dài, sự phân nhánh và rễ nấm giúp rễ lấy nước và các chất khoáng từ đất.

KHÁI NIỆM 36.2

Các chất được vận chuyển bằng cách khuếch tán ở khoảng cách ngắn hoặc vận chuyển chủ động và vận chuyển theo dòng khối ở khoảng cách dài (tr. 767-772)

- ▶ **Sự khuếch tán và vận chuyển chủ động các chất tan** Khuếch tán là sự vận chuyển tự phát xuôi theo gradient nồng độ, các protein vận chuyển hỗ trợ khuếch tán qua màng. Bơm proton tạo gradient H^+ được dùng để vận chuyển các chất tan.
- ▶ **Sự khuếch tán của nước (thẩm thấu)** Thẩm thấu là sự vận chuyển tự phát của nước tự do xuôi theo gradient nồng độ. Nước đi qua màng từ vùng có thế nước cao hơn (Ψ) đến vùng với Ψ thấp hơn. Chất tan làm giảm Ψ . Áp suất có thể làm tăng hoặc giảm Ψ .
- ▶ **Ba con đường vận chuyển chủ yếu** Vận chuyển hợp bào nhờ sự liên thông tế bào chất của các tế bào bằng các cầu sinh chất. Vận chuyển bằng đường vô bào là con đường liên thông giữa các thành tế bào và các khoảng gian bào.
- ▶ **Vận chuyển dòng khối đường dài** Vận chuyển dòng khối được thực hiện do sự chênh lệch áp suất ở các đầu đối lập của yếu tố mạch và quản bào (đối với dịch xylem) hoặc ống rây (đối với dịch phloem).

KHÁI NIỆM 36.3

Nước và chất khoáng được vận chuyển từ rễ đến chồi (tr. 772-776).

- ▶ **Sự hấp thụ nước và chất khoáng ở tế bào rễ** Lông hút và diện tích bề mặt rất rộng của các màng tế bào vỏ rễ giúp tăng cường sự hấp thụ nước và chất khoáng.
- ▶ **Sự vận chuyển nước và chất khoáng vào xylem** Nước có thể đi qua vỏ rễ bằng đường hợp bào hoặc đường vô bào nhưng chất khoáng vận chuyển qua hệ vô bào cuối cùng phải đi qua các màng thẩm chọn lọc của tế bào nội bì. Đai Caspary phong tỏa sự vận chuyển chất khoáng đến trụ giữa bằng đường vô bào.
- ▶ **Vận chuyển dòng khối được thực hiện nhờ áp suất âm trong xylem** Thoát hơi nước làm giảm Ψ trong lá do tạo ra thế áp suất âm (sức căng). Ψ thấp này rút nước khỏi

xylem. Lực cố kết và dính bám của nước truyền lực kéo đến rễ.

- ▶ **Dịch xylem dâng lên nhờ dòng khối: Tóm tắt** Thoát hơi nước duy trì sự vận chuyển của dịch xylem ngược trọng lực.

KHÁI NIỆM 36.4

Lỗ khí điều chỉnh vận tốc thoát hơi nước (tr. 776-779)

- ▶ **Lỗ khí: Con đường chủ yếu làm mất nước** Tế bào bảo vệ mở rộng hoặc thu hẹp đường kính lỗ khí. Các nhân tố di truyền và môi trường có ảnh hưởng lên mật độ lỗ khí.
- ▶ **Cơ chế mở và đóng lỗ khí** Khi tế bào bảo vệ hấp thụ K^+ , chúng uốn cong hướng ra làm mở rộng lỗ khí. Sự đóng lỗ khí kéo theo sự mất K^+ .
- ▶ **Các tác nhân kích thích mở và đóng lỗ khí** Độ mở lỗ khí được điều tiết nhờ ánh sáng, CO_2 , nước, hormone acid abscisic và nhịp ngày đêm.
- ▶ **Ảnh hưởng của thoát hơi nước lên sự héo và nhiệt độ lá** Nếu nước bị mất do thoát hơi nước không được bù nhờ hấp thụ từ rễ thì cây sẽ bị héo. Thoát hơi nước làm mát cây và có thể làm giảm nhiệt độ lá.
- ▶ **Các thích nghi có tác dụng làm giảm sự thoát hơi nước** Lá tiêu giảm và quang hợp CAM là các ví dụ về các đặc điểm thích nghi đối với môi trường khô.

KHÁI NIỆM 36.5

Đường được vận chuyển từ lá và từ các nguồn khác đến các vị trí sử dụng hoặc đến nơi dự trữ (tr. 779-781)

- ▶ **Sự vận chuyển đường từ nơi sản xuất đến nơi chứa** Lá trưởng thành là nguồn đường chủ yếu, mặc dù các cơ quan dự trữ có thể là nơi nguồn đường theo mùa. Mô phân sinh và quả, hạt đang phát triển là các ví dụ về nơi chứa đường. Sự tải (nhập đường) và dỡ tải (xuất đường) của phloem được thực hiện nhờ vận chuyển chủ động đường sucrose. Sucrose được đồng vận chuyển với H^+ và H^+ khuếch tán xuôi theo một gradient phát sinh do bơm proton.
- ▶ **Vận chuyển dòng khối nhờ áp suất dương: Cơ chế vận chuyển ở thực vật hạt kín** Sự tải đường ở nguồn và dỡ tải ở nơi chứa duy trì sự chênh lệch áp suất khiến dịch phloem lưu thông được trong ống rây.

KHÁI NIỆM 36.6

Vận chuyển theo con đường hợp bào rất năng động (tr. 781-782)

- ▶ **Cấu sinh chất: Cấu trúc không ngừng biến đổi** Cấu sinh chất có thể thay đổi về số lượng. Khi bị giãn rộng, chúng có thể tạo nên một hành lang cho các đại phân tử như RNA và protein đi qua.
- ▶ **Sự truyền tín hiệu điện trong phloem** Phloem có thể truyền các tín hiệu điện như dây thần kinh bằng con đường hợp bào và giúp điều phối chức năng ở quy mô toàn cơ thể thực vật.
- ▶ **Phloem: Đường truyền tin cao tốc** Phloem giúp phối hợp chức năng toàn cây nhờ vận chuyển các protein, RNA và các đại phân tử khác trên các khoảng cách dài.

TỰ KIỂM TRA

- Phương án nào sau đây không ảnh hưởng lên sự tự che sáng?
 - chỉ số diện tích lá
 - mẫu xếp lá
 - sự tự tia cạnh.
 - độ dày thân cây
 - hướng lá
- Nhân tố nào làm tăng cường sự hấp thụ nước ở tế bào thực vật?
 - Ψ của dung dịch xung quanh giảm
 - giảm về áp suất được thực hiện nhờ thành tế bào
 - sự mất các chất tan khỏi tế bào
 - sự tăng về Ψ của tế bào chất
 - áp suất dương lên dung dịch bao quanh
- Một tế bào thực vật với Ψ_p là $-0,65$ MPa duy trì một thế tích không đổi khi được ngâm trong dung dịch mà có Ψ_s $-0,30$ MPa và chứa trong một chậu mở. Tế bào có:
 - Ψ_p là $+0,65$ MPa
 - Ψ_p là $-0,65$ MPa
 - Ψ_p là $+0,35$ MPa
 - Ψ_p là $+0,30$ MPa
 - Ψ_p là 0 MPa
- Cấu trúc hoặc khoang nào không phải là bộ phận của hệ vô bào?
 - xoang của mạch xylem
 - xoang của ống rây
 - thành tế bào của tế bào thịt lá
 - khoang không khí ngoại bào
 - thành tế bào của lông hút
- Đặc điểm nào sau đây là đặc điểm thích nghi làm tăng cường sự hấp thụ nước và các chất khoáng ở rễ?
 - rễ nấm
 - sự tạo hốc
 - sự hấp thụ chủ động nhờ mạch dẫn
 - sự co theo nhịp sinh học ở tế bào vỏ
 - sự bơm qua cầu sinh chất.
- Phương án nào sau đây không phải là bộ phận của cơ chế thoát hơi nước- cổ kết - sức căng làm dịch xylem dâng lên?
 - sự mất nước khỏi các tế bào thịt lá có tác dụng khởi động sự kéo các phân tử nước từ các tế bào lân cận.
 - sự truyền sức kéo thoát hơi nước từ phân tử nước này đến phân tử tiếp theo do sự cổ kết bằng các liên kết hydrogen.
 - thành tế bào ưa nước của quản bào và mạch dẫn giúp duy trì cột nước ngược trọng lực.
 - bơm chủ động nước vào xylem của rễ.
 - làm giảm Ψ trong lớp nước bề mặt của tế bào thịt lá do thoát hơi nước.
- Quang hợp dừng lại khi lá bị héo, chủ yếu do
 - diệp lục của lá héo bị phân giải.
 - các tế bào thịt lá bị héo không có khả năng quang hợp.
 - lỗ khí đóng lại, ngăn cản CO_2 xâm nhập vào lá.
 - sự quang phân ly – giai đoạn phân ly nước của quang hợp, không thể xảy ra khi thiếu nước.
 - sự tích lũy CO_2 trong lá ức chế các enzyme

- Lỗ khí mở khi tế bào bảo vệ
 - mẫn cảm sự tăng về CO_2 trong các khoang không khí của lá.
 - mở do sự giảm về áp suất trương.
 - trở nên trương hơn do sự bổ sung K^+ , kế theo nhờ sự xâm nhập nước thẩm thấu.
 - đóng các aquaporin, ngăn chặn sự hấp thụ nước.
 - tích lũy nước nhờ vận chuyển chủ động.
- Sự vận chuyển của dịch phloem từ nơi nguồn đường đến nơi chứa đường
 - xảy ra thông qua hệ vô bào của các yếu tố ống rây.
 - có thể chuyển vị đường từ sự phân giải của tinh bột dự trữ trong rễ lên các chồi đang phát triển.
 - phụ thuộc vào sức căng hoặc thế áp suất âm.
 - phụ thuộc vào sự bơm nước vào ống rây ở nơi nguồn đường.
 - chủ yếu là do sự khuếch tán.
- Các thành phần nào không được vận chuyển qua con đường hợp bào?
 - đường
 - mRNA
 - DNA
 - protein
 - virus
- HÃY VẼ** Đánh dấu sự hấp thụ nước và khoáng chất từ lông hút đến mạch dẫn trong rễ, đi theo con đường hợp bào và con đường vô bào. Hãy chú thích các con đường.



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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

- Tảo nâu lớn gọi là tảo bẹ có thể sinh trưởng cao đến 25m. Tảo bẹ gồm chân tản được neo vào đáy đại dương, các phiến lá mà trôi nổi ở mặt nước thu nhận ánh sáng và cuống dài nối phiến lá với chân tản (xem Hình 28.15). Các tế bào chuyên hoá trong cuống, mặc dù không phải là mạch dẫn, vận chuyển đường. Hãy nêu lý do tại sao các cấu trúc này tương tự với yếu tố ống rây có thể đã tiến hoá trong tảo bẹ.

TÌM HIỂU KHOA HỌC

- Cây cà chua và bông héo trong một vài giờ khi rễ của chúng bị ngập nước. Sự úng nước dẫn đến thiếu oxygen, tăng calcium tế bào chất và giảm pH tế bào chất. Nếu giả thuyết để giải thích sự úng ngập dẫn đến héo cây như thế nào.

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

- Ở vùng Tây Nam khô hạn của Hoa Kỳ đang dấy lên sự chỉ trích về việc dùng nước tưới cho các bãi cỏ và sân đánh gôn. Phải chăng việc sử dụng nước như vậy nên bị hạn chế hoặc thậm chí bị cấm? Giải thích.