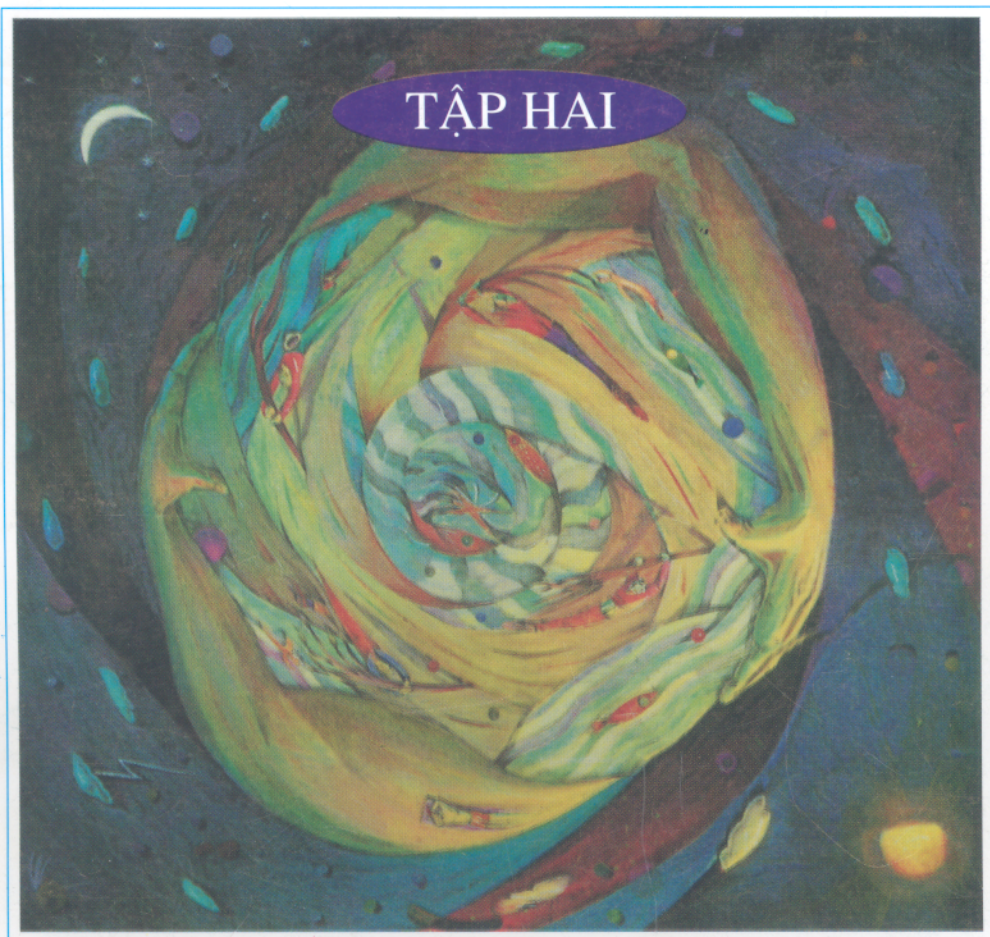


Sinh học

TẬP HAI



W.D. PHILLIPS and T.J. CHILTON



NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

W.D. PHILLIPS AND T.J. CHILTON

SINH HỌC

Tập hai

(Tái bản lần thứ năm)

Người dịch : NGUYỄN BÁ - NGUYỄN MỘNG HÙNG
TRỊNH HỮU HÀNG
HOÀNG ĐỨC CỰ - PHẠM VĂN LẬP
NGUYỄN XUÂN HUẤN - MAI ĐÌNH YÊN
Người hiệu đính : NGUYỄN MỘNG HÙNG

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

A. Level

BIOLOGY

W.D. PHILLIPS AND T.J. CHILTON

OXFORD UNIVERSITY PRESS

1991

Phần B : **SINH LÝ HỌC** (Tiếp theo)

38. SỰ PHÁT TRIỂN CỦA CẤU TRÚC THỰC VẬT

Mục tiêu:

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Trình bày chu trình sống của cây đậu răng ngựa.
- Mô tả cấu trúc và sự nảy mầm của cây đậu răng ngựa.
- Định nghĩa sự nảy mầm dưới đất và trên mặt đất và nêu ví dụ cho mỗi trường hợp.
- Khẳng định tầm quan trọng của mô phân sinh ngọn và nêu tên ba loại mô phân sinh sơ cấp.
- Giải thích các giai đoạn phát triển của tế bào cây trưởng thành.
- Nêu tên ba nhóm mô chủ yếu của thực vật và giải thích nguồn gốc của các mô sau đây: biểu bì, vỏ, tủy, phloem sơ cấp, xylem sơ cấp.
- Dùng biểu đồ đơn giản để giải thích cấu trúc và tính thích nghi của các loại tế bào sau đây: mô mềm, mô diệp lục, mô dày, sợi, mô cứng và thể cứng, yếu tố ống rây phloem và tế bào kèm, quản bào xylem và các yếu tố mạch xylem.
- Nêu các chức năng của thân.
- Giải thích vai trò của áp suất trương và các bó mạch trong việc nâng đỡ thân.
- Trình bày các giai đoạn của sinh trưởng thứ cấp và giải thích tầm quan trọng của tầng phát sinh mạch, tầng sinh bản và lỗ vỏ.

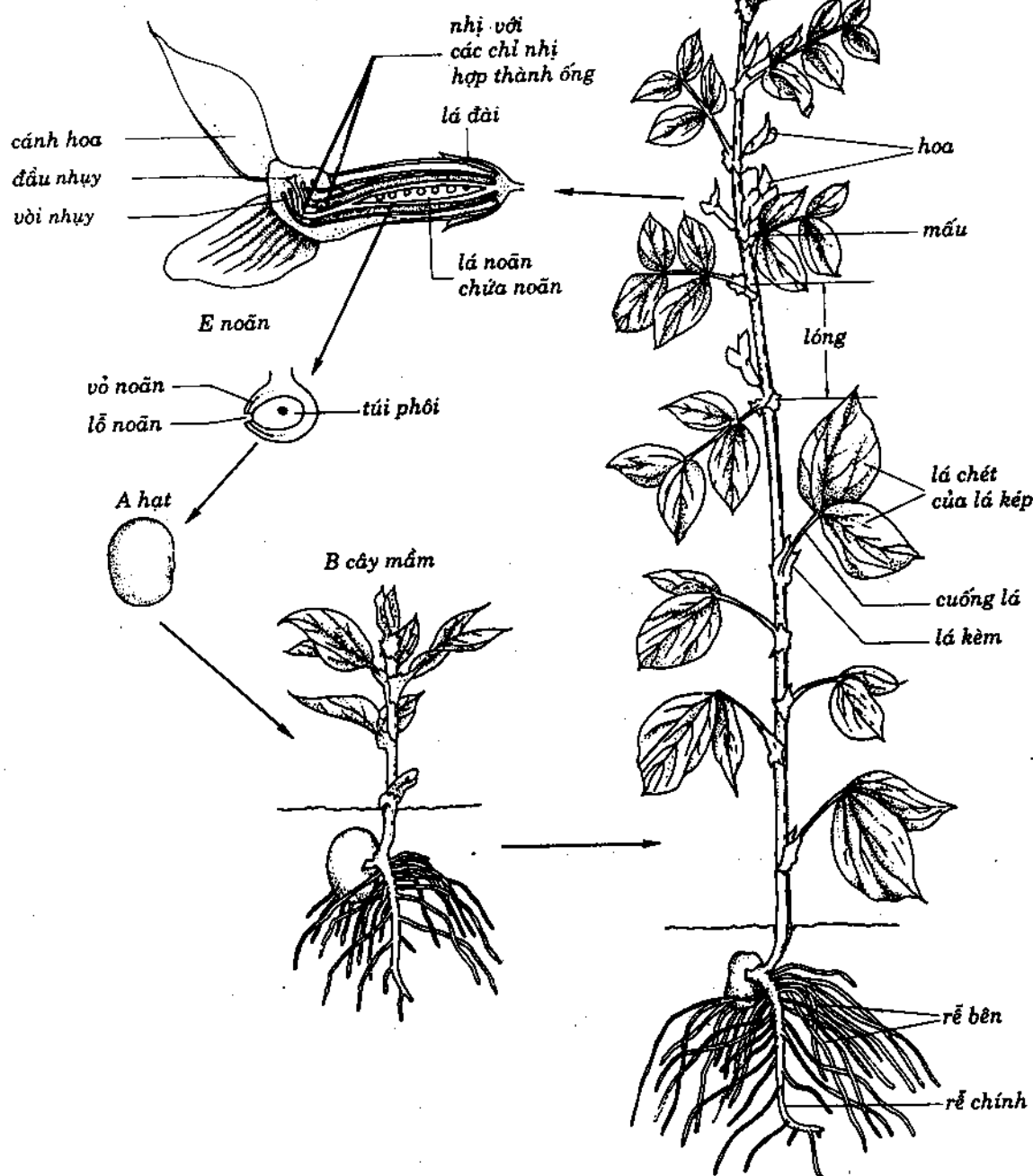
38.1. MỞ ĐẦU

Năm bài sau đây trình bày mọi khía cạnh về cấu trúc và chức năng của thực vật có hoa bao gồm hoá sinh quang hợp và sự phân loại mà đã trình bày tương ứng trong bài 11 và 54.

Có thể minh họa nét đặc trưng quan trọng của cấu trúc cây có hoa ở bất kỳ một loài nào trong hàng nghìn loài khác nhau. Trong bài này đã chọn đậu răng ngựa - *Vicia faba* như một ví dụ đặc trưng. Hình 38.1 minh họa chu trình sống của đậu răng ngựa. Hạt đậu (hình 38.1A) được hình thành trong vỏ quả cây bố mẹ và khi gặp điều kiện thuận lợi thì sẽ nảy mầm, tạo cây non hay cây nảy mầm từ hạt (hình 38.1B).

D cây bổ dọc

C cây trưởng thành



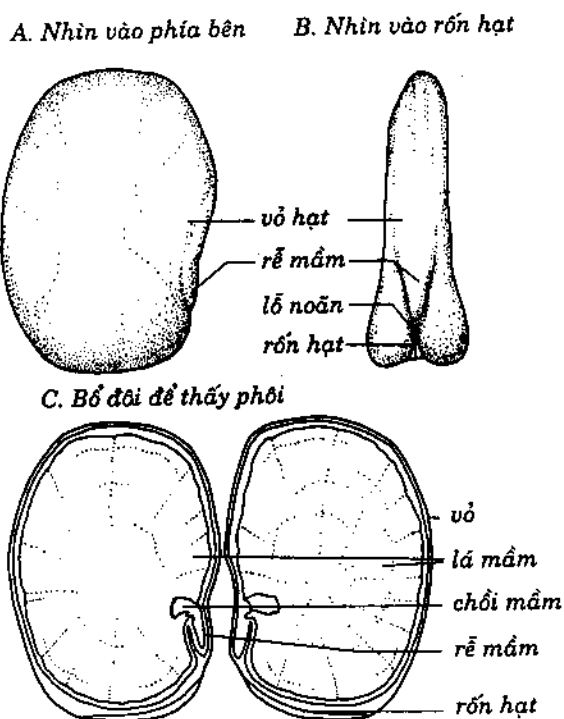
Hình 38.1. Chu trình sống của đậu răng ngựa, *Vicia faba*

Cây non lớn lên, trở thành cây trưởng thành, phát triển hoa, tạo hạt mới và chết, nhờ đó hoàn thành chu kỳ sinh trưởng và phát triển hàng năm. Các tế bào riêng biệt của cây không hoạt động một cách độc lập mà giống như tế bào động vật, được tổ chức thành **mô**. Mô là nhóm tế bào tương tự cùng thực hiện một chức năng. Thường thì các mô sắp xếp với nhau thành cấu trúc gọi là **cơ quan**. Thực vật có bốn loại cơ quan cơ bản là **rễ, thân, lá và hoa**. "Sự phân công lao động" này làm tăng tính phức tạp vốn có của các hoạt động sống. Thí dụ nếu một phần cơ thể cây trở nên chuyên hóa cho việc neo giữ hay nâng đỡ thì các bộ phận khác có thể trở nên thích nghi để thực hiện các quá trình khác như dinh dưỡng hay sinh sản, để sao cho mỗi chức năng đó được thực hiện một cách hiệu quả hơn. Các hình 38.1C và 38.1D minh họa một số nét đặc trưng của các cơ quan thực vật. Tuy nhiên những chi tiết cấu trúc đó sẽ được hiểu kỹ hơn khi xem xét các giai đoạn phát triển của chúng từ các mô chưa phân hóa của phôi. Bài này trình bày sự nảy mầm của hạt đậu răng ngựa, xem xét sự hình thành và chuyên hóa của mô trong thân. Bài 39 giải thích tính thích nghi của rễ và lá.

38.2. CẤU TRÚC VÀ SỰ NẢY MẦM CỦA HẠT

Đậu răng ngựa thuộc nhóm cây Hai lá mầm. Ngâm hạt trong nước 24 giờ, tách vỏ và ta có thể quan sát phôi. Phôi có cấu trúc đơn giản gồm một trục mang **hai lá mầm lớn**. Hình 38.2 mô tả phôi cùng hai lá mầm đã tách ra. Các phần trên và dưới trục nối với lá mầm là **trụ trên lá mầm** (epicotyl) và **trụ dưới lá mầm** (hypocotyl). Đỉnh của trụ trên lá mầm gọi là **chồi mầm**. Chồi mầm sinh trưởng rồi biến thành chồi cây, còn đỉnh của trụ dưới lá mầm thành **rễ mầm**, từ đó tạo ra rễ cây.

Phần lớn các hạt, kể cả hạt đậu, khi đã trưởng thành sẽ đi vào trạng thái nghỉ, không thể nảy mầm dù rằng điều kiện bên ngoài là thuận lợi. Bài 41 sẽ trình bày cơ chế trạng thái ngủ nghỉ của hạt.

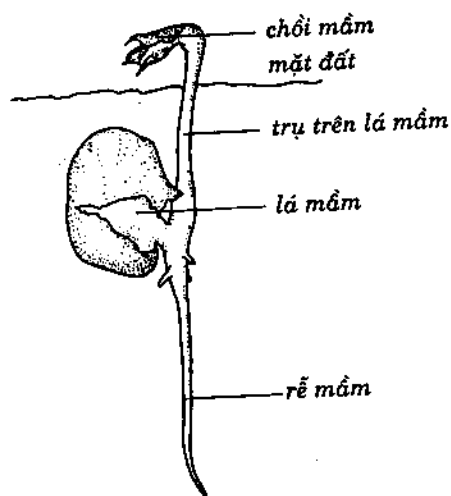


Hình 38.2. Cấu trúc của hạt đậu răng ngựa

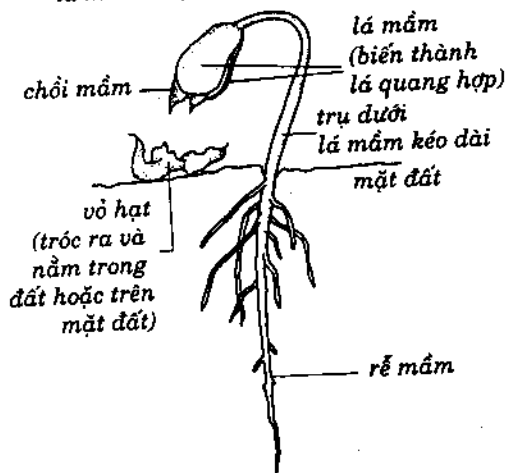
Trạng thái ngủ nghỉ bị phá vỡ khi cho hạt trải qua điều kiện lạnh, khô một phần hoặc do nhiều biến đổi môi trường khác và về sau hạt đi vào trạng thái nảy mầm. Có ba điều kiện cơ bản cần cho sự nảy mầm là **sự cung cấp đầy đủ nước, oxy và nhiệt độ thích hợp**.

Ở giai đoạn đầu của quá trình nảy mầm, hạt đậu răng ngựa hấp thụ hay thẩm thấu lượng nước lớn, trương lên gấp hơn hai lần kích thước ban đầu. Nhờ đó cung cấp điều kiện thích hợp để thủy phân các chất dự trữ bởi enzym tiêu hóa. Ví dụ enzym amilaz phân giải tinh bột. Nước được hấp thụ chủ yếu nhờ nhiều phân tử có mặt trong hạt, đặc biệt là các phân tử xelluloz có một lực hút tĩnh điện mạnh đối với phân tử phân cực như nước. Đó là lực vật lý mà có thể xuất hiện nhờ ngấm nước, là bằng chứng sống động từ thực tế khai thác các khối đá khổng lồ để xây dựng Kim tự tháp nổi tiếng của người Ai cập cổ đại. Nhờ đóng các nê-m bằng gỗ (gồm hầu như là xelluloz) vào các khe nứt ở đá, rồi ngấm nước làm nê-m trương lên và đá tách vỡ thành từng khối lớn.

A. Đậu răng ngựa nảy mầm dưới đất
- lá mầm lưu lại dưới đất



B. Đậu tây nảy mầm trên mặt đất
- lá mầm được mang lên trên mặt đất



Hình 38.3. Kiểu nảy mầm dưới đất (A),
và trên mặt đất (B)

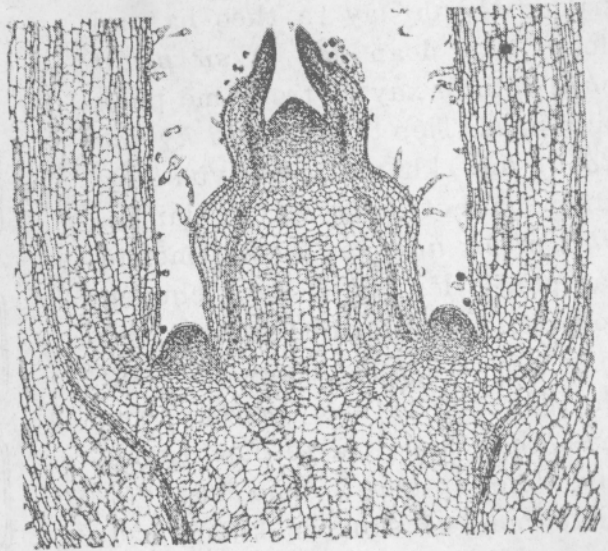
Giai đoạn kết thúc nảy mầm hạt thì ít gây ấn tượng mạnh mẽ. Phôi trương lên chỉ làm nứt vỡ vỏ hạt, rễ mầm nhú ra và sinh trưởng để tạo nên cấu trúc gọi là **rễ trụ**. Phần lớn bề mặt của rễ cái được bao phủ bằng vô số **lông rễ**, nhờ đó làm tăng đáng kể diện tích bề mặt hệ rễ khi tiếp xúc với đất. Về sau từ rễ cái phân nhánh thành nhiều **rễ bên** hay còn gọi là **rễ thứ sinh** và có thể dẫn đến sự phân nhánh tiếp theo tạo thành cấu trúc hoàn chỉnh của rễ. Rễ có chức năng vừa đính giữ cây non vào đất, vừa hấp thụ nước và chất khoáng cho cây. Trụ trên lá mầm kéo dài và sinh trưởng hướng lên (hình 38.1A) với chóp chồi mầm uốn cong, có tác dụng phá vỡ bề mặt đất để trỗi lên, nhờ đó bảo vệ chóp chồi mầm rất mỏng manh không bị đứt gãy.

Khi chồi phát triển hướng lên thì lá mầm của hạt đậu răng ngựa lưu lại trong đất, đó là kiểu ***nảy mầm dưới mặt đất***. Ở một số hạt khác như đậu tây (hình 38.3B) trong quá trình nảy mầm, lá mầm được mang lên trên mặt đất và biến thành lá quang hợp đầu tiên. Đó là kiểu ***nảy mầm trên mặt đất***. Sự nảy mầm kết thúc khi cây non, nhờ quang hợp có thể sống độc lập và có khả năng tạo ra mọi chất dinh dưỡng riêng cho mình.

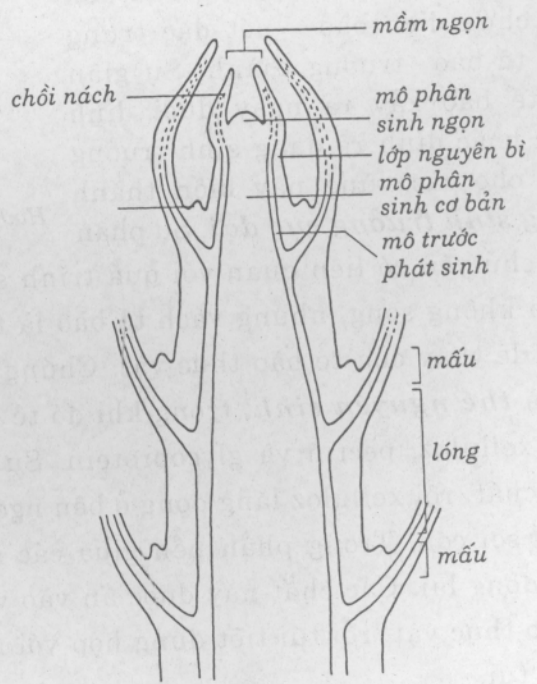
38.3. MÔ PHÂN SINH VÀ SỰ PHÂN HÓA

Không giống như động vật khi trong mọi bộ phận cơ thể có thể tạo tế bào mới để sinh trưởng và thay thế, ở thực vật có các vùng chuyên hoá riêng gọi là ***mô phân sinh***. Đó là vùng tạo tế bào mới cho cơ thể thực vật. Mô phân sinh quan trọng nhất là ***mô phân sinh ngọn*** nằm gần đỉnh tận cùng của chồi, rễ và ở đỉnh của các cành bên. Hình 38.4A và 38.4B cho thấy các cấu trúc ở đỉnh chồi cây Hai lá mầm như đậu răng ngựa. Như ta có thể thấy, các tế bào của mô phân sinh ngọn gọi là ***tế bào khởi sinh*** là những tế bào tương đối nhỏ. Tiêu biểu là chúng có nhân lớn và thiếu không bào chứa dịch bào. Tế bào khởi sinh phân chia mạnh mẽ để tạo ba mô phân sinh sơ cấp riêng biệt là ***lớp nguyên bì***, ***mô phân sinh cơ bản*** và ***mô trước phát sinh***. Về sau, các vùng này biến thành các mô sơ cấp của cây, sẽ được trình bày ngắn gọn trong phần sau.

Mô phân sinh ngọn cũng biến thành các lá non, chúng tăng trưởng, bao bọc và bảo vệ đỉnh chồi, tạo nên ***chồi ngọn***. Các chồi tương tự cũng phát triển trong các góc hay ***nách lá*** giữa các cành lá hay thân chính. Đó là các ***chồi nách***, biểu



A. Ảnh hiển vi quang học

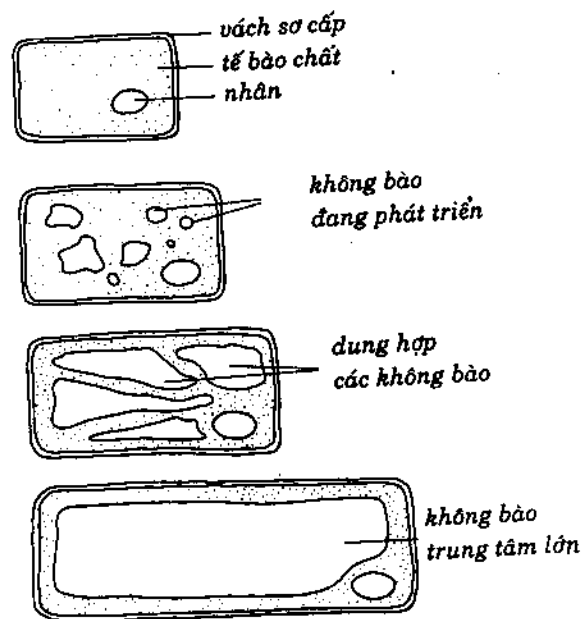


B. Sơ đồ

Hình 38.4. Đỉnh chồi của cây Hai lá mầm với mô phân sinh ngọn và các mô phân sinh sơ cấp

thị cho **mô phân sinh phụ trợ** (additional meristem). Mô phân sinh này có thể (hoặc không) sinh trưởng để biến thành các cành bên. Cành này bắt nguồn từ các tầng ngoài của thân và do đó gọi là **cành ngoại sinh**. Mấu là bất kỳ một phần nào mà ở đó tạo ra chồi nách (hình 38.4B), trong khi đó **lóng** là phần thân thẳng đứng nằm xen vào giữa các mấu.

Sự phát triển của tế bào trưởng thành xảy ra theo ba giai đoạn. Giai đoạn đầu là **sự phân chia tế bào** xảy ra trong mô phân sinh ngọn. Tiếp theo là **thời kỳ kéo dài tế bào**, khi các tế bào vừa được hình thành trương lên và dài ra. **Pha phân hóa** xảy ra khi mỗi tế bào phát triển thành dạng chuyên hoá cuối cùng. Hình 38.5 có thể thấy một số biến đổi xảy ra trong pha kéo dài tế bào. Do hấp thụ thẩm thấu nước mà tế bào trương lên, thường làm tế bào kéo dài nhiều hơn, về sau các không bào nhỏ xuất hiện trong tế bào chất đặc sẽ dung hợp để tạo không bào đơn lớn chứa dịch bào - nét đặc trưng của tế bào trưởng thành. Sự giãn nở tế bào xảy ra ngay dưới đỉnh chồi hoặc đỉnh rễ đang sinh trưởng làm cho các vùng này biến thành **vùng sinh trưởng cực đại**. Sự phân



Hình 38.5. Những biến đổi xảy ra trong pha kéo dài tế bào.

hóa chủ yếu có liên quan với quá trình sinh trưởng của vách tế bào. Mặc dù là phần không sống, nhưng vách tế bào là tính chất đặc trưng nhất và là nét tiêu biểu dễ thấy của tế bào thực vật. Chúng được tiết ra nhờ phân sống của tế bào gọi là **thể nguyên sinh**, trong khi đó tế bào vẫn tăng về kích thước và chủ yếu gồm xelluloz, pectin và glycoprotein. Sự tổng hợp xelluloz xảy ra ở gần màng sinh chất, rồi xelluloz lắng đọng ở bên ngoài màng dưới dạng một mạng lưới gồm vô số sợi con. Trong phần nền giữa các sợi con là pectin và glycoprotein được lắng đọng lại. Các chất này được ấn vào vách nhờ các **túi tiết** từ thể **Golgi** của tế bào thực vật, rồi túi tiết dung hợp với màng tế bào để bài xuất các chất chứa trong túi.

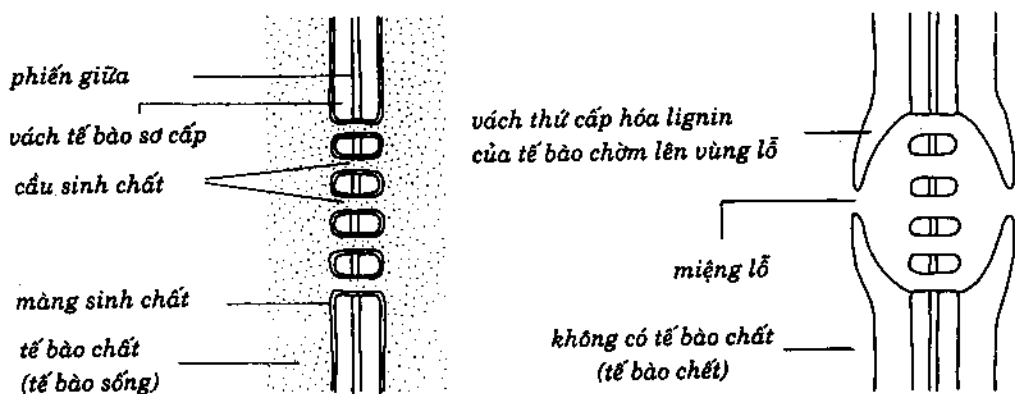
Giữa vách của hai tế bào lân cận là một tầng mỏng gồm chất pectin kết dính gọi là **phiến giữa** nhằm liên kết tế bào với nhau. Phiến giữa được hình

thành đầu tiên trong quá trình phân chia của tế bào phân sinh khi các túi tiết từ thể Golgi đi đến vách giữa hai tế bào và hợp lại. Đồng thời phần còn lại của túi tiết thì dung hợp với nhau để tạo màng trên cả hai phía, nhờ đó tách riêng hai thể nguyên sinh mới. Để tách riêng các tế bào thực vật trong phòng thí nghiệm, người ta thường hòa tan pectin giữa bằng cách cho tiêu bản ngập trong axit - đó là quá trình *ngâm mủn*.

Mặc dù các tế bào đang phát triển được giới hạn bằng vách tế bào và chúng được tách riêng nhờ pectin giữa nhưng chúng có hai nét đặc trưng sau đây cản trở chúng khỏi tách biệt về mặt sinh lý. Thứ nhất, vách tế bào là xốp, có lỗ nên cho phép tế bào trao đổi tự do các chất hòa tan và thứ hai là có vùng mỏng ở vách tế bào cạnh nhau cho phép các sợi tế bào chất mỏng manh đi qua gọi là *sợi liên bào* hay *cầu sinh chất*. Các vùng mỏng được gọi là *lỗ* (pit) và thường tồn tại thành từng cặp (đôi) đối diện giữa các tế bào lân cận (hình 38.6).

A- Lỗ đơn

B- Lỗ viên



Hình 38.6. Lỗ đơn và lỗ viên.

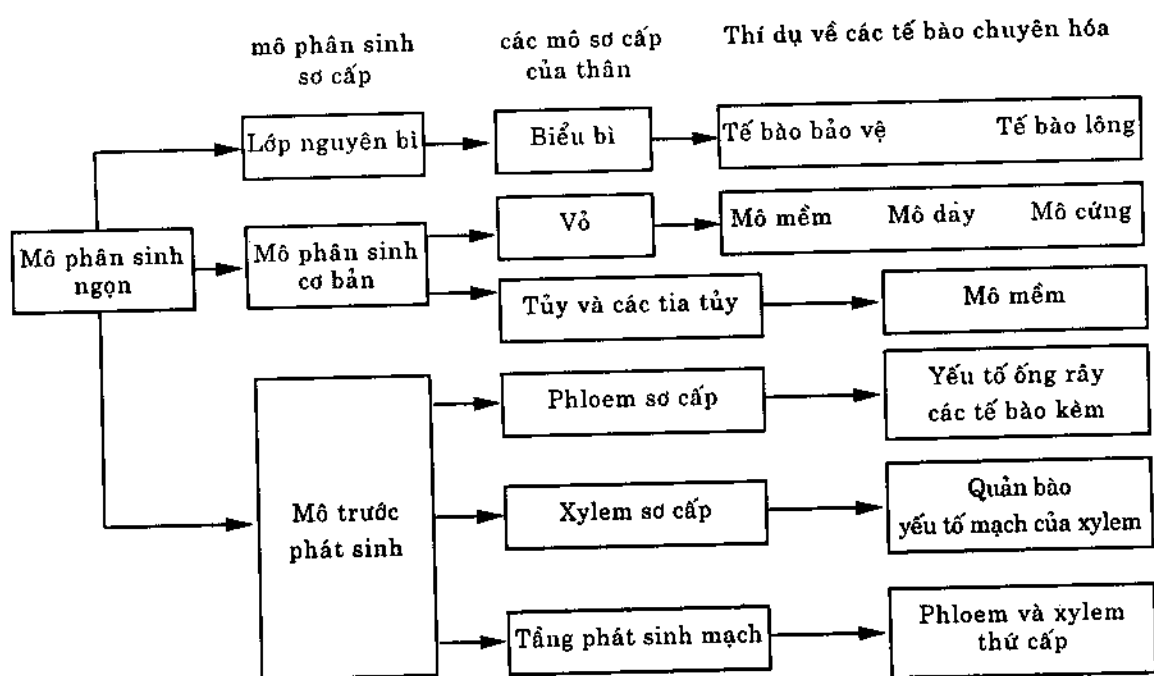
Hầu như mọi tế bào đều có *vách sơ cấp* lắng đọng trong quá trình phát triển từ các mô phân sinh. Như là bộ phận của quá trình phân hóa, một số tế bào tiết thêm tầng xelluloz vào phía trong vách sơ cấp để hình thành *vách thứ cấp*. Điều này là đúng với các mô dẫn truyền nước và mô nâng đỡ nhưng không xảy ra trong các tế bào đang hoạt động trao đổi chất. Thường thì các vi sợi xelluloz lắng đọng thành ba lớp chồng lên nhau để tạo một mạng lưới nâng đỡ vững chắc. Pectin mềm, dễ uốn của chất nền trong cả vách sơ cấp và thứ cấp có thể được thay thế dần bằng lignin. Lignin có tác dụng làm vách tế bào thêm vững chắc, đồng thời cũng làm cho vách tế bào không thấm nước, khiến cho thể nguyên sinh bên trong không thể thu nhận chất dinh dưỡng và bị chết, để lại xoang chứa đầy dịch bào. Vách thứ cấp không lắng đọng trong các vùng lỗ, mặc dù đôi khi chúng nhô ra thành các gờ như trong hình 38.6B minh họa, tạo nên

các **lỗ viến**. Trong thực vật Hạt trần - nhóm cây bao gồm cây lá kim (cây loại tùng bách) thì lỗ viến có thể có cấu trúc rất phức tạp.

Kết quả của pha phân hóa, nhiều loại tế bào thực vật được hình thành và mỗi loại tế bào được chuyên hóa để thực hiện một chức năng riêng trong đời sống của cây.

38.4. CÁC MÔ SƠ CẤP CỦA THÂN

Mô sơ cấp của cây thuộc vào ba nhóm là **mô bì**, **mô cơ bản** và **mô dẫn**. Nguồn gốc của mỗi mô trong thân và các loại tế bào chuyên hóa của chúng được tóm tắt trong hình 38.7.



Hình 38.7. Nguồn gốc của các mô sơ cấp và các tế bào chuyên hóa trong thân.

Chúng ta có thể thấy mỗi nhóm mô phát triển từ một trong ba loại mô phân sinh sơ cấp do mô phân sinh ngọn tạo ra.

Biểu bì

Biểu bì phát sinh từ mô trước phát sinh vỏ. Cây có một tầng tế bào biểu bì che phủ bề mặt, có tác dụng bảo vệ. Trong vùng hay mất nước, tế bào biểu bì tiết tăng cutin phủ bề mặt ngoài. Cutin là chất trùng hợp gồm axit béo chuỗi dài, tạo mạng lưới liên kết ngang thấm chất sáp. Cutin có tác dụng làm giảm sự mất nước và bảo vệ cây chống lại sự tổn thương cơ học và sự tấn công của vi khuẩn.

nấm gây bệnh. Các tế bào biểu bì chuyên hóa như tế bào bảo vệ và tế bào lông mà cả hai loại sẽ được trình bày trong bài 39.

Vỏ

Vùng vỏ nằm giữa biểu bì và mô dẫn của thân (hình 38.8). Sự phân hoá từ mô phân sinh cơ bản tạo ra một số loại vỏ khác nhau.

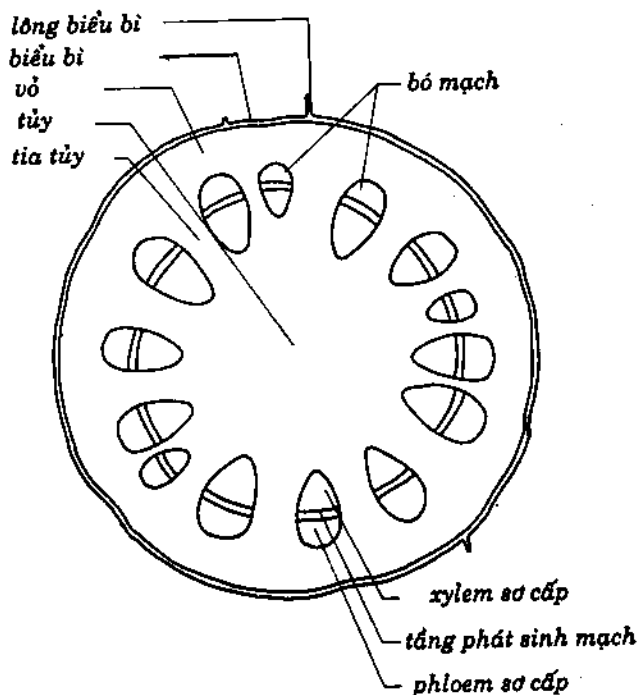
1. Mô mềm

Tế bào mô mềm có kích thước lớn, có vách mỏng và tương đối không chuyên hóa (hình 38.9A). Hiếm khi chúng có vách thứ cấp và thể nguyên sinh giữ khả năng hoạt động sống. Chức năng của tế bào mô mềm là quang hợp, bài tiết, nâng đỡ, dự trữ nước và thức ăn. Các phân tử thức ăn như đường, hydrat cacbon hòa tan và các axit amin có thể hòa tan trong dịch bào, trong khi đó các chất không hòa tan như tinh bột, protein và lipid được dự trữ dưới dạng hạt hoặc giọt nhỏ trong tế bào chất. Một số tế bào mô mềm còn dự trữ các tinh thể muối vô cơ như oxalat canxi. Đây có thể là phương thức thích hợp để bài xuất, loại bỏ lượng muối thừa có mặt trong tế bào.

Tế bào mô mềm được đặc trưng bằng các khoảng gian bào lớn. Tính chất này không hạn định cho các vùng vỏ của thân và rễ, mà có thể có mặt trong mọi cơ quan thực vật. Tế bào mô mềm mà chứa lục lạp thì tạo mô gọi là **mô lục** (chlorenchyma). Lá thường chứa mô lục, tạo tầng tế bào **thịt lá**.

2. Mô dày

Tầng ngoài của vỏ trong thân còn non thường chứa các tế bào có vách hóa dày không đều, đó là tế bào mô dày (hình 38.9B). Chức năng của chúng là nâng đỡ và bảo vệ nhưng đồng thời chúng vẫn giữ độ mềm, dễ uốn đủ để cho phép mô sinh trưởng. Tế bào mô dày được kéo dài khi cây phát triển, thường có lục lạp và vẫn giữ được khả năng hoạt động sống ở trạng thái trưởng thành.

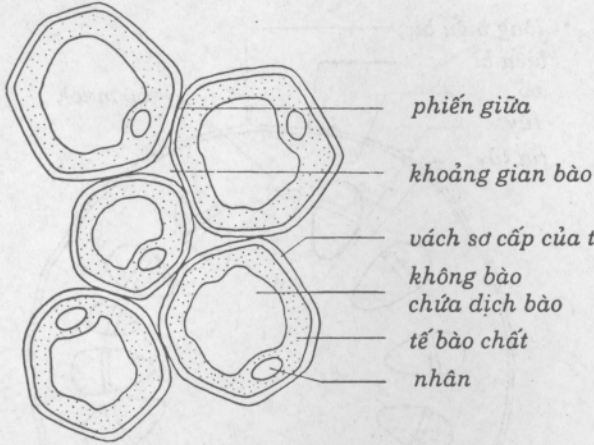


Hình 38.8. Cấu trúc sơ cấp của thân cây Hai lá mầm.

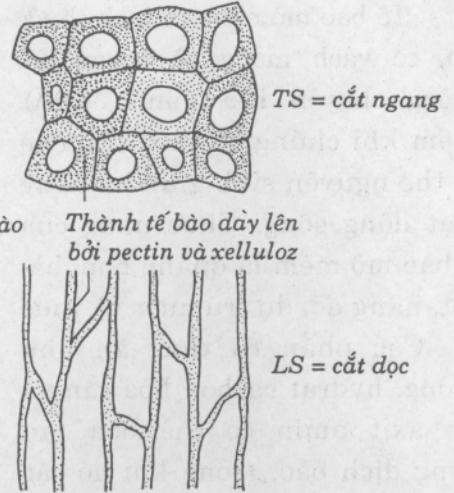
3. Mô cứng

Tế bào mô cứng được chuyên hóa cho nâng đỡ và khi xảy ra quá trình phân hóa thì chúng tạo vách thứ cấp trong đó lắng đọng lignin. Khi quá trình lignin hóa kết thúc, thể nguyên sinh thường chết đi. Phân biệt hai loại tế bào mô cứng:

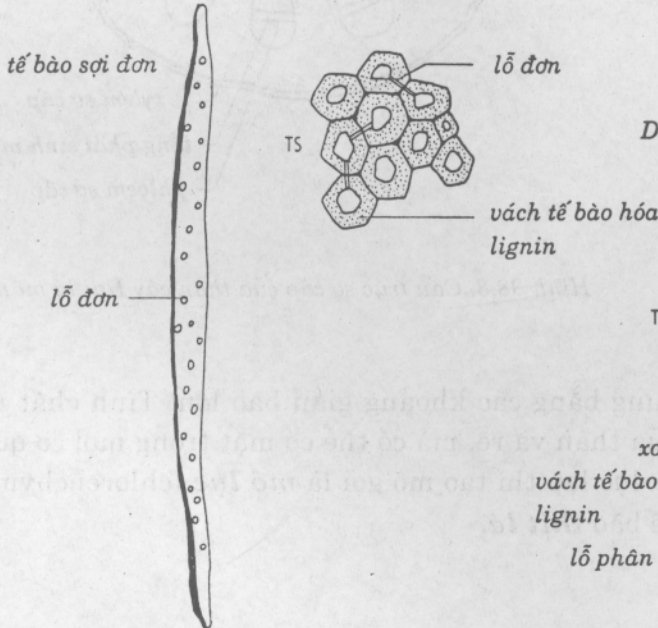
A Mô mềm



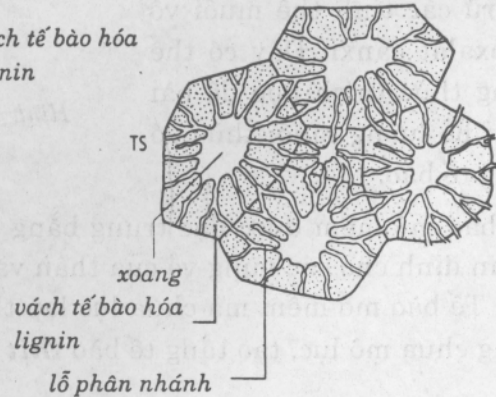
B Mô dày



C Các tế bào sợi của mô cứng



D Tế bào đá của mô cứng



Hình 38.9 Các tế bào chuyên hóa của cây

Tế bào sợi (hình 38.9C) là dạng tế bào dài, kéo theo hướng thẳng đứng giữa các tế bào khác - một quá trình được mệnh danh là *sự sinh trưởng xâm nhập* (intrusive growth).

Tế bào đá (hình 38.9D) là loại tế bào phân nhánh, ngắn hơn, thường có mặt trong lớp vỏ của hạt và quả.

Mô tủy

Mô tủy hay mô giác gồm các tế bào mô mềm lớn với vô số khoảng gian bào, chức năng chính là dự trữ thức ăn. Các vùng mô mềm xuyên vào giữa các bó mạch của thân được gọi là *tia tủy*.

Phloem sơ cấp

Phloem và xylem là các mô dẫn của cây bắt nguồn từ *tế bào trước phát sinh* mà được sắp xếp thành trụ của thân.

Sự phân hóa của tế bào trước phát sinh tạo nên các *bó mạch sơ cấp* (hình 38.8). Một tầng mô phân sinh mỏng mà về sau sẽ biến thành *tầng phát sinh mạch* có thể được giữ lại xen vào giữa phloem và xylem. Phloem nằm ở phía ngoài của bó mạch và được chuyên hóa cho việc dẫn truyền các sản phẩm quang hợp thường là saccaroz từ lá và các mô quang hợp khác đến các bộ phận khác nhau của cây. Ngoài tế bào sợi, tế bào đá và tế bào mô mềm, phloem sơ cấp còn gồm các *yếu tố ống rây* và *tế bào kèm*.

1. Yếu tố ống rây

Ống rây là cột các tế bào hình trụ được gọi là *yếu tố ống rây* nối đầu cuối vào nhau như minh họa trong hình 38.10A.

Vách cuối của các tế bào này bị thủng thành các lỗ rộng tạo nên *phiến rây*. Tế bào nguyên sinh của các yếu tố ống rây vẫn sống, tuy nhân của nó bị phân hủy khi tế bào phân hóa. Màng không bào và nhiều bào quan của tế bào cũng mất đi, chỉ để lại một vùng trung tâm chứa đầy dịch bào tiếp xúc trực tiếp với tầng tế bào chất mỏng sát với vách tế bào. Một khối gồm các *sợi tế bào chất* mỏng mảnh xuyên qua dịch bào và đi vào đĩa rây, trực tiếp nối phần trong của mỗi yếu tố ống rây với các yếu tố lân cận. Sợi tế bào chất chứa lượng lớn protein hình sợi có độ nhầy nhót cao gọi là protein P.

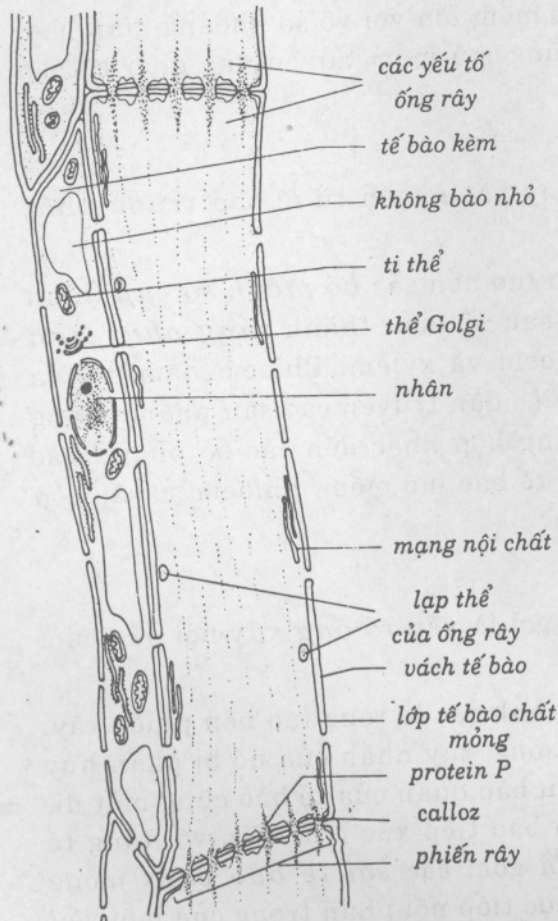
2. Tế bào kèm

Mỗi yếu tố ống rây đều kết hợp chặt chẽ với một hoặc nhiều tế bào kèm mà phát sinh nhờ phân chia từ cùng loại tế bào khởi sinh của mô phân sinh. Tế bào kèm có thể nguyên sinh bình thường và giữ lại toàn bộ các bào quan, tham gia trong việc điều hòa hoạt động trao đổi chất của yếu tố ống rây. Vách tách riêng hai loại tế bào là mỏng và không đều, bị thủng nhiều lỗ với vô số sợi liên bào (sợi sinh chất) xuyên qua (hình 38.10A).

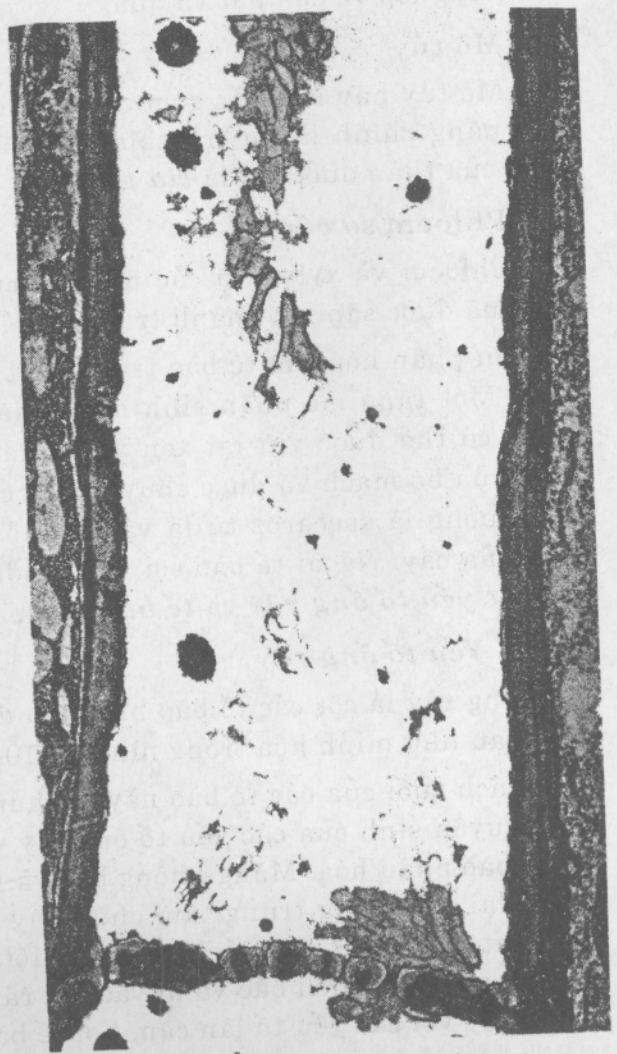
Xylem sơ cấp

Mô xylem nằm ở phía trong của bó mạch thân, được chuyên hóa để dẫn truyền nước và các muối vô cơ từ rễ đến các bộ phận khác của cây. Tế bào dẫn

truyền của xylem sơ cấp gồm quản bào và yếu tố mạch xylem thường kết hợp với tế bào sợi và tế bào mô mềm. Tế bào dẫn truyền của xylem sơ cấp thường lắng đọng vách thứ cấp dày và hoá lignin mạnh, khiến cho lúc trưởng thành thì thể nguyên sinh bị chết, để lại một xoang trung tâm trống không với vách tế bào bao quanh. Sự lignin hóa mạch xylem có tác dụng duy trì sức chống đỡ khi áp suất dịch bào thay đổi (xem bài 40.4).



A. Sơ đồ ống rây và tế bào kèm



B. Ảnh hiển vi điện tử

Hình 38.10. Tế bào chuyên hóa của phloem sơ cấp.

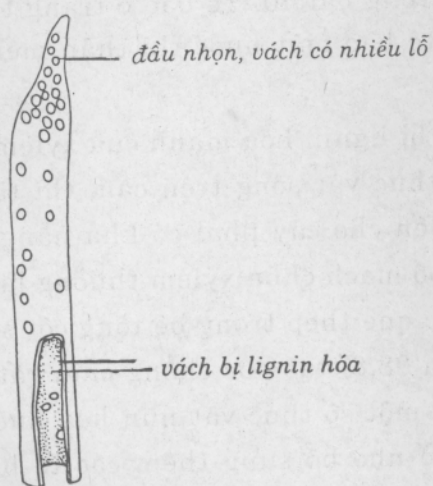
1. Quản bào

Quản bào là các tế bào kéo dài với vách cuối vuốt nhọn và vô số các lỗ nhỏ mà qua đó nước tự do đi qua (hình 38.11A).

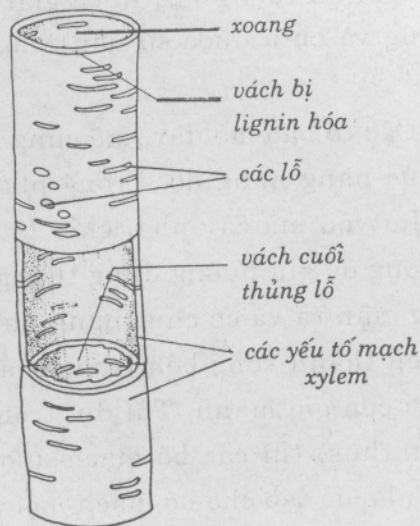
2. Yếu tố mạch xylem

Diễn hình tế bào thường ngắn hơn và to hơn so với quản bào có đầu cuối nối nhau như minh họa trong hình 38.11B. Trong quá trình phát triển, đầu cuối của các yếu tố mạch mất đi hoàn toàn, biến chúng thành một ống liên tục, nên gọi là **mạch xylem**. Mạch xylem mới phát triển được gọi là **tiền xylem**

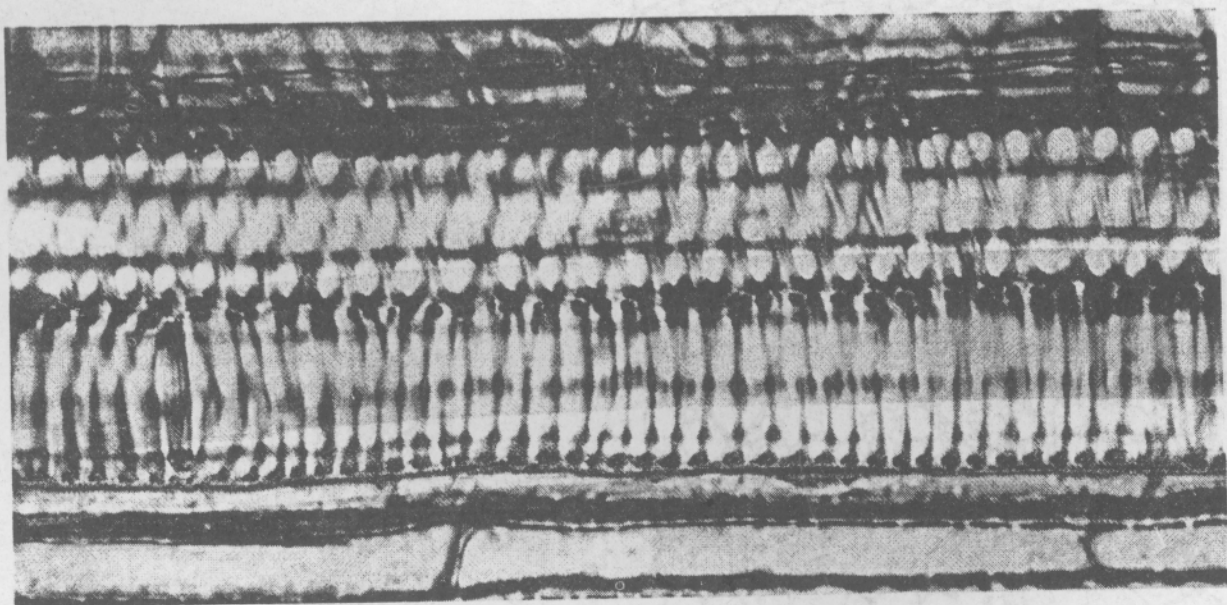
(protoxylem). Chúng có vách thứ cấp trong đó lignin được lắng đọng thành vòng xoắn theo nhiều kiểu khác nhau (hình 38.11C). Nhờ đó cho phép mạch kéo dài khi sinh trưởng liên tục. Trong các phần trưởng thành của thân đã hình thành nên các mạch **gỗ thứ cấp** (metaxylem vessel) hay còn gọi là mạch vách dày. Tế bào này có kích thước lớn hơn và bị lignin hóa mạnh hơn, đồng thời có vách không thể kéo dài ra nữa.



A. Sơ đồ quần bào



B. Sơ đồ yếu tố mạch xylem



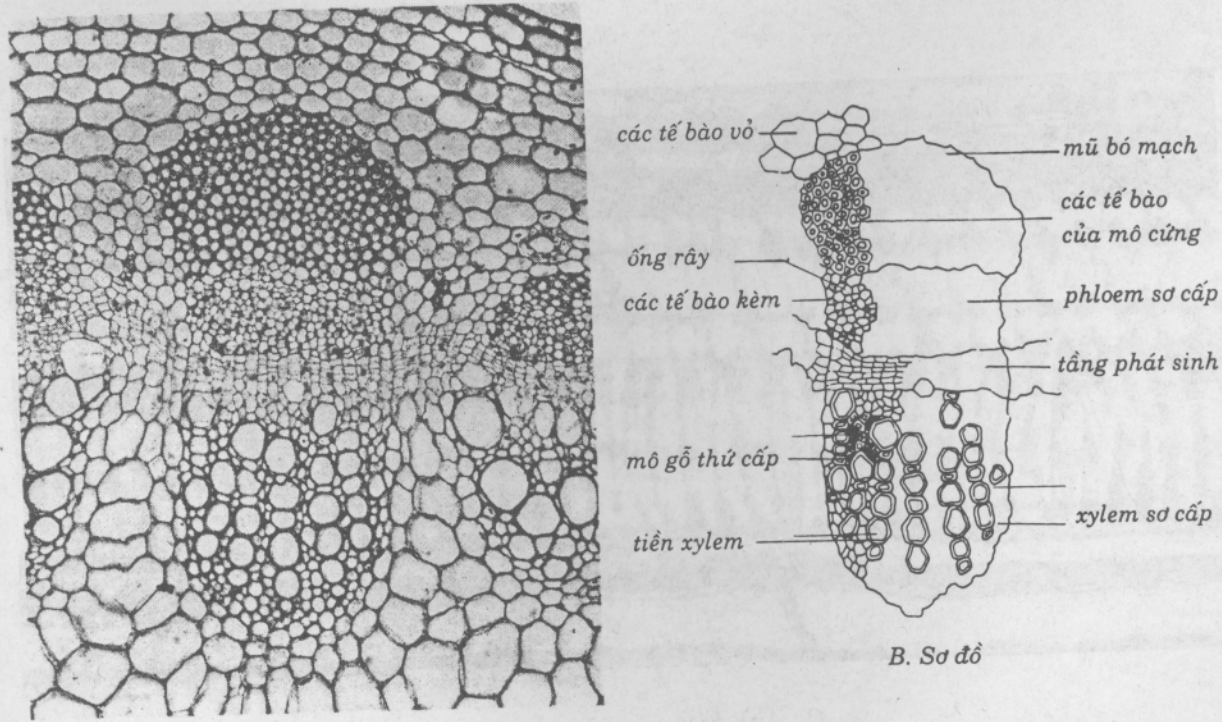
C. Ảnh hiển vi quang học

Hình 38.11. Các tế bào chuyên hóa của xylem sơ cấp.

38.5. CHỨC NĂNG CỦA THÂN

Chức năng quan trọng nhất của thân là *nâng đỡ, dẫn truyền* và *sinh trưởng*. Ở thân với các mô sơ cấp, chức năng nâng đỡ do một vài loại tế bào khác nhau cùng thực hiện. Các tế bào sống của biểu bì, vỏ và giác đều hấp thụ nước qua thẩm thấu. Kết quả là trong mỗi tế bào phát sinh *áp suất thủy tĩnh* gọi là *áp suất trương* có tác dụng đẩy thể nguyên sinh hướng ra ngược với vách tế bào. Hiện tượng này được giải thích trong bài 40. Tế bào ở trạng thái trương là cứng và chịu được sự uốn cong. Nếu tế bào mất nước thì thân mềm ra và bị héo.

Các tế bào mô dày, mô cứng, tế bào bị lignin hóa mạnh của xylem cũng đều có chức năng nâng đỡ. Trong phần lớn thực vật sống trên cạn, thì tác động cơ học chủ yếu mà cây phải chịu là gió khiến cho cây phải có khả năng chống lại uốn cong để giữ hướng đứng thẳng. Các bó mạch chứa xylem thường là bền chắc, không giãn ra và có chức năng như là các que thép trong bê tông cốt sắt. Chúng sắp xếp thành vòng bên trong thân (hình 38.8) tạo sức chống chịu rất hiệu quả đối với cơn gió mạnh. Thí dụ, trong thân một số thực vật như hoa hướng dương (*Helianthus*) thì các bó mạch được gia cố nhờ bổ sung thêm các tế bào sợi mô cứng, nhờ đó tạo cho bó mạch một *mũ bó mạch* (bundle cap) (hình 38.12).



A. Ảnh hiển vi quang học

Hình 38.12. Bó mạch từ thân của hoa hướng dương (*Helianthus*).

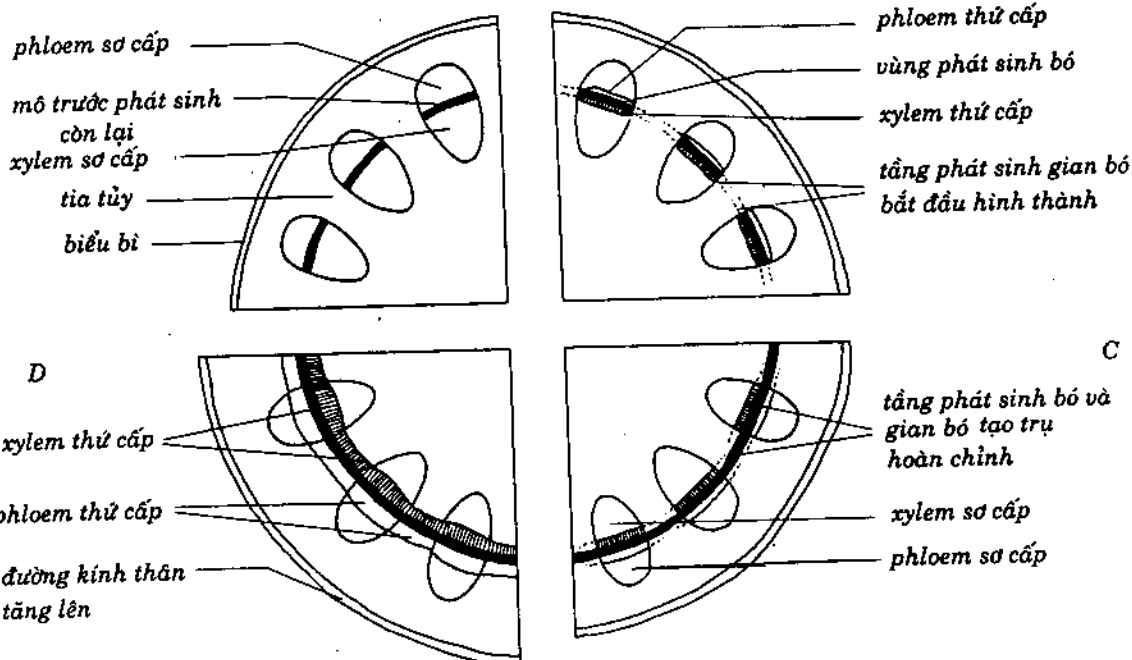
Các yếu tố ống rây và tế bào kèm của phloem, quản bào và yếu tố mạch của xylem được chuyên hóa cho dẫn truyền. Cơ chế tham gia trong hoạt động dẫn truyền là phức tạp và quan trọng và sẽ trình bày trong bài 40. Như đã giải thích, sinh trưởng sơ cấp trong thân xảy ra nhờ các quá trình phân hóa từ mô phân sinh ngọn và ba mô phân sinh sơ cấp.

Ngoài các chức năng cơ bản này, một số thân được chuyên hóa để thực hiện các nhiệm vụ khác. Quang hợp, dự trữ thức ăn và nước là các chức năng phổ biến nhất. Ví dụ, ở loài xương rồng thì thân có khả năng dự trữ lượng lớn nước, còn lá bị tiêu giảm thành gai, khiến cho thân trở thành cơ quan chủ yếu của quang hợp. Thân ngầm, thân củ và một số loại thân rễ (rhizome) là thân biến thái mà hoạt động như cơ quan dự trữ thức ăn và có thể được cây sử dụng như là một phương thức trong sinh sản vô tính. Phần lớn gai đều là do cành của thân biến thái tạo nên.

38.6. SINH TRƯỞNG THỨ CẤP

Sinh trưởng sơ cấp đảm nhiệm cho sự tăng chiều dài của thân. Sự tăng đường kính thân cây và sự phát triển tiếp tục của cây từ năm này đến năm khác đòi hỏi loại sinh trưởng khác gọi là *sinh trưởng thứ cấp*. Thực vật với chu kỳ sống một năm như đậu răng ngựa thường có khả năng hạn chế sinh trưởng thứ cấp. Khi mùa đông đến, cây trưởng thành héo và chết, để lại hạt sẽ nảy mầm trong mùa xuân tiếp theo. Mặt khác, ví dụ các cây lưu niên, đặc biệt cây gỗ thì dựa vào sinh trưởng thứ cấp để đạt kích thước lớn và có thể tồn tại trong nhiều năm, tạo hạt trong một số mùa tiếp sau.

Hình 38.13 nêu các giai đoạn chủ yếu của sinh trưởng thứ cấp. Khi các bó mạch được hình thành đầu tiên, thì không phải tất cả tế bào trước phát sinh đều phân hóa thành phloem và xylem sơ cấp. Trong các giai đoạn ban đầu của sinh trưởng thứ cấp (hình 38.11B) các tế bào trước phát sinh còn lại hoạt động một lần nữa, tạo vùng phát sinh bó ở bên trong các bó mạch. Từ đây tạo tế bào phloem mới gọi là *phloem thứ cấp* ở phía ngoài và tế bào xylem mới gọi là *xylem thứ cấp* hướng vào trong. Đồng thời một số tế bào mô mềm trong các tia tủy (pith rays) giữa bó mạch được kích thích để phân chia và bắt đầu hình thành vùng liên kết gọi là *tầng phát sinh gian bó* (hình 38.13C). Khi sự phát triển tiếp tục, tế bào tầng phát sinh hình thành trụ đầy đủ (không gián đoạn) như trong hình 38.13C mà lúc này được gọi là *tầng phát sinh mạch*. Tầng phát sinh mạch tạo phloem và xylem thứ cấp thành các băng liên tục (hình 38.13D).



Hình 38.13. Các giai đoạn trong sinh trưởng thứ cấp của thân.

Khi xylem thứ cấp lắng đọng vào phần trong thành các lớp thì đường kính của thân tăng lên còn trụ tầng phát sinh và phloem thứ cấp bị đẩy ra ngoài. Lõi trong của xylem là gỗ. Ở thân già hơn có thể quan sát thấy các **vòng gỗ hằng năm**. Rõ ràng, vòng năm do các mạch xylem mới được hình thành trong mùa xuân là lớn và có vách mỏng, trong khi đó vòng năm được hình thành cuối mùa thu thì nhỏ hơn và có vách dày. Phần lớn nhưng không phải toàn bộ các tế bào xylem được sắp xếp thành các cột thẳng đứng. Ở một số chỗ, các tế bào mô mềm nằm ngang tạo nên các cấu trúc gọi là **tia**. Chúng được sắp xếp thành tia và là các dải tế bào sống mà cho phép các sản phẩm phụ trao đổi chất và các chất như nhựa được lắng đọng trong gỗ.

Biểu bì tạo lớp phủ ngoài cùng trong chồi non nhưng khi thân tăng đường kính thì mô hóa già bị tách ra, vòng mất đi khỏi bề mặt. Sự bảo vệ của thân hóa già là nhờ sự tạo **bần** (cork). Mô bần gồm tế bào nhỏ có vách thấm chất béo gọi là **suberin**. Tế bào bần không thấm nước và khí. Bần được hình thành nhờ **tầng phát sinh bần**. Tầng phát sinh bần phát sinh ban đầu từ tầng ngoài của tế bào bần. Khi thân tiếp tục tăng về chu vi, thì các tầng bần già hơn bị đứt vỡ còn tầng sâu hơn tạo một tầng phát sinh bần mới. Trong nhiều cây gỗ, bần được hình thành nhờ tầng phát sinh bần phát sinh từ tế bào mô mềm của phloem thứ cấp. Vỏ của cây gỗ gồm tất cả các mô nằm ngoài tầng phát sinh mạch, nghĩa là gồm bần, tầng phát sinh bần, tế bào vỏ (nếu có mặt) và phloem thứ cấp.

Sự trao đổi khí ở mô sống trong thân hóa già bị cản trở trừ khi có mặt cấu trúc gọi là **bì khổng** (lenticels) mà xâm nhập vào các lớp phủ ngoài. Bì khổng (lỗ vỏ) bao gồm các tế bào mô mềm xếp rời rạc và cho phép khuếch tán khí vào và ra khỏi thân do sự mất nước không thể tránh được.

39. SỰ THÍCH NGHI CỦA RỄ VÀ LÁ

Mục tiêu

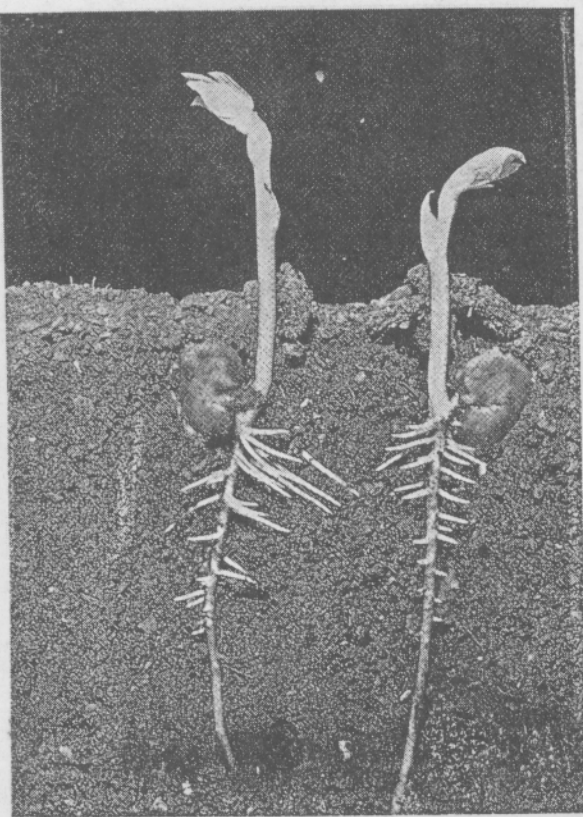
Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Trình bày vai trò của mô phân sinh đỉnh rễ.
- Mô tả sự phân bố của các mô sơ cấp trong rễ.
- Giải thích cấu trúc và sự phát triển của lông hút rễ.
- Vẽ và đánh dấu sơ đồ thể hiện cấu trúc của tế bào trong nội bì rễ và giải thích chức năng của dải Caspary.
- Giải thích tầm quan trọng của trụ bì trong việc hình thành rễ bên và trong quá trình hóa dày thứ cấp của rễ.
- Nêu và mô tả các chức năng của rễ.
- Giải thích vai trò của mầm lá trong sự phát triển của lá.
- Phân biệt giữa lá đơn và lá kép.
- Vẽ và đánh dấu sơ đồ để biểu thị cấu trúc ngoài và cấu trúc bên trong của lá cây Hai lá mầm.
- Mô tả cấu trúc tế bào và sự thích nghi của các mô sau : biểu bì trên, mô giậu, mô xốp, biểu bì dưới, mô mạch của lá.
- Nêu và mô tả các chức năng của lá.

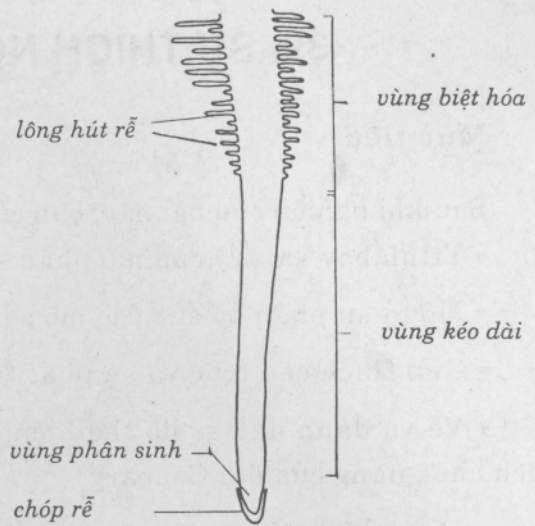
39.1. SỰ PHÁT TRIỂN CỦA RỄ

Bài này mô tả cấu trúc của rễ và lá và các chức năng quan trọng của chúng không kể phân hấp thụ và dẫn truyền được trình bày trong bài 40.

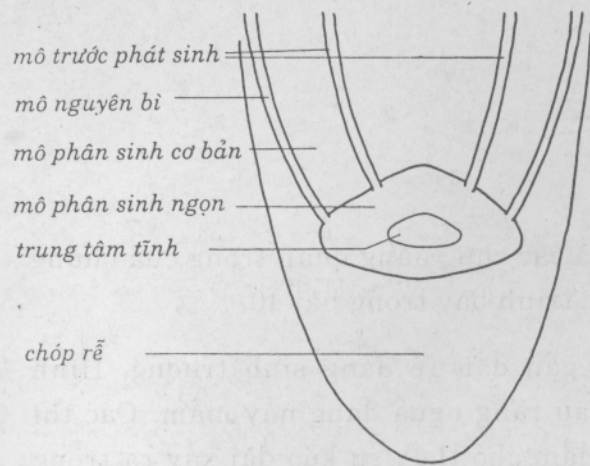
Hình 39.1 minh họa các cấu trúc ở gần đầu rễ đang sinh trưởng. Hình 39.1A biểu thị ngoại hình của rễ mầm ở đậu răng ngựa đang nảy mầm. Các thí nghiệm đơn giản dùng mực đánh dấu rễ mầm cho thấy sự kéo dài xảy ra trong vùng sát ngay dưới đầu rễ. Vùng tiếp cận với rễ bao gồm các tế bào mô phân sinh, trong khi đó các tế bào già hơn ở cách xa vùng kéo dài thể hiện các tính chất đã phân hóa như trong trường hợp các tế bào biểu bì mà phát sinh lông hút rễ (hình 32.1B). Khác với đỉnh chồi (được bảo vệ bằng lá con bên trong mầm chồi) đầu rễ được bảo vệ bằng cấu trúc chuyên hóa gọi là chóp rễ.



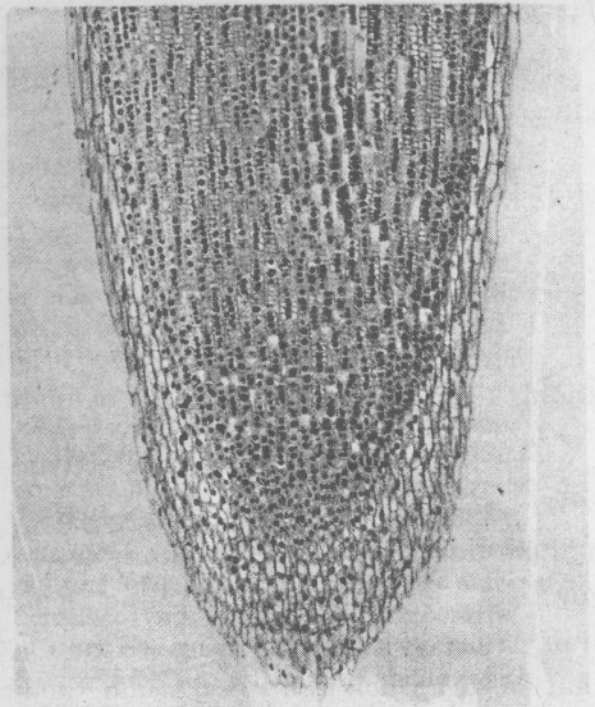
A. Đậu răng ngựa đang nảy mầm



B. Các vùng của đầu rễ



C. Mô phân sinh ngọn và các mô phân sinh sơ cấp



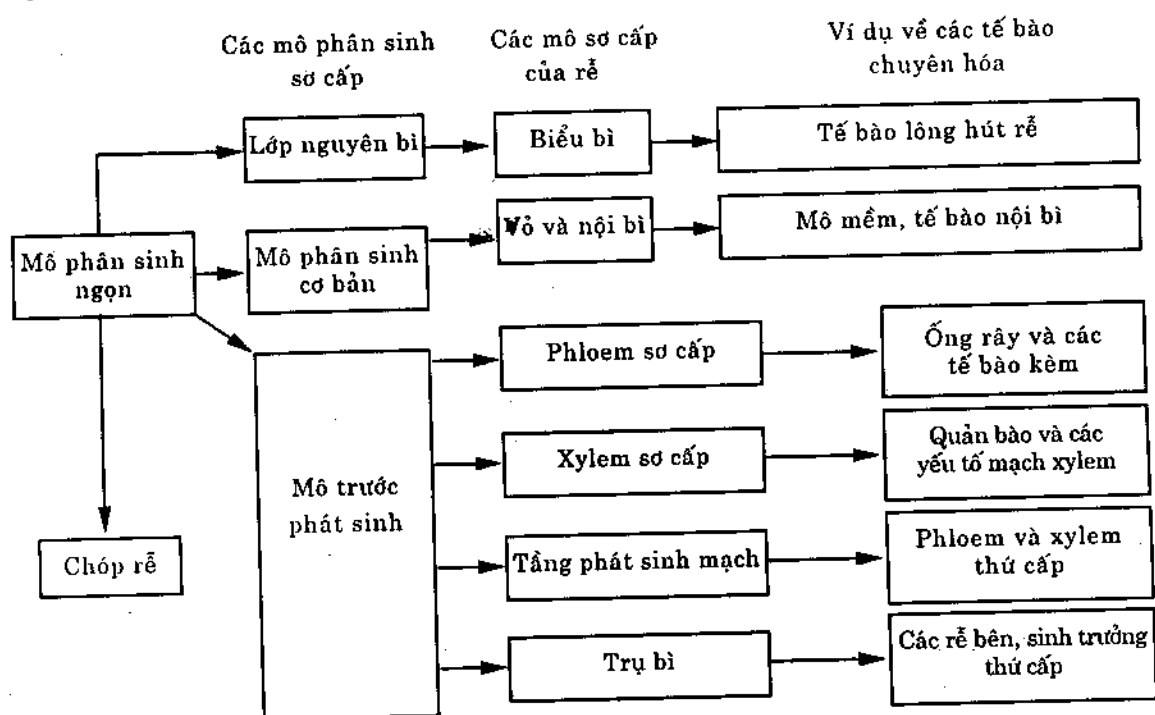
D. Tiêu bản cắt dọc đầu rễ

Hình 39.1. Đầu rễ của cây Hai lá mầm.

Từ mô phân sinh đỉnh trong đầu rễ (hình 39.1C và 39.1D) dẫn đến ba mô phân sinh sơ cấp tương ứng với ba mô phân sinh sơ cấp của chồi. Đó là *mô nguyên bì* (protoderm), *mô phân sinh cơ bản* (ground meristem) và *mô trước phát sinh* (procambium). Ngoài ra, mô phân sinh đỉnh cũng dẫn đến tế bào chóp rễ. Tế bào chóp rễ liên tục được đổi mới để thay thế cho các tế bào bị mất đi khỏi bề mặt khi rễ đâm xuyên qua giữa các hạt đất để lan tỏa đi tìm nguồn nước và các dưỡng chất cần thiết. Ở phần trung tâm của mô phân sinh là phần tế bào được mệnh danh là *trung tâm tĩnh*. Các tế bào này phân chia rất chậm chạp và có vai trò điều chỉnh sự sinh trưởng của rễ nhờ hạn chế số tế bào phân chia nhanh (tế bào khởi sinh) là các tế bào sẽ hình thành nên các phần còn lại của mô phân sinh.

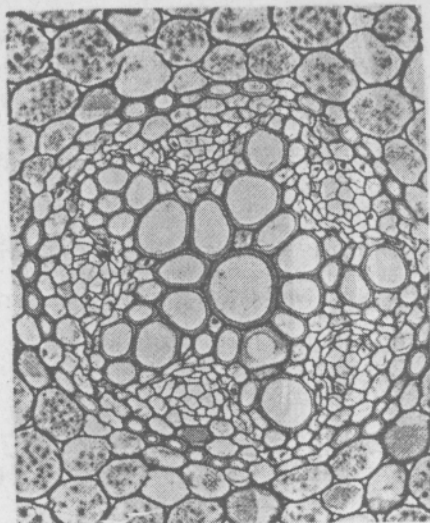
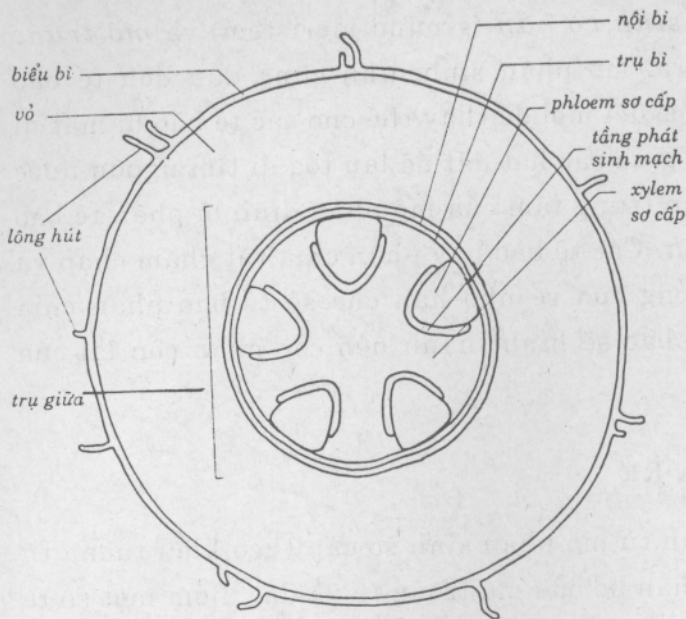
39.2. CÁC MÔ SƠ CẤP CỦA RỄ

Các mô sơ cấp của rễ phát sinh từ mô phân sinh sơ cấp theo kiểu tương tự như mô sơ cấp của thân. Song sự phân bố của mô trong rễ và đặc điểm một số tế bào chuyên hóa thì có khác biệt như đã tóm tắt trong hình 39.2. Các hình 39.3A và 39.3B biểu thị cấu tạo của rễ cây Hai lá mầm điển hình trong tiêu bản cắt ngang.



Hình 39.2. Nguồn gốc của các mô sơ cấp và các ví dụ về tế bào chuyên hóa trong rễ cây Hai lá mầm.

A. Tiêu bản cắt ngang với mô sơ cấp



B. Ảnh hiển vi trụ giữa

Hình 39.3. Cấu trúc sơ cấp của rễ.

Biểu bì (Epidermis)

Biểu bì phát sinh từ tầng đơn tế bào nguyên bì. Thể nguyên sinh của tế bào này vẫn giữ hoạt động sống và vách tế bào vẫn mỏng. Thường thì tế bào không có tầng cutin phủ bên ngoài. Ở trên vùng kéo dài, một số tế bào biểu bì tạo các phần lồi dài ra gọi là **lông hút rễ** (hình 39.4). Khi tế bào lông hút tăng về độ dài thì nhân và tế bào chất xâm nhập vào và chiếm lấy vùng sát với đỉnh lông hút. Sự hình thành lông hút làm tăng đáng kể diện tích bề mặt, tạo điều kiện thuận lợi cho hấp thụ nước và các chất dinh dưỡng vô cơ. Ví dụ, hệ rễ của lúa mạch đen cao 0,5m có một tổng diện tích bề mặt khoảng 210m^2 . Tuy nhiên, đời sống hữu ích của lông hút rễ là ngắn. Do đó, lông hút mới thường xuyên được tạo ra trong vùng phân hóa nhưng teo lại và chết đi trong phần trưởng thành hơn của rễ.

Vỏ

Trong rễ, thì vỏ là tầng tương đối dày, được phát sinh từ mô phân sinh cơ bản. Vỏ chủ yếu gồm các tế bào mô mềm lớn được tách biệt bằng các khoảng gian bào lớn. Các tế bào trong cùng của vỏ tạo ra **tầng nội bì (endodermis)**. Đó là một trụ gồm các tế bào chuyên hóa bao quanh mô mạch trung tâm như đã chỉ ra trong hình 39.5, thể nguyên sinh của tế bào nội bì cho lắng đọng suberin thành một dải liên tục gọi là **dải Caspary** bao quanh mỗi tế bào. Dải Caspary

liên kết các tế bào cạnh nhau và hoàn toàn không thấm nước và chất tan. Do đó, nước từ vỏ đi qua nội bì vào lõi mô mạch trung tâm thì phải thông qua thể nguyên sinh của tế bào nội bì. Điều đó có ý nghĩa lớn trong cơ chế hấp thụ nước và sẽ được trình bày trong bài sau.

Trụ dẫn

Trụ trung tâm của mô dẫn cũng gọi là **trụ dẫn** được tạo nên từ mô trước phát sinh. Sự sắp xếp của phloem và xylem có khác chút ít so với sự sắp xếp trong thân, ta có thể thấy điều đó qua so sánh hình 39.3A với hình 38.8. Song các tế bào chuyên hóa thì phân hóa theo kiểu tương tự. Tầng ngoài cùng của tế bào trước phát sinh tạo **vỏ trụ** của rễ. Đó là tầng chỉ gồm một lớp tế bào nằm ngay bên trong nội bì. Tế bào vỏ trụ giữ khả năng phân chia và tham gia trong việc hình thành rễ bên. Rễ bên phân nhánh thì được coi là **nội sinh**, nghĩa là chúng phát sinh từ sâu bên trong rễ.

Giác thường không có trong rễ và phần trung tâm của trụ giữa bị chiếm bởi mô xylem. Các mạch xylem lớn nhất bị lignin hóa cao độ và dễ thấy trong tiêu bản cắt ngang (hình 39.3B). Thường xylem tạo vùng có dạng chữ thập hay vùng dạng sao với phloem nằm giữa các cánh mở rộng. Các tế bào trước phát sinh không phân hóa, lưu lại giữa xylem và phloem, thấy trong vỏ trụ và có thể phát triển thành **mô phân sinh mạch**, mà sau cho sinh trưởng thứ cấp với quá trình giống kiểu xảy ra trong thân. Các tế bào vỏ trụ thường tạo **tầng phát sinh bản** đảm nhận việc hình thành lớp phủ bảo vệ trong rễ hóa già.

39.3. CHỨC NĂNG CỦA RỄ

Rễ cây hấp thụ nước và ion vô cơ, rồi dẫn truyền chúng đến thân. Ngoài ra, rễ có chức năng neo chặt cây vào đất.

Những tác động cơ học bất lợi do gió tạo ra ảnh hưởng lên rễ một cách hoàn toàn khác với thân. Rễ thì mềm dẻo, linh động và dễ uốn cong, nhưng chúng phải chịu các lực kéo căng lớn đến mức có thể kéo cây bật ra khỏi đất. Để chống lại tác động bất lợi này, một mặt, mô mạch có cách sắp xếp như là lõi trung tâm dẻo dai, bền chắc và mặt khác, nhờ sự phân nhánh rộng lớn của hệ rễ, mà giữ chặt hạt đất và phân bố lực cơ học trên một vùng rộng.

Trong nhiều loài có mặt các rễ chuyên hóa với tính đa dạng lớn về chức năng. Một số trong đó được trình bày và mô tả dưới đây.

1. Rễ phụ

Rễ phụ được phát sinh trực tiếp từ các mô thân hay mô lá chứ không phải do sự phân nhánh từ rễ cái hay rễ bên. Chúng có cấu trúc rễ điển hình. Rễ phụ có vai trò quan trọng đối với những loài sinh sản vô tính bằng thân nằm và với các loài dây leo như dây tầm xuân mà rễ phụ biến thái thành cơ quan dính bám.

2. Rễ dự trữ

Củ cải đường, củ cải, cà rốt và các cây trồng có tầm quan trọng kinh tế khác có rễ phồng lên chứa một khối mô mềm dự trữ. Rễ củ như rễ củ của cây thuộc được (*Dahlia*) được dùng cho việc dự trữ và như là phương tiện cho sinh sản vô tính.

3. Nốt rễ (root nodules)

Một số thực vật như đậu ăn hạt, đậu ăn quả, cỏ ba lá và các cây họ Đậu khác, rễ có khả năng cộng sinh với vi khuẩn cố định nitơ. Vi khuẩn sinh sôi nảy nở nhanh bên trong những nốt nhỏ gọi là nốt sần rễ. Hiện tượng này được giải thích đầy đủ trong bài 57.

4. Rễ nấm

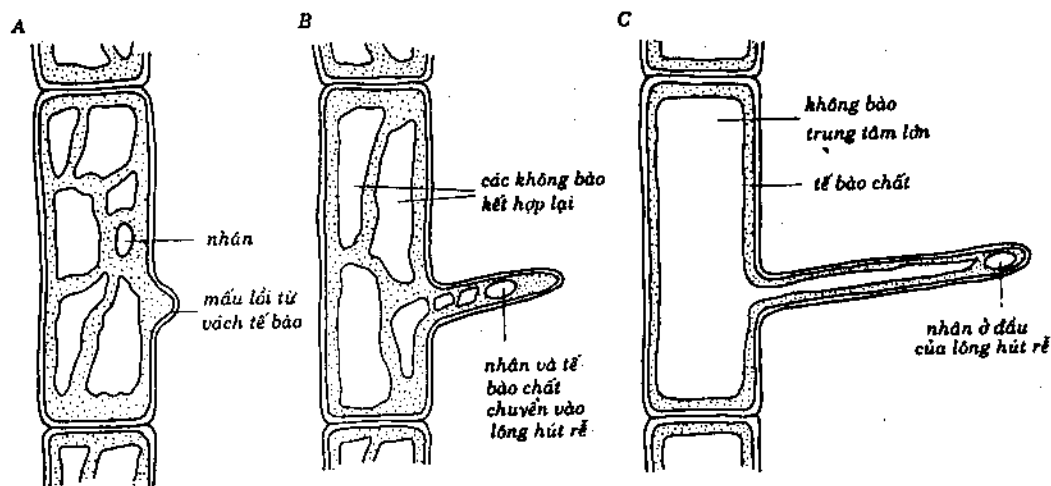
Đó là hình thức cộng sinh tương hỗ cùng có lợi giữa rễ và các loài Nấm nhất định. Rễ nấm được mô tả trong bài 52.

5. Rễ mút

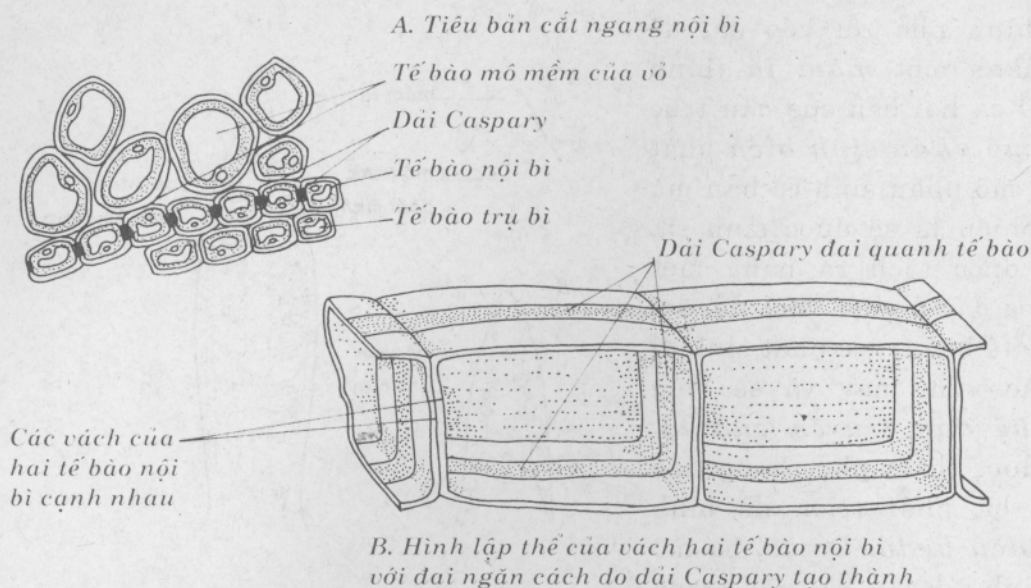
Dây tơ hồng là thực vật ký sinh mà sinh trưởng và sống nhờ trên thân cây tâm ma. Rễ của dây tơ hồng thâm nhập vào mô cây chủ và tạo các cấu trúc hấp thụ dạng mấu nhỏ gọi là *giác mút* bao quanh các bó mạch của thân cây chủ.

6. Rễ co rút

Các thực vật như cây bồ công anh (*Taraxacum*) có các rễ chuyên hóa mà có thể co rút khi cây sinh trưởng, tác dụng kéo thân hướng xuống. Do đó đã tạo ra hệ lá mới ở mặt đất, nhờ đó ít có khả năng bị động vật ăn cỏ sử dụng so với thực bì xung quanh.



Hình 39.4. Sự phát triển của lông hút rễ.



Hình 39.5. Cấu trúc của các tế bào nội bì.

7. Rễ khí

Đó là dạng rễ phân nhánh mà sinh trưởng hướng lên và hoạt động như là cơ quan trao đổi khí, thí dụ như ở cây đước thường sống trong nước, đầm lầy thiếu oxy (hình 39.6).

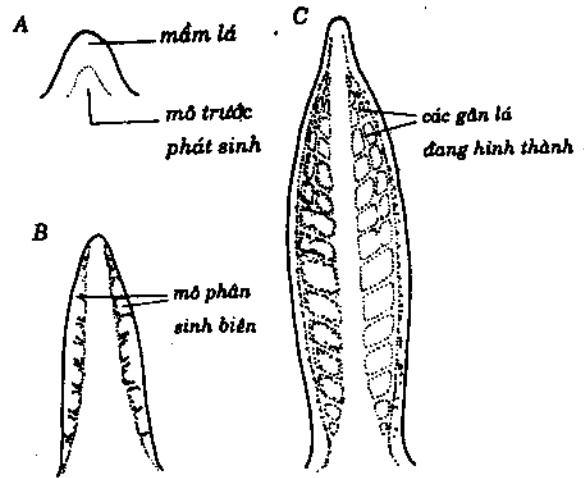


Hình 39.6. Rễ khí của cây ngập mặn.

39.4. SỰ PHÁT TRIỂN LÁ

Lá được tạo ra nhờ quá trình phân chia và biệt hóa tế bào bắt nguồn từ mô phân sinh ngọn của chồi. Trong bài 38 đã giải thích rằng đỉnh chồi được

bảo vệ bằng các lá nhỏ tạo búp. Mỗi lá bắt đầu dưới dạng một mấu phình nhỏ rồi kéo dài để biến thành một **mầm lá** (hình 39.7). Ở cả hai bên của cấu trúc này là **mô phân sinh biên** phát sinh từ mô phân sinh cơ bản mà từ đó phiến lá sẽ được sinh ra. Chúng được tách ra bằng một vùng hóa dày ở giữa. Một dải sợi gồm các tế bào trước phát sinh đi theo vào vùng này và sẽ biến thành **hệ dẫn truyền của lá**. Mầm được bao phủ bằng mô nguyên bì, phát triển để hình thành **biểu bì lá**. Do đó, ba mô phân sinh sơ cấp có mặt trong mầm lá và tham gia vào sự phát triển của lá.

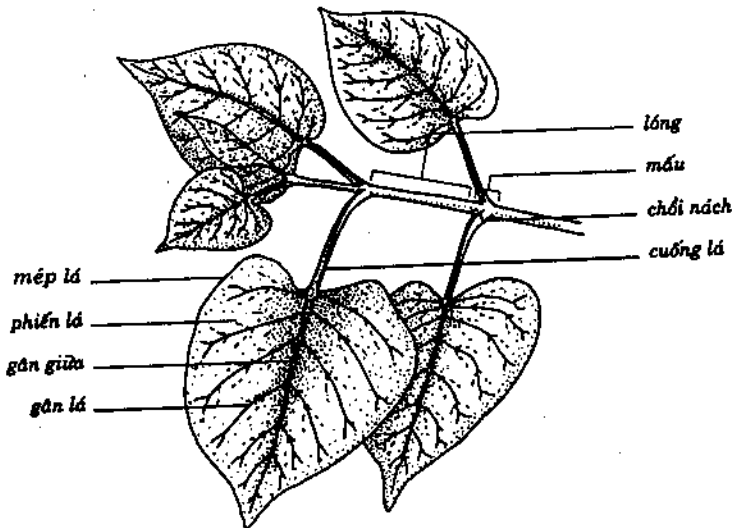


Hình 39.7. Các giai đoạn trong phát triển lá

39.5. CẤU TRÚC CỦA LÁ

Nét đặc trưng bên ngoài

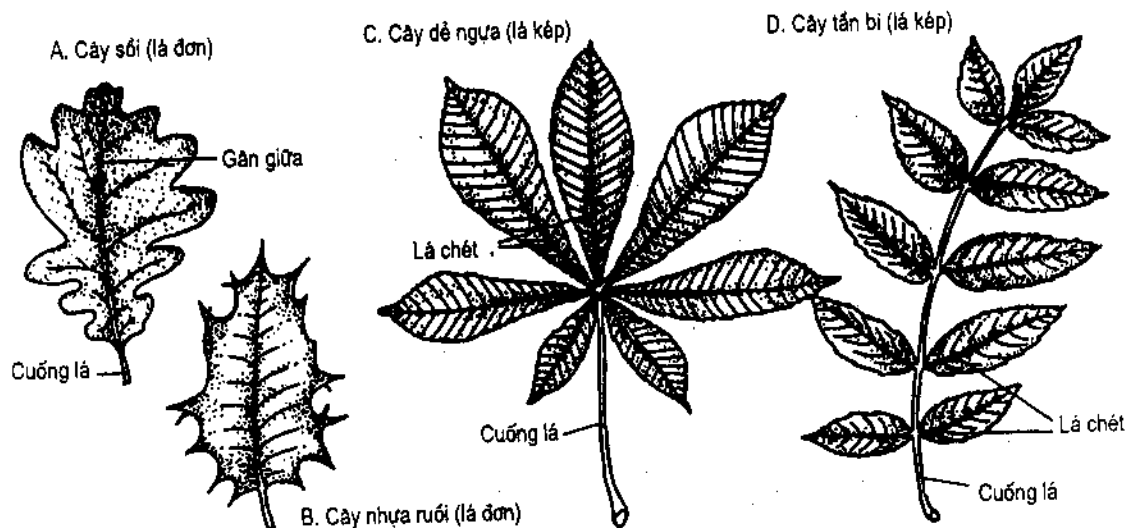
Nét đặc trưng bên ngoài của lá cây Hai lá mầm điển hình và chi tiết về phần đính với thân được minh họa trong hình 39.8.



Hình 39.8. Hình thái bên ngoài của lá.

Phần phẳng dẹt của lá gọi **phiến lá** tạo một diện tích bề mặt lớn cho quang hợp và được nâng đỡ một phần bằng áp suất trương và phần khác nhờ hệ gân lá. Ở lá cây Hai lá mầm thì hệ gân lá tạo nên một mạng lưới phân nhánh dẫn truyền nước và ion vô cơ vào lá và mang tải các sản phẩm quang hợp vào thân. **Gân giữa** và **cuống lá** gồm chủ yếu là mô mạch. Giữa cuống lá và thân chính là **chối nách** nằm ở góc gọi là **nách lá**. Nhiều cây có các **mấu lồi** từ gốc lá gọi là **lá kèm**. Lá kèm thường có dạng lá và có khả năng quang hợp nhưng đôi khi biến thành tua cuốn và gai nhọn.

Hình thái lá được xác định về mặt di truyền và là tính chất đặc trưng cho bất kỳ loài cá biệt nào. Song dạng lá cũng chịu ảnh hưởng do biến đổi môi trường và tuổi cây. Trong nhiều cây gỗ, vị trí lá có ảnh hưởng lên cỡ và dạng cuối cùng của lá. Lá gần đỉnh cây gỗ thường nhỏ hơn và hẹp hơn so với lá từ các cành thấp hơn. Lá ở cành thấp rộng và dẹt với một diện tích lớn trải ra cho quang hợp. **Lá đơn** như lá của cây sồi hay cây nhựa ruối có một phiến lá duy nhất (xem hình 39.9A và 39.9B). **Lá kép** gồm các lá chét riêng biệt. Lá chét phát triển từ một loại mầm lá và được gắn vào thân chính nhờ cuống đơn. Đôi khi, lá chét gắn với nhau ở một điểm như ở cây dê ngựa (hình 39.9C), trong khi đó ở lá kép của cây tần bì thì lá chét được sắp xếp trên cả hai phía của cuống kéo dài (hình 39.9D).

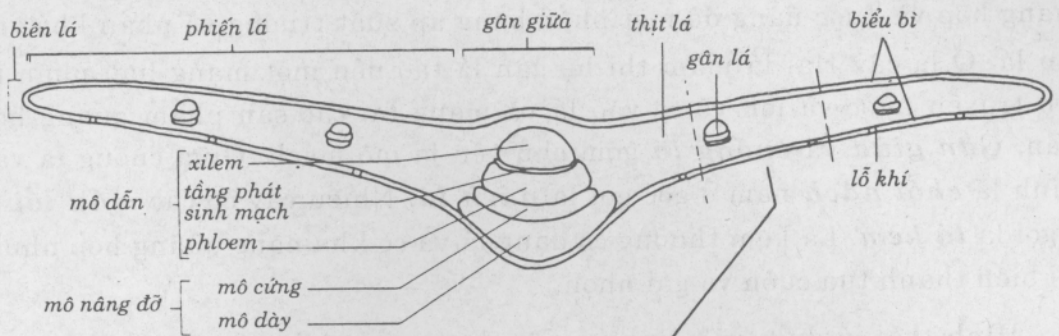


Hình 39.9. Lá đơn và lá kép.

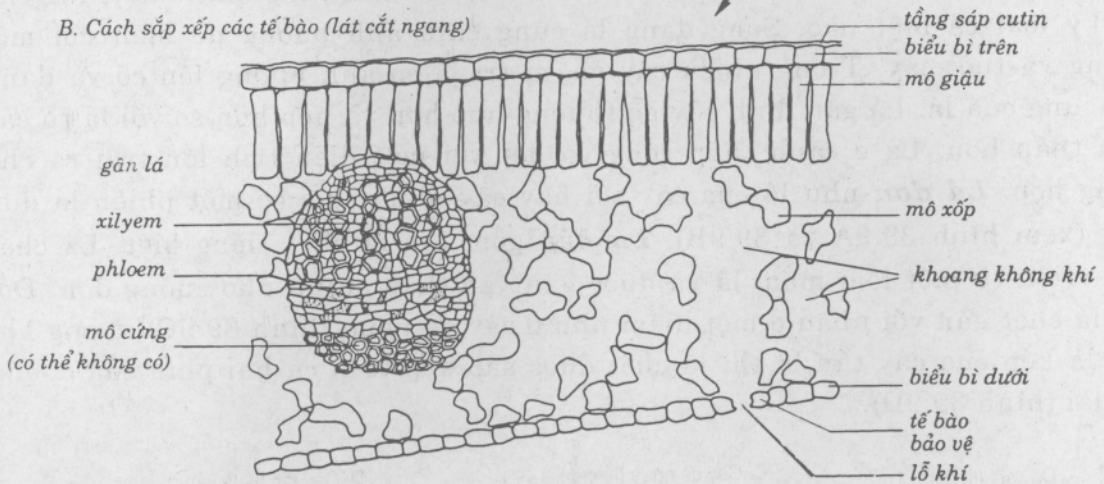
Nét đặc trưng bên trong

Sự sắp xếp của mô sơ cấp trong lá cây Hai lá mầm và các chi tiết về cấu trúc tế bào được trình bày trong hình 32.10. Như chúng ta có thể thấy, lá gồm một số tầng tế bào khác nhau.

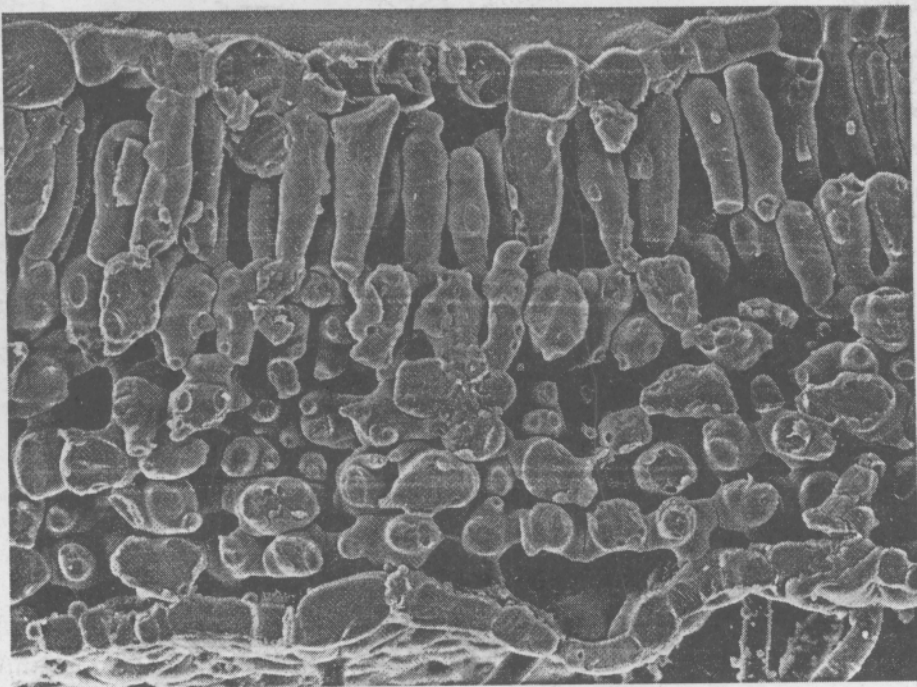
A. Sự phân bố các mô sơ cấp (lát cắt ngang)



B. Cách sắp xếp các tế bào (lát cắt ngang)



C. Ảnh hiển vi điện tử quét lát cắt ngang lá



Hình 39.10. Cấu trúc bên trong của cây Hai lá mầm.

1. Biểu bì trên

Tế bào của biểu bì trên tạo tầng sáp cutin dày có tác dụng bảo vệ bề mặt trên của lá và làm giảm sự mất nước. Mặc dù thể nguyên sinh của tế bào còn sống nhưng chúng thường không có lục lạp. Một ngoại lệ quan trọng là sự có mặt **tế bào bảo vệ hình lưỡi liềm (guard cells)** trên cả hai phía của lỗ mở nhỏ gọi là **lỗ khí (khí khổng)**. Tế bào bảo vệ có thể thay đổi hình dạng để mở và đóng lỗ khí, giúp điều tiết quá trình trao đổi khí và sự mất nước. Thường biểu bì trên có rất ít lỗ khí. Ánh sáng xuyên qua biểu bì trên đến tầng sâu hơn của mô quang hợp.

2. Mô giậu

Tế bào của tầng này là gồm tế bào mô lục mà được phát triển từ mô phân sinh cạnh (marginal meristem). Đó là các tế bào rất thích nghi cho quang hợp và có tế bào chất với lục lạp ken dày. Điển hình, tế bào mô giậu được sắp xếp thành một hàng theo trục dài thẳng đứng, nhờ đó hấp thụ ánh sáng một cách hiệu quả. Các khoảng gian bào lớn cho phép khuếch tán khí vào và ra khỏi tế bào mô giậu. Trong quá trình quang hợp, khí cacbonic được hấp thụ và oxy được giải phóng dưới dạng sản phẩm thừa. Bề mặt vách tế bào mô giậu khá ẩm ướt cho phép CO_2 và O_2 hòa tan và chúng tỏ đây cũng là vị trí mất nước không thể tránh khỏi.

3. Mô xốp

Tế bào của tầng này là tế bào mô lục giống tế bào của tầng mô giậu, nhưng sắp xếp rời rạc hơn nhiều nên có nhiều khoảng gian bào rất lớn. Tế bào mô xốp có ít lục lạp hơn so với tế bào mô giậu và do đó ít quan trọng hơn trong quang hợp.

4. Biểu bì mặt dưới

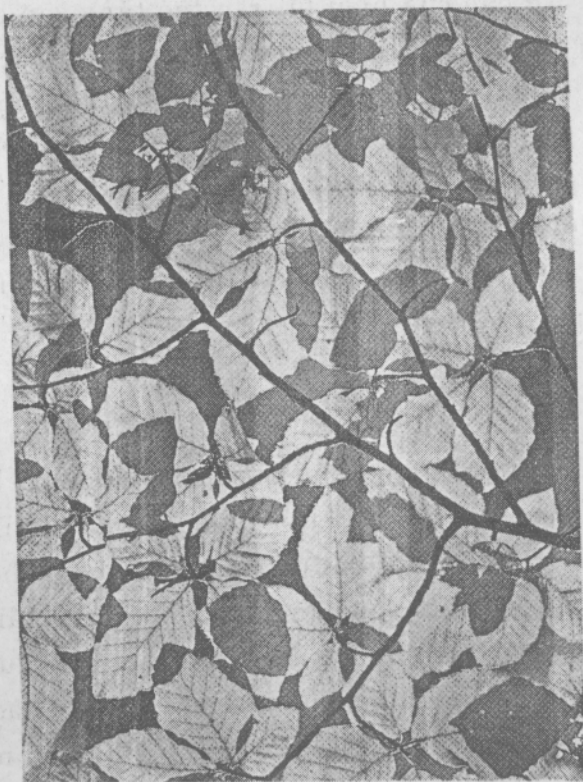
Tế bào biểu bì dưới tiết ra lớp cutin phủ mặt ngoài thường mỏng hơn nhiều so với tầng cutin phủ biểu bì trên. Ngoài ra, biểu bì dưới chứa nhiều lỗ khí. Chúng có thể mở ra và đóng lại nhờ tế bào bảo vệ theo cách thức như ở bề mặt trên và ở nơi nào đó khác trên cây.

5. Mô mạch

Gân lá và gân trung tâm lớn của vùng gân giữa chứa phloem và xylem. Trong phần lớn loài, mô xylem tạo phần trên của mỗi gân và chứa các quản bào và mạch xylem như trong thân. Mô phloem chứa ống rây và tế bào kèm và thường định khu vào phần dưới của gân. Sự gia cố thêm một số tế bào để nâng đỡ lá cũng là hiện tượng phổ biến. Ví dụ, tế bào mô cứng và mô dày phát sinh từ tế bào mô giậu và mô xốp, tham gia vào chức năng nâng đỡ (hình 32.10B). Trong một số loài, tế bào mô dày có mặt ở biên lá.

39.6. CHỨC NĂNG CỦA LÁ

Nhiều khía cạnh về cấu trúc lá đóng góp cho hoạt động quang hợp có hiệu quả. Các phản ứng của lá và cơ chế sinh trưởng cho phép lá đổi hướng trong ngày sao cho lá thường phơi ra với ánh sáng Mặt Trời và hạn chế sự đan xen che chắn nhau. Sự sắp xếp của tán lá mà kết quả tạo nên cái gọi là *khảm lá* (hình 39.11). Sự trao đổi khí có quan hệ với chức năng. Ban ngày, khí cacbonic được hấp thụ và oxy được giải phóng, nhưng ban đêm thì quá trình này là ngược lại. Tính thích nghi cần cho quang hợp và trao đổi khí như diện tích bề mặt lớn có khuynh hướng làm mất lượng

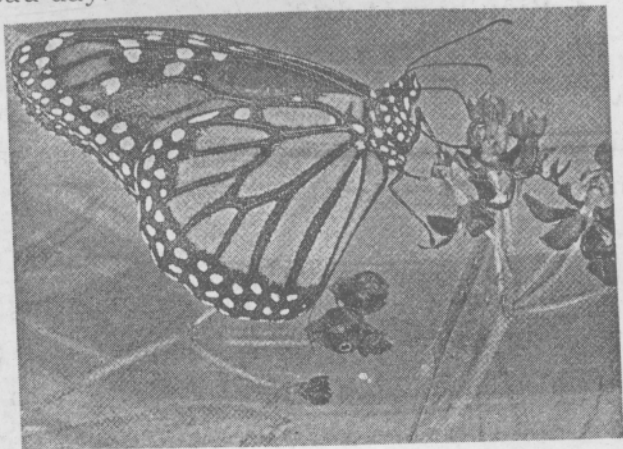


Hình 39.11. Sự khảm lá.

lớn nước khỏi bề mặt lá. Do đó, cây phải phát triển các hướng thích nghi khác để làm giảm sự mất nước. Một số trong đó được trình bày trong bài tiếp theo (bài 40). Bài 11 nêu các chi tiết về sinh hóa quang hợp. Một số các chức năng chuyên hóa của lá được trình bày sau đây.

1. Chức năng bảo vệ

Rõ ràng đây là chức năng thích nghi để cây chống lại sự tấn công của động vật ăn cỏ và trong lá cũng tồn tại nhiều cơ chế cho mục đích bảo vệ lá. Trong số đó, cơ chế hiệu quả nhất là việc hình thành các chất hóa học độc hại, hoặc khó chịu không tiêu hóa được mà được lắng đọng lại trong lá. Ở lá anh đào hoang dại và nhiều loài cùng họ và trong



Hình 39.12. Bướm chúa (*Danaus plexippus*), dinh dưỡng trên cây bông tai (*Asclepias curassavica*)

một số loài cỏ đã tích lũy lượng xianit gây chết theo quá trình gọi là sự tạo xianit, trong đó glycozit sinh xianit bị phân giải do hoạt động của enzym tạo ra axit hydroxianic và đường đơn. Các hợp chất tananh trong lá sồi cũng có chức năng tương tự trong việc ngăn chặn côn trùng phá hoại. Điều thú vị ở đây là sâu của một số loài bướm trở nên chống chịu với chất độc do loài cá biệt tạo ra. Khi côn trùng ăn lá, chất độc tích lũy trong mô của côn trùng non, làm cho sâu và bướm trưởng thành khó chịu đối với chim ăn côn trùng. Ví dụ, có thể thấy hiện tượng này khi bướm chúa (*Danaus plexippus*) dinh dưỡng trên mô cây bông tai (*Asclepias curassavica*) (hình 39.12).

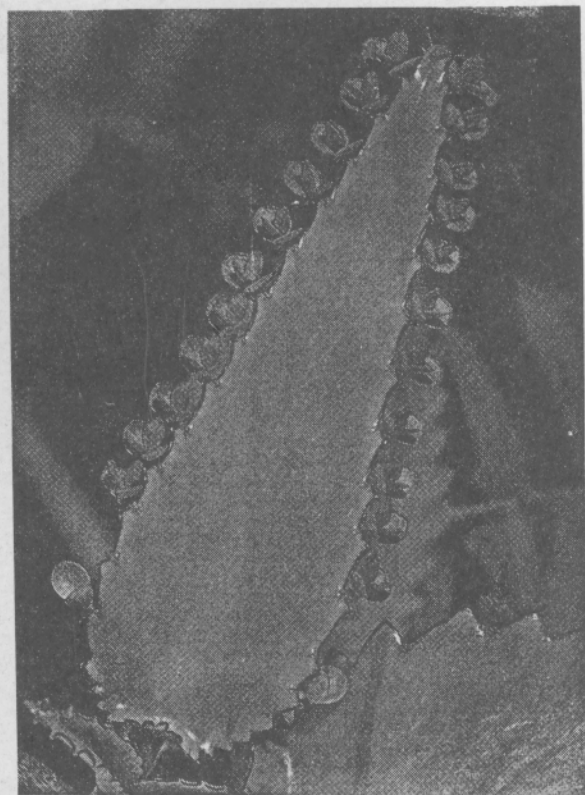
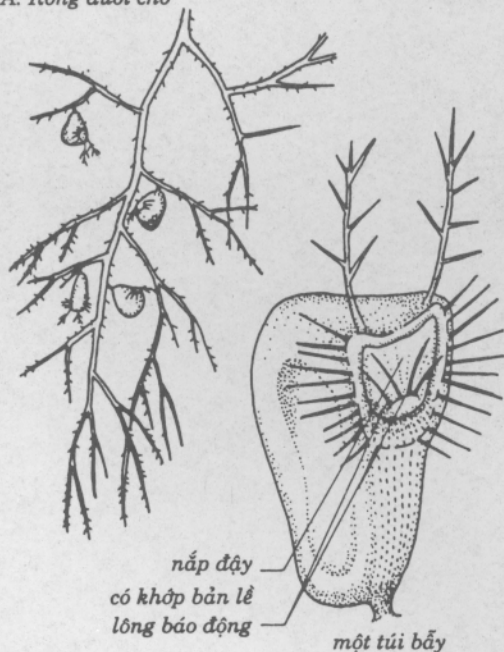
Một số phương thức bảo vệ khác như sự có mặt của gai và lông gai ở cây nhựa ruồi. Cây tầm ma có tế bào lông ngứa nhọn sắc mà đâm xuyên vào da của động vật phá hoại và phóng thích một hỗn hợp chất kích thích chứa histamin và axetilcolin có tác dụng châm đốt làm động vật ngứa ngứa khó chịu.

2. Sự bẫy bắt thức ăn

Cây sống trong môi trường thiếu dưỡng chất thường lợi dụng việc bẫy bắt côn trùng và các động vật không xương sống nhỏ để bổ sung chất nitơ hữu cơ và các chất cần thiết khác. Cây mao cao, rong đuôi chó, cây bắt ruồi và cây nắp ấm đều có lá biến thái dưới dạng cái bẫy. Ở rong đuôi chó (*bladderworts*), bên ngoài có các túi bẫy nhỏ, cây bắt mồi bằng túi (*Utricularia vulgaris*) là thực vật thủy sinh sống trôi nổi (hình 39.13A).

B. Sinh sản vô tính ở lá *Bryophyllum*

A. Rong đuôi chó



Hình 39.13. Chức năng chuyên hóa của lá.

Thực chất, túi bắt là những túi nhỏ có nắp đậy. Áp suất của nước bên trong túi thường nhỏ hơn áp suất bên ngoài, khiến cho khi một sinh vật nhỏ như *Daphnia* đụng phải lông khởi động ở trên nắp thì nó lập tức bị hút vào túi. Đồng thời, miệng túi mở ra, rồi cuốn nước vào mà nhấn chìm con mồi. Bẫy đóng lại và cơ thể con mồi bị phân hủy dần. Các dưỡng chất và nước được hấp thụ và cái bẫy bắt đầu lại công việc như đã mô tả. Rong đuôi chó không tiết các enzym tiêu hóa, nhưng các enzym này được sử dụng ở cây mao cao và cây ăn côn trùng khác.

3. Sự sinh sản

Sinh sản vô tính ở lá là phổ biến. Ở *Bryophyllum* (hình 39.13B) thì toàn bộ cây mới được hình thành ở mép lá rồi rụng xuống đất và bén rễ ngay cạnh đó.

4. Nâng đỡ

Tua cuốn của đậu ăn hạt là lá chết đã biến thái mà cuốn quanh bất kỳ vật nào sẵn có, giữ và nâng đỡ các cành nhánh của cây đậu. Điều đó giải thích tại sao người làm vườn thường cắm cọc cùng với hệ giá đỡ cho cây trồng này.

40. SỰ HẤP THỤ VÀ DẪN TRUYỀN TRONG CÂY

Mục tiêu:

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Định nghĩa sự dẫn truyền.
- Phân biệt giữa hấp thụ bị động và chủ động vật chất ở tế bào thực vật.
- Giải thích hiện tượng thẩm thấu xảy ra như thế nào.
- Giải thích mỗi thuật ngữ sau đây khi dùng chúng cho tế bào thực vật: áp suất thẩm thấu, thế nước, thế thẩm thấu, thế áp suất, sự trương, hiện tượng co nguyên sinh, chớm co nguyên sinh.
- Phân biệt giữa con đường hợp bào (symplast path way) và con đường vô bào (apoplast path way) của vận động nước thông qua vỏ rễ.
- Định nghĩa thoát hơi nước.
- Vẽ và đánh dấu sơ đồ về một hấp thủy kế đơn giản và nêu ích lợi của nó trong việc đánh giá tốc độ thoát hơi nước.
- Nêu các nhân tố môi trường ảnh hưởng lên thoát hơi nước.
- Trình bày thuyết liên kết - sức căng trong dẫn truyền nước.
- Nói rõ vai trò của tế bào bảo vệ và lỗ khí trong việc hạn chế sự mất nước thông qua lá cây.
- Giải thích nguồn gốc của áp suất rễ.
- Trình bày sự hấp thụ các ion vô cơ ở tế bào lông hút rễ.
- Hãy nêu các chất dinh dưỡng vô cơ chủ yếu được rễ hấp thụ và xác định tầm quan trọng của chúng trong quá trình trao đổi chất của cây.
- Trình bày các giai đoạn biến đổi của nitrat thành axit amin.
- Vẽ sơ đồ để minh họa thuyết dòng khối của dẫn truyền saccaroz trong các ống rây phloem.
- Nêu một số các kỹ thuật thí nghiệm dùng để nghiên cứu sự dẫn truyền trong cây.

40.1. MỞ ĐẦU

Cây hấp thụ nước và các chất dinh dưỡng vô cơ thông qua rễ. Lá và các bộ phận khác của cây cần các chất này mặc dù chúng ở xa rễ tới nhiều mét. Đồng

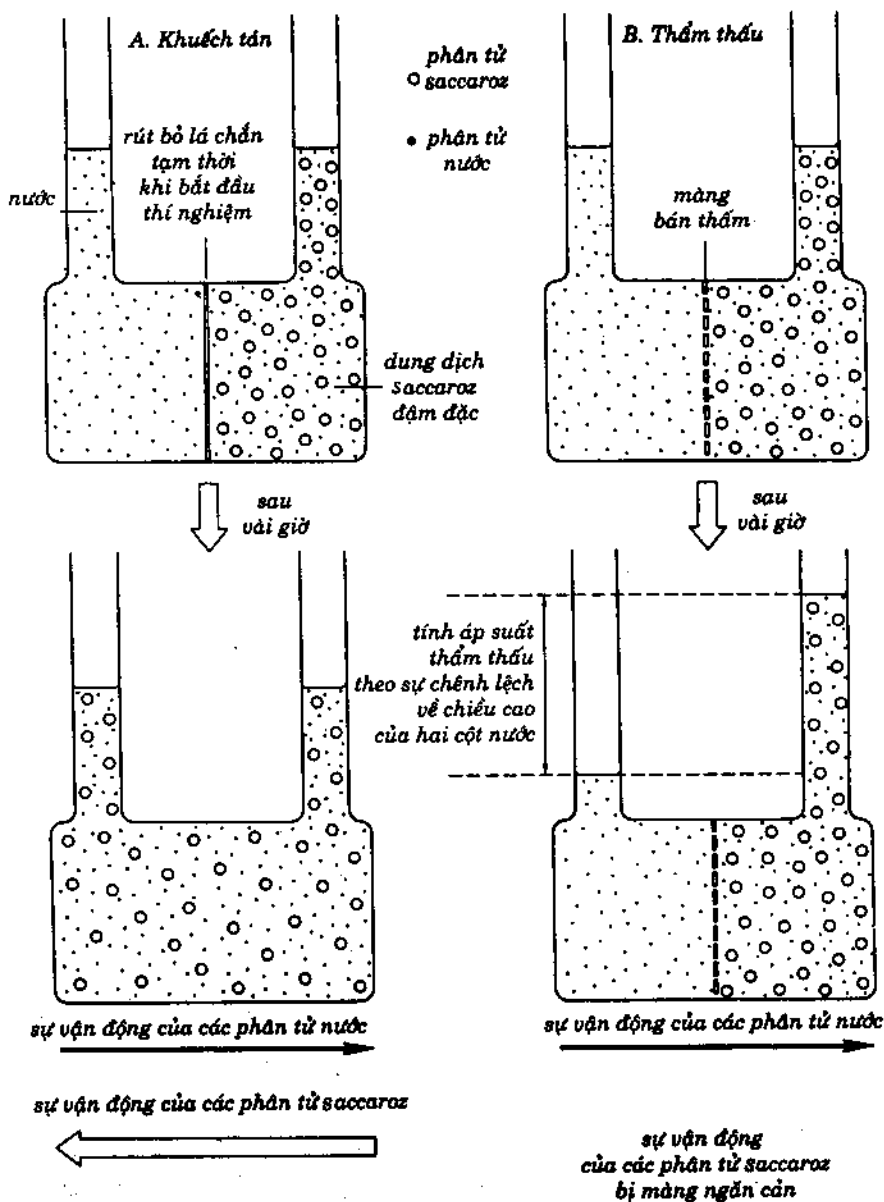
thời các hydrat cacbon do quang hợp tạo ra trong lá phải được dẫn truyền đến thân và rễ cho hô hấp, sinh trưởng và dự trữ. Phần này trình bày cấu trúc và cơ chế tham gia trong việc hấp thụ và dẫn truyền hay vận chuyển các chất hoá học từ nơi này đến nơi khác trong cây. Trước khi học các quá trình này, anh (chị) hãy làm quen với giải phẫu về rễ, thân và lá như đã trình bày trong các bài 38 và 39.

40.2. SỰ HẤP THỤ Ở TẾ BÀO THỰC VẬT

Tế bào thực vật gồm khối chất sống gọi là thể nguyên sinh được bao quanh bằng các vách tế bào không sống. Các chất hòa tan vận động tự do thông qua vách sơ cấp của tế bào, do vách này có cấu trúc không chặt với khoảng trống lớn trong chất nền giữa mạng lưới các sợi xelluloz. Song sự vận động của nhiều chất hóa học thì bị hạn chế do màng ngoài bao quanh thể nguyên sinh. Chỉ một vài chất như nước, các khí hòa tan và các ion vô cơ có kích thước phân tử đủ nhỏ để trực tiếp đi qua màng tế bào. Sự vận động của các chất này xảy ra nhờ quá trình khuếch tán theo nguyên tắc bị động nghĩa là không yêu cầu tế bào sống dùng năng lượng. Khuếch tán thường là một quá trình "xuống dốc" nghĩa là phân tử vận động dọc theo một gradien nồng độ từ nồng độ cao đến nồng độ thấp. Mặt khác, các phân tử lớn và các chất vận động ngược gradien nồng độ phải được dẫn truyền nhờ quá trình chủ động. Các quá trình này đòi hỏi cung cấp năng lượng liên tục, thường nhờ sự thủy phân ATP. Trong *dẫn truyền chủ động*, các phân tử và ion được bơm qua màng nhờ các protein mang. Xelluloz và các chất khác của vách tế bào được bài xuất khỏi tế bào cây nhờ quá trình xuất bào khi các túi bài tiết dung hợp với màng ngoài. Sự vận động ngược lại - nhập bào hiếm khi xuất hiện trong cây.

40.3. THẨM THẤU VÀ THỂ NƯỚC

Nước thường được hấp thụ vào thể nguyên sinh nhờ quá trình thẩm thấu. Trong sinh học, một cách hợp lý nhất có thể định nghĩa thẩm thấu như sự vận động của các phân tử nước từ dung dịch có nồng độ thấp hơn đến dung dịch có nồng độ cao hơn qua màng có tính thẩm chọn lọc, nghĩa là cho phép qua màng các phân tử dung môi nhỏ như nước nhưng cản trở sự vận động của các phân tử chất tan lớn. Mối quan hệ giữa thẩm thấu và quá trình khuếch tán đơn được minh họa trong hình 40.1. Mô hình gồm hai xoang chứa, xoang bên phải gồm dung dịch saccaroz đậm đặc ngăn cách với nước nguyên chất trong xoang bên trái bằng một lá chắn.



Hình 40.1. Mô hình khuếch tán (A) và thẩm thấu (B).

Trong hình 40.1A lá chắn là tạm thời và bị rút bỏ lúc bắt đầu thí nghiệm mà không làm nhiễu loạn hai chất lỏng. Trong hình 40.1B lá chắn là một màng có tính thẩm chọn lọc giữ nguyên trong suốt quá trình thí nghiệm.

Sau một thời gian ngắn, các phân tử đường và nước hoàn toàn hòa lẫn nhau trong A. Sở dĩ như vậy là do tất cả các nguyên tử và phân tử ở trong trạng thái liên tục vận động hỗn loạn và do đó phân tán khắp mọi không gian trong xoang chứa. Cần lưu ý rằng có sự vận động của các phân tử đường từ phải qua trái và vận động của phân tử nước theo hướng ngược lại. Trong B, sự vận động của các phân tử đường bị màng cản trở, nhưng các phân tử nước tiếp tục khuếch

tán tự do làm cho nước vận động vào xoang bên phải. Kết quả là, thể tích của dung dịch trong xoang này tăng lên, tạo nên áp suất đẩy chất lỏng hướng lên cánh bên. Cột chất lỏng dâng cao tác động một áp suất thủy tĩnh lên dung dịch, tạo ra một lực ngược lại và cuối cùng ngăn cản sự xâm nhập của nước. Lúc cân bằng có thể tính được áp suất từ chiều cao của cột. Áp suất cực đại của bất kỳ dung dịch nào đều phụ thuộc trực tiếp vào nồng độ và gọi là áp suất thẩm thấu của dung dịch. Theo thuật ngữ kỹ thuật, áp suất thẩm thấu được định nghĩa như là áp suất thủy tĩnh mà dung dịch cần để ngăn chặn sự hấp thụ nước qua màng không thấm chất tan.

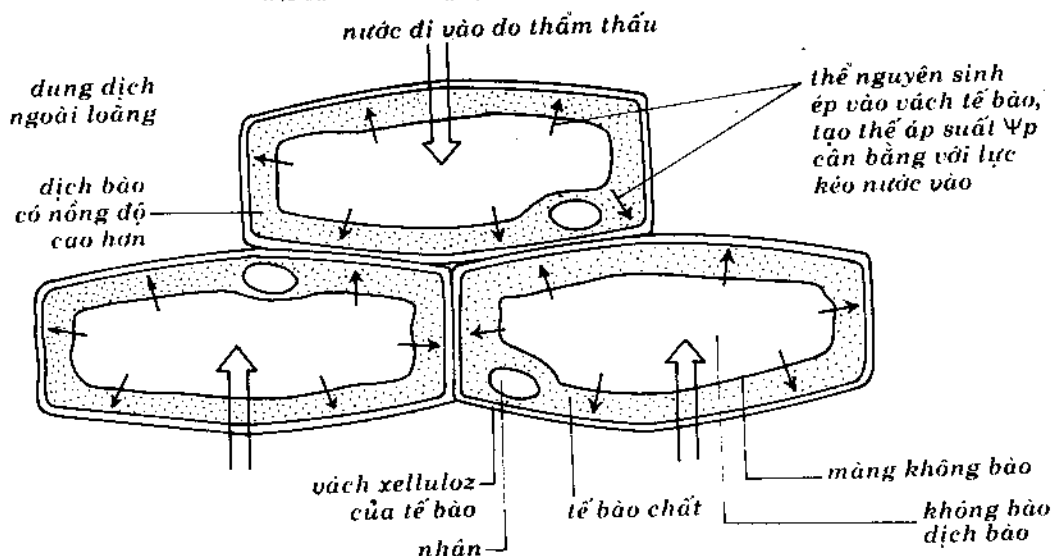
Hiện nay, các nhà sinh lý thực vật dùng các thuật ngữ như thế nước, thế thẩm thấu và thế áp suất để giải thích tính chất của tế bào thực vật. Thế nước được biểu thị bằng ký hiệu ψ_w (ψ_w) và được xác định bằng đơn vị áp suất Pascan-Pa ($1\text{Pa} = 1\text{Nm}^{-2}$). Thế nước của nước nguyên chất bằng 0Pa. Thêm các phân tử chất tan vào dung dịch thì cản trở sự vận động của các phân tử nước và tạo nên *một thế thẩm thấu* ψ_o . Nó có giá trị âm và có độ lớn bằng áp suất thẩm thấu của dung dịch. Nước đi qua màng nhờ thẩm thấu từ vùng có thế nước cao (0 hay hơi âm) đến vùng có thế nước thấp hơn (âm hơn nhiều) và do đó sẽ có khuynh hướng thâm nhập vào tế bào thực vật đặt trong một dung dịch loãng. Sự thâm nhập của nước gây cho tế bào sinh một lực đẩy về phía vách tế bào, làm xuất hiện một thế áp suất ký hiệu bằng ψ_p . Thế áp suất có giá trị dương và bằng áp suất thủy tĩnh gọi là *áp suất vách* hay *áp suất trương*. Sự trao đổi nước của tế bào thực vật có thể được tóm tắt trong phương trình đơn giản sau:

$$\begin{array}{rcccl} \psi_{w \text{ tế bào}} & = & \psi_o & + & \psi_p \\ \text{Thế nước} & & \text{Thế thẩm thấu} & & \text{Thế áp suất} \\ & & (\text{Giá trị âm}) & & (\text{Giá trị dương}) \end{array}$$

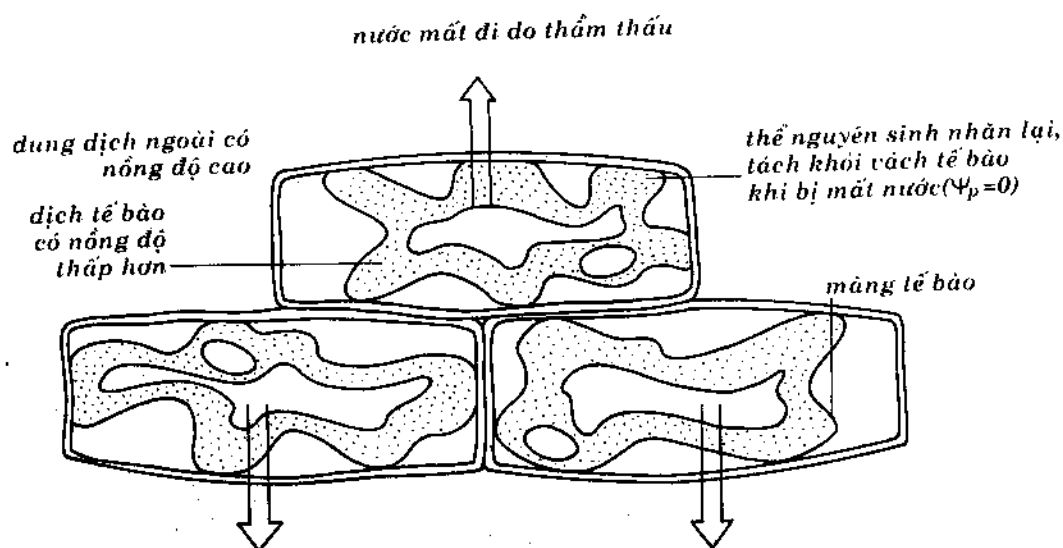
Thuật ngữ *thế nước* $\psi_{w \text{ tế bào}}$ trong phương trình này có thể xem như là *khuynh hướng hấp thụ nước của một tế bào thực vật nhờ thẩm thấu*. Có thể xác định chiều hướng vận động nước bằng việc so sánh thế nước của tế bào với thế nước của dung dịch bao quanh. Nếu thế nước của tế bào là âm hơn thì nước sẽ được hấp thụ.

Trong các dung dịch loãng ($\psi_{w \text{ tế bào}} < \psi_{w \text{ dung dịch}}$), tế bào thực vật hấp thụ nước cho đến khi thế thẩm thấu có khuynh hướng kéo nước vào và đạt cân bằng với thế áp suất mà có khuynh hướng chống lại sự xâm nhập của nước. Lúc cân bằng $\psi_o + \psi_p = 0$ và tế bào biểu thị trạng thái trương hoàn toàn (hình 40.2A).

A. Tế bào trương ($\Psi_{wtế bào} < \Psi_{wdung dịch}$)



B. Tế bào co nguyên sinh ($\Psi_{wdung dịch} < \Psi_{wtế bào}$)



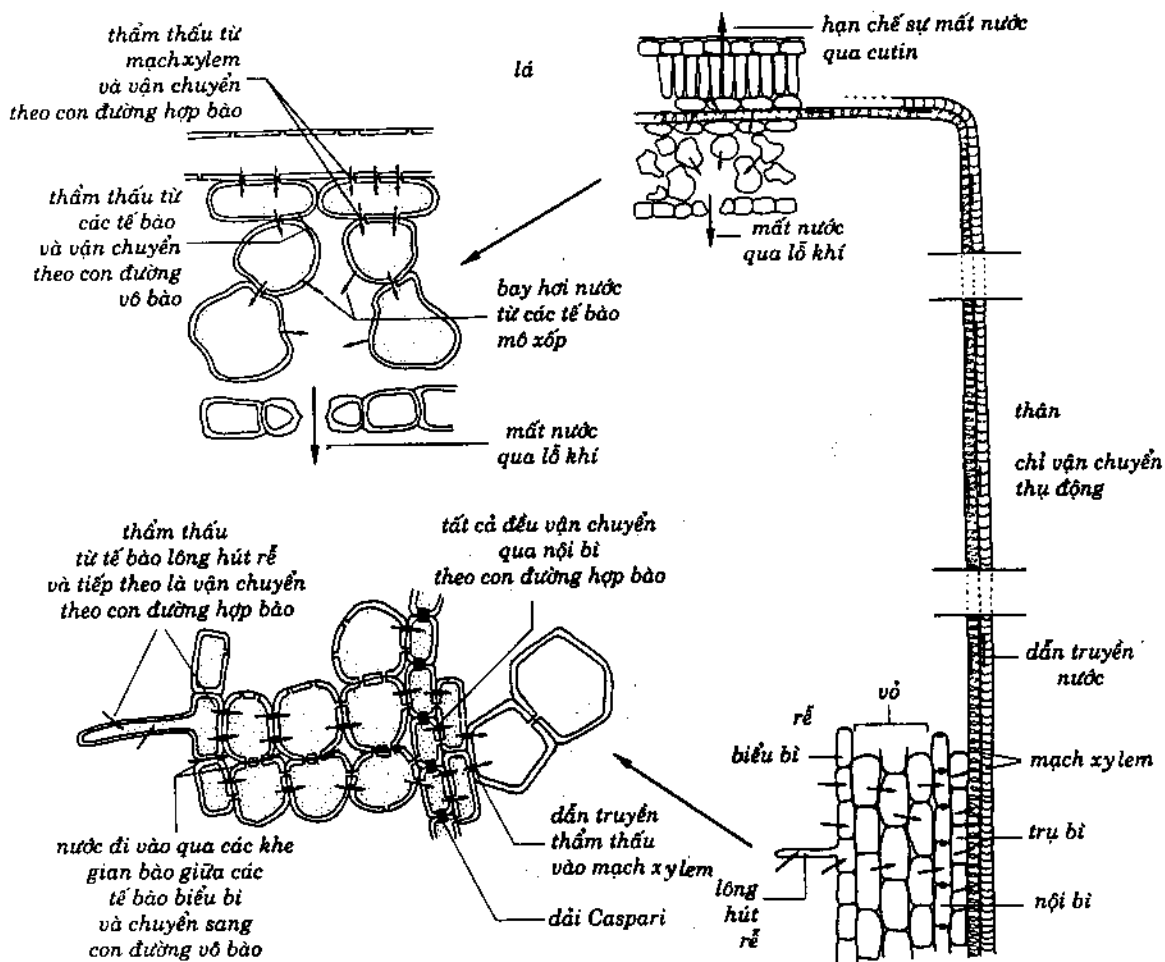
Hình 40.2. Các tế bào trương (A) và co nguyên sinh (B).

Song, nếu đặt tế bào thực vật trong một **dung dịch đậm đặc** ($\Psi_{wdung dịch} < \Psi_{wtế bào}$) thì nước bị rút ra khỏi thể nguyên sinh, do đó thể nguyên sinh co lại và tách khỏi vách tế bào. Tế bào trong điều kiện này gọi là **co nguyên sinh** (hình 40.2B). Có thể tính được nồng độ chất tan trong tế bào thực vật bằng cách tìm nồng độ dung dịch bên ngoài mà gây cho tế bào vừa bắt đầu co nguyên sinh. Tế bào ở thời điểm này gọi là **chớm co nguyên sinh** với **thế áp suất bằng 0**, khiến cho **thế nước** và **thế thẩm thấu** của tế bào là bằng nhau và

cân bằng bằng thế nước của dung dịch ngoài, nghĩa là $\psi_w \text{ tế bào} = \psi_o = \psi_w \text{ dung dịch}$. Đã tiến hành nhiều thí nghiệm đưa tế bào thực vật vào dung dịch có nồng độ khác nhau, cho phép đánh giá thế thẩm thấu của dịch bào nhờ xác định thế thẩm thấu của dung dịch gây co nguyên sinh 50%.

40.4. SỰ HẤP THỤ VÀ DẪN TRUYỀN NƯỚC VÀ CÁC ION

Nước và ion được dẫn truyền trong các ống mạch xylem. Mạch xylem gồm vách tế bào chết hóa lignin, chúng đơn thuần là những cái ống thụ động. Dòng dẫn truyền diễn ra từ rễ hướng lên thân và lá, nhưng không theo hướng ngược lại. Hình 40.3. Minh họa các con đường hấp thụ nước và ion từ đất đến lá cây.



Hình 40.3. Đường đi của nước và các ion từ đất đến lá cây.

Sự hấp thụ ở rễ

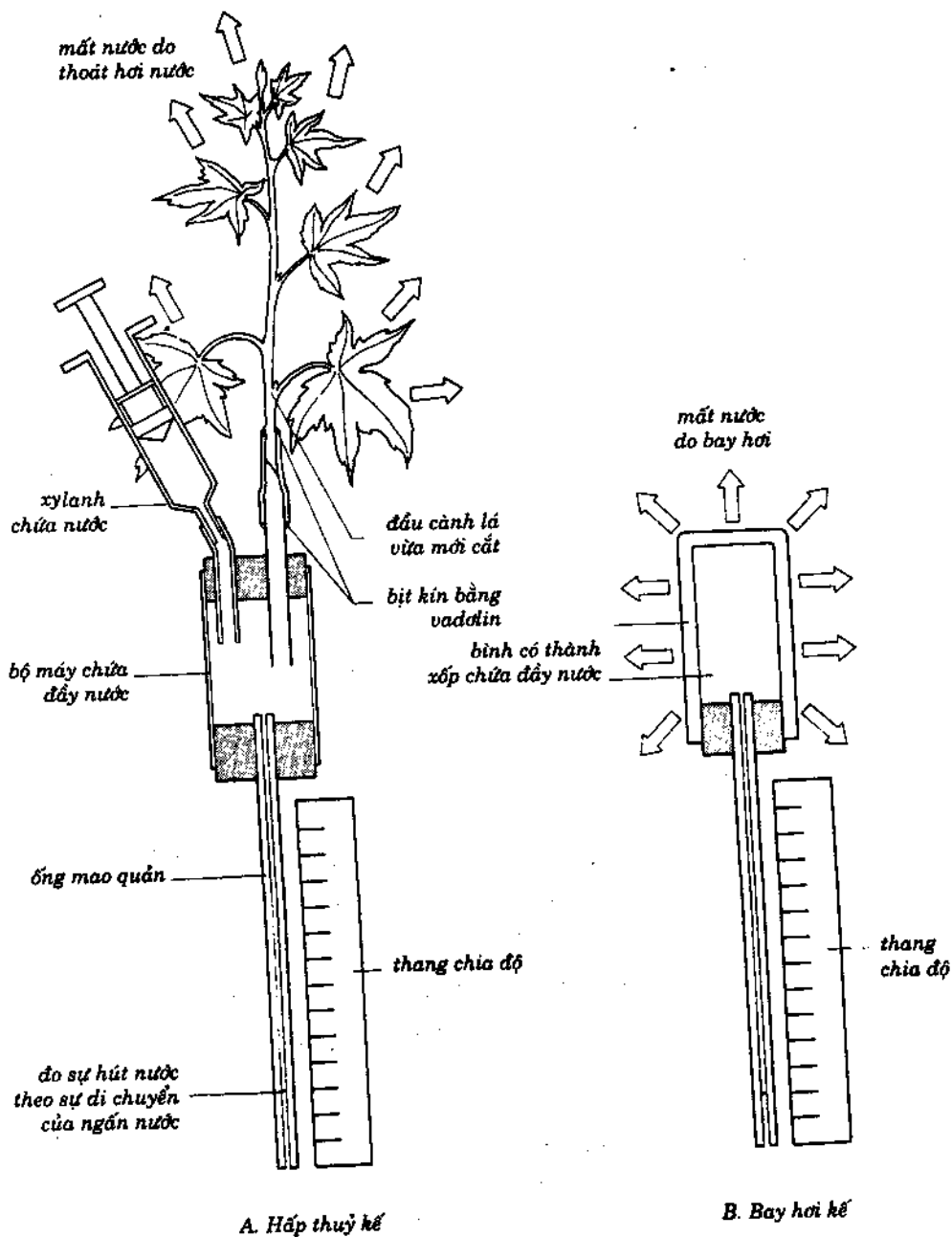
Thế nguyên sinh của tế bào lân cận trong toàn bộ hệ rễ nối với nhau bằng cầu sinh chất hay sợi liên bào. Kết quả là tế bào chất của tế bào rễ tạo nên khối

chất lỏng lớn liên tục gọi là các **khối hợp bào**. Do đó, các chất do tế bào lông hút rễ hay các tế bào biểu bì khác hấp thụ có thể trực tiếp khuếch tán từ tế bào này đến tế bào khác hướng đến phần trong của rễ. Khối chất lỏng lớn thứ hai gọi là **khối không hợp bào** bao gồm tất cả chất lỏng có mặt trong vách tế bào và các khoảng gian bào. Thế nước của tế bào chất tế bào lông hút rễ thường âm hơn nhiều so với thế nước của dung dịch đất nên nước được hấp thụ nhờ thẩm thấu vào lông hút rễ và có thể được dẫn truyền từ tế bào này đến tế bào khác thông qua con đường hợp bào. Nước cũng thâm nhập vào rễ thông qua các khoảng trống giữa các tế bào biểu bì và có thể được hấp thụ vào theo con đường không hợp bào (apoplast) nhưng chỉ đến tầng nội bì. Như đã giải thích trong bài 39, các tế bào tầng nội bì được đai quanh bằng một **dải Caspary** không thấm nước mà liên kết các tế bào lân cận với nhau tạo nên một lá chắn hoàn toàn không thấm nước. Do đó, bất cứ dòng con đường nào khi nước đến tầng nội bì đều phải đi qua thể nguyên sinh của tế bào nội bì trước khi đến các ống mạch xylem. Sự vận động hướng lên trong xylem có thể được giải thích theo một trong hai con đường: nghĩa là nhờ lực đẩy phát sinh trong rễ hoặc nhờ lực kéo từ lá. Đã quan sát cả hai loại lực, nhưng tất nhiên lá đóng vai trò quan trọng hơn.

Sự thoát hơi nước

Thoát hơi nước là sự mất nước khỏi lá và các bộ phận khác tiếp xúc với không khí của cây. Với một ngày nóng, một cây gỗ lớn hấp thụ từ đất hàng trăm lít nước. Nhưng quang hợp của cây chỉ sử dụng 1% lượng nước này. Số còn lại 99% bị mất đi do quá trình bay hơi từ bề mặt các tế bào thịt lá và sự khuếch tán tiếp sau của nước thông qua lỗ khí. Nhiệt cần cho bay hơi nước được hấp thụ từ môi trường bao quanh và có thể có hiệu ứng làm lạnh đáng kể. Ví dụ, phần trong của một cánh rừng có thể lạnh hơn 5-10°C so với vùng phụ cận.

Lực kéo xuất hiện do thoát hơi nước được chứng minh trong hình 40.4A. Đó là hấp thủy kế (potometer, theo nghĩa đen là "uống kế"). Có thể dùng bộ máy này để đo tốc độ hấp thụ nước của chồi cây dưới các điều kiện môi trường khác nhau. Cho một bọt khí vào đầu dưới của ống mao dẫn và theo dõi sự di chuyển của nó dọc theo ống có thang chia độ. Cần lưu ý rằng hấp thủy kế không đo thoát hơi nước một cách trực tiếp và sẽ cho một chỉ số chính xác nếu tốc độ mất nước bằng đúng với tốc độ hấp thụ nước. Song trong đa số trường hợp thì việc đánh giá thoát hơi nước thu được là thỏa mãn. Có thể so sánh tính chất của cây với tính chất của một bay hơi kế (atmometer). Nó gồm một bình có thành xốp đựng đầy nước biểu hiện ảnh hưởng của các điều kiện vật lý lên tốc độ bay hơi từ bề mặt thành bình.



Hình 40.4. Sơ đồ mô tả một hấp thủy kế đơn giản (A) và bay hơi kế (B) dùng để so sánh tốc độ bay hơi và thoát hơi nước dưới các điều kiện bên ngoài khác nhau.

Thoát hơi nước biến đổi theo các điều kiện môi trường sau đây:

1. Độ ẩm tương đối

Tốc độ mất nước phụ thuộc vào sự chênh lệch về nồng độ các phân tử nước

trong các khoảng dưới lỗ khí và trong không khí bên ngoài. Độ ẩm tương đối cao làm giảm sự mất nước.

2. Gió và dòng không khí

Sự vận động của không khí làm tăng tốc độ mất nước khỏi lá do gió và dòng không khí mang đi khỏi các phân tử hơi nước, do đó làm giảm ẩm độ tương đối của không khí ở bề mặt lá.

3. Độ cao

Ở các nơi cao thì áp suất khí quyển giảm xuống và có thể làm tăng tốc độ thoát hơi nước.

4. Nhiệt độ

Các phân tử vận động nhanh hơn trong không khí ấm, từ đó tốc độ bay hơi nước và thoát hơi nước tăng lên.

5. Ánh sáng

Ánh sáng không có ảnh hưởng lên tốc độ bay hơi nước từ một bay hơi kế, nhưng đối với cây thì ánh sáng kích thích sự mở lỗ khí và do đó làm tăng thoát hơi nước, ảnh hưởng của ánh sáng và nhiệt độ là phức tạp, có liên quan với nhau và sẽ được thảo luận một cách chi tiết, ngắn gọn hơn.

6. Khả năng cung cấp nước của đất

Nếu đất cung cấp không đủ nước, thì lỗ khí đóng lại và thoát hơi nước giảm xuống.

Dòng nước và các chất dinh dưỡng hòa tan hướng lên trong các tế bào dẫn truyền của các xylem nhờ áp suất hút do thoát hơi nước tạo ra gọi là **dòng thoát hơi nước**. Lực kéo là hoàn toàn bị động, nghĩa là thoát hơi nước không cần ATP và không bị ảnh hưởng do các chất ức chế trao đổi chất.

Hiện nay người ta tin rằng **thuyết liên kết - căng** có thể giải thích cho lực kéo của thoát hơi nước, thậm chí đối với cây gỗ lớn. Các phân tử nước là phân cực, do đó hút lẫn nhau. Đó là **hiện tượng liên kết** của các phân tử nước với nhau. Lực liên kết phát sinh là đủ mạnh để cho phép nước được kéo với sức căng cho các khoảng cách lớn mà không làm đứt cột nước. Ngoài ra, các phân tử nước được hút vào thành của các ống mao quản nhờ lực mao dẫn để có thể nâng cột nước cao hơn. Do đó cần lưu ý các quan điểm sau đây:

- + Các ống mạch xylem cấu thành một loạt các ống liên tục mà mỗi ống nâng một cột nước xuất phát từ rễ hướng lên các gân lá.

- + Tính chất liên kết và dính bám của các phân tử nước bảo đảm rằng cột nước không bị đứt.

- + Cần sức kéo căng để nâng cột nước chống lại ảnh hưởng của trọng lực. Thoát hơi nước ở bề mặt lá tạo nên sức kéo.

Vị trí bay hơi nước là bề mặt phân giới giữa tế bào thịt lá của lá và khoảng không khí gian bào. Hơi nước từ bay hơi khuếch tán qua các khe hở giữa các tế

bào cho đến khi chúng tích lũy trong các khoảng trống dưới lỗ khí. Nếu lỗ khí mở ra, hơi nước khuếch tán ra khỏi bề mặt bay hơi đi vào khí quyển.

Sự bay hơi nước ở bề mặt tế bào thịt lá tạo nên sức căng trong ống mạch xylem theo cách sau đây. Khi nước rời khỏi thể nguyên sinh của một tế bào thịt lá thì hàm lượng chất hòa tan tế bào tương đối đậm đặc hơn và do đó thế nước của tế bào trở nên âm hơn. Sự mất nước cho phép tế bào hấp thụ nước trực tiếp từ tế bào lân cận (con đường hợp bào) hoặc nhờ thẩm thấu từ dịch gian bào (con đường vô bào). Trong cả hai trường hợp đều xác lập nên một gradien thế nước để tế bào rút nước từ các ống mạch của xylem của gân lá. Do đó tạo nên sức kéo căng truyền xuống thân đến rễ và dòng nước thâm nhập vào lá dọc theo dòng thoát hơi nước.

Đã có vô số bằng chứng thực nghiệm theo nhiều phương pháp cho thuyết liên kết - sức căng. Trong một thí nghiệm, người ta đã dùng bộ máy gọi là máy đo kích thước dạng cây (dendrograph) để đo đường kính cây gỗ. Đã phát hiện ra rằng trong ngày thì đường kính bé hơn, phản ánh áp suất giảm trong ống mạch xylem. Trong thí nghiệm khác, người ta đốt nóng dịch bào trong mô xylem và dùng cặp nhiệt theo dõi sự di chuyển hướng lên thân của nó. Đã phát hiện ra rằng tốc độ dẫn truyền trong các cành nhánh con bắt đầu vào buổi sáng trước khi xảy ra dẫn truyền nhanh trong thân chính. Chỉ có thể giải thích kết quả này nếu sự vận động hướng lên là kết quả của lực kéo phát sinh trong lá. Rõ ràng rằng có thể dùng thuyết liên kết - sức căng để giải thích cho cơ chế này chỉ khi cột nước trong mạch xylem không bị đứt đoạn. Một bọt khí xuất hiện bất kỳ đâu trong ống mạch xylem đều ngăn cản sự dẫn truyền nước. Thỉnh thoảng có thể xảy ra các hiện tượng đứt các cột nước, nhưng chắc rằng chúng có thể được phục hồi nhờ sự hoà tan các khí vào trong tế bào chất của tế bào xung quanh.

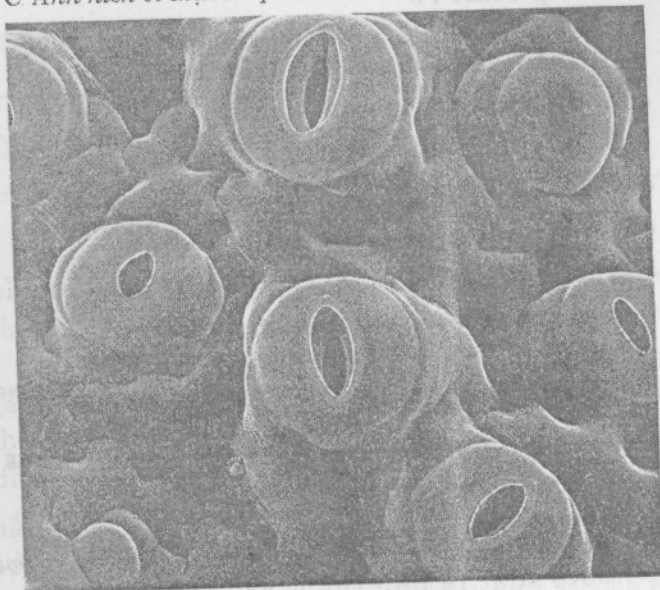
Điều tiết sự mất nước

Quá trình thoát hơi nước làm lãng phí rất nhiều nước. Song, cây điều tiết sự mất nước theo điều kiện bên ngoài và yêu cầu bên trong và do đó có thể điều chỉnh thẩm thấu đến mức độ nhất định. Điều đó đạt được chủ yếu nhờ sự **đóng và mở lỗ khí**. Do đó, sự thoát hơi nước liên quan với trao đổi khí, trao đổi khí cũng xảy ra thông qua lỗ khí.

Lỗ khí thường đóng ban đêm và mở ban ngày khi xảy ra quang hợp. Sự đóng mở lỗ khí là do những biến đổi về hình dạng của các **tế bào bảo vệ**. Sự biến đổi này lại phụ thuộc vào các biến đổi về thế nước, nhân tố quan trọng nhất tham gia trong cơ chế này là lượng khí cacbonic giảm xuống và ATP được tạo ra nhờ photphoril hóa quang hợp vòng (giải thích trong bài 11). Những biến đổi này có tác dụng hoạt hóa cơ chế bơm K^+ trong màng tế bào bảo vệ, dẫn đến hấp thụ lượng lớn ion K^+ từ các tế bào biểu bì xung quanh. Thế nước của tế bào trở nên âm hơn và nước hấp thụ nhờ thẩm thấu, làm cho tế bào bảo vệ trương, nó thay đổi hình dạng do vách tế bào giáp với lỗ khí rất dày và chịu được sức kéo căng, trong khi đó vách ở phía ngoài xa lỗ khí lại mỏng và dễ co giãn. Do đó khi tế bào bảo vệ có dạng trăng lưỡi liềm thì làm lỗ khí mở ra (hình 40.5A). Về đêm, hoạt

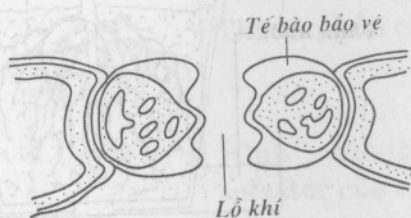
động hô hấp tích lũy khí cacbonic tế bào dùng hết ATP. Bơm K^+ không được hoạt hóa, tế bào bảo vệ mất ion K^+ và trở nên mất trương. Kết quả là chúng xẹp xuống, do đó, làm đóng lỗ khí (hình 40.5B). Dưới các điều kiện khô hạn, sự đóng lỗ khí có thể kéo theo sự tham gia của axit abscisic, nhưng người ta chưa hiểu chi tiết về cơ chế này. Ở cây sa mạc như các loài xương rồng, lỗ khí mở ban đêm và đóng ban ngày, thích nghi với điều kiện thiếu nước.

C Ảnh hiển vi điện tử quét các tế bào bảo vệ lỗ khí.



A. Lỗ khí mở

Lát cắt thẳng góc với bề mặt lá



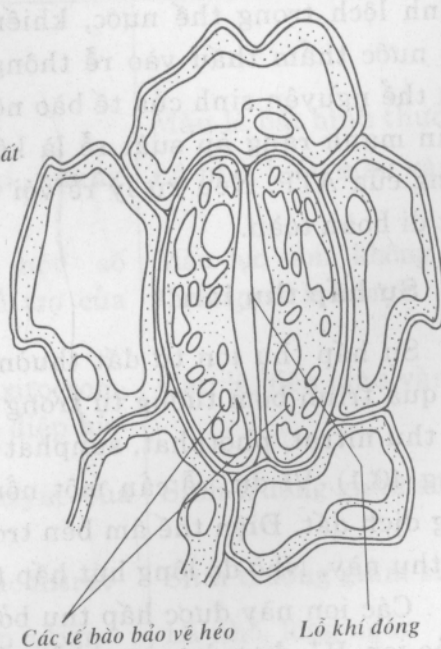
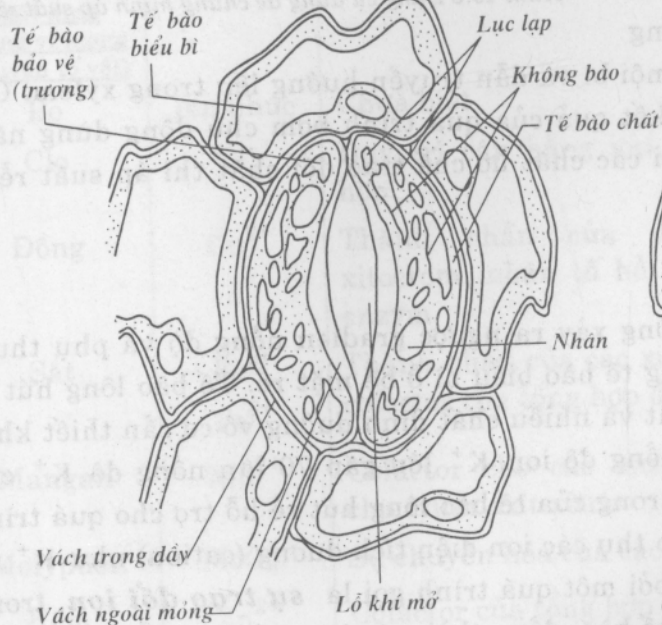
B. Lỗ khí đóng

Lát cắt thẳng góc với bề mặt lá



Nhìn lên bề mặt lá

Nhìn lên bề mặt lá

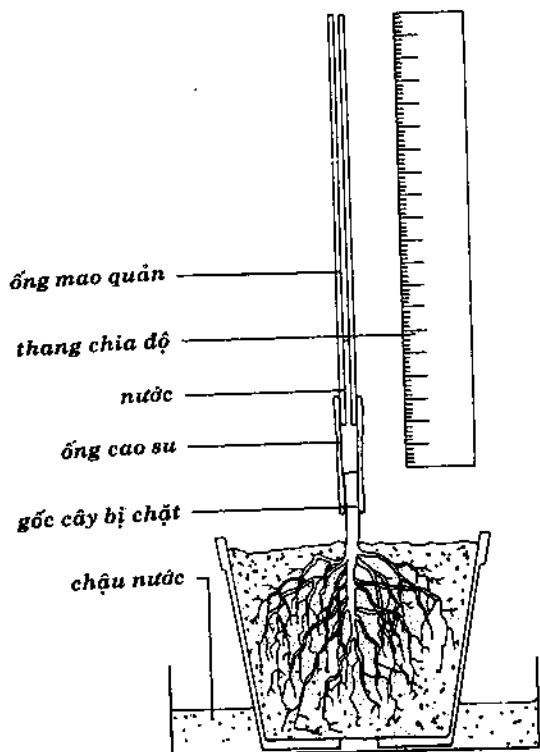


Hình 40.5. Hoạt động của tế bào bảo vệ trong việc mở và đóng lỗ khí.

Áp suất rễ

Nếu cắt thân ngay trên mặt đất, dưới tác động của áp suất, có thể thấy dịch bào ứa ra từ bề mặt cắt. Đó là áp suất rễ. Dùng dụng cụ như minh họa trong hình 40.6, có thể đo áp suất rễ. Ở cà chua, rễ tạo ra lực hướng lên tương đương với 8 atm, nhưng trong đa số thực vật, áp suất rễ nhỏ hơn nhiều, không quá 2 atm. Trong một số cây như thông, áp suất rễ không xuất hiện.

Áp suất rễ phụ thuộc vào quá trình bơm xảy ra ở nội bì của rễ giữa tế bào mô mềm của vỏ rễ và ống mạch xylem của mô mạch. Ở đây, nhiều loại ion từ vỏ rễ được bơm vào ống mạch xylem và chúng cũng bị ngăn chặn khỏi rò rỉ trở lại nhờ dải Caspary của tế bào nội bì. Do đó, đã xác lập một sự chênh lệch trong thế nước, khiến cho nước thẩm thấu vào rễ thông qua thể nguyên sinh của tế bào nội bì và dẫn truyền hướng lên trong xylem. Cần nhấn mạnh rằng áp suất rễ là kết quả của quá trình bơm chủ động dùng năng lượng của ATP. Nếu xử lý rễ với các chất ức chế trao đổi chất thì áp suất rễ sẽ mất đi hoàn toàn.



Hình 40.6 Dụng cụ dùng để chứng minh áp suất rễ.

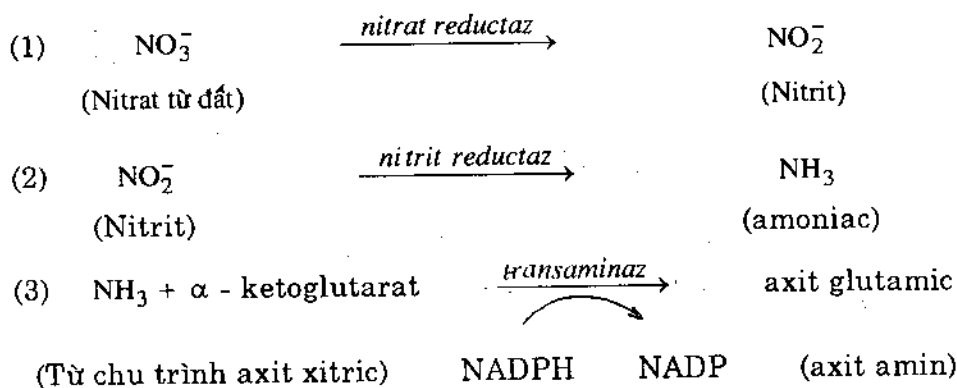
Sự hấp thụ ion

Sự hấp thụ ion từ đất thường xảy ra ngược gradien nồng độ và phụ thuộc vào quá trình bơm tương tự trong tế bào biểu bì ở bề mặt rễ. Tế bào lông hút rễ hấp thụ nitrat, photphat, sunphat và nhiều chất dinh dưỡng vô cơ cần thiết khác (bảng 40.1). Ví dụ, rễ cần một nồng độ ion K^+ lớn gấp 70 lần nồng độ K^+ của dung dịch đất. Điện thế âm bên trong của tế bào lông hút rễ hỗ trợ cho quá trình hấp thụ này. Nhờ đó lông hút hấp thụ các ion điện tích dương (cation) như K^+ và Ca^{2+} . Các ion này được hấp thụ bởi một quá trình gọi là **sự trao đổi ion**, trong đó các ion H^+ được bơm ra khỏi tế bào, đồng thời, các ion K^+ và Ca^{2+} được bơm vào tế bào.

**Bảng 40.1. CÁC ION ĐƯỢC HẤP THỤ TỪ ĐẤT VÀ
CHỨC NĂNG CỦA CHÚNG TRONG CÂY**

Nguyên tố	Ion được hấp thụ	Chức năng	Triệu chứng thiếu
<u>Chất dinh dưỡng đa lượng</u>			
Nitơ	NO_3^- NH_4^+	Thành phần của protein, axit nucleic	Cây sinh trưởng còi cọc, lá hóa màu vàng (chlorosis)
Kali	K^+	Cation nội bào chủ yếu gây biến đổi thể nước trong tế bào bảo vệ, cofactor của enzym	Sinh trưởng còi cọc, lá hóa màu vàng
Photpho	PO_4^{3-} H_2PO_4^-	Thành phần của axit nucleic, ATP, cần cho nở hoa, tạo quả, phát triển rễ	Lá nhỏ có màu lục sẫm, màu sắc của thân không bình thường, sinh trưởng rễ bị giảm sút.
Lưu huỳnh	SO_4^{2-}	Thành phần của protein	Lá non có màu vàng, sinh trưởng rễ bị giảm sút
Canxi	Ca^{2+}	Hình thành pectin giữa, cofactor của enzym	Lá nhỏ, chết các chồi đỉnh
Magiê	Mg^{2+}	Thành phần của diệp lục, cofactor của enzym	Lá biến màu vàng (chlorosis)
<u>Chất dinh dưỡng vi lượng (nguyên tố vết)</u>			
Bo	Ion phức	Chưa biết	Màu lá bất bình thường
Clo	Cl^-	Duy trì cân bằng ion, quang hợp	Lá nhỏ, biến màu vàng
Đồng	Cu^{2+}	Thành phần của một số xitocrom, nhân tố hỗ trợ của enzym	Màu lục sẫm, không bình thường của lá non
Sắt	Fe^{2+} Fe^{3+}	Thành phần của các xitocrom, cofactor của tổng hợp diệp lục	Gân lá biến màu vàng
Mangan	Mn^{2+}	Cofactor cho các enzym của chu trình axit xitric	Sinh trưởng giảm sút
Molybden	MoO_4^{2-}	Sự chuyển hóa của các nitrat	Sinh trưởng giảm sút
Kẽm	Zn^{2+}	Cofactor của tổng hợp auxin	Lá nhỏ, lông ngắn

Lông hút rễ hấp thụ các chất vô cơ, rồi dẫn truyền qua vỏ rễ vào khối hợp bào và về sau được bơm vào ống mạch xylem nhờ quá trình tương tự như khi phát sinh áp suất rễ. Đa số các ion hấp thụ được dẫn truyền trong xylem dưới dạng không biến đổi, nhưng một số ion bị biến đổi thành các chất khác. Ví dụ quan trọng là tế bào rễ lúc đầu nhanh chóng biến nitrat (NO_3^-) thành nitrit (NO_2^-) và về sau thành amoniac (NH_3) và axit amin. Các bước quan trọng trong quá trình là :



Enzym nitrat reductaz xúc tác cho giai đoạn đầu trong sự biến đổi của nitrat thành axit amin. Enzym này dùng nguyên tố vết molybden làm cofactor. Cần một lượng molybden rất nhỏ cho enzym này. Tuy nhiên, một số vùng đất như ở Úc thiếu molybden. Về sau, từ nitrit biến đổi thành amoniac và amoniac phản ứng với α -ketoglutarat - một chất trung gian của chu trình axit xitric thành axit amin glutamic. Nhờ các phản ứng chuyển amin chuyển các nhóm amin của axit glutamic để hình thành các axit amin khác. Axit amin được chuyển qua vỏ rễ và có thể được dẫn truyền hướng lên trong xylem đến lá và ở đó xảy ra quá trình tổng hợp protein.

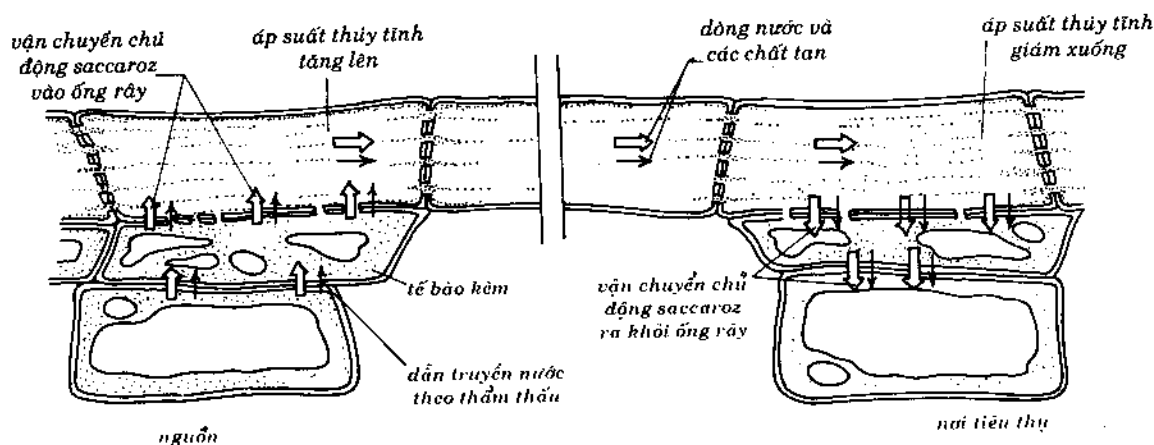
40.5. SỰ DẪN TRUYỀN CỦA ĐƯỜNG

Các sản phẩm của quang hợp được dẫn truyền dưới dạng đường hòa tan, chủ yếu là saccaroz. Chất này được dẫn truyền theo phloem từ vị trí tổng hợp hoặc dự trữ đến vùng hay cơ quan sử dụng nó. Bất kỳ vùng nào cung cấp nó được gọi là **vùng nguồn** trong khi đó vùng sử dụng là **vùng tiêu thụ**.

Lá của cây thường hoạt động như một vùng nguồn của đường, còn mô phân sinh và đang sinh trưởng hoạt động như một vùng tiêu thụ. Về mặt cấu trúc các mô dự trữ như hạt, thân hành hoặc củ có thể là một vùng tiêu thụ trong quá trình phát triển và một vùng nguồn khi được sử dụng. Hướng dẫn truyền thường là hướng xuống, nhưng phụ thuộc vào đòi hỏi theo mùa của các cấu trúc thực vật khác nhau.

Cơ chế giải thích dẫn truyền saccaroz là **giả thuyết dòng khối** (mass flow hypothesis). Theo thuyết này thì có hai vị trí dẫn truyền chủ động đường và đều

có sự tham gia của các tế bào kèm như trong hình 40.7. Ở vùng nguồn, saccaroz được hấp thụ chủ động nhờ các tế bào kèm của phloem và chuyển qua cầu sinh chất vào các ống rây lân cận. Ở vùng tiêu thụ, xảy ra quá trình ngược lại, nghĩa là tế bào kèm bơm chủ động đường ra ngoài đi vào các mô cần nó. Nhờ đó xác lập nên một gradien nồng độ đường dọc theo một ống rây từ vùng nguồn (nồng độ cao) đến nơi tiêu thụ (loãng hơn hay nồng độ thấp hơn).



Hình 40.7. Sơ đồ mô tả các nét cơ bản của giả thuyết dòng khối.

Nước được hấp thụ vào ống rây theo thẩm thấu ở vùng nguồn cuối nơi có nồng độ đường cao, và khi đường tích lũy thì xuất hiện một thế áp suất trong ống rây, gây nên sự vận động đường và nước hướng đến nơi tiêu thụ. Ở cuối vùng tiêu thụ nồng độ đường trong ống rây giảm xuống và nước đi vào các mô lân cận.

Một trong số các phản đối quan trọng đối với giả thuyết dòng khối là sự kiện các chất khác nhau được dẫn truyền trong phloem đôi khi đồng thời vận động theo hai hướng ngược nhau và với các tốc độ khác nhau.

40.6. NGHIÊN CỨU THỰC NGHIỆM VỀ DẪN TRUYỀN TRONG CÂY

Các chất đồng vị phóng xạ

Có thể xác định vị trí và tốc độ dẫn truyền các chất nào đó nhờ sử dụng các cơ chất của cây có đánh dấu đồng vị phóng xạ. Ví dụ, chất đồng vị phóng xạ photpho ^{32}P có thể tạo thành photphat trong dung dịch đất và cung cấp cho cây thí nghiệm. Có thể dùng ^{14}C đánh dấu CO_2 - một cơ chất phổ biến khác và cho lá cây hấp thụ khi bao kín chúng vào trong túi chất dẻo chứa $^{14}\text{CO}_2$.

Sau đó, có thể theo dõi con đường của các chất đánh dấu này bằng kỹ thuật **phóng xạ tự chụp** (autoradiography). Sau khi sấy khô và lên tiêu bản,

có thể đặt cây nguyên vẹn tiếp xúc với phim (dùng để chụp). X quang, từ đó cho hiện hình các vùng có hoạt độ phóng xạ cao nhất (hình 40.8).

Xen vào đó, có thể cho cây đông khô rồi cắt thành các lát tiêu bản nhỏ thích hợp để soi dưới kính hiển vi thường. Phủ các tiêu bản bằng nhũ tương nhạy ánh sáng và sau đó cho hiện hình các vùng có hoạt độ phóng xạ thành các vết đen, chứng minh sự định vị chính xác của các chất đánh dấu.



Hình 40.8. Kỹ thuật phóng xạ tự chụp như là phương pháp nghiên cứu sự dẫn truyền trong cây.

Rệp cây trong nghiên cứu phloem

Nhờ các phần phụ miệng gọi là kim hút (stylet), rệp cây hút đường của cây để dinh dưỡng. Các côn trùng này thường thâm nhập vào mô ngoài của lá hoặc thân bằng cách châm kim hút vào ống rây phloem... Áp suất thủy tĩnh bên trong ống rây đẩy dịch bào chứa đường vào ống tiêu hóa của rệp cây.

Cắt gai nhỏ của rệp cây, rồi dùng pipet con thu dịch bào ứa ra. Đó là nguyên liệu thích hợp cho việc phân tích hàm lượng chất tan của dịch bào trong ống rây. Nếu đường được đánh dấu chất có hoạt động phóng xạ thì có thể tính được tốc độ vận động bên trong ống rây nhờ sử dụng một số rệp cây ở các vị trí khác nhau dọc theo thân cây.

Như chúng ta đã thấy, sự vận động của nước, các chất dinh dưỡng vô cơ và đường trong cây phụ thuộc vào nhiều cơ chế dẫn truyền bị động và chủ động. Mặc dù các mô khác nhau được chuyên hóa theo các phương thức rất khác nhau, nhưng điều quan trọng là cần nhớ rằng các chất chúng mang thường có chức năng liên quan với nhau. Ví dụ, các phân tử đường saccaroz do quang hợp tạo ra trong lá có thể được dẫn truyền trong ống rây phloem đến rễ. Trong rễ, saccaroz cung cấp glucoz cho hô hấp và các chất trung gian cho tổng hợp các axit amin. Các axit amin được mang hướng lên trong xylem và về sau có thể được sử dụng để tổng hợp protein mới trong tế bào đang phân hóa ở đỉnh chồi.

Như vậy, các cơ chế được trình bày trong bài này tạo nên một hệ thống tuần hoàn thống nhất để đảm bảo cho tất cả các bộ phận của cây sẽ nhận được các chất chúng yêu cầu.

41. CÁC PHẢN ỨNG CỦA THỰC VẬT VÀ TÁC ĐỘNG CỦA CÁC HOOCMON THỰC VẬT

Mục tiêu:

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Định nghĩa tính hướng.
- Nêu lên một số bằng chứng thực nghiệm về sự điều tiết tính hướng quang của hoocmon trong bao lá mầm.
- Mô tả vai trò của auxin trong hướng quang dương ở chồi cây.
- Trình bày tính hướng quang âm ở rễ.
- Mô tả tính hướng địa trong rễ và chồi và nói rõ vai trò giả định của axit abscisic và tế bào thăng bằng (statocytes).
- Mô tả ngắn gọn về tính trội đỉnh.
- Lập danh mục về chức năng của các hoocmon sau đây: gibberellin, xitokinin, axit abscisic, etylen.
- Định nghĩa quang chu kỳ và phân biệt giữa cây ngày ngắn, cây ngày dài và cây trung tính ngày.
- Nói rõ vai trò của phototropin trong phản ứng nở hoa.
- Hãy nói về "chất ra hoa" (florigen) và sự điều tiết ra hoa của hoocmon.
- Định nghĩa và nêu các ví dụ về mỗi hiện tượng sau đây: sự vận động ứng động, tính ứng động đêm, tính ứng động ánh sáng (tính quang ứng động), tính ứng động va chạm, tính ứng động nhiệt.
- Nêu một số ứng dụng kinh tế của hoocmon thực vật.

41.1. MỞ ĐẦU

Thực vật là đa bào và tự dưỡng, nghĩa là nhờ quang hợp chúng tạo ra thức ăn cho riêng mình. Dạng sống này chỉ kéo theo các phản ứng đơn giản với những biến đổi trong môi trường. Thực vật không tự vận động từ nơi này đến nơi khác và không có hệ cơ hay hệ thần kinh. Tuy nhiên, chúng có thể phát hiện và phản ứng thích hợp với các tác nhân kích thích như ánh sáng, trọng lực, hóa chất, các biến đổi về nhiệt độ và sự tiếp xúc.

Phản ứng phổ biến nhất là sự vận động sinh trưởng tương đối chậm gọi là **tính hướng kích thích** (tropisms). Phản ứng hướng kích thích định hướng đến hay quay đi khỏi một tác nhân kích thích đặc biệt nào đó. Chúng được điều tiết nhờ hoạt động của hoocmon thực vật. Vận động ứng động là hình thức vận động của các bộ phận cây mà không hướng theo bất kỳ hướng nào của tác nhân kích thích. Đó là các hình thức vận động sinh trưởng và nhiều phản ứng nhanh do sự biến đổi về thể nước của các tế bào chuyên hóa gây ra.

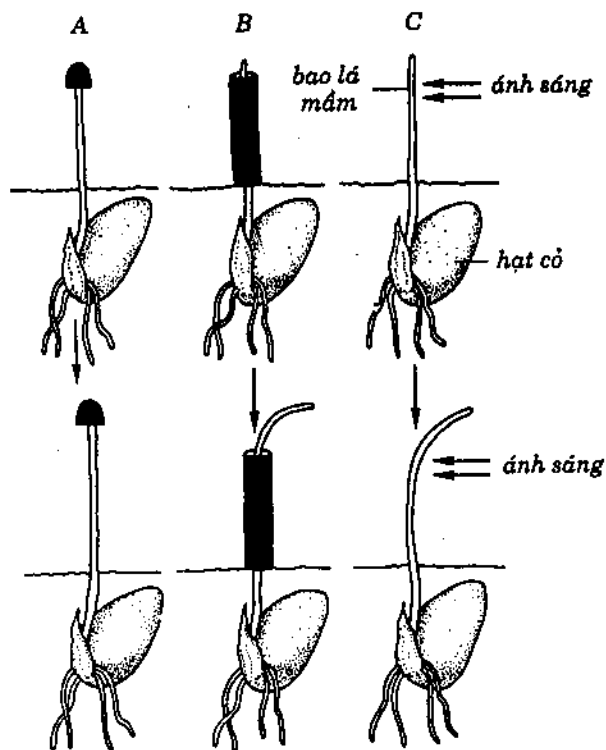
Bài này trình bày các hình thức phản ứng quan trọng nhất của cây và xem xét sự tương tác của hoocmon thực vật trong việc điều chỉnh các quá trình sinh trưởng, sự ngủ, nảy mầm, rụng lá và ra hoa.

41.2. TÍNH HƯỚNG KÍCH THÍCH

Tính hướng quang dương trong chồi cây

Chồi cây thường sinh trưởng hướng đến ánh sáng. Đó là tính hướng quang dương. Ngay từ 1880, Saclơ Đacuyn (Charles Darwin) và con trai ông Francis đã nghiên cứu phản ứng này ở các mầm cỏ sinh trưởng trong các điều kiện khác nhau như trong hình 41.1 đã trình bày.

Trước khi giải thích các kết quả này, điều quan trọng là cần thấy rằng cỏ thuộc nhóm thực vật có hoa gọi là cây Một lá mầm. Do vậy, mầm cỏ có một cấu trúc rất khác với cây Đậu răng ngựa và cây Hai lá mầm khác. Đặc biệt, phần đầu của chồi bắt nguồn từ hạt nảy một mầm là một bó lá quấn chặt có bao bảo vệ được gọi là bao lá mầm (coleoptile) (hình 41.2). Mô phân sinh (đảm nhận chức năng hình thành các tế bào mới cần cho sinh trưởng) không nằm gần đỉnh của bao lá mầm mà nằm gần



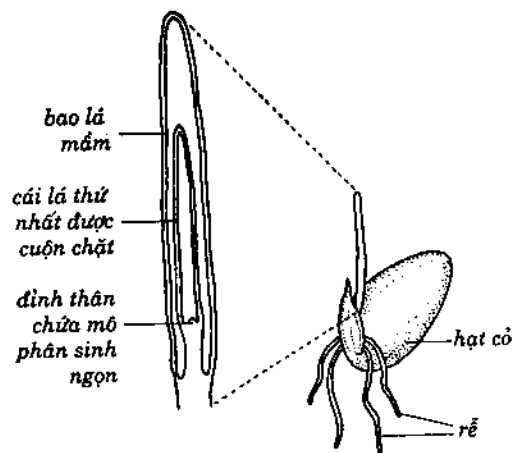
Hình 41.1. Thí nghiệm của Đacuyn để phát hiện bộ phận phản ứng với ánh sáng của bao lá mầm.

gốc bao lá mầm, như trong lá của tất cả các cây Một lá mầm. Lúc nảy mầm, mô phân sinh đỉnh ở chóp của thân nằm sâu bên trong bao lá mầm, ngay cạnh hạt.

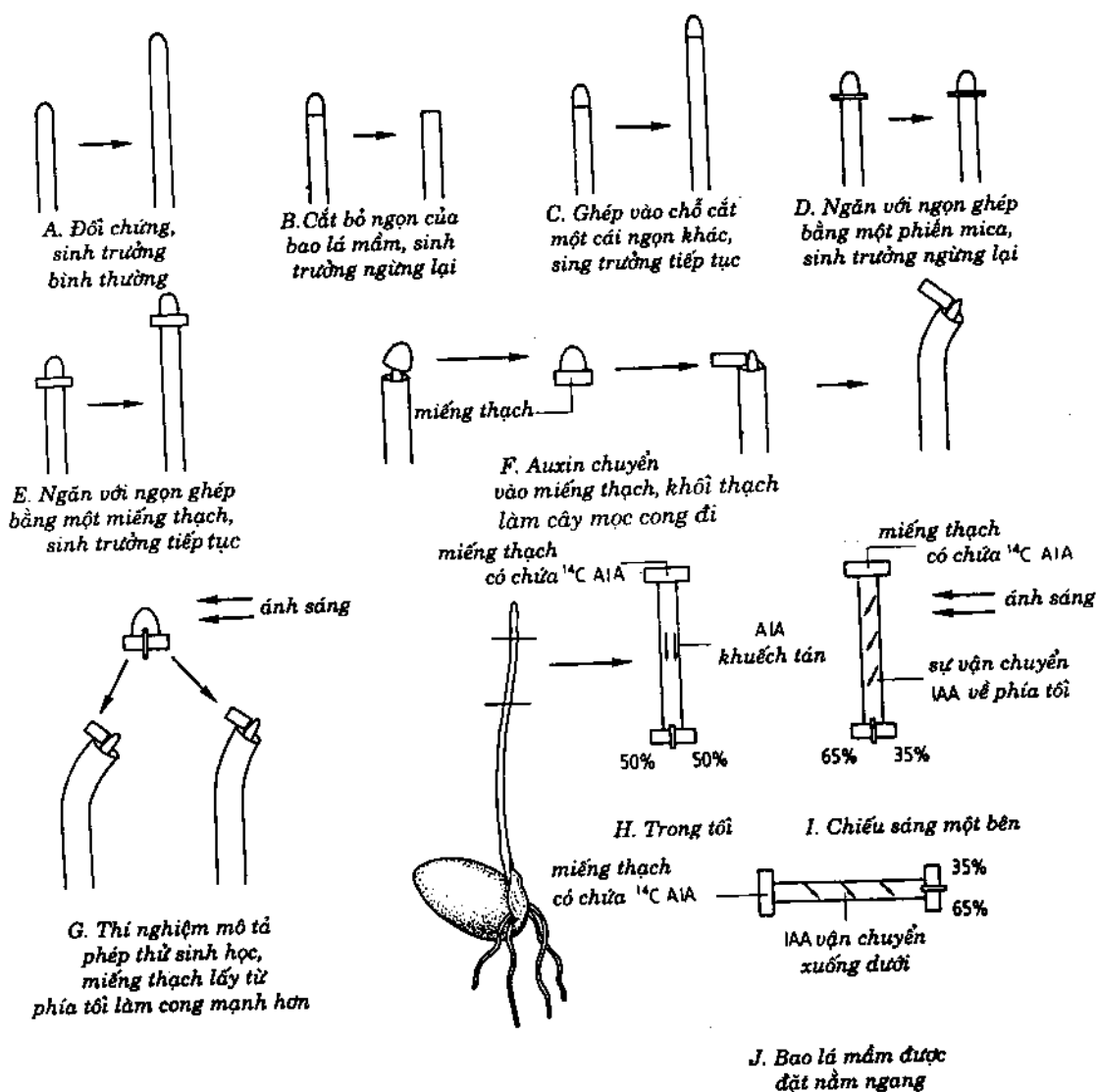
Điều mà Đacuyn phát hiện ra là đỉnh của bao lá mầm là bộ phận mẫn cảm với ánh sáng. Che tối vùng tế bào phân chia gần gốc bao lá mầm thì không gây ảnh hưởng gì (hình 41.1B) trong khi che tối đỉnh mầm thì ngăn cản phản ứng hướng quang (hình 41.1A). Về sau các nhà nghiên cứu kết luận rằng phản ứng hướng quang là do sự kéo dài tế bào chứ không phải do phân chia tế bào, và các tế bào gần chóp tạo ra một chất hóa học mà gây nên sự kéo dài các tế bào khác ở phần dưới của bao lá mầm.

Hình 41.3 trình bày một số bằng chứng thực nghiệm cho các kết luận vừa nêu trên. Khi loại bỏ đỉnh bao lá mầm thì sinh trưởng dừng lại (hình 41.3B). Song nếu đặt đỉnh cắt trở lại, sinh trưởng được phục hồi và tiếp tục (hình 41.3C). Lồng một tấm mica nhỏ, mỏng, không thấm nước và chất tan, thì cản trở phản ứng sinh trưởng (hình 41.3D), nhưng nếu đặt một khối thạch aga (có thể cho nước và chất hòa tan khuếch tán qua) thì cho phép tế bào tiếp tục kéo dài (hình 41.3E). Trong các thí nghiệm khác, người ta đã phát hiện ra rằng một chất kích thích sinh trưởng có thể được chuyển đến khối aga nhỏ và nếu đặt nó bất đối xứng ở đỉnh thì tạo ra sự uốn cong của bao lá mầm (hình 41.3F). Chất kích thích sinh trưởng gây uốn cong là hoocmon thực vật đầu tiên được biết và gọi là **auxin** (theo từ Hi Lạp *auxein* là sinh trưởng, mọc ra).

Cuối cùng người ta đã tách riêng, chứng minh tính chất hóa học của auxin và xác nhận nó là axit indolaxetic (AIA). Mức độ uốn cong trong thí nghiệm của hình 41.3F được coi là một phép thử sinh học rất nhạy để phát hiện sự có mặt của axit indolaxetic và được dùng để đánh giá lượng auxin tương đối trong khối aga từ bao lá mầm qua các điều kiện thí nghiệm khác nhau. Ví dụ, người ta cho rằng hai khối aga tách bằng một tấm mica mỏng thì thu nhận lượng auxin khác nhau nếu đặt dưới bao lá mầm được chiếu sáng từ một phía. Khối aga từ phía tối chứa nhiều auxin hơn và tạo ra độ uốn cong nhiều hơn so với khối aga từ phía chiếu sáng (hình 41.3G).



Hình 41.2. Cấu trúc của cây non Một lá mầm (mầm cỏ).



Hình 41.3. Các thí nghiệm nghiên cứu tính hướng kích thích ở bao lá mầm yến mạch.

Do đó, tính hướng quang là kết quả của sự phân bố auxin không đều trong bao lá mầm, làm tăng sự kéo dài tế bào bên phía bị che tối.

Lúc đầu, người ta cho rằng ánh sáng làm phân giải auxin nhưng gần đây hơn đã chứng minh rằng auxin được dẫn truyền một cách chủ động đến phía bị che tối. Hãy xem xét các thí nghiệm được minh họa trong các hình 41.3H, I và J. Trong mỗi trường hợp, đặt một đầu của đoạn bao lá mầm tiếp xúc với một khối aga chứa axit indolaxetic đánh dấu với cacbon đồng vị phóng xạ ^{14}C . Ở một đầu khác là hai khối aga tách riêng bằng tấm mica. Ở đoạn bao lá mầm thẳng đứng đặt trong tối, lượng axit indolaxetic đánh dấu trong hai khối aga là bằng nhau

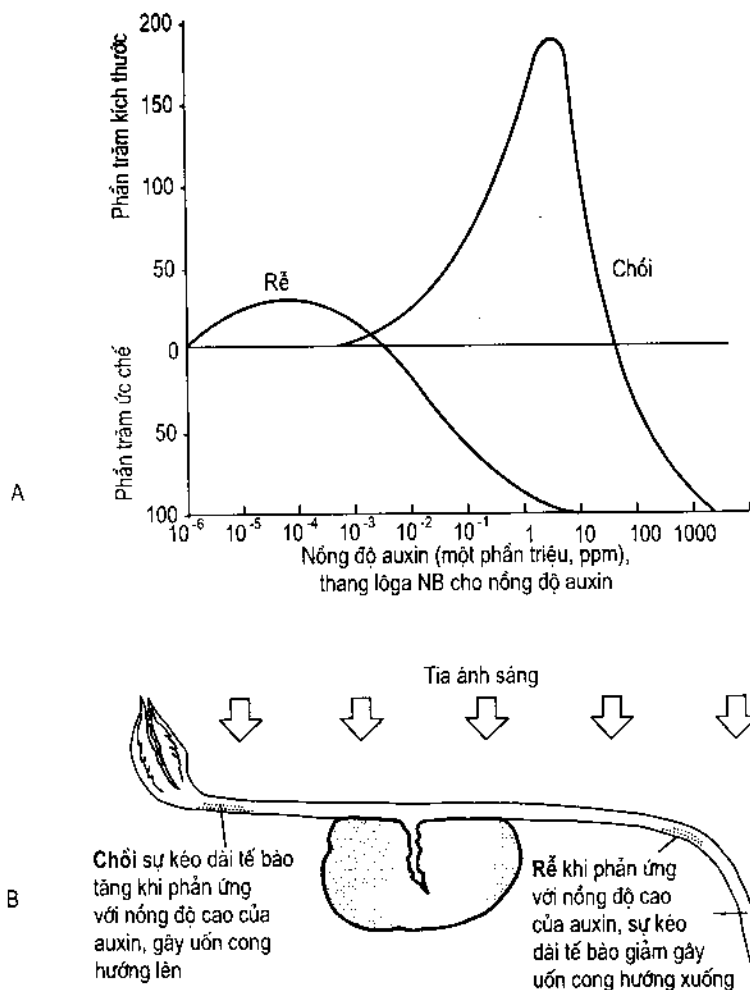
(hình 41.3H), nhưng trong bao lá mầm được chiếu sáng từ một phía (hình 41.3I) hoặc trong đoạn bao lá mầm đặt ở vị trí nằm ngang (hình 41.3J) thì auxin được dẫn truyền từ phía này của bao lá mầm đến phía kia và phân bố không đều giữa hai khối aga. Nhiều phép đo về tổng lượng hoạt tính phóng xạ trong các khối chứng tỏ rằng auxin không bị ánh sáng phân hủy.

Mặc dù một số chất tổng hợp có tác dụng tương tự, nhưng rõ ràng axit indolaxetic là auxin tồn tại tự nhiên duy nhất và có mặt trong nhiều loài khác nhau. AIA được tổng hợp từ axit amin tryptophan trong các mô có hoạt động trao đổi chất mạnh mẽ như mô phân sinh đỉnh của phần lớn chồi cây và thường dẫn truyền hướng xuống trong thân. Axit indolaxetic kích thích sự phóng các ion H^+ vào vách tế bào, làm giảm pH và tạo ra điều kiện thích hợp cho hoạt động của enzym tác dụng vào các liên kết ngang giữa các phân tử xelluloz lân cận. Kết quả là nối lỏng và làm chùng vách tế bào, cho phép thể nguyên sinh phía trong hấp thụ nước thẩm thấu, làm tế bào căng và dài ra. Tuy nhiên, vẫn chưa biết rõ ràng tác nhân kích thích ánh sáng liên kết chính xác như thế nào với cơ chế dẫn truyền để tạo nên sự phân bố auxin không đều và gây ra sự uốn cong sinh trưởng. Song, có khả năng rằng các phân tử sắc tố cảm quang tập trung trong các tế bào nằm sát cạnh đỉnh của phần lớn chồi cây có tham gia vào cơ chế này.

Tính hướng quang âm trong rễ

Trong khi các chồi cây có phản ứng hướng quang dương thì rễ thường có tính hướng quang âm và có khuynh hướng quay đi khỏi nguồn sáng. Các nghiên cứu tác động vào rễ và chồi cây các nồng độ auxin khác nhau (hình 41.4A) đã phát hiện ra vai trò của auxin trong phản ứng hướng kích thích. Chúng ta có thể thấy rằng nồng độ auxin thấp kích thích sự kéo dài tế bào trong rễ nhưng không tác động lên chồi. Ngược lại, nồng độ auxin cao hơn, kích thích chồi sinh trưởng nhưng ức chế sự kéo dài trong rễ. Dựa vào kết quả này, người ta giả định rằng tính hướng quang âm bắt nguồn từ sự phân bố lại auxin đến phần rễ bị che tối, giống như trong chồi cây, nhưng tác động của auxin có khác (hình 41.4B).

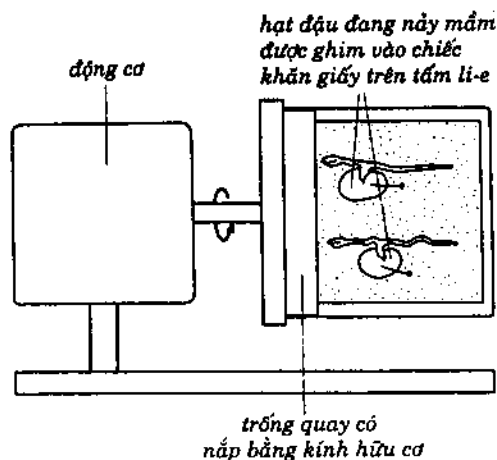
Ở chồi, nồng độ cao của auxin làm tế bào kéo dài và uốn cong hướng lên trong khi đó, ở rễ thì nồng độ cao của auxin đã ức chế kéo dài, do đó làm uốn cong hướng xuống.



Hình 41.4. Ảnh hưởng của auxin lên sự kéo dài tế bào trong rễ và chồi.

Tính hướng đất

Tính hướng đất là sự vận động sinh trưởng theo hướng được xác định bằng trọng lực. Chồi cây sinh trưởng thẳng hướng lên và được coi là hướng đất âm, trong khi đó rễ sinh trưởng hướng xuống và có tính hướng đất dương. Có thể dễ dàng chứng minh tầm quan trọng của trọng lực trong phản ứng hướng đất của rễ mầm trong cây đậu răng ngựa non nhờ đặt cây non trong trống quay chậm hay gọi là máy hồi chuyển (klinostat) như đã minh họa trong hình 41.5. Xử lý này làm

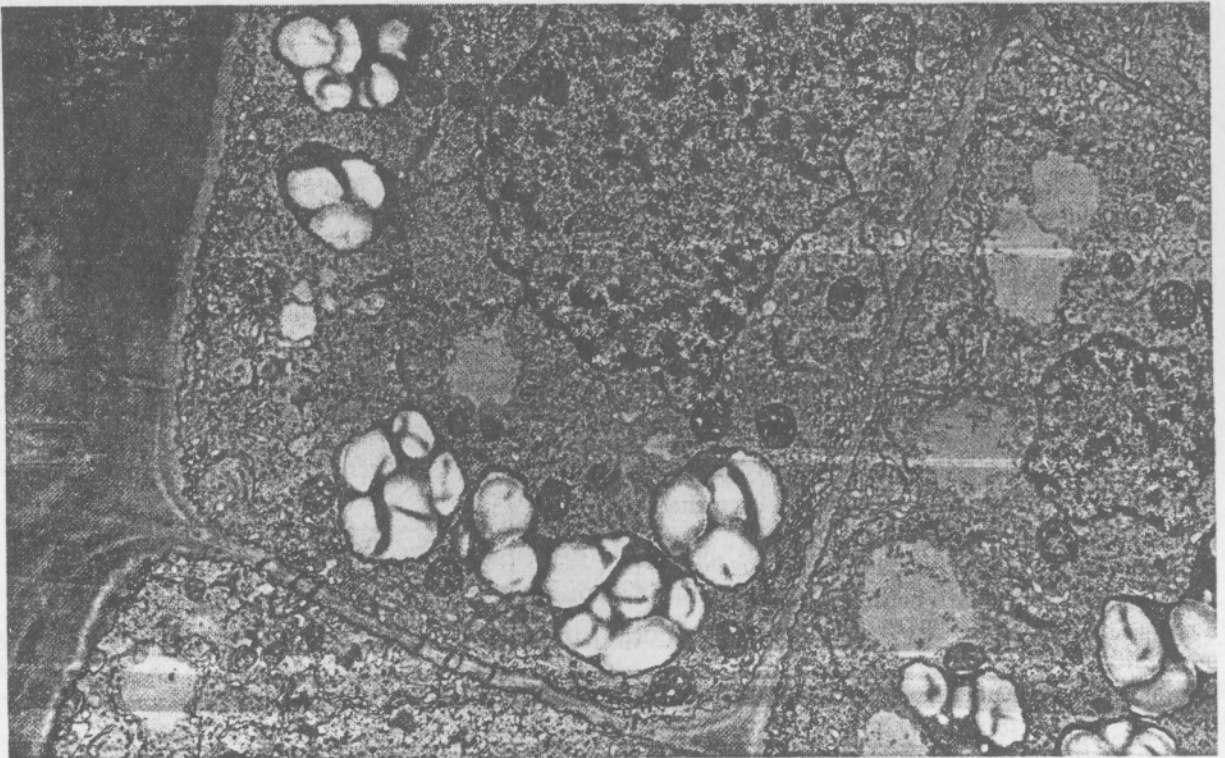


Hình 41.5. Máy trọng lực nhân tạo (máy hồi chuyển).

cho tất cả các bộ phận của cây non chịu kích thích tương đương với kích thích của trọng lực và kết quả là rễ mầm vẫn tiếp tục sinh trưởng nằm ngang.

Trong nhiều năm, người ta cho rằng tính hướng đất là do sự phân bố lại của auxin theo phương thức như tính hướng quang. Quan niệm này vẫn coi là cách giải thích đúng cho tính hướng đất âm trong chồi cây và có bằng chứng tốt cho sự vận động của auxin đến lá mầm khi phản ứng với trọng lực (hình 41.3J). Song, auxin hầu như không có vai trò đối với tính hướng đất dương của rễ. Người ta cho rằng, một hoocmon khác - axit apixic (AAB) mà tích lũy ở phía dưới của rễ, là hoocmon có tác dụng ức chế sự kéo dài, trong khi tế bào ở vùng trên vẫn tiếp tục sinh trưởng làm cho rễ uốn cong hướng xuống.

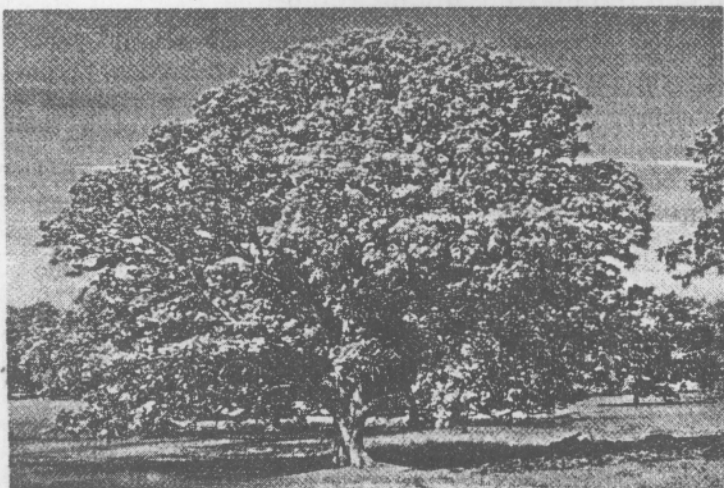
Có thể **lạp tạo bột** (amyloplast) chứa hạt tinh bột, tham gia vào cơ chế phát hiện trọng lực ở rễ và chồi cây. Lạp tạo bột có mật độ hạt tinh bột lớn hơn so với tế bào chất và dưới ảnh hưởng của trọng lực thì lạp tạo bột lắng xuống, sát với màng ở đáy tế bào (hình 41.6). Sự có mặt của lạp tạo bột có tác dụng khởi động sự dẫn truyền auxin và axit apixic qua màng. Hoạt động tương tự của nhiều tế bào kiểu này gây nên sự phân bố lại của các hoocmon vừa nêu đến vùng thấp nhất của rễ hoặc chồi. Do đó, các tế bào chứa lạp tạo bột có tính chuyên hóa như là máy phát hiện trọng lực gọi là **tế bào thăng bằng** có mặt trong tất cả các cơ quan thực vật có khả năng phản ứng với trọng lực.



Hình 41.6. Ảnh hiển vi điện tử cho thấy lạp tạo bột trong các tế bào rễ.

Tính trội đỉnh

Trong phần lớn thực vật, đỉnh sinh trưởng của thân ức chế sự sinh trưởng của các mầm bên và làm chậm sự phát triển của các cành bên. Ảnh hưởng này được gọi là tính trội đỉnh và có liên quan với sự hình thành của auxin ở mô phân sinh đỉnh bên trong mầm đỉnh. Đôi khi, sự ức chế do mầm đỉnh tạo ra là yếu ớt làm cho cây có kiểu phân cành rộng (hình 41.7A). Trong loài khác, mầm đỉnh có một ảnh hưởng ức chế mạnh và cây có hình dạng cao và ít cành bên (hình 41.7B).



Hình 41.7. Các kiểu sinh trưởng trong cây gỗ với các mức trội đỉnh khác nhau.

Người ta vẫn chưa hiểu rõ về cơ chế tính trội đỉnh. Có thể lặp lại ảnh hưởng của mầm đỉnh nhờ thay thế mầm đỉnh bằng auxin có mặt trong kem mỡ lông cừu, nhưng rõ ràng rằng các hoocmon khác của cây như axit apixic và xitokinin cũng đóng vai trò nhất định. Trong một số nghiên cứu, người ta đã tìm thấy rằng auxin chỉ có tác dụng ức chế sinh trưởng nếu mầm bên chưa bắt đầu sinh trưởng. Khi mầm bên đã nhú ra thì việc dùng auxin ở đỉnh không kìm hãm sự phát triển của chúng.

41.3. CÁC HOOCMON THỰC VẬT

Mục 41.1 và 41.2 trình bày các loại hoocmon chủ yếu của thực vật và chức năng của chúng. Phần này mô tả các nhóm hoocmon khác nhau và các tương tác mà tạo nên các phản ứng riêng biệt của thực vật.

1. Gibberellin

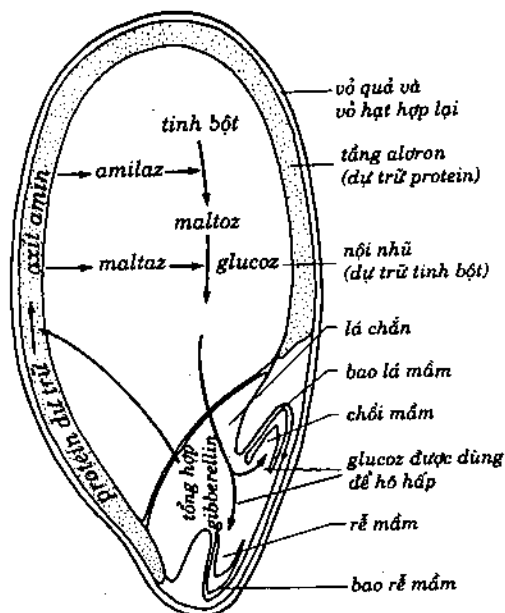
Được tách riêng lần đầu tiên từ nấm ký sinh *Gibberella fujikuroi* gây bệnh hại lúa. Cây mạ bị nhiễm bệnh có dạng rất cao, nhưng thân lại yếu ớt. Dịch chiết của nấm gây bệnh có chứa nhiều chất mà một trong đó

là **axit gibberellic**. Phân tích mô thực vật bằng phương pháp tương tự, cho thấy có một lượng nhỏ axit gibberellic và hợp chất có liên quan, từ đó dẫn đến phát hiện vai trò của chúng như là hoocmon thực vật. Người ta đã xác định được hơn 50 gibberellic khác tồn tại trong tự nhiên.

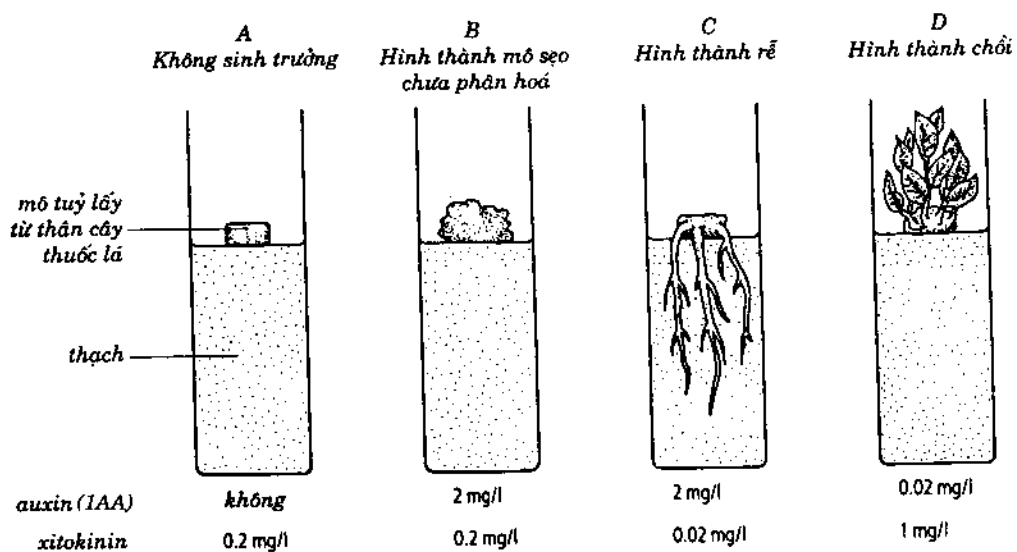
Các gibberellin kích thích tế bào thân cây kéo dài, nhưng chúng lại vắng mặt trong một số giống cây lùn. Chúng cũng tham gia trong sinh trưởng lá, phát triển quả, nảy mầm và ra hoa. Ở hạt đại mạch đang nảy mầm, phôi cây tạo ra gibberellin và kích thích tổng hợp các enzym amilaz, nhờ đó huy động các chất dinh dưỡng dự trữ trong các giai đoạn nảy mầm ban đầu (hình 41.8).

2. Xitokinin

Xitokinin liên quan về mặt hóa học với bazơ hữu cơ adenin của axit nucleic và ATP. Chúng tương tác với auxin kích thích tế bào phân chia trong mô phân sinh đỉnh và sự phân hóa của mô cây. Ví dụ, phụ thuộc vào hàm lượng tương đối của auxin và xitokinin, thì một mảnh nhỏ mô lõi thân thuốc lá có thể được kích thích để tạo nên một khối tế bào chưa phân hóa gọi là mô sẹo (callus) (so sánh với hình 41.9). Nói cách khác, tùy thuộc vào nồng độ của auxin và xitokinin mà có thể phát triển rễ hay chồi cây. Còn chưa biết auxin và xitokinin có vai trò gì về quá trình phân hóa trong cây. Người ta cũng tìm thấy rằng xitokinin kìm hãm quá trình hóa già và sự rụng lá.



Hình 41.8. Vai trò của gibberellin trong nảy mầm hạt đại mạch.



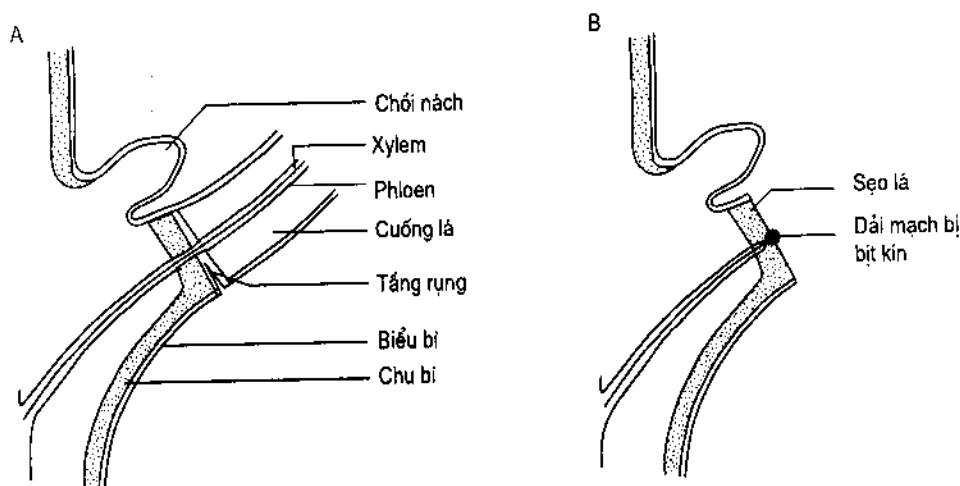
Hình 41.9. Auxin, xitokinin và sự phân hóa.

Bảng 41.1. TÓM TẮT CÁC HOOCMON THỰC VẬT

Nhóm hoocmon	Nơi sản sinh	Cơ quan chịu tác động	Tác động
Các Auxin: axit indolaxetic 2, 4-D (chất tổng hợp)	Tế bào đang phân chia trong mô phân sinh đỉnh và lá, được vận chuyển khỏi đỉnh chồi	Đỉnh chồi và thân Mầm bên Tăng phát sinh mạch Lá Quả Hạt Vết thương	Làm giảm phân chia tế bào Làm tăng kéo dài tế bào Ức chế sinh trưởng (Tĩnh trệ đỉnh) Kích thích sinh trưởng thứ cấp Ức chế sự rụng lá Kích thích sự phát triển Ức chế quả rụng Không ảnh hưởng lên trạng thái ngủ Phân hóa tế bào Sinh trưởng rễ phụ
Các Gibberellin: (axit gibberellic)	Lục lạp, phôi, hạt, chóp rễ, được vận chuyển khỏi lá non	Mô phân sinh Thân Quả Hạt	Làm tăng sự phân chia tế bào Làm tăng sự kéo dài Kích thích sự phát triển Khởi đầu sự nảy mầm
Các Xitokinin:	Tế bào đang phân chia trong rễ, hạt, quả, được vận chuyển khỏi rễ	Mô phân sinh Mầm bên Lá Quả	Làm tăng phân chia tế bào Làm giảm kéo dài tế bào Kích thích sự phát triển Làm chậm sự hóa già Kích thích sự phát triển
Axit abscisic	Lá, đặc biệt ở lá hóa già, thân, quả, hạt	Rễ Chồi ngọn và chồi bên Lá Quả Lỗ khí	Làm giảm kéo dài tế bào Gây ra trạng thái ngủ Kích thích sự rụng lá Kích thích sự rụng quả Kích thích đóng lỗ khí trong điều kiện khô hạn
Etylen	Phần lớn các cơ quan của cây	Quả	Kích thích sự chín

3. Axit apxixic

Nhiều dẫn liệu đã nêu hoạt động của axit apxixic trong phản ứng hướng đất và vai trò có thể có trong việc điều tiết đóng lỗ khí. Axit apxixic kìm hãm hoạt động của auxin, gibberellin và xitokinin, từ đó ức chế sự sinh trưởng. Về mùa thu, axit apxixic được tạo ra trong lá trưởng thành của một số cây rụng lá và tập trung vào các chồi mầm gây biệt hóa ra các vảy chồi, dẫn đến trạng thái ngủ của chồi. Chồi ngủ cho đến mùa xuân, khi nồng độ gibberellin và xitokinin tăng lên kích thích quá trình sinh trưởng. Axit apxixic có vai trò ức chế tương tự trong một số hạt ngủ.



Hình 41.10. Sự rụng lá.

Người ta vẫn chưa hiểu đầy đủ về vai trò thực sự của axit apxixic trong quá trình rụng lá. Hình 41.10 minh họa quá trình này. Người ta quan niệm rằng các chất dinh dưỡng có ích được hấp thụ lại từ lá và được dẫn truyền đến các phần khác của cây. Ở gốc của cuống lá hình thành tầng rụng mỏng và tầng bảo vệ của mô bản bịt kín vết khía (vết bấm) tạo nên một sẹo lá. Sự rụng lá làm giảm đáng kể sự thoát hơi nước và là sự thích nghi quan trọng để làm giảm sự mất nước trong mùa đông. Dùng trực tiếp axit apxixic nồng độ cao cho lá có thể gây nên sự rụng lá nhưng có thể giải thích điều này là do ảnh hưởng ức chế của axit apxixic đối với auxin và xitokinin. Sự hình thành auxin thường làm giảm sự hóa già của lá và sự giảm đó chính là một nhân tố chủ yếu trong việc điều chỉnh đúng nhịp thời gian rụng lá. Cho một ít mỡ lông cừu chứa auxin vào phiến lá hóa già thì kìm hãm hay ngăn chặn sự rụng của cuống lá.

4. Etylen

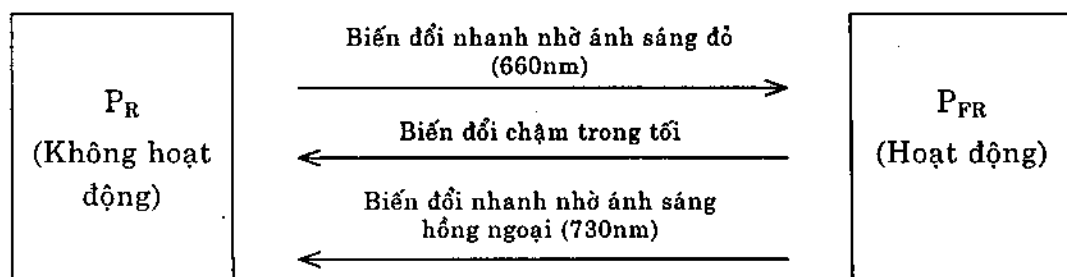
Etylen là ví dụ duy nhất về một hoocmon ở trạng thái khí (khí etylen). Nó được tạo ra ở quả trong các giai đoạn chín đầu tiên và có tác dụng kích thích sự chín quả về sau.

41.4. QUANG CHU KỲ VÀ PHITOCROM

Hoạt động theo mùa trong cây như sự nở hoa, phát triển quả và trạng thái nghỉ. Trong phần lớn thực vật, các hoạt động này được điều chỉnh đúng nhịp với thời gian thích hợp nhất của năm, ví dụ khi có nhiều côn trùng thụ phấn hoặc khi điều kiện thích hợp cho hạt phát tán. Thông thường, thì tác nhân kích thích môi trường quan trọng nhất khởi đầu sự biến đổi trong phát triển là quang chu kỳ kết hợp với một mùa nào đó, nghĩa là số giờ của ánh sáng ngày trong chu kỳ 24 giờ. Phản ứng với ảnh hưởng bởi các biến đổi trong quang chu kỳ gọi là *hiện tượng quang chu kỳ* (photoperiodism).

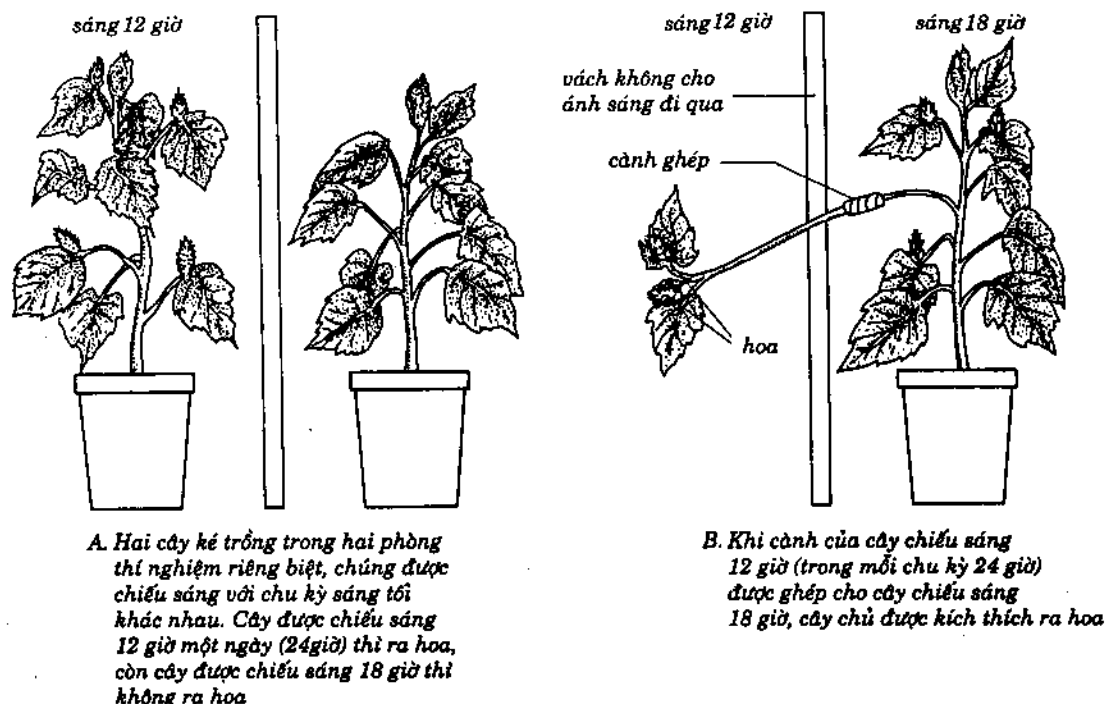
Trong nhiều loài, nở hoa là phản ứng quang chu kỳ. Cây ngày ngắn như hoa cúc, khoai tây và đậu tây nở hoa khi quang chu kỳ nhỏ hơn giá trị tới hạn, nghĩa là sự nở hoa bị cản trở nếu chiếu sáng quá số giờ sáng quy định. *Cây ngày ngắn* thường nở hoa vào đầu mùa xuân, cuối mùa hè hoặc đầu thu. Nhóm thứ hai gọi là cây ngày dài, sự nở hoa sẽ không xảy ra cho đến khi quang chu kỳ vượt quá giá trị ngưỡng, sao cho chúng có khuynh hướng nở hoa khi giờ ánh sáng tăng lên hướng đến mùa hè. Ví dụ về *cây ngày dài*, bao gồm cỏ ba lá, ngô, hoa layon và rau bina. Quang chu kỳ không phải là nhân tố duy nhất quyết định sự nở hoa của cây ngày ngắn và cây ngày dài. Điều quan trọng cần hiểu rõ rằng các nhân tố như nhiệt độ, ẩm độ và chất dinh dưỡng thích hợp trong đất cũng có vai trò nhất định. Ở cây ngày trung tính thì quang chu kỳ là không quan trọng, còn các nhân tố khác biến thành tác động bên ngoài chủ yếu có ảnh hưởng lên thời gian nở hoa. Nhiều cây nhiệt đới và một số loài ôn đới như cây bồ công anh, hướng dương và cà chua là *cây ngày trung tính*.

Sự đo quang chu kỳ ở cây ngày ngắn và cây ngày dài phụ thuộc vào một sắc tố cảm quang gọi là *phitocrom* có mặt trong lá. Phitocrom tồn tại ở hai dạng mà có thể biến đổi lẫn nhau nhờ ánh sáng có bước sóng thích hợp.



Dạng không hoạt động của photocrom P_R bị biến đổi thành dạng hoạt động P_{FR} do chiếu ánh sáng đỏ có đỉnh cảm quang ở bước sóng 660nm. Trong tối P_{FR} biến đổi chậm trở lại thành dạng không hoạt động hoặc có thể nhanh chóng biến đổi thành P_R nhờ chiếu ánh sáng hồng ngoại có đỉnh cảm quang ở bước sóng 730nm.

Ánh sáng ban ngày là hỗn hợp các bước sóng gồm cả ánh sáng đỏ và hồng ngoại nhưng các bước sóng đỏ chiếm ưu thế nên ban ngày P_R biến đổi thành P_{FR} và tích lũy trong lá. Trạng thái cân bằng giữa hai dạng sắc tố photocrom xác định sự bắt đầu của phản ứng nở hoa mà theo phương thức mở gen nào đó để có thể tiến thành quá trình nở hoa.



Hình 41.11. Thí nghiệm chứng tỏ rằng có thể có hoocmon ra hoa (florigen).

Nở hoa cũng có thể được khởi động bằng các hoocmon dẫn truyền từ vị trí này đến vị trí khác trong cây. Thí nghiệm ở hình 41.11 cung cấp bằng chứng rõ ràng về một số loại tác động hóa học. Ở hình 41.11A, hai cây kén tách rời nhau bằng một bức vách che ánh sáng và như vậy chúng sinh trưởng với quang chu kỳ khác nhau. Kén là một cây ngày ngắn với một quang chu kỳ tối hạn khoảng 15,5h. Hàng ngày chiếu sáng 12h thì hoa được hình thành, nhưng với 18h chiếu sáng, sự nở hoa bị ức chế. Ở hình 41.11B ghép cành có hoa ở cây 12h chiếu sáng vào cây 18h thông qua lỗ nhỏ ở vách che sáng. Nếu hai phần của cây liên tục nhận 12h và 18h chiếu sáng tương ứng, thì sau đó cây 18h ra hoa, mặc dù nó thường không có phản ứng đó. Thí nghiệm này cung cấp bằng chứng cho sự tồn

tại một hoocmon ra hoa đặc biệt gọi là hoocmon ra hoa (florigen). Song, chưa bao giờ tách riêng được một chất như vậy và cuối cùng người ta chưa biết gì về thành phần hóa học của nó. Thực ra, có khả năng rằng hiện tượng quan sát được qua thí nghiệm là do sự tương tác của hai hay nhiều hoocmon từ các nhóm đã nêu ở trên.

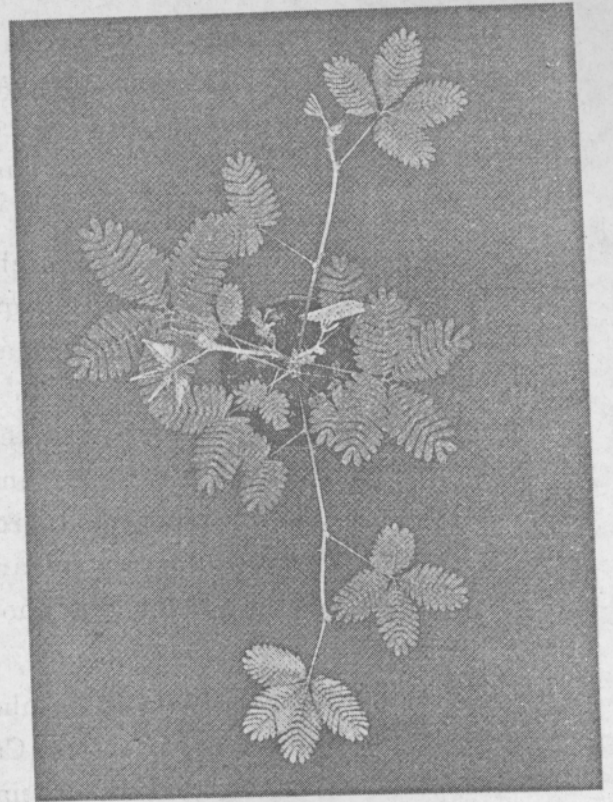
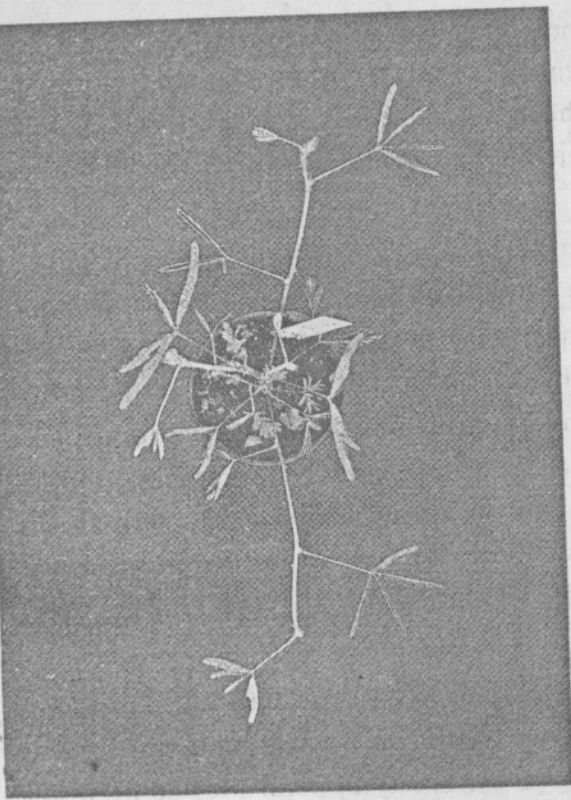
Sự điều chỉnh nhịp thời gian cho toàn bộ các loại phản ứng phụ thuộc ánh sáng khác của cây thì có liên quan với photocrom như là phân tử chất thụ quang. Đó là các phản ứng về nảy mầm của một số hạt và sự phát triển bình thường của cây non, sự rụng lá và hình thành quả. Ảnh hưởng của ánh sáng hồng ngoại là đáng quan tâm xét theo thành phần phổ bình thường của ánh sáng ngày. Song, ánh sáng xuyên qua các tầng lá đến thảm rừng có chứa một tỷ lệ lớn ánh sáng hồng ngoại trong khi ánh sáng này được lá hấp thụ ít hiệu quả hơn. Do đó, người ta cho rằng sự biến đổi của ánh sáng hồng ngoại có thể có chức năng và thích hợp cho một số loại phản ứng mà cho đến nay vẫn chưa biết.

Trong điều kiện tối liên tục, sự phát triển của cây bị rối loạn nghiêm trọng và sự hình thành diệp lục bị cản trở. Cây biến thành màu vàng hoặc trắng, còn thân thì kéo dài và lá bé lại. Cây loại này được gọi là cây bị còi. Một số biến đổi thấy được có thể liên quan với photocrom, nhưng ánh sáng tham gia trực tiếp vào quá trình tổng hợp diệp lục từ các phân tử tiền chất. Điều này có ý nghĩa trong điều kiện bình thường vì nó cho phép hình thành diệp lục trong các bộ phận khác nhau của cây đang phát triển gọi là quá trình lục hóa mà được cây điều tiết một cách chính xác. Các sắc tố quang hợp chỉ có mặt trong các bộ phận cây thực sự thu nhận ánh sáng.

41.5. CÁC HÌNH THỨC VẬN ĐỘNG ỨNG ĐỘNG

Vận động ứng động bao gồm các phản ứng với nhiều tác nhân kích thích bên ngoài như ánh sáng, các biến đổi về nhiệt độ hoặc tiếp xúc. Ứng động ban đêm (Nyctinasty) là tên ám chỉ "vận động ngủ" của nhiều hoa và lá cây. Thỉnh thoảng, loại vận động này được kích thích nhờ các biến đổi trong cường độ ánh sáng gọi là quang ứng động (ứng động ánh sáng - photonasty) hoặc do các biến đổi về nhiệt độ gọi là nhiệt ứng động (thermonasty). Phần lớn hoa ban đêm thì khép lại như trường hợp cây bồ công anh, cây nghệ tây và cây cúc uyên minh, nhưng một vài hoa như cây anh thảo thì mở ban đêm. Chúng thường được bướm đêm hay côn trùng bay đêm khác thụ phấn.

Ứng động va chạm (Haptonasty) xảy ra khi cây phản ứng với sự tiếp xúc hay chạm vào vật gì. Ví dụ như hoạt động của cây bắt ruồi Venus và phản ứng héo đẹp mắt của cây xấu hổ *Mimosa pudica* (hình 41.12).



Hình 41.12. Tập tính của cây xấu hổ *Mimosa pudica*.

Ở gốc của cuống lá *Mimosa* và ở gốc của mỗi lá chét có một vùng phồng lên gồm các tế bào chuyên hóa gọi là thể gối lá (pulvinus). Thông thường thì các tế bào này trương lên nhưng tiếp xúc va chạm hay các tác nhân kích thích rung động làm biến đổi đột ngột về thể nước, dẫn đến sự mất nước nhanh do thẩm thấu. Do đó, thể gối mềm nhũn, làm cuống lá gục xuống và lá chét gập lại với nhau. Sự mất trương hay xẹp xuống của các tế bào chuyên hóa có liên quan với sự biến đổi về điện thế qua màng tế bào và bơm chủ động các ion. Người ta vẫn chưa hiểu toàn diện về giá trị thích nghi của phản ứng này đối với cây, nhưng nó có thể ngăn cản các động vật ăn cỏ hoặc làm giảm sự mất nước trong điều kiện có gió.

41.6. TẦM QUAN TRỌNG KINH TẾ CỦA CÁC HOOCMON THỰC VẬT

1. Sự điều tiết trạng thái nghỉ

Đôi khi người ta dùng axit abscisic để bảo quản hạt giống hoặc rau xanh trong trạng thái nghỉ, cho phép dự trữ loại lương thực ngũ cốc và khoai tây trong thời gian dài. Trong công nghiệp rượu bia, dùng gibberellin có thể kích thích hạt đại mạch nảy mầm đồng loạt.

2. Sự chín và thu hoạch quả

Có thể kìm hãm hay thúc nhanh sự chín quả nhờ sử dụng hoocmon. Ví dụ, phun auxin kìm hãm sự rụng, giữ quả trên cây, trong khi đó có thể dùng etylen hoặc axit abscisic làm rụng quả. Đôi khi, cần xử lý này để thu hoạch bằng cơ giới các cây trồng ăn quả như dâu tây hoặc nho. Các loại quả như nho, hồ đào và cà chua thường được thu hái và vận chuyển ở trạng thái còn xanh (chưa chín) và dùng etylen để làm cho quả đến độ chín sẵn sàng để bán.

3. Thuốc diệt cỏ dại có chọn lọc

Các auxin tổng hợp như 2,4D được sử dụng như là thuốc diệt cỏ dại. Chúng có tác dụng kích thích sự tăng đột ngột về tốc độ chuyển hóa vật chất, làm cho cỏ dại dùng hết thức ăn dự trữ và làm cho cây hoàn toàn bị đói dinh dưỡng và chết.

Cây Hai lá mầm có lá rộng hấp thụ 2,4D hiệu quả hơn so với cây Một lá mầm và do đó có thể bị giết một cách chọn lọc. Kết quả này đáp ứng lòng mong muốn của nhà làm vườn và chủ chăn nuôi khi xử lý cỏ dại trên các đồng cỏ chăn thả.

4. Các hoocmon ra rễ

Việc ứng dụng axit indolaxetic (hoặc auxin tổng hợp tương tự) cho đoạn cắt của thân cây có tác dụng kích thích sự phát triển của rễ phụ và đó là một kỹ thuật hữu hiệu trong việc nhân giống cành giâm. Trong việc nhân giống cây bán trên thị trường, người ta dùng một chất trợ để hấp thụ auxin và bán dưới dạng "bột sinh rễ".

42. SINH SẢN Ở THỰC VẬT CÓ HOA

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Nêu và mô tả được một số cấu tạo mà cây sử dụng để sinh sản dinh dưỡng và sinh tồn.
- Nhận xét về sự chiết và ghép cây là phương thức sinh sản nhân tạo.
- Phác thảo sơ đồ một hoa bổ dọc đôi của cây mao lương và chú thích vào các cấu tạo sau đây: Cuống hoa, đế hoa, đài hoa, tràng hoa, lá đài, cánh hoa, bao hoa, bộ nhị, nhị, chỉ nhị, bao phấn, bộ nhụy, lá noãn, bầu, vòi nhụy, noãn và đầu nhụy.
- Cho được một bản tóm tắt về sự phát triển của hạt phấn.
- Cho được một bản tóm tắt về sự phát triển của túi phôi và trứng.
- Phân biệt được các hiện tượng tự thụ phấn và thụ phấn chéo.
- Nêu và so sánh được sự thích nghi của sự thụ phấn nhờ côn trùng và thụ phấn nhờ gió cùng với sự tóm tắt cấu tạo của hoa đậu tây và hoa lúa mạch.
- Định nghĩa các thuật ngữ sau: Hoa nhiều cánh, đơn cánh, đối xứng tỏa tròn, đối xứng hai bên.
- Cho ví dụ về các tác nhân khác của sự thụ phấn.
- Mô tả sự phát triển của hạt phấn dẫn tới sự thụ tinh kép.
- Nhận xét sự hình thành quả và hạt ở cây đậu răng ngựa.
- Nêu và mô tả các cách phát tán hạt chủ yếu.

42.1. SỰ SINH SẢN VÔ TÍNH

Bài này mô tả các phương thức chủ yếu của sinh sản vô tính và hữu tính ở thực vật có hoa. Đặc điểm tiến hóa của cơ chế hữu tính và các mối quan hệ với các nhóm thực vật khác sẽ được xem xét trong bài 54.

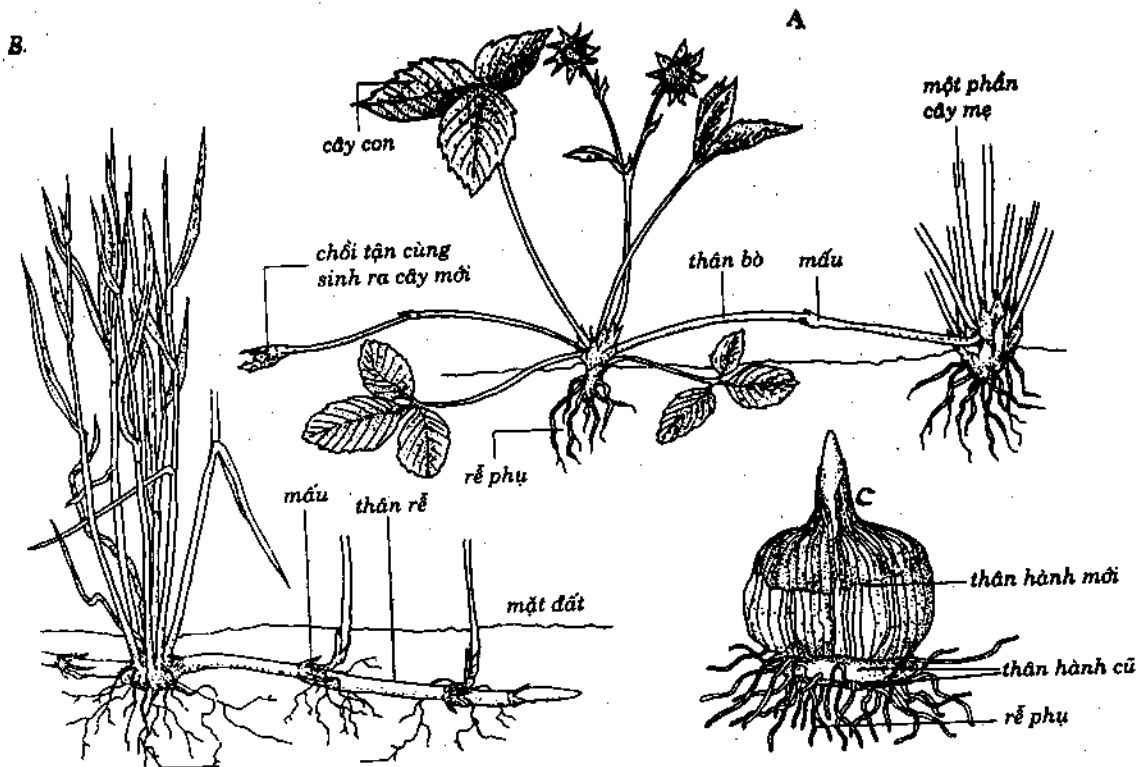
Trong sinh sản vô tính, một cơ thể mẹ đơn độc có thể cho ra những con cháu mà về mặt di truyền là giống nhau và giống với mẹ. Ở thực vật cách sinh sản này có thể thực hiện bởi sự *sinh sản dinh dưỡng* nghĩa là bởi sự phát triển từ những phần không hữu tính như rễ, thân hoặc lá để từ đó cho ra những mô biệt hóa và về sau sẽ tách ra để trở thành những cá thể mới.

Phương thức chủ yếu của sinh sản dinh dưỡng điển hình thấy ở sự phát triển thân nằm ngang hay thân bò ở cây dâu tây (hình 42.1A) mọc trên đất. Các rễ phụ đính thân rễ tại các mấu nơi cây hoàn thiện đã được hình thành. **Thân rễ** là thân ngầm nằm ngang dưới đất phát triển cũng như vậy. Nói chung thì những thân như thế dày ra và phình lên nhờ chứa các chất dự trữ như cây cỏ băng, một loại cỏ dại thường gặp trong vườn (hình 42.1B). Cỏ băng là cỏ rất khó tiêu diệt vì rằng bất kỳ một phần nhỏ nào của thân rễ với một hay vài chồi bên còn sót lại trong đất thì lại phát triển thành cây mới.

Phần cây được chuyên hóa để tạo thành một cơ thể mới được gọi là **cành giâm**. Đôi khi chúng được tách ra từ cây mẹ ở giai đoạn sớm hơn như trường hợp những cây con sinh ra từ mép lá cây Bryophilum (đã mô tả và minh họa trong bài 39). Ở những loài khác phần sinh sản có thể có thêm chức năng giúp cho cây sống sót ở những điều kiện bất lợi. Những cấu trúc qua đông như hành củ, thân hành, thân củ và thân rễ phình lên được gọi là các **cơ quan lâu năm**. Thân hành cây nghệ tây (hình 42.1C) được hình thành bởi sự chuyển chất dinh dưỡng từ lá và sau đó vào trong thân ngầm rút ngắn. Các chồi ngọn và chồi bên trong thân hành có thể sinh ra những cá thể mới trong năm sau. Ở gốc các thân hành có các rễ phụ để cố định cây và hấp thụ nước và chất dinh dưỡng. Hơn thế nữa một số trong chúng co ngắn lại và kéo gốc thân xuống làm giẹp phần còn lại của thân hành mùa trước đó.

Phương pháp nhân tạo của sinh sản dinh dưỡng là rất quan trọng bởi vì tính đồng dạng di truyền của cây mới được sinh ra. Những cây trong vườn thường được trồng bằng cách dùng những phần nhỏ của lá hoặc chồi được gọi là **cành giâm**. Cành giâm phát triển rễ và lớn lên thành cây mới là do các kích thích tố sinh rễ. Các loại táo, cam và những cây ăn quả khác được tạo ra bằng ghép trong đó cành hoặc chồi được gọi là **cành ghép** được đính vào thân hoặc rễ của cây chủ gọi là **gốc ghép**. Vùng mô phân sinh của hai cây nơi tiếp xúc được hình thành, chúng thường liên kết với nhau để tạo thành một cây duy nhất. Phần lớn các cây ăn quả và hoa hồng thương phẩm thường được sản xuất ra bằng cách này. Nguồn gốc của những thứ thông dụng từ những cây cá thể đơn độc được nhân giống bằng cách lập lại để tạo nên hàng triệu cá thể mới cùng có một đặc tính mong muốn. Ví dụ một loại táo đỏ Mc. Intosh đều giống hệt nhau về mặt di truyền.

Hầu hết mọi cây đều có khả năng sinh sản dinh dưỡng và có ưu việt lan truyền nhanh trong các điều kiện thích hợp và cùng với sự kinh niên, sự chiếm hữu nơi ở thuận lợi từ năm này sang năm khác. Tuy nhiên sự tồn tại lâu dài và sự sinh sản con cháu có khả năng xâm chiếm môi trường mới thường đòi hỏi sự sinh sản hữu tính sẽ được mô tả ở phần sau.



Hình 42.1. Các phương thức sinh sản dinh dưỡng.

42.2. CẤU TẠO CỦA HOA

Hoa là cơ quan sinh sản của thực vật hạt kín là thực vật Một lá mầm và Hai lá mầm. Trường hợp điển hình hoa gồm bốn **vòng** đồng tâm dính trên một vùng lõm lên là **đế hoa** nằm ở phần tận cùng của **cuống hoa**.

1. **Đài.** Vòng ngoài cùng của đài gồm các **lá đài** thường có màu lục giống với lá để bảo vệ nụ hoa trước khi hoa nở.

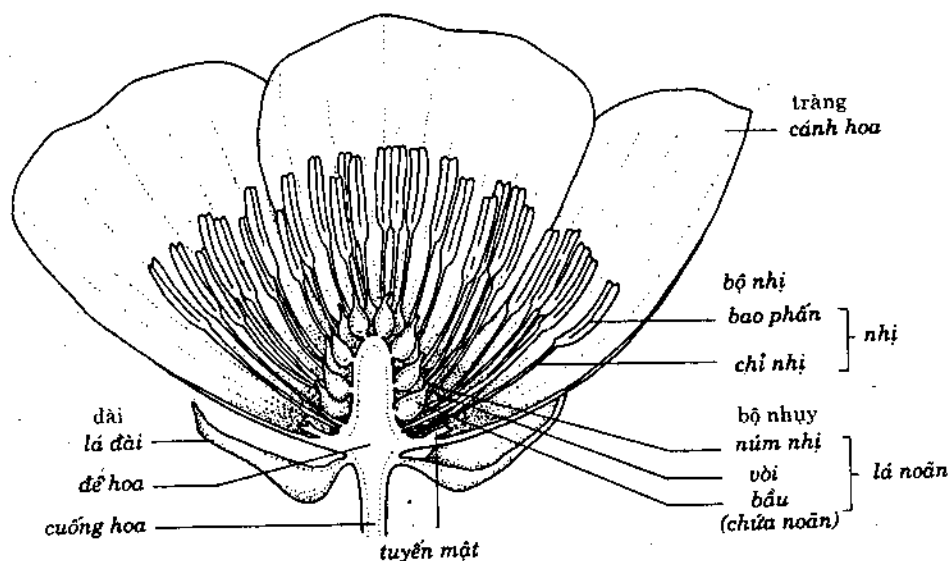
2. **Tròng.** Tròng gồm các **cánh hoa**. Cánh hoa thường lớn và có màu sắc rực rỡ và có thể có **tuyến mật** để hấp dẫn côn trùng hoặc các sinh vật khác. Đài và tròng hợp lại thành **bao hoa** của hoa.

3. **Bộ nhị.** Bộ nhị là phần sinh sản đực của hoa tức là **nhị**. Mỗi nhị gồm một **chỉ nhị** mang một **bao phấn** chứa các hạt phấn ở bên trong.

4. **Bộ nhụy.** Bộ nhụy gồm những phần sinh sản cái của hoa được gọi là **lá noãn**. Các lá noãn có thể dính riêng rẽ trên đế hoa hoặc có thể dính lại với nhau tạo nên một cấu trúc phức tạp hơn.

Phần gốc phình ra của mỗi lá noãn được gọi là **bầu**, bầu có thể chứa một hoặc một số noãn và phần trên giống với cuống là **vòi nhụy** có phần phình ở trên đỉnh là **núm nhụy**.

Mọi cấu trúc đó được xác định trong sơ đồ của hình 42.2. Hình bổ dọc qua chính giữa hoa Mao lương *Ranunculus acris*. Chúng ta cần nghiên cứu kỹ sơ đồ này và đọc lại phần mô tả trước khi đi sang phần tiếp theo.



Hình 42.2. Hoa bổ dọc của cây Mao lương, *Ranunculus acris*.

42.3. SỰ HÌNH THÀNH GIAO TỬ

Hạt phấn và giao tử đực

Quá trình hình thành giao tử đực trong bao phấn được tóm tắt trong hình 42.3A. Trong quá trình sinh trưởng của bao phấn trong nụ hoa, bốn miền của mô **sinh bào tử** hữu thụ được hình thành. Mỗi miền được bao quanh bởi một **lớp bất thụ** chứa các mô nuôi dưỡng. Một số lượng lớn lần phân chia có tơ bên trong mô sinh bào tử tạo nên một miền lớn các tế bào mà được gọi là **các tế bào mẹ của tiểu bào tử**.

Ở giai đoạn này hoạt động phân bào có tơ dừng lại và mỗi tế bào mẹ của tiểu bào tử phân chia, lúc này là giảm phân để tạo nên bốn **tiểu bào tử** đơn bội,

mà mỗi tiểu bào tử sẽ thành một **hạt phấn**. Như được minh họa trong hình 42.3A các hạt phấn phát triển một vách cứng rắn và chống chịu là **vỏ ngoài** và **vỏ trong** bằng chất xelluloz. Một nhân đơn bội ở trong đó phân chia tạo thành một **nhân ống phấn** và một **nhân sinh sản** và về sau sẽ còn phân chia một lần nữa để tạo thành hai giao tử đực. Điều đó là quan trọng để thấy rằng bản thân hạt phấn không phải là giao tử đực. Cấu tạo này phức tạp hơn và dùng để chứa đựng và vận chuyển giao tử đực tức là các nhân trần tới phần cái của hoa.

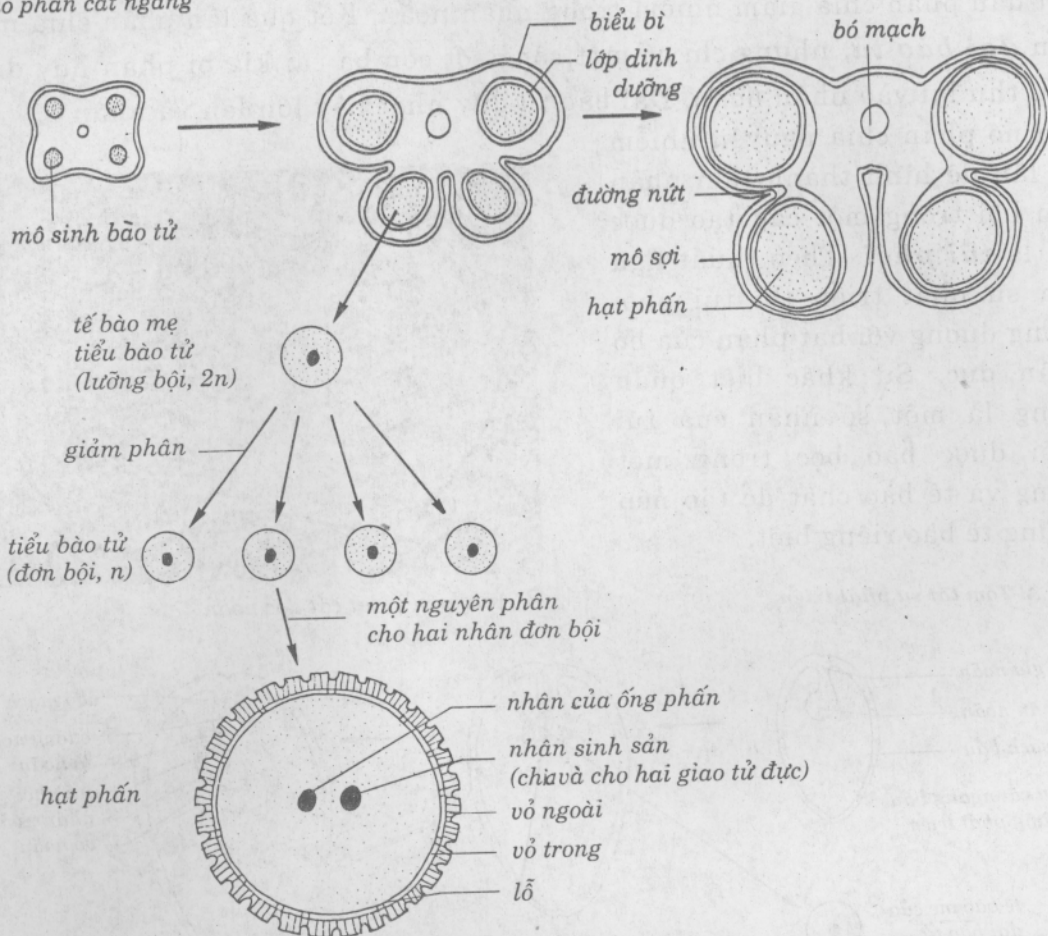
Ở bao phấn đã chín thì lớp dinh dưỡng co lại và các hạt phấn thì nằm trong túi rỗng, còn những tế bào bất thụ phía ngoài thì hóa thành sợi. Những vách xelluloz dày mỏng không đều của các tế bào biểu bì ở mỗi phía của bao phấn để chuẩn bị cho bao phấn mở ra hoặc **nứt** để tung hạt phấn ra ngoài.

Mặt ngoài của hạt phấn thường có kiến trúc đẹp với các lỗ và các hình nhô ra tạo nên một kiểu phức tạp đặc trưng cho mỗi loài riêng của thực vật có hoa (hình 42.3C). Hơn nữa nguyên liệu cấu tạo nên vỏ ngoài (exin) được gọi là Sapropollenin rất bền vững làm cho hạt phấn được giữ lại trong các trầm tích hoặc than bùn mà không thay đổi hình dạng qua hàng ngàn hoặc hàng triệu năm. Khoa học định loại thực vật từ hạt phấn được ứng dụng để xác định loài nào có trong thảm thực vật trong thời gian đặc biệt của quá khứ và cho được các chỉ dẫn về khí hậu dù không có dấu vết khác của thực vật.

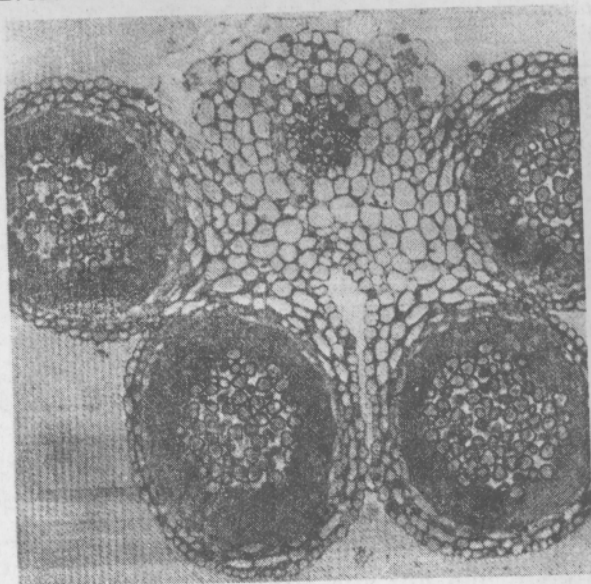
Túi phôi và trứng

Quá trình hình thành giao tử cái hay là **trứng** được tóm tắt trong hình 42.4A. Khi lá noãn phát triển trong hoa thì một u lõi nhỏ hay là **nhân noãn** lớn lên từ miền mô gọi là **giá noãn**. Nhân noãn gồm một nhóm các tế bào chưa chuyên hóa giàu chất dinh dưỡng, phân chia nguyên nhiễm để hình thành một khối hình trứng. Khi khối này lớn lên nó được bao bọc phía ngoài bởi một đôi **vỏ noãn** có chứa ra một lỗ nhỏ là **lỗ noãn**. Toàn bộ cấu tạo đó có tên gọi là noãn và phần nâng giá noãn lên là cuống hay **cuống noãn**.

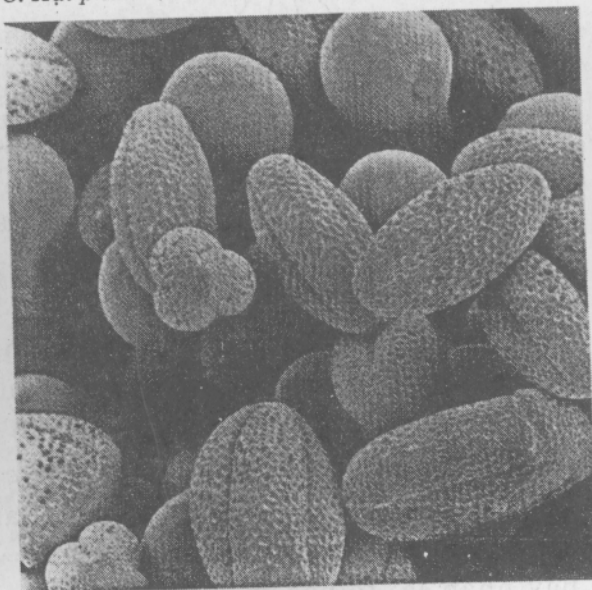
A. Tóm tắt sự phát triển
bao phần cắt ngang



B. Ảnh hiển vi bao phần cắt ngang

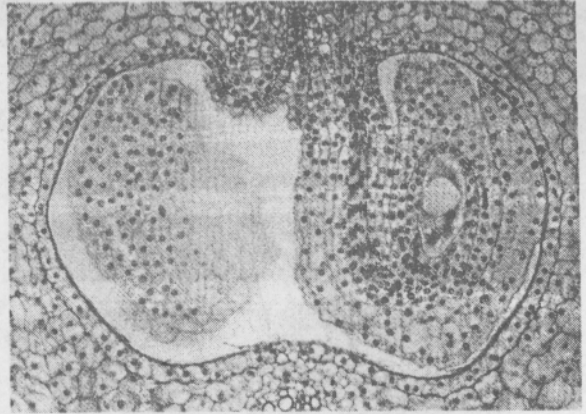


C. Hạt phần dưới kính HVĐT quét



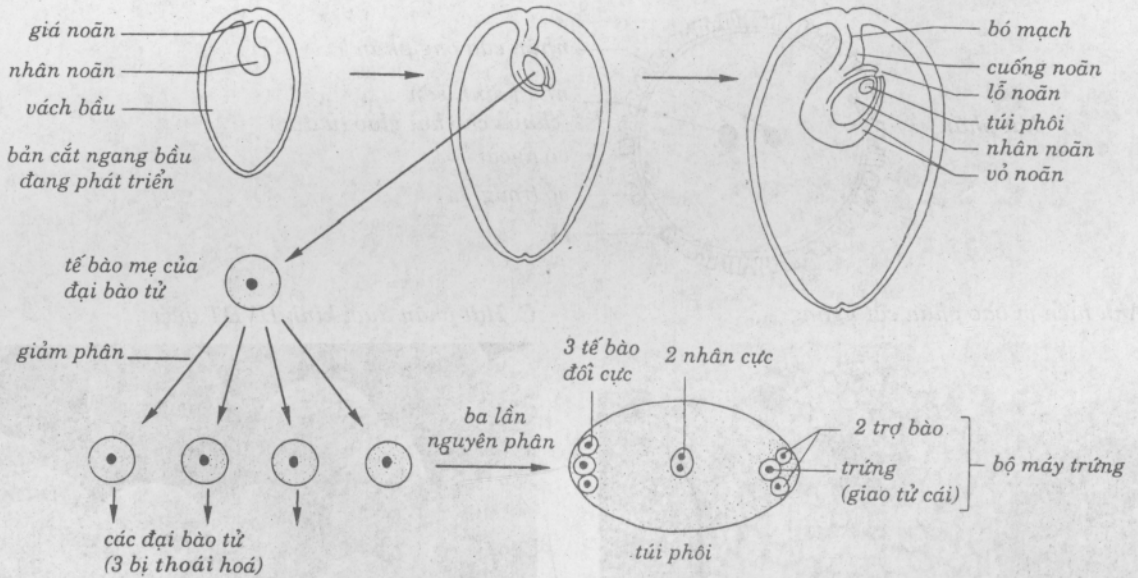
Hình 42.3. Sự phát triển của hạt phần.

bắt đầu phân chia giảm nhiễm trong nhân noãn. Kết quả lần phân chia này cho bốn **đại bào tử**, nhưng chỉ có một sống sót còn ba cái kia bị phân hủy đi và bị hấp thụ lại vào nhân noãn. Đại bào tử duy nhất này lớn lên và nhân của nó phân chia nguyên nhiễm ba lần để hình thành tám nhân đơn bội trong một cấu tạo được gọi là **túi phôi**. Theo thuật ngữ của sự phát triển thì túi phôi tương đương với hạt phấn của bộ phận đực. Sự khác biệt quan trọng là một số nhân của túi phôi được bao bọc trong một màng và tế bào chất để tạo nên những tế bào riêng biệt.



A. Tóm tắt sự phát triển

B. Ảnh hiển vi lát cắt dọc noãn



Hình 42.4. Sự phát triển của túi phôi và trứng.

Trứng là một trong ba tế bào ở phía cuối lỗ noãn của túi phôi. Có hai tế bào khác ở hai bên được gọi là **trợ bào** cùng tạo thành "**bộ máy trứng**". Trong số năm nhân còn lại có ba nhân là **tế bào đối cực** nằm ở phần cuối đối diện của túi phôi và hai nhân được gọi là **nhân cực** nằm sát nhau gần giữa của túi phôi. Các nhân cực khác biệt ở chỗ được bao quanh bởi màng và rồi dính kết với nhau để tạo thành một nhân lưỡng bội. Như vậy một túi phôi trưởng thành gồm tất cả bảy nhân là: tế bào trứng, hai trợ bào và ba tế bào đối cực cùng với một nhân trung tâm lưỡng bội.

42.4. CƠ CHẾ CỦA SỰ THỤ PHẤN

Sự vận chuyển hạt phấn từ bao phấn tới núm nhụy tiếp nhận được gọi là sự **thụ phấn**. Trong sự **tự thụ phấn**, sự vận chuyển đó xảy ra ngay trong một hoa hay hai hoa của cùng một cây. Trong sự **thụ phấn chéo** các hoa ở trên các cây khác nhau. Sự thụ phấn chéo dẫn đến kết quả tính biến dị lớn hơn trong số con cháu và thường được chọn lọc tự nhiên ủng hộ. Kết quả là nhiều loài thực vật có hoa có được những sự thích nghi làm cho thụ phấn chéo tốt hơn.

Thụ phấn nhờ côn trùng

Thụ phấn nhờ côn trùng là một trong các phương pháp hiệu quả nhất của sự vận chuyển hạt phấn. Hoa thụ phấn nhờ côn trùng có những đặc điểm sau :

1. Hoa riêng biệt thường lớn và có màu sáng, còn những hoa nhỏ thì thường tập hợp lại thành từng nhóm hay **cụm hoa** thể hiện nhiều màu sắc.

2. Hoa thường tỏa hương thơm và cho hạt phấn, mật hoa là thức ăn cho côn trùng.

3. Bề mặt của núm nhụy thường có chất bài tiết dính để thu nhận hạt phấn và các thành phần của hoa thường được sắp xếp sao cho tiếp xúc với cơ thể côn trùng thăm viếng.

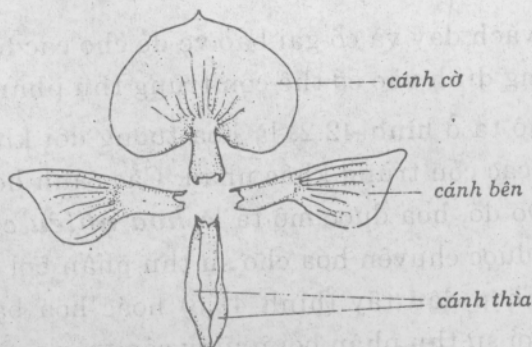
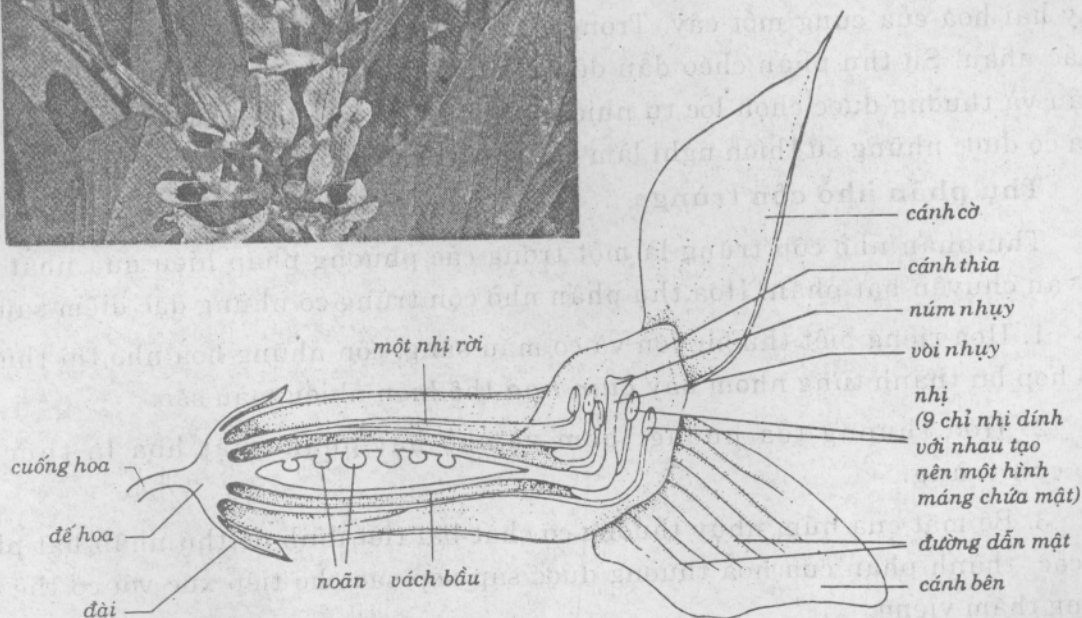
4. Hạt phấn thường lớn, có vách dày và có gai bảo vệ để cho các hạt phấn kết lại với nhau thành khối và dễ dàng dính vào cơ thể côn trùng thụ phấn.

Ở hoa mao lương đã được mô tả ở hình 42.2, là hoa tương đối không chuyên hóa và có thể được thụ phấn nhờ các côn trùng khác nhau. Các cánh hoa của nó là rời và hoa có đối xứng tỏa tròn. Do đó, hoa được mô tả là **hoa nhiều cánh** và **đối xứng tỏa tròn**. Những hoa khác được chuyên hóa cho sự thụ phấn bởi các loại côn trùng đặc biệt như trong trường hợp đậu tây (hình 42.5) hoặc hoa bạc hà (hình 42.6). Cả hai hoa này thích nghi với sự thụ phấn bởi những côn trùng vòi dài chẳng hạn như ong và sự thụ phấn được thực hiện có hiệu quả hơn nhờ cấu tạo của hoa. Hoa của những loài này có **đối xứng hai bên**. Cánh hoa đậu tây rời, còn hoa là nhiều cánh. Mặt khác, hoa của bạc hà thì cánh hoa hợp và tạo nên một ống gắn với gốc của hoa và tạo nên **hoa hợp cánh**.

Tràng hoa của hoa đậu tây có năm cánh như được chỉ rõ ở hình 42.5C. Một cánh rộng ở phía trên gọi là **cánh cờ**, hai **cánh bên** và hai **cánh thìa** dính với nhau để tạo thành một túi đóng kín ở phía dưới bao bọc lấy các bộ phận sinh sản đực và cái. Cánh cờ và cánh bên có các đường dẫn mật hướng trực tiếp con ong thăm viếng tới các tuyến mật ở sâu bên trong hoa. Nhiều loài hoa có thể phản chiếu hay hấp thụ ánh sáng cực tím mà ong rất nhạy cảm. Con ong đậu vào cánh bên và cánh thìa, những cánh này tách ra, hạ xuống và mở lộ ra các cấu trúc bên trong.



B. Hoa bổ dọc

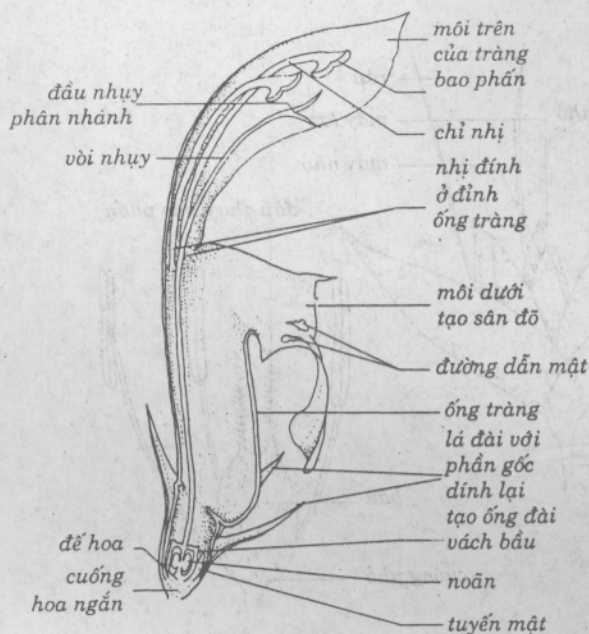


C. Các cánh hoa tách rời

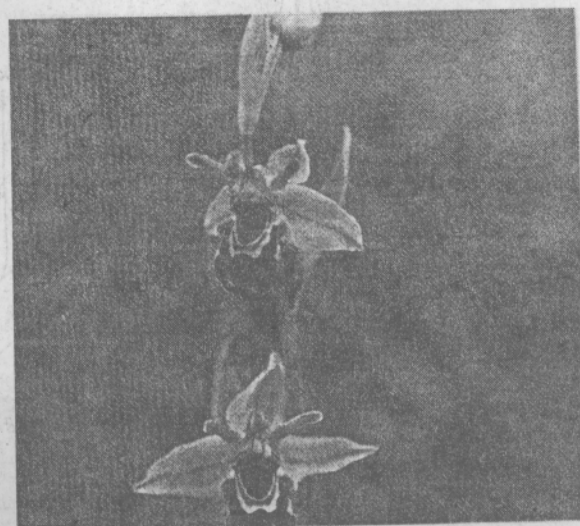
Hình 42.5. Cấu tạo của hoa đậu răng ngựa, *Vicia faba*.

Chín trong mười nhị được dính liền bởi chỉ nhị tạo nên một trụ bao quanh bầu (hình 42.5B). Một nhị tự do nằm ở trên cùng, tạo nên một rãnh mà theo đó con ong đưa phần phụ miệng vào để hút mật. Bao phấn chín khi hoa còn là nụ và hạt phấn được chuyển tới các sợi lông của vòi nhụy có dạng một cái lược chải hạt phấn. Khi con ong đậu vào hoa thì núm nhụy nhô lên trước tiên và có thể tiếp nhận hạt phấn từ hoa khác nhờ có sự tiếp xúc với phần dưới của bụng con ong. Trong khi ăn mật, con ong vấy phấn nhiều hơn và giờ đây thì núm nhụy đã ở ngoài tầm với và sự tự thụ phấn không thể xảy ra được.

Sự thụ phấn nhờ côn trùng cho nhiều ví dụ về sự **đồng thích nghi** trong đó các loài khác nhau tiến tới phụ thuộc vào nhau để cùng tồn tại. Ong có lợi vì kiếm được thức ăn còn hoa thì có lợi là chuyển được hạt phấn từ hoa này đến hoa kia. Có khi sự hưởng chung lợi lại khác nhau. Chẳng hạn loại bướm Yucca cái ở Trung Mỹ đẻ trứng vào trong bầu hoa Yucca. Trước lúc đẻ trứng nó đảm bảo chắc chắn cho thụ tinh bằng cách gom một cục dính các hạt phấn từ hoa khác và đặt vào rãnh của đầu nhụy hoa. Ấu trùng bướm và hạt phát triển đồng thời và con ấu trùng lớn lên chỉ dinh dưỡng bằng hạt Yucca. Sau đó chúng tìm đường thoát ra khỏi quả, rơi xuống đất thành nhộng rồi nở thành bướm khi mùa hoa sau bắt đầu. Cây Yucca thụ phấn rất có hiệu quả và phải trả giá vào khoảng 20% số hạt hữu thụ, nhưng con bướm và cây là hoàn toàn phụ thuộc vào nhau mà sống còn. Những loài khác như lan được mô tả ở hình 42.7 có được sự thụ phấn là do có sự thể hiện được hoa có hình dạng giống như bạn cái của ong thường hay ong bắp cày cả về kích thước và màu sắc đôi khi cả mùi nữa. Con côn trùng được tìm đến giao hợp với cái hoa và hạt phấn được chuyển tới.



Hình 42.6. Hoa bạc hà *Lamium album* bỏ dọc.



Hình 42.7. Sự bắt chước hình con ong ở hoa lan *Ophrys apifera*.

Thụ phấn nhờ gió

Hoa của những cây thụ phấn nhờ gió có cấu tạo về cơ bản cũng giống như hoa thụ phấn nhờ côn trùng nhưng hình dạng thì rất khác nhau. Những đặc tính quan trọng của nó như sau:

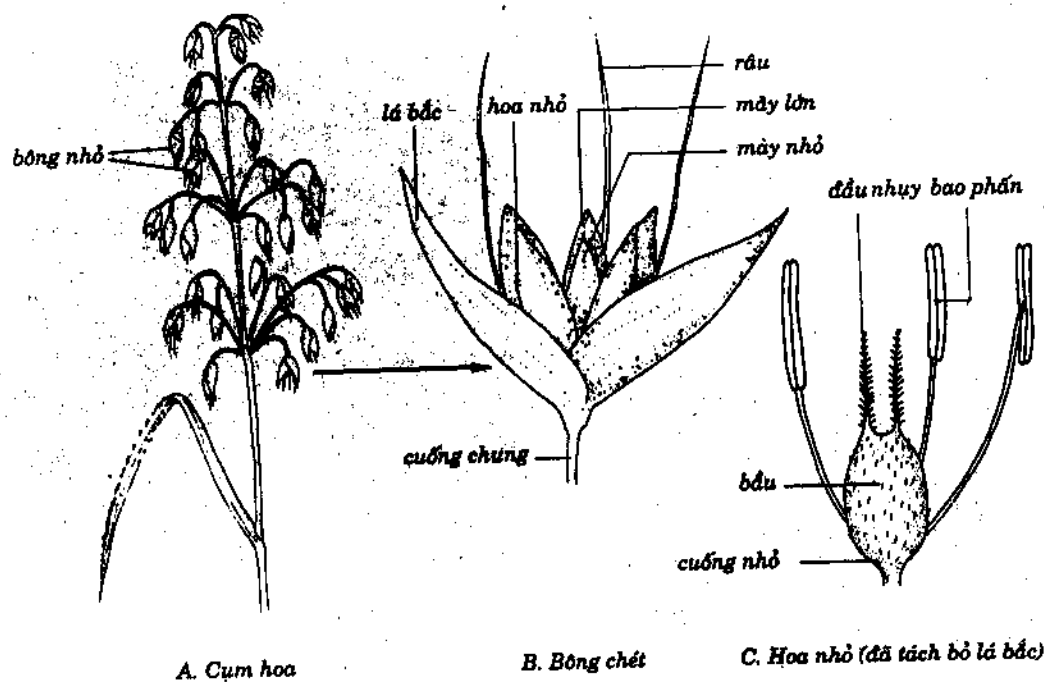
1. Hoa không có màu sắc, hương vị và tuyến mật, hoa thường nhỏ và khó nhận thấy.

2. Ở nhiều loài hoa được sắp xếp ở trên phần dinh dưỡng bao quanh để nhận sự ưu việt tối đa của làn gió. Sự thụ phấn thường xảy ra sớm hơn trong năm, trước khi các lá bao quanh phát triển.

3. Đầu nhị rộng có lông và treo ngoài hoa để nhận được hạt phấn bay trong không khí.

4. Số lượng lớn các hạt phấn nhỏ, nhẹ, nhẵn được sinh ra và tung vào không khí từ những bao phấn lớn treo ngoài hoa.

Hình 42.8A chỉ rõ cấu tạo của một **cụm hoa** lúa mạch, *Avena sativa*. Cụm hoa gồm 20-30 **bông** nhỏ được bao trong một **lá bắc** hình lá rộng được gọi là **mây** (hình 42.6B). Bông nhỏ hay bông chét được một cuống giữ gọi là **cuống chung**, mỗi cuống mang một số hoa riêng biệt hay còn gọi là **hoa nhỏ**, hoa nhỏ được đính trên **trục giữa**. Hoa nhỏ không có cánh hoa nhưng được bao bởi hai lá bắc nhỏ là **mây lớn** và **mây nhỏ**. Một chiếc lông cứng dài nhô ra từ mây nhỏ được gọi là **râu**. Ba bao phấn được hình thành trên các chỉ nhị mảnh và dài và một lá noãn đơn độc có vòi nhị dài, có lông tơ (hình 42.8C).



Hình 42.8. Cấu tạo cụm hoa lúa mạch *Avena sativa*.

Mặc dù có nhiều loài có hoa thụ phấn nhờ gió, sự thụ phấn nhờ gió là một quá trình rất lãng phí. Mỗi cây có hàng triệu hạt phấn nhưng chỉ có rất ít có cơ may đạt tới núm nhị nhận.

Các tác nhân khác của sự thụ phấn

Ở trong môi trường nước cây có thể sử dụng các yếu tố môi trường khác để thụ phấn cho hoa của chúng. Ví dụ như cây *Zostera* chẳng hạn có hạt phấn hình sợi dài

và có tỉ trọng gần với tỉ trọng của nước biển. Do vậy chúng được phát tán theo dòng nước và có thể được các đầu nhụy có lông ngập dưới nước tiếp nhận.

Một số lớn những cây trên cạn có thụ phấn nhờ động vật không phải côn trùng. Đó có thể là mối quan hệ ngẫu nhiên không chuyên hóa, ví dụ những con ốc sên đã tham gia phát tán hạt phấn trên con đường vận động hàng ngày của chúng. Mặt khác có thể có mối quan hệ chuyên hóa giữa động vật và những cây riêng biệt. Hoa của những cây *Campisid radicans* và râm bụt, *Hibiscus*, được thụ phấn nhờ những con chim hút mật, đã tạo ra một lượng lớn mật hoa thỏa mãn nhu cầu trao đổi chất cao của những sinh vật đó. Hoa của chúng lớn và thường có màu đỏ hoặc vàng.

Những con dơi nhiệt đới là rất quan trọng cho sự thụ phấn của một số cây ăn quả. Ở một số loài có hoa xếp trên cành hình chuỗi, dung đưa trong vòm lá và ban đêm thì mở ra tỏa ra một mùi quả thơm. Hạt phấn có chứa nhiều protein hơn phần nhiều các loại hoa khác. Các con dơi sử dụng hạt phấn là nguồn protein chính và hàm của chúng biến đổi để ăn hạt phấn do đó mà thường không có răng và lưỡi thì dài ra và có phần tận cùng hình bàn chải để có thể cho vào hay rút dễ dàng. Chúng bay từ hoa này sang hoa khác và hạt phấn được truyền đi.

SỰ THÍCH NGHI VỚI SỰ THỤ PHẤN CHÉO

1. Cấu tạo

Phần lớn hoa là lưỡng tính nghĩa là chúng có cấu tạo cả đực và cái trong cùng một hoa. Những hoa có thể thích nghi với sự thụ phấn chéo nhờ những đặc điểm riêng biệt của cấu trúc và làm cho sự tự thụ phấn khó khăn như trong trường hợp hoa đậu tây đã được mô tả ở trên. Những phương pháp này phụ thuộc vào mối quan hệ đặc biệt giữa hoa và bộ phận thụ phấn của nó.

Một ví dụ lí thú của một cấu tạo không tương hợp được gọi là nhị so le ở cây anh thảo *Primula vulgaris*. Gần một nửa số hoa có dạng "kim" (hình 42.9A) có một vòi nhụy dài gần tới miệng hoa và các chỉ nhị ngắn dính bao phần thấp hơn ở bên trong ống tràng. Những hoa còn lại có dạng "chỉ" (hình 42.9B) trong đó các vị trí lại ngược lại những con ong thăm viếng không thể tránh được việc đưa những hạt phấn từ nhị đực của hoa loại này sang đầu nhụy của hoa loại khác. Tỷ lệ 50: 50 của hoa "kim" và "chỉ" được giữ bởi cơ chế di truyền.

2. Nhị chín trước và nhụy chín trước

Ở hầu hết các loài sự tự thụ phấn ít xảy ra được do hiện tượng nhị chín trước hay nhụy chín trước, trong đó các nhị được chín trước hoặc ít gặp hơn là hiện tượng nhụy chín trước trong đó các lá noãn chín trước. Nhị chín trước là loại hoa có thụ phấn nhờ côn trùng phổ biến rộng rãi ví dụ ở tầm ma, trúc đào liễu. Hiện tượng này cũng có ở ráy và nhiều thực vật thụ phấn nhờ gió kể cả

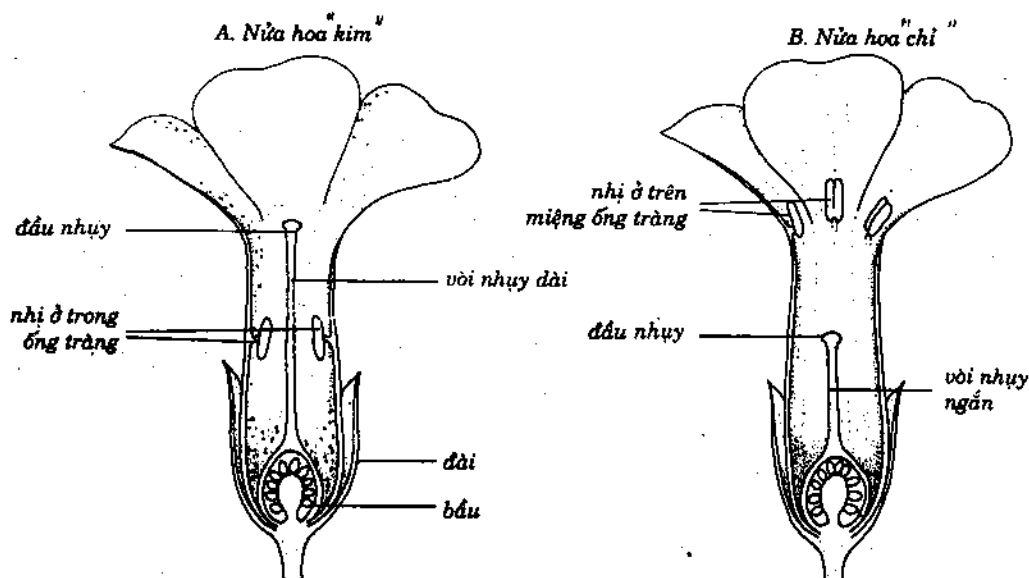
những cây họ Lúa và cả những thứ mọc hoang dại của kiều mạch, lúa mì và yến mạch. Trong trường hợp khác thường lại có một thời gian ngắn để cho các phần đực và cái cùng chín và sự tự thụ phấn có thể xảy ra nếu như thụ phấn chéo không đạt được.

3. Các loài cùng gốc

Đó là các loài mà các cá thể có hoa đực và cái riêng biệt. Hiện tượng này rất phổ biến ở những thực vật thụ phấn nhờ gió như ngô, sồi và sung dâu. Sự tự thụ phấn có thể có nhưng hình như rất khó.

4. Các loài khác gốc

Ở những loài này có hoa đực và hoa cái ở trên các cá thể khác nhau, như vậy có sự khác nhau về giới tính của cây. Sự tự thụ phấn là không thể có được. Nhiều loài cây khác gốc có thụ phấn nhờ gió. Những cây này có liễu, thủy tùng, măng tây và chà là.



Hình 42.9. Tính không tương hợp trong cấu tạo của hoa anh thảo *Primula*.

5. Sự tự không tương thích về hóa học

Hạt phấn được chuyển từ bao phấn tới đầu nhụy của cùng một hoa của các loài cây lưỡng tính đôi khi không phát triển được. Hiện tượng đó được gọi là sự tự không tương thích và phụ thuộc vào các chất hóa học có trong cây. Quá trình này được kiểm tra bởi gen tự không tương thích. Cơ chế của nó là phức tạp, nhưng kết quả cuối cùng của nó là sự tăng áp đảo tỷ lệ con cháu được sinh sản ra do sự thụ phấn chéo. Khi tính tự không tương thích phát triển tốt như trong hoa cỏ ba lá, những đặc điểm khác nhằm tiêu giảm sự tự thụ phấn thường không có.

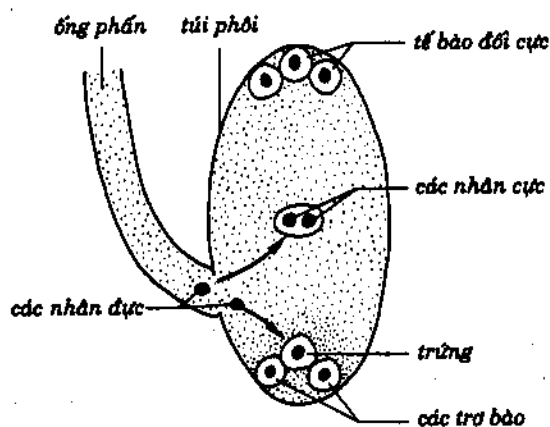
42.5. SỰ THỤ TINH

Sự thụ phấn chỉ là giai đoạn đầu của quá trình sinh sản hữu tính. Trái hẳn với tế bào tinh trùng ở các thực vật kém tiến hóa hơn, giao tử đực nằm trong hạt phấn là không chuyển động và không cần nước của môi trường ngoài để đạt đến giao tử cái. Chúng được đem đến túi phôi nhờ sự phát triển của hạt phấn thành cái gọi là **ống phấn**, ống phấn xuyên qua mô của núm nhụy, vòi nhụy, vách bầu và noãn.

Ống phấn mọc ra thoát đầu như phần lõi ra của vỏ trong rồi xuyên qua lỗ trên vỏ ngoài. Năng lượng cho sự nảy mầm của ống phấn được cung cấp ban đầu từ chất dinh dưỡng dự trữ có sẵn trong hạt phấn. Về sau ống phấn tiết ra enzym làm tiêu hóa các tế bào quanh vỏ nhụy và bầu để cung cấp chất dinh dưỡng cần thiết cho sự sinh trưởng. Hoạt động này được kiểm soát bởi nhân của ống phấn nằm ở đầu tận cùng của ống.

Cuối cùng ống phấn bị vỡ ra trong khoang của bầu và đi vào noãn qua lỗ noãn. Nhân của ống phấn và hai giao tử đực được giải phóng. Một trong các giao tử đực kết hợp với nhân của trứng để tạo thành một hợp tử lưỡng bội mà về sau sẽ phát triển thành một phôi thực vật mới.

Nhân của ống phấn sẽ bị phân hủy đi, nhưng giao tử đực "bất hạnh" thứ hai thì được "giữ lại". Hơn nữa nó lại được chuyển vào trung tâm của túi phôi để rồi kết hợp với hai nhân cực để tạo nên **nhân nội nhũ** tam bội. Quá trình **thụ tinh kép**, hiện tượng duy nhất có ở thực vật có hoa mà cả hai nhân đực đều được sử dụng, đã được hoàn thành (hình 42.10).



Hình 42.10. Tóm tắt sự thụ tinh.

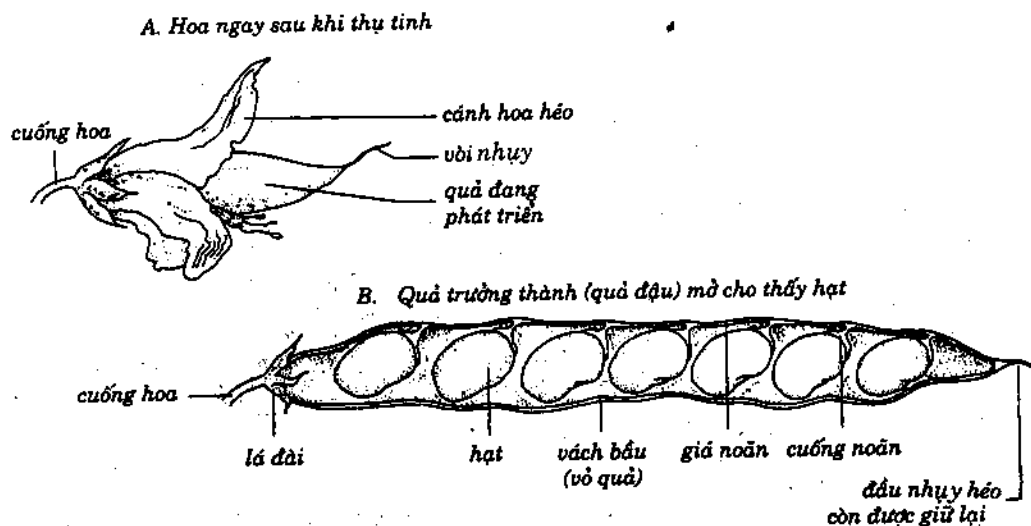
42.6. SỰ PHÁT TRIỂN CỦA QUẢ VÀ HẠT

Sau thụ tinh noãn phát triển để tạo thành hạt. Trong quá trình này túi phôi lớn lên tạo nên chồi phôi hay mầm thân và rễ phôi hay rễ mầm. Trong hạt của thực vật Một lá mầm như tên gọi của nó phôi chỉ hình thành lên một lá mầm còn ở thực vật hai lá mầm có hai lá mầm được hình thành. Trong các loại hạt có **nội nhũ** như ở hạt thầu dầu và ngô, nhân nội nhũ phân chia nhiều lần

theo gián phân để tạo nên mô nội nhũ gồm những tế bào dự trữ chất dinh dưỡng lớn. Những tế bào này tích lũy chất dinh dưỡng vận chuyển qua các bó mạch của giá noãn và phát triển bao quanh phôi non chất đầy khoang trống giữa vỏ noãn và những phần còn lại của túi phôi. Ở các hạt khác được gọi là **hạt không nội nhũ** như các hạt đậu tây, các lá mầm là miền tích lũy chủ yếu và sự phát triển của mô nội nhũ là rất bị hạn chế. Lớp vỏ ngoài của hạt được hình thành từ các vỏ noãn và gồm lớp ngoài dai gọi là **vỏ ngoài** và lớp trong mềm, xốp được gọi là **vỏ trong**.

Khi hạt chín thì bầu phát triển để chứa hạt tạo nên **quả**. Ở trường hợp đậu tây quả kéo dài được gọi là **quả đậu** (hình 42.11). Sự phát tán của hạt thực hiện khi vách bầu nay đã trở thành vỏ quả, khô và nứt dọc theo hai bên.

Cây đậu răng ngựa thuộc một họ lớn gọi là họ Đậu Leguminosae. Tuy là một cây trồng và là sản phẩm của sự chọn giống di truyền nhưng quả của chúng vẫn có hiệu lực lớn để phát tán. Điển hình nhất của nhóm cây này là cỏ ba lá, đậu tằm, kim tước, đậu lupin mà hạt của chúng tách ra khỏi vỏ khi vỏ khô và tách ra.



Hình 42.11. Sự phát triển quả ở đậu răng ngựa.

42.7. SỰ PHÁT TÁN HẠT

Chức năng của quả là đảm bảo phát tán hạt khỏi cây mẹ. Chức năng này chủ yếu để giảm bớt sự cạnh tranh giữa các cây trong cùng loài và để chiếm cứ vùng đất mới. Có một số kiểu phát tán được phân biệt như sau:

1. Tự phát tán (hình 42.12A)

Hạt của một số cây được bật ra bằng cách nổ khỏi quả bởi một động tác nhanh chóng khi vỏ quả khô và cũng có khi do áp suất trương nước. Tác động đó đủ để đẩy bật hạt khỏi cây mẹ. Quả cây kim tước là loại đậu mà vỏ quả gồm những lớp mô sợi xếp chéo xiên với nhau. Khi khô mỗi nửa vỏ xoắn lại và bất ngờ vỡ ra và tách hạt ra ngoài.

2. Phát tán nhờ gió (hình 42.12B)

Cây thuốc phiện có hạt giống với các bào tử và rất nhẹ để có thể theo gió cuốn đi xa. Những hạt này được tạo nên trong quả rỗng gọi là **quả nang** được hình thành từ nhiều lá noãn dính nhau. Khi chín hạt thoát ra qua các lỗ trên quả nang do bị rung theo gió. Gió phát tán các loại quả và hạt nhờ những phần kéo rộng ra hoặc các chùm lông để làm chậm sự rơi xuống đất của hạt. Vỏ quả của cây phong kéo dài thành cánh. Ở cây bồ công anh đài biến đổi thành chiếc dù mang chùm lông. Quả trúc đào liễu là quả nang khô và hạt của chúng thì phát triển lông tơ để giữ được trong không trung những khoảng cách xa và trông tựa như một túm bông.

3. Phát tán nhờ nước (hình 42.12C)

Dạng phát tán này ít phổ biến. Quả và hạt rỗng hoặc có cấu tạo làm cho nó nổi trên mặt nước. Một ví dụ rõ rệt là quả dừa, quả có vỏ ngoài bằng sợi xốp và một khoang trống chứa khí bên trong hạt của nó.

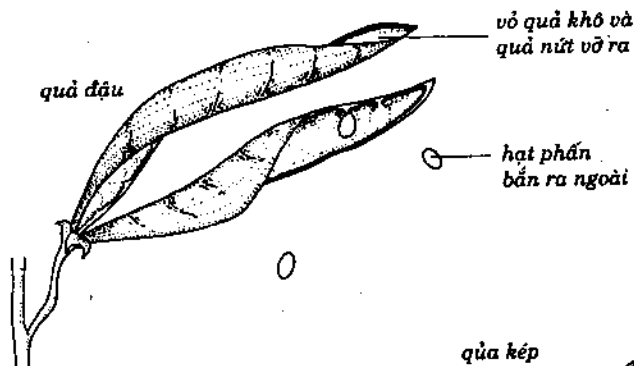
4. Phát tán nhờ động vật (hình 42.12D)

Một số quả và hạt khô có chất dính hoặc có gai để dính bắt vào lông khi các con vật đi qua. Quả cây dâu móc tạo thành một chùm nhỏ quả khô được gọi là **quả bế**, mỗi quả có một móc hình ngạnh tạo thành từ vôi nhĩ. Toàn bộ cụm quả có thể dính chặt khi con vật bước qua và giữ ở đấy lâu trước khi mỗi quả bế rụng và phát tán đi.

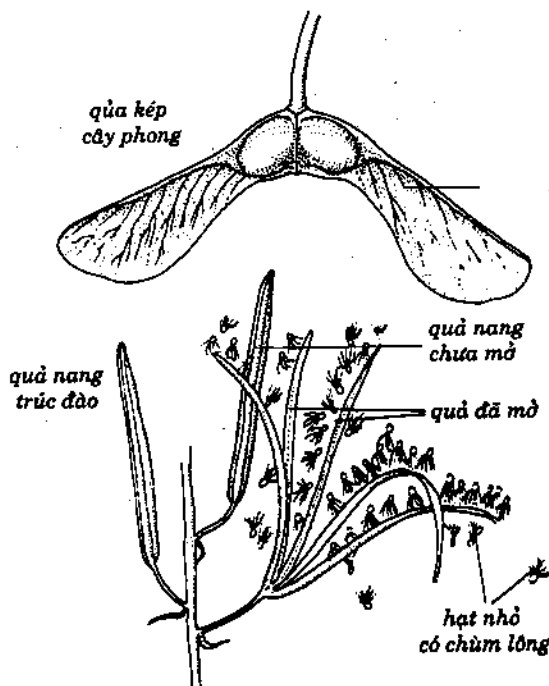
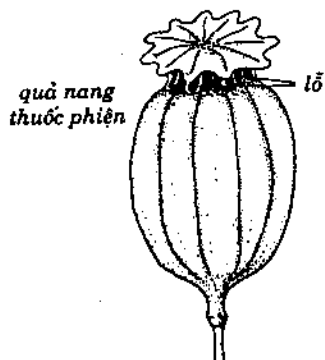
Các **quả mọng** là thức ăn hấp dẫn nhiều loại động vật khác nhau, nhất là chim. Những quả này khi chín thì thay đổi màu sắc từ màu xanh lục bình thường khó thấy đến các màu rực rỡ như cam đỏ xanh lam hoặc đen thẫm. Bên trong mô của nó trở nên mềm và ngọt do hoạt tính phối hợp của hoocmon và enzym để tạo nên vị ngọt của quả loại này.

Phần ăn được của **quả thật** như quả mận hay quả cà chua được hình thành từ lớp giữa hay **vỏ quả giữa** và lớp trong hay **vỏ quả trong** của vách bầu còn lớp ngoài được **vỏ quả ngoài** tạo nên, lớp "da" của quả. Ở những loại **quả giả** như quả táo, dâu tây, tầm xuân thì phần nạc phát triển từ các thành phần của hoa khác với bầu mà thường là từ đế hoa.

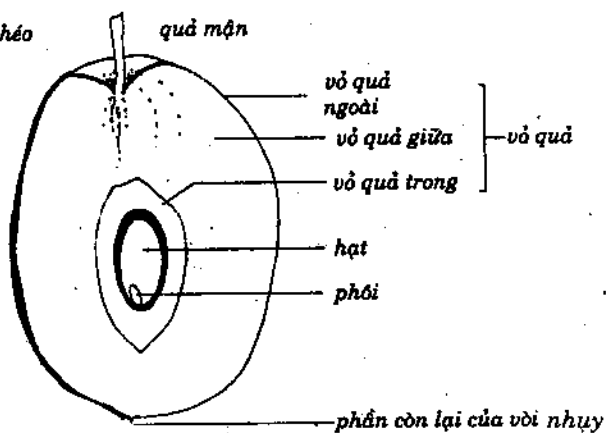
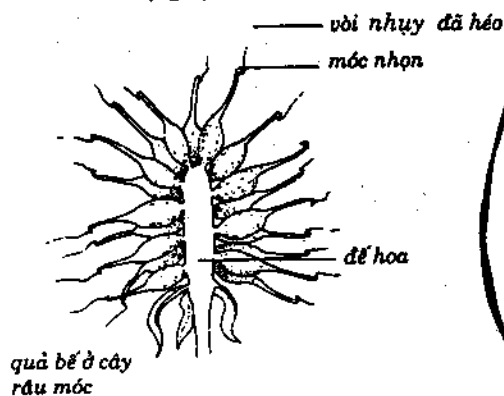
A. Tự phát tán



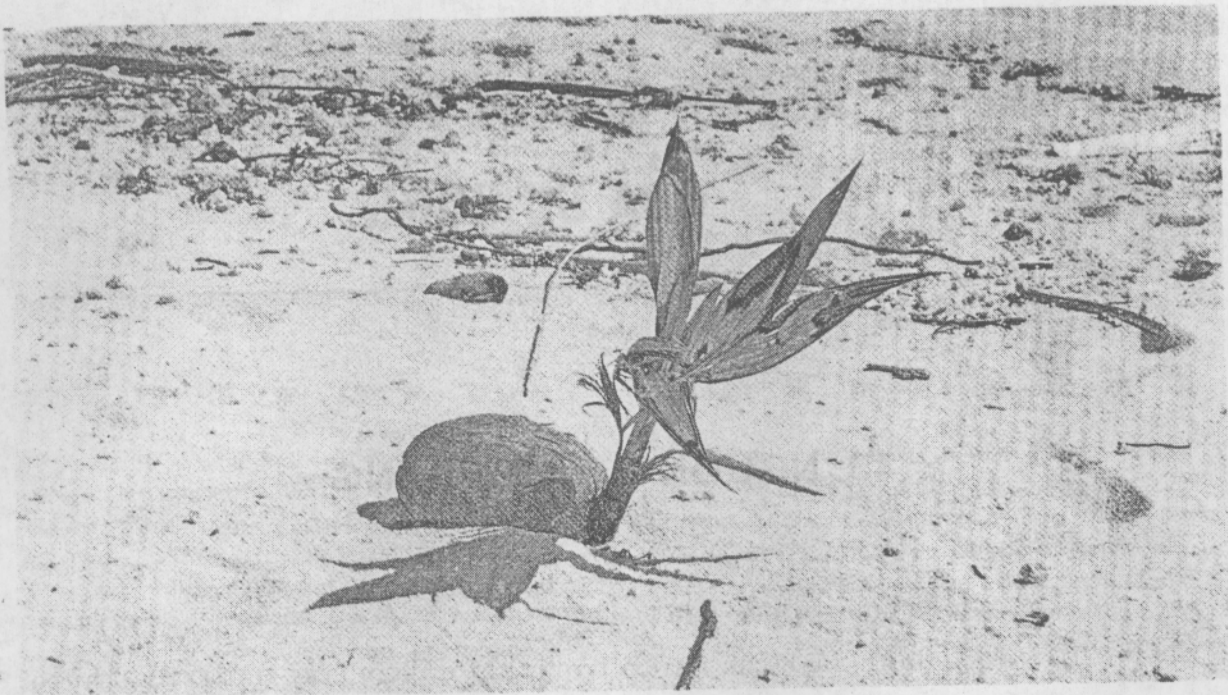
B. Quả phát tán nhờ gió



D. Phát tán nhờ động vật



Hình 42.12. Các cơ chế phát tán hạt.



Hình 42.12 C. Phát tán nhờ nước.

Hạt của các quả nạc được bảo vệ bởi các vỏ cứng đôi khi được tăng độ cứng bởi sự dính của lớp tế bào đá tạo nên mô vỏ quả trong. Những quả này được phát tán phụ thuộc vào kích thước của chúng cũng như là bị thải, bị nuốt. Trong trường hợp sau lớp vỏ ngoài chịu đựng được tác động của enzym trong ống tiêu hóa và hạt được lắng vào phân thường là tại nơi xa với cây mẹ và trong môi trường giàu chất dinh dưỡng phù hợp.

Phần D : **NGUỒN GỐC VÀ SỰ ĐA DẠNG CỦA SỰ SỐNG**

43. NGUỒN GỐC SỰ SỐNG

Mục tiêu

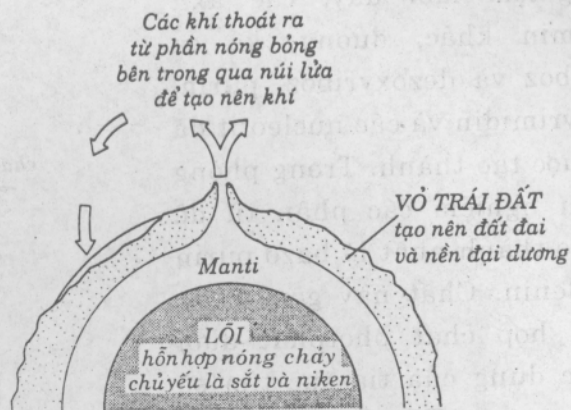
Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Lập được danh sách các khí có trong khí quyển Trái Đất trước khi có sự sống.
- Mô tả thí nghiệm do Stanley Miller chứng minh sự tổng hợp các phân tử hữu cơ từ các chất vô cơ.
- Giải thích ý nghĩa các giọt coaxecva.
- Giải thích sự quan trọng của quá trình đường phân ở các sinh vật đầu tiên.
- Mô tả tóm tắt sự tiến hóa của quang hợp.
- Nêu hai nguyên nhân tại sao oxy của khí quyển lại có tác dụng xấu tới các dạng sống đầu tiên.
- Vẽ và chú thích sơ đồ mô tả cấu trúc của tế bào nhân sơ (Prokaryot) và tế bào nhân chuẩn (Eukaryot) và nêu lên các đặc trưng của chúng.
- Mô tả tóm tắt lý thuyết cộng sinh về nguồn gốc các sinh vật nhân chuẩn.
- Nêu phương pháp xác định tuổi của đá.
- Bình luận về sự quan trọng của các vi hóa thạch.

43.1. SỰ HÌNH THÀNH TRÁI ĐẤT

Bài này mô tả một trong số các sự kiện có thể có từ buổi ban đầu của sự sống trên Trái Đất cho đến ngày nay. Cũng không có ý định trả lời mọi sự phản bác có thể có, hoặc tìm kiếm mọi sự lựa chọn trái ngược nhau, mà đơn giản là trình bày tóm tắt một số những cứ liệu quan trọng nhất.

Trái Đất đã được hình thành vào khoảng 4500 và 5000 triệu năm về trước từ đám mây bụi bao quanh Mặt Trời. Vì khối lượng của hành tinh tăng dần lên, nhiệt phát sinh do sức nén của sức hấp dẫn và sự tan rã phóng xạ là nguyên nhân làm cho bên trong lòng trở nên nóng chảy và tạo nên một *lõi* đặc gồm sắt và niken nóng chảy (hình 43.1). Lõi này được bao bọc bởi một lớp *manti* ngoài lỏng và nguội



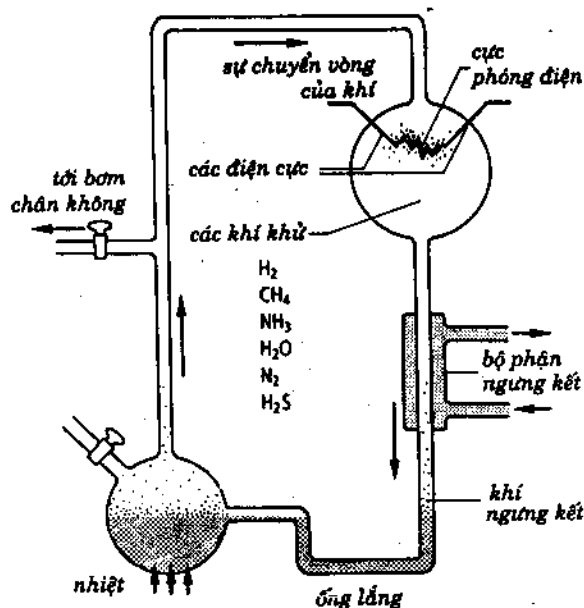
Hình 43.1. Cấu tạo của Trái Đất.

hơn của silicat sắt và magiê. Lớp ngoài cùng hay là **vỏ Trái Đất** (crust) gồm các hợp chất silicat nhẹ đã trở nên rắn lại và tạo thành các lục địa và đáy đại dương. Do quá trình lạnh kéo dài tiếp tục, các khí nóng bên trong thoát ra qua núi lửa hình thành nên *khí quyển* gồm hydro, hơi nước, metan, ammoniac, nitơ, hydro sunfua. Hỗn hợp khí này có tính chất hóa học *khử* mạnh và rất không giống với khí quyển ngày nay. Đặc biệt không có *oxy*. Cũng vào khoảng thời gian này một lượng lớn hơi nước ngưng tụ để tạo thành các đại dương.

43.2. SỰ TỔNG HỢP CHẤT HỮU CƠ

Nhiều chất cần thiết như là những đơn vị nhỏ để tạo nên các phân tử hữu ích về mặt sinh vật học ở trong nước cạn của các đại dương như là những sản phẩm của các phản ứng hóa học giữa các chất vô cơ đơn giản. Bản chất có thể có của những phản ứng này lần đầu tiên được Stanley Miller, nhà khoa học Mỹ chứng minh. Năm 1953 ông đặt một thí nghiệm được minh họa ở hình 43.2 với ý định tạo lại các điều kiện trên Trái Đất trước khi có sự sống. Cấu thành chủ yếu trong hệ thống thí nghiệm của ông là hệ thống hỗn hợp khí giống như khí quyển đơn sơ, nước và nguồn năng lượng bên ngoài. Một số nguồn năng lượng tự nhiên có được như ánh sáng cực tím, chớp sét và bức xạ. Trong hệ thí nghiệm của Miller các khí và hơi nước đặt giữa các điện cực để tạo chớp. Do đó nước ngưng đọng lại, sôi lên và chuyển vận vòng quanh. Sau một tuần dung dịch trong hệ thống có chứa một số hợp chất hữu cơ khác nhau gồm các axit amin glyxin và alanin, axit lactic và urê.

Trong những thí nghiệm mới đây, các axit amin khác, đường, kể cả riboz và deoxyriboz, purin, pyrimidin và các nucleotit đã được tạo thành. Trong phòng thí nghiệm các phân tử dễ tạo thành nhất là bazơ purin adenin. Chất này gồm riboz và hợp chất photphat dưới tác dụng của tia cực tím sẽ tạo nên ATP. Do không có oxy cho nên tất cả các chất đó tích lũy lại trong nước của hành tinh nguyên sơ tạo nên một hỗn hợp đôi khi được gọi là “**nước canh mầm**”.



Hình 43. 2. Hệ thống thí nghiệm của Staley Miller

43.3. SỰ TỔ CHỨC THÀNH HỆ THỐNG HÓA HỌC

Qua hàng triệu năm, tính phức tạp của các hợp chất hữu cơ trong “canh” tăng dần lên. Trong dung dịch đậm đặc ẩm áp, những chất này có khả năng liên kết với nhau hoặc **trùng hợp** lại để tạo nên những chuỗi phân tử dài. Quá trình có thể xuất hiện một cách tự phát và xảy ra nhanh hơn khi có chất xúc tác. Có thể là các chuỗi axit amin, polysaccarit và những chuỗi dài nucleotit được gọi là polynucleotit đã được tạo nên trong các hồ cạn, đặc biệt ở nơi các hợp chất hữu cơ được tích tụ do có sự bám vào bề mặt các phân tử đất sét. Các phân tử polynucleotit có khả năng tạo nên những phân tử mới tương tự bởi sự tái bản (đã mô tả trong bài 8).

Sự phát triển song song là sự tạo thành các tổ hợp lớn các phân tử được gọi là các **giọt coaxecua**. Tính chất quan trọng tiềm tàng của các cấu trúc này đã ghi nhận lần đầu tiên bởi Oparin, nhà bác học Nga, người đã nghiên cứu các đặc tính của các hệ thống giọt nhân tạo. Các giọt đó, được tạo nên nhờ dung môi protein gelatin và vật liệu polysaccarit được gọi là gôm arabic trong nước, thể hiện nhiều điểm tương tự tế bào sống. Việc chúng có lớp vỏ lipit giống với màng, có khả năng hấp thụ hàng loạt chất khác nhau từ dung dịch bao quanh. Các giọt có chứa enzym có thể nhận các phân tử cơ chất và giải phóng các sản phẩm trở lại dung dịch bên ngoài. Ở các thí nghiệm cuối, hệ thống quang hợp tạo nên bởi sự tạo thành các giọt có chứa diệp lục. Sử dụng năng lượng ánh sáng, hệ thống

hóa học tinh vi có thể hấp thụ chất nhuộm màu đã oxy hóa và biến chúng trở lại thành dạng khử ở dung dịch bao quanh. Hệ thống giọt ổn định có khuynh hướng "*tăng trưởng*" do sự hấp thụ hợp chất từ những chất không ổn định. Thành phần các giọt coaxecva được tạo nên trong các đại dương trước khi có sự sống là rất khác nhau nhưng chúng có thể mang một số đặc tính của hệ thống mô hình Oparin.

43.4. NHỮNG TẾ BÀO SỐNG ĐẦU TIÊN

Những tế bào sống đầu tiên được xem là đã phát sinh từ các giọt coaxecva có chứa các polynucleotit, đặc biệt là các phân tử ARN. Đồng thời một số phân tử ARN có khả năng điều khiển sự tạo chuỗi axit amin và do đó tạo thành protein. Nói đúng ra thì quá trình này xảy ra như thế nào cũng còn chưa được hiểu thấu, nhưng khi hệ thống khuôn mẫu để tổng hợp protein có thể có được thì hệ thống các giọt có thể tiến hành quá trình chính đặc trưng cho tế bào sống. Khi các enzym và protein cấu trúc được tạo nên thì sự chuyển tới các cơ thể sống đã hoàn thành. Các enzym được dùng trong những con đường tổng hợp mới và tạo ra các sản phẩm của chất sống mà trước đây có được do hấp phụ, còn khả năng tạo thành protein cấu trúc cho phép sự sinh trưởng và sinh sản vô tính bởi quá trình phân đôi "tế bào" mẹ, phân tách ra để tạo thành hai hay nhiều hơn các tế bào con nhỏ hơn.

Mọi hoạt động đó đòi hỏi thêm lượng ATP. Tuy nhiên việc cung cấp ATP trong môi trường nước bao quanh rất hạn chế và vì vậy nhiều sinh vật nguyên thủy cạn kiệt năng lượng và tan rã. Những sinh vật sống sót có cách tổng hợp để sản sinh ATP. Con đường quan trọng nhất của dạng này là sự phân giải đường hay *đường phân* là chung cho hầu hết các vật sống ngày nay. Như đã được mô tả ở bài 10, cách này đòi hỏi phải phân hủy glucôz để cung cấp năng lượng cho sự sản sinh ATP. Sự cung cấp glucôz trong môi trường bao quanh chúng lâu hơn sự cung cấp ATP và những sinh vật có khả năng đường phân sẽ có được những ưu việt đáng kể. Do vậy những sinh vật thật đầu tiên là dị dưỡng và yếm khí. Nguyên liệu thô được thu nhận qua màng ngoài và những hợp chất mới được tổng hợp nhờ sử dụng năng lượng từ glucôz.

Axit nucleic bên trong những tế bào đầu tiên này được tổ chức thành hệ thống mã hóa cho sự tổng hợp protein nhưng chúng không có màng nhân bao bọc. Những tế bào này được mô tả có nhân sơ (Prokaryot). Ngày nay Prokaryot gồm vi khuẩn và tảo lam, sẽ được mô tả chi tiết ở bài 45. Những tế bào hiện đại khác có nhân thật được bao bọc trong một màng kép tạo nên màng nhân. Những tế bào này được mô tả là có nhân thực hay nhân chuẩn (Eukaryot).

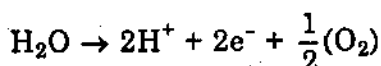
43.5. SỰ TIẾN HÓA CỦA QUANG HỢP

Oxy trong khí quyển lần đầu tiên được tạo nên bởi tác động của ánh sáng cực tím lên hơi nước. Sau đó nhiều phân tử hữu cơ bị oxy hóa và sự cung cấp chất hữu cơ tự nhiên bị giảm dần. Oxy của khí quyển cũng có hại vì nó tác dụng với nước để tạo thành hydro peroxit (H_2O_2). Chất này tác động lên ARN và ADN và có khả năng phá hủy cấu trúc di truyền của tế bào. Kết quả là sự tích lũy oxy trong khí quyển tạo điều kiện thuận lợi cho các vi sinh vật có khả năng tạo được enzym *catalaz*. Enzym này bảo vệ chống lại hiệu ứng của hydro peroxit bằng cách biến đổi nó trở lại thành oxy và nước.

Cũng khoảng thời gian đó, một nhóm chất hóa học được gọi là *porphyrin* trở nên quan trọng. Các phân tử của chất này chứa phân tử sắt hoặc magnesium có thể oxy hóa một cách vô hại và tác động như một chất đệm bảo vệ chống oxy. Khâu đột kích chủ yếu trong sự tiến hóa phát sinh khi một số sinh vật bắt đầu sử dụng phân tử porphyrin đặc biệt, *chất diệp lục a*, để hấp thụ năng lượng ánh sáng và sử dụng năng lượng đó để tổng hợp ATP. Bằng cách này mà quang hợp bắt đầu. Nhiều sinh vật quang hợp đòi hỏi chỉ những chất vô cơ đơn giản và năng lượng Mặt Trời để tạo nên mọi chất cho cơ thể chúng, vì vậy chúng là tự nuôi sống mình hay là "*tự dưỡng*". Những thành tựu của chúng bảo đảm cho sự sống còn của sinh vật dị dưỡng khác giờ đây có thể sử dụng nguồn dinh dưỡng mới vô cùng tận.

43.6. SỰ TÍCH LŨY OXY TRONG KHÍ QUYỂN

Cùng với năng lượng ánh sáng, quang hợp đòi hỏi nguồn ion hydro (H^+) và điện tử (e) để cho kết hợp cacbon dioxit để tạo ra hydrat cacbon. Một số cơ thể ban đầu sử dụng hydro sunfua (H_2S) như là nguồn nguyên liệu, nhưng quan trọng hơn là có nhóm thứ hai phát triển khả năng sử dụng nước. Quá trình *quang phân ly* nước được tóm tắt theo phương trình dưới đây đã cung cấp ion hydro và điện tử và đồng thời tạo nên khí oxy như là chất thải:



Sự giải phóng oxy do các sinh vật quang hợp và sự tích lũy oxy nhanh chóng trong khí quyển có hiệu ứng không đảo ngược cho sự tiến hóa tiếp theo của sự sống. Những chất hữu cơ còn lại trong "nước súp mầm" được phá vỡ thành cacbon dioxit và oxy hóa các trầm tích và sau đó một tầng *ozon*, nghĩa là oxy có công thức O_3 ít hơn O_2 bắt đầu xuất hiện ở tầng trên của khí quyển. Tầng này có tác động như một lớp màn chắn chống sự xâm nhập tia cực tím và bảo vệ sản phẩm hữu cơ mới. Do đó những điều kiện đã thay đổi và như vậy làm thuận lợi nhanh chóng cho sự phát triển của các cơ thể sống từ những vật liệu không sống.

43.7. SỰ TIẾN HÓA CỦA TẾ BÀO NHÂN CHUẨN

Những sự khác biệt trong cấu tạo giữa các tế bào nhân sơ và tế bào nhân chuẩn được tóm tắt trong bảng 43.1 rõ ràng là không sáng tỏ việc Eukaryot đã tiến hóa từ Prokaryot như thế nào. Tuy nhiên một số dẫn chứng khác nhau đã chỉ ra rằng có mối liên quan tiến hóa giữa chúng. Eukaryot có cấu tạo phức tạp hơn và xuất hiện muộn hơn trong di tích hóa thạch, nhưng dù có cấu tạo khác nhau, hai kiểu tế bào có chung nhiều phản ứng hóa sinh quan trọng, đặc biệt là đường phân và phản ứng sáng của quang hợp.

Thuyết cộng sinh cho rằng các bào quan quan trọng như ty thể, lục lạp, lông, roi và trung tử ở thời điểm nào đó là những cơ thể nhân sơ độc lập rồi bị chìm ngập trong các tế bào lớn và tiếp tục sống trong tế bào chất đó để cuối cùng trở thành hợp phần chính yếu của tế bào.

Dẫn chứng ủng hộ lý thuyết này có thể tìm thấy không khó khăn: Ty thể giống với các vi khuẩn hiếu khí về kích thước và cấu tạo, còn lục lạp lại rất giống với một số dạng sinh vật quang hợp nhân sơ. Cả ty thể và lục lạp đều có ADN riêng có dạng cuộn vòng giống như ở các Prokaryot. Thậm chí trong tế bào con người, những bào quan này có riboxom riêng, nhỏ hơn và phân biệt rõ hơn với những phần còn lại của tế bào chất. Chúng tạo nên một số protein của chúng và sinh sản độc lập trong tế bào chủ.

Một số chất kháng sinh kìm hãm sự sinh trưởng của tế bào nhân sơ bằng cách ngăn cản sự tổng hợp protein. Cũng những chất kháng sinh này ngăn cản sự tổng hợp protein bởi các riboxom bên trong ty thể và lục lạp, nhưng riboxom của tế bào chất thì không bị tác động. Trái lại một số thuốc kìm hãm sự tổng hợp protein trong tế bào chất của tế bào nhân chuẩn, nhưng không kìm hãm nó trong các bào quan.

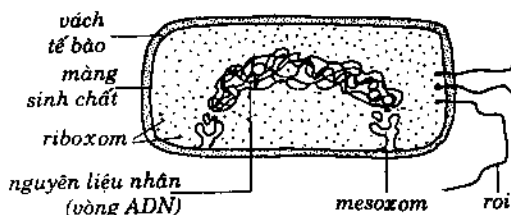
Cả ty thể và lục lạp đều có màng kép - màng trong chứa protein chuyển tải electron tương đương với màng của Prokaryot, màng ngoài giống với màng của tế bào về cấu trúc và thành phần và có thể cho rằng tương đương với một không bào chìm trong tế bào chất.

Điều đó cho phép giả định rằng lông, roi và trung thể đã xuất xứ từ sự kết hợp giữa một số kiểu vi khuẩn với các tế bào khác.

Bảng 43.1. TẾ BÀO PROKARYOT VÀ EUKARYOT

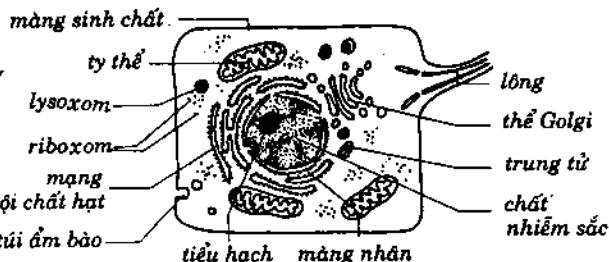
PROKARYOT

Cấu trúc



EUKARYOT

Cấu trúc



Các đặc điểm	Các đặc điểm
1. Tế bào nhỏ (1 – 10µm)	1. Tế bào lớn (10 – 100µm)
2. AND không kết hợp với protein histon và thường có dạng vòng	2. AND phân thành đoạn dài (nhĩn sắc thể) và kết hợp với protein histon để tạo nhĩn sắc chất
3. Nguyên liệu nhân không có màng bao bọc	3. Nhân thực có màng bao bọc (màng nhân)
4. Không có bào quan có màng bao bọc, không có trung tử, không có ống siêu vi	4. Có ty thể, lục lạp, trung tử, mạng nội chất và các ống siêu vi
5. Ribosom nhỏ (70 S)*	5. Ribosom lớn (80 S)*
6. Có vách tế bào nhưng về mặt hóa học khác với ở Eukaryot	6. Không có vách tế bào, ngoại trừ ở tế bào thực vật (xelluloz) và tế bào nấm
7. Roi vi khuẩn đơn giản cấu tạo bởi protein flagellin	7. Tổ hợp 9 + 2 của lông và roi là từ tubulin và các protein khác
8. Phân bào đơn giản bằng cách phân đôi, không có thoi	8. Phân bào có tơ, có thoi
9. Hiếm có sinh sản hữu tính, nguyên liệu di truyền chuyển từ vật cho tới vật nhận	9. Sinh sản hữu tính bằng giảm phân và thụ tinh là phổ biến
10. Các kiểu chuyển hóa rất khác nhau. Sử dụng các nguồn năng lượng không bình thường, nhiều dạng kỵ khí	10. Có nhiều kiểu chuyển hóa – đường phân, chu trình Krebs, đại bộ phận là hiếu khí.

* S - đơn vị Svedberg, xem phụ lục thuật ngữ.

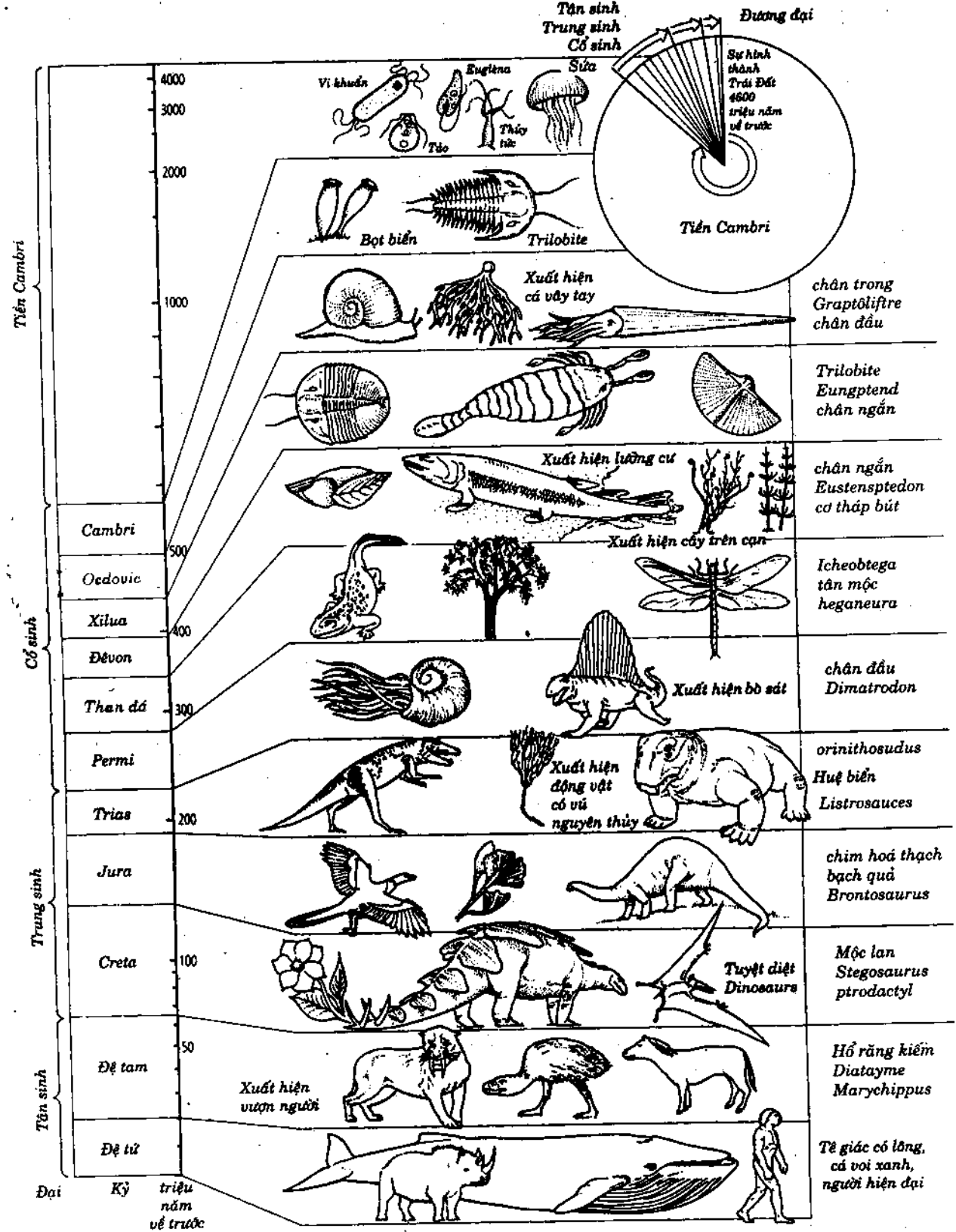
Dù những chi tiết của sự tiến hóa của chúng có thể nào chẳng nữa thì sự xuất hiện của Eukaryot đã tăng lên mạnh mẽ tiềm năng cho sự phát triển xa hơn. Trong giáo trình này những cơ thể đa bào thực thụ có hệ thống mô và cơ quan phức tạp. Mức độ đa dạng của chúng là chủ đề chính của các bài còn lại trong phần này.

43.8. BIỂU NIÊN ĐẠI ĐỊA CHẤT

Hình 43.3 biểu diễn lịch sử của cơ thể sống từ dạng ban đầu sớm nhất với các mốc thời gian tương ứng với địa tầng chính tìm thấy trong lớp vỏ Trái Đất. Các lớp đá trầm tích về nguồn gốc được tạo thành từ cát và bùn của các đáy hồ đại dương. Ở nhiều vùng trên thế giới những sự vận động đã làm nâng lên và nghiêng đi toàn bộ mặt cắt của vỏ Trái Đất và do vậy độ dày của các lớp khác nhau có thể đo được. Một ví dụ rõ rệt là vùng Grand Canyon ở Arizona, nơi sự xói mòn do dòng sông Colorado đã lộ ra đá trầm tích hàng triệu năm về trước.

Tuổi đá có thể đánh giá bằng cách đo độ sâu của chúng bên dưới bề mặt nguyên thủy nhưng cách này là hơi sai ở chỗ cho là tỷ lệ đều nhau của trầm tích. Hơn nữa nó không tính đến quá trình xói mòn có thể có khi mặt đá đã được trơ lên. Một phương pháp chính xác hơn để xác định tuổi niên đại là việc sử dụng chất đồng vị phóng xạ thường luôn có mặt, đó là uranium ^{238}U , nó phân hủy thành chì rất chậm, nhưng với tốc độ xác định. Với kỹ thuật thích hợp, tổng hợp lượng chất phân rã đó có thể đánh giá được và tuổi của đá được xác định sai kém khoảng 10%. Các chất đồng vị khác như thorium hoặc rubidium cũng đôi khi được dùng (chất đồng vị phóng xạ cacbon ^{14}C được dùng để xác định tuổi của nhiều tàn di lịch sử, nhưng không được dùng để xác định niên đại đá bởi vì chu kỳ bán rã của nó là ít hơn 6000 năm).

Các cơ thể có thể định vị ở biểu niên đại địa chất chỉ khi các di tích của chúng còn tìm thấy được trong đá. Các hóa thạch của động vật không xương sống có vỏ ốc hoặc bộ xương ngoài cũng được thấy trong đá trầm tích tới 600 triệu năm về trước và các hóa thạch của động vật có xương sống có trong đá khoảng 500 triệu về trước (xem hình 43.3). Thông lệ thì các nhà địa chất xem kỷ Cambri khởi đầu của Đại cổ sinh là một trong những điểm mốc quan trọng nhất trong nghiên cứu sự tiến hóa, đơn giản là không có lấy một hóa thạch rõ ràng nào có thể tìm thấy được ở những đá cổ hơn. Mỗi đây lịch sử "Tiền Cambri" của sinh vật đã được khám phá khi sử dụng kỹ thuật mới của sự săn tìm hóa thạch. Những lát cắt mỏng của đá đã được cắt để khám phá những hóa thạch hiển vi hay là *vi hoá thạch*, giống như vi khuẩn, trong đá cứng chert



Hình 43.3. Các đại địa chất và lịch sử sự sống trên Trái Đất.

đen giống thạch anh có tuổi khoảng 3100 triệu năm. Hình 43.4 chỉ ra các ví dụ của các sinh vật Prokaryot từ thành hệ Guntflint Chert, Ontario được ước tính khoảng 1900 triệu năm về trước. Các hóa thạch này được khám phá có hình dạng cấu tạo của các sinh vật nguyên thủy và có thể biểu lộ hay không cấu trúc phân tử đặc biệt. Tuy nhiên nhiều chi tiết của lịch sử ban đầu của sự sống hãy còn mờ mịt.



Hình 43.4. Vi hóa thạch từ thành hệ Guntflint Chert, Ontario.

44. PHÂN LOẠI CÁC SINH VẬT

Mục tiêu

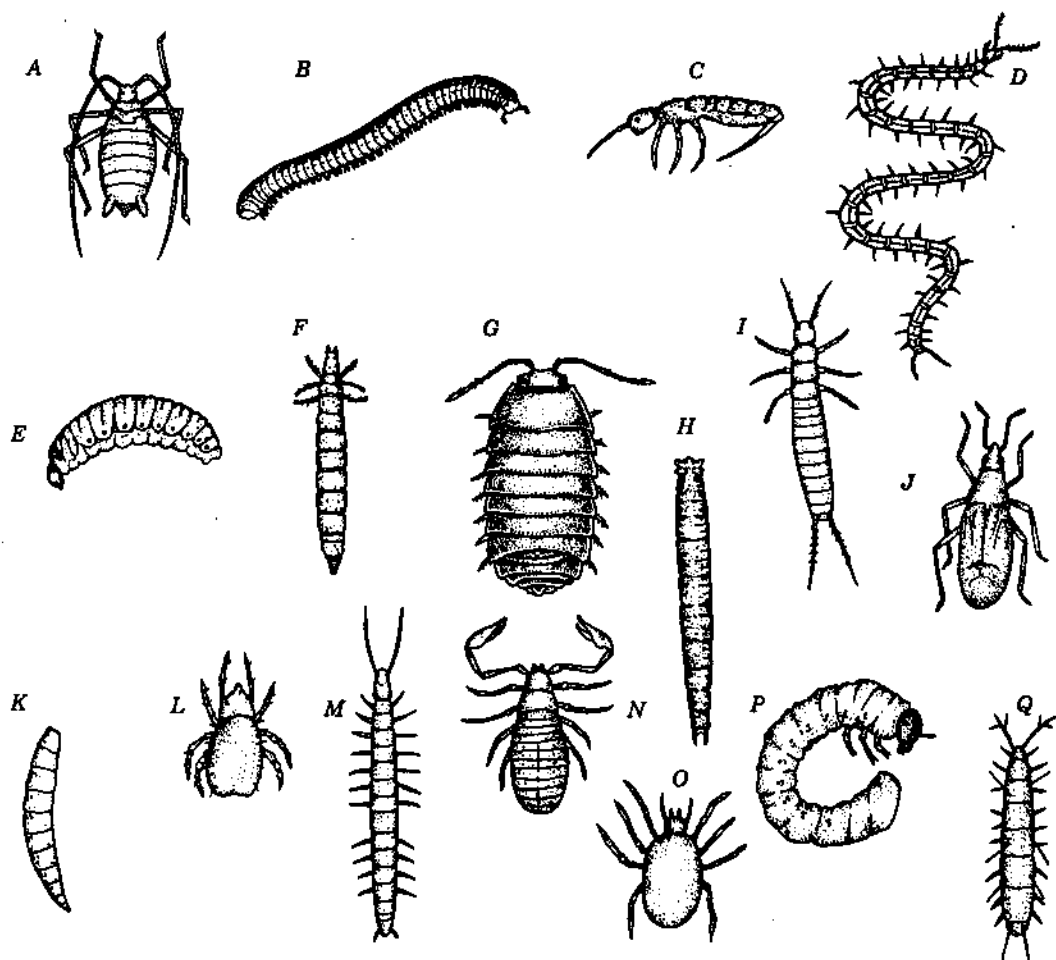
Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Giải thích sự phân loại theo phát triển lịch sử nghĩa là gì.
- Xây dựng và sử dụng các khóa định loại đơn giản.
- Phân biệt được cấu tạo tương đồng và tương tự.
- Phác thảo hệ thống phân loại Năm Giới và các đặc tính phân biệt của sinh vật trong mỗi giới.
- Vẽ sơ đồ tóm tắt các mối quan hệ tiến hóa giữa các giới đó.
- Cho tên gọi các nhóm phân loại chủ yếu theo thứ tự lớn nhỏ.
- Giải thích hệ thống tên kép do Linê đề xướng.

44.1. MỞ ĐẦU

Việc nghiên cứu phân loại được gọi là **hệ thống học** (systematics) hay là **phép phân loại** (taxonomy). Đó là phương pháp chính yếu trong sinh học để hiểu sự đa dạng phức tạp của các dạng sống. Dù rằng có nhiều chiến lược có thể có để phân loại hàng triệu các sinh vật khác nhau, trong thực tế một số phương pháp hữu hiệu hơn số khác. Sơ đồ phân loại tốt nhất được đặt cơ sở trên mối quan hệ tự nhiên từ các tổ tiên chung hơn là những sự giống nhau ngẫu nhiên về kích thước hoặc màu sắc. Như vậy sự phân loại sinh học được xem là có tính lịch sử phát sinh có nghĩa là phản ánh sự tiến hóa của sinh vật và không thể là một hệ thống tùy tiện.

Một con đường thực tế của sự nỗ lực để phân loại sinh vật là xếp đặt chúng theo từng nhóm theo các đặc điểm bên ngoài nhìn thấy được. Chúng ta có thể tự mình thử bằng cách dùng sơ đồ ở hình 44.1. Sơ đồ này chỉ sự khác nhau của các cơ thể mà chúng ta thường thấy chúng sống trong các ổ lá rụng. Để giúp chúng ta làm được bài tập có một số câu hỏi đặt ra ở bảng 44.1 và chúng ta trả lời theo bản sao lại bản đó.



Hình 44.1. Những con vật thường gặp ở ổ lá rụng (không nêu tỷ lệ).

Có thể sử dụng phương pháp như thế khi bắt đầu quá trình phân loại và thường phát hiện ra ngay một số nhóm tự nhiên. Ta sẽ phát hiện được, ví dụ như, tất cả các loài có 3 đôi chân thì cũng có râu và có lý do để cho rằng chúng liên quan đến nhau. Mặt khác nhiều trường hợp rõ ràng là khó. Đặc biệt là trong trường hợp phải quyết định xem dấu hiệu nào là quan trọng hơn khi có mâu thuẫn? Ví dụ mẫu D và I đều có đuôi, nhưng trong khi D có nhiều đôi chân thì I lại chỉ có 3 đôi, phải phân loại chúng thành một hay khác nhóm? Hoặc, tất cả các cơ thể đều là dạng trường thành hay một số lại là dạng ấu thể?

Khi muốn giải quyết các vấn đề như trên, các nhà phân loại học phát hiện thêm nhiều các đặc điểm khác, kể cả vòng đời, giải phẫu cơ thể, hóa sinh học, phát triển và tập tính cơ thể. Phân loại học trở thành môn khoa học phức tạp. Tuy nhiên phần lớn sự phân loại còn phụ thuộc vào sự giải thích chủ quan qua các dẫn liệu.

Bảng 44.1. CÁC ĐẶC ĐIỂM BÊN NGOÀI CỦA CÁC SINH VẬT MINH HỌA Ở HÌNH 44.1

Câu hỏi	Câu trả lời (sử dụng chữ định loại mẫu)
1. Có bao nhiêu đôi chân ?	Không 3 đôi 4 đôi nhiều đôi
2. Cơ thể được phân ra thành đốt ?	Có Không
3. Có cánh không ?	Có Không
4. Phần phụ đuôi có rõ không ?	Có Không
5. Có râu (anten) không ?	Có Không
6. Mô tả râu (anten) nếu có	Phân nhánh Dài hơn thân

Chép lại bảng này vào tờ giấy riêng trước khi trả lời.

44.2. KHÓA ĐỊNH LOẠI

Sinh viên ngành sinh học gặp không ít khó khăn khác nhau khi làm việc ngoài thực địa đòi hỏi phải nhận dạng các vật mẫu từ những nơi sống đặc biệt. Các bản hướng dẫn dã ngoại gồm các **khóa định loại** với mục đích đó thường có chứa các đầu mối lựa chọn trên cơ sở các đặc điểm bên ngoài của các cơ thể khác nhau như ở bảng 44.1. Từ bảng này tương đối dễ để xây dựng nên một khóa (một ví dụ ở hình 44.2) và dùng nó ta có thể định loại các mẫu vật A-Q. Kiểm tra bản định loại với các câu hỏi trả lời in sẵn ở cuối bài.

1. Chân đốt

Không có chân

2. 3 đôi chân

Nhiều hơn 3 đôi chân

3. 4 đôi chân

Có thì xem tiếp số 2

Không thì xem tiếp số 15

(Côn trùng) 4

3

(Nhện) 9

Nhiều hơn 4 đôi chân		11
4. Có cánh	Rệp cây (Bộ Hemiptera)	
Không có cánh		5
5. Có phần phụ đuôi		6
Không có phần phụ đuôi		8
6. Râu dài hơn cơ thể	Nhện đất (Họ Aphididae)	
Râu ngắn hơn cơ thể		7
7. Hai phần phụ đuôi	(Bộ Diptura)	
Một phần phụ đuôi quay ngược dưới thân mình	(Bộ Collembola)	
8. Đốt cuối của thân ngắn hơn các đốt khác	(Bộ Protura)	
Đốt cuối của thân về kích thước như các đốt khác	Melolontha	
9. Có càng lớn giống với càng cua.	Bọ cạp giả (Bộ Chelonethi)	
Không có càng lớn		10
10. Cơ thể gồm hai phần	Ve cứng (Bộ Acarina)	
Cơ thể không phân chia rõ rệt	Mạt (Bộ Acarina)	
11. Có phần phụ đuôi		12
Không có phần phụ đuôi		14
12. Râu tơ cứng phân nhánh	<i>Pauropus</i> (Lớp Pauropoda)	
Râu không phân nhánh		13
13. Phần phụ đuôi dài, giống như râu	<i>Geophilus</i> Rết (Lớp Chilopoda)	
Phần phụ đuôi ngắn, không giống râu	<i>Scutigera</i> (Lớp Symphyla)	
14. Thân hình bầu dục	<i>Anadillidium woodlouse</i> (Lớp Crustaceae)	
Thân dài	<i>Blaniulus millipede</i> (Lớp Diplopoda)	
15. Có phần phụ đuôi	Ấu trùng Ruồi (<i>Tipula</i>)	
Không có phần phụ đuôi		16
16. Thân nhỏ dần về phần đuôi	Ấu trùng (<i>Calliphora</i>)	
Thân không nhỏ dần	Ấu trùng (họ <i>Curculionidae</i>)	

Hình 44.2. Khóa định loại các con vật đã được minh họa ở hình 44.1

44.3. HIỆN TƯỢNG TƯƠNG TỰ VÀ TƯƠNG ĐỒNG

Một khóa định loại được xây dựng bằng cách sử dụng hầu hết mọi đặc tính của các cơ thể có liên quan, tiêu chuẩn đúng đắn của khóa là tính hiệu quả giúp cho nhà quan sát xác định được một sự định loại đúng đắn.

Nhà phân loại học phải thật cẩn thận trong việc chọn lựa các đặc điểm khác biệt để đưa ra một sơ đồ phân loại, chỉ được chọn những đặc điểm nào nêu bật được mối quan hệ thực sự giữa các sinh vật. Các đặc điểm kiểu như thế gọi là **tương đồng**. Đặc điểm tương đồng là các đặc điểm cấu trúc hay hóa sinh cùng có mặt ở hai hoặc nhiều cơ thể do có mối quan hệ tổ tiên chung. Ví dụ về các đặc điểm tương đồng ở động vật có xương sống là cột sống, lông vũ hay chi năm ngón.

Các sinh vật có thể có chung các đặc điểm không tương đồng, không được dùng chúng trong phân loại bởi vì chúng không phản ánh được một cách cần thiết nguồn gốc chung: ví dụ cánh là đặc tính chung của dơi, chim và côn trùng nhưng các kiểu cánh khác nhau không phải là tương đồng.

Những đặc điểm mà cùng có mặt ở các sinh vật không có quan hệ họ hàng với nhau được gọi là **tương tự**, có nghĩa là chúng có chung chức năng nhưng lại có nguồn gốc cấu trúc khác hẳn nhau. Sự phát triển các cấu trúc như thế trong các nhóm khác nhau được gọi là sự **tiến hóa hội tụ** (bài 37).

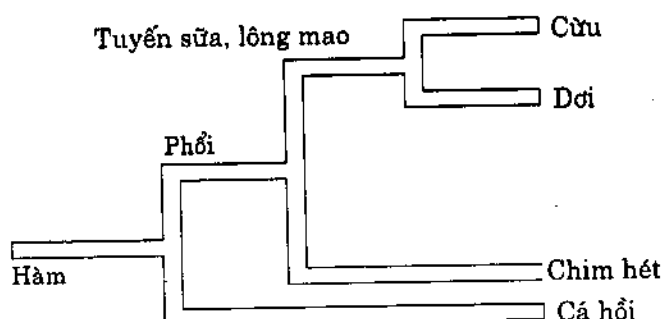
Nhà phân loại học phải phân biệt được thế nào là tương đồng và thế nào là tương tự để sự phân nhóm phải phản ánh được mối quan hệ tiến hóa giữa chúng. Một phương pháp giúp ta đạt được điều đó gọi là phương pháp cây phân nhánh, như sẽ được trình bày dưới đây.

44.4. CÂY PHÂN NHÁNH

Cây phân nhánh là phương pháp phân loại dựa trên các nhóm thiết kế, các nhánh, gồm những cơ thể có chung **duy nhất một đặc điểm tương đồng**.

Ví dụ chim tạo thành một nhánh cùng có một đặc tính tương đồng duy nhất là lông vũ, thú tạo thành một nhánh bởi vì chúng có tuyến sữa và cho con bú. Cả chim và thú thuộc cùng một nhánh lớn hơn là động vật có xương sống. Điều lạ là cá không tạo nên một nhánh rõ ràng của nó dù chúng có nhiều đặc tính chung như mang, vây, vây và đuôi. Những đặc điểm đó không phải là duy nhất cho cá.

Mối liên hệ của các nhánh với nhau có thể biểu thị trong một sơ đồ phân nhánh được gọi là **cây phân nhánh** (Cladogram). Hình 43.3 là một sơ đồ cây phân nhánh đơn giản được xây dựng trên một bảng thống kê các đặc điểm ghi trong bảng 42.2. Chỗ ngã ba hay mấu của hệ thống nhánh thể hiện tính tương đồng chung. Nếu chúng ta xem từ trái sang phải, các nhánh nhỏ dần và nhỏ dần thì đặc tính tương đồng chúng có chung nhau cũng nhiều hơn. Trên sơ đồ minh họa con cừu và con dơi tai dài có bốn đặc điểm chung (hàm, phổi, lông mao, tuyến sữa), con cừu và con chim hét có hai đặc điểm chung (hàm, phổi), con cừu và con cá hồi chỉ có một đặc điểm chung (hàm).



Hình 44.3. Một sơ đồ cây phân nhánh đơn giản cho bốn động vật có xương sống

Bảng 44.2. CÁC ĐẶC ĐIỂM TƯƠNG ĐỒNG Ở ĐỘNG VẬT CÓ XƯƠNG SỐNG

CẤU TẠO	ĐỘNG VẬT			
	dơi	chim hét	cừu	cá hồi
lông mao	✓		✓	
hàm	✓	✓	✓	✓
phổi	✓	✓	✓	
tuyến sữa	✓		✓	

Rõ ràng rằng có thể xây dựng nhiều hơn một sơ đồ cây phân nhánh cho một nhóm sinh vật như thế, nhưng tiêu chuẩn cho sự lựa chọn một trong tất cả những cái đó là đơn giản: sơ đồ tốt nhất là sơ đồ đưa ra được một số lượng tối đa các đặc điểm tương đồng chung. Giai đoạn đầu trong phân loại phân nhánh là xây dựng một danh mục các đặc tính như đã chỉ rõ ở bảng 44.1 và 44.2. Đó thường là công việc khó khăn. Để có được hiệu quả, mọi mức độ tiếp cận phải được sử dụng: so sánh các đặc điểm cấu tạo, sinh lý, hóa sinh của các cơ thể. Máy tính cần áp dụng để tiến hành xử lý các dẫn liệu và lập trình các sơ đồ cây phân nhánh để có thể đánh giá và so sánh.

Giá trị của phương pháp phân loại này phụ thuộc vào sự thừa nhận rằng nếu có hai sinh vật có chung một đặc tính tương đồng thì chúng phải có liên hệ họ hàng với nhau. Có nguyên do lý thuyết rõ ràng để nghĩ rằng và để thừa nhận rằng hai nhóm càng có chung nhiều đặc tính tương đồng thì càng có nhiều liên quan với nhau. Các mẫu của một sơ đồ phân nhánh do vậy phải thể hiện tổ tiên chung hay là lịch sử của các sinh vật và toàn bộ hệ thống nhánh phải phản ánh được lịch sử tiến hóa phân ly của chúng.

Nhà phân loại học thường cố gắng thể hiện sự phát triển lịch sử trong sơ đồ phân loại nhưng mọi sự nỗ lực của họ đôi khi phạm sai lầm do chỗ họ tập trung vào tìm các dạng tổ tiên chung trong di tích hóa thạch. Do thiếu dẫn chứng đó mà người ta quá tin vào cách giải thích chủ quan. Điểm ưu việt của phương pháp cây phân nhánh là tạo ra được những sơ đồ từ thông tin đã có. Những sơ đồ đó có thể giúp đánh giá các sơ đồ truyền thống. Bằng cách đó mọi phương pháp phân loại sẽ trở nên khách quan và khoa học hơn. Tuy nhiên, nếu quá ít các đặc điểm được dùng trong việc xây dựng sơ đồ cây phân nhánh thì kết quả có thể bị sai cho nên sự thận trọng ở đây là cần thiết.

44.5. CÓ BAO NHIÊU GIỚI

Nếu như mọi sinh vật có thể được thể hiện trên một sơ đồ phân nhánh đơn giản thì nó sẽ giống như một cây phân nhánh. Trên đỉnh của các nhánh là những đơn vị cơ bản của phân loại được gọi là *loài*, và mỗi loài được định nghĩa là một nhóm các sinh vật giống nhau có cùng một vốn gen (Quan niệm về loài đã được mô tả ở bài 35 và 36). Cây phân nhánh cho thấy các kiểu tiến hóa chủ yếu, còn gốc bao gồm các sinh vật nguyên thủy giống với những sinh vật tồn tại đầu tiên trên Trái Đất. Theo cách này, các sinh vật có thể được phân vào các nhóm chủ yếu được gọi là *giới*.

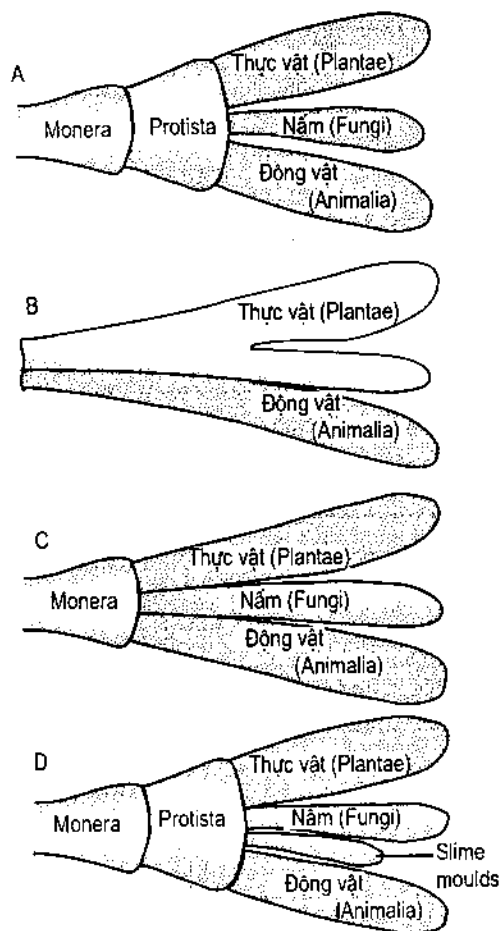
Trong cuốn sách này, hệ thống 5 giới do nhà sinh học Mỹ R.H. Whittaker đề xuất sau đó được L. Margulis cải biên và K.V.Schwartz tuân thủ trong phân loại nhóm sinh vật. Tên gọi và đặc tính quan trọng của 5 giới như sau :

1. Giới Monera

Tất cả các sinh vật nhân sơ đều thuộc giới Monera. Hầu hết chúng đều đơn bào và có cấu tạo tương đối đơn giản. Tuy nhiên nhiều tế bào Monera được chuyên hóa bằng các phản ứng hóa sinh để có thể khai thác được các nguồn năng lượng bất thường như hydro sunfua (H_2S) hoặc metan (CH_4). Giới này gồm nhiều dạng *vi khuẩn* và *tảo lam* (bài 45).

2. Giới Protista

Giới này gồm những sinh vật có nhân chuẩn, đơn bào hoặc có cấu tạo đa bào đơn giản. Nhóm quan trọng nhất là *protozoa* là những Protista đơn bào, dị dưỡng và *tảo* hay là các nhóm Protista quang hợp. Nhóm này được mô tả ở bài 46 và 51 tương ứng. Giới này cũng bao gồm cả nấm nhày và nhiều dạng sinh vật ở nước và ký sinh.



Hình 44.4. Sơ đồ hệ thống 5 giới (A) so sánh với các hệ thống phân loại khác (B, C, D)

Trước đây trong hệ thống 5 giới, Protista chỉ bao gồm những Eukaryot đơn bào. Định nghĩa giới theo kiểu này thể hiện một vấn đề trong các nhóm phân loại như tảo lục có cả các đại diện đơn bào và đa bào. Định nghĩa bao hàm của giới Protista khắc phục được một số những vấn đề này và cho phép giữ lại ba giới đã xác định rõ rệt. Tuy nhiên chúng ta có thể hiểu được rằng giới Protista bao gồm một số nhóm truyền thống vẫn cho là thực vật.

3. Giới thực vật (Plantae)

Các thành viên của giới Plantae là đa bào và tự dưỡng, có lục lạp chứa chất diệp lục a và b và các sắc tố quang hợp khác. Chúng khác biệt với protista quang hợp khác bởi chu trình sống có giai đoạn phôi lưỡng bội. Cấu tạo và sinh lý học thực vật đã được mô tả chi tiết trong các bài 38 - 42 và sự tiến hóa của các nhóm thực vật sẽ được thảo luận trong các bài 53 và 54.

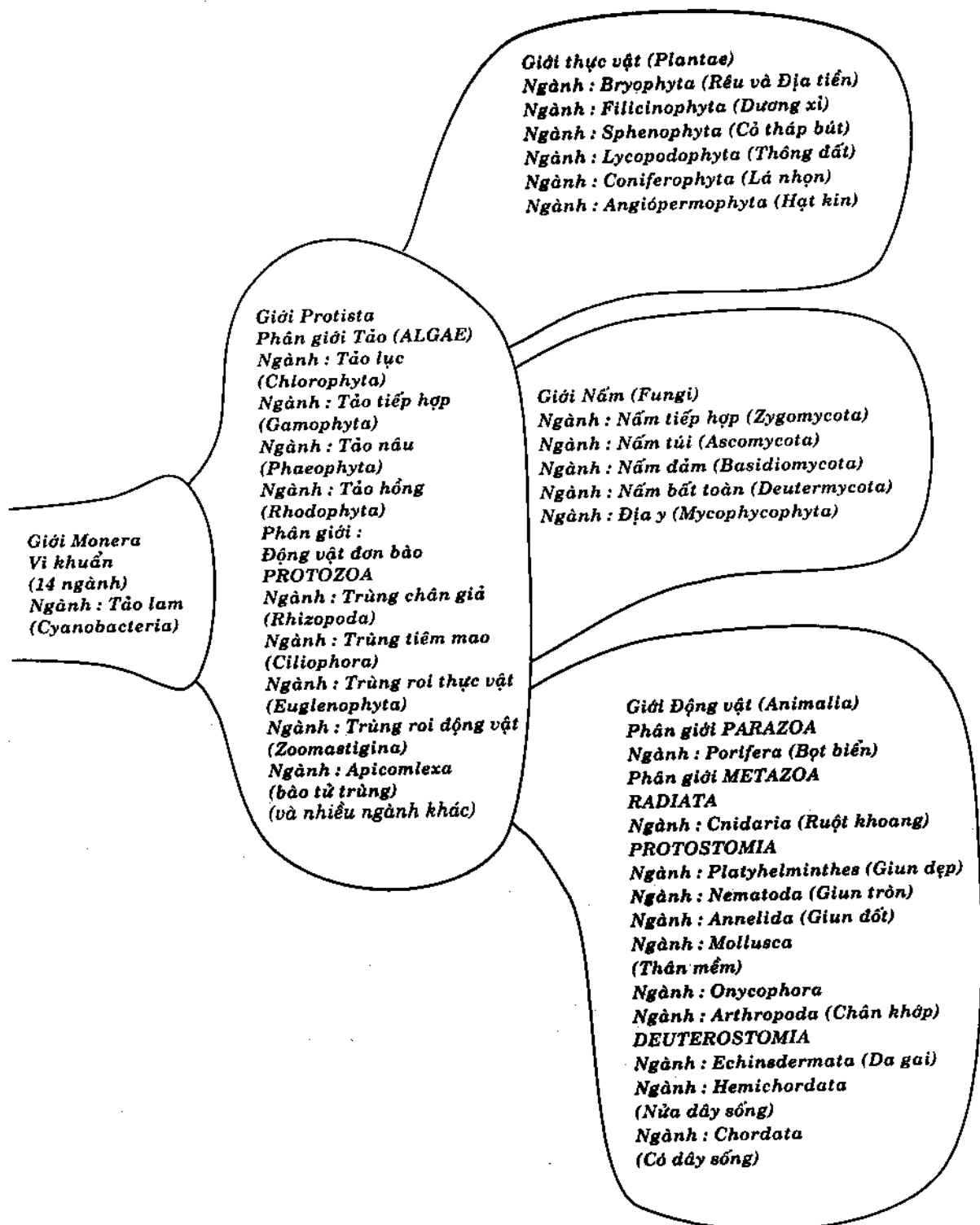
4. Giới nấm (Fungi)

Nấm là những sinh vật có nhân thực, chúng sinh sản bằng cách hình thành các bào tử không có lông và roi trong mọi giai đoạn của chu trình sống của chúng. Cơ thể của nấm gồm những sợi mảnh được gọi là hệ sợi, trong đó không có sự phân thành vách tế bào. Một số nấm sống hoại sinh bằng cách tiết ra những enzym và hấp phụ các sản phẩm hòa tan của sự tiêu hóa, những nấm khác đều ký sinh và sẽ giải thích trong bài 52.

5. Giới động vật (Animalia)

Động vật là những sinh vật có nhân, đa bào, dị dưỡng. Nhân trong tế bào cơ thể của chúng là lưỡng bội và chúng sinh sản bằng các giao tử đực nhỏ chuyển động (tinh trùng) và các giao tử cái lớn không chuyển động (trứng). Thường có lông và roi. Sự sắp xếp các dạng động vật và mối quan hệ tiến hóa của chúng được mô tả trong các bài 47 - 50. Các mối quan hệ tiến hóa giữa năm giới được nêu lên trong minh họa ở các hình 44.4A và một bảng tóm tắt quan trọng nhất ở hình 44.5.

Theo truyền thống chỉ phân biệt hai giới. Sơ đồ bốn giới và sáu giới cũng đã được đề xuất. Bảng so sánh với sơ đồ năm giới chỉ ra rằng những sơ đồ này cũng phù hợp với một nguồn gốc tiến hóa chung được minh họa ở hình 44.4B, C và D. Hầu hết các nhà sinh học ngày nay đều đồng ý rằng có một sự gián đoạn quan trọng giữa các sinh vật Prokaryot và Eukaryot và thừa nhận một giới không nhân riêng biệt thường gọi là giới *Monera*. Tuy nhiên ngày nay vẫn chưa có một sự thống nhất chung về sự phân chia các nhóm khác. Không thể xem một sơ đồ nào là cuối cùng hoặc đúng đắn cả.



Hình 44.5. Hệ thống phân loại 5 giới.

44.6. CÁC NHÓM PHÂN LOẠI

Các nhóm có khác nhau như thế nào cũng không quan trọng, mọi sơ đồ phân loại đều công nhận thứ bậc của các nhóm giữa các đơn vị lớn nhất là giới và các đơn vị nhỏ nhất là loài. Theo trình tự hạ thấp dần những nhóm đó là **giới, ngành, lớp, bộ, họ, chi và loài**. Ba ví dụ của các sinh vật được phân loại theo các nhóm đó được thể hiện trong bảng 44.3. Chúng ta ghi nhận rằng trong một số trường hợp các nhà phân loại học đã tìm thấy sự tiện lợi khi chia nhỏ hơn các ngành chính. Chẳng hạn Ngành Chordata đã được chia thành một số **phân ngành**.

Bảng 44.3. BA VÍ DỤ VỀ PHÂN LOẠI

	Bướm hại bắp cải	Người	Cây tầm ma
GIỚI	Động vật	Động vật	Thực vật
NGÀNH	Chân khớp	Có dây sống	Hạt kín
PHÂN NGÀNH		Có xương sống	
LỚP	Côn trùng	Động vật có vú	Hai lá mầm
PHÂN LỚP	Pterygota		
BỘ	Lepidoptera	Linh trưởng	Tubiflorae
HỌ	Pieridae	Người	Labiatae
GIỐNG	Pieris	Homo (người)	Lamium
LOÀI	Brassicae	Sapiens (thông minh)	Album

44.7. HỆ THỐNG TÊN KÉP

Mọi sinh vật đều được quy cho không chỉ có tên loài và cả tên chi nữa giống như là tên tục và tên họ. Theo thói quen thì người ta dùng chữ cái hoa cho tên chi và chữ thường cho tên loài. Con sư tử *Felis leo* và con hổ *Felis tigris* thuộc cùng một chi thoạt nhìn biết ngay là những sinh vật có mối quan hệ gần gũi. Chúng ta làm quen với cách gạch dưới các tên khi ta viết (trong sách này các tên được in nghiêng). Hệ thống tên kép này (hai tên) lần đầu tiên đã được đặt ra do nhà thực vật học Thụy Điển Carl Von Linne hay là Linnaeus (1707 - 1778) người đã hiến dâng cả cuộc đời mình cho việc đặt tên và phân loại sinh vật theo cách có thể hiểu và áp dụng một cách vạn năng. Ông dùng tiếng Latin như là thứ ngôn ngữ "cơ bản tuyệt diệu của tự nhiên" và ông đã dịch tên ông ra tiếng Latin tương đương là Carolus Linnaeus. Chữ cái L trong dấu ngoặc đơn sau tên kép chỉ ra rằng loài đó đã được Linnaeus đặt tên.

Bảng 44.4. CÁC CÂU TRẢ LỜI CHO KHÓA ĐỊNH LOẠI

Mẫu	Định loại	Mẫu	Định loại
A	Nhện đất (Họ Aphididae)	J	Rệp cây (Bộ Hemiptera)
B	<i>Blaniulus</i> đa túc (Lớp Diplopoda)	K	Ấu trùng ruồi hoa (<i>Calliphora</i>)
C	Đuôi quật (Bộ Collembola)	L	Ve (Bộ Acarina)
D	<i>Geophilus</i> rết (Lớp Chilopoda)	M	<i>Scutigerella</i> (Lớp Symphyla)
E	Ấu trùng sâu (Họ Curculionidae)	N	Bọ cạp giả (Bộ Chelonethi)
F	Ấu trùng bộ Protura	O	Mạt (Bộ Acarina)
G	<i>Armadillidium</i> , lớp Crustacea	P	Ấu trùng bộ da (<i>Melolontha</i>)
H	Ấu trùng Tipula	Q	<i>Pauropus</i> (Lớp Pauropoda)
I	Đuôi cứng (Bộ Diplura)		

45. GIỚI MONERA VÀ VIRUT

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Thống kê những đặc tính quan trọng của các sinh vật được xếp trong giới *Monera*.
- Phân biệt được các dạng hình cầu, hình que, hình phẩy và hình xoắn của tế bào vi khuẩn.
- Phác thảo và chú thích sơ đồ thể hiện các đặc điểm cấu trúc chính của tế bào vi khuẩn.
- Mô tả cấu tạo vách tế bào vi khuẩn và phân biệt được vi khuẩn gram dương và gram âm.
- Thống kê các kiểu khác nhau của sự dinh dưỡng và vi khuẩn và cho một ví dụ đặc trưng của mỗi kiểu.
- Phân biệt các vi khuẩn kỵ khí bắt buộc, kỵ khí không bắt buộc (tùy ý) và hiếu khí bắt buộc đối với khả năng sử dụng oxy của chúng.
- Mô tả sự phân đôi và sự sinh sản nội bào tử như là phương thức sinh sản vô tính của vi khuẩn.
- Phác thảo và chú thích sơ đồ các đặc điểm cấu trúc chính của tế bào tảo lam.
- Thống kê các đặc tính chủ yếu của tảo lam và bình luận các mối quan hệ tiến hóa với các lục lạp của tế bào có nhân chuẩn.
- Mô tả cấu tạo và sự khác nhau của các phần tử virut.
- Vẽ bản minh họa chu trình sống của virut bacteriophage.
- Thống kê các tác động sinh thái quan trọng của vi khuẩn.
- Nêu lên ý nghĩa kinh tế của vi khuẩn và virut và giải thích sơ lược về "kỹ thuật di truyền".

45.1. MỞ ĐẦU

Phân loại

Giới Monera

Nhân sơ

Phổ biến rộng, nhiều dạng phát triển trong các điều kiện cực kỳ khắc nghiệt, tự dưỡng, hoại sinh, các kiểu chuyển hóa khác nhau.

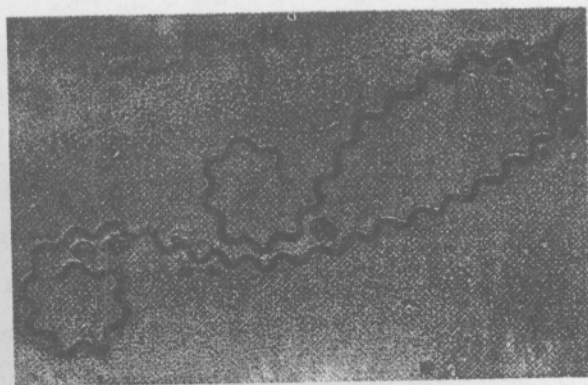
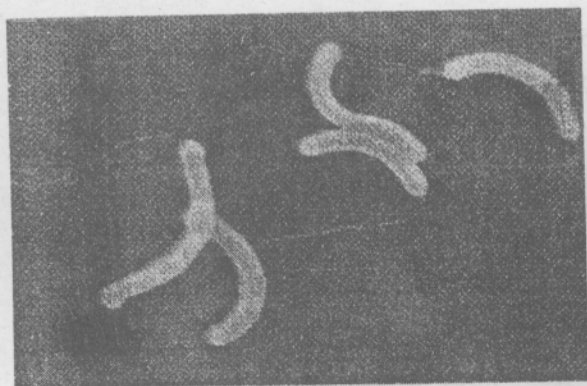
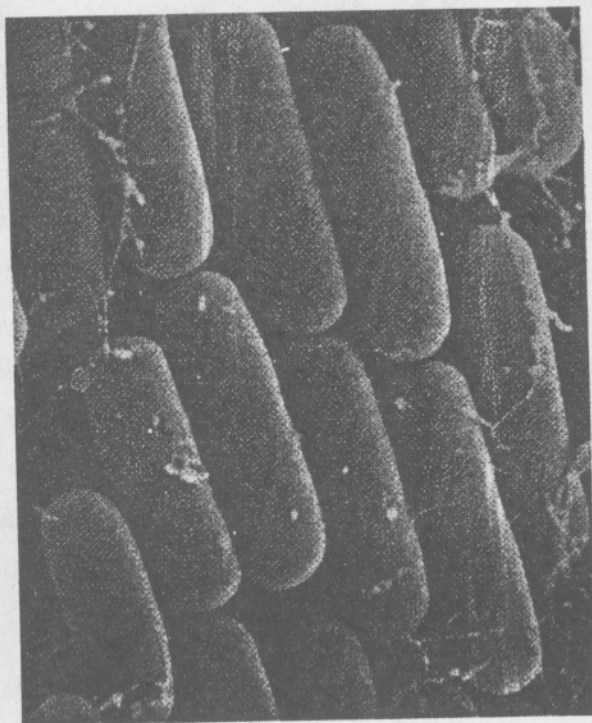
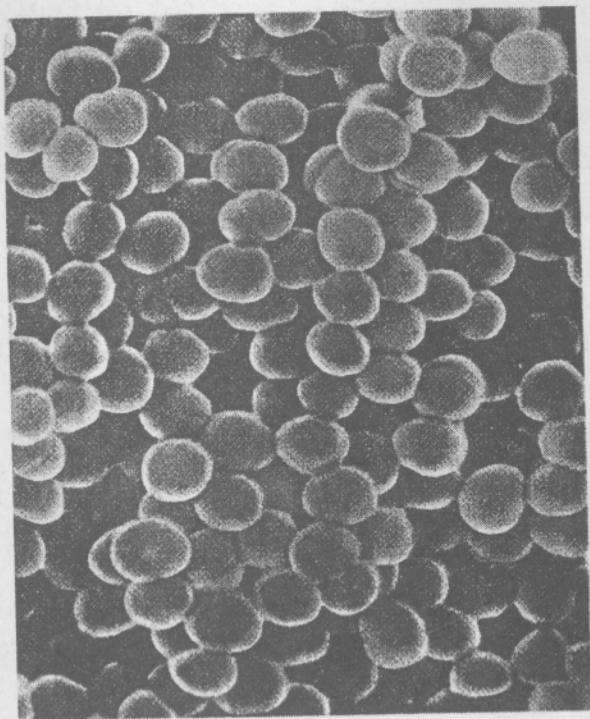
Vi khuẩn và tảo lam là hai nhóm chính của các cơ thể thuộc giới Monera. Chúng là những sinh vật đơn giản nhất nhưng lại có vai trò thiết yếu trong sinh hệ của Trái Đất, đặc biệt trong việc tái lưu chuyển các yếu tố sinh học. Một số dạng vi khuẩn và tảo lam là những sinh vật có khả năng "cố định" nitơ khí quyển: kết cục là chúng cung cấp phần lớn các hợp chất chứa nitơ trong cơ thể các sinh vật khác. Chỉ một gam đất vườn cũng có tới ít nhất 2000 triệu con vi khuẩn.

Cấu tạo tế bào Monera đơn giản nhưng khác với Eukaryot, chúng thể hiện một loạt kiểu chuyển hóa kỳ diệu. Các ví dụ được mô tả trong bài sẽ minh họa một phần trong sự đa dạng đó và sẽ giúp sắp xếp vi khuẩn và tảo lam được đúng trong viễn cảnh tiến hóa của chúng.

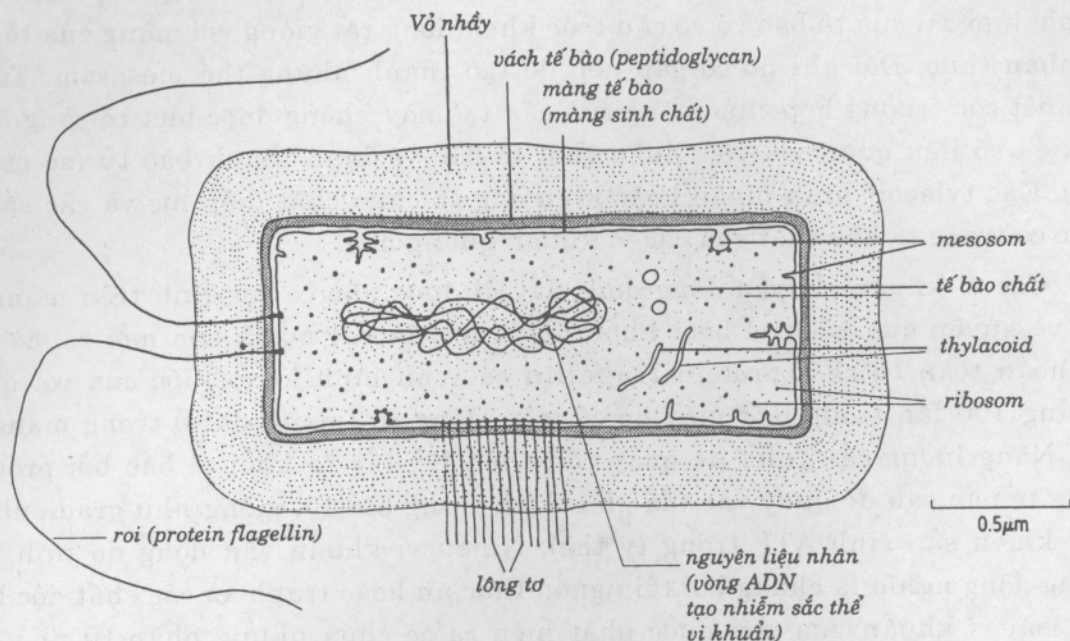
45.2. VI KHUẨN

Cấu tạo

Kích thước và hình dạng của tế bào vi khuẩn rất thay đổi nhưng chung quy có bốn nhóm có thể xác định được (hình 45.1). Tế bào *hình tròn* hay *hình cầu* (cocci), *hình que* (bacilli), *hình phẩy* (vibrios) và *hình xoắn* (spirilla). Nhiều chi của vi khuẩn được đặt tên theo các dạng đó, ví dụ *Streptococcus*, *Staphylococcus*, *Lactobacillus*, nhưng ngày nay hình dạng không còn được dùng như đặc điểm duy nhất để phân biệt nữa. Sự khác nhau về cách chuyển hóa là quan trọng hơn nhiều. Sử dụng những đặc điểm khác nhau đó để phân loại có đến 16 ngành Monera riêng biệt. Trong số đó có 14 ngành được xem là "vi khuẩn".



Hình 45.1. Hình dạng tế bào vi khuẩn.



Hình 45.2. Cấu tạo của tế bào vi khuẩn điển hình.

Cấu tạo của một tế bào vi khuẩn hình que điển hình minh họa hình 45.2. Sự thực mọi vi khuẩn đều có một vách tế bào cứng cấu tạo từ các phân tử của polysaccarit được liên kết ngang với các chuỗi ngắn axit amin. Cấu tạo khá phức tạp của peptidoglycan tạo nên tính bền vững và thực hiện cùng một chức năng như xelluloz trong vách tế bào thực vật xanh. Đôi khi còn có thêm một lớp nguyên liệu lipopolysaccarit lắng đọng. Khi không có lớp này thì vách tế bào được nhuộm đỏ tía bởi thuốc nhuộm tím tinh thể (crystal violet), còn nếu như có lớp lipopolysaccarit thì phản ứng nhuộm màu bị ngăn lại và tế bào không nhuộm màu. Kỹ thuật này do nhà vi sinh học Đan Mạch phát triển để phân biệt hai nhóm chủ yếu vi khuẩn theo cấu tạo vách tế bào của chúng được gọi là gam màu : vi khuẩn **gram dương** là vi khuẩn bắt màu thuốc nhuộm, nhạy cảm hơn với lyzozym (một enzym trong nước bọt và tuyến nước mũi) so với vi khuẩn **gram âm** và cũng nhạy cảm hơn với tác dụng kháng sinh của penixillin. Lyzozym tác động trực tiếp lên vách tế bào, còn penixillin có hiệu ứng bởi vì giống với cơ chất của một enzym đặc trách để tạo nên sự liên kết chéo. Phân tử penixillin kìm hãm enzym bởi tổ hợp với các trung tâm hoạt động của các phân tử enzym. Kết quả là vách tế bào bị nứt ra và làm cho nội chất tế bào trương lên do thẩm thấu. Cuối cùng con vi khuẩn vỡ ra hoặc tan ra là do thế nước của chất tế bào âm tính nhiều hơn thế nước của môi trường xung quanh. Nhiều vi khuẩn gây bệnh có một **vỏ nhày** là lớp ngoài cùng của chúng với chức năng bảo vệ chống lại sự kháng cự của cơ thể chủ.

Màng tế bào của vi khuẩn là một hàng rào thẩm chọn lọc giữa phần trong và phần ngoài của tế bào và có cấu trúc khảm lỏng rất giống với màng của tế bào có nhân thực. Đôi khi nó có gấp nếp để tạo thành những thể mesosom. Trong hầu hết các trường hợp chức năng của cấu tạo này không được biết rõ ràng. Một số kiểu có liên quan với việc phân chia tế bào và hình thành bào tử (sẽ mô tả sau). Các tylacoit hình phiến hoặc hình ống có chứa chất diệp lục và các sắc tố khác có trong tế bào chất của các vi khuẩn quang hợp.

Các vi khuẩn chuyển động được đẩy đi được nhờ có roi dính trên màng tế bào và xuyên qua vách tế bào. Phần lõi ra hay là sợi mảnh của mỗi roi có cấu tạo hoàn toàn từ chất protein fragellin có xoắn hình lò xo. Gốc của roi quay khoảng 100 lần trong một giây do có một "động cơ" mảnh đặt ở trong màng tế bào. Năng lượng cần thiết để quay có từ ion H^+ đẩy ra khỏi tế bào bởi protein màng tế bào sau đó quay vào (đã giải thích trong bài 10, giống như gradient H^+ điều khiển sản sinh ATP trong ty thể). Nhiều vi khuẩn vận động do tính hóa hướng động nghĩa là chúng bơi tới nguồn thức ăn hoặc tránh xa các chất độc hại. Một loài vi khuẩn vừa mới được phát hiện ra có chứa những phần tử nhỏ của hợp chất sắt (có từ tính) có khả năng phát hiện và sử dụng từ trường Trái Đất. Ở Bắc bán cầu, các vi khuẩn này có tính hướng bắc, kết quả là nó bơi hướng xuống dưới cho tới khi chạm tới nguồn thức ăn ở dưới đáy. Ở Nam bán cầu, các loài đó lại có tính hướng nam. Có vô số lông tơ bao quanh một số loài vi khuẩn. Đó là những sợi protein cực mảnh, chúng có thể giúp vi khuẩn dính bám vào bề mặt cứng, tuy nhiên trong nhiều trường hợp chức năng của chúng là chưa rõ.

Dinh dưỡng và chuyển hóa

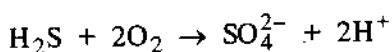
Một số phương thức chuyển hóa của vi khuẩn là chung cho mọi cơ thể. Ví dụ tất cả vi khuẩn có ADN là nguyên liệu di truyền và sử dụng 20 axit amin để tạo protein. Chúng dùng glucôz làm đơn vị cấu trúc nên vách tế bào và tổng hợp ATP từ năng lượng của đường phân. Sự vô cùng đa dạng của chuyển hóa thấy ở các phương thức mà vi khuẩn thu được các phân tử thiết yếu đó.

1. Các dạng tự dưỡng

Các vi khuẩn này có những nhu cầu dinh dưỡng đơn giản nhất. Chỉ dùng dioxit cacbon như nguồn cacbon duy nhất, các hợp chất amoni như là nguồn nitơ duy nhất, chúng tạo ra được tất cả các hợp chất riêng cho chúng như vitamin, đường, axit amin và các nucleotit.

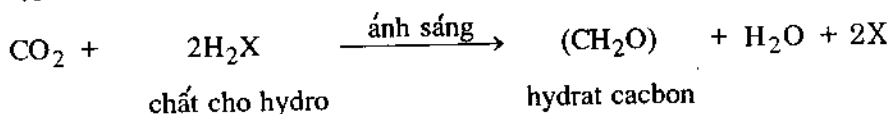
Các vi khuẩn *hóa tổng hợp* hay *hóa tự dưỡng* lấy năng lượng cho mình nhờ oxy hóa các hợp chất vô cơ như amoniac (NH_3), hoặc hydro sunfua (H_2S). Quan trọng hơn cả là những vi khuẩn *nitrat hóa* gồm *Nitrosomonas* và *Nitrobacter*, chúng thúc đẩy chu trình nitơ bằng cách biến các hợp chất amoni

thành nitrit (NO_2^-) và nitrat (NO_3^-) (xem bài 62). Những vi khuẩn oxy hóa sunfua như *Thiobacillus*, cũng có vai trò tương tự trong chu trình sunfua, chúng biến sunfua hydro và các hợp chất sunfua khác thành sunfat, là hợp chất mà cây có thể hấp thụ trực tiếp theo phản ứng sau :



Một số vi khuẩn này phát triển mạnh trong nước có độ axit cao của các suối nước nóng và loài *Sunpholobus acidocaldarius* không sống được ở nhiệt độ dưới 55°C . Nó phát triển tốt nhất ở nhiệt độ $70 - 75^\circ\text{C}$ với pH khoảng 2-3.

Có ba nhóm **vi khuẩn quang hợp** gọi là vi khuẩn **lục sunfua, đỏ sunfua** và **đỏ không sunfua**. Đối với chúng, oxy là chất độc, chúng thực hiện quang hợp theo phương trình :



Chất cho hydro biểu diễn bằng H_2X , không bao giờ là nước, đối với vi khuẩn lục sunfua, đỏ sunfua đó là sunfua hydro, còn đối với đỏ không sunfua thì đó là các phân tử hữu cơ nhỏ như axit lactic, axit piruvic, hay ethanol. Sắc tố quang hợp chính là ở bọn lục sunfua là *chlorobium chlorophyll*, rất giống với diệp lục ở cây xanh. Ở hai nhóm kia thấy loại sắc tố tương đối khác là *bacteriochlorophyll*.

2. Các dạng dị dưỡng

Đa số vi khuẩn là dị dưỡng, có nghĩa chúng lấy năng lượng do phân hủy các hợp chất hữu cơ có sẵn. Chúng thường là sinh vật **hoại sinh**, dinh dưỡng trên các xác chết hữu cơ bằng cách tiết enzym và hấp thụ sản phẩm hòa tan của hoạt động enzym. Các dạng vi khuẩn dị dưỡng khác nhau dinh dưỡng trên các hợp chất hữu cơ khác nhau. Nguồn năng lượng hữu cơ có thể đơn giản như metan (CH_4), hoặc phức tạp như xelluloz. Thường thường chúng sử dụng những hợp chất trung gian như axit lactic, axit piruvic hoặc glucos. Một số ít loài có khả năng phân hủy các hợp chất hữu cơ vòng có trong dầu mỏ. Nói chung vi khuẩn hoại sinh có một vai trò sống còn về mặt sinh thái như những tác nhân phân hủy để đảm bảo nguồn cacbon, nitơ và các nguyên tố khác dưới dạng mà cơ thể sống có thể dùng được.

Trong phòng thí nghiệm, người ta đã tách riêng nhiều loài vi khuẩn này, xác định rõ đặc điểm nhu cầu dinh dưỡng của chúng và độ mẫn cảm với oxy. Người ta cho rằng các loài **kỵ khí bắt buộc** là gần với những sinh vật đầu tiên. Oxy ức chế sự sinh trưởng của chúng, do đó chúng sống hạn chế sâu dưới đất, dưới đại dương, vùng bùn lầy nước ngọt, nơi không có oxy. Một số ít loài kỵ khí nghiêm ngặt, như các vi khuẩn khử sunphat, *Desulphovibrio*, có khả năng sử

dùng oxy ở dạng hợp chất. Các vi khuẩn **hiếu khí** lấy năng lượng bằng cách sử dụng oxy để phân hủy các chất dinh dưỡng. Một số loài là hiếu khí bắt buộc, nhưng đa số là **hiếu khí không bắt buộc**, có nghĩa là khi thiếu oxy chúng có thể sử dụng oxy dưới dạng hợp chất. Ví dụ, các vi khuẩn nitrat hóa bình thường vẫn hô hấp hiếu khí, nhưng chúng có thể phân hủy nitrat (NO_3) hay nitrit (NO_2) khi thiếu oxy.

Một số loài vi khuẩn tạo các tập đoàn cộng sinh với các sinh vật khác. Đôi khi sản phẩm tạo ra là đôi bên cùng có lợi, như trong trường hợp các **nốt sần rễ** cây họ Đậu (đã mô tả trong bài 57), hoặc các vi khuẩn tiêu hóa xelluloz ở bọ nhai lại. Một số tương đối ít vi khuẩn là **gây bệnh**, mặc dù các bệnh chúng gây nên có thể là nghiêm trọng. Nhiều vi khuẩn là có lợi, ví dụ như các vi khuẩn sản sinh ra vitamin K sống ở ruột người, hoặc các vi khuẩn tạo axit ở da giúp bảo vệ da chống lại các dạng gây bệnh khác. Một số ví dụ về các bệnh do vi khuẩn gây nên và các phương thức lan truyền đã thảo luận trong bài 19.

Trong nhiều trường hợp, các triệu chứng bệnh xuất hiện là do vi khuẩn tiết ra các **độc tố** ức chế các con đường chuyển hóa quan trọng của tế bào chủ. Các độc tố tiết ra bởi *Clostridium botulinum*, gây bệnh ngộ độc thức ăn, và *Clostridium tetani*, gây bệnh cứng hàm hay uốn ván, là những độc tố mạnh nhất được biết. Các độc tố này hãn hữu gây hại cho người vì các loài *Clostridium* thường sống hoại sinh trong đất, chúng tiết độc tố là để ức chế các vi khuẩn khác trong cạnh tranh lấy cùng loại thức ăn. Một số khác vi khuẩn và nấm sản sinh ra các chất mà gọi là các chất kháng sinh cũng với mục đích như thế. Chúng thường chỉ có hiệu quả chống lại kiểu chuyển hóa vi khuẩn và nhiều chất như **penixilin**, **streptomixin** và **actinomixin** là những dược liệu tối quan trọng để chữa các bệnh nhiễm khuẩn.

Tăng trưởng và sinh sản

Nguyên liệu nhân của vi khuẩn gồm có một vòng khép kín ADN, mà gọi là **nhiễm sắc thể vi khuẩn**, tập trung ở một khu vực nhỏ của tế bào. Không có màng nhân và ADN không kết hợp với histon như ở bọ nhân chuẩn. *Escherichia coli* (*E. coli*), một loại vi khuẩn có dây đặc trong ruột già của người, có một vòng ADN chu vi 1100 μm , có nghĩa là đủ ADN cho 2500 gen. Ở một thời điểm nào đó, chỉ một lượng nhỏ các gen được phiên mã. Đa phần sự biểu hiện gen được kiểm soát bởi các gen chỉ huy (xem bài 9).

Trong điều kiện thích hợp, tổng hợp protein xảy ra với tốc độ rất nhanh và mỗi vi khuẩn phân chia theo kiểu **phân đôi**, sau mỗi 20 phút sự tái bản ADN sẽ tạo nên một vòng mới, các vòng mới và cũ vẫn dính với mesosom. Khi tế bào lớn lên, các vòng tách xa nhau ra, và mỗi tế bào con nhận được một bản sao cơ cấu di truyền của tế bào cũ (hình 45.1). Trong tập đoàn đang tăng trưởng mạnh, sự tái

bản ADN diễn ra còn trước khi phân chia kết thúc, và do đó làm giảm đi độ dài thế hệ. Sự tái bản nhanh được chọn lọc tự nhiên ủng hộ vì cho phép vi khuẩn khai thác có hiệu quả nguồn thức ăn trong cạnh tranh với các sinh vật khác. Trong điều kiện lý tưởng, sự tăng số lượng quả thật là nhanh khủng khiếp (xem bài 56).

Một số chi vi khuẩn, kể cả *Bacillus* và *Clostridium*, tạo một cấu trúc gọi là **bào tử** hay **nội bào tử** như một khâu trong chu trình sống của vi khuẩn (hình 45-4). Bào tử bắt đầu hình thành khi màng tế bào lõm vào tạo một ngăn chứa một vòng ADN. Quanh ngăn đó hình thành một màng dày gồm một số lớp rõ rệt. Bào tử có tốc độ chuyển hóa rất chậm. Nó bền vững với sự khô hạn, với các hóa chất độc, các nhiệt độ cực trị và có thể sống không dinh dưỡng nhiều năm. Thường nó đủ nhỏ để bay theo dòng không khí. Trong điều kiện thuận lợi, bào tử "nảy mầm", giải phóng ra tế bào vi khuẩn có khả năng tăng trưởng và sinh sản.

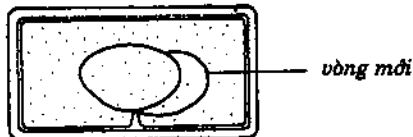
Pasteur hóa, là phương pháp xử lý sữa bằng cách đun nóng tới 63°C trong vòng 30 phút hay 72°C trong vòng 15 giây, có thể giết chết hầu hết các vi khuẩn gây bệnh, kể cả các loài gây lao và thương hàn, nhưng không làm chết được bào tử. **Khử trùng** bằng nhiệt đòi hỏi phải tăng nhiệt độ lên $115\text{--}125^{\circ}\text{C}$ trong nồi hấp với áp suất cao (hấp khử trùng). Có thể khử trùng bằng cách khác như dùng hóa chất hoặc tia gamma.

Sự sinh sản ở vi khuẩn gần như chỉ là vô tính, tuy nhiên một số loài có thể biểu hiện hình thức sinh sản hữu tính sơ khai, đưa tới sự **tái tổ hợp di truyền**. Sự **tiếp hợp** ở *E. coli* xảy ra khi hai tế bào nối với nhau bằng **tơ sinh dục**, qua đó ADN có thể truyền qua. Đôi khi, ADN có thể cài vào vòng nhiễm sắc thể của tế bào nhận và sẽ tái bản cùng với cấu trúc di truyền của tế bào đó và truyền lại cho thế hệ sau. Bằng cách đó, kiểu gen của một số tế bào vĩnh viễn bị thay đổi.

A. Nhiễm sắc thể vi khuẩn định vị bằng mesoxom



B. Vòng ADN mới hình thành qua tái bản



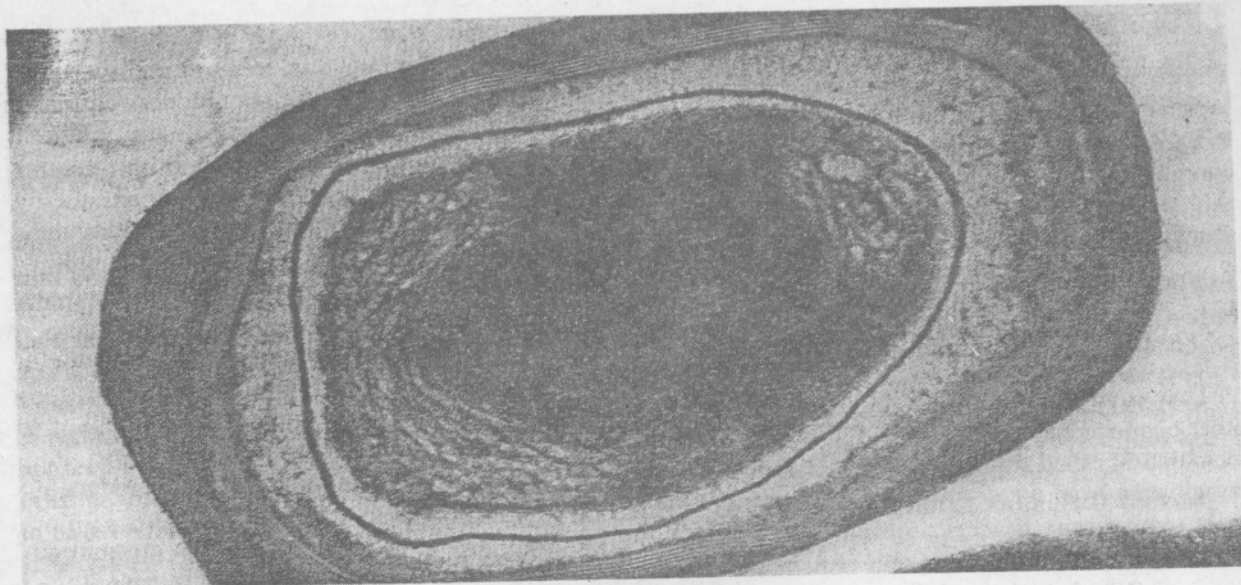
C. Các vòng tách xa nhau khi tế bào dài ra



D. Màng và vách tế bào thắt lại và hình thành các tế bào con



Hình 45.3. Phân đôi ở vi khuẩn.



Hình 45.4. Nội bào tử vi khuẩn.



Hình 45.5. Tiếp hợp ở *E. coli*.

45.3. TẢO LAM

Phân loại

Ngành Cyanobacteria (tảo lam)

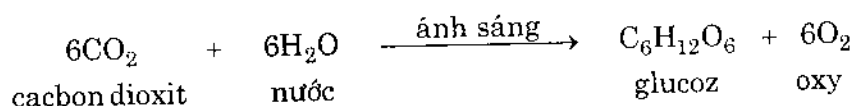
Nhân sơ

Phân bố rộng : biển, nước ngọt, đất

Quang hợp tạo oxy, chất diệt lục a

Đại diện : *Anabeana*, *Nostoc*

Tế bào tảo lam lớn hơn hầu hết vi khuẩn và có cấu tạo phức tạp hơn (hình 45.6). Hầu hết chúng tiến hành quang hợp nhờ nước như là chất nhận hydro và sản sinh oxy đúng như tảo có nhân chuẩn và cây xanh.



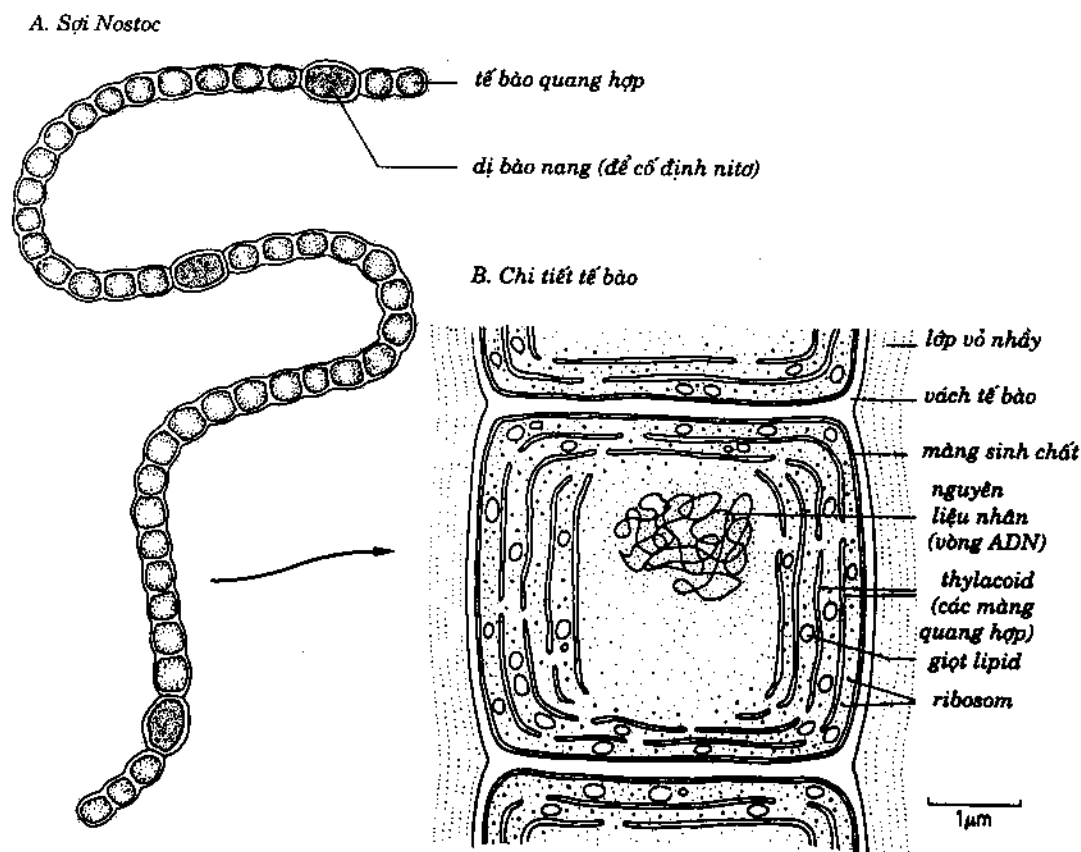
Chúng chứa chất diệt lục a và các sắc tố khác định vị trong các màng quang hợp chuyên hóa gọi là **tilacoit** được tạo nên do sự gấp nếp của màng tế bào.

Ở một số loài, những tế bào mới tách rời phân đôi, còn ở những loài khác thì chúng dính nhau lại tạo thành chuỗi hay là sợi, ví dụ ở *Anabaena* và *Nostoc*. Trong những điều kiện thuận lợi tảo lam sinh sản nhanh tạo nên một khối lượng dày đặc hấp thụ các phần tử vô cơ. Những vết hình vòng trên các đá trầm tích được gọi là **Stromatolit** là các vết hóa thạch phản ánh hoạt động của tảo lam trong quá khứ. Những loại này thường gặp trên các đá từ 600 đến 2500 triệu năm về trước. Những quần thể tương tự tồn tại tới nay ở miền Tây nước Ôxtrâyliia và quần đảo Bahama trong các vịnh nước ấm, cạn, nơi nước biển bốc hơi tạo nên độ mặn đặc biệt.

Giống với các vi khuẩn cố định nitơ, nhiều tảo lam biến nitơ khí quyển thành nitrat rồi kết hợp với axit amin và protein. Ở *Nostoc* sự cố định nitơ chỉ xảy ra ở bên trong những tế bào có vách dày đặc biệt được gọi là các dị bào nang (heterocyst). Vách dày là cần thiết để ngăn chặn oxy phá hỏng cấu tạo **nitrogenaz**, enzym quan trọng nhất có liên quan. Đôi khi có hình thành những cấu tạo giống bào tử và cũng được gọi là dị bào nang (heterocyst). Chúng tồn tại trong những điều kiện bất lợi về sau có thể "nảy mầm" thành những sợi mới.

Những sự giống hệt nhau giữa tảo lam và lục lạp của các tế bào có nhân chuẩn cũng đã được nêu lên (bài 44). Tuy nhiên rõ ràng lục lạp không phải có nguồn gốc trực tiếp từ tảo lam bởi vì rằng chúng có nhóm những sắc tố cảm quang khác. Lục lạp có chứa các phần tử diệt lục a và diệt lục b còn tảo lam chỉ

có chứa diệp lục a cùng với sự khác xa với sự có mặt của các sắc tố phụ khác. Điều đó được đưa ra như là dẫn chứng cho lý thuyết cộng sinh của nguồn gốc tế bào có nhân chuẩn nhưng vào cuối những năm 1960 một nhóm các sinh vật được gọi là Ngành Chloroxy - bacteria đã được phát hiện. Chúng có cấu trúc rất giống với tảo lam nhưng lại có chứa cả hai chất diệp lục a và diệp lục b. Điều đó chứng tỏ chúng là loại nhân sơ sống tự do tương ứng của lục lạp, và củng cố cho lý thuyết chống lại những phản bác trước kia.



Hình 45.6. Cấu trúc tảo lam.

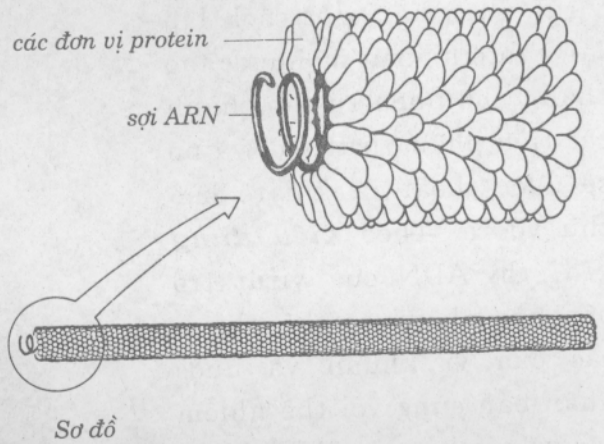
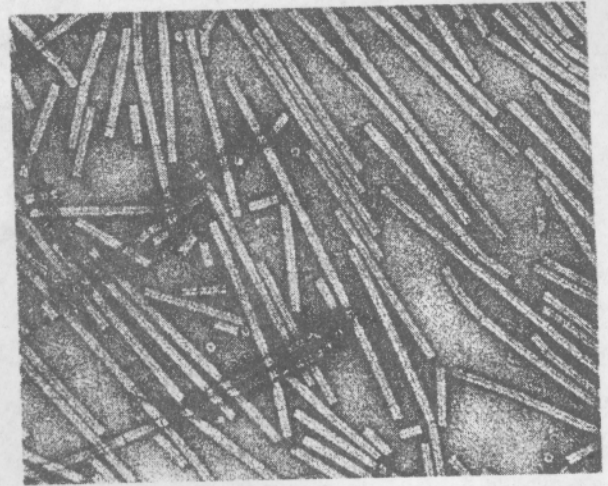
45.4. VIRUT

Virut không phải là Prokaryot. Chúng không được phân loại vào sinh vật bởi vì chúng thiếu nhiều cấu trúc tế bào quan trọng và không có khả năng hoạt động độc lập. Chúng tồn tại chỉ là ký sinh tiếp nhận cách chuyển hóa của tế bào

chủ. Virut tự nó không phải là tiền thân của các sinh vật đầu tiên, hoàn toàn không phải bởi vì chúng phụ thuộc hoàn toàn vào tế bào sống để sinh sản. Hơn thế nữa virut xuất hiện có nguồn gốc từ những mảnh nhỏ của ARN hoặc ADN mà những phần này được nhân lên một cách tách biệt từ vòng thể nhiễm sắc bên trong nhiều vi khuẩn. Những mảnh đó được một vỏ protein bảo vệ truyền từ tế bào này sang tế bào khác giống như thế.

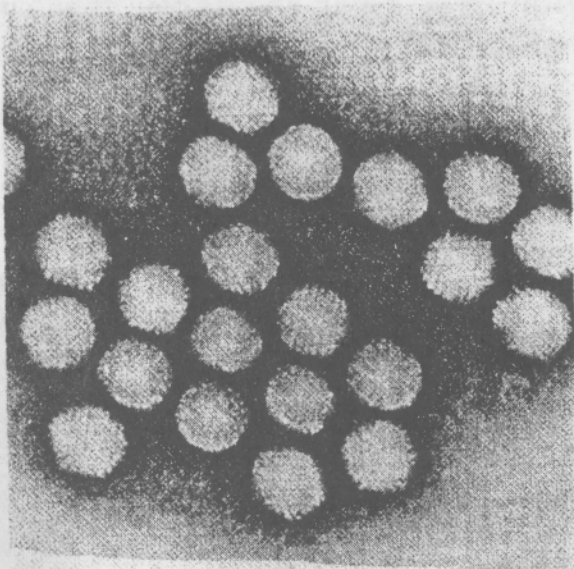
Các bệnh lây nhiễm của virut đối với nhiều bệnh ở người như đậu mùa, thủy đậu, sởi, bại liệt, quai bị, cúm, cảm lạnh, sốt vàng, viêm gan, dại và AIDS. Một số dạng có liên quan như những yếu tố tham gia vào các bệnh ung thư, tự miễn dịch, xơ cứng. Những virut khác ký sinh thực vật và động vật gây ảnh hưởng đến nhiều loài cây trồng quan trọng. Ví dụ như virut bệnh khảm thuốc lá (TMV). Cấu tạo của virut này được minh họa ở hình 45.7. Như chúng ta có thể thấy phần tử virut gồm một cuộn hình xoắn ARN được bao quanh bởi một bao protein hay là vỏ *capsit*. Ở TMV vỏ này gồm 2200 phân tử như nhau hay là *capsomer* lắp ghép với nhau để tạo thành một cột hình trụ với một rãnh bên trong vừa đúng với phân tử ARN. Cấu tạo đều đặn đó cho phép TMV kết tinh và giữ hình dạng đó qua nhiều năm

mà không mất đi tính chất lây bệnh. Một kiểu cấu tạo khác thấy ở *adenovirut* là nhóm gồm một số nhiều virut gây nên bệnh cảm lạnh cho người ta (hình 45.8). Các tiểu phần có hình hai mươi mặt với tất cả 20 mặt tam giác, mỗi mặt được tạo nên từ các tiểu đơn vị protein lắp lại. Hình dạng này làm khít chặt khả năng tối đa khối lượng bên trong cho mỗi diện tích bề mặt. Khoảng trống bên trong chứa đầy ADN.

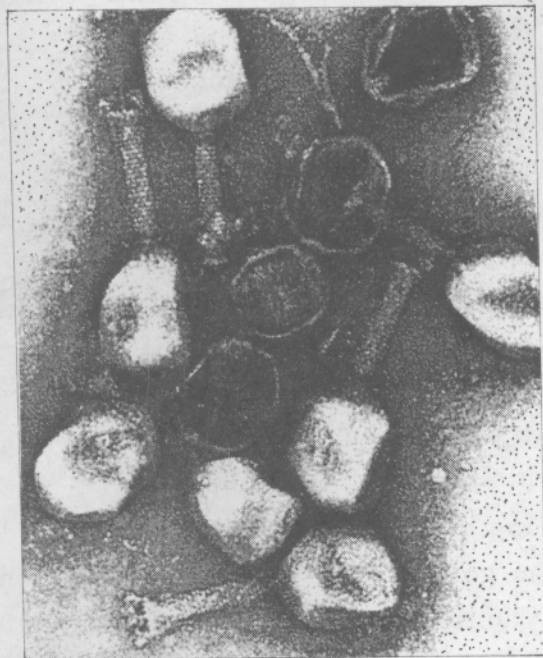


Hình 45.7. Virut khảm thuốc lá

Một cấu trúc khá phức tạp hơn ở virus Bacteriophage (thể thực khuẩn) xâm nhập tế bào vi khuẩn. Hình 45.9 nêu lên một kiểu được gọi là Bacteriophage Lamda và cả E. coli tế bào chủ thường gặp của nó. Capsit được cấu tạo từ ít nhất là năm kiểu khác nhau của tiểu đơn vị protein. Khi Bacteriophage lamda tiếp xúc với một vi khuẩn thì nó gắn vào và ADN của nó được đưa vào tế bào chất và có hai hậu quả có thể xảy ra như được mô tả trong hình 45.10. Theo *kiểu phân giải* ADN của chủ bị phá vỡ và ADN của virus nhân bản một cách lặp lại. Protein virus mới được tạo thành cho phép tự tạo thành các tiểu phần virus mới và nó sẽ được thoát ra khi tế bào chủ vỡ ra. Theo *kiểu dung giải* thì ADN của virus trở nên hòa nhập vào thể nhiễm sắc của vi khuẩn và được nhân bản cùng với thể nhiễm sắc và các bản sao ADN virus đi vào mọi tế bào con cháu. Đôi khi ADN virus được thoát ra và làm vi khuẩn đi vào kiểu phân giải. Cần nhấn mạnh rằng ADN lamda có khả năng tạo nên những vòng đóng kín nhỏ được gọi là *plasmid*.

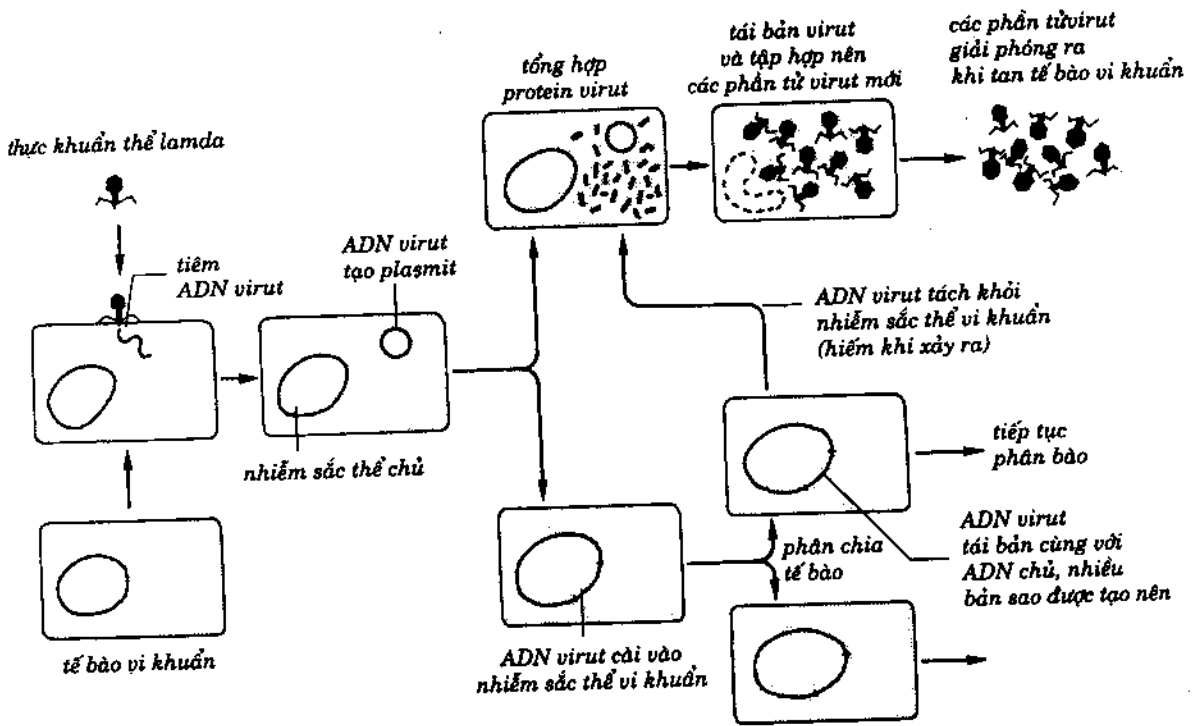


Hình 45.8. Adenovirut.



Hình 45.9. Bacteriophage.

CON ĐƯỜNG PHÂN GIẢI



CON ĐƯỜNG DUNG GIẢI

Hình 45.10. Vòng đời của bacteriophage lambda.

Virut sao chép ngược có ARN là nguyên liệu di truyền của chúng nhưng khác với ARN virut khác bởi khả năng tạo nên enzym sao chép ngược. Theo sự nhiễm của tế bào chủ các phân tử enzym được giải phóng và gây nên sự tổng hợp ADN từ khuôn mẫu ARN virut. Theo cách này thì gen virut đã được biến đổi từ dạng ARN thành dạng ADN chủ và được nhân bản cùng với nó. Khác với ADN được hòa nhập từ các dạng virut khác, ADN có nguồn gốc từ virut sao chép ngược lại đôi khi có thể trở nên có hoạt tính mà không cần giết chết tế bào chủ. Nguyên nhân của điều đó phức tạp nhưng kết quả là những virut mới có thể tiếp tục được tạo nên trong những tế bào chưa kịp chết.

Virut suy giảm miễn dịch ở người (HIV), virut gây bệnh AIDS, là thành phần quan trọng của nhóm virut sao chép ngược (hình 45.11). HIV được truyền qua giao hợp và truyền máu trực tiếp. Trong cơ thể virut tấn công dạng chuyên hóa của tế bào limpho - T là tế bào rất quan trọng cho chức năng bình thường của hệ thống miễn dịch. Virut có thể giữ trạng thái nghỉ một thời gian có thể đến hàng năm nhưng lại có khả năng tham gia hoạt động khi tế bào - T bắt đầu sinh sản để chống lại sự xâm nhập của vi khuẩn hay virut khác. Nếu điều đó

xảy ra thì những phân tử HIV mới được sinh ra và các tế bào - T không thể thực thi chức năng bình thường của chúng. Khi bệnh đã nhiễm thì nạn nhân có thể bị phát triển những khối u và mất dần khả năng chống lại những bệnh nhiễm trùng nhẹ nhất. Không phải người nào nhiễm virus đều là bệnh, nhưng đã có bệnh thì chắc chắn là chết. Một số loại thuốc có thể làm chậm tiến triển của bệnh và làm giảm nhẹ các triệu chứng. Nhưng hiện nay không có thuốc để chữa khỏi được bệnh này. Sử dụng bao cao su làm giảm đi khả năng lây nhiễm HIV trong khi giao hợp.

45.5. TẦM QUAN TRỌNG VỀ KINH TẾ CỦA VI KHUẨN VÀ VIRUT

Vai trò sinh thái chủ yếu của vi khuẩn trong chu trình dinh dưỡng như chu trình nitơ và cacbon, các tổ hợp có lợi của chúng với các sinh vật khác và tầm quan trọng của các dạng gây bệnh đã được nêu ở trên. Phần này mô tả bổ sung thêm một số kiểu trong đó vi khuẩn và virus tác động trực tiếp đến hoạt động của con người.

1. Sự lên men

Đây là một dạng hô hấp kỵ khí trong đó các hợp chất hữu cơ được phá vỡ thành những chất mới và có ích. Trong công nghệ sản xuất bơ sữa, sự lên men vi khuẩn bao gồm *Lactobacillus* và *Streptococcus* được sử dụng trong sản xuất phô mát và sữa chua. Những vi khuẩn này có thể thực hiện đường phân nhưng không có những enzym cần thiết cho chu trình axit xitric. Do vậy mà mặc dù sử dụng lactoz là một nguồn năng lượng chúng cũng không thể phá vỡ được lactoz một cách hoàn toàn và axit lactic được giải phóng ra như là chất thải. Axit lactic được tích tụ lại, giảm độ pH và có vị hắc. Các sản phẩm khác của sự lên men gồm có dấm, mì chính glutamat monosodium. Cỏ lên men được gọi là silô là nguồn thức ăn về mùa đông quan trọng cho gia súc.

2. Xử lý nước thải

Việc xử lý nước thải có hiệu quả chủ yếu là để ngăn chặn sự lây lan dịch bệnh. Cả vi khuẩn hiếu khí và kỵ khí đều có tham gia vào quá trình này. Trong quá trình hoạt hóa nước thải những chất cứng có trong chất thải thô được lắng đọng xuống. Chất lắng đọng hay chất thải sẽ được các vi khuẩn kỵ khí tác động. Chúng tạo nên metan mà thường được sử dụng như là nhiên liệu cho các nhà máy xử lý nước thải. Bùn lắng có thể được phơi khô và sử dụng làm phân bón hoặc đưa lên tàu đem đi đổ xuống biển. Nước từ chất thải cho qua các thùng chứa, khí sủi lên qua áp suất làm tăng sự sinh trưởng của vi khuẩn hiếu khí và vi sinh vật khác. Những vi sinh vật này tiêu thụ các hợp chất hữu cơ hòa tan để tạo nên cacbon dioxide và nước. Sau khi lọc, hoàn toàn có thể thải các chất thải vào các dòng sông một cách an toàn.

3. Phòng trừ sinh học

Đây là phương pháp sử dụng những sinh vật ăn thịt hay sinh vật gây bệnh để phòng trừ các vật ăn hại cây trồng. Một ví dụ được biết rõ là việc đưa bộ *Laydybird* vào nhà kính để phòng trừ nhện xanh phá hoại cây cà chua.

Vi khuẩn và virus đôi khi cũng được sử dụng giống nhau. Ví dụ như virus gây bệnh Myxomatosis là một chủng bệnh tự nhiên ở một số loài thỏ của Nam Mỹ đã được suy tính cẩn thận để đem nhập nội để làm giảm số lượng quần thể thỏ ở Ôxtrâyliá và miền Tây châu Âu. Sâu bướm và sâu một số côn trùng khác bị vi khuẩn tấn công và một số loài *Bacillus* đã thể hiện hiệu quả trong việc bảo vệ cây trồng.

4. Vi sinh vật học công nghiệp

Khả năng chuyển hóa của vi khuẩn là rất quan trọng đối với công nghệ thực phẩm, hóa chất và thuốc. Nhiều loại enzym khác nhau đã được tách chiết và làm tinh sạch cho các nghiên cứu sinh học và y học. Số khác được sử dụng trong các xí nghiệp xà phòng, pho mát, làm mềm thịt và trong bột giặt "sinh học". Protein sản xuất từ vi sinh vật cung cấp nguồn protein rẻ hơn là thức ăn động vật theo truyền thống. Chẳng hạn, Pruten, một loại sản phẩm khô từ vi khuẩn *Methylophilus* được sản xuất số lượng lớn bởi hãng ICI dùng methanol và *amoniac* là nguyên liệu khởi đầu. Việc sản xuất các chất kháng sinh cũng vừa được đề cập.

5. Công nghệ di truyền

Đây là một công nghệ phát triển nhanh chóng nhờ đưa các gen tách riêng vào các tế bào vi khuẩn với ý muốn sản xuất chế phẩm gen số lượng lớn. Insulin và protein kháng virus interferon vừa được sản xuất bằng cách này và đây là tiềm năng to lớn để tạo nên những chất khác của con người kể cả kháng thể, hoocmon, chất kháng sinh, enzym, các yếu tố đông máu và tất cả những thứ đó được xem là trở nên vô giá trong việc điều trị bệnh. Trong nhiều trường hợp sản phẩm công nghệ di truyền cũng tạo nên những thành tựu lớn trong chữa bệnh.

Chẳng hạn cho đến nay chỉ có insulin là có hiệu lực để điều trị bệnh đái đường, sản phẩm được tách chiết từ mô tụy của các động vật mổ thịt. Đáng tiếc rằng insulin từ nguồn động vật là không giống với insulin của người cho nên nhiều người bị bệnh đái đường phát triển kháng thể chống lại sau một quá trình điều trị lâu dài và do đó cần có một số thuốc để ngăn chặn các phản ứng miễn dịch của người bệnh. Với insulin được chế tạo từ vi khuẩn không phát sinh những vấn đề như thế.

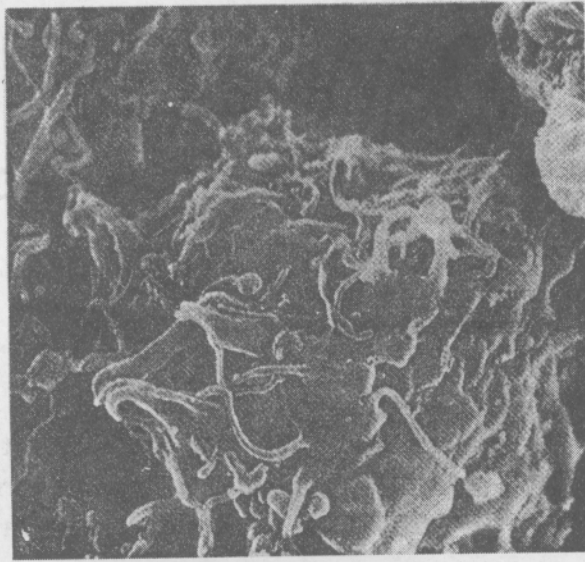
Quá trình chuyển gen vào vi khuẩn là phức tạp nhưng những nguyên tắc chủ yếu của một phương pháp có thể hiểu được từ hình 45.12. Nhiều loại vi khuẩn chống lại sự xâm nhập của virus bằng cách sản sinh ra những enzym đặc

hiệu được gọi là **enzym giới hạn**. Các enzym này nhận biết và công phá những trình tự đặc biệt các nucleotit trong ADN. Hoạt động của một enzym giới hạn đặc biệt mà gọi là Eco - R1 được trình bày trong hình 45.12A. Hoạt động này tạo nên vết cắt so le và sinh ra các trình tự bổ sung ở hai đầu đã tách rời của phân tử ADN. Khi dùng Eco - R1 để xử lý, các nhiễm sắc thể người có thể bị cắt ra thành nhiều đoạn ngắn, một số đoạn có thể chứa một gen đơn, gen ghi mã cho một protein người đặc biệt nào đó. Như thấy trên hình 45.12B những đoạn như thế có thể cài vào các plasmit vi khuẩn và đưa vào tế bào vi khuẩn, ở đây chúng được tái bản như những đơn vị độc lập. Nuôi cấy các tế bào có gen cài đã làm nhân bản lên nhiều lần các gen người. Vấn đề tối quan trọng trong công nghệ gen là phải nhận biết và tách ra được các vi khuẩn nào mà tạo được các sản phẩm có lợi.

Như đã giải thích trong bài 9, sự biểu hiện gen ở vi khuẩn được điều khiển bởi hệ thống operon. Trong đó gen cấu trúc mà tạo mARN có thể được mở hay đóng bằng gen chỉ huy, gen chỉ huy lại được điều chỉnh bằng gen ức chế (xem hình 9.7). Các đoạn ADN thu được do cắt nhiễm sắc thể, ngoài gen cấu trúc còn chứa cả đoạn promoter khởi động cho sự bắt đầu phiên mã, nhưng lại thiếu các gen chỉ huy và gen ức chế tương ứng. Khi các đoạn như thế được cài vào plasmit của vi khuẩn, gen luôn luôn biểu hiện vì không có cơ chế để đóng nó lại và tế bào chủ luôn tổng hợp một số lượng lớn các protein mong muốn.

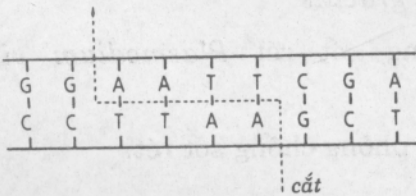
Một số vấn đề khác xuất hiện khi làm việc với ADN tách từ các nguồn khác. Ví dụ như có thể thu nhận ADN ghi mã cho một protein nào đó bằng cách dùng các enzym sao chép ngược từ mARN tinh chế. Các trình tự ghi mã ở đây được tạo ra một cách chính xác giống như bản gen xuất phát, nhưng lại thiếu mất phần promoter để khởi động sự tổng hợp mARN. Có thể khắc phục được khó khăn này bằng cách gắn đoạn ADN mới tổng hợp vào với một gen vi khuẩn nguyên vẹn đã biết, và như thế cả 2 gen sẽ biểu hiện cùng nhau. Protein vi khuẩn và protein mong muốn sẽ dính vào nhau và người ta tách chúng ra bằng những phương pháp hóa học.

Người ta dùng phương pháp tương tự để cài gen vào các tế bào nhân chuẩn. Ví dụ, gen của người, ghi mã cho sản xuất hoocmon tăng trưởng, được cho liên kết với đoạn promoter của gen ghi mã cho một protein chuột là metallothionein, và sau được cài thành công vào ADN của hợp tử chuột mới thụ tinh. Protein metallothionein được sản xuất khi tế bào được tiếp xúc với một lượng nhỏ kim loại kẽm. Tuy nhiên, phôi có gen ghép sẽ sản xuất ra hoocmon tăng trưởng và lớn lên tới kích thước gấp 2 lần bình thường. Hơn nữa chuột có khả năng di truyền cho thế hệ sau khả năng lớn đó như một bộ phận trong ADN của nó. Chuột khổng lồ đương nhiên là rất quý, nhưng nó còn mở ra triển vọng áp dụng công nghệ tương tự để tạo ra các phẩm giống gia súc mới như bò, cừu hay gia cầm. Tương lai người ta sẽ cài gen cố định nitơ vào các cây lương thực và sẽ không phải tốn kém để bón phân nữa.



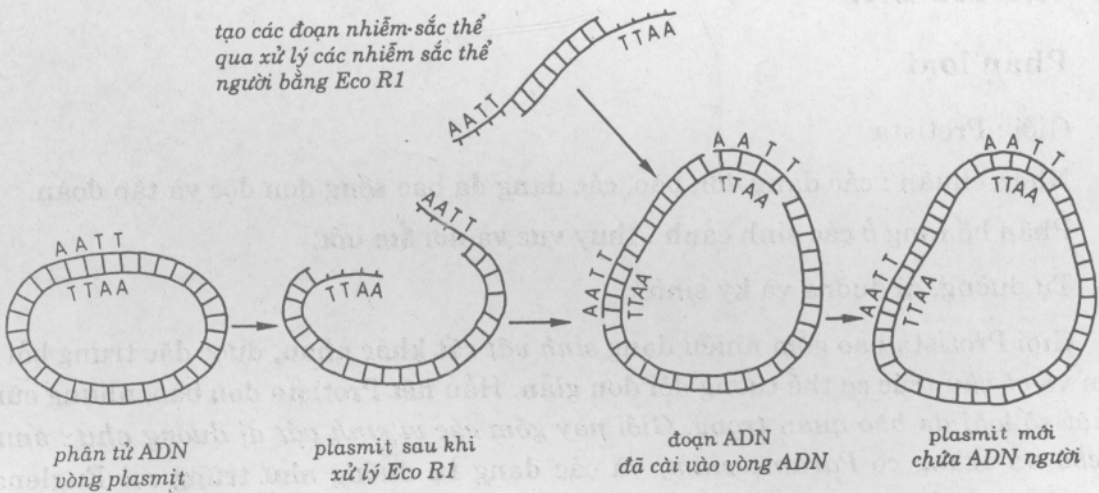
Hình 45.11. Ảnh hiển vi điện tử quét cho thấy virut AIDS nảy chồi từ tế bào limphô T.

A. Hoạt động của enzym giới hạn Eco R1



B. Nguyên tắc cài các gen nhiễm sắc thể vào plasmid vi khuẩn

tạo các đoạn nhiễm-sắc thể
qua xử lý các nhiễm sắc thể
người bằng Eco R1



Hình 45.12. Kỹ thuật di truyền.

46. GIỚI PROTISTA

1. ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH (PROTOZOA)

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể :

- Biết tên một số sinh vật trong giới Protista.
- Nắm được các đặc điểm cơ bản phân biệt các sinh vật thuộc ngành Trùng chân giả Rhizopoda, ngành Trùng tiêm mao Ciliophora, ngành Trùng roi Euglenophyta, ngành Trùng roi động vật Zoomastigina và ngành Trùng bào tử Apicomplexa.
- Mô tả cấu trúc và hoạt động sống của trùng amíp *Amoeba proteus*.
- Thảo luận về các cơ chế chuyển động amíp.
- Mô tả cấu trúc và hoạt động sống của trùng cỏ *Paramecium caudatum*.
- Giải thích các cơ chế quan trọng trong chuyển động bằng tiêm mao.
- Thảo luận về cấu trúc trùng roi *Euglena gracilis*.
- Mô tả vòng đời của ký sinh trùng sốt rét *Plasmodium vivax* và *Plasmodium falciparum*.
- Nêu một số biện pháp kiểm soát khả thi phòng chống sốt rét.

46.1. MỞ ĐẦU

Phân loại

Giới : Protista

Nhân chuẩn : các dạng đơn bào, các dạng đa bào sống đơn độc và tập đoàn.

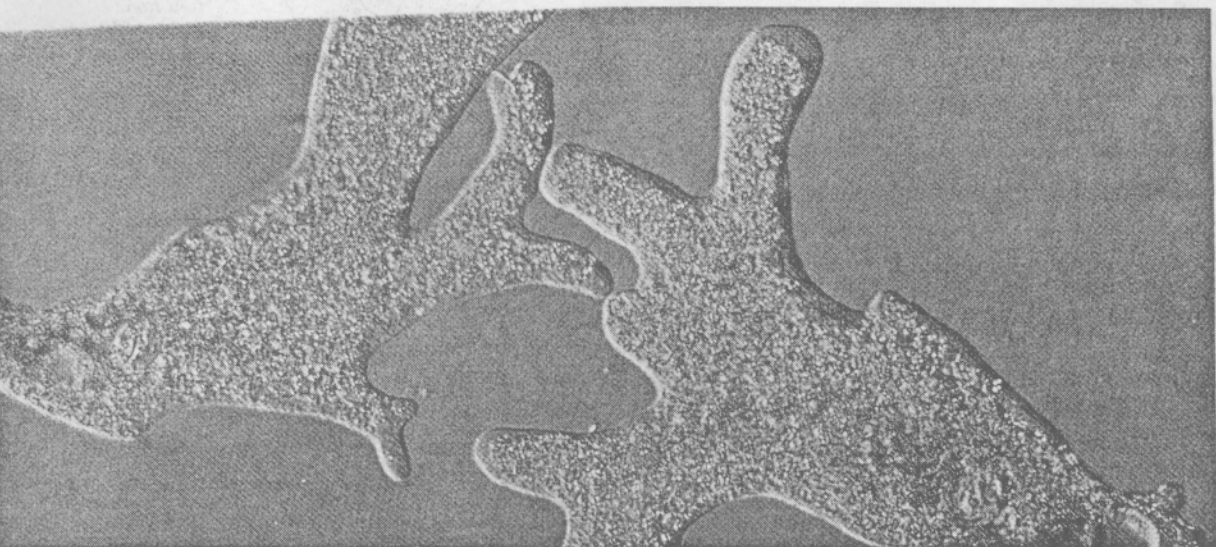
Phân bố rộng ở các sinh cảnh : thủy vực và nơi ẩm ướt.

Tự dưỡng, dị dưỡng và ký sinh.

Giới Protista bao gồm nhiều dạng *sinh vật* rất khác nhau, được đặc trưng bởi có nhân và có cấu trúc cơ thể tương đối đơn giản. Hầu hết Protista đơn bào, nhưng cũng có một số loài đa bào quan trọng. Giới này gồm các *vi sinh vật* dị dưỡng như : amíp *Amoeba* và trùng cỏ *Paramecium*, và các dạng tự dưỡng như trùng roi *Euglena*, cũng gồm cả trùng roi gây bệnh ngủ ly bì *Trypanosoma* và trùng sốt rét *Plasmodium*, là những ký sinh trùng gây ra bệnh ngủ và sốt rét. Ngoài ra, giới này còn gồm cả tảo lục, tảo đỏ, tảo nâu, khuê tảo và một số dạng giống như nấm.

Có thể chia Protista thành các nhóm nhỏ hơn là động vật nguyên sinh (Protozoa) và tảo. Protozoa là các động vật đơn bào, dị dưỡng điển hình và không có vách tế bào bằng xelluloz. Các đại diện được mô tả trong bài này đã minh họa cho sự đa dạng của tổ chức động vật đơn bào. Tảo có các đặc trưng riêng của chúng, nên được mô tả riêng ở bài 51.

46.2. TRÙNG AMIP AMOEBA



Phân loại

Ngành : Trùng chân giả Rhizopoda

Nhân chuẩn, đơn bào.

Phân bố rộng : biển, nước ngọt, đất.

Dị dưỡng, ký sinh, bắt thức ăn và di chuyển bằng chân giả.

Chỉ sinh sản vô tính.

Đại diện : Amoeba, Entamoeba, Arcella.

Cấu tạo

Trùng chân giả phổ biến ở nước và ở đất. Hầu hết các loài đều có kích thước hiển vi, nhưng cũng có ít loài có thể nhìn thấy bằng mắt thường, dưới dạng các chấm nhỏ. Một trong những loài lớn nhất là trùng chân giả *Amoeba proteus* sống ở nền đáy của các ao nước ngọt và chiều dài có thể đạt tới 500µm (0,5mm). Các đặc điểm chính của nó được minh họa ở hình 46.1.

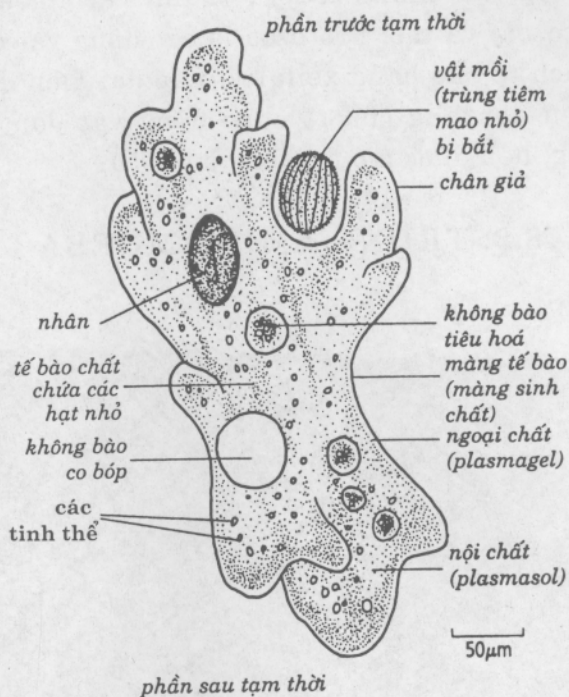
Màng tế bào hoặc **màng sinh chất** tạo nên bề mặt ngoài của cơ thể, có cấu trúc khảm động, giống như các màng sinh học khác (xem bài 6). Sinh chất nằm bên trong gọi là **nguyên sinh chất** và được phân ra **nhân** và **tế bào chất**. Nhân của *Amoeba proteus* có dạng bánh bao, không nhẵn và không có vị trí cố định. Tế bào chất phân ra hai lớp. Lớp ngoài gọi là **ngoại chất** (ectoplasm) hoặc **sinh chất dạng gel** (plasmage) giống như thạch và trong. Lớp phía trong, gọi là **nội chất** hoặc **sinh chất dạng sol** (plasmasol), chứa nhiều cơ quan tử như ty thể và các không bào tiêu hóa cũng như các thể ấn nhập tế bào khác, như các tinh thể và các hạt nhỏ.

Nội chất lỏng và chảy trong cơ thể một cách tự do, khi amip di chuyển.

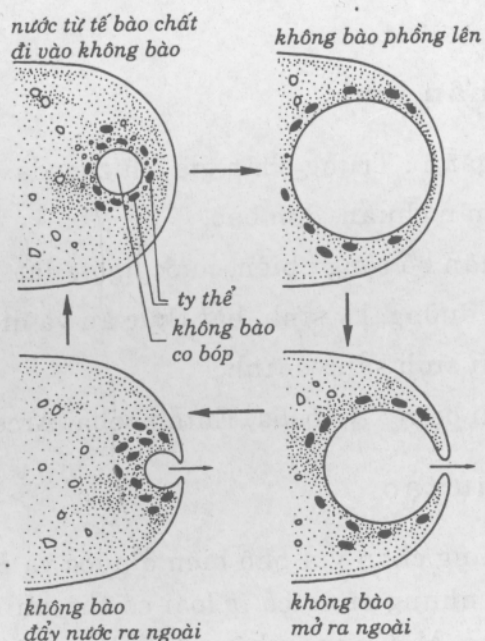
Hoạt động sống

Amoeba có tỷ lệ lớn về diện tích bề mặt trên thể tích và thực hiện trao đổi khí và bài tiết bằng cách khuếch tán đơn giản qua bề mặt cơ thể. Amoniac là chất thải nitơ chủ yếu. Các tinh thể ở trong tế bào chất gồm diure cacbonyl và các sản phẩm bài tiết khác.

Mặc dù màng bên ngoài phải cho thấm qua để trao đổi khí và thải các chất bài tiết, nhưng đó lại là điều bất lợi, ít



Hình 46.1. Trùng amip *Amoeba proteus*



Hình 46.2. Hoạt động của không bào co bóp ở *Amoeba*

nhất đối với các loài nước ngọt: nước sẽ đi vào cơ thể do thẩm thấu. Điều này không thể tránh khỏi, bởi vì, thể nước của tế bào chất luôn âm tính hơn thể nước của môi trường ngoài. Nước đi vào cơ thể liên tục, nhưng được bơm ra ngoài nhờ hoạt động của các **không bào co bóp**.

Không bào phồng lên chậm, khi nước được bơm vào từ tế bào chất và sau đó xẹp xuống đột ngột, đẩy các chất chứa trong không bào ra ngoài (xem hình 46.2). Ở *Amoeba proteus*, thời gian hoàn thiện một chu kỳ bơm đầy và sau đó thải hết, biến thiên từ 2 đến 15 phút trong điều kiện bình thường, nhưng cũng có thể thay đổi nếu cho amip này vào một dung dịch loãng hơn hoặc đậm đặc hơn. Bằng cách này, lượng nước chứa trong tế bào chất được giữ không đổi: quá trình này gọi là sự **điều chỉnh áp suất thẩm thấu**. Cho đến nay, người ta vẫn chưa biết được hoàn toàn các cơ chế điều khiển hoạt động của không bào, nhưng việc rất nhiều ty thể tụ hợp lại được coi là để cung cấp năng lượng cho quá trình bơm. Các loài ở biển có nồng độ các chất hòa tan ở bên trong tương tự như nồng độ ở bên ngoài và thường không có không bào co bóp. Sự di chuyển và bắt thức ăn ở *Amoeba* thực hiện bằng các phần lồi ra gọi là "**các chân giả**". Khi vận động bình thường, dường như các chân giả này duỗi ra nhiều hay ít một cách ngẫu nhiên, nhưng amip có thể phản ứng lại với môi trường xung quanh nó bằng cách tránh xa tác nhân kích thích nào đó, như ánh sáng, hoặc hướng tới các nơi khác. *Amoeba* dinh dưỡng bằng cách thực bào. Chân giả duỗi ra bao quanh lấy sinh vật mồi hoặc các phần tử thức ăn và sau đó "nuốt chửng" và hình thành nên không bào tiêu hóa.

Các thí nghiệm sử dụng thức ăn nhuộm màu bằng chất chỉ thị vô hại đã chỉ ra rằng, lượng chứa trong không bào lúc đầu có tính axit rồi sau đó chuyển sang tính kiềm, có thể là để tạo điều kiện thuận lợi cho các enzym tiêu hóa khác nhau. Các chất đơn giản như glucôz và axit amin được hấp thụ vào tế bào chất, còn các chất rắn thì được thải ra khi không bào tiêu hóa cuối cùng hợp lại với màng tế bào.

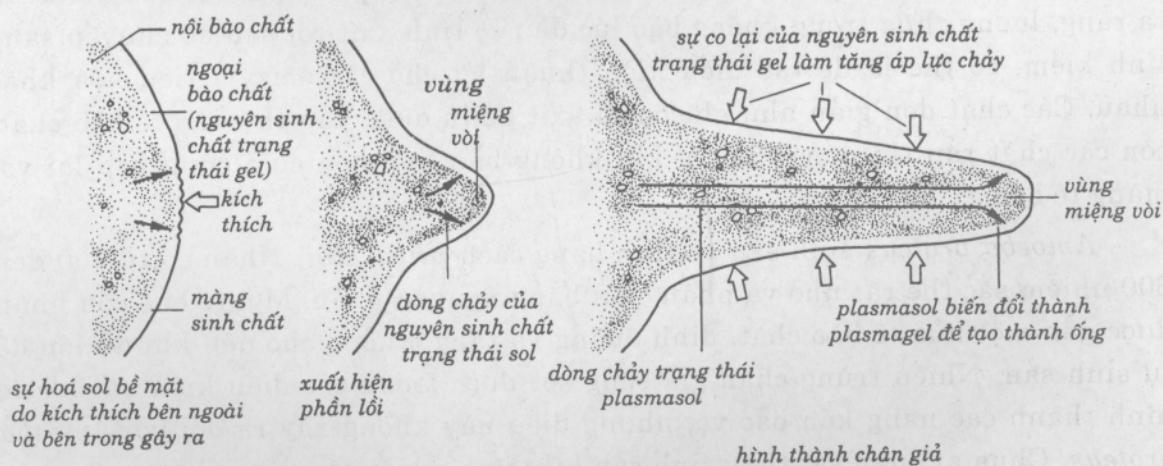
Amoeba proteus sinh sản vô tính bằng cách **phân đôi**. Nhân có từ 500 đến 600 nhiễm sắc thể rất nhỏ và phân chia bằng nguyên phân. Mỗi tế bào con nhận được gần một nửa tế bào chất, dinh dưỡng và tăng trưởng cho đến khi đủ lớn để tự sinh sản. Nhiều trùng chân giả sống sót được trong các điều kiện bất lợi do hình thành các nang kén bảo vệ, nhưng điều này không xảy ra đối với *Amoeba proteus*. Chưa ai quan sát thấy sinh sản hữu tính ở loài này.

Cơ sở phân tử trong sự vận động của Amip

Vận động bằng chân giả, hay vận động kiểu amip như vẫn thường gọi, đã được nghiên cứu rất nhiều. Nó diễn ra không giống như ở các động vật đơn bào khác mà giống như ở nhiều loại tế bào của sinh vật đa bào, chẳng hạn các tế bào bạch cầu. Hình 46.3 trình bày các giai đoạn hình thành chân giả. Sự phát triển

ban đầu phụ thuộc vào việc giảm độ quán đặc của nguyên sinh chất trạng thái gel, có thể do phản ứng lại với tác nhân kích thích bên trong hoặc bên ngoài một cách thích hợp. Do chịu áp lực, nguyên sinh chất trạng thái sol tràn vào các khu vực có áp lực nhỏ hơn, lúc đầu hình thành nên mấu lồi và sau đó tạo thành ống. Sự vận động thực hiện được bằng cách co lại lớp gel bên ngoài, ép vào bên trong, làm cho tế bào chất tràn tới phần đỉnh của chân giả. Tại phần đỉnh chân giả, vùng được gọi là vùng **miệng vôi**, chất nguyên sinh chất sol biến đổi thành trạng thái gel và bám vào xung quanh ống. Tại đầu phía sau tạm thời của cơ thể, diễn ra sự biến đổi từ trạng thái gel sang trạng thái sol, cho phép vận động tiếp tục theo một hướng nào đó.

Một số bằng chứng cho rằng, vận động của amip liên quan đến các tơ protein actin. Các tơ này thấy có rất nhiều trong tế bào chất. Ví dụ, khi tiêm thuốc mê phalloidin liên kết actin vào amip thì vận động dừng lại ngay lập tức. Trong dịch chiết của tế bào, các tơ cũng biến đổi từ trạng thái sol sang trạng thái gel và có thể co khi kết hợp với các protein khác. Chúng có thể tạo liên kết ngang với fimbrin để hình thành nên trạng thái gel đặc hoặc vỡ ra từng đoạn ngắn do **gelsolin** để tạo thành trạng thái sol. Sự co lại phụ thuộc vào sự có mặt của protein **myosin** và do ion canxi (Ca^{2+}) gây ra, giống như trong trường hợp cơ cơ (bài 26). Những biến đổi này liên quan đến từng kích thích như thế nào vẫn còn là điều bí ẩn. Vẫn chưa biết *Amoeba* bằng cách nào phân biệt được các phần tử thức ăn và các mảnh vụn vô cơ, hoặc bằng cách nào nó có thể phát hiện và tránh xa kích thích có hại.



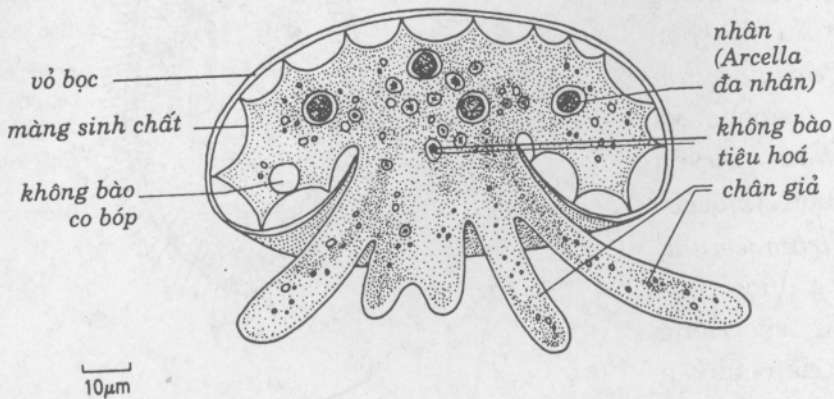
Hình 46.3. Sự hình thành chân giả ở *Amoeba*.

Các trùng chân giả khác

Amoeba proteus dị dưỡng, sống tự do. Nhưng ngành trùng chân giả Rhizopoda cũng có nhiều dạng ký sinh. Một số chúng truyền trực tiếp từ vật chủ

này sang vật chủ khác, còn một số khác truyền qua thức ăn ôi thiu và nước bẩn. Ở các vùng nhiệt đới, *Entamoeba histolytica* gây bệnh lỵ amip là một loài ký sinh nguy hiểm của người. Có thể ngăn chặn sự lan truyền bệnh này bằng cách lọc sạch nguồn nước xử lý nước thải một cách thích hợp. Amip ở khoang miệng, *Entamoeba gingivalis*, gây bệnh bao răng và được truyền qua khi hôn nhau.

Các trùng chân giả khác, khác với *Amoeba* do có vỏ mảnh, được gọi là **vỏ bọc**. Trùng hình tiên *Arcella* (hình 46.4) tạo nên vỏ cho nó bằng cách gắn kết các hạt cát và các phần tử vô cơ khác lại với nhau. Cấu trúc như vậy đã được bảo tồn trên nền đá cứng và hóa thạch của trùng chân giả này cho biết nó xuất hiện vào đầu kỷ Palaeozoi.



Hình 46.4. *Arcella*, một loại trùng chân giả có vỏ.

46.3. TRÙNG CỔ PARAMOECIUM

Phân loại

Ngành: Trùng tiêm mao Ciliophora

Nhân chuẩn, đơn bào

Phân bố rộng: biển, nước ngọt

Dị dưỡng, bắt mồi và di chuyển bằng tiêm mao, hiếm khi là ký sinh

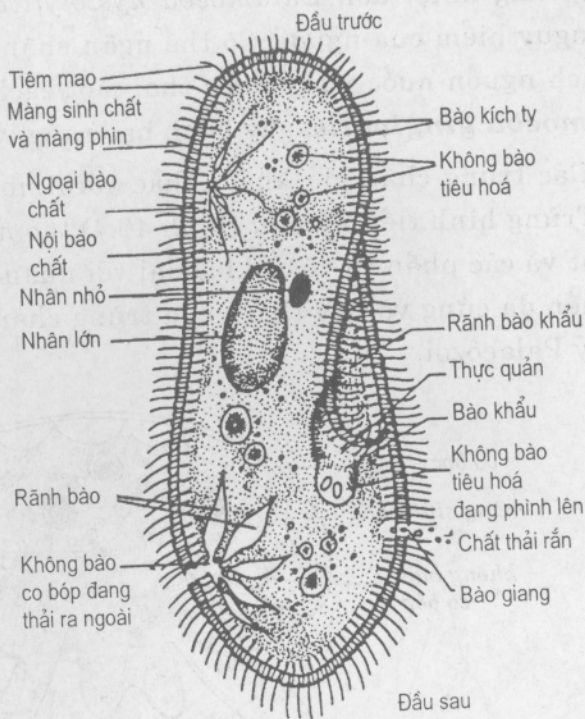
Sinh sản vô tính và hữu tính

Đại diện: *Didinium*, *Paramecium*, *Stentor*, *Vorticella*

Cấu tạo

Tất cả mọi sinh vật thuộc ngành trùng tiêm mao *Ciliophora* đều có rất nhiều lông tơ nhỏ, gọi là **tiêm mao**. Ở hầu hết các loài, tiêm mao cử động phối hợp nhịp nhàng giúp cho chúng di chuyển nhanh trong nước. Các thành viên của ngành này được gọi "trùng tiêm mao".

Cấu tạo của một loài trùng cỏ có kích thước lớn, *Paramoecium caudatum*, được minh họa ở hình 46.5. Phần gốc của tiêm mao được bao bởi ngoại chất và đi xuyên qua một lớp quánh, phủ bên ngoài là màng phin. Màng này nằm sát ngay phía trong màng tế bào và tạo nên hình dạng cố định cho sinh vật giống như đế giày. Cấu tạo bên trong của *Paramoecium* phức tạp hơn *Amoeba* và mức độ **phân hóa nguyên sinh chất** cao hơn *Amoeba*. Như vậy, ở *Paramoecium*, nhiều chức năng được thực hiện bởi các cấu trúc riêng biệt, được phát triển chuyên hóa theo mục đích riêng.



Hình 46.5. Trùng đế giày *Paramoecium caudatum*.

Hoạt động sống

Giống như *Amoeba*, *Paramoecium* có tỷ lệ lớn về diện tích bề mặt trên thể tích và có thể thực hiện trao đổi khí và bài tiết bằng cách khuếch tán qua màng tế bào. Tuy nhiên, *Paramoecium* có hai không bào co bóp để điều chỉnh thẩm thấu và mỗi không bào này nối với một hệ thống các rãnh nạp cố định. Các rãnh nạp này đổ vào không bào chính.

Paramoecium ăn vi khuẩn. Các tiêm mao xếp thành hàng quanh **rãnh bào khẩu** hoạt động tạo ra dòng xoáy để thu bắt các vi khuẩn trong nước bao quanh. Vi khuẩn bị bắt, đi qua thực quản tới một vùng đã được biến đổi của **màng phin** gọi là **bào khẩu**. Không bào tiêu hóa hình thành tại đây. Các thức chứa trong các không bào tiêu hóa được tiêu hóa khi chúng luân chuyển trong nội chất. Các chất thải rắn được thải ra ngoài qua một vùng thứ hai của màng phin, cũng được biến đổi, gọi là **bào giang**.

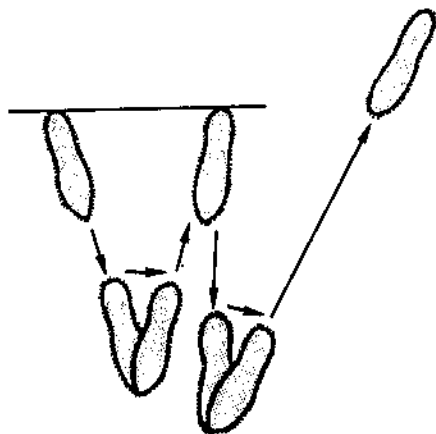
Tập tính của *Paramoecium* liên quan đến phản ứng lẩn tránh đơn giản nhưng lại có hiệu quả (hình 46.6). Nó bơi về phía trước theo một đường xoắn ốc cho đến khi gặp phải chướng ngại hoặc tác nhân kích thích, như chất hóa học có

hại hay sự thay đổi của nhiệt độ. Khi điều này xảy ra, các tiêm mao đập ngược lại làm cho sinh vật này quay trở lại một khoảng cách ngắn, sau đó nó đổi hướng và lại di chuyển. Mặc dù đây là một quá trình hoàn toàn có tính chất thử nghiệm và sai lầm, nhưng phản ứng lẩn tránh có thể giúp cho *Paramecium* ở lại môi trường thuận lợi.

Kích thích bất lợi hoặc sự tiếp xúc với chất hóa học cũng có thể gây ra hiện tượng phóng các tơ rất nhỏ từ các bao thích ty, có dạng lọ bẹt, nằm trên màng phim. Người ta cho rằng, các tơ này giúp cho trùng cỏ bảo vệ, chống lại các vật dữ nguyên sinh động vật khác hoặc là để giữ chặt vật mồi.

Sinh sản vô tính bằng cách phân đôi. Như đã minh họa ở hình 46.5, *Paramecium* có 2 nhân, gồm một nhân lớn và một nhân nhỏ. Khi phân đôi tế bào, chỉ có nhân nhỏ được phân chia bằng nguyên phân. Nhân lớn của tế bào con được hình thành không có thoi nguyên phân và dường như không có phận sự phân chia chính xác các bản sao đã tái bản của ADN. Mỗi quan hệ giữa hai loại nhân này như thế nào vẫn chưa biết được thật đầy đủ, nhưng có lẽ là, nhân lớn chịu trách nhiệm chính trong tổng hợp protein, mặc dù có thể nhân lớn lại chịu sự kiểm soát của nhân nhỏ.

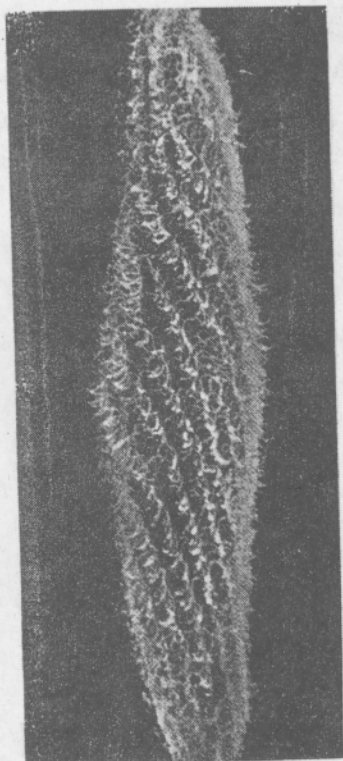
Sinh sản hữu tính của *Paramecium* thực hiện bằng cách tiếp hợp. Trong quá trình này, hai loại cá thể có kiểu giao phối khác nhau tiếp hợp với nhau tại rãnh bào khẩu. Nhân lớn bị tan biến hoàn toàn và sự trao đổi di truyền được thực hiện chỉ bằng nhân nhỏ. Quá trình chi tiết về tiếp hợp phức tạp, nhưng kết quả thực sự là tạo ra được các thế hệ con cháu khác nhau về mặt di truyền.



Hình 46.6. Phản ứng lẩn tránh của *Paramecium*.

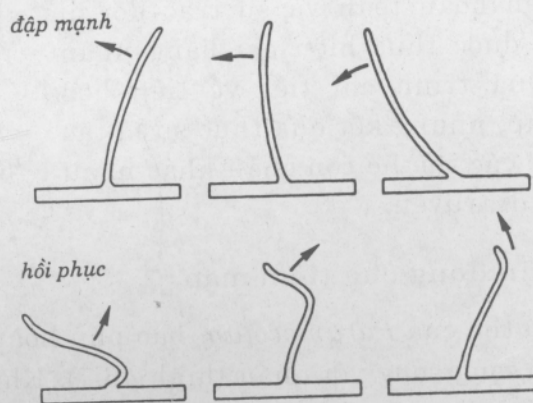
Vận động của tiêm mao

Cơ thể của *Paramecium* bao phủ hoàn toàn bởi tiêm mao, được xếp thành các dãy song song với nhau (hình 46.7). Khi tiêm mao hoạt động, mỗi tiêm mao tham gia vào một chuỗi vận động xác định liên tiếp nhau, như đã minh họa ở hình 46.8A. Trong pha đập mạnh, tiêm mao duỗi ra hoàn toàn và tạo ra lực tối đa lên khối nước bao quanh. Trong pha hồi phục tiếp theo, tiêm mao trở về vị trí ban đầu bằng cử động kiểu trái chiều để giảm lực cản. Chu kỳ của các tiêm mao lân cận hơi lệch pha một chút, sao cho chúng uốn cong xuống không hoàn toàn trong cùng một cử động (hình 46.8B). Điều này dẫn đến sự vận động đổi nhịp mà trong đó, sóng do hoạt động của các tiêm mao tạo ra chạy dọc theo từ đầu đến cuối cơ thể.

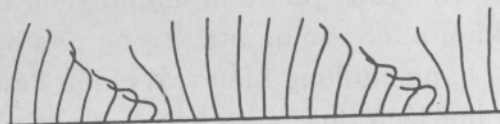


Hình 46.7. Mặt ngoài của *Paramoecium* với các dây tầm mao (HVĐT quét)

A. Chuỗi vận động liên tiếp của một tầm mao

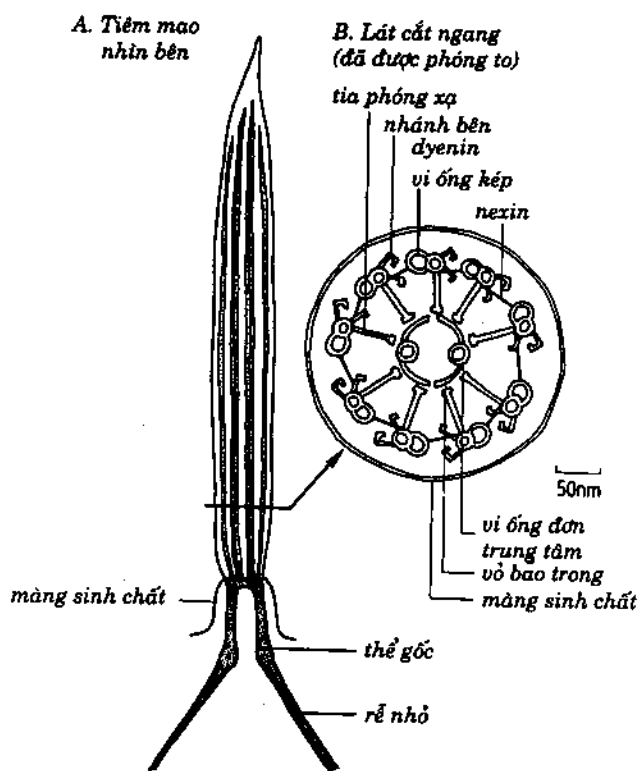


B. Đối nhịp

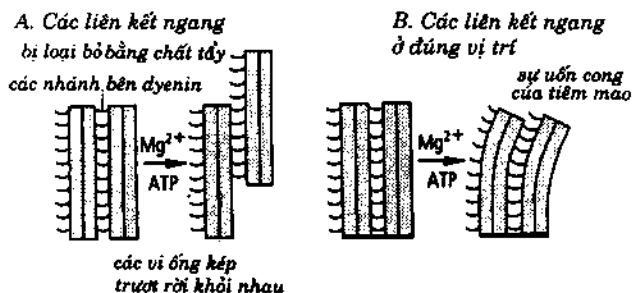


Hình 46.8. Hoạt động của tầm mao.

Cấu trúc chi tiết của các tiêm mao ở *Paramecium* và các sinh vật khác có thể thấy rõ qua các nghiên cứu bằng kính hiển vi điện tử và đến nay, người ta cũng đã biết một phần các mối quan hệ tương hỗ phân tử giúp cho vận động. Hình 46.9 minh họa cấu trúc của một tiêm mao điển hình. Trục trung tâm hoặc sợi trục có kiểu sắp xếp đặc trưng gồm "9 + 2" vi ống. Hai vi ống nằm ở trung tâm là các ống đơn, nhưng 9 vi ống nằm bên ngoài có cấu trúc kép, gồm một ống hoàn chỉnh và một ống khác chưa hoàn chỉnh, tạo ra hình số 8. Liên kết với các vi ống có nhiều protein phụ thêm. Một số chúng hình thành nên các tia phóng xạ và vỏ bao trong, còn các phân tử liên kết là các protein đàn hồi, gọi là **nexin**, để giữ cho các vòng bên ngoài liên kết với nhau. Các protein phụ quan trọng nhất là các nhánh bên **dynein**. Chúng thò ra ở khoảng giữa các đôi vi ống. Các thí nghiệm sử dụng chất tẩy loại bỏ các protein liên kết này (xem hình 46.10A) chỉ ra rằng, các nhánh bên **dynein** đẩy các vi ống kép lân cận nhau trượt trên nhau, khi có thêm ion magiê, Mg^{2+} và ATP. Điều này tương tự với cơ chế cơ cơ bản, mà trong đó các phân tử miozin cũng bước trượt trên các sợi actin (bài 26). Khi các vi ống kép được giữ ở vị trí liên kết ngang với nhau như vậy, thì sự hoạt động cùng lúc sẽ tạo ra sự vận động uốn cong mạnh mẽ (hình 46.10B).



Hình 46.9. Siêu cấu trúc của một tiêm mao



Hình 46.10. Hoạt động của các nhánh bên dynein

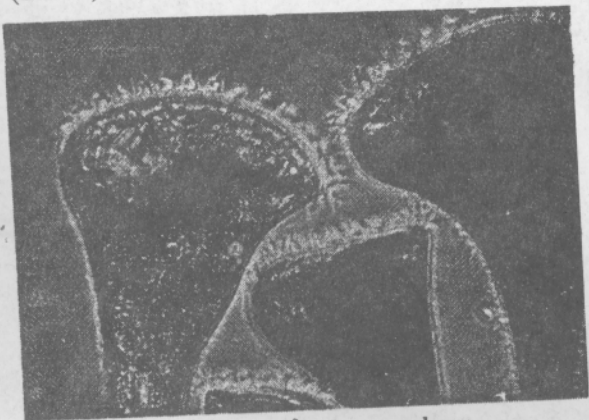
Các cơ chế tạo ra sự vận động của các tiêm mao vẫn chưa được hiểu rõ. Sự hoạt động phối hợp của các tiêm mao một phần do áp lực nhót làm cho sự uốn cong của một tiêm mao kéo theo các tiêm mao lân cận. Tuy nhiên, ở *Paramecium* và nhiều trùng tiêm mao khác, thể gốc liên kết với một mạng lưới các vi ống phụ

có thể có hiệu quả phối hợp trong hoạt động. Không biết bằng cách nào tiêm mao của *Paramoecium* có thể quật theo chiều ngược lại khi có phản ứng lẩn tránh, mặc dù điều này có thể liên quan với những thay đổi điện thế qua màng tế bào.

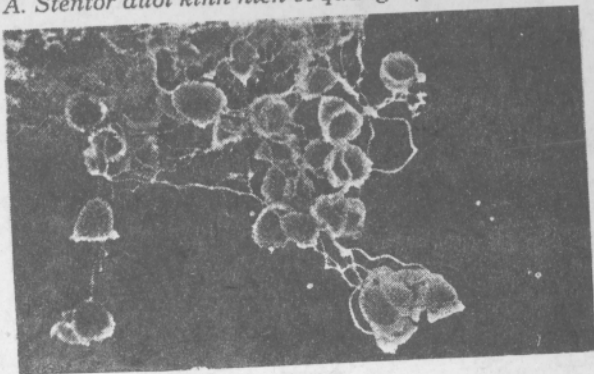
Cấu trúc giống nhau của tiêm mao và roi cũng thấy rõ ở nhiều nhóm sinh vật khác. Các tiêm mao thường hoạt động theo nhóm để vận chuyển thức ăn hoặc các dung dịch khác. Chú ý rằng, trung thể cũng có cấu trúc giống như thể gốc của tiêm mao.

Các trùng tiêm mao khác

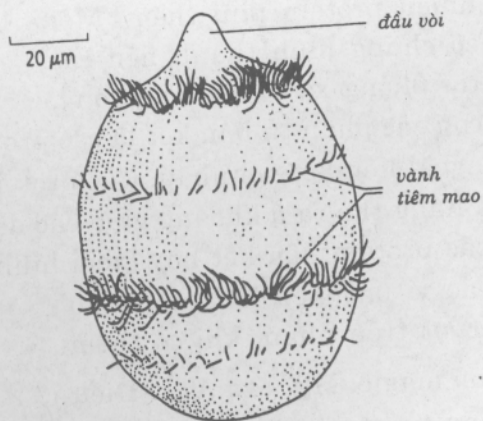
Hầu hết các trùng tiêm mao đều ăn vi khuẩn và sống vận động như trùng cỏ *Paramoecium*. Trừ trùng loa kèn *Stentor*, và trùng hình chuông *Vorticella* (hình 46.11A, 46.11B) là sống bám vào thực vật thủy sinh và trên bề mặt các vật thể rắn khác. *Stentor* là động vật đơn bào rất lớn, chiều dài đạt tới 2000 μ m (2mm) và có dạng hình loa kèn sâu sù. Các tiêm mao bao quanh vành được biến



A. *Stentor* dưới kính hiển vi quang học



B. SEM *Vorticella*



C. *Didinium*

Hình 46.11A. *Stentor* B. *Vorticella* C. *Didinium*

đổi đặc biệt để tạo ra dòng nước xoáy mạnh lôi cuốn vi khuẩn và các động vật đơn bào khác vào bên trong cơ thể. *Vorticella* dinh dưỡng theo cách tương tự, nhưng nó có một cuống dạng sợi chỉ dài và co lại giống như lò xo khi phản ứng với những tác động hoặc các tác nhân kích thích khác. Trùng hình cốc *Didinium* là vật dữ. Đầu vòi của nó nhô ra, có các bao thích ty và nó bơi vòng quanh cho đến khi dò được đúng hướng có con mồi, thường là *Paramoecium*. Khi bị bắt, vật mồi bị hút sâu vào bên trong cơ thể của vật dữ này (hình 46.11C).

46.4. TRÙNG ROI (FLAGELLATAE)

Phân loại

Ngành: Trùng roi Euglenophyta

Nhân chuẩn, đơn bào

Phân bố rộng: biển, nước ngọt

Chủ yếu tự dưỡng bằng cách sử dụng lục lạp để quang tổng hợp và tích trữ thức ăn dưới dạng hạt tinh bột.

Màng phim được tạo thành từ protein. Vận động bằng một roi lớn.

Chỉ sinh sản vô tính

Đại diện: *Euglena*

Ngành: Trùng roi động vật Zoomastigina

Nhân chuẩn, đơn bào

Phân bố rộng

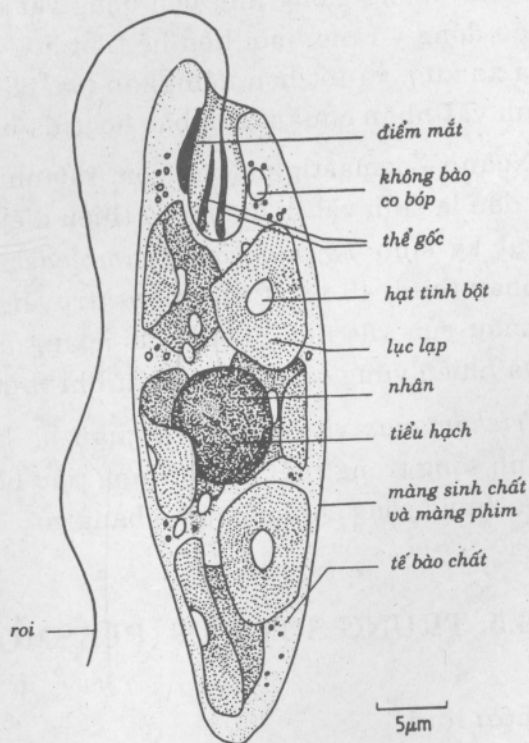
Dị dưỡng, không có lục lạp, nhiều dạng ký sinh

Vận động bằng một hoặc một số roi

Sinh sản vô tính và hữu tính

Đại diện *Trichomonas*, *Trypanosoma*

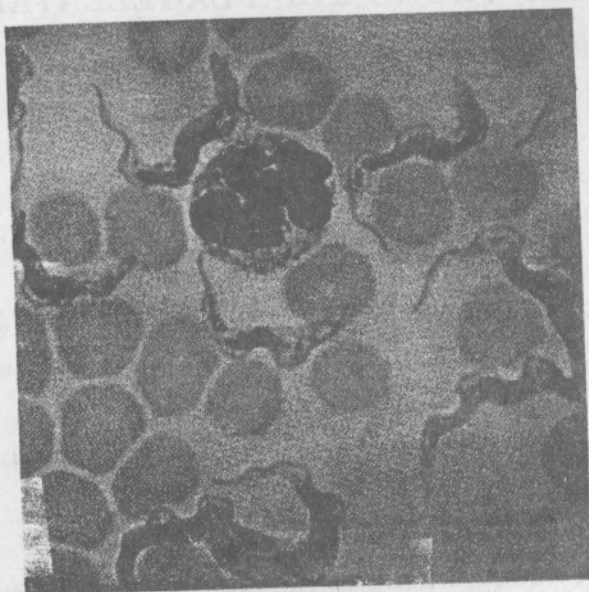
Roi có cấu trúc giống như tiêm mao, nhưng thường lớn hơn và đơn lẻ hoặc trong nhóm nhỏ. Các động vật đơn bào có roi gồm có cả *Euglena gracilis* được minh họa ở hình 46.12. *Euglena* là sinh vật phổ biến sống ở ao và thường phong phú đến mức làm cho bề mặt nước có màu xanh nhạt. Có hai thể gốc, nhưng chỉ có một roi dài đảm bảo cho vận động. Gần thể gốc có một hạt màu đỏ nổi lên là stigma, đôi khi hay được hiểu lầm như là một "điểm mắt". "Điểm mắt" hấp thụ ánh sáng và tùy thuộc vào hướng của tia sáng, nó tạo ra một vùng tối trên thể gốc. Theo một cách nào đó, điều này tạo ra tính hướng quang dương, nghĩa là tạo ra sự vận động hướng đến nguồn sáng, giúp cho sinh vật



Hình 46.12. *Euglena gracilis*.

giữ được vị trí thuận lợi trong quang hợp.

Trong sơ đồ phân loại hai giới, vị trí của *Euglena* đã gây ra nhiều tranh luận, vì sinh vật này vừa có những đặc điểm giống thực vật vừa có các đặc điểm giống động vật. Lục lạp của *Euglena* rất giống với lục lạp của thực vật và cũng chứa nhiều sắc tố giống nhau. Mặt khác, sinh vật này lại thiếu vách tế bào bằng xelluloz và tích trữ glucos dưới dạng tinh bột, một loại polysacarit có các liên kết $1\beta-3$ glicozit giữa các tiểu đơn vị. Ngoài ra, một số loài trùng roi lại hoàn toàn không có lục lạp và có khả năng dinh dưỡng giống như bọ động vật dị dưỡng. Hầu hết các nhà sinh học hiện nay đều đồng ý rằng, mối liên hệ tiến hóa giữa *Euglena* với thực vật và động vật là đã quá xa xưa, và tốt hơn nên phân loại chúng như là một nhóm thuộc giới rộng lớn các sinh vật nhân chuẩn, đơn bào hoặc đa bào đơn giản.



Hình 46.13. *Trypanosoma* trong máu người mắc bệnh ngủ (dưới kính hiển vi quang học).

Ngành Zoomastigina bao gồm rất nhiều dạng trùng roi khác nhau mà tất cả chúng đều là sinh vật dị dưỡng và thiếu diệp lục. Trong số đó, quan trọng nhất là các sinh vật ký sinh *Trypanosoma gambiense* và *T. rhodesiense* gây ra các bệnh ngủ khác nhau (hình 46.13). Chúng được truyền khi ruồi tsetse đốt và phát triển nhanh trong máu của vật nuôi, động vật hoang dại và người. Việc kiểm soát chúng khó khăn và nhiều vùng rộng lớn ở châu Phi thực sự đã không có người ở vì bệnh này.

Trichomonas và các loài có quan hệ họ hàng với nó là các động vật đơn bào cộng sinh sống trong ruột mối. Chúng tiêu hóa xelluloz và do vậy đã giúp cho các vật chủ của chúng sống chỉ hoàn toàn bằng gỗ.

46.5. TRÙNG SỐT RÉT (PLASMODIUM)

Phân loại

Ngành : Trùng bào tử Apicomplexa (Sporozoa)

Nhân chuẩn, đơn bào

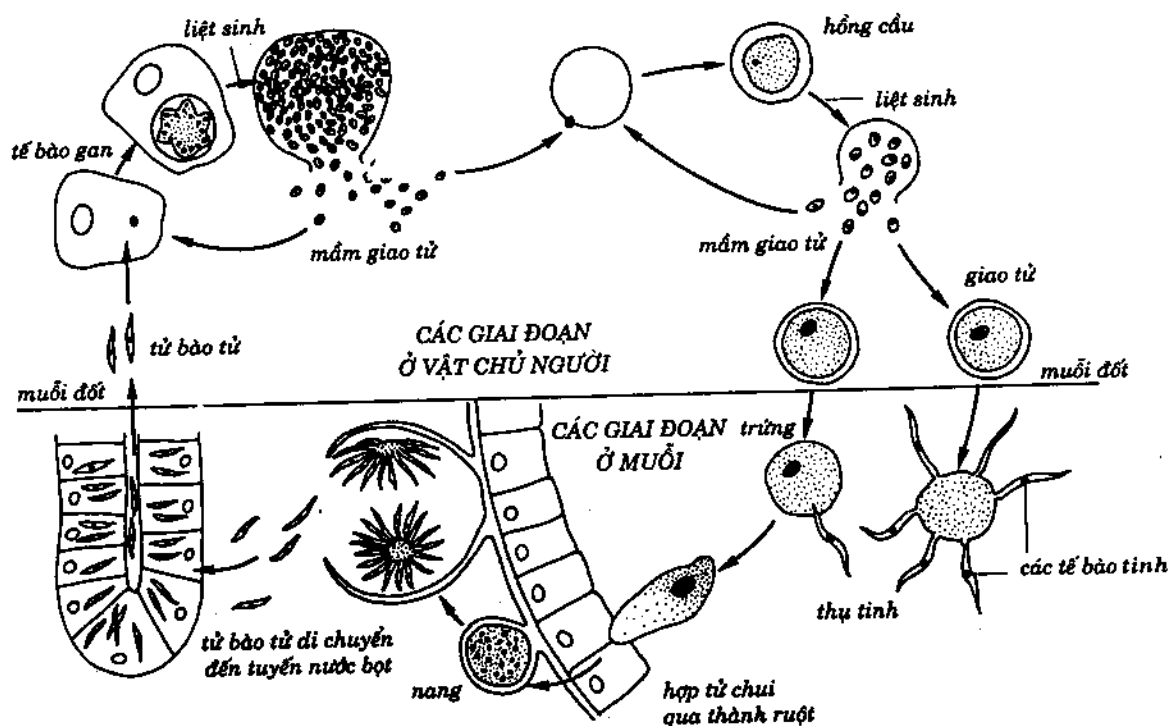
Chỉ gồm các dạng ký sinh

Sinh sản hữu tính và vô tính, kể cả sự sinh bào tử bằng liệt sinh

Đại diện: *Plasmodium*

Vòng đời

Trên toàn thế giới, ít nhất có 200 triệu người bị bệnh sốt rét và khoảng 2 triệu người bị chết vì bệnh này hàng năm. Bốn loài thuộc *Plasmodium* có thể gây nhiễm cho người. Hai loài nguy hiểm nhất là *Plasmodium vivax* và *P. falciparum*. *P. vivax* thường gặp ở các vùng ôn đới và cận nhiệt đới, trong khi *P. falciparum* chỉ phân bố giới hạn trong các khu vực nhiệt đới. Bệnh này được truyền bởi muỗi cái của một số loài thuộc giống *Anopheles*. Muỗi cái cần hút máu một vài lần trước khi đẻ trứng, còn muỗi đực lại vô hại, chỉ hút dịch trái cây. Phân bố của bệnh sốt rét được xác định một phần do sự phát triển của trùng sốt rét bên trong cơ thể muỗi đòi hỏi phải ở một nhiệt độ tối thiểu nhất định. Ở châu Phi, muỗi *Anopheles gambiae* là vectơ truyền bệnh nguy hiểm nhất, sống lâu và thường đốt người.



Hình 46.14. Vòng đời của trùng sốt rét *Plasmodium vivax*

Vòng đời của trùng sốt rét *Plasmodium vivax* được minh họa ở hình 46.14. Chu trình ở người bắt đầu từ khi muỗi cái bị nhiễm, đốt vật chủ đó. Trước khi hút máu, muỗi tiêm nước bọt chứa chất chống đông máu vào, mang theo các *tử bào tử*. Đây là dạng gây nhiễm của vật ký sinh. Chúng được truyền trong máu tới gan, tại gan, chúng đi vào các tế bào gan và sinh sản vô tính bằng quá trình liệt sinh. Hầu hết các liệt tử ra khỏi gan đi vào mạch máu, nhưng ở *Plasmodium vivax*, một phần nhỏ liệt tử vẫn nằm lại và lây nhiễm sang các tế bào gan khác. Một pha sinh sản vô tính tương tự khác cũng diễn ra trong các hồng cầu. Sau khoảng 48 giờ, các liệt tử mới phá vỡ hồng cầu và thoát ra ngoài. Các chu trình được lặp lại, tạo nên các cơn sốt theo chu kỳ đặc trưng cho bệnh này, vào các giai đoạn sớm của nó. Cuối cùng, một số ký sinh trùng phát triển thành các mầm giao tử đực và cái, tiếp tục lan truyền trong máu. Một số mầm bệnh mới lại được gây nhiễm khi muỗi hút máu có các mầm giao tử này. Trong ruột muỗi, trứng và tinh tử phát triển và tiến hành sinh sản. Hợp tử chui qua thành ruột và hình thành nên nang kén nhỏ ở bên ngoài. Mỗi nang kén có thể tạo ra 10.000 *tử bào tử*. Các *tử bào tử* này di chuyển tới tuyến nước bọt và chờ lây nhiễm sang vật chủ mới là người khác. Chu trình bên trong muỗi diễn ra ít nhất 12 ngày.

Kiểm soát bệnh sốt rét

Về nguyên tắc, bệnh này có thể kiểm soát được bằng cách phá vỡ một điểm bất kỳ trong vòng đời của ký sinh trùng. Có thể tiến hành các biện pháp kiểm soát chống lại ký sinh trùng trong phạm vi quần thể người và chống lại các vật truyền bệnh. Dưới đây là một số biện pháp khả thi:

1. Chữa và cách ly những người đã nhiễm bệnh

Các thuốc chống lại bệnh sốt rét, trong đó có quinin, chloroquin và mepacrin, có thể sử dụng để phòng ngừa lây nhiễm hoặc chống lại sự tồn tại của ký sinh trùng. Mặc dù có thể loại trừ các ký sinh trùng khỏi máu, nhưng bệnh này khó chữa, vì các nguồn gây nhiễm vẫn thường nằm lại trong các tế bào gan. Việc cách ly bằng cách dùng màn hoặc vật dụng cách ly tương tự khác có hiệu quả ngăn chặn sự lan truyền của vật ký sinh sang các vector mới, nhưng lại không có tính thực tế ở những khu vực có phần lớn quần cư dân đã bị nhiễm bệnh.

2. Làm khô ráo các nơi sinh sản của muỗi

Các giai đoạn ấu trùng của muỗi cần các nơi có nước tĩnh hoặc tù hãm để phát triển ở đó. Lấp các ao và tháo khô các đầm nước gần nơi sinh sống của con người, sẽ làm giảm số lượng muỗi trưởng thành có khả năng lan truyền bệnh.

3. Tiêu diệt ấu trùng

Thay cho việc tháo khô, ở các thủy vực nước đứng có thể phun dầu hoặc thuốc diệt côn trùng để tiêu diệt ấu trùng. Bất lợi của biện pháp này là phải phun lặp lại thường xuyên và gây hại cho các thủy sinh vật khác.

4. Phun thuốc trừ sâu ở các nhà ở

Đây là biện pháp kiểm soát hiệu quả nhất. Phun các thuốc trừ sâu lâu phân hủy lên các bức tường nhà để diệt muỗi trưởng thành. Ban đầu, DDT đã được sử dụng, nhưng ở nhiều khu vực, đã hình thành các nòi muỗi kháng DDT, nên phải sử dụng các loại thuốc trừ sâu độc hại hơn như malathion và dieldrin. Đáng tiếc, các chiến dịch diệt trừ chỉ mới thành công một phần và có thể việc kiểm soát tốt bệnh này về lâu dài sẽ phụ thuộc vào sự phát minh ra vacxin đặc hiệu. Cho đến nay, đã có rất nhiều cố gắng theo hướng này nhưng chưa thành công.

47. CÁC SINH VẬT ĐA BÀO ĐƠN GIẢN

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Giải thích những điểm ưu việt của tổ chức đa bào và có kích thước lớn.
- Thảo luận về tiến hóa của các dạng đa bào.
- Qua các cấu trúc hải miên *Leucosolenia*, giải thích mức độ tổ chức tế bào có ý nghĩa là gì.
- Nêu các đặc trưng quan trọng của các sinh vật thuộc ngành Cnidaria.
- Vẽ sơ đồ để minh họa cấu trúc của thủy tức nước ngọt *Hydra* và giải thích ý nghĩa của mức độ tổ chức mô.
- Giải thích bằng cách nào *Hydra* thực hiện được các hoạt động sống sau đây: dinh dưỡng và tiêu hóa, vận động và phối hợp thần kinh, sinh sản.
- Nêu những nét chính về tầm quan trọng của các giai đoạn polyp và medusa trong vòng đời của các loài ruột khoang khác.
- Phân biệt giữa các cơ cấu hai lá phôi và ba lá phôi.
- Nêu các đặc trưng quan trọng của các sinh vật thuộc ngành Giun giẹp *Platyhelminthes*.
- Vẽ sơ đồ để minh họa cấu trúc *Dendrocoelom* và giải thích ý nghĩa của các hệ cơ quan.
- Mô tả các đặc điểm thích nghi với đời sống ký sinh của sán lá gan *Fasciola* và sán dây *Taenia*.

47.1. SỰ PHÁT TRIỂN CỦA CÁC SINH VẬT ĐA BÀO

Các sinh vật cực kỳ nhỏ bé rất nhạy cảm với những thay đổi của môi trường xung quanh, nhưng các sinh vật lớn hơn có khả năng duy trì vị trí và hình dạng của chúng và có thể bảo vệ chúng tránh khỏi vật ăn thịt và những khắc nghiệt của khí hậu. Kích thước tăng lên cho phép các sinh vật khai thác được các nơi sinh sống mới và các phương thức sống mới để chúng có thể thích ứng được với sự chọn lọc tự nhiên.

Kích thước tối đa của một sinh vật bất kỳ bị ảnh hưởng bởi khả năng thu nhận các vật chất sống từ môi trường và loại bỏ các chất thải của sinh vật đó. Ở các sinh vật đơn bào, các quá trình này thường diễn ra bằng cách khuếch tán

qua bề mặt bên ngoài của cơ thể và có thể thực hiện một cách có hiệu quả chỉ khi sinh vật đó có được tỷ lệ hiệu quả giữa diện tích bề mặt và thể tích cơ thể. Bởi vì sự khuếch tán các chất hòa tan chậm, nên hầu hết các tế bào động vật đơn bào và vi sinh vật vô cùng nhỏ, kích thước hiếm khi vượt hơn 50-100 μ m. Kích thước lớn không thể đạt được bằng cách đơn giản là tăng khối tế bào mà sẽ là: cơ thể của sinh vật lớn phải được phân chia nhỏ thành các đơn vị nhỏ hơn và mỗi đơn vị này có thể thu nhận được các vật chất sống cho chính nó. Kiểu cấu trúc đa bào này đã làm cho tổng diện tích bề mặt có khả năng trao đổi lớn hơn nhiều lần so với diện tích bề mặt ngoài của cơ thể. Còn có một số ưu thế chủ yếu khác đã góp phần trong tiến hóa của các sinh vật phức tạp hơn.

1. Các sinh vật đa bào có tiềm năng vô cùng lớn trong *sự chuyên hóa tế bào*, dẫn đến phát triển các mô và cơ quan, cho phép các bộ phận khác nhau của cơ thể đảm nhiệm hoàn toàn các chức năng khác nhau. "Sự phân chia lao động" này hoàn thiện cơ cấu cơ thể và là cơ sở để giải thích nguồn gốc của các động vật và thực vật bậc cao. Một cơ thể đơn bào sống đơn độc vẫn phải đảm bảo toàn bộ các hoạt động sống và bởi vậy, không thể phân hóa theo cách tương tự.

2. Các sinh vật đa bào đơn giản nhất là những sinh vật sống ở nước, do đó dịch chứa trong khoảng không gian giữa các tế bào có thể thu nhận được trực tiếp từ môi trường xung quanh. Các động vật ở nước phức tạp hơn và các sinh vật trên cạn phát triển các hệ thống vận chuyển và các tế bào của cơ thể được tắm trong dịch mô lấy từ máu. Sự sắp xếp này làm cho toàn bộ các cơ chế cân bằng nội môi có thể có được, nhờ đó thành phần dịch mô được điều chỉnh, làm nâng cao toàn bộ hiệu suất một cách vượt bậc.

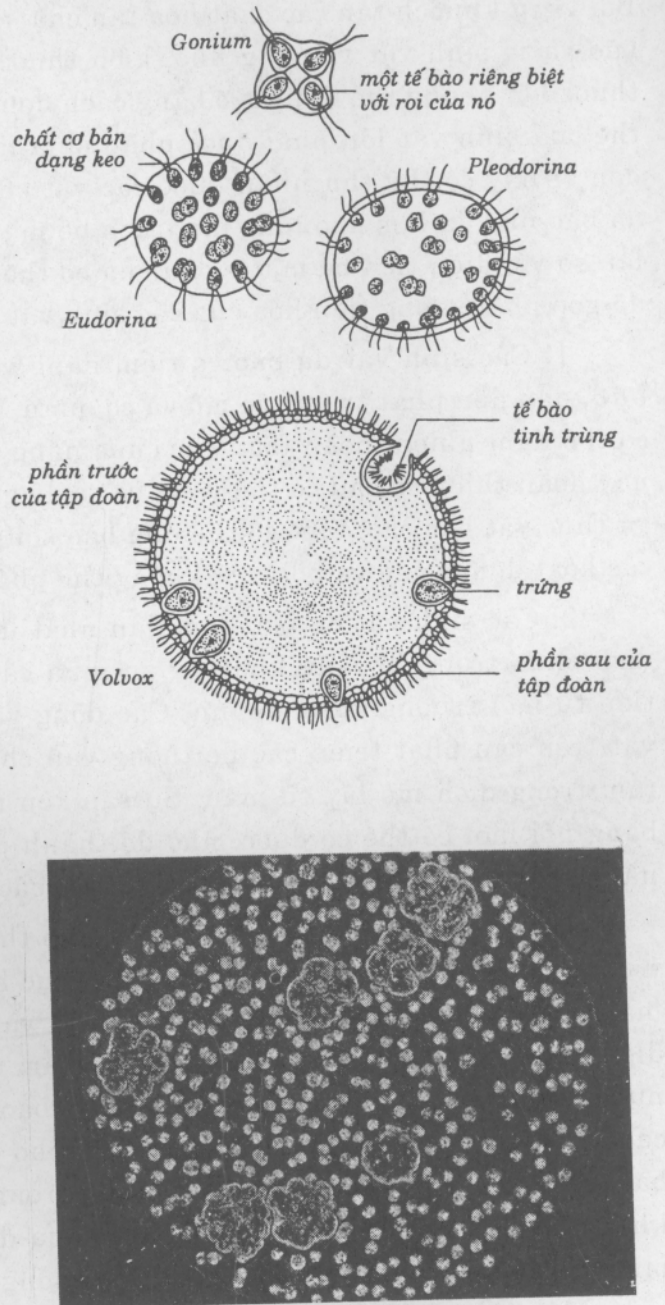
3. Chỉ có động vật đa bào mới có thể thích ứng đầy đủ để sống được ở môi trường trên cạn. Các sinh vật đơn bào thực hiện trao đổi khí và bài tiết qua bề mặt cơ thể nên bề mặt cơ thể phải ẩm ướt và có khả năng thấm qua được. Trong điều kiện khô hạn, nước từ bề mặt cơ thể ẩm ướt bay hơi làm cho sinh vật bị mất nước nhanh chóng. Ở nhiều động vật đa bào, vấn đề này được giải quyết bằng cách phát triển các cơ quan chuyên hóa cho các chức năng như trao đổi khí và bài tiết. Vì các cơ quan này nằm ở bên trong cơ thể, nên bề mặt cơ thể có thể không thấm nước và không thấm thấu qua được để giảm sự mất nước đến một mức độ giúp cho sinh vật vẫn hoạt động sống được, thậm chí trong điều kiện sa mạc. Một số tế bào động vật đơn bào và vi sinh vật có thể sống sót trong mùa khô hạn nhờ *kết kén* (encysment), nghĩa là hình thành một lớp không thấm nước tạm thời ở bề mặt cơ thể, nhưng không bao giờ có khả năng hoạt động sống mà không cần đến nhiều nước từ bên ngoài.

Người ta chưa biết được chính xác các sinh vật đa bào đầu tiên phát triển như thế nào. Cơ chế có lẽ là: vi sinh vật tăng lên về kích thước, nên tăng thêm các nhân bằng cách phân chia nhân liên tiếp cùng với sự phân chia màng tế bào

xảy ra muộn hơn. Một quan điểm khác cho rằng, điều kiện để đa bào xuất hiện đầu tiên là khi các loại tế bào nào đó của sinh vật đơn bào không thể tách được ra khỏi nhau theo cách phân chia tế bào bình thường, tạo nên các loại sinh vật sống tập đoàn khác nhau. Có nhiều bằng chứng thuộc loại này ở sinh vật ngày nay, đặc biệt ở tảo lục (hình 47.1). Một số tập đoàn, như các tập đoàn *Gonium*, là rất đơn giản, còn các tập đoàn khác có mức độ phức tạp tăng lên.

Các tập đoàn *Volvox* là các khối cầu màu xanh và di chuyển trong nước theo đường xoắn ốc. Chúng gồm hàng ngàn cá thể và có dấu hiệu sớm nhất của sự phân hóa tế bào. Các cá thể ở phần trước cơ thể không có khả năng sinh sản mà chuyên hóa để vận động, có điểm mắt lớn và roi khỏe. Chỉ có một ít cá thể nằm gần phía sau tập đoàn là có khả năng sinh sản, trong đó, một số cá thể tạo ra giao tử đực, hoặc tinh tử, còn các cá thể khác hình thành nên trứng. Hợp tử được tạo ra do thụ tinh vẫn nằm lại bên trong tập đoàn và mỗi hợp tử hình thành nên một lớp vỏ bảo vệ giúp cho nó sống sót trong điều kiện khô hạn hoặc đông giá. Khi điều kiện thuận lợi trở lại, các tập đoàn con được giải phóng khỏi lớp vỏ này.

Không có sự khác biệt rõ ràng giữa sinh vật tập đoàn và sinh vật đa bào. Tuy nhiên, để tiện lợi ta vẫn dùng thuật ngữ "đa bào" để chỉ các sinh vật có các tế bào không có chức năng sinh sản (sinh dưỡng) phân hóa thành một số loại



Hình 47.1. Tập đoàn tảo lục.

khác nhau. Trên cơ sở này, *Volvox* được coi là tập đoàn, còn các nhóm còn lại được trình bày trong mục này đều là các sinh vật đa bào thực sự. Các nhóm này, hải miên, ruột khoang và giun dẹp, chúng tỏ có mức độ phân hóa tăng lên và có các phương thức sống rất đa dạng.

47.2. NGÀNH THÂN LỖ PORIFERA (HẢI MIÊN SPONGES)

Phân loại

Ngành: thân lỗ Porifera (hải miên Sponges)

Tổ chức cơ thể ở mức tế bào

Ở biển, nước ngọt

Định cư, dị dưỡng, dinh dưỡng bằng tế bào cổ áo (choanocytes)

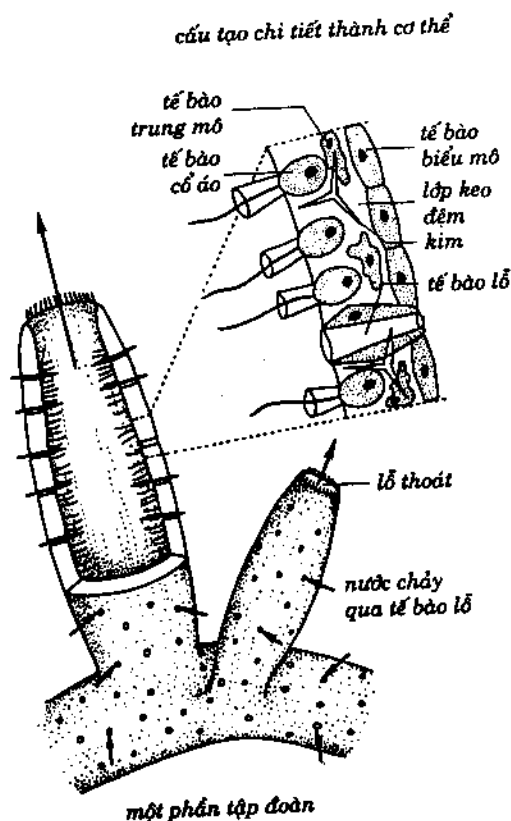
Đại diện: *Leucosolenia*.

Hầu như tất cả hải miên đều sống ở biển và là những sinh vật **định cư**, nghĩa là, bám cố định trên đá hoặc nền đáy biển. Tại đây, chúng thu bắt thức ăn bằng cách lọc các sinh vật nổi ở trong nước qua hàng ngàn lỗ nhỏ li ti. Cơ thể của một hải miên đơn giản như *Leucosolenia* là một cái ống thủng lỗ và một lỗ mở rộng nằm ở trên cùng được gọi là **lỗ thoát** hay osculum (hình 47.2). Hải miên không có mô hoặc cơ quan chuyên hóa, nhưng được cấu trúc chỉ từ một ít loại tế bào chính - Chúng được coi là tồn tại ở **mức tế bào của tổ chức cơ thể**.

Mặt ngoài của hải miên bao phủ bởi **tế bào biểu mô**, trong khi lớp trong chỉ gồm chủ yếu các tế bào **cổ áo** (choanocytes). Mỗi tế

Hình 47.2. Cấu trúc của *Leucosolenia*, một hải miên đơn giản

bào cổ áo có một roi lớn. Khi roi quạt, tạo ra dòng nước đi vào bên trong qua lỗ mở của các **tế bào lỗ**. Xen vào giữa lớp tế bào ngoài và lớp tế bào trong, có một lớp mỏng chứa chất giống như keo, gọi là **lớp keo đệm**. Lớp này gồm các tế bào **trung mô** amip và có khả năng phát triển thành các loại chuyên hóa hơn. Các tế bào trung mô có các gai xương bằng carbonat canxi, gọi là các **thể kim**, có vai trò như bộ xương nâng đỡ và giúp cho hải miên chống lại các vật dữ ăn thịt.



Hầu hết hải miên đều sinh sản hữu tính. Các giao tử đực và giao tử cái được phát triển từ các tế bào sinh dục và các đám mây tinh trùng được phóng vào nước. Sau khi thụ tinh, các hợp tử phát triển thành các ấu trùng đa bào sống tự do và cuối cùng định cư rồi phát triển thành các cá thể mới.

47.3. NGÀNH THÍCH TY BÀO CNIDARIA (RUỘT KHOANG COELENTERATES)

Phân loại

Ngành: thích ty bào Cnidaria (ruột khoang Coelenterates)

Hai lá phôi, đối xứng tỏa tròn

Ở biển, nước ngọt.

Định cư, sống tự do, dị dưỡng, dinh dưỡng bằng các tế bào châm (thích ty bào).

Chu trình sống có sự xen kẽ thế hệ, gồm các giai đoạn: polyp và medusa.

Lớp: Thủy tức Hydrozoa

Thường có cả hai giai đoạn: polyp và medusa

Đại diện: *Hydra*, *Obelia*

Lớp: sứa chính thức Scyphozoa

Chủ yếu giai đoạn medusa

Đại diện: *Aurelia*

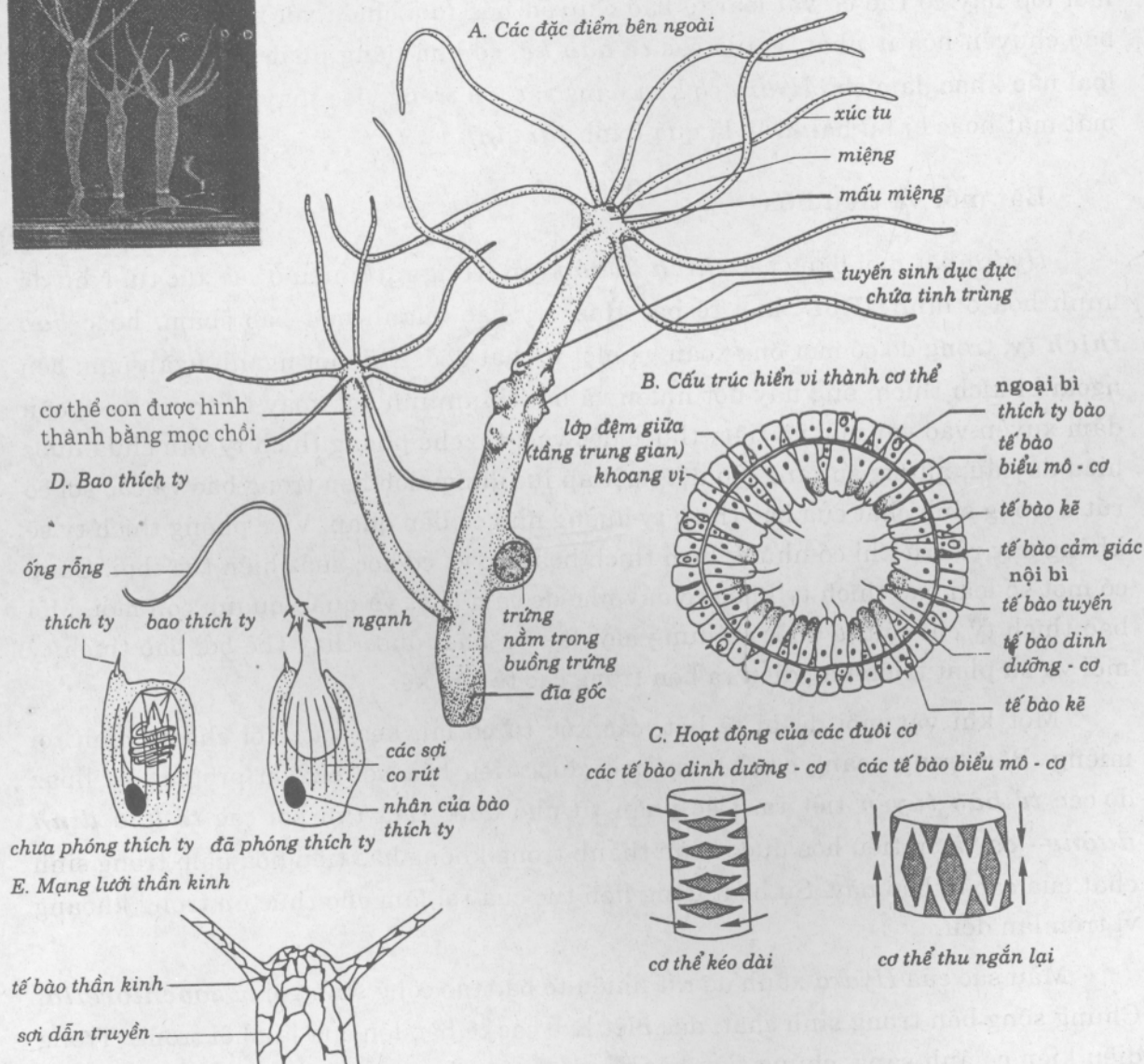
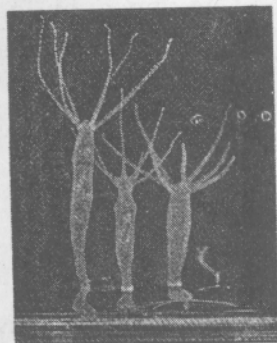
Lớp: san hô Anthozoa (hải quỳ, san hô)

Chủ yếu giai đoạn polyp

Đại diện: *Actinia*

Đặc điểm chung. Hầu hết ruột khoang sống ở biển và phong phú nhất là ở các biển cạn và ấm. Chúng gồm sứa, hải quỳ và san hô. Tên của nó là "ruột khoang" có nghĩa đen là "ruột rỗng" và là cái tên thích hợp mô tả cấu trúc của các sinh vật này. Khoang cơ thể, gọi là *khoang vị* hay *ống tiêu hóa*, được dùng để tiêu hóa thức ăn và nối với phần trước cơ thể bằng một đường có lỗ mở là *miệng*. Tất cả ruột khoang đều là động vật ăn thịt nhưng chúng không tích cực săn đuổi mồi. Cách bắt mồi của chúng giúp ta giải thích được tại sao chúng lại có *đối xứng tỏa tròn*, với cơ thể có thể chia thành các phần đối xứng nhau bằng mặt phẳng đứng bất kỳ. Xung quanh miệng là các *xúc tu* có các *tế bào châm*, gọi là bào thích ty nhằm bắt giữ mọi sinh vật bé nhỏ đến gần và tiếp xúc với chúng. Vật mồi bị bắt đi qua miệng vào bên trong cơ thể. Miệng cũng được dùng để thải các chất thải rắn.

Ngành này được chia thành ba lớp chính: Thủy tức *Hydrozoa*, sứa chính thức *Scyphozoa* và *Anthozoa* (hải quỳ và san hô). Như sẽ được giải thích chi tiết hơn ở dưới, nhiều loài ruột khoang có sự xen kẽ thế hệ, vừa có giai đoạn *polyp* vừa có giai đoạn *meduza*, trong vòng đời của chúng. Dạng *polyp* thường định cư và sống bám, có miệng hướng lên phía trên, còn *meduza* giống như cái ô, hoặc có dạng cái chuông, bơi lội tự do và có miệng và xúc tu "kéo lê" phía dưới. Có một vài loài thủy tức nước ngọt thuộc giống *Hydra*. Mặc dù các loài này không có giai đoạn *meduza* và chỉ tồn tại như là *polyp*, nhưng chúng lại dễ thu thập và mình họa rất tốt cho các đặc điểm thực chất của ruột khoang.



Hình 47.3. Cấu trúc của *Hydra viridis*.

Cấu trúc của Hydra

Thủy tức xanh, *Hydra viridis*, sống trong các ao, hồ và sông, bám vào thực vật thủy sinh hoặc đá. Các đặc điểm bên ngoài của nó và cấu trúc chi tiết được minh họa ở các sơ đồ ở hình 47.3. Cơ thể của *Hydra* có **hai lá phôi**, nghĩa là nó bao gồm hai lớp tế bào được tách biệt bởi **tầng trung gian** (lớp đệm giữa) giống như keo. Các tế bào hình thành nên mỗi lớp có thể phối hợp hoạt động ở mức độ cao hơn nhiều so với hải miên, đến mức chúng hoạt động cùng với nhau trong các nhóm chức năng. Các nhóm tế bào này được gọi là mô và do vậy, *Hydra* và các ruột khoang khác được coi là đã đạt đến **mức độ mô** của **tổ chức cơ thể**. Lớp tế bào bên ngoài, hay ngoại bì, là lớp biểu mô bảo vệ, còn lớp bên trong hay nội bì là **biểu mô dinh dưỡng**. Bên trong mỗi lớp này có thể có vài loại tế bào chuyên hóa (đối chiếu với hình 47.3B). Các tế bào chuyên hóa ít nhất, gọi là các **tế bào kẽ**, có khả năng phát triển thành bất kỳ loại nào khác, làm cho *Hydra* có khả năng rất lớn trong việc thay thế những phần bị mất mát hoặc bị hư hại. Đây là quá trình **tái sinh**.

Bắt mồi và tiêu hóa

Hydra bắt mồi bằng các **thích ty bào** tập trung rất nhiều ở các xúc tu. Như đã minh họa ở hình 47.3D, mỗi tế bào thích ty bao quanh một bao châm, hoặc **bao thích ty**, trong đó có một ống xoắn và một ít chất độc. Khi một ngành ngắn nằm bên ngoài bị kích thích, ống này đột nhiên và bất thành linh bật xoay từ trong ra ngoài, đâm xuyên vào vật mồi và tiêm thuốc độc vào. Cơ chế phóng thích ty vẫn chưa được hiểu đầy đủ, nhưng sự tăng lên đột ngột áp lực dung dịch bên trong bao và các sợi co rút ở trong sinh chất của bào thích ty dường như có liên quan. Việc phóng thích ty sẽ không xảy ra trừ khi có những kích thích hóa học và cơ học xuất hiện tức thời. Cũng có một số loại bao thích ty khác có dây nhỏ để cắm chặt và quấn quanh con mồi. Mỗi bao thích ty chỉ có thể được sử dụng một lần và phải được thay thế bởi bao thích ty mới và sự phát triển này diễn ra bên trong các tế bào kẽ.

Một khi vật mồi đã bị tê liệt, các xúc tu co lại, kéo vật mồi chậm chậm tới miệng. Bên trong xoang cơ thể, vật mồi được tiêu hóa bởi enzym proteaz và lipaz do các **tế bào tuyến** tiết ra. Các phần tử nhỏ được tiêu thụ bởi các **tế bào dinh dưỡng - cơ** và sự tiêu hóa được hoàn thành trong không bào tiêu hóa nằm trong sinh chất của các tế bào này. Sự hoạt động liên tục của roi làm cho thức ăn trong khoang vị trộn lẫn đều.

Màu sắc của *Hydra* xanh do rất nhiều tế bào tảo cộng sinh gọi là **zoochlorella**. Chúng sống bên trong sinh chất, đặc biệt là ở các tế bào lớn của lá phôi trong. Trong điều kiện có ánh sáng, chúng tiến hành quang tổng hợp và tạo ra oxy và thức ăn, có lợi trực tiếp cho vật chủ *Hydra*.

Vận động và phối hợp hoạt động thần kinh

Cơ thể *Hydra* có thể cử động, bởi vì nhiều tế bào ở ngoại bì và nội bì có các phần kéo dài gọi là **đuôi cơ** chứa các sợi cơ rút hay **tơ cơ**. Đuôi cơ của các tế bào **biểu mô cơ** ở lá phôi ngoài được sắp xếp theo chiều dọc để cơ thể thu ngắn lại khi chúng co rút. Mặt khác, các đuôi cơ xuất phát từ các tế bào dinh dưỡng cơ còn nhô ra phía bên và làm cho cơ thể duỗi dài ra (đối chiếu với hình 47.3C).

Sự phối hợp trong cử động này phụ thuộc vào hai loại **tế bào thần kinh**. Đó là các tế bào cảm giác, chủ yếu có ở lá phôi ngoài và các **tế bào dẫn truyền** hình thành nên **mạng lưới thần kinh** trải rộng khắp lớp đệm giữa (hình 47.3E). Kích thích các tế bào cảm giác gây ra các xung thần kinh và được truyền qua mạng lưới thần kinh đến các tế bào cơ. Kích thích yếu gây ra sự co rút cục bộ còn các kích thích mạnh làm cho con vật co rút hoàn toàn biến thành một giọt nước nhỏ khó nhìn thấy.

Hydra có thể thay đổi chỗ bám của nó bằng cách "**trượt**" chậm chạp trên giá thể và cũng có thể di chuyển nhanh lên rất nhiều bằng một kiểu vận động "**nhào lộn**". Khi "nhào lộn", các xúc tu bám cố định trên nền đáy rồi "búng lộn nhào" sang vị trí mới. *Hydra viridis* có tính hướng quang, nghĩa là nó hướng di chuyển tới nguồn sáng. Thỉnh thoảng, các tế bào đĩa gốc tiết ra các bọt khí giúp cho con vật có thể nổi trên bề mặt nước một cách thụ động.

Sinh sản

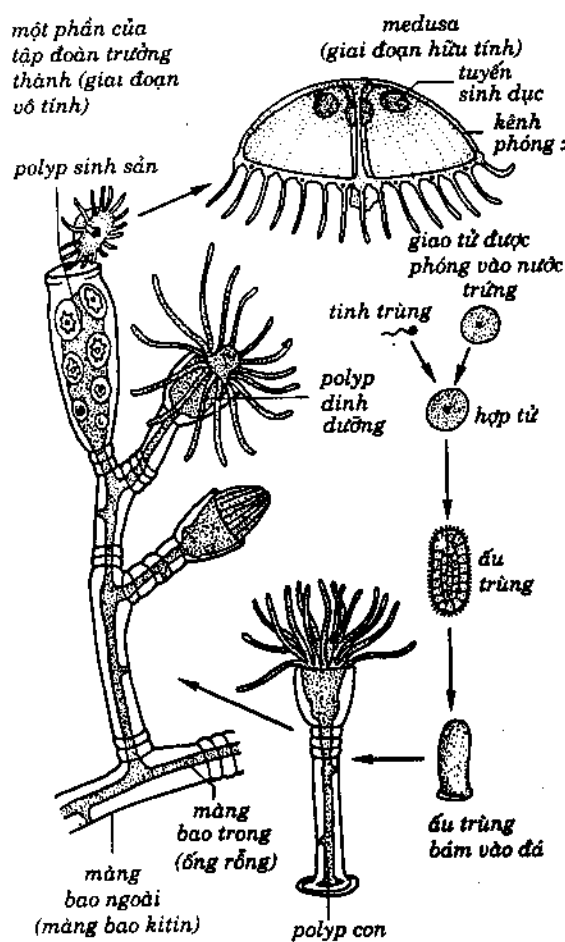
Hydra có khả năng sinh sản hữu tính và vô tính. Sinh sản vô tính theo kiểu mọc chồi. Vào các tháng mùa hè, các cá thể mới mọc chồi từ thành cơ thể và cuối cùng tách riêng khỏi bố mẹ (đối chiếu với hình 47.3A). Sinh sản hữu tính diễn ra vào mùa thu. Trứng và tinh trùng được hình thành do sự phân chia của các tế bào kẽ nằm bên trong các nốt phồng ở lá phôi ngoài. Các tuyến sinh dục cái và dục thường phát triển trên một cá thể. Các tế bào trứng vẫn nằm lại trong buồng trứng và được thụ tinh bởi các tinh tử do tuyến sinh dục dục của con vật bên cạnh phóng ra. Sau khi thụ tinh, từng hợp tử tách ra và hình thành nên nang kén bảo vệ để có thể sống sót qua mùa đông khắc nghiệt. Mặc dù vòng đời của nó có sai khác, nhưng *Hydra* vẫn được phân loại là thủy tức, vì những tương tự trong cấu trúc của nó gần với các thành viên khác trong nhóm này. Sự vắng mặt giai đoạn medusa ở *Hydra* được coi là sự thích nghi cho đời sống ở nước ngọt.

Vòng đời của các ruột khoang khác

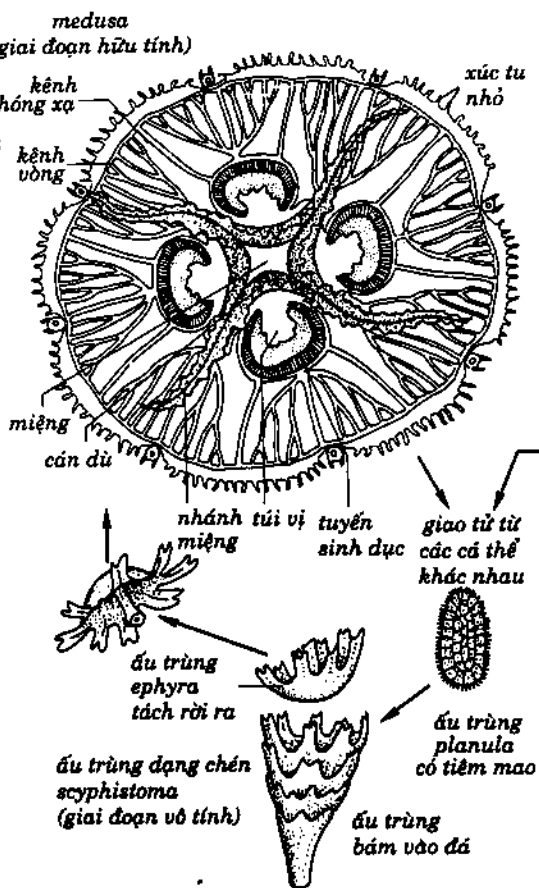
Obelia là một ruột khoang sống ở biển và giống với *Hydra*, nó cũng thuộc lớp *Hydrozoa*. Tuy nhiên, vòng đời của *Obelia* đại diện nhiều cho nhóm hơn. Như đã thấy ở hình 47.4, *Obelia* là một sinh vật tập đoàn, lớn lên bằng cách mọc chồi theo kiểu sinh sản vô tính để có hình dạng giống như cái cây. Các cá thể polyp tương tự với *Hydra*, nhưng chúng dính chặt với nhau và hưởng chung các chất

đinh dưỡng qua một khoang vị chung. Tập đoàn được nâng đỡ bởi vỏ bao ngoài bằng kitin, gọi là **màng bao ngoài**, do lá phôi ngoài tiết ra.

Tập đoàn này không thể sinh sản hữu tính, nhưng một số chồi phát triển thành các cấu trúc được gọi là **cuống sinh sản**. Các cuống sinh sản tạo ra các medusa nhỏ bé, bơi lội tự do, có đầy đủ các xúc tu và tuyến sinh dục. Tuyến sinh dục phóng các tế bào trứng và tinh tử vào nước. Thụ tinh cho hợp tử. Hợp tử phát triển thành **ấu trùng planula**, là một hình cầu chứa các tế bào có lớp ngoài phủ tiêm mao. Ấu trùng phát tán nhờ thủy triều rồi sau đó định cư trên nền đá hoặc các mảng rong biển thích hợp và hình thành nên tập đoàn mới.



Hình 47.4. Cấu trúc và vòng đời của Obelia.

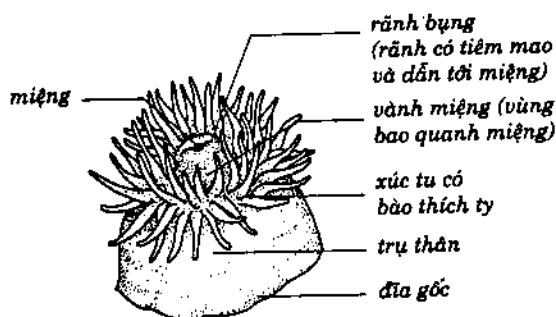


Hình 47.5. Cấu trúc và vòng đời của sứa Aurelia.

Ở sứa chính thức, giai đoạn medusa chiếm ưu thế, còn giai đoạn polyp giảm đi hoặc không có. *Aurelia* (hình 47.5) là một loại sứa phổ biến nhất. Các medusa đực và cái tách riêng và các cấu trúc hình móng ngựa màu hồng hoặc đỏ tía nằm gần trung tâm hoặc là tinh hoàn hoặc là buồng trứng. Trứng được phóng vào khoang tiêu hóa của con cái và được thụ tinh bởi tinh trùng. Tinh trùng do con đực phóng vào trong nước biển. Các ấu trùng planula có tiêm mao, thoát ra và định cư để hình thành các polyp nhỏ kiếm ăn và có thể sinh sản vô tính bằng cách nảy chồi. Vào các tháng mùa thu và mùa đông các polyp này phát triển thành giai đoạn ấu trùng dạng chén, *scyphistoma*, trong đó có sự phân chia theo chiều ngang và các medusa bé tí gọi là ấu trùng *ephyra* (đĩa sứa) rời khỏi *scyphistoma*. Các polyp có thể sống một vài năm và mỗi năm hình thành nên các medusa mới.

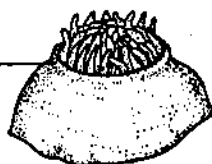
Nhóm thứ ba của ruột khoang, lớp san hô *Anthozoa*, gồm hải quỳ và san hô. Bọn này thiếu giai đoạn medusa và chỉ tồn tại ở dạng polyp. Hình 47.6 minh họa các đặc điểm bên ngoài của hải quỳ *Actinia equina*, một loài phổ biến nhất ở bãi đá ven bờ biển xung quanh British Isles. Các san hô đá có rất nhiều ở các biển ấm và tiết ra các bộ xương đá vôi. Chúng đã tích lũy trên hàng triệu năm để hình thành nên các rạn san hô rộng lớn và vô số đảo san hô vòng.

phần thân trên xoè mở



cơ lại một phần

viên mép có thể
co lại để bao kín
xúc tu hoàn toàn



Hình 47.6. Hình dạng bên ngoài của hải quỳ (*Actinia equina*)

47.4. NGÀNH GIUN GIẾP (PLATHELMINTHES)

Phân loại

Ngành: giun giẹp Plathelminthes

Ba lá phổi, thiếu thể xoang, đối xứng hai bên.

Ở biển, nước ngọt.

Dị dưỡng, nhiều dạng ký sinh.

Hệ tiêu hóa có một lỗ mở đơn, có tế bào ngon lửa

Lớp: giun giẹp có tiêm mao Turbellaria

Gồm các giun giẹp sống tự do

Đại diện: *Dendrocoelom*, *Polycelis*.

Lớp: sán lá Trematoda

Ký sinh, hệ tiêu hóa còn tồn tại

Đại diện: sán lá *Fasciola*

Lớp: sán dây Cestoda

Ký sinh, không có hệ tiêu hóa, sinh sản bằng cách hình thành chuỗi đốt sán sinh sản.

Đại diện: *Taenia*

Sơ đồ cơ thể

Sơ đồ cơ thể giun giẹp khác với sơ đồ cơ thể ruot khoang theo hai hướng chủ yếu. Giun giẹp có đối xứng hai bên chứ không phải là đối xứng tỏa tròn và có lớp tế bào cơ thể thứ ba gọi là lá phôi giữa, làm cho cơ thể chia thành ba lớp hay ba lá phôi.

Đối xứng hai bên có nghĩa là, cấu trúc có đối xứng nhau ở hai phía mặt phẳng trung tâm và đặc trưng cho các sinh vật di chuyển tích cực để tìm kiếm thức ăn. Các giun giẹp chứng tỏ những dấu hiệu rõ ràng đầu tiên của quá trình tiến hóa, gọi là sự *hình thành đầu*, trong đó các cơ quan cảm giác và hệ thần kinh của sinh vật tập trung tăng dần ở vùng đầu xác định. Cấu trúc cơ thể có ba lá phôi, mở rộng thêm phạm vi cho sự phân hóa mô và giúp cho giun giẹp phát triển các hệ cơ quan theo từng chức năng riêng. Một loài giun giẹp, *Dendrocoelom lacteum*, được minh họa ở hình 47.7, có sự phát triển khá cao các hệ cơ quan tiêu hóa, bài tiết, thần kinh và sinh sản và được coi là *có mức độ tổ chức hệ cơ quan*. Các loài ký sinh bên trong nội quan như sán dây thường thiếu một hoặc nhiều hệ cơ quan, nhưng lại chuyên hóa cao cho sinh sản.

Giun giẹp không có hệ tuần hoàn và tiến hành trao đổi khí bằng cách khuếch tán. Hình dạng giẹp của cơ thể thực sự làm cho tỷ lệ diện tích bề mặt và thể tích cơ thể lớn hơn và giữ cho khoảng cách khuếch tán ngắn lại.

Cấu trúc của Dendrocoelom

Các giun giẹp sống tự do thuộc lớp Turbellaria có ở biển và nước ngọt. *Dendrocoelom lacteum* phổ biến ở các hồ và ao nước ngọt. Cơ thể của nó màu

trắng, làm cho các cấu trúc bên trong cơ thể dễ nhìn thấy bằng mắt thường hơn so với các loài có sắc tố. Con vật trượt trên nền đáy và thực vật thủy sinh nhờ các đợt sóng co cơ và do quạt tiêm mao ở mặt dưới. Nó chủ yếu ăn xác động vật chết bằng cách nhô hầu cơ của nó ra. Các phần tử thức ăn nhỏ bé được đưa vào ruột nhánh (hình 47.7A) và được tiêu hóa một phần trước khi được các tế bào nội bì thu nhận bằng chân giả để hình thành nên không bào tiêu hóa. Thức ăn đã tiêu hóa được chuyển bằng khuếch tán tới bộ phận còn lại cơ thể.

Lá phôi giữa bao gồm các tế bào **trung mô** không chuyên hóa cùng với các tế bào đã biệt hóa hình thành nên các cơ vòng và cơ dọc và các hệ cơ quan nhất định (xem hình 47.7B). *Dendrocoelom* có hệ cơ quan bài tiết (hình 47.7C) gồm rất nhiều các **tế bào ngọn lửa** và một mạng lưới các ống nhỏ thông với bên ngoài qua lỗ bài tiết. Mỗi tế bào ngọn lửa có một hốc lõm ở trung tâm với một chùm lông rung động liên tục để thải dịch bài tiết ra ngoài. Dường như sự điều hòa áp suất thẩm thấu là chức năng quan trọng nhất của các tế bào ngọn lửa vì hầu hết các chất thải từ trao đổi chất có thể được loại bỏ bằng cách khuếch tán.

Các giun giẹp sống tự do có sự phản ứng lại với tác nhân kích thích hóa học, ánh sáng và dòng nước và tỏ ra có tập tính khác nhiều so với *Hydra*. *Dendrocoelom* có các cơ quan cảm giác chuyên hóa ("mắt") và hệ thần kinh của nó (hình 47.7D) gồm một đôi dây thần kinh bụng và thân của các tế bào thần kinh hợp lại thành các nhóm gọi là hạch thần kinh.

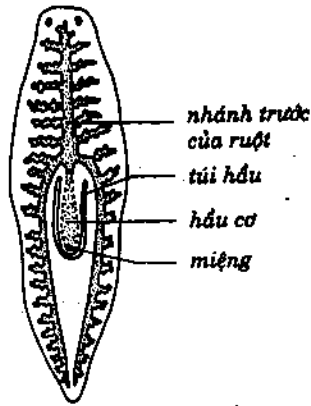
Sinh sản theo phương thức hữu tính. Từng cá thể là lưỡng tính (hình 47.7E), nhưng không tự thụ tinh được do cấu tạo của các cơ quan sinh sản.

Sự thích nghi của các dạng ký sinh

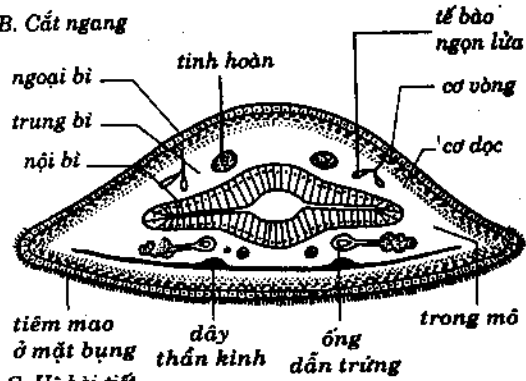
Trong khi các giun giẹp có tiêm mao sống tự do thì hai nhóm còn lại của ngành giun giẹp *Plathelminthes*, lớp sán lá *Trematoda* và lớp sán dây *Cestoda*, hoàn toàn sống ký sinh và biểu hiện những đặc điểm thích nghi quan trọng với đời sống ký sinh.

Sán lá gan *Fasciola hepatica* ký sinh ở cừu, gia súc và các động vật có vú khác. Cấu trúc và vòng đời của nó được minh họa ở hình 47.8. Sán lá gan nhìn tương tự như giun giẹp sống tự do, nhưng điểm khác là nó có biểu bì cuticun và giác bám. *Fasciola* dinh dưỡng trực tiếp dịch mô và các tế bào gan vật chủ của nó. Thường có nhiều sán lá gan ký sinh trên một vật chủ và trong sinh sản hữu tính có diễn ra sự thụ tinh chéo. Các nang trứng đi ra ngoài theo phân. Như có thể thấy trên sơ đồ, phần còn lại của vòng đời liên quan đến một số giai đoạn và một vật chủ trung gian, thường là ốc ao *Limnaea truncatula*. Các vật chủ mới thuộc động vật có vú bị nhiễm do ăn thức ăn hoặc uống nước có chứa bào xác ấu trùng cercaria. Đôi khi, người bị nhiễm do ăn phải rau mọc trong thủy vực bị nhiễm bản phân cừu hoặc các phân gia súc khác.

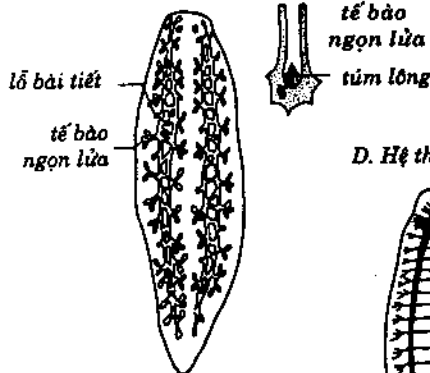
A. Hệ tiêu hoá



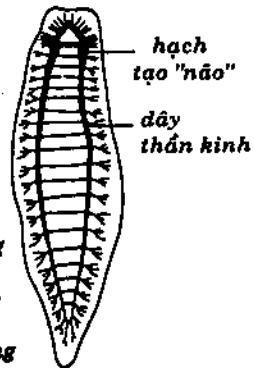
B. Cấu ngang



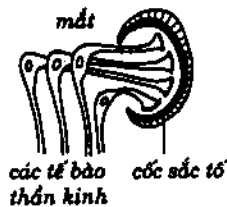
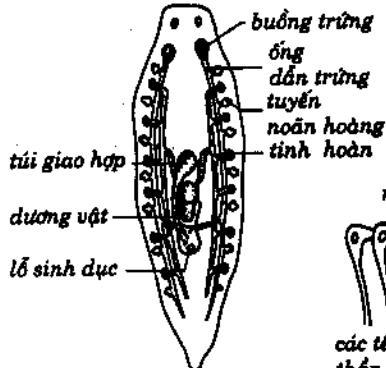
C. Hệ bài tiết



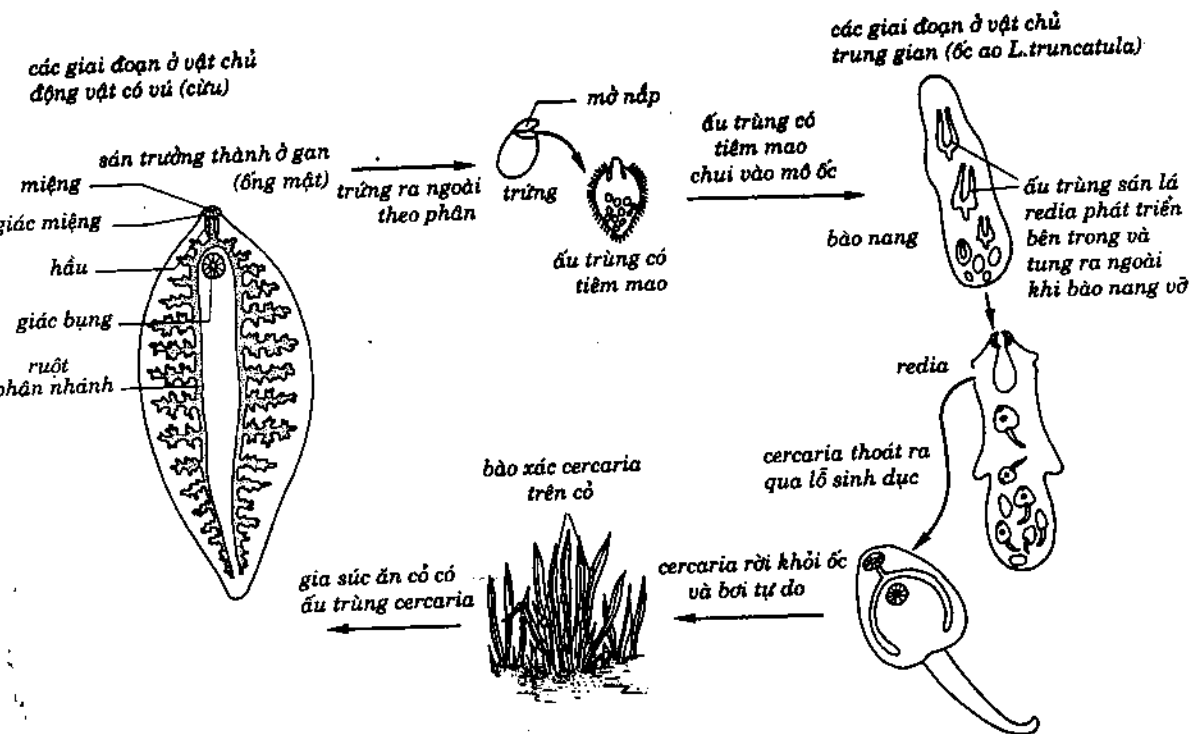
D. Hệ thần kinh



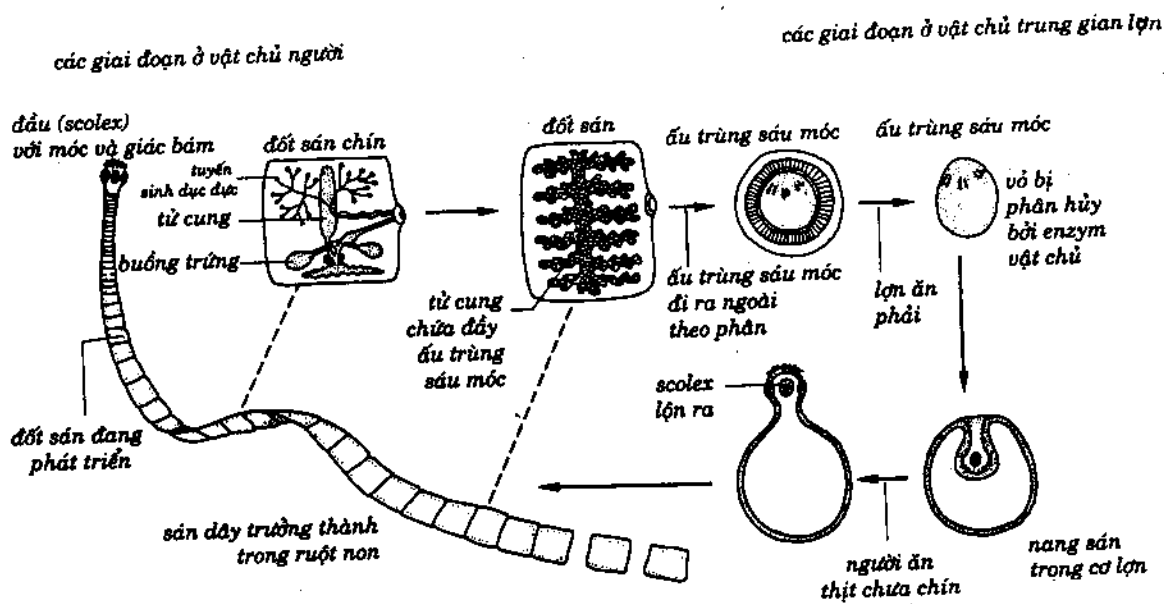
E. Hệ sinh dục



Hình 47.7. Cấu trúc và hệ cơ quan ở *Dendrocoelom lacteum*.



Hình 47.8. Cấu tạo và vòng đời của sán lá gan *Fasciola hepatica*.



Hình 47.9. Cấu tạo và vòng đời của sán lợn *Taenia solium*.

Vòng đời của sán lợn, *Taenia solium*, cũng qua một vật chủ trung gian (xem hình 47.9), nhưng nó thích nghi ký sinh cao hơn. Sán dây trưởng thành có thể sống chỉ ở trong ruột người. Đầu *scolex* ở phần trước cơ thể, bám vào vật chủ nhờ móc và **giác bám**, còn phần sau cơ thể là một chuỗi các đốt gọi là **đốt sán**. Quá trình hình thành các đốt sán gọi là sự hình thành chuỗi đốt sán và cho phép sán dây trưởng thành đạt tới chiều dài 2 đến 3m. Màng bao ngoài có lớp cuticun mỏng bảo vệ cho sán dây khỏi bị hại bởi các enzym tiêu hóa của vật chủ, nhưng lại cho phép hấp thụ được trực tiếp các chất đơn giản từ thức ăn như glucoza và axit amin từ ống tiêu hóa của vật chủ. Bên trong mỗi đốt, ống tiêu hóa đã bị tiêu giảm hoàn toàn, không còn dấu vết. Thay vào đó, hầu như toàn bộ khoảng trống bên trong các đốt lại chứa đầy các cơ quan sinh sản. Sự thụ tinh trong cùng một đốt có thể xảy ra, nhưng cũng có thể có sự thụ tinh chéo giữa các đốt hoặc các sán khác sống trong cùng vật chủ. Một chuỗi đốt sán chín điển hình chứa 30.000-40.000 trứng hoặc **ấu trùng sáu móc** và chúng đi ra ngoài theo phân. Mỗi trứng được bao quanh bởi màng bảo vệ. Vật chủ trung gian, trong trường hợp này là lợn, bị nhiễm sán do ăn các thức ăn bị nhiễm bẩn bởi nước thải từ con người. Bên trong ống tiêu hóa của lợn, vỏ trứng bị phân hủy và ấu trùng sán móc chui qua thành ruột đi vào mạch máu. Cuối cùng, ấu trùng đến và ở lại trong cơ và phát triển thành **nang sán** (cysticercus). Vòng đời sẽ hoàn thành khi người ăn phải thịt lợn sống hoặc nấu chưa chín có nang sán. Sán bò, *Taenia saginatum*, có vòng đời hoàn toàn tương tự.

Với các mức độ khác nhau, vòng đời của *Fasciola* và *Taenia* đã minh họa cho những đặc điểm thích nghi cần có để ký sinh thành công. Sau đây là một số đặc điểm thích nghi này:

1. Tiềm năng sinh sản tăng lên

Vì xác suất để một trứng gặp được một vật chủ thích hợp thường vô cùng nhỏ, nên phải sinh ra rất nhiều trứng. Một con sán dây bò tạo ra hơn một triệu trứng mỗi ngày. Trong một vòng đời điển hình, các pha sinh sản vô tính và hữu tính xen kẽ nhau để sinh ra vô vàn số lượng các con cháu mà không bị mất đi tính biến dị di truyền.

2. Tiêu giảm về cấu trúc cơ thể

Sự tiêu giảm đi các cấu trúc không thực sự cần thiết là đặc điểm rất phổ biến của các dạng ký sinh. Đây là ưu thế và có vẻ là thuận lợi trong chọn lọc tự nhiên, bởi vì nó cho phép cung cấp được các nguồn vật chất nhiều hơn dành trực tiếp cho sinh sản.

3. Tránh khỏi các cơ chế bảo vệ của vật chủ

Nhiều sinh vật bị chết do dịch axit dạ dày và các enzym tiêu hóa của các động vật có vú. Sán lá gan và sán dây sống được nhờ có màng ngoài cuticun bảo vệ. Tương tự, ký sinh trùng sốt rét, được trình bày ở bài 46, cũng tránh thoát khỏi sự tấn công của hệ thống miễn dịch ở vật chủ người do hầu hết thời gian sống đều ký sinh trong tế bào và do vậy đã an toàn ngay chính bên trong các tế bào vật chủ của nó.

4. Truyền qua vật chủ trung gian

Các vật ký sinh thành công nhất đều có vòng đời trải qua hai hoặc nhiều hơn các loài sinh vật là vật chủ. Ưu thế của điều này rõ ràng là đối với các sinh vật sinh ra các vector truyền bệnh, như động vật nguyên sinh gây ra bệnh sốt rét và bệnh ngủ lỳ, nhưng nó cũng có tầm quan trọng không kém đối với các vật ký sinh khác. Vật chủ trung gian thường được lợi dụng cho một pha phụ thêm cho sinh sản và năng lượng nhận được từ các mô vật chủ trung gian giúp cho vật ký sinh có khả năng sống sót dài hơn khi cách xa vật chủ chính của chúng. Hơn nữa, tập tính của vật chủ trung gian thường giúp cho việc lan truyền dễ dàng hơn, ví dụ đưa vật ký sinh vào những vật trung gian mà dễ bị ăn bởi các vật chủ khác.

48. TỔ CHỨC THỂ XOANG

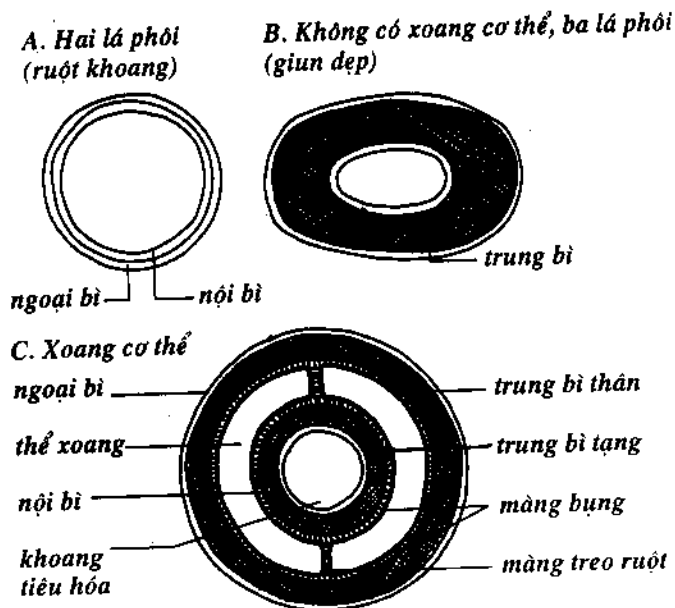
Mục tiêu :

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể :

- Vẽ và chú thích các sơ đồ đơn giản minh họa tổ chức hai lá phôi, ba lá phôi, và thể xoang.
- Giải thích những ưu điểm chính của thể xoang.
- Nêu những đặc điểm khác biệt của sinh vật thuộc ngành giun đốt Annelida, ngành thân mềm Mollusca và ngành giun tròn Nematoda.
- Nêu những nét đại cương về các ưu thế tiềm tàng của sự phân đốt.
- So sánh cấu trúc và hoạt động sống của giun *Nereis diversicolor* với giun đốt *Lumbricus terrestris*.
- Vẽ và chú thích một sơ đồ minh họa các đặc điểm chính của cơ thể thân mềm và nhận xét về những sai khác giữa các lớp : chân riu Pelecypoda, chân bụng Gastropoda và chân đầu Cephalopoda.
- Nhận xét về tiến hóa của các ngành động vật và giải thích ý nghĩa của các thuật ngữ sau : động vật đa bào chưa hoàn thiện Parazoa, động vật đa bào Metazoa, động vật đối xứng tỏa tròn Radiata, động vật miệng nguyên sinh Protostomia và động vật có miệng thứ sinh Deuterostomia.

48.1. THỂ XOANG LÀ GÌ ?

Các sinh vật được trình bày trong phần này có sự phát triển cao hơn về cấu trúc cơ thể và tổ chức mô, khi so với các ngành đã học trong bài 47. Như đã khái quát ở hình 48.1, ruột khoang có hai lá phôi, trong khi giun giẹp có ba lá phôi. Các sinh vật tiến bộ hơn còn có thêm một khoang cơ thể, gọi là **thể xoang** (Coelom) (hình 48.1C). Đó là một khoảng trống chứa đầy dịch nằm trong lá phôi giữa, phân cách lớp cơ của ruột với lớp cơ của thành cơ thể. Giun tròn (như sẽ được



Hình 48.1. Cấu trúc hai lá phôi, ba lá phôi và thể xoang.

mô tả ngắn gọn ở cuối phần này), lại có một loại xoang được gọi là *thể xoang giả*. Xoang này chỉ là một khoảng trống bất quy tắc nằm giữa các tế bào. Một thể xoang chính thức phải có hình dạng xác định và được lót bởi một lớp tế bào biểu mô mỏng, như cấu trúc đã biết là *màng bụng*. Lớp phía ngoài của lá phôi giữa ở động vật có thể xoang được gọi là *trung bì thân*, còn lớp trong gọi là *trung bì tạng*.

Cấu trúc xoang cơ thể có một số ưu điểm quan trọng như sau :

1. Tách riêng lớp cơ của ruột với lớp cơ của thành cơ thể

Ở sinh vật chưa có thể xoang như giun dẹp *Dendrocoelom*, thức ăn được phân tán đến toàn bộ hệ thống ruột phân nhánh nhờ cử động của toàn bộ cơ thể. Tất cả sinh vật có thể xoang đều có ống tiêu hóa mở ra hai lỗ, miệng và hậu môn, và cơ thành ruột hoạt động độc lập với thành cơ thể. Các đặc điểm này cho phép tiêu hóa hiệu quả hơn, bởi vì có thể tạo ra vận động cơ kiểu nhu động và cũng vì ống tiêu hóa có thể tăng lên về chiều dài giúp cho diện tích bề mặt hấp thụ các chất dinh dưỡng lớn hơn. Ống tiêu hóa được phân hóa hoàn thiện hơn, trở thành một hệ cơ quan với các vùng chuyên hóa riêng để thực hiện các chức năng tiêu hóa khác nhau.

2. Vận động

Xoang cơ thể có thể giúp cho vận động theo hai cách. Ở giun đất, dịch thể xoang có vai trò như "bộ xương thủy tĩnh". Cơ vòng và cơ dọc của thành cơ thể tác động lên khối dịch được bao kín trong từng đốt và do khối dịch này không thể nén lại được, nên có thể dễ dàng điều khiển để thay đổi hình dạng các đốt. Ở các sinh vật khác, có sự phát triển các hệ vận động hiệu quả trên cơ sở các vật liệu cứng chắc của bộ xương như kitin và xương và các cơ ở thành cơ thể được chuyên hóa để tạo ra khả năng vận động bằng chi.

3. Phát triển các cơ quan bên trong. Thể xoang tạo nên một khu vực an toàn cho sự chuyên hóa các hệ cơ quan. Đôi khi, dịch thể xoang có vai trò như là môi trường trao đổi, cung cấp thức ăn, oxy và thải các chất thải, nhưng ở các sinh vật tiến bộ hơn, có các cơ quan chuyên hóa hô hấp và hệ tuần hoàn phát triển. Các cấu trúc này thực sự cần thiết cho sự tiến hóa của các sinh vật tích cực hoạt động, có kích thước lớn, bởi vì với sự mất đi hình dạng dẹt của cơ thể, sự trao đổi vật chất giữa các tế bào mô và môi trường ngoài không thể thực hiện được bằng cách khuếch tán đơn giản.

Bên trong xoang cơ thể, các cơ quan được giữ đúng vị trí nhờ các dải kéo dài gọi là *màng treo ruột* (đối chiếu với hình 48.1C).

Các cơ quan này được nâng đỡ và làm trơn bằng dịch xoang cơ thể, chúng trượt lên nhau trong khi hoạt động tiêu hóa và hô hấp.

Có nhiều sự thay đổi trong tổ chức xoang cơ thể mà một số biến đổi đó được biểu hiện qua các nhóm sinh vật sẽ được xét đến ở phần còn lại của phần này. Đó là ngành giun đốt Annelida, ngành thân mềm Mollusca và ngành da gai Echinodermata. Các nhóm này có quan hệ gần gũi với nhau và mỗi nhóm có đặc trưng của nó. Khi đọc, người học nên thử đánh giá xem xoang cơ thể đã đóng góp ở mức độ nào cho sự phát triển của các nhóm này.

48.2. NGÀNH GIUN ĐỐT (ANNELIDA)

Phân loại

Ngành: giun đốt Annelida

Ba lá phôi, có xoang cơ thể, đối xứng hai bên, cơ thể gồm nhiều đốt tương tự nhau, có đơn thân.

Ở biển, nước ngọt, ở cạn.

Dị dưỡng: định cư, sống tự do, ký sinh.

Lớp: Giun nhiều tơ Polychaeta

Giun biển, có chân bên và nhiều tơ.

Đại diện: *Arenicola*, *Nereis*, *Pomatoceros*

Lớp: *Giun* ít tơ Oligochaeta

Gồm các dạng sống ở nước ngọt và biển, tương đối ít tơ.

Đại diện: *Lumbricus*

Lớp: Đỉa Hirudinea

Sống ký sinh, không có chân bên và tơ

Đại diện: *Hirudo*

Cấu trúc phân đốt cơ thể

Ngoài đặc điểm có thể xoang, đặc điểm quan trọng nhất trong cấu tạo giun đốt là **sự phân đốt**, nghĩa là, cơ thể phân thành các **đốt** tương tự nhau. Điển hình, mỗi đốt gồm các cơ quan hoàn chỉnh, do đó các cơ quan này được lặp lại nhiều lần dọc theo chiều dài cơ thể con vật. Cấu trúc cơ thể như vậy vô cùng linh hoạt, bởi vì nó cho phép các hệ cơ quan chuyên hóa cao hơn. Các đốt ở phần trước cơ thể thích ứng cho dinh dưỡng và qua quá trình đầu hóa, các cơ quan cảm giác và các mô thần kinh tập trung ở vùng đầu. Đồng thời, trong khi lặp lại dần dần về phía cuối cơ thể, các cơ quan giảm dần về kích thước hoặc nhiều cơ

quan cùng tiêu giảm. Cũng tương tự như vậy, các đốt ở những phần khác của cơ thể được chuyên hóa cho tiêu hóa hoặc sinh sản. Giun đốt đã khai thác cấu trúc này của cơ thể một cách có hiệu quả. Hai nhóm sinh vật chủ yếu có thể so sánh về hiện tượng phân đốt là chân khớp và có dây sống (sẽ được mô tả tương ứng ở bài 49 và 50). Thành công của cấu trúc phân đốt là một yếu tố quan trọng giúp ta giải thích được sự vô cùng đa dạng của các sinh vật thuộc các nhóm này.

Những thích nghi của giun nhiều tơ

Giun nhiều tơ là nhóm chuyên hóa ít nhất của giun đốt. Chúng sống ở biển hoặc cửa sông. Các đại diện có ở nước Anh gồm có giun nhiều tơ thuộc giống *Nereis*, giun cát *Arenicola* và giun tạo ống, sống cố định như *Pomatoceros*. Tất cả bọn này đều có mật độ phong phú ở các vùng ven biển.

Cấu trúc của *Nereis diversicolor* được minh họa ở hình 48.2. Điển hình, giun này dài từ 7 đến 10cm và gồm 90 - 120 đốt. Trừ đốt đầu và đốt cuối cùng, mỗi đốt mang một đôi mấu lồi gọi là **chân bên**. Chân bên được sử dụng như những cái mái chèo trong khi bơi và dùng cho trao đổi khí. Các **chùm tơ** cứng (tơ) từ đỉnh của các chân bên chìa ra ngoài nhằm để bám chặt vào nền đáy trơn và có thể giúp bảo vệ khỏi vật dữ ăn thịt.

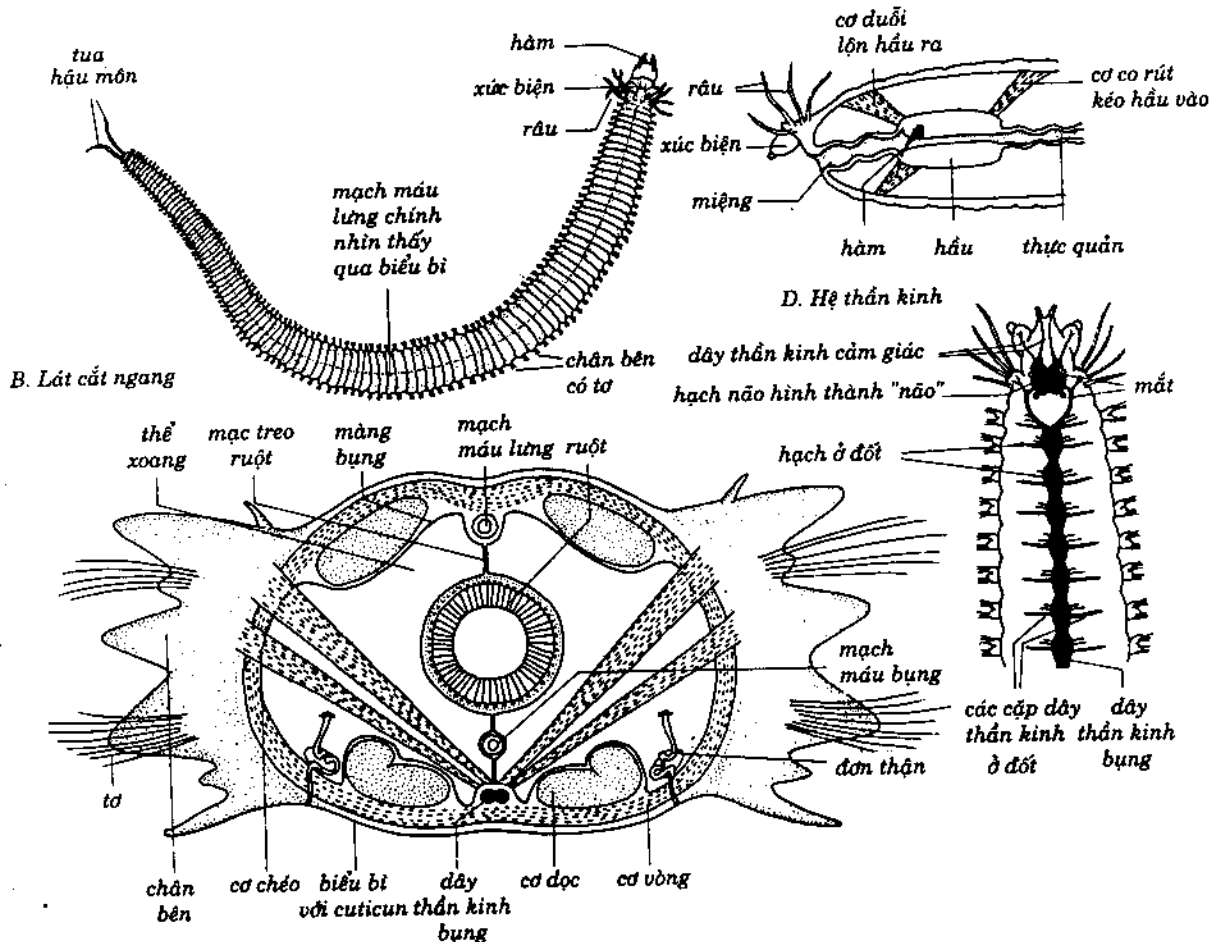
Ở lát cắt ngang, hình 48.2B, ta thấy thành cơ thể gồm một vài lớp. Màng bao ngoài *cuticun* dai và mềm dẻo do biểu bì tiết ra. Ở dưới lớp này, có các lớp **cơ vòng** và **cơ dọc** và một dải cơ chéo lớn bám vào gốc của chân bên. Xoang cơ thể hoàn toàn được bao kín bởi màng bụng và được tách biệt giữa các đốt lân cận nhau bởi các **vách phân chia** (*vách ngăn*) để giữ cho các cơ quan bên trong ở đúng vị trí. Dịch thể xoang chứa các chất hòa tan và cả tế bào kiểu amip.

Nhiều loài trong giống *Nereis* là loài ăn thịt, tích cực săn đuổi các con mồi là sinh vật nhỏ với hàm khỏe của chúng. Loài *Nereis diversicolor* lại săn bắt thức ăn khoan thai hơn. Nó sống trong cát mềm và bùn. Tại đây, nó xây dựng một cái tổ có dạng hình nón bằng dịch nhầy, bao quanh lỗ nó đã đào. Sự hoạt động của các chân bên tạo ra dòng nước để lôi kéo các sinh vật nhỏ và các phần tử thức ăn khác. Thỉnh thoảng, tổ này bị ăn cùng với các thứ chứa trong đó và con vật lại làm một tổ khác.

Hệ tiêu hóa, (hình 48.2C), có hai lỗ mở. Ở đầu trước, **hầu** cơ lộn từ trong ra ngoài, duỗi ra qua miệng để lộ ra một cặp hàm để chop bắt thức ăn. Sự duỗi dài ra nhờ có sự co lại đột ngột của các cơ vòng ở thành cơ thể, làm tăng áp lực thủy

A. Hình dạng ngoài

C. Phần trước hệ tiêu hoá



Hình 48.2. Cấu trúc và các hệ cơ quan của *Nereis diversicolor*.

tĩnh của dịch thể xoang. Các cơ thẳng kéo hầu vào trong. Có thực quản ngăn đi tới ruột, nơi xảy ra sự tiêu hóa hóa học và hấp thụ chất dinh dưỡng. Chất thải được thải ra ngoài qua hậu môn.

Không giống như các sinh vật đa bào đơn giản đã được mô tả ở bài 47, nhiều loài giun đốt có hệ tuần hoàn phát triển, chứa máu có huyết sắc tố mang oxy. Ở *Nereis*, có huyết sắc tố (haemoglobin), nhưng một số loài sống trong ống thì huyết sắc tố lại được thay bằng sắc tố hô hấp màu lục (chlorocruorin), một loại sắc tố có nhân đồng, màu xanh. Máu được luân chuyển do sự co cơ của các mạch máu lớn và chảy tới mạch chính lưng. Mạch này thường có thể nhìn thấy được giống như một đường chỉ mảnh, màu đỏ. Trao đổi khí xảy ra ở mạng lưới

mao mạch, nằm sát bề mặt các chân bên, được hỗ trợ bởi những vận động tạo ra dòng nước có oxy hòa tan.

Sự bài tiết và điều hòa áp suất thẩm thấu có lẽ được thực hiện bởi đôi **đơn thận** có mặt trong hầu như ở mọi đốt. Chúng có cấu trúc dạng ống na ná giống với các ống thận của động vật có xương sống và gọi cho ta nghĩ rằng, chúng có chức năng tương tự. Tuy nhiên, cách thức hoạt động chính xác của chúng vẫn chưa biết được chắc chắn.

Hệ thần kinh của *Nereis*, (hình 48.2D) đã trung tâm hóa rõ ràng và bao gồm một dây thần kinh bụng xác định với các **hạch thần kinh** ở các đốt và các dây thần kinh đi theo từng cặp ở mỗi đốt. Các **sợi khổng lồ** ở dây thần kinh bụng giúp truyền thông tin nhanh. Ở đầu trước cơ thể, hạch thần kinh não hình thành nên "**não**" **nguyên thủy**. "Não" này có sự liên hệ với các cơ quan cảm giác phát triển cao, gồm các cơ quan cảm giác ánh sáng, hóa học và xúc giác. Cả bốn mắt đều có thủy tinh thể thô sơ, có khả năng tập trung ánh sáng từ các hướng khác nhau. Mức độ đầu hóa cao như vậy được giải thích bởi lối sống ăn thịt của con vật.

Vận động bơi được điều phối bởi chuỗi hạch ở các đốt. Sự tương tác qua lại giữa các đốt đã tạo ra các nhu động cơ làm cho cơ thể con vật vận động lượn sóng theo dạng chữ S và sự co cơ ở các chân bên tạo ra các cử động kiểu bơi chèo. Ở một số giun nhiều tơ, các chân bên bị biến đổi để đảm nhiệm các chức năng khác, ví dụ như mang hình lông chim ở *Arenticola*.

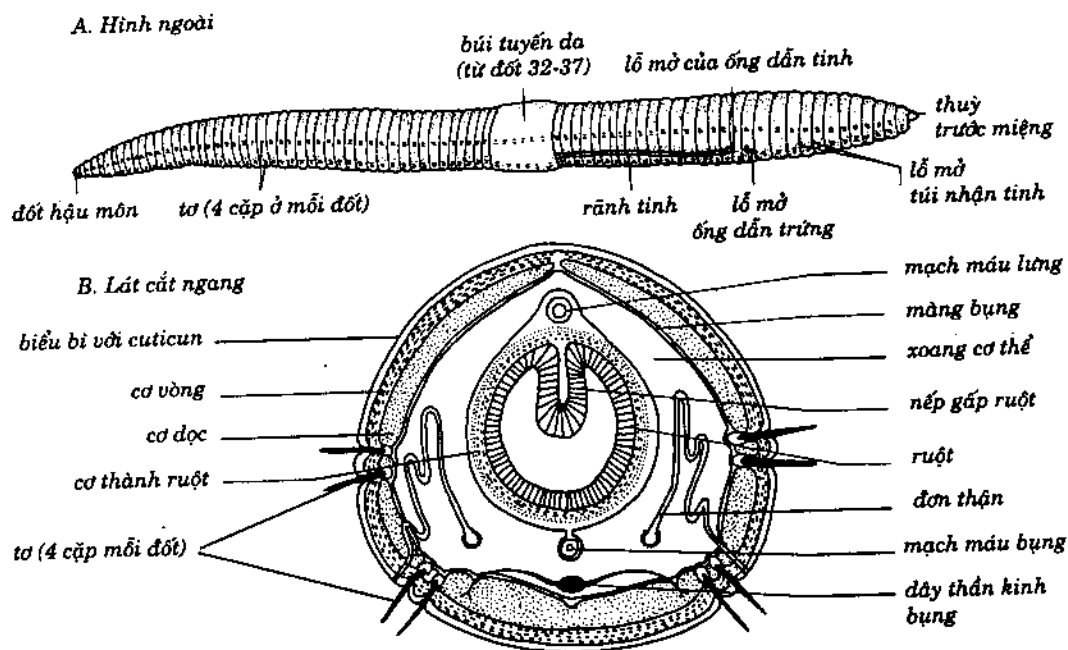
Phân tính và sinh sản diễn ra vào đầu mùa xuân khi các giao tử được hình thành bên trong hầu hết các đốt. Con cái chín sinh dục bị vỡ bụng, tung trứng ra ngoài còn con đực thì phóng tinh trùng vào nước. Sự thụ tinh diễn ra ở bên ngoài cơ thể và hợp tử phát triển thành **ấu trùng luân cầu (trochophore)** có tiêm mao.

Sự thích nghi của giun ít tơ *Oligochaeta*

Giun ít tơ là những loài giun đất sống trên cạn hoặc trong nước ngọt và được xem là đã tiến hóa từ giun nhiều tơ cổ xưa. Nhiều loài, trong đó có giun đất *Lumbricus terrestris* (xem hình 48.3), thích nghi với lối sống đào bới. Có nhiều điểm khác nhau giữa giun ít tơ, như giun đất và giun nhiều tơ, như giun *Tereis* và có thể hoàn toàn do lối sống khác nhau giữa chúng. Giun đất thích nghi với lối sống trên cạn và là động vật ăn thực vật vô hại, chậm chạp đào hang xuyên trong đất. Giống như tất cả giun ít tơ, nó thiếu chân bên và số lượng tơ giảm đi rất nhiều, làm cho nó có vẻ ngoài tương đối trơn láng.

Cơ thể của *Lumbricus* có thể dài tới 25cm và gồm khoảng 150 đốt. Ở đầu trước, có một thùy cảm giác gọi là **thùy trước miệng**, che phủ lên miệng và nằm

ở đốt chính thức đầu tiên. Trừ đốt này và đốt cuối cùng (**đốt hậu môn**), mỗi đốt cơ thể có 4 cặp tơ (đối chiếu với hình 48.3A và 48.3B). Sự chuyên hóa vùng đầu không rõ, nhưng lại có một vùng dày đặc gọi là **búi tuyến da** (clitellum) nằm từ đốt 32 đến 37. Có những rãnh nông chạy dọc theo mặt bụng, từ búi tuyến da đến lỗ mở ra ngoài của các cơ quan sinh sản.

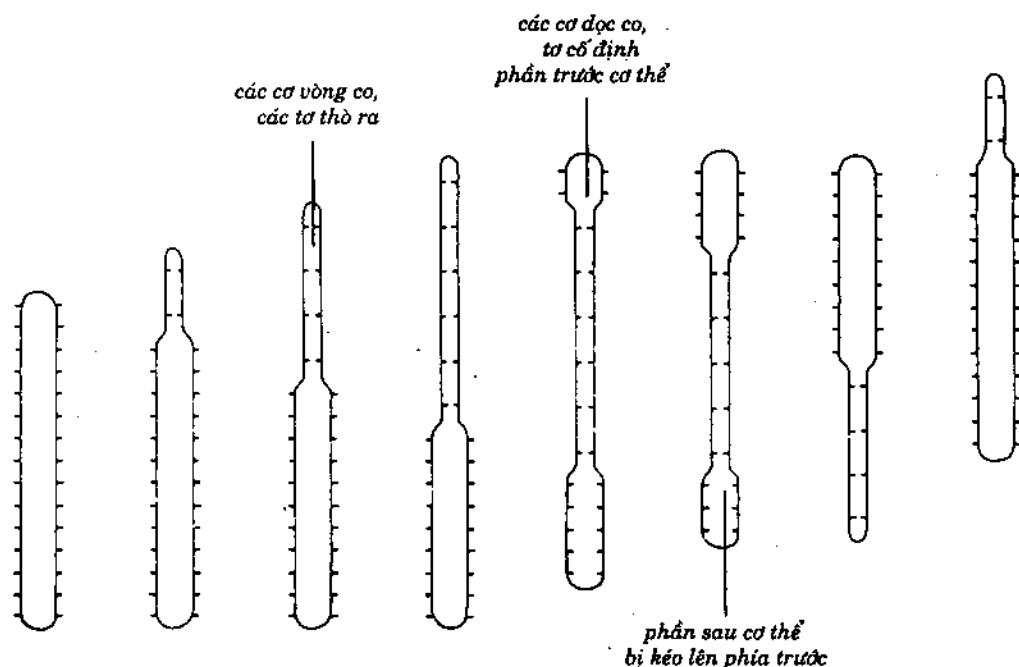


Hình 48.3. Cấu tạo của *Lumbricus terrestris*

Giun đốt ăn mùn đất và thực vật. Hoạt động của chúng làm thông khí và xáo trộn đất và thúc đẩy quá trình tạo mùn, cho nên chúng thực sự có vai trò cần thiết cho cải tạo đất. Đi đôi với chế độ thức ăn, thường là ít chất dinh dưỡng, cần phải có các biến đổi trong cấu tạo ống tiêu hóa. Do vậy, nó có **điều** để chứa thức ăn và **mề cơ** để nghiền thức ăn. **Nếp gấp ruột** nhô ra từ mặt lưng của ruột (xem hình 48.3B), làm tăng diện tích bề mặt hấp thụ. *Lumbricus terrestris* thải phân vào ngay trong đất, không giống một vài loài phổ biến khác, thải phân của chúng trên mặt đất.

Các hệ cơ quan còn lại của *Lumbricus* gần như tương tự với các loài tương ứng với chúng trong giống *Nereis*. Tuy nhiên, cách thức vận động của *Lumbricus* rất khác và không liên quan đến kiểu vận động lượn sóng đặc trưng cho kiểu bơi của giun nhiều tơ. Thay vào đó, sự vận động do những thay đổi về hình dạng của từng đốt được tạo ra bởi sự co các cơ ở thành cơ thể. Dịch thể xoang được bao kín trong khi từng thể xoang không thể nén đặc lại và có vai trò như là "bộ xương

thủy tĩnh". Như vậy, khi cơ vòng co, các đốt có xu hướng dài hơn và mảnh hơn, trong khi sự co của cơ dọc lại làm cho các đốt ngắn hơn và mập hơn. Như đã được minh họa ở hình 48.4, trong khi trườn, các nhu động cơ cơ xen kẽ ở các cơ vòng và cơ dọc được kết hợp với sự hoạt động của các tơ cố định một phần cơ thể, trong khi các phần còn lại di chuyển dọc lên trước.



Hình 48.4. Vận động của *Lumbricus terrestris*

Sinh sản hữu tính ở các động vật sống trên cạn thường phức tạp hơn động vật ở nước. Nhiều động vật ở nước tung giao tử vào môi trường nước xung quanh. Ở trên cạn, sự giao phối và thụ tinh trong là cần thiết, nhưng chỉ có thể thực hiện được nếu như các cặp ghép đôi có khả năng tìm thấy nhau và có mối quan hệ qua lại thích hợp. Mặc dù giun đốt lưỡng tính, nhưng sự tự thụ tinh không thể thực hiện được, do vị trí sắp xếp bên trong cơ thể của các cơ quan sinh sản. Các cơ quan này ở một số đốt trước của cơ thể. Khi tìm được đối tượng giao phối thích hợp, chúng dính lại với nhau bằng chất tiết dính nhầy và diễn ra sự chuyển nạp tinh trùng cho nhau. Tinh trùng được lưu giữ trong cơ thể và được sử dụng để thụ tinh trong khi hình thành kén trứng, quá trình này có thể liên tục trong vài tháng.

Đĩa Hirudinea

Đĩa, lớp Hirudinea, chuyên hóa thành vật ký sinh ngoài. Nhiều loài hút máu động vật có xương sống. Chúng có quan hệ gần gũi với giun ít tơ, nhưng các vách ngăn trong cơ thể giảm đi nhiều và không có tơ. Các giác bám lớn ở trước và sau cơ thể được dùng để bám. Trong khi hút máu, đĩa chửa bệnh *Hirudo medicinalis*, một loài được dùng phổ biến để trích máu trước đây, để lại vết

thương hình chữ Y và tiêm vào các chất gây tê và chống đông máu. Đĩa hút no đầy máu rồi mới rời ra. Các túi bên nằm ở thành ống tiêu hóa chứa đủ máu dành cho nhiều tháng.

48.3. NGÀNH THÂN MỀM (MOLLUSCA)

Phân loại

Ngành: Thân mềm Mollusca

Có ba lá phôi, có xoang cơ thể, cơ thể không phân đốt gồm đầu, chân cơ và khối nội tạng, có lưỡi bào và thường có vỏ.

Sống ở biển, nước ngọt, trên cạn.

Dị dưỡng: định cư hoặc sống tự do.

Lớp: Chân riu Pelecypoda (mang tấm).

Cơ thể giẹp hai bên, vỏ có hai mảnh khớp bản lề với nhau.

Đại diện: *Mytilus*.

Lớp: Chân bụng Gastropoda

Đối xứng hai bên không rõ do vặn xoắn.

Đại diện: *Helix*, *Limnaea*, *Patella*

Lớp: Chân đầu Cephalopoda

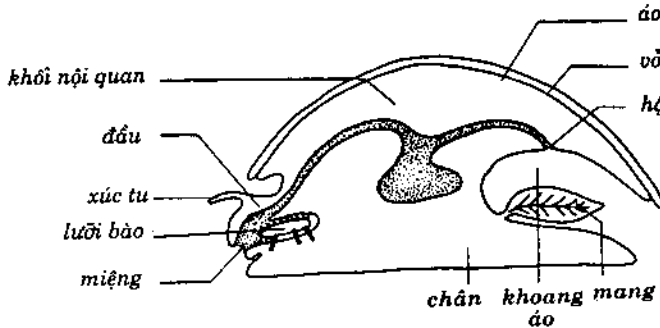
Đầu rất phát triển và có xúc tu bao quanh.

Đại diện: *Loligo*, *Octopus*

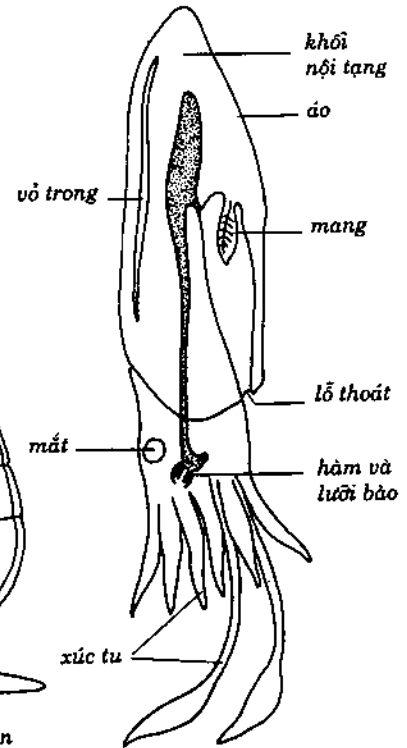
Thân mềm gồm có ốc và sên, ngao, trai, hà và các dạng lớn bơi tự do như bạch tuộc và mực ống. Hơn 100.000 loài đã được mô tả, làm cho thân mềm trở thành một trong những nhóm động vật không xương sống thành đạt nhất. Chúng phong phú ở các thủy vực và trên cạn ẩm ướt và đã tiến hóa thành rất nhiều các dạng khác nhau.

Đặc điểm cơ bản của cấu trúc cơ thể động vật thân mềm được minh họa ở hình 48.5A. Có thể thấy rằng, cơ thể gồm có ba phần chủ yếu: **đầu** mang xúc tu, **chân cơ** có chức năng chuyển vận và khối nội tạng gồm các cơ quan còn lại của cơ thể. Trên khối nội tạng, có một nếp uốn của mô gọi là **áo**, trải rộng giống như chiếc ô, phủ lên các phần còn lại của cơ thể. Mặt trên của nó tiết ra một **vỏ đá** vôi cứng để bảo vệ các lá mang thanh mảnh nằm bên trong khoang áo. Hệ tiêu hóa phát triển cao, có dạ dày rõ ràng và các tuyến tiêu hóa. Có một cơ quan gọi là **lưỡi bào** có thể nhô ra qua miệng và được sử dụng để nạo vỡ các mảnh thực vật nhỏ đối với bọ ăn thực vật hoặc để khoét sâu vào thịt của con mồi đối với bọ ăn thịt.

A. Sơ đồ chung cơ thể thân mềm

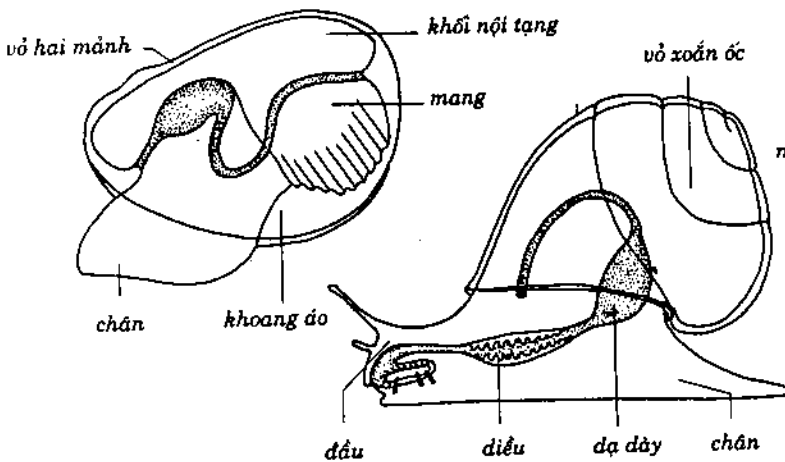


D. Lớp chân đầu (Cephalopoda)



B. Lớp chân riu

C. Lớp chân bụng (Gastropoda)



Hình 48.5. Sơ đồ cơ thể và sự sai khác ở 3 lớp chính của Thân mềm.

Ở dạng đơn giản nhất, sơ đồ cơ thể thân mềm này chỉ còn có ở rất ít các thân mềm còn sống và mỗi lớp trong ba lớp chính của thân mềm hiện đại đã phát triển những biến đổi riêng cho từng lớp (xem hình 48.5B, C và D). Lớp chân riu Pelecypoda gồm nhiều thân mềm có quan hệ họ hàng gần gũi, sống ở biển, như ngao, điệp và trai. Chúng có vỏ gồm **hai mảnh** khớp bản lề với nhau. Loài trai phổ biến nhất, *Mytilus edulis*, cũng giống như ở hầu hết cá loài chân riu khác, có mang được mở rộng ra và chuyên hóa cho lọc thức ăn. Mỗi mang thùng hàng ngàn lỗ nhỏ, có lông tiêm mao. Tiêm mao hoạt động tạo ra dòng nước liên tục. Mang có vai trò như một cái rây và các phân tử thức ăn bị giữ lại, được chuyển đến miệng theo một dòng dịch nhầy. *Mytilus* thường sống bám vào đá bằng các **sợi tơ** do tuyến tơ ở chân tiết ra, nhưng ở nhiều chân riu khác, chân lại thích nghi cho việc đào bới và giữ con vật ở đúng vị trí trên cát hoặc bùn.

Chân bụng khác biệt bởi một quá trình kỳ dị gọi là **vận xoắn**. Quá trình này diễn ra vào giai đoạn phát triển sớm. Điển hình, khối nội tạng quay 180° . Ngoài ra, các cơ quan ở một phía của cơ thể thoái hóa và khối nội tạng này uốn khúc vào bên trong vỏ xoắn ốc. Hầu hết vỏ đều vận xoắn theo chiều kim đồng hồ. Người ta chưa hiểu rõ là sự vận xoắn tạo được ưu thế gì cho ốc. Các Chân bụng sống trên cạn như *Helix aspersa*, một loài ốc vườn phổ biến, thuộc một nhóm có tên là ốc có phổi mà trong đó, màng lót ẩm ướt của khoang áo được sử dụng để trao đổi khí và hình thành nên một phổi đơn giản. Nhiều loài ốc nước ngọt có phổi đã quay trở lại sống ở nước ngọt, như trường hợp *Limnaea*.

Mực ống, mực nang và bạch tuộc, lớp chân đầu Cephalopoda, đã từ bỏ lối sống ít di động của các Thân mềm khác và đã trở thành những động vật ăn thịt hoạt động tích cực. Chúng có mức độ đầu hóa rất cao, có bộ não phức tạp và các cơ quan cảm giác chuyên hóa cao. Các nghiên cứu thực nghiệm đã chỉ ra rằng, Chân đầu là các động vật thông minh, có khả năng học tập nhanh. Mực ống khổng lồ là đại diện lớn nhất trong động vật không xương sống, có thể đạt tới chiều dài 20m, kể cả xúc tu.

48.4. NGÀNH DA GAI (ECHINODERMATA)

Phân loại

Ngành : Da gai Echinodermata

Ba lá phôi. Có xoang cơ thể. Không phân đốt. Đối xứng hai bên ở dạng ấu trùng được thay bằng đối xứng tỏa tròn bậc năm ở dạng trưởng thành. Có hệ thống ống nước với chân ống sử dụng để di chuyển. Có các mảnh xương đá vôi ở lớp bì.

Chỉ sống ở biển.

Dị dưỡng : sống tự do.

Lớp : Sao biển Asteroidea

Đại diện : *Asterias*

Lớp : Cầu gai Echinoidea

Đại diện : *Echinus*

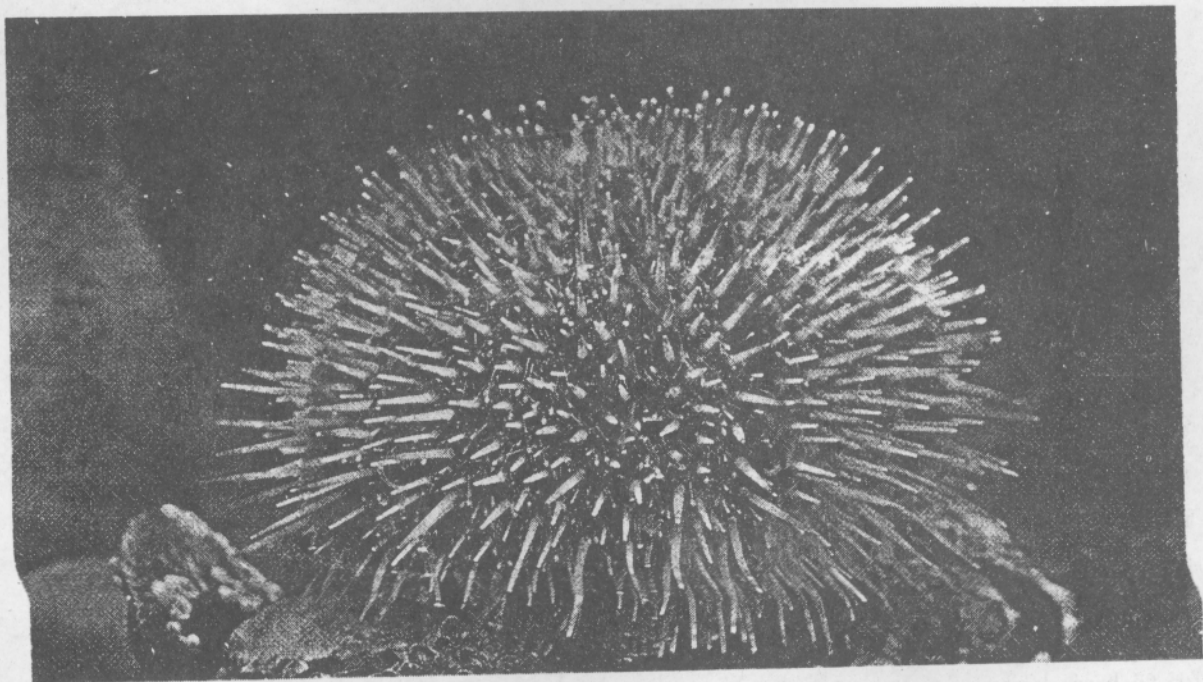
Sao biển và cầu gai là những da gai quen thuộc nhất, chúng có chung một sơ đồ cấu tạo cơ thể, khác hẳn so với ở bất kỳ một nhóm không xương sống nào khác. Nổi bật hơn cả là **đối xứng tỏa tròn 5 cánh** và da có các gai đá vôi.

Sao biển *Asterias ruben*, được minh họa ở hình 48.6, là một loài sao biển phổ biến nhất ở nước Anh, sống ở vùng thấp ven biển và các đầm, vũng có đá. Nó di chuyển bằng cách sử dụng các dây **chân ống** nối với một **hệ thống ống nước**

bên trong (hình 48.6B). Đây là đặc điểm chỉ có ở bọt da gai và gồm các kênh phóng xạ trong từng cánh sao được nối với một kênh vòng trung tâm, thông ra ngoài qua một ống ngắn gọi là **ống đá** vôi và một tấm lỗ gọi là **tấm sàng**. Mỗi chân ống nối với một túi (ampulla) dạng củ hành, với các sợi cơ ở thành túi. Khi ampulla co sẽ đóng van nằm bên trong ống nối ampulla với phần còn lại của hệ thống để dịch được đẩy vào chân ống, làm chân ống duỗi ra. Cuối các chân ống có các giác bám để bám chặt vào nền đáy và để mở vỏ của những động vật Thân mềm là thức ăn của da gai như điệp và sò. Miệng của da gai nằm ở mặt dưới cơ thể (**mặt miệng**), còn hậu môn thì ở gần trung tâm của mặt trên (**mặt đối miệng**). Trong khi dinh dưỡng, các phần của hệ tiêu hóa nhô ra qua miệng và dịch thức ăn đã tiêu hóa đi vào qua hệ thống ống nhánh trong các cánh sao.

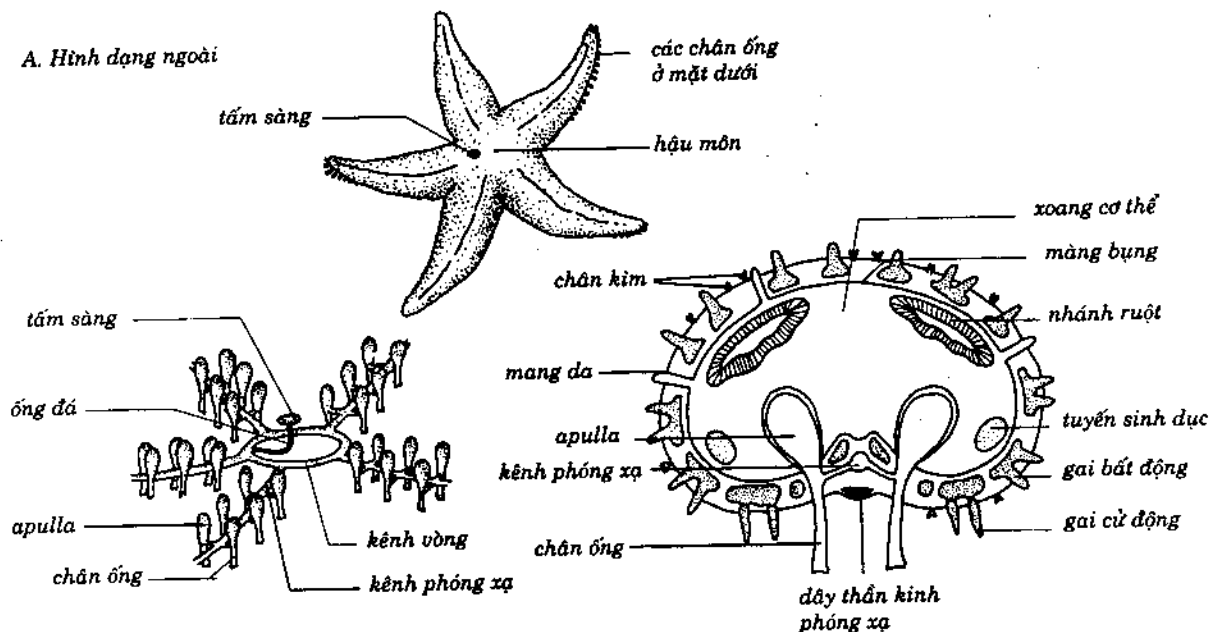
Trên lát cắt ngang của một cánh sao (hình 48.6C), thấy rõ các cấu trúc bên trong đảm nhiệm hầu như tất cả các quá trình khác của cơ thể. Sự trao đổi khí giữa dịch cơ thể và môi trường ngoài diễn ra qua các phần mở rộng mỏng mảnh của màng bụng gọi là **mang da**. Các mang này được bảo vệ bởi các mảnh xương đá vôi cắm sâu vào lớp bì và nhô ra các gai bất động và cử động. Các **chân kìm** bé tí có hình dạng như cái kìm, do các gai biến đổi thành, có thể mở ra và khép lại để cặp bắt các sinh vật nhỏ và làm sạch mặt ngoài cơ thể.

Cầu gai có vỏ bao ngoài hoàn chỉnh do các mảnh xương liên kết lại hình thành nên, còn cấu trúc cơ thể thì tương tự như sao biển, chỉ khác là 5 cánh uốn nếp lại và nhô lên trên đỉnh. Chúng ăn các mảnh vụn thực vật ở trên nền đá.



Cầu gai là một trong hai lớp chính của ngành Da gai.

A. Hình dạng ngoài



B. Hệ thống ống nước

C. lát cắt ngang qua một cánh sao

Hình 48.6. Cấu trúc *Asterias rubens*.

48.5. NGÀNH GIUN TRỌN (NEMATODA)

Phân loại

Ngành: Giun tròn Nematoda

Ba lá phôi. Có thể xoang giả. Không phân đốt. Vận động do co các sợi cơ dọc (thiếu cơ vòng).

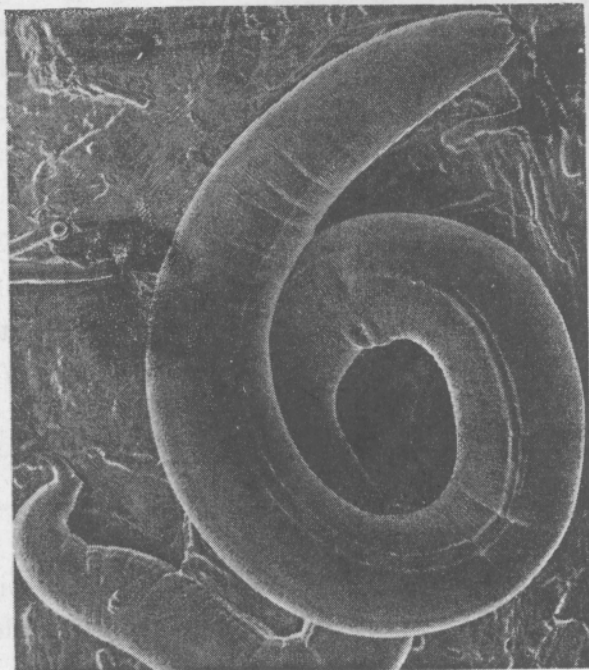
Phân bố rộng: biển, nước ngọt, trên cạn.

Dị dưỡng: sống tự do, nhiều dạng ký sinh.

Đại diện: *Ascaris*, *Enterobius*, *Taxocara*, *Trichinella*, *Wuchereria*.

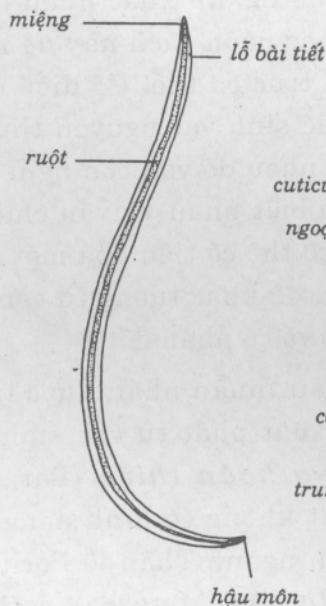
Giun tròn là những sinh vật phổ biến sống ở nước và đất, có đến hàng triệu con ở hầu hết mỗi sinh cảnh thích hợp. Hầu hết các loài đều có kích thước hiển vi, nhưng một ít loài có chiều dài đạt tới 30cm. Mặc dù đa dạng và phong phú, nhưng chúng có cấu trúc kém tiến bộ so với các ngành sinh vật khác được mô tả trong phần này. Xoang cơ thể của giun tròn, (hình 48.7C), là **thể xoang giả**, được hình thành do sự hợp lại của các khoảng không ở trong lớp trung bì. Thể xoang giả có một số nét tiến bộ của thể xoang chính thức, nhưng ruột chỉ có một lớp tế bào, không có cơ, nên thức ăn được xáo trộn do cử động toàn bộ cơ thể.

Các giun tròn điển hình, (hình 48.7A), gồm những giun nhỏ màu trắng hoặc trong suốt, dễ nhận thấy do những vận động uốn lượn liên tục của chúng. Những vận động này do sự co của bốn nhóm cơ dọc riêng biệt nhau, làm cho cơ thể uốn cong về các phía đối diện. Không có các sợi cơ vòng.

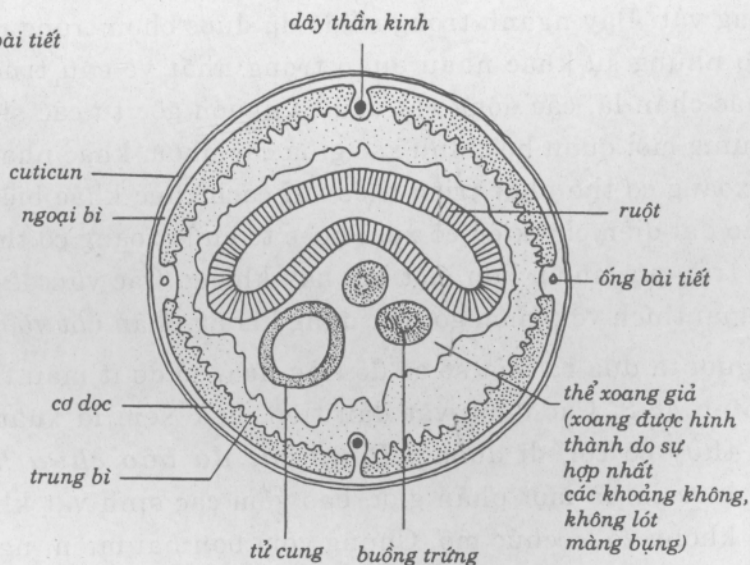


A. Giun tròn điển hình

B. Ngoại hình



C. Lát cắt ngang của một giun tròn cái



Hình 48.7. Giun tròn.

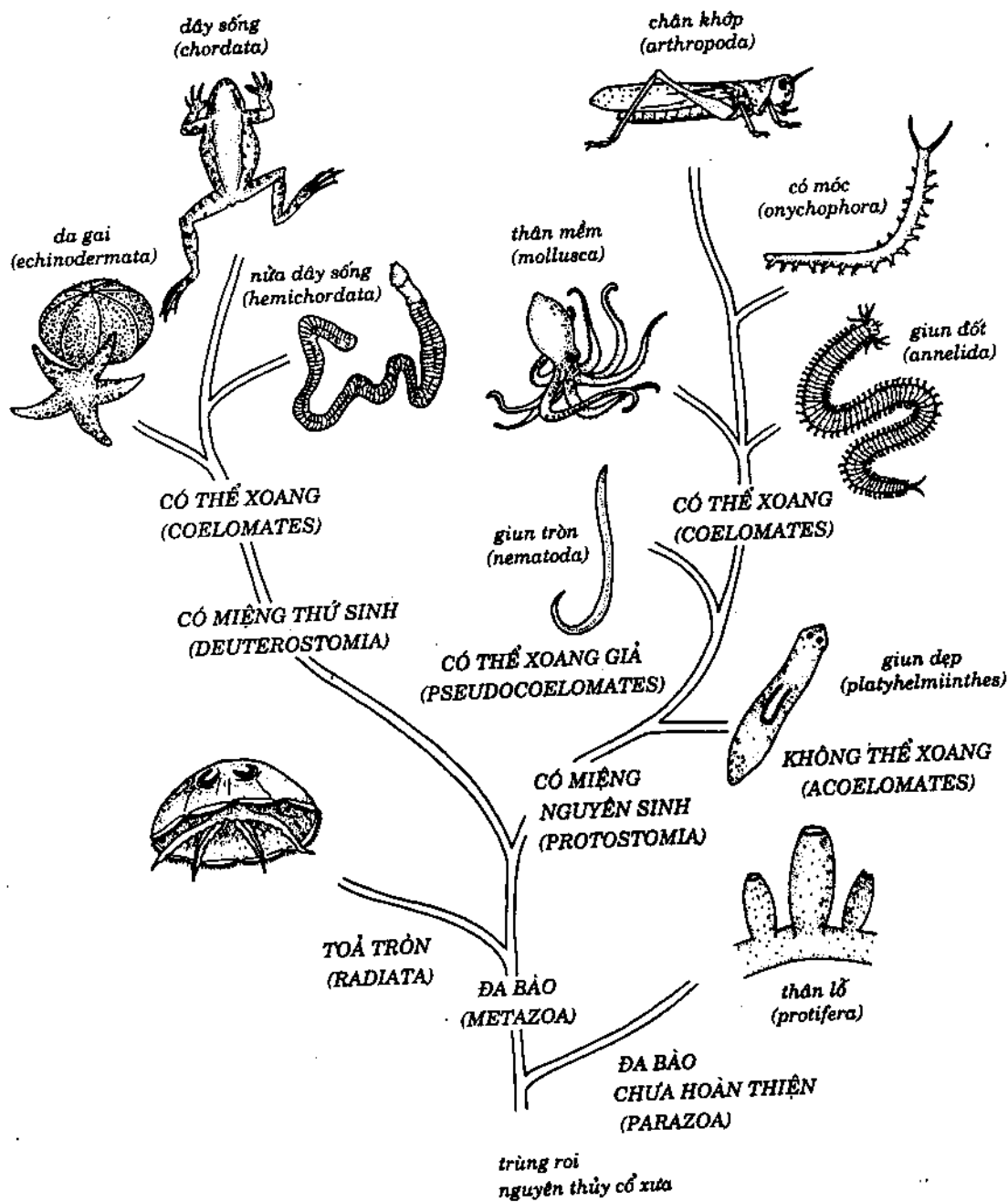
Giun tròn ký sinh ở rất nhiều động vật và thực vật khác nhau và nhiều loài là tác nhân gây bệnh ở các loại cây trồng và vật nuôi quan trọng đối với kinh tế. Có khoảng 50 loài gây bệnh ở người. *Ascaris lumbricoides* sống trong ruột và là giun tròn lớn nhất. Mặc dù ít gặp ở Anh, nhưng nó là loài phổ biến nhất trong số tất cả các loài ký sinh ở người. Giun trưởng thành ít gây nguy hiểm, trừ khi chúng quá nhiều đến mức làm tắc ống ruột. Một loài phổ biến khác là giun kim, *Enterobius vermicularis*, sống trong ruột kết. Các giun cái chín sinh dục đẻ trứng quanh hậu môn, thường gây ngứa liên tục. *Ascaris* và *Enterobius* có chu trình sống tương tự nhau, đều không qua vật chủ trung gian và trứng đẻ ra trực tiếp nhiễm đến người. Đã có thuốc phòng trị cả hai loại giun này.

Các bệnh nguy hiểm nhất thường do các loài giun có chất độc gây ra, do chó và mèo nuôi truyền sang. Người không phải là vật chủ thông thường, nhưng có khả năng bị nhiễm khi vuốt ve các vật nuôi này. Giun *Toxocara* non bò quanh cơ thể, gây hại nhiều nơi trên vật chủ và có thể nằm lại tại võng mạc gây ra bệnh mù, nhất là ở trẻ em. Ở nhiều nước, thịt lợn thường có bào xác của giun xoắn *Trichinella*, do vậy, thịt lợn phải được nấu chín để tránh bệnh suy nhược cơ thể do sự kết nang kén của ấu trùng mới của giun xoắn ở cơ người gây ra. Giun chỉ *Wuchereria bancrofti*, và các giun tròn cùng họ khác, do muỗi truyền sang và khi bị nhiễm kéo dài sẽ gây ra triệu chứng khó chịu của bệnh phù voi.

48.6. TIẾN HÓA CỦA CÁC NGÀNH ĐỘNG VẬT

Theo hệ thống phân loại đã sử dụng, có khoảng 30 ngành khác nhau trong giới động vật. Bảy ngành trong số đó đã được chọn trong cuốn sách này để minh họa cho những sự khác nhau quan trọng nhất về cấu trúc cơ thể. Có điều chưa thật chắc chắn là, các động vật đều có nguồn gốc từ các sinh vật nguyên thủy cổ xưa, nhưng mối quan hệ chính xác giữa các nhóm khác nhau đó vẫn còn nghi vấn. Ví dụ, xoang cơ thể phát triển theo vài cách thức khác biệt nhau và vẫn chưa rõ kiểu nào đại diện cho kiểu cổ xưa, hoặc tổ chức xoang cơ thể có tiến hóa một cách độc lập trải qua nhiều hơn một lần hay không. Các vấn đề khác tương tự còn tồn tại khi giải thích về nguồn gốc các dạng không phân đốt và có phân đốt.

Người ta đưa ra một sơ đồ tiến hóa, sơ đồ ít mâu thuẫn nhất, được trình bày ở hình 48.8. Các động vật đầu tiên được xem là xuất phát từ các sinh vật nguyên thủy có roi, dị dưỡng. **Động vật đa bào chưa hoàn thiện** (Parazoa) thường được coi là một phân giới, bao gồm các sinh vật không có hình dạng xác định và không có tổ chức mô. Chúng gồm bốn hải miên, ngành Thân lỗ Porifera. Các ngành còn lại hợp lại thành phân giới **động vật đa bào** (Metazoa), có hình dạng xác định, có tổ chức mô và ống tiêu hóa. Động vật đa bào đơn giản nhất, gọi là động vật đối xứng tỏa tròn (Radiata), có hai lá phôi và đối xứng tỏa tròn như bọt Ruột khoang, ngành Cnidaria.

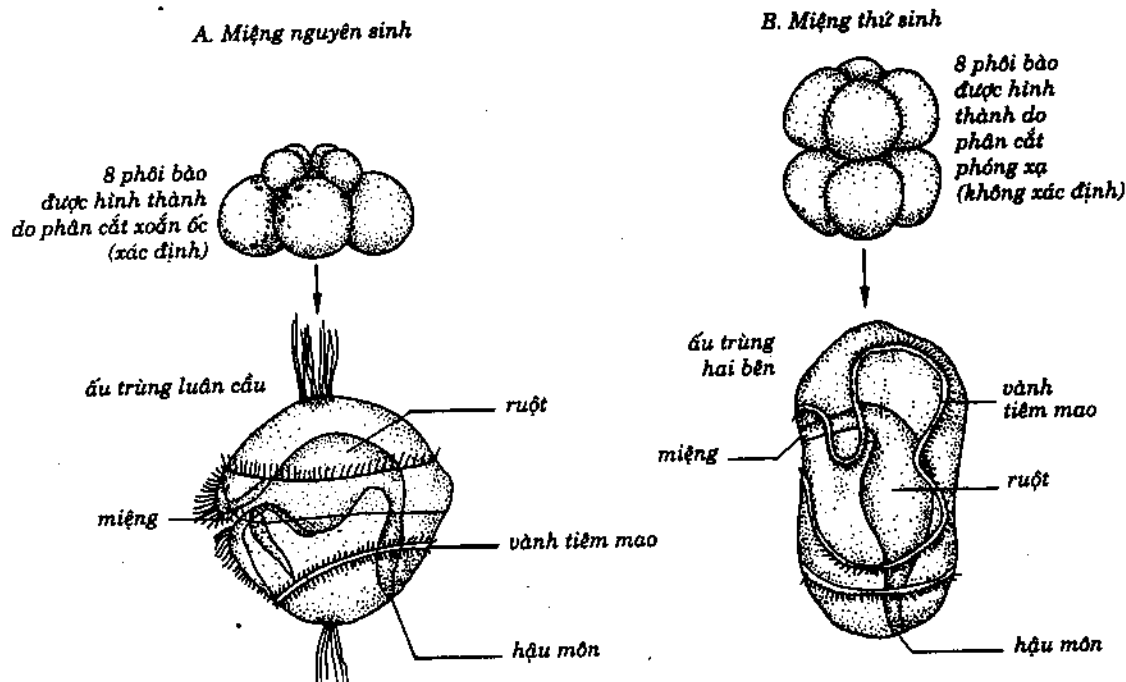


Hình 48.8. Chứng loại phát sinh của các Ngành Động vật.

Một sự phân chia chủ yếu đã được chấp nhận rộng rãi hiện nay là chia ra động vật có miệng nguyên sinh (Protostomia) và Động vật có miệng thứ sinh (Deuterostomia), đại diện cho hai hướng tiến hóa riêng biệt của động vật. Bằng chứng cho sự phân biệt này dựa trên các nghiên cứu về phát triển phôi, như đã khái quát ở hình 48.9. Động vật có miệng nguyên sinh, tức là giun giẹp

Platyheminthes, Giun tròn Nematoda, Giun đốt Annelida, Thân mềm Mollusca, Có móc Onychophora và chân khớp Arthropoda, được đặc trưng bởi phân cắt phôi **xác định**, theo kiểu xoắn ốc. Lần phân cắt thứ ba không đều nhau, tạo ra lớp tế bào trên của phôi 8 phôi bào này nhỏ hơn và nằm giữa các góc của các tế bào bên dưới. Mỗi tế bào có mầm móng trở thành các phần riêng biệt của con vật trưởng thành và nếu nó vì lý do nào đó bị mất đi sẽ làm cho cơ thể phát triển không bình thường. Sau đó, trung bì phát triển từ một nhóm tế bào nằm gần chỗ tiếp nối giữa lá phôi ngoài và lá phôi trong. Điển hình, hình thành nên ấu trùng **luân cầu** mà lỗ phôi (hoặc phôi khẩu) trở thành miệng. Hoàn toàn ngược lại, động vật có miệng thứ sinh, gồm da gai Echinodermata, nửa dây sống Hemichordata và có dây sống Chordata, phân cắt **phôi không xác định**, theo kiểu phóng xạ. Các tế bào tách riêng nhau ngay từ giai đoạn sớm, có khả năng phát triển thành các phôi nhỏ nhưng hoàn chỉnh và sự mất mát của chúng vẫn không sao. Trung bì được hình thành do các túi phình ra hoặc từ ruột nguyên thủy và phôi khẩu trở thành hậu môn. Ấu trùng khác về cấu trúc, gọi là **ấu trùng hai bên**, được hình thành.

Không còn nghi ngờ gì nữa, động vật có miệng nguyên sinh thành đạt và có cấu tạo phức tạp nhất là Chân khớp, trong khi động vật có miệng thứ sinh tiến bộ nhất là có dây sống. Hai ngành này được mô tả ở hai phần tiếp sau và khi đọc, sẽ là hữu ích khi nhớ lại chủng loại phát sinh rất khác nhau của chúng.



Hình 48.9. Phát triển phôi của Động vật miệng nguyên sinh (Protostomia) và Động vật có miệng thứ sinh (Deuterostomia).

49. NGÀNH CHÂN KHỚP (ARTHROPODA)

Mục tiêu

Sau khi học bài này, bạn có thể:

- Nêu các đặc điểm của các sinh vật thuộc ngành Chân khớp Arthropoda.
- Nhận xét về những điểm khác nhau và tương tự nhau trong cấu tạo cơ thể Chân khớp và Giun đốt.
- Phân biệt các sinh vật thuộc năm lớp chính của Chân khớp hiện đại.
- Vẽ và chú thích một biểu đồ minh họa cho các cấu trúc có ở thành cơ thể của Chân khớp và nhận xét về các chức năng của chúng.
- Mô tả cấu tạo của một khớp bản lề điển hình ở Chân khớp.
- Nêu các ví dụ về tính linh hoạt của bộ xương ngoài ở Chân khớp như các vật liệu cấu trúc.
- Mô tả và nói rõ tầm quan trọng của quá trình lột xác.
- Miêu tả cấu trúc, các hệ cơ quan và hoạt động sống của châu chấu.
- Nêu những đặc điểm thích nghi quan trọng của côn trùng cho đời sống trên cạn.
- Phân biệt các cơ chế bay nhờ các cơ trực tiếp và gián tiếp.
- Mô tả vòng đời của các côn trùng biến thái không hoàn toàn và biến thái hoàn toàn và giải thích tính ưu việt của biến thái hoàn toàn.
- Nêu các ví dụ về tầm quan trọng kinh tế của Chân khớp.

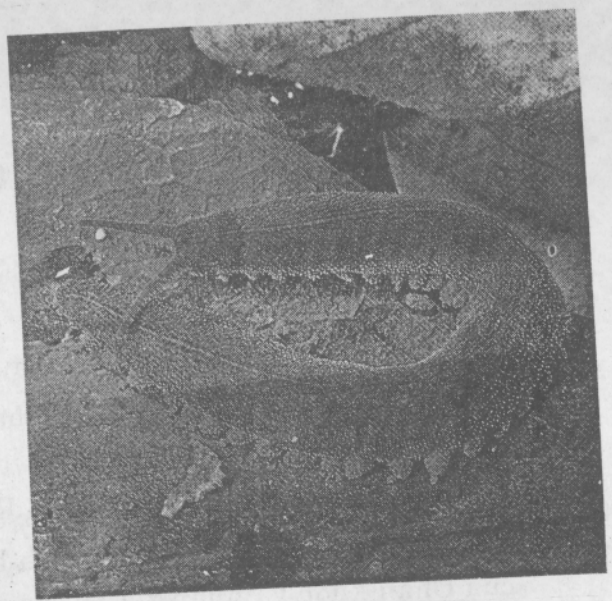
49.1. NGUỒN GỐC CỦA CHÂN KHỚP

Chân khớp rõ ràng có mối quan hệ tiến hóa với Giun đốt. Cả hai nhóm đều có miệng nguyên sinh, có sự phân cắt trứng xoắn ốc và đều có cơ thể phân đốt. Các đặc điểm chung về giải phẫu của chúng gồm: Có hệ mạch máu lưng, có một dây thần kinh bụng với các đôi hạch thần kinh ở các đốt và có các đôi phân phụ, ít nhất là ở trên một số đốt của cơ thể.

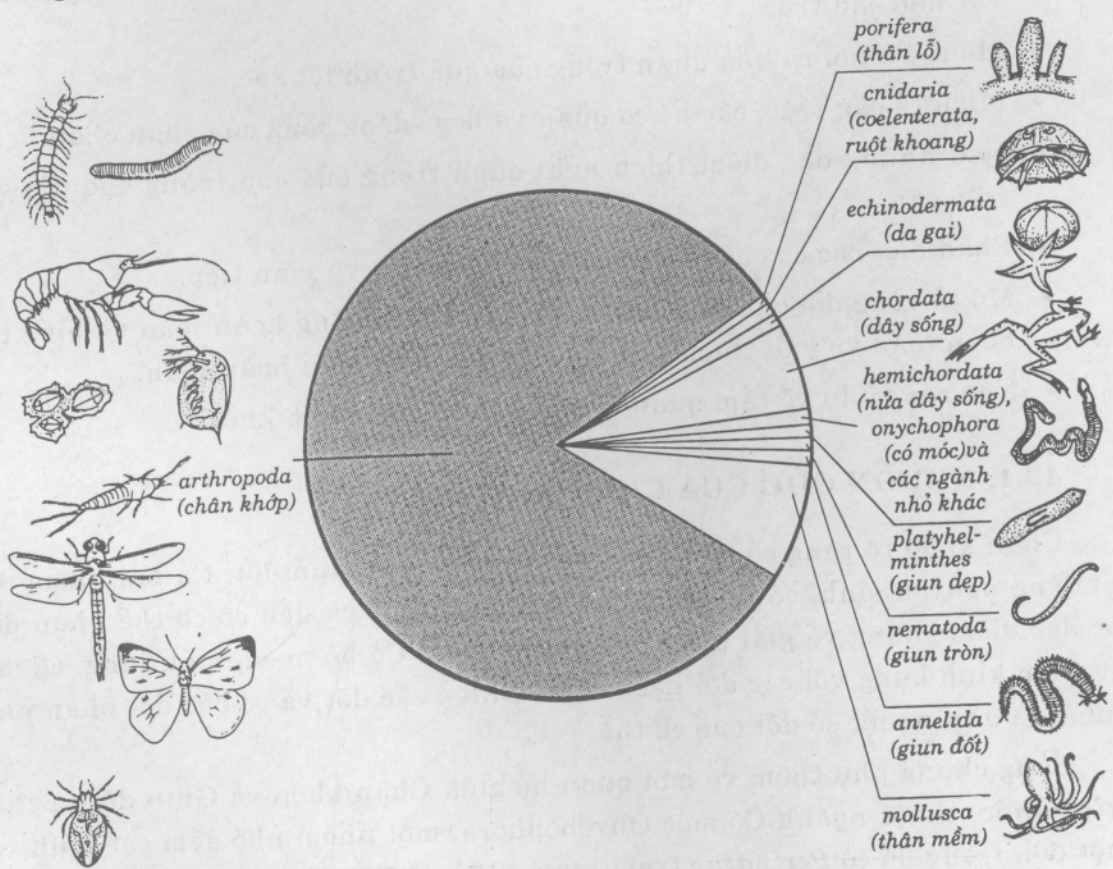
Bằng chứng phụ thêm về mối quan hệ giữa Chân khớp và Giun đốt ta thấy ở *giun móc*, thuộc ngành Có móc Onychophora, một nhóm nhỏ gồm các sinh vật nhiệt đới, trong đó có *Peripatus* (xem hình 49.1). Giống như các thành viên khác của ngành, *Peripatus* vừa có các đặc điểm của giun đốt vừa có các đặc điểm

của Chân khớp. Ví dụ, nó có hệ máu giống Giun đốt và xoang cơ thể của nó thu hẹp lại do sự phát triển của mô liên kết và hình thành một xoang mới gọi là **xoang máu**. Trao đổi khí thực hiện nhờ hệ thống ống tương tự như hệ ống khí của Chân khớp. Mặt khác, hệ bài tiết là đơn thận, loại thận điển hình cho Giun đốt.

Vận động của *Peripatus* phụ thuộc vào áp lực thủy tĩnh, làm cho các chân rộng cứng chắc và có hiệu quả nâng đỡ. Ở tất cả các Chân khớp, chức năng này được thực hiện bởi **vỏ cứng bao ngoài (bộ xương ngoài)** với các khớp giúp cho cử động. Bộ xương ngoài giúp bảo vệ về mặt cơ học và như một cái khung để cơ bám vào.



Hình 49.1. Giun móc *Peripatus*.



Hình 49.2. Số lượng các loài động vật thuộc các nhóm khác nhau.

Ba thành phần cơ bản trong cấu trúc cơ thể Chân khớp là: cơ thể phân đốt, có khớp ở phần phụ và có bộ xương ngoài cứng, xuất hiện đầu tiên ở vài nhóm sinh vật phát triển từ các dạng cổ xưa giống Giun đốt, cách đây hơn 550 triệu năm. Các nhóm này bao gồm cả *trùng ba lá (ba thùy)*. Trùng 3 lá chiếm ưu thế ở biển hàng trăm triệu năm, nhưng dần dần ít đi và cuối cùng bị tuyệt diệt cách đây 220 triệu năm. Giáp xác xuất hiện đầu tiên, theo hóa thạch, cũng vào khoảng thời gian trên và tiếp tục phát triển mạnh để ngày nay có rất nhiều loài sống ở biển và nước ngọt. Nhện hóa thạch từ cách đây 400 triệu năm, còn côn trùng và các dạng ở cạn khác được tìm thấy trong đá cách đây 350 triệu năm.

Giống với tổ tiên cổ xưa của chúng, các Chân khớp hiện đại là những sinh vật vô cùng thành đạt. Chúng chiếm hơn 80% tổng số loài động vật đã biết (hình 49.2). Phần này nêu khái quát một số dạng cấu trúc của Chân khớp và bàn về những yếu tố quan trọng đã góp phần tạo nên sự thành công của chúng.

49.2. PHÂN LOẠI CHÂN KHỚP

Hình 49.3 minh họa các đại diện điển hình thuộc 5 lớp chính của Chân khớp hiện đại. Dưới đây là một hệ thống phân loại chính thức:

Phân loại

Ngành: Chân khớp Arthropoda

Miệng nguyên thủy, ba lá phôi, xoang cơ thể được thay bằng xoang máu, cơ thể phân đốt với các chân khớp và có bộ xương ngoài cứng.

Sống ở biển, nước ngọt và trên cạn.

Dị dưỡng, sống tự do, ký sinh.

Lớp: chân môi Chilopoda (rết).

Thân dài, có nhiều chân bò, ở cá thể trưởng thành, mỗi đốt mang chân có một cặp chân.

Đại diện: *Lithobius*

Lớp: Chân kép Diplopoda (nhiều chân).

Thân dài có nhiều chân bò, hai cặp chân ở mỗi đốt mang chân của cá thể trưởng thành.

Đại diện: *Blaniulus*

Lớp: Giáp xác Crustacea

Gồm các chân khớp sống ở biển và nước ngọt, có hai đôi râu (anten), hầu hết các đốt đều có mấu phụ.

Đại diện: *Astacus*, *Balanus*, *Carcinus*, *Daphnia*, *Oniscus*

Lớp: Côn trùng Insecta

Gồm các chân khớp sống ở nước ngọt và trên cạn, có một đôi râu, có đầu, ngực và bụng phân hóa rõ ràng, ba đôi chân.

Phân lớp : Không cánh
Apterygota. Gồm các côn trùng
không có cánh.

Đại diện : *Lepisma*

Phân lớp : có cánh
Pterygota

Gồm các côn trùng có cánh.

Nhóm : Biến thái không
hoàn toàn (Cánh ngoài
Exoperygota).

Vòng đời không có giai đoạn
nhộng, các giai đoạn sâu non
giống với con trưởng thành, cánh
phát triển phía bên ngoài.

Đại diện : *Anax*,
Schistocerca

Nhóm : Biến thái hoàn toàn
(cánh trong Endopterygota).

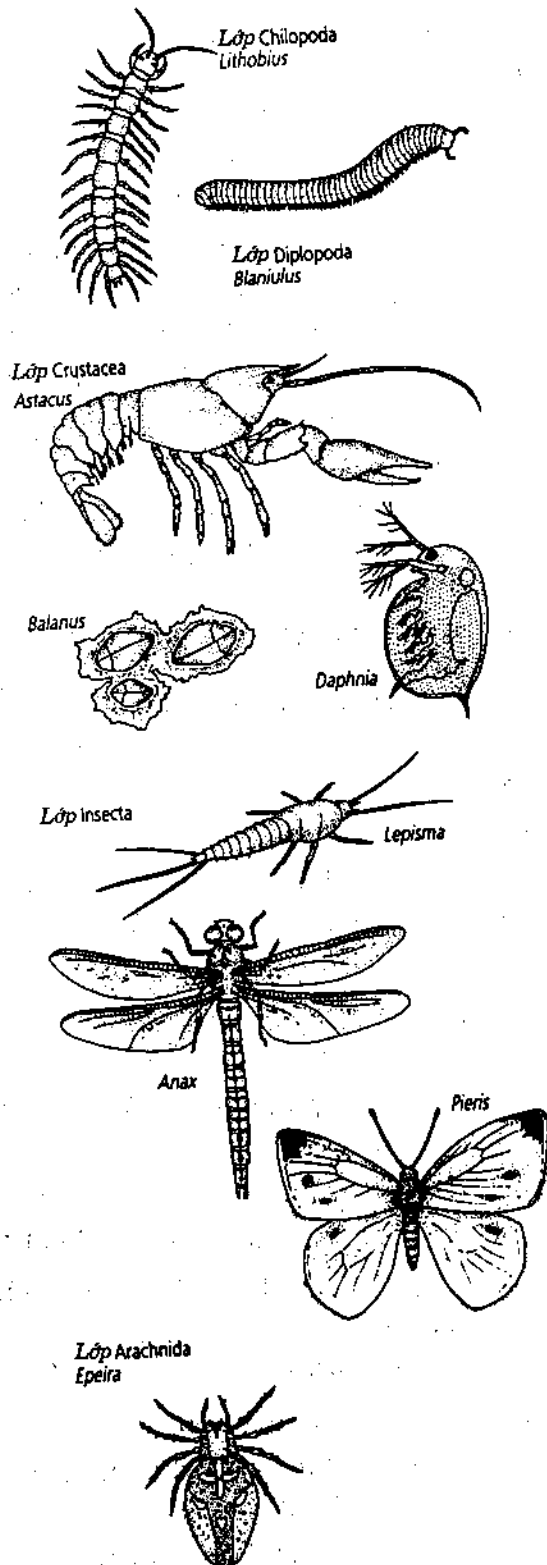
Vòng đời qua giai đoạn
nhộng, các giai đoạn sâu non
không giống với con trưởng
thành, cánh phát triển bên
trong.

Đại diện : *Musca*, *Pieris*

Lớp : Nhện Arachnida

Gồm các chân khớp sống
trên cạn, cơ thể phân thành
phần đầu - ngực (prosoma) và
phần thân sau (Opisthosoma)
(phần bụng), có 4 đôi chân.

Đại diện : *Epeira*, *Ixodes*,
Scorpio.



Hình 49.3. Các dạng khác nhau của Chân khớp.

Rết (Lớp Chân môi - *Chilopoda*) và nhiều chân (Lớp Chân kép - *Diplopoda*) khác biệt nhau bởi số lượng các cặp chân ở mỗi đốt thân của cá thể trưởng thành. Hình dạng cơ thể và số lượng chân là những đặc điểm thích nghi với các phương thức sống khác nhau. Bọn nhiều chân là những động vật ăn thực vật, sống tại các ổ lá cây và ở đất nên những chân tăng thêm giúp cho chúng gia tăng lực đẩy khi đào bới. Nơi sống của rết cũng tương tự, nhưng chúng chuyên hoá ăn động vật. Chân của rết dài hơn và dang rộng hơn giúp cho chúng có thể di chuyển nhanh khi săn đuổi vật mồi.

Các giáp xác là những sinh vật thành đạt ở biển và nước ngọt. Chúng có 2 đôi râu và 2 đôi phần phụ ở hầu hết các đốt cơ thể. Nhiều loài có kích thước nhỏ hoặc có kích thước hiển vi như *Daphnia* nước ngọt hoặc các loài động vật nổi sống ở biển với số lượng cực nhiều ở tầng nước mặt các đại dương. Những loài lớn hơn gồm các loài cua, tôm hùm. Trong số chúng có một số loài đạt tới kích thước đáng kể chẳng hạn như các loài cua nhện khổng lồ đôi khi bề ngang cơ thể vượt quá 45cm còn các đôi chân dang rộng tới 3,5m hoặc hơn. Rất ít loài giáp xác sống trên cạn, trong đó rệp cây là bọn thích nghi nhất nhưng chỉ phân bố giới hạn ở những nơi ẩm ướt.

Trong khi đó, đa số các loài côn trùng sống trên cạn. Những đặc điểm đặc trưng nhất của chúng là cơ thể phân chia rõ ràng thành 3 vùng: đầu, ngực và bụng; có một đôi râu và 3 đôi chân. Một số loài côn trùng như bọ đuôi bết và bọ bạc, *Lepisma*, không có cánh (lớp phụ không cánh - *Apterygota*) nhưng đa số các loài côn trùng có hai đôi cánh xuất phát từ các đốt ngực thứ hai và ba (lớp phụ có cánh - *Pterygota*). Ở các loài thuộc nhóm này có những biến đổi quan trọng trong quá trình phát triển và chu trình sống của chúng.

Nhóm nhện cũng sống trên cạn. Chúng gồm các loài nhện, bọ cạp, ve bét và rệp. Tất cả chúng đều có cơ thể phân thành hai phần: phần đầu - ngực và phần thân sau và có 4 đôi chân. Chúng không có râu nhưng thay vào đó đốt đầu tiên của phần đầu - ngực mang một đôi chân kìm chìa ra có các răng độc.

49.3. NHỮNG ƯU ĐIỂM VÀ CÁC NHƯỢC ĐIỂM CỦA BỘ XƯƠNG NGOÀI

Tất cả động vật Chân khớp đều có bộ xương ngoài. Cấu trúc và các đặc tính của lớp vỏ cứng bên ngoài này có tầm quan trọng rất lớn trong khi giải thích sự thành đạt của nhóm động vật này, nhưng như bạn sẽ thấy, nó cũng có một số nhược điểm.

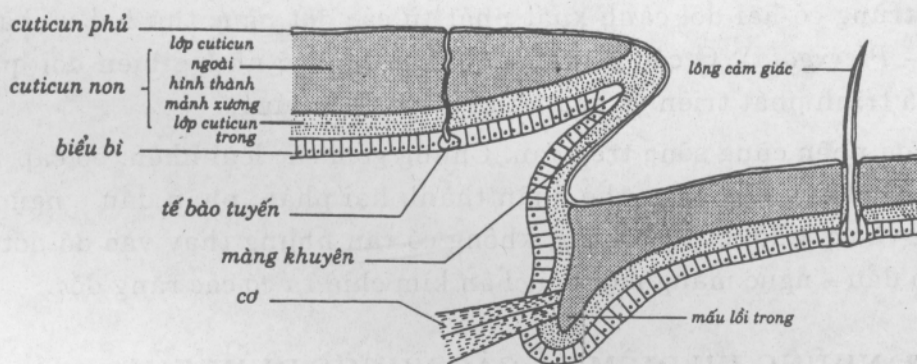
Cấu trúc

Cấu trúc điển hình bộ xương ngoài hoặc lớp vỏ *cuticun* được minh họa ở

hình 49.4. Lớp ngoài cùng được gọi là lớp **cuticun phủ**, thường là cực mỏng với độ dày 1 - 2 μ m. Ở bọ giáp xác, rết và nhiều chân, lớp này có khả năng thấm nước nhưng ở bọ côn trùng và nhện, lớp này được phủ bằng sáp, làm cho nó hoàn toàn không thể thấm qua, hình thành nên tấm chắn sống không thấm nước để chống mất nước.

Lớp thứ hai bên trong gọi là lớp **cuticun non**, dày 30- 40 μ m và được hình thành nên từ polysaccarit chứa nitơ bên dai gọi là **kitin** cùng với các sợi protein. Nó tạo nên lớp phủ dẻo, liên tục hay còn gọi là **lớp cuticun trong** và được tăng cường ở từng đoạn bởi các phần cứng bằng **cuticun ngoài** đã được cứng hóa, tạo nên các đĩa xương gọi là các **mảnh xương**. Điển hình lớp cuticun trong gập nếp tại các vùng nằm giữa các mảnh xương tạo nên các **màng khuyên** giúp cho sự vận động giữa các đoạn ống kề cận nhau của bộ xương ngoài. Các hõm hình chữ V hoặc các gờ nổi cuticun gọi là **mấu lồi trong** tạo ra các chỗ bám của cơ.

Toàn bộ lớp cuticun là một cấu trúc không sống, được tạo thành bởi các tế bào biểu bì, các tế bào này còn có khả năng tiết ra **màng đáy** dai. Toàn bộ cấu trúc này ngăn chặn được sự tấn công của vi khuẩn. Chú ý rằng, thành cơ thể của một động vật chân khớp thiếu các lớp cơ vòng và cơ dọc xen kẽ như kiểu đặc trưng của tổ chức giun đốt. Màng bụng cũng không có bởi vì thể xoang đã được thay bằng một loại khoang cơ thể mới mà gọi là **khoang máu**.

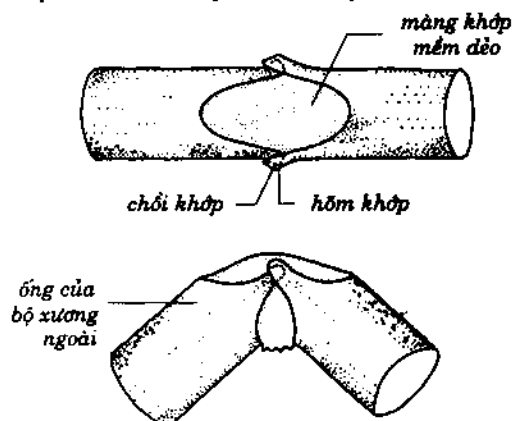


Hình 49.4. Cấu trúc cutium ở Chân khớp.

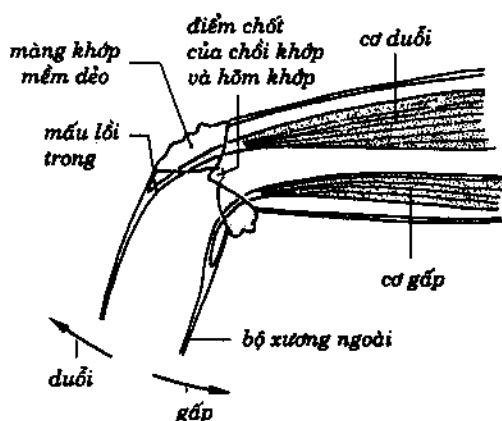
Vận động

Chi của Chân khớp gồm một chuỗi các đoạn ống cứng được khớp với nhau. Như ở hình 49.5A, tại chỗ khớp của mỗi ống có một đôi chồi khớp dạng que. Các chồi khớp này vừa khít với các hõm khớp tương ứng nằm ở ống thứ hai để hai ống này khớp động với nhau. Tầm hoạt động được quy định bởi hình dạng của các ống. Thông thường, chồi khớp có thể quay được 60° tính từ vị trí **duỗi thẳng** ra cho đến vị trí **gập cong** lại.

A. Khớp với các chồi khớp và hõm khớp



B. Kiểu bám của cơ tại khớp



Hình 49.5. Cấu trúc của một khớp bản lề ở Chân khớp.

Hoạt động điều khiển chi của các cơ nhờ cấu trúc ba hướng của khớp. Hãy nhìn kỹ vào hình 49.5B và chú ý rằng, cơ duỗi được nối với mấu lồi trong của nó, ở phía trên điểm chốt của chồi khớp và hõm khớp để khi nó co lại làm cho khớp duỗi ra. Mặt khác, cơ gấp lại nối với phía dưới điểm chốt và để gấp cong khớp lại. Cần chú ý rằng, các khớp bản lề này về mặt cơ chế, chỉ thỏa mãn cho các dạng khớp nối được hình thành giữa các đoạn ống có cùng kích thước. Đôi khi cũng gặp các khớp tròn và hõm khớp ở chỗ tiếp nối giữa các phần phụ và cơ thể con vật, nhưng sự hoạt động của chi tự do chỉ có thể thực hiện được khi chi tự do này được chia ra các đoạn được nối với nhau bởi các khớp bản lề theo các mặt phẳng khác nhau. Đây chính là lý do tại sao chân của bọ Chân khớp lại có nhiều khớp hơn so với động vật có vú.

Một sự biến đổi đáng quan tâm về cơ chế vận động chi là ở bọ nhện. Ở nhện, một số khớp ở chân thiếu cơ duỗi, nên cử động duỗi thực hiện được nhờ áp lực dịch thể xoang ở bên trong phần trước cơ thể (phần đầu - ngực). Hiệu quả hoạt động này tương tự như khi các ngón tay của găng tay cao su bị thổi căng lên và chắc chắn là góp phần tạo ra sự vận động nhanh. Áp lực được duy trì do một van nằm giữa phần đầu-ngực và phần bụng được đóng lại. Nhưng hoạt động này lại không thể tránh khỏi gây ra sự ngăn cản máu lưu thông. Thật không may, các cơ quan trao đổi khí của nhện lại nằm ở phần cuối cơ thể, nên sự tạo ra tốc độ cao đột ngột của nó bị chấm dứt nhanh do thiếu oxy.

Tính linh hoạt

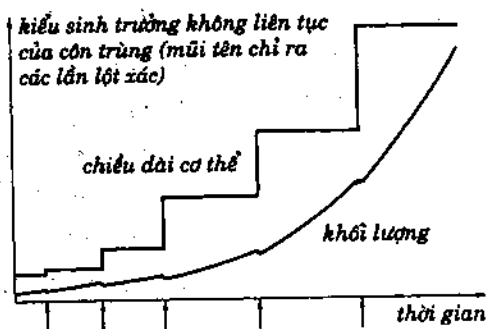
Bộ xương ngoài có những đặc tính tuyệt vời về mặt cấu trúc, giúp cho các phần phụ của cơ thể trở nên chuyên hóa theo nhiều chức năng rất khác nhau. Ví dụ, tôm hùm có các đôi phần phụ khác nhau biến thành râu (anten), các phần phụ miệng, kìm, chân bò, mang và các cấu trúc sinh sản. Kích thước và hình dạng của chúng vô cùng đa dạng, nhưng kiểu cấu trúc cơ bản và chất liệu tạo thành lại như nhau. Tương tự như vậy, ở côn trùng, các phần phụ miệng của các loài khác nhau được chuyên hóa để phù hợp với nhiều chế độ ăn khác nhau. Hàm trên của bọ cánh cứng có thể cắt qua được mảnh đồng và cắn rất đau. Ở muỗi, các cấu trúc như vậy lại được biến đổi thành vòi chích hút có hình dạng như chiếc kim để đâm xuyên qua da, trong khi ở ong mật, các cấu trúc này lại tiêu giảm thành dạng hình thìa nhỏ để nhào nặn sáp ong.

Nhiều đặc tính linh hoạt kiểu như vậy cũng đã tham gia vào quá trình cứng hóa, biến đổi các vật liệu mềm của lớp trong cuticun thành các màng cứng dai của vỏ cuticun ngoài (đối chiếu với hình 49.4). Ở côn trùng, quá trình này gọi là **sự cứng hóa** và phụ thuộc vào sự tích tụ lượng protein dai không hòa tan **sclerotin**, ở trong các khoảng trống nằm giữa các phân tử kitin. Các protein này được nối qua lại với nhau nhờ quá trình tannin hóa, một phản ứng hóa học mà các hợp chất chứa phenol được sử dụng như là cầu nối giữa hai chuỗi protein lân cận nhau. Ở giáp xác, bộ xương ngoài được cứng hóa nhờ một loạt các phản ứng xen kẽ nhau, dẫn đến sự tích tụ cacbonat canxi và phosphat canxi. Đây là **quá trình canxi hóa**.

Lột xác

Một bất lợi lớn nhất của bộ xương ngoài là kích thước của nó cố định, nên để sinh trưởng cơ thể, vào các khoảng thời gian nhất định, lớp vỏ ngoài này bắt buộc phải được lột bỏ. Quá trình lột bỏ lớp cuticun cũ này gọi là sự lột xác. Lớp cuticun mới được hình thành ở bên dưới và do lột xác, cơ thể lớn lên đạt tới một kích thước mới lớn hơn trước khi lớp cuticun mới này cứng lại. Những thay

đổi này được thể hiện ở đường cong sinh trưởng của chân khớp (hình 49.6). Tại mỗi lần lột xác, chiều dài cơ thể tăng nhảy vọt theo đường dốc đứng, có kiểu đặc trưng giống như bậc thang. Ngược lại, khối lượng của sinh vật tính theo trọng lượng khô tăng ổn định giữa các lần lột xác khi vật chất mới của cơ thể được tích lũy.

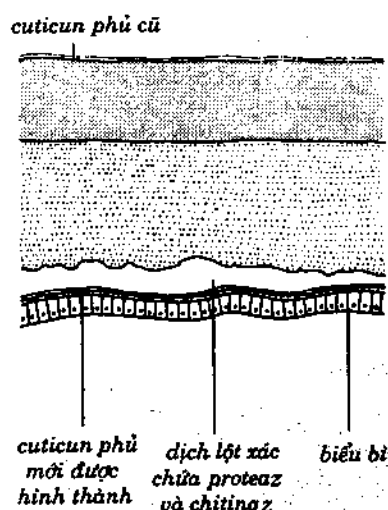


Hình 49.6. Các đường cong sinh trưởng của Chân khớp.

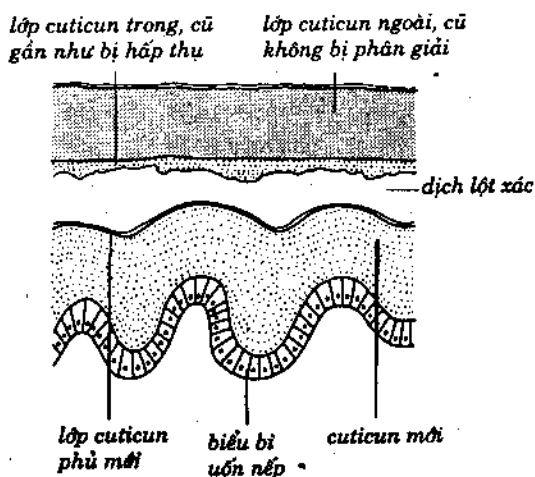
Một số biến đổi trước lột xác được khái quát ở hình 49.7. Trong giai đoạn đầu, các tế bào biểu mô tách khỏi lớp cuticun cũ và bắt đầu phân chia sang hai bên tạo ra nếp uốn trên bề mặt. Đồng thời, các tế bào biểu mô tiết ra dịch lột xác. Dịch này gồm các enzym *proteaz* và *chitinaz* và ở trạng thái không hoạt động cho đến khi các tế bào biểu mô sinh ra một lớp cuticun phủ mới. Lớp cuticun phủ mới này bảo vệ biểu mô khỏi bị ảnh hưởng bởi enzym. Tuy nhiên, lớp cuticun trong cũ bị phân giải hoàn toàn và các vật chất phân giải này được hấp thụ lại để xây dựng lớp cuticun mới. Theo cách này, 90% lớp cuticun cũ có thể được hấp thụ quay vòng lại. Chỉ có các vùng cứng chắc của lớp cuticun ngoài và cuticun phủ cũ là không bị phân giải. Khi lớp cuticun mới đã được hình thành hoàn chỉnh, con vật phồng lên do hút khí hoặc nước vào, làm nứt vỡ những phần còn lại của lớp cuticun cũ và nhờ đó con vật chui ra ngoài vỏ xác. Trong khi lớp cuticun mới chưa cứng lại, con vật vẫn rất dễ bị hại bởi vật dữ và các chất hóa học.

Thời điểm lột xác được kiểm soát bởi *hormon lột xác ecdysone* và xảy ra khi nồng độ hormon này trong máu tăng lên.

A. Giai đoạn sớm



B. Giai đoạn sau



Hình 49.7: Một số biến đổi trước khi lột xác.

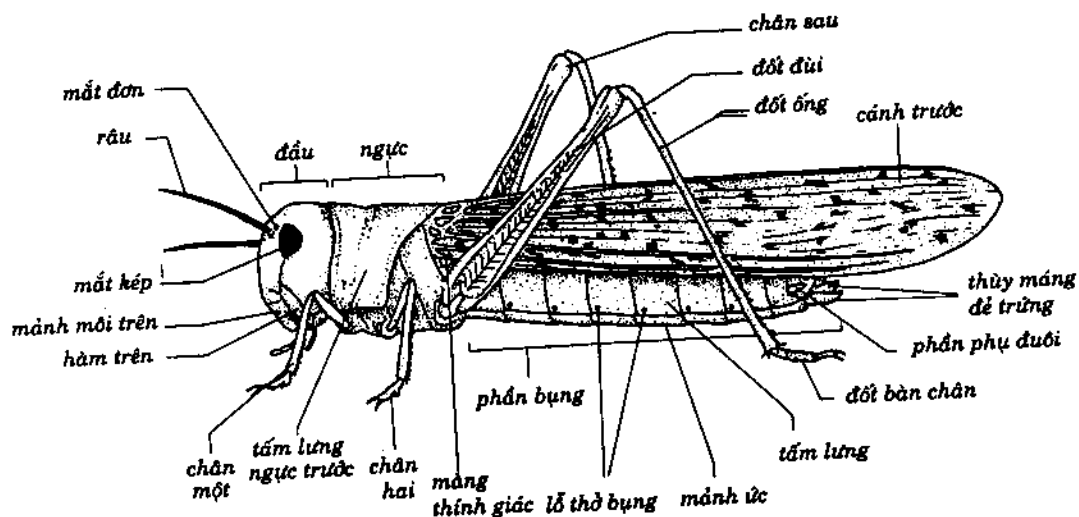
Kích thước

Bộ xương ngoài có vai trò nâng đỡ rất hiệu quả đối với những sinh vật có kích thước nhỏ. Tuy nhiên, khi Chân khớp lớn hơn, số đo thể tích và khối lượng cơ thể tăng theo tỷ lệ lập phương so với số đo chiều dài của cơ thể và làm cho bộ xương ngoài chắc chắn sẽ phải nặng hơn và dày hơn rất nhiều. Không có giải pháp nào cho vấn đề có tính chất cơ học này và chính nó đã giới hạn kích thước cơ thể Chân khớp không lớn hơn 10 - 15 cm, dù theo chiều đo nào. Côn trùng có khối lượng nặng nhất là bọ cánh cứng khổng lồ, có thể đạt tới 100 gam. Các Chân khớp sống ở nước có được sự nâng đỡ của khối nước xung quanh nên có thể lớn hơn.

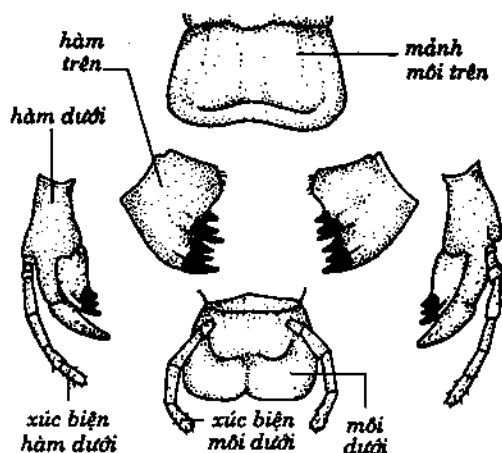
49.4. NHỮNG ĐẶC ĐIỂM THÍCH NGHI CỦA CÔN TRÙNG

Côn trùng là nhóm thành đạt nhất của Chân khớp bởi vì nhiều loài trong chúng thích nghi rất cao với đời sống trên cạn. Phần này mô tả cấu trúc và các hoạt động sống của côn trùng, qua đại diện châu chấu, để giải thích những đặc điểm thích nghi quan trọng làm cho các loài côn trùng có khả năng phát triển rất nhanh chóng khắp mọi nơi, thậm chí cả những sinh cảnh trên cạn khô hạn nhất.

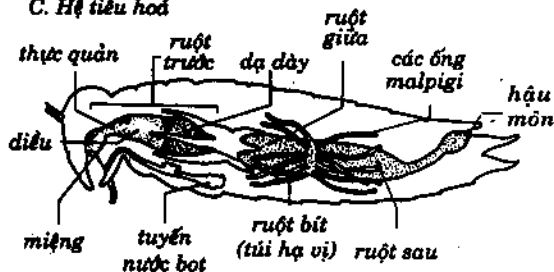
A. Hình dạng ngoài



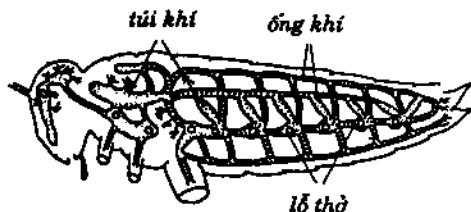
B. Các phần phụ miệng



C. Hệ tiêu hoá



D. Hệ thống ống khí



Đặc điểm ngoài

Hình 49.8A minh họa một đại diện châu chấu sa mạc, *Schistocerca gregaria*. Có thể thấy rằng, mỗi vùng cơ thể chuyên hóa cho những chức năng riêng. Sự đầu hóa cao với hệ thần kinh, các cơ quan cảm giác và bộ máy dinh dưỡng đều tập trung ở đầu. Các cơ quan cảm giác đáng chú ý nhất là râu và mắt kép lớn, mặc dù cũng có các mắt đơn.

Đốt ngực được chuyên hóa cho vận động, gồm 3 đốt, và mỗi đốt có một đôi chân khớp. Cả 3 cặp chân này đều có gai và móc giúp cho việc bám chặt khi đi và bò, còn hai chân sau lớn thích nghi cho nhảy. Có hai đôi cánh.

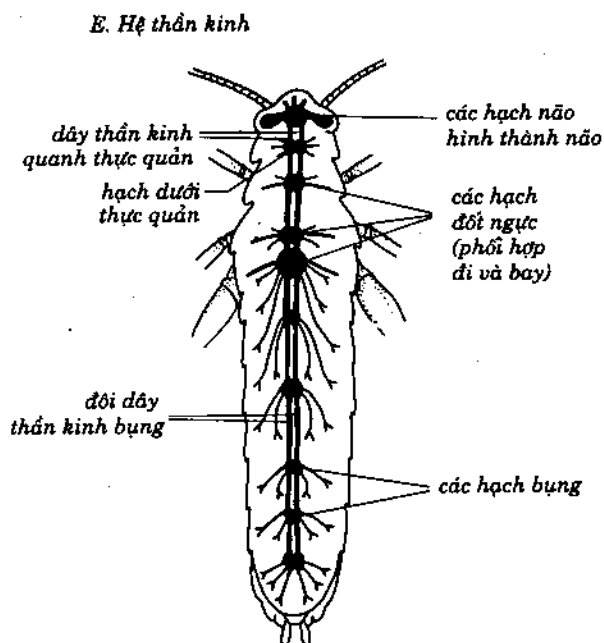
Hai cánh trước dài, hẹp phủ lên hai cánh sau, trừ khi bay. Các mảnh cứng ở lưng của đốt ngực thứ nhất được mở rộng để hình thành nên một cấu trúc gọi là **tấm lưng ngực trước**. Tấm này kéo dài về phía sau và phủ lên gốc của cánh trước.

Châu chấu có phần bụng lớn, chứa các cơ quan tiêu hóa, bài tiết và sinh dục. Mỗi đốt được bảo vệ bởi hai tấm cong, gọi là **tấm lưng**, các tấm này che phủ lên mặt lưng, còn **tấm ức** che phủ lên mặt bụng. Chúng liên kết với nhau bởi các nếp gấp cuticun mềm, để có thể cử động và kéo rộng ra. Các **lỗ thở** là các lỗ mở ra bên ngoài của các ống khí.

Dinh dưỡng và tiêu hóa

Châu chấu có các phần phụ miệng chuyên hóa để cắn và nghiền các chất liệu là thực vật. Như đã được mô tả ở hình 49.8B, các phần phụ miệng gồm một mảnh **môi trên** dạng nắp túi và một mảnh **môi dưới**, với một đôi **hàm trên** màu đen bóng loáng có các gờ lớn để nghiền và cắt, và một đôi hàm thứ hai gọi là **hàm dưới**, nằm giữa hai mảnh môi này. Mảnh môi trên và hàm dưới có các phần phụ khớp động gọi là **xúc biện**, được sử dụng để sờ mó và đánh giá mùi vị thức ăn trước khi cắt xé vật mồi ra từng mảnh nhỏ. Ở giai đoạn nghiền sau đó, thức ăn được cho thấm ướt bằng nước bọt, trước khi chuyển vào qua miệng.

Ruột của châu chấu gồm ba phần chính (xem hình 49.8C). **Ruột trước** được lót bởi cuticun và gồm có thực quản, điều và mề. Các thức ăn ăn vào được chứa



Hình 49.8. Cấu trúc và các hệ cơ quan của *Schistocerca*

trong điều. Tại đây, thức ăn được tiêu hóa một phần nhờ enzym amylaz của nước bọt. Mề là bộ phận nghiền thức ăn tích cực, bên trong có các nếp cuticun với nhiều răng rất nhỏ ở mặt trên. Từ đây, thức ăn đi vào **ruột giữa**, là một ống ngắn được lót bởi các tế bào nội bì. Đây là phần tiêu hóa và hấp thụ quan trọng nhất. Ở đầu trước ruột giữa có các ống nhánh gọi là **ruột bít (túi hạ vị)** có vai trò sản xuất ra các enzym và làm tăng diện tích hấp thụ. Khi thức ăn từ mề đi vào ruột giữa, thức ăn được bao lại trong một ống kitin có nhiều lỗ nhỏ, gọi là **màng bao tiêu hóa**. Màng này cho các enzym và các chất dinh dưỡng thấm qua, nhưng lại có khả năng bảo vệ các tế bào nội bì khỏi bị thương tổn do cọ xát. Màng này được tiết ra liên tục và tạo nên lớp màng ngoài bao phủ lên phân. Khi phân đi qua ruột cuối và ruột thẳng của **ruột sau**, nước được giữ lại làm cho phân thải ra ngoài hoàn toàn khô.

Bài tiết

Hệ bài tiết của châu chấu bao gồm các **ống Malpighi**. Khi giải phẫu, các ống này hiện ra giống như các sợi chỉ mảnh nhỏ màu hồng bám vào đầu cuối ruột giữa, tại điểm chuyển tiếp giữa ruột giữa và ruột sau (đối chiếu với hình 49.8C). Các ống này phát triển rộng ra khắp xoang cơ thể. Cuối các ống này bị bịt kín, nhưng chúng hấp thụ được các sản phẩm chất thải nitơ như urat natri và urat kali từ máu. Cơ trên thành các ống này làm rung động máu và tạo ra vận động kiểu nhu động. Khi chất dịch bên trong các ống này chảy tới ruột, dioxit cacbon được tiết ra, tạo nên môi trường axit thuận lợi cho sự lắng đọng **axit uric** ở thể rắn. Chất thải dạng bột nhão, chứa các tinh thể axit uric được chuyển đến ruột sau. Tại đây, nước được giữ lại.

Khả năng tiêu hóa và bài tiết không bị mất nước ở châu chấu là những đặc điểm thích nghi quan trọng đối với đời sống trên cạn. Châu chấu không uống nước. Chúng nhận nước qua thức ăn mà chúng ăn vào hoặc "nước trao đổi chất" được tạo ra khi hô hấp. Một số côn trùng, như một gỗ chỉ ăn gỗ khô, gần như hoàn toàn sống bằng nước trao đổi chất, đó là những thích nghi hiệu quả chống lại sự mất nước.

Trao đổi khí và tuần hoàn

Sự thích nghi quan trọng khác đối với đời sống trên cạn là có một hệ thống trao đổi khí hiệu quả. Ở các côn trùng, nó là một mạng lưới các ống phân nhánh gọi là **hệ thống ống khí** (hình 49.8D). Các **ống khí lớn** được lót bởi cuticun và có các vòng kitin dày để nâng đỡ. Từ các lỗ mở ra bên ngoài của chúng, khí đi vào qua hệ thống các túi khí, rồi vào các ống nhỏ hẹp hơn nhiều gọi là các **tiểu ống khí**. Các tiểu ống khí có thành ống thấm qua được, nhưng không lót bằng cuticun và ít nhất một phần có chứa dịch. Chúng len lỏi đến khắp mọi nơi trong

cơ thể. Oxy từ không khí hòa tan trong dịch và được chuyển đến các tế bào mô, còn CO_2 do hô hấp tạo ra được chuyển theo hướng ngược lại.

Hệ thống này tiến hành trao đổi khí nhờ hoạt động cơ ở phần bụng có sự phối hợp với việc đóng và mở các lỗ thở. Không khí đi vào qua các lỗ thở ở phía trước và đi ra ngoài qua các lỗ thở ở phía sau. Vào các thời điểm khác, các van của lỗ thở đóng lại để tránh mất nước.

Các cơ chế trao đổi khí của côn trùng như vậy đã không cần đến sự phát triển cao của hệ tuần hoàn nữa. Các côn trùng có hệ *tuần hoàn hở* và các cơ quan trực tiếp ngập trong máu (xem bài 17). Cấu tạo chủ yếu là tim có dạng ống. Tim thu nhận máu từ xoang máu và bơm máu lên phía đầu. Máu thấm qua các khoảng trống giữa các mô và chảy chậm chậm trở về phía bụng.

Bay

Khả năng bay rõ ràng là rất quan trọng. Nó cho phép côn trùng trốn thoát khỏi kẻ thù, khai thác được các nguồn thức ăn mới, chiếm cứ các vùng sống mới và tìm kiếm "bạn tình" dễ dàng hơn.

Đã tiến hóa hai cơ chế bay tương đối khác nhau. Ở châu chấu và các côn trùng như chuồn chuồn, các cơ bám trực tiếp vào gốc cánh tạo ra lực đẩy chủ yếu. Cánh đập tương đối chậm, ở châu chấu là 20 lần trong một giây và các cánh trước và các cánh sau có xu hướng đập theo nhịp khác nhau. Ở nhóm thứ hai, bao gồm phần lớn côn trùng, các cơ bám trực tiếp được sử dụng để thay đổi góc cánh trong khi bay hoặc xếp cánh lại trong khi nghỉ, nhưng lực tạo ra không mạnh lắm. Thay vào đó, cánh hoạt động nhờ *các cơ không bám trực tiếp* vào gốc cánh. Các cơ gián tiếp này khi hoạt động làm thay đổi hình dạng của đốt ngực. Các côn trùng có cơ bay gián tiếp thường đập cánh nhanh. Ví dụ, ong mật đập cánh 250 lần trong một giây.

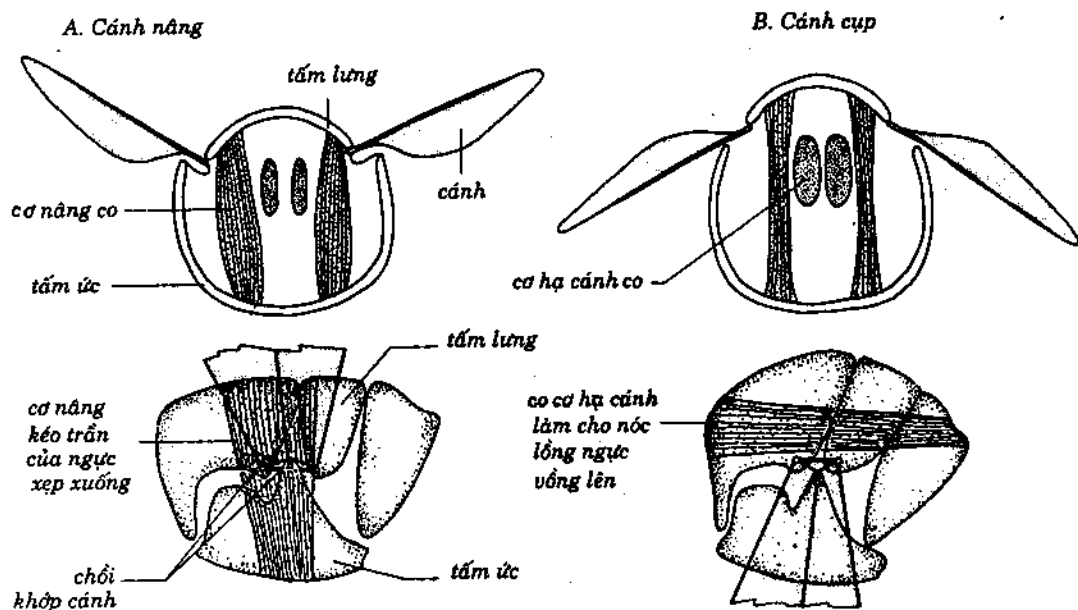
Hoạt động của các cơ gián tiếp được giải thích ở hình 49.9. Động tác nâng cánh nhờ các *cơ nâng* thẳng đứng. Các cơ này kéo dài từ gốc phần ngực tới tám lưng di động cũng ở phần ngực (hình 49.9A). Hoạt động của các *cơ hạ cánh* ít rõ ràng hơn. Các cơ này chạy từ trước ra sau ở bên trong đốt ngực và khi các cơ này co làm cho vòm đốt ngực cong lên nâng theo gốc cánh (hình 49.9B). Ở nhiều côn trùng, cánh đập xuống ngược lại với lực phản tăng dần lên cho đến khi đạt tới điểm "đổi lực" xác định. Một phần năng lượng do cơ cung cấp được tích trữ trong các đệm protein đàn hồi như cao su, gọi là resilin, nằm ở trụ cánh, và khi cánh đi qua điểm đổi lực, năng lượng tích trữ được giải phóng, tạo ra một lực đập mạnh xuống. Cơ chế đổi lực làm cho phần ngực và các cơ của nó trở thành một hệ dao động và thực sự cần thiết đối với sự tiến hóa của các loài côn trùng có kích thước nhỏ. Các côn trùng này phải đập cánh nhanh để bay một cách hiệu quả và cần có các cơ bay đặc biệt, gọi là các *cơ tơ*. Các cơ tơ này có thể bị kích

thích dao động ở các tần số thích hợp. Đỉnh cánh di động theo hình số 8 và góc cánh được điều chỉnh tự động để đảm bảo sức nâng trong 85% chu kỳ. Ở nhiều nhóm côn trùng, cặp cánh thứ hai bị giảm đi về kích thước, như ong bắp cày và ong (bộ cánh màng Hymenoptera). Ở ruồi, ruồi nhé và muỗi (bộ hai cánh Diptera), cánh sau bị tiêu giảm thành các cơ quan thăng bằng nhỏ có dạng dùi cui, gọi là **cánh thùy**, trong khi ở cánh cứng (bộ cánh cứng Coleoptera), các cánh trước được biến đổi thành các cánh cứng có chức năng bảo vệ và chỉ có các cánh sau đập nhanh để bay mà thôi.

Các cơ quan cảm giác và tập tính

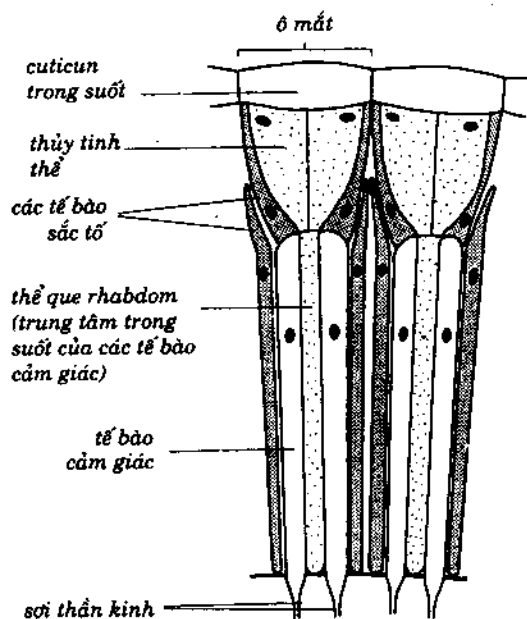
Để phối hợp các hoạt động phức tạp cần thiết phải có các cơ quan cảm giác tinh vi và hệ thần kinh phát triển cao. Ở châu chấu, hệ thần kinh gồm một đôi dây thần kinh bụng, có nhiều thân tế bào thần kinh tập trung thành các hạch thần kinh (hình 49.8E). Một số hạch hợp lại thành não giúp cho việc thu thập thông tin từ các cơ quan cảm giác và điều khiển hoạt động của cơ thể một cách thích hợp.

Châu chấu có các cơ quan cảm giác phát triển cao. Nó có hai **mắt kép** lớn, mỗi mắt gồm hàng ngàn mắt đơn sáu cạnh. Như có thể thấy ở hình 49.10, mỗi ô mắt là một đơn vị thị giác hoàn chỉnh, cách biệt với các ô mắt lân cận bởi các tế bào sắc tố. Các tia sáng thường nhận được trên một góc rất hẹp ($1-2^\circ$) để tạo nên



Hình 49.9. Hoạt động cơ gián tiếp của cánh.

hình ảnh ghép hoặc ảnh "khảm". Tiêu cự của mắt cố định, nhưng mắt có khả năng phát hiện rất nhạy cảm các vật cử động. Trong ánh sáng mờ, sắc tố bên trong các tế bào sắc tố di chuyển tới cuối tế bào để ánh sáng từ các ô mắt lân cận kích thích các tế bào võng mạc. Lúc này ảnh hiện lên lơ mờ, nhưng độ tương phản ảnh sẽ rõ nét dần lên. Các **mắt đơn** có cấu trúc tương tự như từng **ô mắt**. Ở nhiều côn trùng trưởng thành, các mắt đơn cùng có mặt với mắt kép, nhưng chức năng của chúng vẫn chưa biết được đầy đủ.



Hình 49.10. Cấu trúc của mắt kép.

Râu, các phần phụ và chân của châu chấu đều được bao phủ bởi các lông cứng nhỏ mịn, gọi là **lông cảm giác**. Các lông cảm giác cũng phân bố trên bề mặt cơ thể. Có các loại lông cảm giác khác nhau có vai trò xúc giác, khuấy động không khí và cảm nhận kích thích hóa học. Hoạt động bay bắt đầu khi một con châu chấu bị buộc vào sợi dây được nhắc dần lên cho đến khi chân của nó rời khỏi bề mặt bám. Nếu vẫn cứ treo lơ lửng thì châu chấu sẽ ngừng bay một lúc, nhưng có thể làm cho nó lại bắt đầu bay bằng cách thổi một luồng hơi hướng lên phía đầu của nó. Cả hai phản ứng này đều là những phản xạ do sự kích thích các lông xúc giác gây ra.

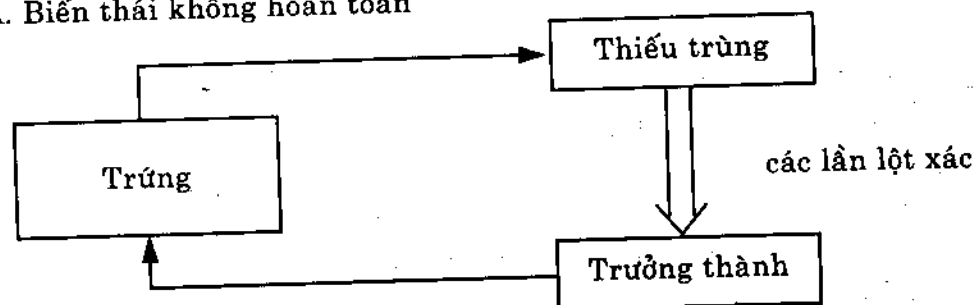
Một số lông cảm giác có thể phát hiện được các chấn động âm thanh, nhưng châu chấu cũng có thêm cấu trúc để nghe gọi là **màng thính giác**. Đó là một màng mỏng, nằm trên thành cơ thể ở một bên đốt bụng thứ nhất. Các sóng âm thanh làm rung màng này và kích thích các tế bào cảm giác tạo ra các xung thần kinh. Chức năng quan trọng nhất của màng thính giác là phát hiện và nghe những "bài ca" đầy quyến rũ do châu chấu đực phát ra bằng cách cọ xát các khía răng cưa ở chân vào mép cánh.

Vòng đời

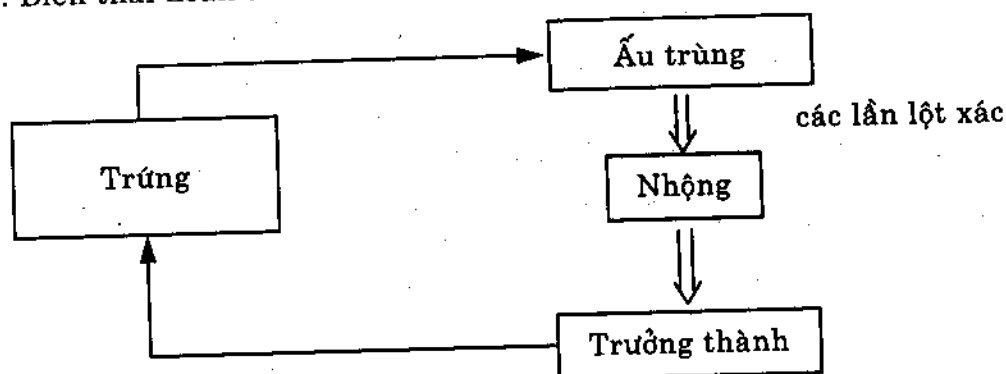
Các côn trùng thuộc hai nhóm trong phân lớp có cánh Pterygota có vòng đời khác nhau rõ rệt. Châu chấu biểu hiện **biến thái không hoàn toàn**. Các giai đoạn non của chúng gọi là **sâu non hay thiếu trùng (nymphs)**, giống với cá thể trưởng thành, có mắt kép, có chân khớp và có mầm cánh phát triển bên

ngoài (hình 49.11A). Các giai đoạn giữa các lần lột xác gọi là **tuổi sâu (instar)**. Sâu non tuổi một nở ra từ trứng và phải trải qua lột xác để trở thành sâu non tuổi hai, và cứ tiếp tục như vậy để thành tuổi tiếp theo. Các cá thể chín sinh dục là giai đoạn tuổi thứ năm. Sau khi ghép đôi, con cái dùng bụng bới đất và đẻ tới 100 trứng cùng với chất tiết dạng bột. Sau đó, chất tiết này cứng lại tạo thành vỏ trứng. Phụ thuộc vào nhiệt độ khác nhau, toàn bộ vòng đời có thể được hoàn thành từ 50 đến 70 ngày.

A. Biến thái không hoàn toàn



B. Biến thái hoàn toàn



Hình 49.11. Vòng đời của côn trùng.

Các côn trùng **biến thái hoàn toàn** trong vòng đời có giai đoạn nhộng (pupa) mà trong giai đoạn này xảy ra sự **biến thái hoàn toàn**. Chúng gồm bướm đêm, bướm, cánh cứng, ruồi và hầu hết các nhóm côn trùng tương tự khác. Các giai đoạn non gọi là ấu trùng và thường khác hoàn toàn với các cá thể trưởng thành. Chúng thiếu nhiều cấu trúc có ở cá thể trưởng thành, như chân khớp và mắt kép và thường bị tiêu giảm chỉ còn bộ máy dinh dưỡng có chức năng chủ yếu là tìm kiếm và tiêu thụ thức ăn. Một khi nó đã đạt tới kích thước nhất định, ấu trùng ngừng dinh dưỡng và tự bao kín mình trong một cái tổ bảo vệ để rồi trở thành nhộng. Ở trong tổ, các mô của ấu trùng bị phá vỡ và được cấu trúc lại để hình thành cơ thể trưởng thành. Các mầm cánh phát triển ở bên trong và không lộ ra cho đến khi ở giai đoạn nhộng.

Các kiểu vòng đời như vậy có hai ưu điểm chính. Trước hết, các giai đoạn ấu trùng và trưởng thành có thể trở nên chuyên hóa cao đối với các chức năng riêng biệt, nghĩa là chức năng dinh dưỡng ở ấu trùng và sinh sản ở giai đoạn trưởng thành. Thứ hai, hai giai đoạn này có thể khai thác được các nguồn thức ăn khác nhau và có ổ sinh thái hoàn toàn khác nhau, tránh được sự cạnh tranh giữa chúng.

49.5. Ý NGHĨA KINH TẾ CỦA CHÂN KHỚP

Số loài chân khớp nhiều đến mức không thể tránh khỏi nhiều loài trong chúng trực tiếp hoặc gián tiếp ảnh hưởng đến các hoạt động của con người. Dưới đây là một số ví dụ:

1. Phá hoại mùa màng

Hàng năm, 10-15% sản lượng lương thực của thế giới bị hủy hoại bởi côn trùng. Một đàn châu chấu lớn có thể gồm 40.000 triệu con mà mỗi con có thể tiêu thụ khối lượng thức ăn trong một ngày bằng trọng lượng của chính nó và do vậy khó mà tưởng tượng được mức độ tàn phá do chúng gây ra. Ít khủng khiếp hơn, nhưng cũng quan trọng không kém là sự phá hoại do rệp hút nhựa cây, một gỗ và các côn trùng ăn thực vật khác gây ra.

2. Vector truyền bệnh

Các côn trùng truyền bệnh sốt rét, bệnh ngủ li bì, sốt da vàng, sốt phát ban và bệnh phù voi cũng như nhiều bệnh cho mùa màng và vật nuôi. Bọ ve bét hút máu truyền một loại bệnh viêm não virus ảnh hưởng đến cừu. Bệnh cây du Hà Lan do nấm *Ceratocystis ulmi* gây ra và nó được truyền từ cây này sang cây khác nhờ bọ cánh cứng *Scolytus multistriatus*.

3. Kiểm soát sinh học

Nguyên tắc kiểm soát sinh học là đưa vào một vật ăn thịt hoặc vật ký sinh để giảm số lượng các loài ký sinh gây hại. Ở California, rệp cây *Icerya purchasi*, được mang vào một cách tình cờ từ Australia, gây hại nghiêm trọng mùa cam cho đến khi người ta chủ ý đưa vào kẻ thù tự nhiên của nó là bọ cánh cứng *Vedalia cardinalis*. Bọ cánh cứng này khống chế số lượng rệp cây, hạn chế được sự phá hoại ở mức chấp nhận được.

4. Thụ phấn

Trong khi một số côn trùng là bọ gây hại thì phần lớn côn trùng lại vô hại hoặc có lợi. Các cây lương thực như lúa mì thụ phấn nhờ gió, nhưng nhiều cây lương thực, hoa quả khác lại cần các côn trùng thụ phấn để đảm bảo cho hạt và quả phát triển bình thường.

5. Thực phẩm

Cua, tôm hùm và tôm là nguồn thực phẩm quan trọng cho con người. Các côn trùng ở cạn không được sử dụng theo mức như vậy, mặc dù một số loài đã là thực phẩm có tính chất địa phương. Ví dụ, thực phẩm địa phương của người châu Phi và châu Úc có cả mối và sâu non lớn không chân, đôi khi được nướng lên và được bọc đường hoặc socola. Sản phẩm từ côn trùng được sử dụng rộng rãi nhất là mật ong. Phẩm yên chỉ thu nhận từ bộ cánh cứng đôi khi được dùng để làm phẩm màu thực phẩm, nhưng hiện tại người ta có xu hướng thay nó bằng phẩm tổng hợp.

6. Tơ lụa

Tơ lụa là sản phẩm phi thực phẩm quan trọng nhất của côn trùng. Để thu được tơ, người ta nuôi tằm trên các nong và cho chúng ăn lá dâu cho đến khi chúng nhả tơ làm tổ. Mỗi tổ kén khi kéo ra cho sợi tơ sử dụng được dài 600-900m. Sợi tơ được tẩy sạch, làm thành chỉ và các sợi tơ tuyệt hảo. Trung Quốc, Nhật và Liên Xô (cũ) là những nước dẫn đầu về sản xuất tơ lụa.

50. NGÀNH CÓ DÂY SỐNG (CHORDATA)

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Nêu được các điểm đặc trưng của các sinh vật thuộc ngành có dây sống (Chordata).
- Viết một bảng phân loại tóm tắt cho ngành này và xác định các sinh vật thuộc tất cả các nhóm chính.
- Thảo luận về nguồn gốc tiến hóa của các động vật có dây sống và giải thích tầm quan trọng của sự biến thái ấu trùng trong quá trình tiến hóa của các động vật bơi tự do.
- Vẽ và chú thích một sơ đồ mô tả các đặc điểm cơ bản của cá lưỡng tiêm *Branchiostoma*.
- Nêu khái quát các sự kiện dẫn tới tiến hóa của cá sụn (lớp Chondrichthyes) và cá xương (lớp Osteichthyes).
- Nêu một số vấn đề liên quan đến sự chiếm cứ môi trường sống trên cạn và giải thích các vấn đề này đã được vượt qua như thế nào trong quá trình tiến hóa của các động vật có xương sống sống trên cạn.

50.1. NGUỒN GỐC ĐỘNG VẬT CÓ DÂY SỐNG

Các động vật có dây sống có những thích nghi vô cùng đa dạng. Cấu tạo cơ thể của chúng khác xa với chân khớp, chỉ giống nhau ở chỗ là đều rất linh hoạt. Các đặc điểm đã dẫn tới sự tiến hóa của các sinh vật hoạt động có kích thước lớn, làm cho các động vật có dây sống trở nên chiếm ưu thế trong các mắt xích thức ăn ở hệ sinh thái biển, nước ngọt và trên cạn.

Cùng với động vật da gai và nửa dây sống, động vật có dây sống cũng là *động vật miệng thứ sinh*, có sự phân cắt trứng theo kiểu phóng xạ, không xác định (đối chiếu với hình 48.9). Ở da gai và nửa dây sống và động vật có dây sống nguyên thủy, phôi phát triển thành *ấu trùng* bơi lội tự do, gọi là *ấu trùng hai bên*. Mặc dù các cá thể trưởng thành của các nhóm này rất khác nhau, nhưng phôi và ấu trùng lại giống nhau rõ rệt, giống nhiều đến mức khó có thể không kết luận rằng, các nhóm này có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau. Các bằng chứng hóa thạch thì rời rạc, nhưng có lẽ là, các động vật có dây sống đầu tiên xuất hiện cách đây hơn 600 triệu năm, gần như chắc chắn là bắt nguồn từ các

sinh vật giống da gai, sống định cư, kiếm mồi nhờ các xúc tu có tiêm mao. Chính xác khi nào và bằng cách nào xảy ra sự biến đổi thành dạng giống như cá, bơi lội tự do, vẫn chưa biết được, nhưng một số giai đoạn trong quá trình này có thể suy ra được từ cấu trúc và các dạng sống của các sinh vật hiện đại.

50.2. ĐẶC ĐIỂM VÀ PHÂN LOẠI

Vào thời gian nào đó trong vòng đời của chúng, tất cả các động vật có dây sống đều có các đặc trưng sau:

1. Dây sống

Dây sống có dạng que, cứng và nằm ở mặt lưng, gồm các tế bào đã không bào hóa, được bao bọc bởi màng dai. Ở các động vật có dây sống nguyên thủy, chức năng của dây sống là nâng đỡ cơ thể, tránh cho cơ thể khỏi bị ngấn lại và hầu như tất cả lực do cơ cơ đều giúp cho con vật uốn cong mình trong khi bơi.

2. Ống thần kinh lưng

Ống thần kinh này được hình thành do sự lõm vào của ngoại bì phôi và phát triển thành rãnh rồi sau đó được khép kín lại phía trên (xem bài 23). Ở động vật có xương sống, ống thần kinh này được bao bọc và được bảo vệ bởi cột sống sụn hoặc xương.

3. Khe mang hầu

Ở các động vật có dây sống nguyên thủy nhất, hầu có cấu trúc giống như cái rây, có rất nhiều khe nhỏ để lọc các phần tử thức ăn khi nước đi qua. Ở các động vật có xương sống, số lượng khe mang giảm nhiều và chúng có thể được biến đổi cho các mục đích khác nhau. Ở cá và ấu trùng lưỡng cư, thành khe mang có các mang hình lông chim để trao đổi khí, còn ở bò sát, chim và động vật có vú chỉ có lỗ mở duy nhất còn lại là ống Eustachi.

Ngoài các đặc điểm này, hầu hết động vật có dây sống còn có hệ tuần hoàn kín và có đuôi thực sự, tức là phần kéo dài của cơ thể sau lỗ hậu môn. Giải thích hợp lý nhất về sự phân đốt ở động vật có dây sống là sự thích nghi thứ cấp cho bơi. Đặc tính bơi ngoằn ngoèo hình chữ S là do các *tiết cơ* tách riêng nhau tạo ra. Các tiết cơ này co theo kiểu dây chuyền, tiết cơ này co sau tiết cơ khác. Cột sống và dây thần kinh điều khiển các cơ biểu thị tương ứng với tổ chức phân đốt, nhưng các cơ quan cơ thể nằm ở mặt bụng không còn dấu vết phân đốt nữa, thậm chí cả khi phát triển phôi.

Một bảng phân loại chính thức ngành có dây sống Chordata được giới thiệu ở dưới đây. Sun dải và các loài cùng họ hàng gần gũi với nó đôi khi cũng được

xếp vào động vật có dây sống, nhưng chúng thiếu dây sống và có những đặc điểm riêng khác, nên được xếp vào một ngành riêng là ngành Nửa dây sống Hermichordata. Đáng chú ý là, Nửa dây sống vừa có những đặc điểm giống Da gai vừa có những đặc điểm giống với động vật có dây sống, nhưng nó không nằm trên con đường tiến hóa chính của các động vật có dây sống.

PHÂN LOẠI

Ngành: Có dây sống (Chordata)

Có ba lá phôi, có xoang cơ thể, miệng thứ sinh, có dây sống, có ống thần kinh lưng, có mang hầu trong quá trình phát triển, phân đốt thứ cấp ở phần lưng cơ thể.

Nhóm Không sọ ACRANIATA: gồm các Động vật có Dây sống nhưng không có sọ hoặc cột sống.

Ngành phụ: Có bao Tunicata (hải tiêu)

Gồm các động vật có dây sống sống ở biển, bơi tự do ở giai đoạn ấu trùng, sống định cư ở giai đoạn trưởng thành. Các cá thể trưởng thành có vỏ bao và hầu biến đổi để lọc thức ăn.

Đại diện: *Ciona*

Ngành phụ: Đầu sống Cephalochordata (cá lưỡng tiêm)

Gồm các động vật có dây sống ở biển, giai đoạn ấu trùng bơi lội tự do, giai đoạn trưởng thành vùi thân trong cát. Các cá thể trưởng thành có hầu biến đổi để lọc thức ăn.

Đại diện: *Branchiostoma*

Nhóm: Có sọ CRANIATA (có xương sống Vertebrata): Gồm các Động vật có Dây sống có sọ và có cột sống bằng sụn hoặc xương.

Ngành phụ: Không hàm Agnatha

Gồm các động vật có sọ nhưng không có hàm.

Lớp: Cá miệng tròn Cyclostomata (cá miệng tròn và cá myxin). Sống ở biển và nước ngọt. Dinh dưỡng ký sinh nhờ giác bám. Dây sống phát triển ở giai đoạn trưởng thành.

Đại diện: cá bám *Lampetra*

Ngành phụ: Có hàm Gnathostomata

Gồm các động vật có sọ và có hàm.

Lớp: Cá sụn Chondrichthyes

Cá biển, có bộ xương trong bằng sụn, da có vảy tấm.

Đại diện: *Scyliorhinus*

Lớp: Cá xương Osteichthyes

Cá biển và cá nước ngọt, có bộ xương trong bằng xương, có bóng bơi và da phủ vẩy xương.

Đại diện: *Salmo*

Lớp: Cá vây tay Crossopterygii

Gồm cá vây tay và cá phổi.

Đại diện: *Latimeria*, *Neoceratodus*

Lớp: Lưỡng cư Amphibia

Gồm các động vật có xương sống ở nước ngọt và ở trên cạn, có da ẩm ướt thấm qua được; thụ tinh ngoài, giai đoạn ấu trùng sống ở nước.

Đại diện: *Rana*, *Triturus*

Lớp: Bò sát Reptilia

Gồm các động vật có xương sống sống ở biển, nước ngọt và trên cạn, có da phủ vẩy, không thấm qua được; thụ tinh trong, trứng có vỏ mềm.

Đại diện: *Lacerta*, *Vipera*

Lớp: Chim Aves

Gồm các động vật có xương sống sống trên cạn, đồng nhiệt, có lông vũ; thụ tinh trong, trứng có vỏ cứng.

Đại diện: *Columba*

Lớp: Động vật có vú Mammalia

Gồm các động vật có xương sống, sống ở nước ngọt, biển và trên cạn, đồng nhiệt, có lông mao; thụ tinh trong và có tuyến sữa.

Lớp phụ: Thú nguyên thủy Prototheria (gồm các động vật có vú đẻ trứng).

Đại diện: *Ornithorhynchus*, *Tachyglossus*

Lớp phụ: Thú Theria (gồm các động vật có vú có sự phát triển phôi bên trong cơ thể mẹ).

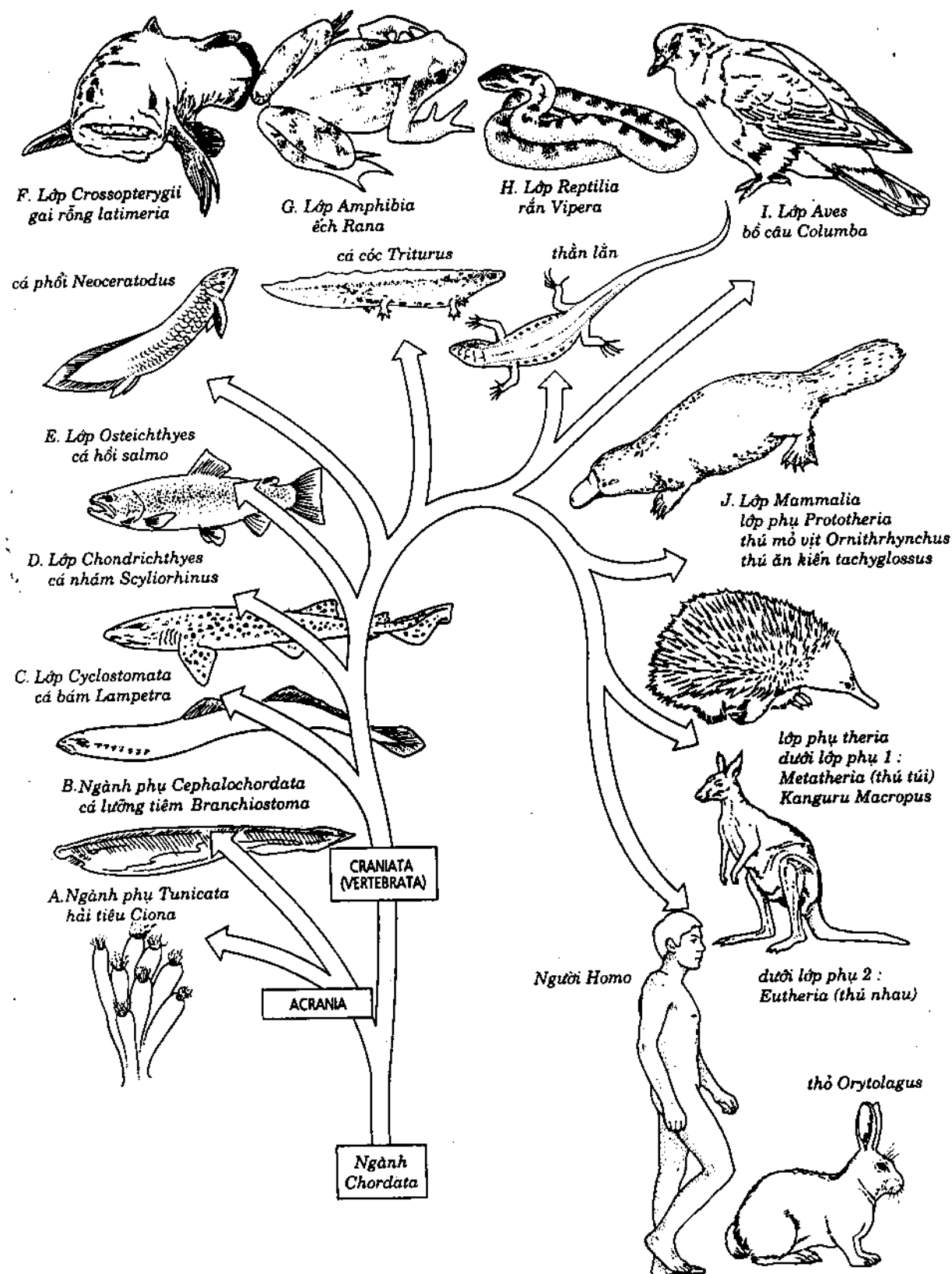
Dưới lớp phụ 1: Thú thấp Metatheria (thú túi).

Đại diện: *Macropus*

Dưới lớp phụ 2: Thú cao Eutheria (thú nhau).

Đại diện: *Oryctolagus*

Sơ đồ biểu thị đặc điểm bên ngoài của các đại diện thuộc tất cả các nhóm trên được minh họa ở hình 50.1. Các đại diện được chọn chủ yếu là các loài có ở nước Anh.



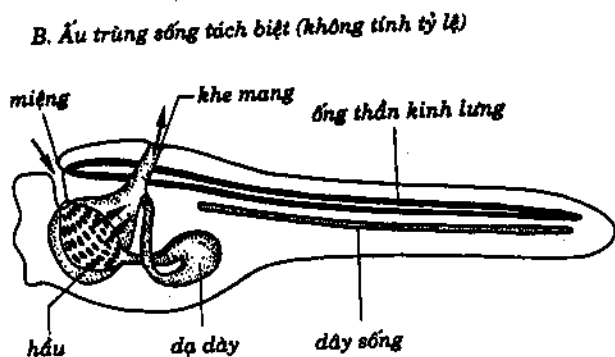
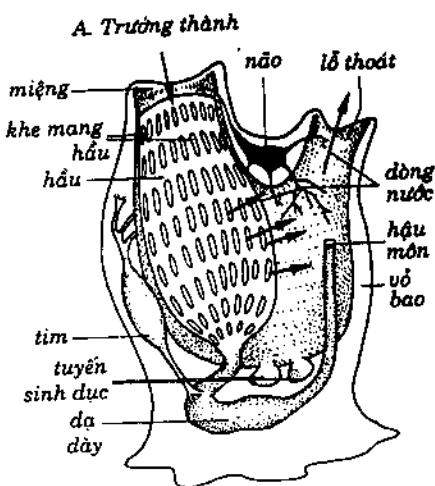
Hình 50.1. Ngành Có dây sống chordata.

50.3. MỐI QUAN HỆ GIỮA CÁC NHÓM CÓ DÂY SỐNG

Động vật có bao khác với động vật Da gai tổ tiên theo hai hướng cơ bản. Thứ nhất, dinh dưỡng bằng xúc tu ở Da gai đã được thay thế bằng lọc thức ăn qua hầu, và thứ hai là, khoảng thời gian trải qua các giai đoạn ấu trùng tăng lên. Ưu thế tiềm năng của hai biến đổi này dễ dàng tưởng tượng được. Các xúc tu vướng víu phô ra ngoài và mỏng mảnh. Lúc đầu, hình thành các khe mang ở hầu đã tăng cường dòng nước qua bề mặt dinh dưỡng, cho phép các xúc tu tiêu giảm bé đi. Sau đó, khi hầu rộng ra và thùng rất nhiều lỗ thì các xúc tu hoàn toàn biến mất. Sự phát triển các giai đoạn ấu trùng bởi tự do đã giúp cho sự phát tán và có thể lẫn tránh vật dữ.

Hải tiêu trưởng thành, hình 50.2A, sống bám vào giá thể ở đáy biển và lọc các phần tử thức ăn trong nước nhờ có hầu lớn. Bên ngoài cơ thể của nó được bao bởi một bao tunixin, chủ yếu được cấu tạo bằng hydrat cacbon giống với xelluloz. Nước đi vào qua lỗ miệng nằm ở phía đỉnh, còn lỗ thứ hai, gọi là lỗ thoát, được dùng để thải nước và các chất thải. Một cơ thể có cấu tạo như vậy không chắc có giống như tổ tiên của các động vật có dây sống khác hay không, nhưng ấu trùng của nó, hình 50.2B lại có dây sống, ống thần kinh lưng và lỗ hầu mang. Không còn nghi ngờ gì nữa, cấu trúc của ấu trùng hải tiêu giống với bọn có dây sống.

Người ta cho rằng, các Động vật có Dây sống hiện đại có nguồn gốc từ động vật có bao và chọn lọc tự nhiên đã tác động vào giai đoạn thích hợp hơn, giai đoạn ấu trùng bởi tự do. Sự biến thái có xu hướng xảy ra dần dần trong vòng đời cho đến khi, sau nhiều thế hệ, giai đoạn hải tiêu trưởng thành của các ấu trùng biến thái này đã không còn nữa. Đồng thời, sự phát triển các cơ quan sinh dục trở nên chậm lại, để rồi các cá thể ấu trùng trở nên chín sinh dục và có khả năng sinh sản. Quá trình này gọi là *sự sinh sản ấu thể*, làm cho nhiều con cháu của bọn có bao đi theo các phương thức sống khác và khai thác được các nguồn sống khác nhau.



Hình 50.2. Cấu trúc của hải tiêu Ciona

Động vật đầu sống Cephalochordata không sống hoàn toàn cố định ở giai đoạn trưởng thành và có đối xứng hai bên cũng như có khả năng bơi trong suốt đời sống của nó. Cấu trúc của cá lưỡng tiêm, *Branchiostoma*, được minh họa ở hình 50.3. Cá lưỡng tiêm là các sinh vật tương đối phổ biến ở biển, sống vùi trong cát mềm thuộc các khu vực ven bờ. Trong khi kiếm ăn, các cá thể trưởng thành vùi thân vào trong cát, nhưng miệng lộ ra và hướng lên trên. Dòng nước đi vào miệng nhờ hoạt động của các xúc tu và các phần tử thức ăn được lọc qua hầu. Các xúc tu miệng ngăn không cho các phần tử có kích thước lớn có thể gây hại đi vào miệng.

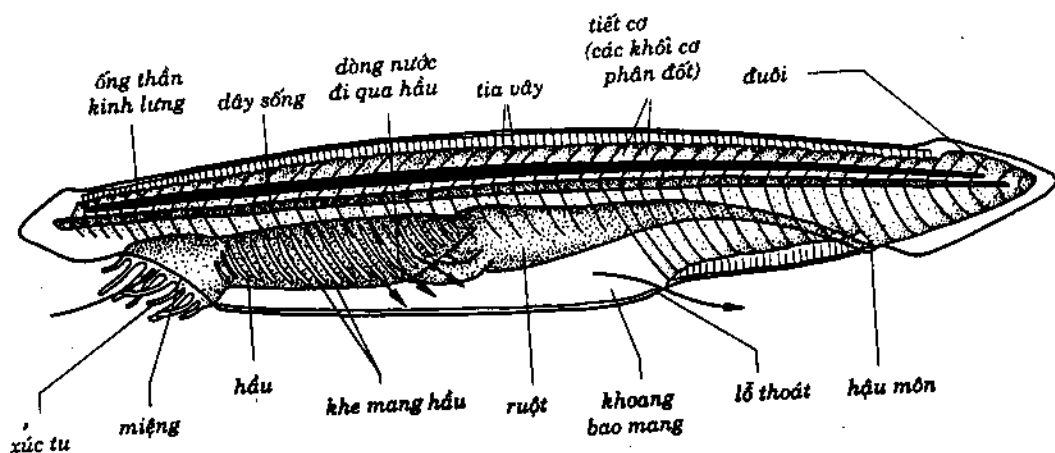
Branchiostoma có tất cả các đặc điểm thực sự đặc trưng của bọn có dây sống, nhưng ở mức đơn giản và được coi là rất giống với dạng tổ tiên của các nhóm có sọ tiến bộ hơn. Hãy nhìn kỹ hình 50.3 và chú ý đến vị trí ống thần kinh, dây sống và sự sắp xếp phân đốt của các tiết cơ. Kiểu sắp xếp chung này khác rất ít với kiểu sắp xếp ở bọn có xương sống. Hệ tuần hoàn của *Branchiostoma* và sự liên hệ của hệ thần kinh ngoại biên cũng tuân theo sơ đồ cấu tạo của động vật có xương sống.

Có 8 lớp động vật có xương sống hiện còn sống. Nguyên thủy nhất là cá miệng tròn và cá myxin, lớp cá miệng tròn *Cyclostomata* (xem hình 50.1C). Các sinh vật này là những đại diện duy nhất còn sống của ngành phụ không hàm *Agnatha* và khác xa với các dạng tổ tiên đã bị tuyệt chủng của chúng. Các dạng bị tuyệt chủng gọi là cá có giáp *Ostracodermi*, gồm các cá nhỏ có giáp xương ngoài bảo vệ. Chúng là những cá chậm chạp, có lẽ phần lớn đời sống của chúng là ở trên nền đáy của các hồ hoặc các con sông hoặc ở đáy biển và ăn các mùn bã hữu cơ. Cá miệng tròn và cá myxin sống ký sinh bằng cách bám vào cơ thể các cá khác và dinh dưỡng nhờ giác bám cắn xé dần dần mô vật chủ. Chúng đã hoàn toàn không còn dấu vết giáp xương và có bộ xương trong bằng sụn. So với cá lưỡng tiêm *Branchiostoma*, chúng có lỗ khe mang ít hơn nhiều, và giữa các khe mang đã có các cung mang (hoặc cung tạng) bằng sụn nâng đỡ.

Nhóm thứ hai của cá hóa thạch là cá da tấm *Placodermi*, xuất hiện cách đây khoảng 400 triệu năm và đã phát triển phong phú trong suốt kỷ Devon. Chúng khác với cá có giáp là đôi cung mang thứ nhất đã biến đổi thành hàm. Ngoài ra, chúng có các vây chẵn để giữ thăng bằng trong nước và có thể bơi. Vì những lý do nào đó chưa rõ, cá da tấm đặc biệt phát triển phong phú ở các thủy vực nước ngọt. Tuy nhiên, tới cuối kỷ Devon, cách đây khoảng 350 triệu năm, những thay đổi lớn về khí hậu đã tạo nên các điều kiện ấm áp và dần dần làm khô kiệt nhiều hồ và sông. Vào khoảng thời gian này, một nhóm cá da tấm trở nên thích ứng hơn với nước mặn và chuyển sang sống ở biển. Tại đây, các con cháu của chúng đã tiến hóa thành cá sụn, lớp Chondrichthyes, trong đó có cá nhám, cá đuối và cá ó. Một nhóm thứ hai vẫn ở lại trong nước ngọt và tiến hoá

thành cá xương, lớp *Osteichthyes*. Lâu hơn sau đó, cá xương chiếm cứ thêm đại dương và phát triển phong phú ở đó.

Trở ngại chính đối với sự phân bố ở các thủy vực nước mặn là cần phải có khả năng điều hòa áp suất thẩm thấu. Nhiều sinh vật ở nước ngọt không có khả năng sống được ở biển vì nồng độ các chất hòa tan trong nước biển cao hơn nồng độ các chất hòa tan trong dịch cơ thể làm cho các sinh vật này bị mất nước do thẩm thấu. Cá sụn đã vượt qua được trở ngại này bằng cách giữ lại urea trong máu cho đến khi nồng độ tổng cộng của các chất hòa tan trong máu cao hơn một chút so với trong nước biển. Cá xương đã tiến hóa một cơ chế điều hòa áp suất thẩm thấu hoàn toàn khác. Chúng uống nước biển vào và tích cực thải muối dư thừa qua mang. Chất thải nitơ được biến đổi thành oxyt trimethylamine không độc và chỉ tạo ra một lượng nhỏ nước tiểu (xem Phần 20). Một số cá xương, chẳng hạn như cá hồi, di cư từ nước ngọt tới biển rồi lại quay trở về nước ngọt, có khả năng rất lớn trong việc điều chỉnh sinh lý của chúng một cách thích ứng.



Hình 50.3. Cấu trúc của cá lông tiêm *Branchiostoma*.

50.4. SỰ CHINH PHỤC TRÊN CẠN

Cuộc sống trên cạn rất khác với đời sống dưới nước và cần có các giải pháp hiệu quả cho nhiều vấn đề khác nhau. Mục này nêu khái quát những vấn đề quan trọng nhất trong số các vấn đề này và trình bày các cách mà các nhóm có dây sống đã vượt qua như thế nào trong quá trình tiến hóa.

1. Trao đổi khí

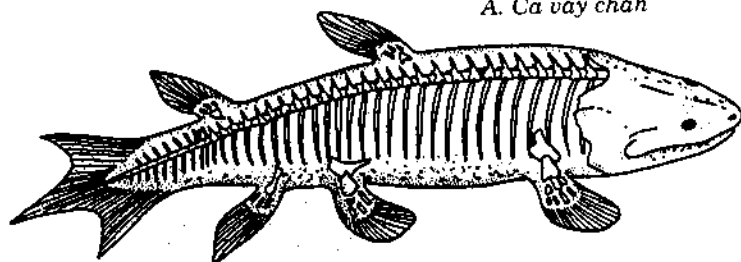
Mang hình lông chim thích hợp trong môi trường nước, nhưng khi cá rời khỏi nước, các sợi mang dính lại với nhau làm cho diện tích bề mặt có khả năng trao đổi khí giảm đi rất nhiều. Mặt khác, ở trên cạn oxy rất ít hòa tan và trong không khí ít nhất nhiều gấp 30 lần so với trong nước, nên cơ chế thở bằng khí

trời đối với các sinh vật thủy sinh sống trong điều kiện thiếu oxy hòa tan có ý nghĩa rất lớn. Cấu tạo đầu tiên có khả năng thở bằng khí trời đã được tiến hóa ở các loài trong số các cá xương cổ xưa và chỉ là các túi đơn giản phát triển từ hầu. Các túi này chứa đầy khí và cho phép cá sống được trong các điều kiện nước tù đọng và trong mùa khô cạn của các ao. Cá phổi hiện đại cũng có kiểu sống tương tự, nhưng ở các cá xương khác, các túi này được biến đổi thành **bóng bơi** có chức năng thăng bằng và thủy tĩnh.

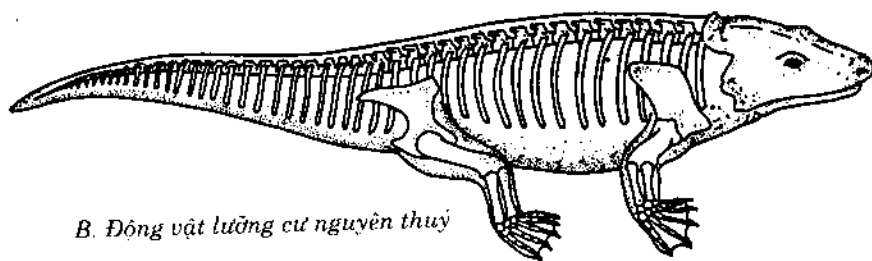
2. Nâng đỡ

Nước là môi trường đậm đặc, giúp cho việc nâng đỡ các sinh vật sống trong đó. Các sinh vật ở cạn ít có được sự nâng đỡ từ không khí và cần phải có bộ xương khỏe hơn và có các cơ chế vận động khác nhau. Bước cơ bản trong quá trình tiến hóa xảy ra khi cá vây chân lớp Crossopterygii bao gồm cả cá phổi, đầu tiên sử dụng vây như một bộ phận nâng đỡ. Đầu tiên, có lẽ các vây này được sử dụng để bơi trong thủy vực nước cạn hoặc vượt qua các khoảng cách ngắn từ ao này sang ao khác, nhưng đã có nhiều ưu thế cho việc chiếm cứ trên cạn, kể cả tránh thoát vật ăn thịt và khai thác được nhiều nguồn thức ăn hơn. Các động vật lưỡng cư nguyên thủy không khác mấy với cá vây chân (hình 50.4), trừ việc chúng có các xương chi tự do và đai chi phát triển hơn. Sự sắp xếp các xương này gần như không thay đổi ở tất cả động vật có xương sống, mặc dù các chi cũng được biến đổi để thích hợp với nhiều mục đích khác nhau.

A. Cá vây chân



B. Động vật lưỡng cư nguyên thủy



Hình 50.4. Bộ xương của cá vây chân và lưỡng cư nguyên thủy.

3. Sự mất nước

Do khô ra trong không khí nên dẫn tới sự mất nước qua các cơ quan hô hấp và từ bề mặt toàn bộ cơ thể. Da của lưỡng cư ẩm ướt và dễ thấm qua, mặc dù dịch nhầy tiết ra từ các tuyến da có thể giảm sự mất nước ở mức độ nào đó. Trao đổi khí được thực hiện một phần qua da và qua màng nhầy ở xoang miệng cũng như qua phổi đã làm cho sự mất nước là không thể tránh khỏi trong điều kiện khô. Kết quả là, hầu hết động vật lưỡng cư đều phân bố hạn chế ở các sinh cảnh ẩm ướt. Bò sát, chim và động vật có vú có lớp da bề mặt không thấm qua được và các cơ quan bài tiết và trao đổi khí của chúng đã được biến đổi để giữ nước, làm cho các nhóm này thích nghi hoàn thiện hơn với đời sống trên cạn.

4. Sinh sản

Lưỡng cư thụ tinh ngoài, giai đoạn ấu trùng sống ở nước và phải quay trở lại nước để sinh sản. Ấu trùng thường dễ bị hại bởi vật dữ và đã phát triển nhiều cơ chế đặc biệt để tự bảo vệ được tốt hơn. Chẳng hạn như ở trường hợp cóc mang trứng, con cái mang trên lưng nó các trứng đã được thụ tinh. Trứng dính vào da và da phát triển rất nhanh bao kín trứng hoàn toàn. Sự phát triển của ấu trùng diễn ra bên trong da và sau cùng, cóc con thoát ra ngoài. Thụ tinh trong và trứng được bao bởi vỏ trứng đã giúp cho bò sát tách khỏi môi trường nước và chiếm cứ các môi trường khô cạn hơn nhiều. Sự phát triển của con non bên trong cơ thể mẹ ở thú nhau lại càng tiến bộ hơn nhiều.

5. Cân bằng nội môi

Các sinh cảnh trên cạn biến thiên hơn nhiều so với môi trường sống ở nước, đặc biệt là liên quan nhiều đến nhiệt độ. Các động vật có xương sống trên cạn đã thích nghi với sự biến thiên này theo các cách khác nhau. Bò sát là bọn biến nhiệt và phải điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của nó bằng tập tính. Vào lúc sáng sớm, chúng nằm phơi nắng để thu nhiệt, còn vào lúc giữa trưa, chúng lại nằm nghỉ trong bóng râm. Chim và động vật có vú là các động vật đẳng nhiệt, nghĩa là, chúng tạo ra nhiệt ngay chính bên trong các mô của chúng và duy trì được nhiệt độ cơ thể không thay đổi, không lệ thuộc vào nhiệt độ môi trường bên ngoài. Điều này tạo ra các điều kiện tối ưu cho hoạt động của enzym và khả năng vô cùng lớn cho sự chuyên hóa mô và các cơ quan. Để hỗ trợ tốt hơn cho những thay đổi lớn trong phương thức sống hoạt động tích cực trong quá trình tồn tại và phát triển, các cơ quan cảm giác phức tạp, các cơ chế tinh vi về hoocmon và điều khiển của hệ thần kinh đều rất cần thiết. Các hệ cơ quan này tiến bộ nhất ở động vật có vú và đã được mô tả đầy đủ ở phần khác trong cuốn sách này.

51. GIỚI PROTISTA

2. TẢO (ALGAE)

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Lập danh mục những đặc tính quan trọng của tảo.
- Phác thảo được những đặc điểm của các cơ thể thuộc ngành : Chlorophyta, ngành Gamophyta, ngành Phaeophyta, ngành Rhodophyta và ngành Bacillariophyta.
- Mô tả được cấu trúc và chu trình sống của tảo lục đơn bào *Chlamydomonas*.
- Mô tả được cấu trúc và chu trình sống của tảo lục hình sợi *Spirogyra*.
- Phân biệt được các loài đẳng giao, dị giao và noãn giao.
- Vẽ sơ đồ minh họa các chu trình sống của hợp tử, giao tử và bào tử và nêu lên sự khác nhau giữa các kiểu đó.
- Giải thích ý nghĩa của các thuật ngữ sau : xen kẽ thế hệ, thể giao tử, túi giao tử, thể bào tử, túi bào tử.
- Mô tả chu trình sống của *Ulva lactuca* là ví dụ về sự xen kẽ đồng hình của các thế hệ.
- Mô tả cấu trúc và chu trình sống của *Fucus vesiculosus*.
- Cho ví dụ về tầm quan trọng về sinh thái và kinh tế của tảo.

51.1. MỞ ĐẦU

Tảo là những Protista quang hợp có cấu trúc đơn bào, tập đoàn hoặc đa bào đơn giản. Chúng có những đặc điểm giống với thực vật như sau :

1. Tế bào của chúng được bao bọc bởi **vách tế bào** tách biệt và nằm ngoài màng tế bào.
2. Chất tế bào của chúng thường có chứa một hoặc nhiều **không bào** lớn.
3. Chúng có sắc tố quang hợp chứa trong các bào quan đặc biệt được gọi là **lạp thể** mà lục lạp là dạng phổ biến nhất.
4. Sinh sản thường là hữu tính và có thể có sự **xen kẽ thế hệ** giữa các cá thể đơn bội và lưỡng bội trong chu trình sống.

Tùy theo cấu trúc và cách sống của chúng và sự có mặt của các sắc tố quang hợp đặc biệt hoặc các nguyên liệu dự trữ mà có thể phân biệt các nhóm tảo khác nhau. Bài này nêu lên những sự thích nghi quan trọng nhất của năm ngành tảo được phân loại dưới đây. Tảo lục (Chlorophyta) có nhiều đặc điểm chung với thực vật bậc cao và có mối quan hệ tiến hóa gần gũi.

Phân loại

Ngành : Chlorophyta (Tảo lục)

Có nhân thực, đơn bào, tập đoàn, đa bào đơn giản, chu trình sống có giai đoạn bào tử động có roi.

Sống ở biển, nước ngọt, ở đất.

Quang hợp, chất diệp lục a, b, chất dự trữ dinh dưỡng là tinh bột.

Đại diện : *Chlamydomonas*, *Gonium*, *Ulva*, *Volvox*.

Ngành : Gamophyta (Tảo tiếp hợp)

Có nhân thực, đơn bào, tập đoàn, không có roi, sinh sản hữu tính do tiếp hợp, chỉ có các dạng ở nước ngọt.

Quang hợp, chất diệp lục a, b, chất dự trữ dinh dưỡng là tinh bột.

Đại diện : *Spirogyra*

Ngành : Phaeophyta (Tảo nâu)

Có nhân thực, đa bào, sinh sản hữu tính có giao tử đực (tinh trùng) nhỏ, hai roi và giao tử cái (trứng) lớn, bất động.

Ở biển

Quang hợp, chất diệp lục a, c, fucoxantin.

Chất dự trữ dinh dưỡng là laminarin.

Đại diện : *Fucus*, *Laminaria*.

Ngành : Rhodophyta (Tảo đỏ)

Có nhân thực, đa bào, không roi, sinh sản hữu tính, ở biển.

Quang hợp, chỉ có diệp lục a, chất dự trữ dinh dưỡng giống tinh bột (tinh bột đỏ).

Đại diện : *Porphyra*

Ngành : Bacillariophyta (Tảo silic)

Có nhân thực, đơn bào, tập đoàn, mỗi tế bào có vỏ bảo vệ gồm hai nắp van có thấm chất silic, sinh sản hữu tính.

Ở biển, ở nước ngọt.

Quang hợp, chất diệp lục a, c, chất dự trữ dinh dưỡng là chrysolaminarin.

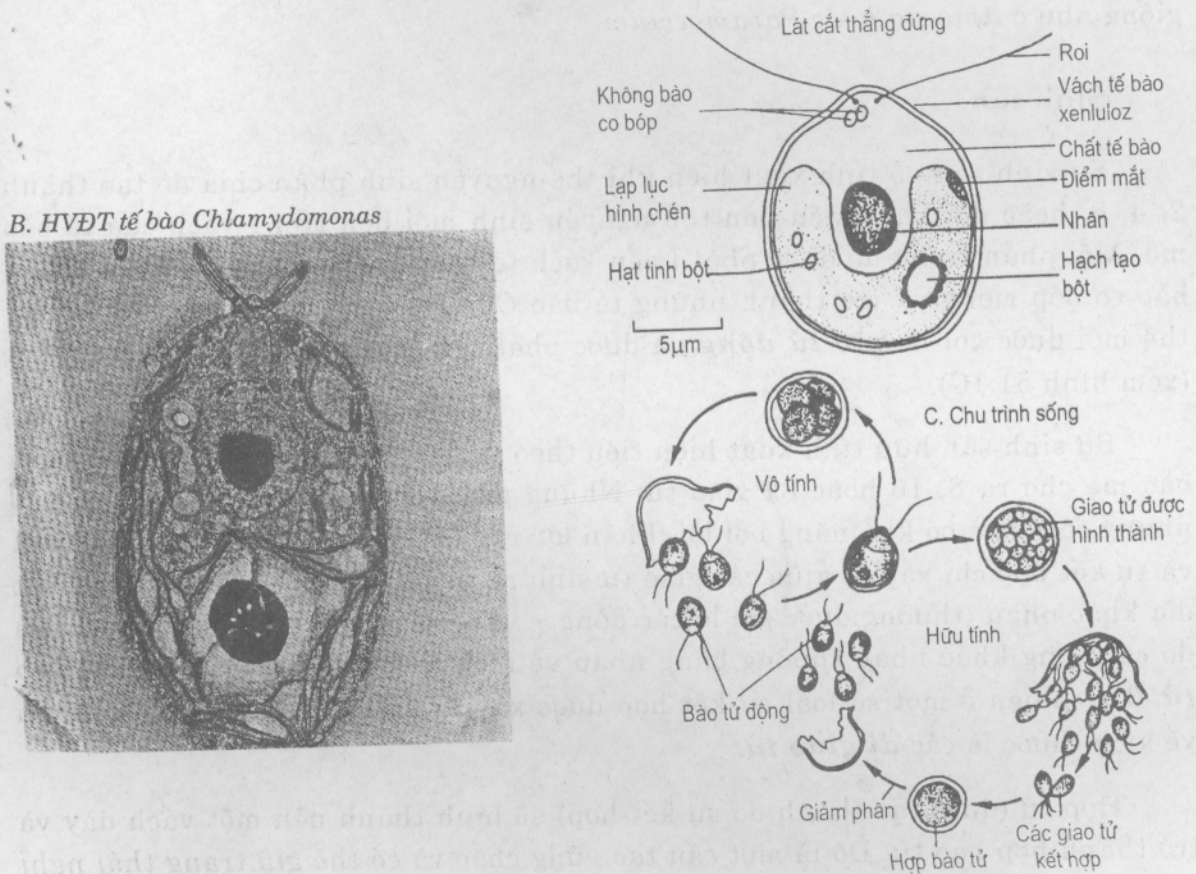
Đại diện : *Melosira*

51.2. CHLAMYDOMONAS

Cấu trúc

Chlamydomonas là chi phổ biến của tảo lục đơn bào. Phần lớn các loài được tìm thấy trong các ao hồ và các ruộng nước ngọt, những nơi đây nhiều khi chúng dày đặc làm cho nước có màu lục.

Một tế bào *Chlamydomonas* đơn độc (hình 51.1A) có dạng hơi giống quả lê, đường kính khoảng $10\mu\text{m}$ và dài khoảng $20\mu\text{m}$. Vách tế bào chứa chủ yếu là xelluloz và có thể được bao bọc bởi một lớp mỏng chất nhầy. Phần còn lại của tế bào thường được gọi là **thể nguyên sinh** nằm bên trong vách tế bào và được bao bọc bởi màng tế bào.



Hình 51.1. Cấu trúc và chu trình sống của *Chlamydomonas*

Ở đầu phía trước, một cặp roi kéo dài qua vách tế bào và quấy nước để làm động tác bơi lội. "**Điểm mắt**" màu đỏ hướng tìm ánh sáng và ảnh hưởng tới hoạt động của roi. *Chlamydomonas* bơi lội hướng tới ánh sáng và các cá thể quần tụ lại ở những nơi có cường độ ánh sáng tối ưu. Sự đáp ứng này được gọi là **hướng quang dương** và phụ thuộc vào sự có mặt của điểm mắt mặc dù cơ chế chính xác là chưa rõ.

Chiếm phần lớn khoảng bên trong của thể nguyên sinh là lập lục hình chén lớn. Lập lục này còn có chứa một cấu trúc phụ là **hạch tạo bột**, là nơi chủ yếu hình thành nên tinh bột. Hạch tạo bột chứa phần lớn protein trong đó kể cả enzym **ribuloz bisphosphat cacboxylaz** giữ vai trò cố định dioxit cacbon trong các phản ứng tối của quang hợp (xem bài 11). Nhân được bao quanh bởi lục lập và nằm ở trung tâm tế bào. Ở các loài nước ngọt, nước đi vào tế bào là do sự thẩm thấu và bơm thải ra mạnh do các không bào co bóp hoạt động theo kiểu giống như ở *Amoeba* hoặc *Paramoecium*.

Sinh sản

Sự sinh sản vô tính xuất hiện khi thể nguyên sinh phân chia để tạo thành 2, 4, 8, hoặc đôi khi nhiều hơn thể nguyên sinh mới bên trong vách của tế bào mẹ. Mỗi phần trong đó được phát triển vách tế bào, roi, điểm mắt và các không bào co bóp riêng và trở thành những tế bào *Chlamydomonas* bé xú. Những cá thể mới được gọi là **bào tử động** và được phát tán ra khi vách tế bào mẹ vỡ ra (xem hình 51.1C).

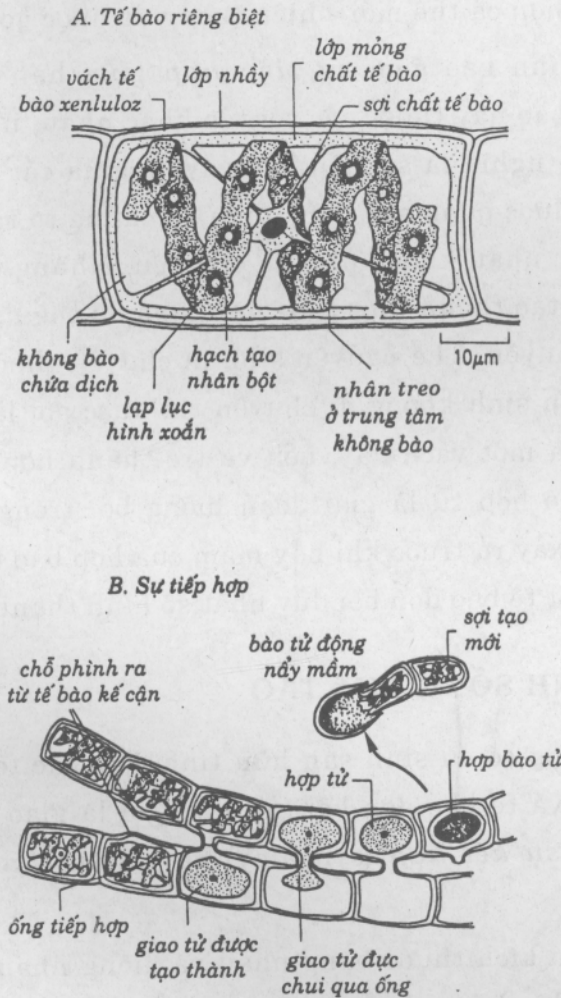
Sự sinh sản hữu tính xuất hiện tiếp theo sau sự hình thành giao tử. Mỗi tế bào mẹ cho ra 8, 16 hoặc 32 giao tử. Những giao tử này không có vách tế bào nhưng có roi và có khả năng bơi lội. Phần lớn các loài *Chlamydomonas* là **dị tản** và sự kết hợp chỉ xảy ra giữa các giao tử sinh ra từ các cá thể thuộc các dòng kết đôi khác nhau (thường được gọi là các dòng + và -). Các giao tử được hình thành do các dòng khác nhau thường bằng nhau về kích thước được gọi là **đẳng giao tử**. Tuy nhiên ở một số loài sự kết hợp được xảy ra giữa các giao tử khác nhau về kích thước là các **dị giao tử**.

Hợp tử (được tạo thành do sự kết hợp) sẽ hình thành nên một vách dày và trở thành hợp bào tử. Đó là một cấu tạo vững chắc và có thể giữ trạng thái nghỉ lâu ngày. Chỉ hợp tử là giai đoạn lưỡng bội trong chu trình sống của *Chlamydomonas*. Hợp tử phân chia giảm phân tạo nên bốn tế bào con đơn bội và được thoát ra ngoài khi hợp bào tử vỡ ra (xem hình 51.1C). Cũng giống như các cá thể mới được hình thành từ sự sinh sản vô tính, nhưng tế bào mới này được gọi là bào tử động.

51.3. SPIROGYRA

Cấu trúc

Những khối sợi rỗng trôi nổi của *Spirogyra* là dạng chung trong các hồ nước ngọt, nước tù và nông. Mỗi chuỗi là một sợi không phân nhánh, dài tới 30cm gồm hàng trăm tế bào hình trụ nối đầu với nhau như minh họa ở hình 51.2. Tế bào có đường kính khoảng $30\mu\text{m}$ và dài khoảng $60\text{--}80\mu\text{m}$ và vách tế bào bằng xelluloz của chúng được bao bọc bởi một lớp chất nhầy tạo cho sợi tảo tính chất nhớt dính.



Hình 51.2. Cấu trúc và sự tiếp hợp ở *Spirogyra*

Bên trong mỗi tế bào, màng tế bào và một lớp ngoài mỏng của chất tế bào bao quanh lấy một không bào chứa chất dịch lớn và ở giữa đó là nhân tế bào được giữ vị trí nhờ các sợi tế bào chất. Tùy thuộc loài, phần tế bào chất bao quanh có thể chứa một hoặc nhiều lục lạp hình xoắn rải rác với các hạch tạo bột. Mọi tế bào trong sợi tảo đều có cấu trúc giống nhau và không có sự phân công để dẫn tới phân hóa tế bào.

Sinh sản

Sợi tảo *Spirogyra* phát triển theo chiều dài do sự phân bào có tơ có thể xảy ra ở bất kỳ tế bào nào. Sự sinh sản vô tính xảy ra khi sợi tảo đứt đoạn để tạo thành hai hay nhiều hơn cá thể mới - hiện tượng đó được gọi là **sự phân đoạn**.

Sinh sản hữu tính bao gồm **sự tiếp hợp** giữa hai tế bào (hình 51.2B). Thông thường các tế bào này thuộc các sợi tảo khác nhau, nhưng ở một số loài có sự tiếp hợp đồng tản, nghĩa là sự tiếp hợp xảy ra giữa các vùng khác nhau của cùng một sợi tảo, đã được quan sát thấy, điều đó chứng tỏ rằng về mặt di truyền các dòng kết hợp khác nhau không phải là chủ yếu. Những u lồi từ các tế bào kề cận phát triển lên để tạo thành **ống tiếp hợp**, qua đó thể nguyên sinh từ một tế bào có khả năng di chuyển. Thể nguyên sinh di chuyển thường được xem là giao tử đực, còn thể nguyên sinh không di chuyển thì được gọi là giao tử cái. Sau sự kết hợp, hợp tử tiết ra một vách dày, bền và trở thành hợp bào tử. Cũng như ở *Chlamydomonas* chỉ có hợp tử là giai đoạn lưỡng bội trong chu trình sống. Sự phân bào giảm nhiễm xảy ra trước khi nảy mầm của hợp bào tử. Ba nhân được tạo thành thoái hóa đi. Một tế bào đơn bội duy nhất sẽ hình thành nên sợi tảo mới.

51.4. CHU TRÌNH SỐNG CỦA TẢO

Mỗi chu trình sống có sự sinh sản hữu tính gồm các tế bào lưỡng bội ($2n$) tiến hành giảm phân và tế bào đơn bội (n) được gọi là giao tử rồi kết hợp theo quá trình được gọi là **sự kết hợp** (syngamy) hay là **sự thụ tinh** để tạo thành hợp tử lưỡng bội.

Khi các giao tử có kích thước bằng nhau và giống nhau như ở hầu hết các loài *Chlamydomonas* thì chúng được gọi là **đẳng giao tử** và loài đó được gọi là **loài đẳng giao hoặc đẳng giao** (hình 51.3A). Ở một số loài các giao tử hơi khác nhau về kích thước thì giao tử được gọi là dị giao tử và các loài đó là **dị giao** (hình 51.3B). Thông thường hơn cả là các giao tử khác nhau về tính chất hoạt động cũng như về kích thước. Tinh trùng là giao tử nhỏ, di động thường

được tạo thành với số lượng lớn, còn tế bào trứng thì lớn và bất động. Những loài sản sinh trứng và tinh trùng là loài **noãn giao** (hình 51.3C). Nhiều loài tảo nâu như *Laminaria* và *Fucus* được mô tả dưới đây trong bài này là noãn giao.

Chu trình sống của tảo cũng rất thay đổi liên quan với thời gian của sự giảm phân và kết hợp. Ở *Chlamydomonas* và *Spirogyra* giảm phân xảy ra khi hợp tử nảy mầm và đó là giai đoạn lưỡng bội duy nhất trong chu trình sống (hình 51.4A). Chu trình sống đó được gọi là **chu trình sống hợp tử** và có thể đó là kiểu nguyên thủy nhất trong chiều hướng tiến hóa. Tảo silic và một số tảo lục có **chu trình sống giao tử** giống với phần lớn động vật (hình 51.4B). Trong trường hợp đó giảm phân tạo nên các giao tử và tất cả mọi tế bào dinh dưỡng đều là lưỡng bội.

Loại chu trình sống thứ ba được gọi là **chu trình sống bào tử**, có giảm phân và kết hợp tách biệt nhau do có thêm những giai đoạn có hai thể hệ cơ thể phân biệt (hình 51.4C). Ở thể hệ **thể giao tử**, các cá thể đều đơn bội và sản sinh ra giao tử. Ở thể hệ **thể bào tử** các cá thể là lưỡng bội và sinh ra các tế bào được gọi là **bào tử giảm phân** sau sự phân bào giảm nhiễm. Các bào tử giảm phân là đơn bội và sinh ra các cá thể thể giao tử mới. Do vậy chu trình sống bào tử thể hiện một **sự xen kẽ thể hệ** rõ rệt giữa các cá thể đơn bội và lưỡng bội.

Ở một số tảo, thí dụ như ở rau diếp biển *Ulva*, thể giao tử và thể bào tử có ngoại hình giống hệt nhau. Đó là sự xen kẽ các thể hệ **đồng hình**. Thông thường, các cá thể thể giao tử và thể bào tử là rất khác nhau, đó là sự xen kẽ các thể hệ **dị hình**. Đôi khi, như ở *Fucus*, thể hệ này trở nên phụ thuộc hoàn toàn vào thể hệ kia và không thể tồn tại độc lập được.

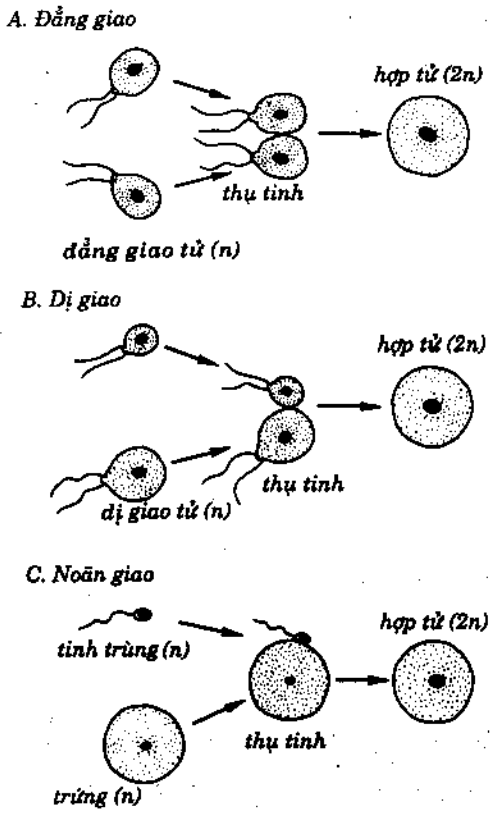
Chu trình sống của *Ulva* và *Fucus* sẽ được mô tả trong các phần dưới đây. Nó sẽ giúp cho bạn hiểu được sự tiến hóa của các cấu trúc và các quá trình này, các khái niệm quan trọng được trình bày trong bảng 51.1.

51.5. ULVA

Rau diếp biển, *Ulva lactuca* là loài thường gặp trên các mỏm đá giữa các mức triều. Tế bào tảo này phân chia chủ yếu thành hai mặt, tạo nên một bản hình phiến giẹp được gọi là **tản** có độ dày hai tế bào. Tản này được dính chặt bởi một **chân bám** nhỏ (hình 51.5A). Mỗi tế bào có một nhân và một lục lạp hình chén có một hạch tạo bột.

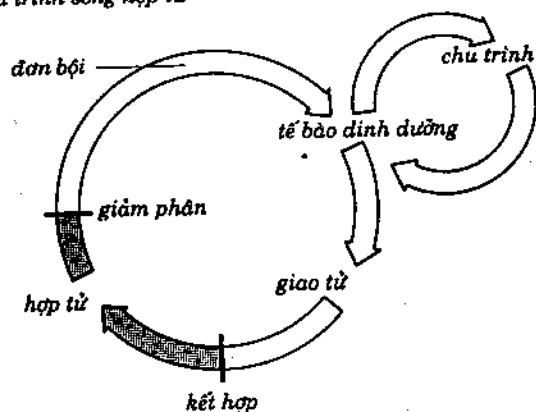
Mọi cá thể dinh dưỡng có vẻ giống nhau nhưng thực chất là hai kiểu khác nhau có thể phân biệt được theo cách sinh sản của chúng. Mỗi tế bào của tản

đơn tính hay là thể giao tử có thể trở thành một **túi giao tử** (tế bào sản sinh giao tử). Trong trường hợp điển hình có 8 hoặc 16 giao tử đồng hình được sinh ra, mỗi giao tử có hai roi (hình 51.5B). Các giao tử này có thể kết hợp chỉ với những giao tử của các tản khác, do đó *Ulva* là tảo dị tản. Hợp tử lưỡng bội phát triển tạo nên một tản lưỡng bội phức tạp hay là thể bào tử. Các bào tử động được sản sinh khi tế bào của thể bào tử phát triển thành cấu tạo được gọi là **túi bào tử** trong đó xảy ra quá trình giảm phân. Các bào tử động thường lớn hơn giao tử và có thể nhận biết do có bốn roi. Bào tử động đơn bội và nảy mầm trực tiếp thành các cá thể mới của thể giao tử. Chu trình này thể hiện rõ sự xen kẽ các thế hệ trong một của các dạng đơn giản nhất. Do chỗ các thế hệ thể giao tử và thể bào tử trông giống nhau và là quan trọng như nhau trong chu trình sống. *Ulva* là ví dụ của sự xen kẽ đồng hình các thế hệ.

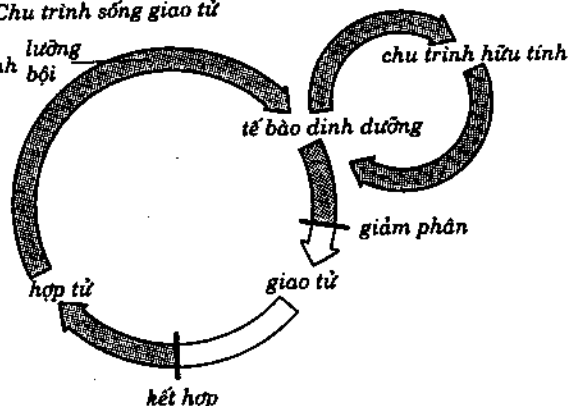


Hình 51.3. Đẳng giao, dị giao và noãn giao

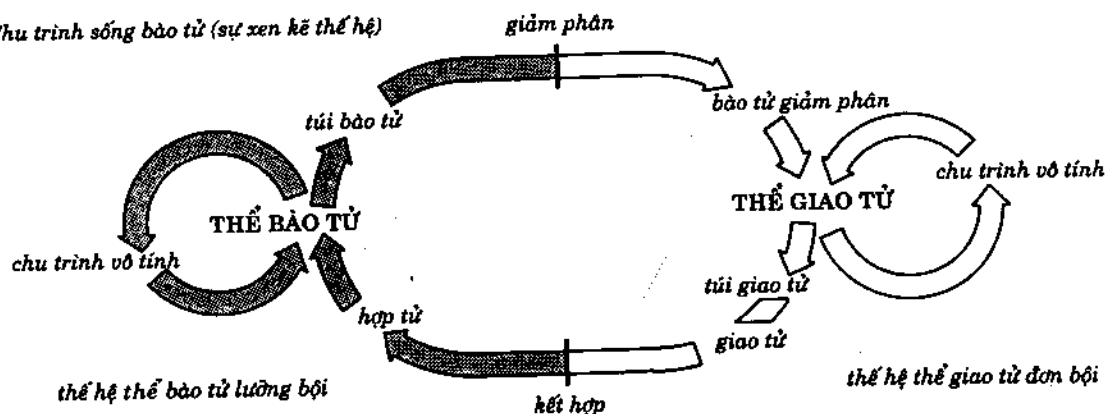
Chu trình sống hợp tử



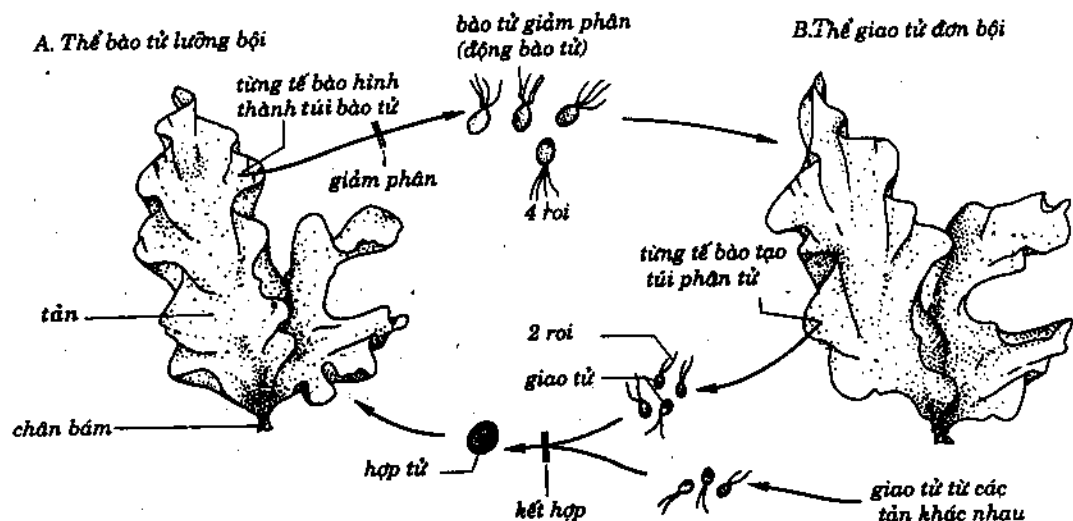
B. Chu trình sống giao tử



C. Chu trình sống bào tử (sự xen kẽ thế hệ)



Hình 51.4. Chu trình sống ở tảo



Hình 51.5. Cấu trúc và chu trình sống của *Ulva lactuca*

Fucus vesiculosus hay là tảo varêc là tảo biển thường gặp ở Anh, phong phú ở miền giữa các triều trên các vách đá. Nửa ngày chìm trong sóng vỗ, nửa ngày phơi chịu nắng gió, chỉ một số ít tảo này chịu đựng được những điều kiện khắc nghiệt và vì thế cần nhấn mạnh rằng hình thái cấu tạo của *Fucus* cho phép nó phát triển được trong điều kiện như thế.

Tân của *Fucus* có thể đạt đến chiều dài 1m hoặc hơn và gồm các phiến lược có kiểu phân nhánh hình hai chạc hay là **phân đôi** (hình 51.6A). Ở mỗi đỉnh cành, lá phân đôi đều nhau. Lá được giữ do một vùng **gân giữa** dày gồm những tế bào hình sợi kéo dài và bởi những túi khí hay là những **bọt nhỏ** làm nổi các phiến lá trong nước để quang hợp dễ dàng. Toàn bộ bề mặt được che phủ bởi một lớp chất nhầy dày để làm giảm bớt sự xâm nhiễm của các sinh vật khác và chống lại sự khô hạn khi triều xuống. Tân được nối với một trục ngắn hay là **thân** với một **chân bám** hình đĩa (hapteron). Chân bám này tiết ra một chất dính đặc biệt của chất nhầy và kết chặt vào phiến đá ngay cả khi thời tiết xấu nhất.

Sắc tố quang hợp gồm chất diệp lục a và c. Các sắc tố này có màu lục, nhưng màu của chúng được che khuất bởi một lượng lớn sắc tố **fucoxanthin** màu nâu. Fucoxanthin hấp thụ ánh sáng xanh và lục. Các độ dài bước sóng này xuyên vào nước biển sâu hơn ánh sáng đỏ và vàng và do đó vì tảo nâu có fucoxanthin nên có thể sống và tiếp tục quang hợp ở những độ sâu hơn các nhóm tảo khác

Sinh sản

Fucus có sinh sản hữu tính. *Fucus vesiculosus* là **tảo khác gốc** nghĩa là giao tử đực và giao tử cái được sinh ra trên các cá thể khác nhau. Loài này thể hiện sự xen kẽ thế hệ nhưng thể giao tử đực và thể giao tử cái rất tiêu giảm và phát triển bên trong mô của các cá thể bào tử mà chúng hoàn toàn phụ thuộc.

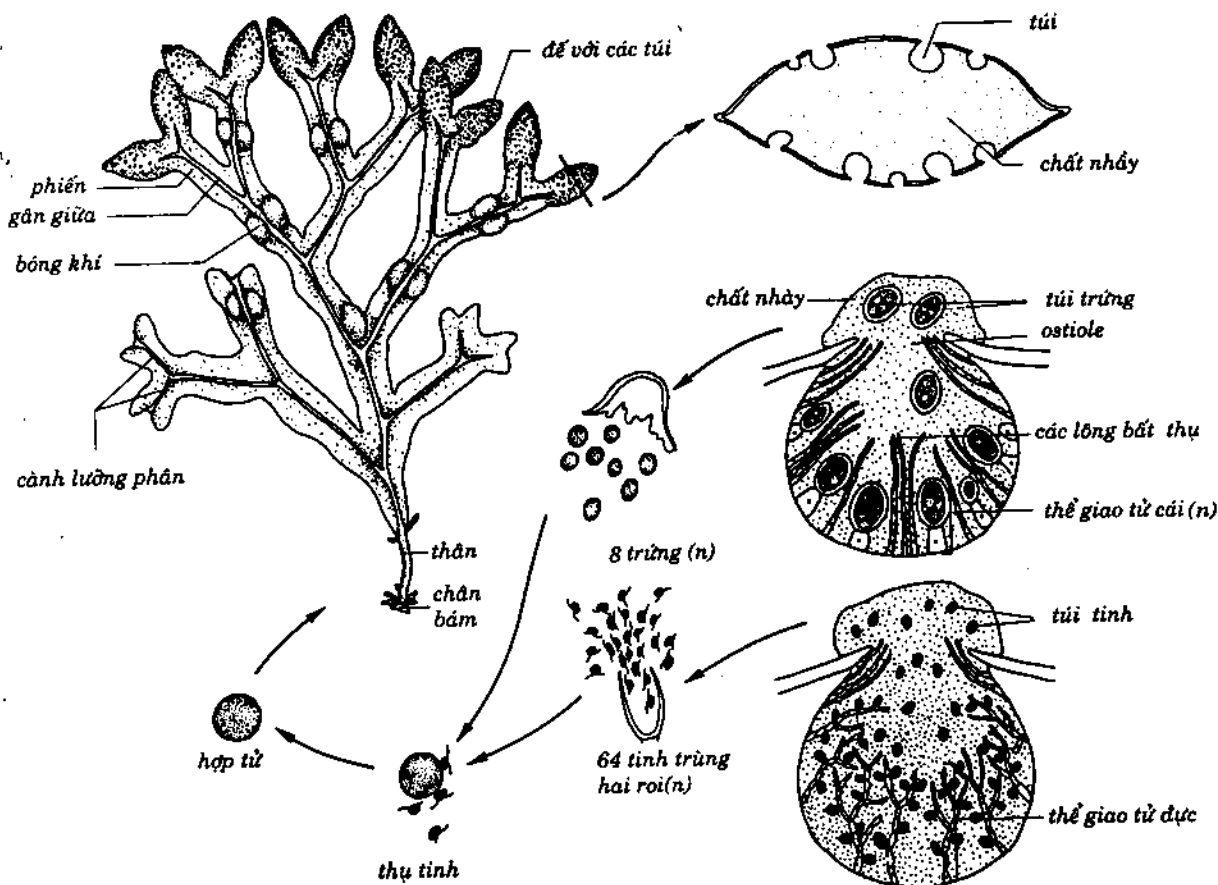
Các cấu trúc sinh sản được gọi là **túi**, nằm ở các đỉnh ngọn các lá (hình 51.6B). Túi đực có thể nhận biết nhờ có màu vàng. Chúng có chứa nhiều lông phân nhánh trên đó có các túi giao tử hay là **túi tinh** có thể phát triển. Giảm

phân xảy ra bên trong mỗi túi tinh và sau đó là một loạt bốn lần phân bào có tơ và kết quả là tạo nên 64 nhân. Sau lần phân chia tế bào chất, 64 tinh tử hai roi bé tí hay là **tinh trùng** được hình thành. Túi cái màu lục nhạt có chứa các túi giao tử cái được gọi là **túi trứng** (túi trứng đơn). Mỗi túi cho ra 8 tế bào trứng hay là **noãn cấu**.

Sự khô từng phần ngoài của túi làm chúng co lại và ép ra ngoài chất chứa của nó và các giao tử được thoát ra nhờ sự vỡ ra của tản giữa các triều nước. Sự thụ tinh xảy ra trong môi trường nước bao quanh và hợp tử được tạo thành và cuối cùng được định vị trên kẽ nứt và bám chắc vào vách đá. Sự phân bào có tơ nhanh chóng xảy ra cho cá thể thể bào tử mới.

A. Tản *Fucus* (thể bào tử, $2n$)

B. Cấu trúc túi



Hình 51.6. Cấu trúc và chu trình sống của *Fucus vesiculosus*.

Bảng 51.1. TÓM TẮT CÁC THUẬT NGỮ ĐƯỢC DÙNG TRONG MÔ TẢ CÁC CHU TRÌNH SỐNG CỦA THỰC VẬT

GIAO TỬ VÀ SỰ THỤ TINH

Giao tử: tế bào đơn bội chuyên hóa được kết hợp với một tế bào khác tương tự sẽ cho ra một cá thể lưỡng bội mới.

Sự thụ tinh: kết hợp các giao tử.

Đẳng giao: sự kết hợp của các giao tử có kích thước bằng nhau. Cả hai giao tử có thể chuyển động.

Dị giao: sự kết hợp của các giao tử có kích thước khác nhau. Cả hai giao tử có thể chuyển động.

Noãn giao: sự kết hợp của giao tử đực nhỏ, chuyển động (tinh tử) với giao tử cái lớn và không chuyển động (noãn).

Hợp tử: tế bào lưỡng bội được hình thành do sự kết hợp của các giao tử.

CHU TRÌNH SỐNG

Chu trình sống hợp tử: Chu trình sống trong đó chỉ có hợp tử là tế bào lưỡng bội và mọi tế bào khác là đơn bội (hình 51.4A).

Chu trình sống giao tử: Chu trình sống trong đó chỉ có giao tử là các tế bào đơn bội và mọi tế bào khác là lưỡng bội (hình 51.4B).

Chu trình sống bào tử: Chu trình sống có sự *xen kẽ các thế hệ* nghĩa là các thế hệ khác nhau của các cá thể đơn bội và lưỡng bội. Cả hai kiểu cá thể đều có các tế bào sinh dưỡng (không sinh sản) (hình 51.4C).

SỰ XEN KÊ THẾ HỆ

Thế giao tử: cá thể đơn bội sản sinh giao tử do gián phân.

Túi giao tử: tế bào trong đó các giao tử đực được hình thành nên.

Tinh trùng: giao tử đực (=tinh tử).

Túi trứng: túi giao tử trong đó giao tử cái được hình thành nên.

Trứng: giao tử cái.

Túi trứng có cổ (archegonium): túi giao tử cái có lớp vỏ bao bọc bởi những tế bào không sinh sản (không có ở tảo).

Thế bào tử: cá thể lưỡng bội phát triển từ hợp tử và sản sinh ra các bào tử sinh sản do giảm phân (bào tử giảm phân).

Túi bào tử: tế bào trong đó các bào tử được sản sinh ra.

Bào tử giảm phân: bào tử đơn bội cho ra cá thể thế giao tử mới.

51.7. TẦM QUAN TRỌNG VỀ SINH THÁI HỌC VÀ KINH TẾ CỦA TẢO

1. Quang hợp

Hơn một nửa lượng quang hợp trên thế giới là do tảo sống ở mặt nước biển. Một khối lượng lớn cacbon dioxit được thải ra hàng năm từ khí quyển và sự cung cấp oxy được bổ sung. Là vật sản xuất trong hệ sinh thái biển, tảo cung cấp thức ăn cho động vật phù du và gián tiếp cho phần lớn các sinh vật biển khác.

2. Thực phẩm

Không có ngoại lệ, nghề cá thế giới phụ thuộc vào sản lượng tảo. Thêm vào đó đôi khi tảo còn được thu hoạch trực tiếp làm thực phẩm. Tảo đỏ *Porphyra* thường gặp ở các phiến đá ven bờ và ở một phần xứ Wales nó được nấu lên và chế biến thành một loại bánh kếp gọi là bánh mỳ tảo. Loài *Porphyra* khác được người ta ăn nhiều ở Nhật Bản được gọi là nori. Một ngành công nghiệp quan trọng đã được phát triển để nuôi trồng, tuyển chọn và chế biến chúng.

3. Các chất tách chiết

Axit alginic là một polysaccarit được tách chiết thành lượng lớn từ tảo nâu gồm *Fucus* và *Laminaria*. Sản phẩm của chúng được gọi là *alginat* được dùng làm chất kết dính trong việc chế tạo kem, mỹ phẩm, chất đánh bóng xe, bột màu, dược phẩm. *Aga và caragenan* là những polysaccarit thu nhận được từ tảo đỏ. Những chất đó có tính kết dính giống với alginat. Aga được dùng làm môi trường dinh dưỡng để nuôi cấy vi sinh vật. Hỗn hợp aga với các chất dinh dưỡng được hòa tan trong nước nóng, tiệt trùng bằng nhiệt dưới áp suất rồi làm lạnh cho đông lại.

4. Phân bón

Tảo biển đôi khi được dùng làm phân bón ở vùng ven biển như ở vùng tây - bắc Pháp. Chất lỏng tách chiết của tảo nâu được dùng để trồng rau, cây trong nhà kính và là nguồn kali và các yếu tố vết có giá trị.

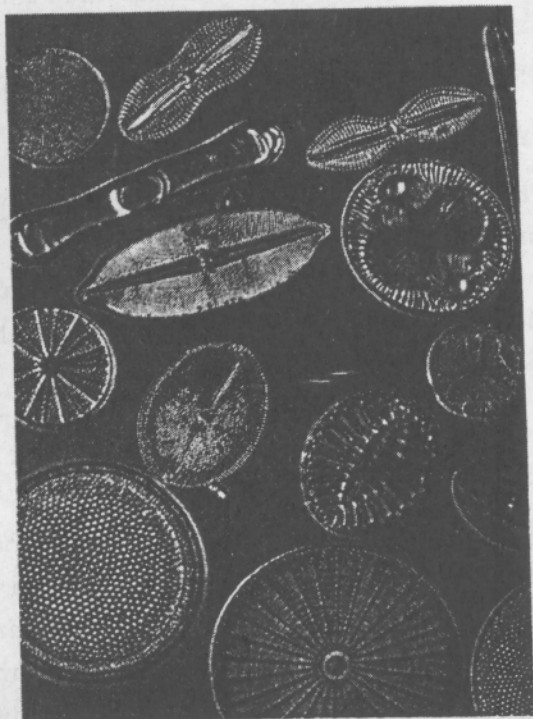
5. Các trầm tích địa chất

Tảo silic, ngành *Bacillariophyta* là nhóm quan trọng của tảo phù du dễ dàng nhận dạng bởi vỏ bảo vệ của chúng (hình 51.7). Đó là những cấu tạo vững chắc có thấm chất silic. Các chất còn lại của tảo silic tạo nên những lớp lắng đọng địa chất ở đáy biển. Trầm tích hóa thạch của tảo silic được gọi là keiselghur hay là diatomit có thể được chế biến cho dạng bột cứng dùng để lọc hoặc mài. Dynamit được chế tạo bằng cách thêm nitroglycerin vào với keiselghur để sản xuất nguyên liệu dạng hạt có thể cầm tay an toàn.

6. Sự nở hoa của tảo

Đôi khi mức dinh dưỡng cao phát sinh từ sự ô nhiễm nước từ các cống rãnh hoặc nước phân từ đất trồng trọt có thể làm cho tảo tăng trưởng bùng nổ đặc biệt khi nước ấm. Quần thể dư thừa của tảo tạo nên lùm hoa tảo và có thể làm tăng trưởng các vi sinh vật hiếu khí. Chúng tăng trưởng nhanh và có thể sử dụng toàn bộ hay phần lớn oxy hòa tan trong nước và gây nên tử vong cho cá và các sinh vật khác. Quá trình này khó đảo ngược được và là vấn đề nghiêm trọng ở nhiều hồ và sông.

Một số loài tảo biển tạo nên chất độc tích tụ trong cơ thể các loài sò hến. Sự nở hoa của những tảo này làm cho sò hến trở thành nguồn tiềm tàng của thức ăn nhiễm độc và trở nên không tiêu dùng được cho con người.



Hình 51.7. Tảo silic

52. GIỚI NẤM (FUNGI)

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Thống kê những đặc điểm quan trọng của Nấm.
- Vẽ sơ đồ minh họa chu trình sống điển hình của Nấm và giải thích các thuật ngữ song nhân (dikaryotic), kết hợp sinh chất (plasmogamy) và kết hợp nhân (karyogamy).
- Phác thảo các đặc điểm phân biệt của các cá thể thuộc ngành Zygomycota, ngành Ascomycota, ngành Basidiomycota, ngành Deuteromycota và ngành Mycophycota.
- Mô tả cấu trúc và chu trình sống của mốc bánh mỳ, *Rhizopus stolonifer*.
- Mô tả cấu trúc và chu trình sống của nấm ký sinh, *Claviceps purpurea*.
- Mô tả cấu trúc và chu trình sống của nấm ăn *Agaricus campestris*.
- Giải thích rế Nấm là gì ?
- Đưa ra được những ví dụ về tầm quan trọng về sinh thái học và kinh tế của Nấm.

52.1. MỞ ĐẦU

Nấm thông thường bao gồm mốc, nấm độc, nấm ăn và men. Tất cả những loại này đều không có diệp lục và sống hoại sinh. Nấm không có khả năng ăn các chất dinh dưỡng nhưng lại tiết ra các enzym vào môi trường xung quanh để phá vỡ các phân tử phức tạp thành các chất hòa tan để nấm có thể hấp thụ được. Nhiều nấm sống **hoại sinh**, có nghĩa là chúng dinh dưỡng trên phần còn lại của chất hữu cơ đã chết. Số khác là những sinh vật **ký sinh** và kiếm thức ăn trực tiếp từ các cơ thể sống khác. Trong số các dạng ký sinh thì một số là **ký sinh bắt buộc**, chúng chỉ có thể sống trong các mô của các vật chủ sống. **Nấm ký sinh tùy ý** (không bắt buộc) có khả năng sống hoại sinh và thường gây chết các vật chủ của chúng và gồm nhiều nấm bệnh quan trọng của thực vật.

Một nấm điển hình bao gồm những sợi mảnh được gọi là **sợi nấm** tạo một khối sợi rối hay là **hệ sợi**. Mỗi sợi nấm có vách tế bào bao quanh chứa polysaccarit có nitơ là **chất kitin**, tức cũng là chất cấu tạo vỏ ngoài của côn

trùng. Vách ngang hay vách ngăn (septa) có thể phân chia sợi nấm nhưng ít khi ngăn cách "tế bào" hoàn toàn và chất tế bào có thể luân chuyển ít nhiều dọc theo hệ sợi. Sự sinh trưởng chỉ có ở tận cùng sợi.

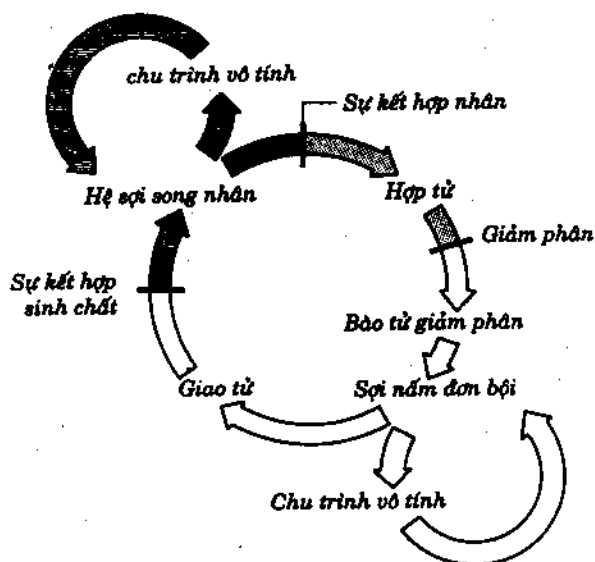
Nhân của sợi nấm thường đơn bội. Ở nhiều loài, bào tử đơn tính được sản sinh ra ở tận cùng của các sợi sinh sản chuyên hóa. Sinh sản hữu tính xảy ra do sự tiếp hợp giữa các dòng kết đôi khác nhau. Thông thường nhân bố mẹ không hòa nhập với nhau ngay mà vẫn giữ riêng rẽ và có thể phân chia nhiều lần nữa để tạo nên sợi nấm **song nhân** (dikaryotic) (khác nhân), chứa các cặp nhân đơn bội. Cuối cùng các nhân kết hợp lại để tạo nên hợp tử lưỡng bội. Những hợp tử này qua phân bào giảm nhiễm tạo nên những bào tử giảm phân đơn bội và mỗi bào tử này có thể nảy mầm để tạo nên những sợi nấm đơn bội mới. Chu trình của những sự kiện này được tóm tắt ở hình 52.1. Chu trình sống của nấm chủ yếu là hợp tử (xem lại hình 51.4A), nhưng tính phức tạp do sự chậm trễ giữa **sự kết hợp sinh chất** (plasmogamy) và **sự kết hợp nhân** (karyogamy). Trong mọi giai đoạn của quá trình sống không có lông và roi.

Như đã xác định trên, Giới Nấm bao gồm bốn ngành có tên gọi là ngành Zygomycota, Ngành Ascomycota, Ngành Basidiomycota và Ngành Deuteromycota. Hơn nữa Giới này còn bao gồm cả địa y (Ngành Mycophycophyta). Địa y là kết quả của sự chung sống giữa nấm và những sinh vật quang hợp như tảo lục hoặc vi khuẩn lam. Nấm luôn luôn vẫn là đối tác ưu thế.



Nấm đóng vai trò quan trọng trong nhiều hệ sinh thái, là sinh vật hoại sinh, nấm phân hủy các chất hữu cơ và quay vòng các thành phần của nó

Một số lớn các dạng giống nấm được xếp vào Giới Protista. Chúng gồm *Phytophthora infestans* loại kí sinh, nguyên nhân gây bệnh chết rụi khoai tây và nhiều loài gây bệnh hệ trọng khác. Những nấm này có vách tế bào không chứa kitin và cấu tạo bằng chất xelluloz. Hơn thế nữa chu trình sống của chúng có giai đoạn bào tử động có roi làm cho chúng khác biệt với những nấm khác được mô tả trong phần còn lại của bài này.



Hình 52.1. Sơ đồ thể hiện chuỗi các sự kiện trong chu trình sống điển hình của nấm.

Phân loại

Giới: Fungi (Nấm)

- Có nhân, hệ sợi gồm các sợi nấm có vách tế bào chứa kitin, không có lông và roi.

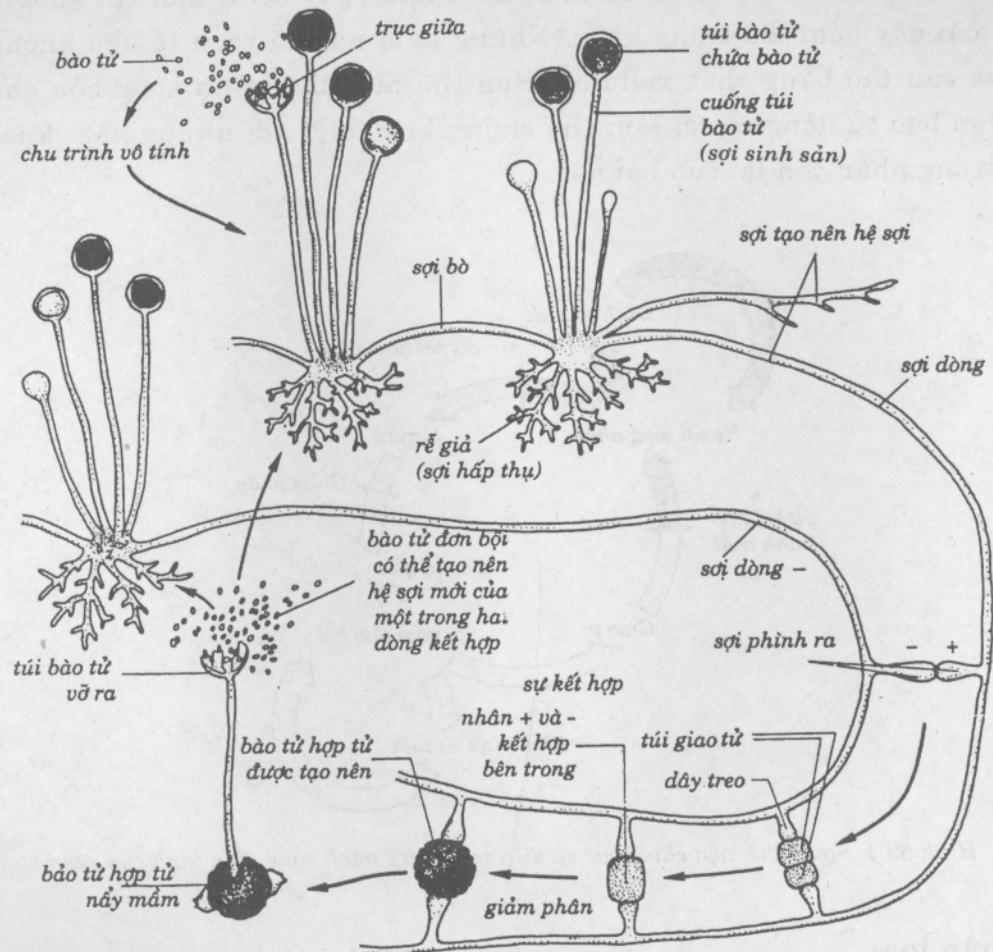
- Sinh sản hữu tính và vô tính nhờ bào tử.

- Sống trong đất.

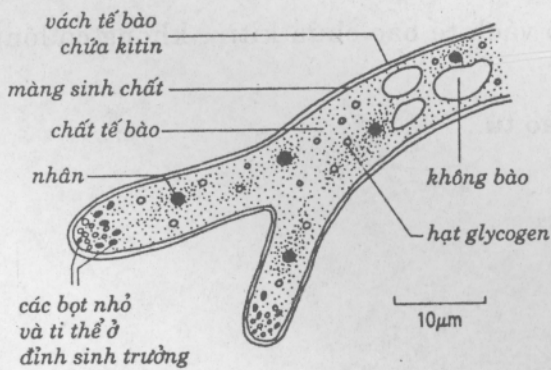
- Dị dưỡng, hoại sinh, kí sinh.

Ngành: Nấm tiếp hợp (Zygomycota)

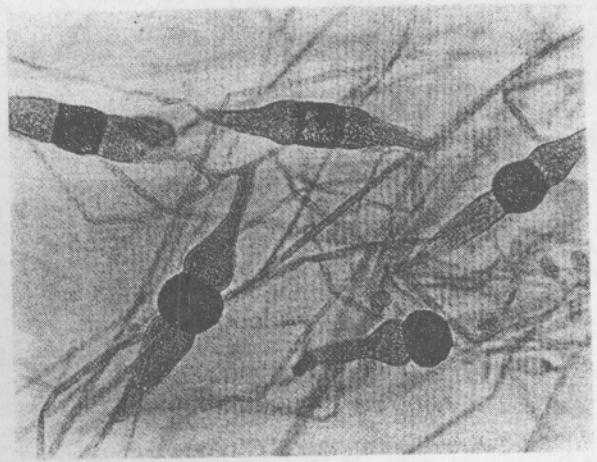
A. Sơ đồ chu trình sống



B. Chi tiết một sợi nấm đang mọc



C. Ảnh chụp hệ sợi



Hình 52.2. Cấu tạo và vòng đời của nấm mốc bánh mỳ *Rhizopus stolonifer*.

- Sợi nấm không có vách ngăn ngang, sinh sản hữu tính do tiếp hợp tạo nên những bào tử động bền vững.

- Ở đất, phổ biến.

- Hoại sinh, một số dạng kí sinh.

Đại diện: *Rhizopus*

Ngành: Nấm túi (*Ascomycota*)

- Sợi nấm có vách ngang, sinh sản vô tính bởi bào tử đính, sinh sản hữu tính tạo ra cái túi chứa túi bào tử nang (ascospore).

- Ở đất, phổ biến.

- Hoại sinh, kí sinh.

Đại diện: *Claviceps*, *Saccharomyces*

Ngành: Nấm đảm (*Basidiomycota*)

- Sợi nấm có vách ngang, sinh sản thường hữu tính dẫn đến sự tạo thành các đám hình gậy mang bào tử đảm.

- Ở đất, phổ biến.

- Hoại sinh, kí sinh.

Đại diện: *Agaricus*

Ngành: Nấm bất toàn (*Deuteromycota*)

- Nấm không có cấu trúc chuyên hóa cho sự sinh sản hữu tính.

- Ở đất, sống phổ biến.

- Hoại sinh, kí sinh

Đại diện: *Penicillium*, *Dactylaria*

Ngành: Địa y (*Mycophycophyta*)

- Dạng sống cộng sinh giữa nấm và sinh vật quang hợp như tảo lục hoặc vi khuẩn lam.

- Sống ở đất, nơi sống khắc nghiệt, chủ yếu là tự dưỡng.

Đại diện: *Cladonia*

52.2. NẤM HOẠI SINH (RHIZOPUS)

Cấu trúc

Mốc bánh mỳ *Rhizopus stolonifer* là đại diện thường gặp ở ngành Zygomycota. Bào tử của *Rhizopus* được gió mang đi và nảy mầm ở trên các chất hữu cơ thích hợp nào đó. Nấm phát triển tốt ở bánh mỳ nhưng xâm nhập và phá hủy hoa quả khi vận chuyển hoặc trong kho.

Sợi nấm của *Rhizopus* không có vách ngăn ngang hoặc màng phân cách và được gọi là **cộng bào**. Nhân rải rác khắp chất tế bào liên tục (hình 52.2B). Bào quan giống với ty thể chuyển động tự do trong sợi nấm và có thể tập trung ở lại các vùng sinh trưởng mạnh. Khi hệ sợi được tạo lập thì sợi nấm lớn được gọi là **sợi bò mọc** ra phía bên. Khi chạm vào giá thể thì sợi nấm mới phát triển (hình 52.2A). *Rhizopus* dinh dưỡng hoại sinh bằng các sợi nấm nhỏ phân nhánh, hay **rễ giả**, rễ giả đâm sâu vào giá thể và tiết ra các enzym và hấp thụ chất dinh dưỡng.

Sinh sản

Sự sinh sản vô tính gồm các sợi sinh sản được gọi là **cuống túi bào tử** mọc thẳng đứng. Tận cùng của mỗi cuống phình ra và từng phần phát triển và tách rời ra và trở thành **túi bào tử**.

Tận cùng hình tròn của sợi bên trong túi bào tử được gọi là **trục giữa**. Túi bào tử khi chưa chín có màu trắng nhạt, nhưng sự phát triển tiếp tục các tinh thể canxi oxalat được tích tụ bên trong vách túi bào tử để tạo nên màu đen xám (xem hình 52.2C). Khi túi bào tử chín, vách ngoài của chúng khô đi và nứt để tung ra vô số các bào tử chống chịu được, phát tán đi nhờ gió. Hình dạng bên ngoài giống cái đầu đinh ghim giả thích tên gọi được dùng để mô tả *Rhizopus* và các thành viên khác của ngành Zygomycota.

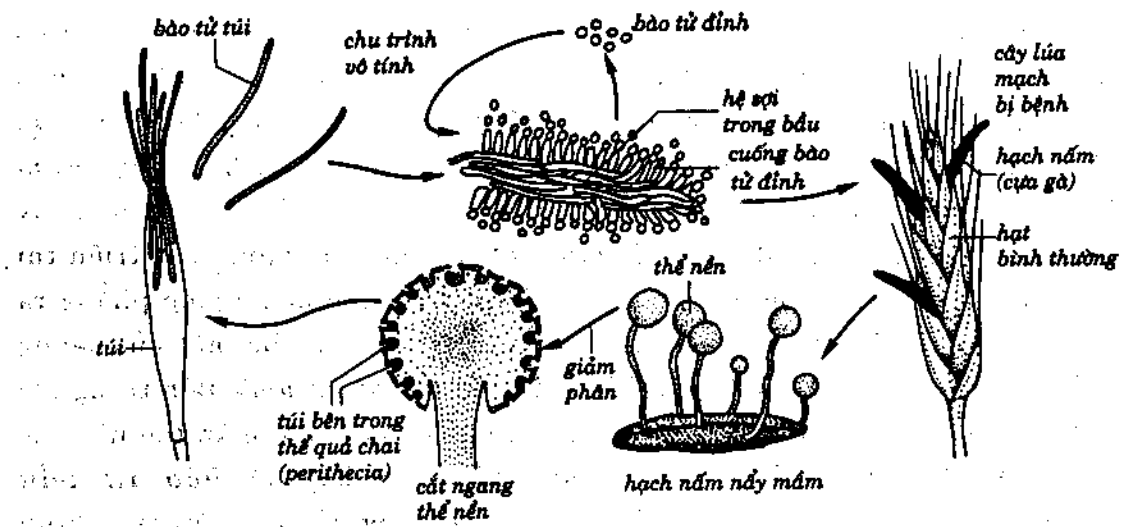
Tiếp hơn là cách sinh sản hữu tính được quan sát thấy ở *Rhizopus* được xảy ra giữa các dòng kết đôi khác nhau về mặt di truyền. Sự sinh sản này tiến hành ít hơn nhiều so với sinh sản vô tính vì lẽ thời cơ là hạn hữu để các bào tử từ các dòng + và - diễn ra trên cùng một giá thể. Khi hệ sợi của các dòng + và - gặp nhau, các nhánh hình que ngắn phát triển và phình ra (hình 52.2A). Sau đó đoạn tận cùng của các nhánh tạo vách tách riêng ra để hình thành nên **túi giao tử**, mỗi túi có chứa nhiều nhân từ các sợi bố mẹ. Khi các túi giao tử kết hợp, nhân bên trong kết hợp từng đôi, một từ bố và một từ mẹ, kết quả là có nhiều nhân lưỡng bội được sinh ra. Tất cả nhân đó đều bị hủy đi, chỉ trừ một nhân lưỡng bội tiến hành ngay sự giảm phân để sinh ra bốn nhân đơn bội. Ba trong số đó cũng sẽ bị hủy hoại đi để chỉ còn một nhân đơn bội được giữ lại mà thôi. Cấu trúc được tạo nên có tên gọi là **hợp bào tử** tiết ra vách bảo vệ dày có thấm các tinh thể canxi oxalat có thể giữ ở trạng thái nghỉ lâu dài. Gặp điều kiện thuận lợi hợp bào tử nảy mầm, tạo nên **túi bào tử** để rồi vỡ ra và phát tán đi vô số các bào tử đơn bội.

52.3. NẤM KÍ SINH (CLAVICEPS)

Nấm thuộc Ngành Ascomycota được phân biệt với các nấm khác ở chỗ có cấu tạo được gọi là **túi**, túi được tạo thành là do kết quả của sự sinh sản hữu tính. Mỗi túi là một nang trong đó có nhân đơn bội từ các dòng bố mẹ khác nhau

kết hợp để cho ra nhân hợp tử lưỡng bội. Nhân hợp tử phân chia giảm nhiễm và tiếp theo sau là một hoặc một số lần phân bào nguyên phân tạo nên các **bào tử túi**. Mỗi bào tử túi gồm một nhân và chất tế bào được bao quanh bởi một màng và có vách bào tử. Trường hợp điển hình bào tử túi được phát tán nhờ gió. Sự sinh sản vô tính ở nấm túi xảy ra nhờ các bào tử có tên gọi là **bào tử đỉnh** (conidium), các bào tử này được sinh ra ở trên đỉnh của các sợi sinh sản chuyên hóa.

Nấm men, mốc, nấm mũ, nấm cục đều là nấm túi. *Claviceps purpurea* được mô tả ở đây là loài kí sinh quan trọng tạo nên bệnh mạch giác (ergot) ở lúa mạch và những cây họ lúa khác. Chu trình sống của *Claviceps* được mô tả ở hình 52.3. Bào tử túi được hình thành về mùa xuân khi lúa mạch ra hoa và được gió mang đi. Những bào tử này rơi đến các hoa non, nảy mầm và tạo nên hệ sợi để rồi xuyên qua bầu của hoa. Ở trên bề mặt của hệ sợi các sợi ngắn được gọi là **cuống bào tử đỉnh** được tạo nên và các bào tử vô tính hay bào tử đỉnh (conidium) được nảy chồi. Các bào tử đỉnh này được bao trong mật hoa, chất dính tiết ra làm thức ăn cho côn trùng và để rồi lại có thể mang đến các hoa khác. Hệ sợi tiếp tục phát triển rồi trở nên cứng và cuối cùng biến đổi thành một cấu trúc cứng, màu tím nên được gọi là **hạch nấm** (sclerotium) hay cựa gà. Cấu tạo này giống về hình dạng với hạt bình thường, nhưng phần nào lớn hơn. Về mùa thu hoặc trong mùa thu hoạch, các hạch nấm rụng xuống đất và qua đông tại đây.



Hình 52.3. Cấu trúc và chu trình sống của *Claviceps purpurea*

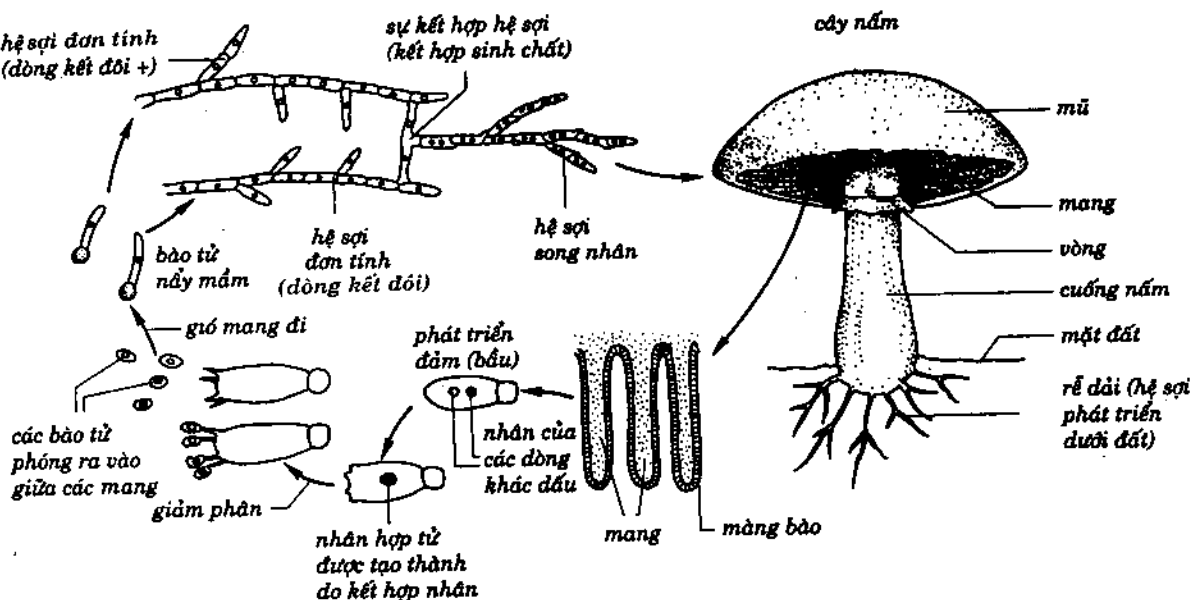
Khi có điều kiện thuận lợi, hạch nấm nảy mầm sinh ra một số thể quả nhỏ giống với nấm. Trên đầu hoặc thể nền của chúng các túi giao tử dục và cái phát triển và kết hợp với nhau. Túi được hình thành thường mảnh, có hình trụ và mỗi túi có tám bào tử túi dài xếp cạnh bên nhau. Cái túi hợp nhóm với nhau bên trong thể quả chai vì giống như cái chai, và khi chín các bào tử túi mở ra và phụt lên trên dưới áp suất.

Hạch nấm của *Claviceps* có chứa các chất *analoit* độc khác nhau. Trước đây hạch nấm thường được xay lẫn với hạt mạch thành bột có chứa hơn 10% hệ sợi đã thành bột. Nướng thành bánh mì bột mì nhiễm khuẩn gây sảy thai, mất trí, ảo giác và tử vong cho con người. Cảm giác bỏng rát ở các đầu ngón tay, chân là dấu hiệu bị nhiễm độc hạch nấm và ở thời Trung cổ, bệnh được xem như do lửa của thánh Anthony. Ngày nay những trường hợp của bệnh hạch nấm trong dân gian là hiếm có, nhưng nấm còn là nguyên nhân phổ biến gây độc cho các súc vật nuôi chăn thả trâu trên đồng cỏ nhiều nấm. Các *analoit* (Alkaloid) chiết rút ra được dùng làm thuốc phòng trừ chống xuất huyết, đặc biệt trong sinh đẻ.

52.4. NẤM ĂN (AGARICUS)

Ví dụ thông thường của nấm trong Ngành Basidiomycota như nấm ăn, nấm mũ độc, nấm trùn. Phần lớn các loài sống hoại sinh, nhưng nhóm này cũng bao gồm nấm gỉ sắt ở lúa mì và những nấm bệnh khác ở cây trồng. Các đặc tính chủ yếu của ngành có thể được minh họa qua mô tả cấu trúc và chu trình sống của nấm thường gặp ở đồng ruộng *Agaricus campestris*.

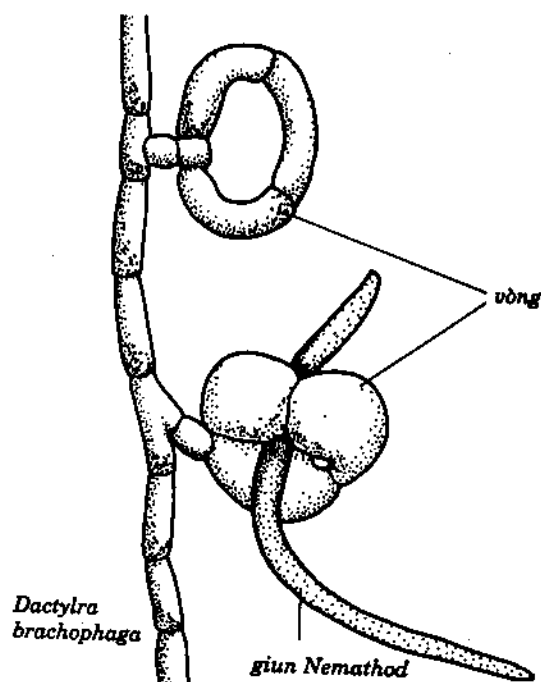
Bào tử của *Agaricus* là đơn bội và nảy mầm để sinh ra hệ sợi phát triển dưới đất (xem hình 52.4). Sự kết hợp của sợi nấm từ các dòng kết đôi khác nhau tạo nên hệ sợi song nhân để rồi phát triển rộng không có sự kết hợp nhân và cuối cùng cho ra một hoặc một số thể mang bào tử được gọi là *cây nấm* (basidiocarp). Đó là cây nấm có cấu tạo nhìn thấy được ở trên mặt đất. Mỗi cây gồm một *cuống* thẳng đứng đỡ lấy một *mũ* ở phía trên. Cây nấm phát triển thì cái mép của mũ vỡ ra từ vòng mô phiến và các phần phiến mỏng giẹp phẳng ra để lộ nhiều *mang nấm* dạng phiến xếp tỏa tròn từ tâm ra. Bề mặt của mang được phủ một lớp mang bào tử được gọi là *màng bào* (*hymenium*). Bên trong lớp này có sự kết hợp nhân xảy ra ngay và tiếp theo đó là sự giảm phân tạo nên các nhân đơn bội tách rời nhau thành *bào tử đằm* hay là *bào tử bầu* (basidiospore). Những bào tử này phát triển ở tận cùng của các cấu trúc hình que đặc trưng được gọi là *đằm* hay *bầu* (basidium). Bào tử được phát tán do cơ chế nổ và bắn ra ngoài giữa các mang. Hàng triệu bào tử được giải phóng và chuyển đi nhờ gió.



Hình 52.4. Cấu trúc và chu trình sống của *Agaricus campestris*.

52.5. NGÀNH DEUTEROMYCOTA

Ngành Deuteromycota hay Nấm bất toàn (là một nhóm do người ta miễn cưỡng tập hợp lại) gồm khoảng 20.000 loài mà chỉ biết đến các giai đoạn sinh sản vô tính của chúng. Các giai đoạn hữu tính thì chưa bao giờ được quan sát thấy hoặc hoàn toàn không có. Phần lớn nấm bất toàn được cho là phát sinh từ nấm túi do những sự giống nhau trong cấu trúc của hệ sợi và sự hình thành bào tử vô tính, hoặc bào tử đính. Ngành này gồm loài mốc *Penicillium chrysogenum* loài chiết xuất ra được chất kháng sinh **penicillin** (xem mục 52.7). Mặc dù những số lượng lớn hệ sợi đã được nuôi trồng, nhưng các giai đoạn hữu tính thì chưa bao



Hình 52.5. Các vòng bắt giun tròn của nấm *Dactylaria*

giờ được nhìn thấy. Tuy thế sức tái tổ hợp di truyền vẫn sinh ra và có thể là do **quá trình đồng tính** trong đó các nhân khác nhau về mặt di truyền kết hợp với nhau. Sự giảm phân xảy ra và các nhân đơn bội mới được tạo nên để cho trực tiếp hệ sợi mới.

Một thành viên khác của ngành là nấm đất *Dactylaria* loại nấm bắt và tiêu hóa các giun tròn. Có những vòng đặc biệt dính với sợi nấm có thể được thít chặt lại khi có sự tiếp xúc với các con giun chui qua đó (hình 52.5). Cơ chế thít là ở sự thẩm thấu và trương khi hấp thụ nhanh nước. Con giun bị bắt bị các sợi nấm xuyên vào và mô của nó dần dần bị tiêu hóa đi.

52.6. SỰ LIÊN KẾT CỦA NẤM

Địa y được tạo thành là kết quả của sự kết hợp giữa nấm và đối tác quang hợp. Cấu tạo của nó là ví dụ xuất sắc về **sự cộng sinh** và được mô tả trong bài 57. Địa y là những sinh vật tiên phong và thường xuất hiện đầu tiên ở những nơi trống trải như đá tảng hoặc nham thạch núi lửa đã nguội. Địa y thích nghi cực kỳ tốt để sống trong những điều kiện gay gắt và có thể chịu đựng được những thời kỳ lâu dài của giá lạnh hoặc khô hạn. Địa y phát triển chậm nhưng rất phong phú ở các miền Bắc và Nam cực. Thân địa y rắn chắc của *Cladonia* và những địa y khác cung cấp thức ăn cho tuần lộc ở vùng cực Bắc.

Rễ nấm là tổ hợp nấm với rễ thực vật bậc cao. Nấm trong rễ (endomycorrhiza) là trường hợp nấm ký sinh đơn bào sống bên trong các tế bào rễ cây. Nấm có rễ nấm ngoài (endomycorrhiza) có sợi nấm tạo bao dày đặc bao quanh đầu rễ và xâm nhập vào giữa các tế bào rễ cây. Nấm thu nhận được chất dinh dưỡng hữu cơ từ tế bào của rễ, còn cây chủ thì lại được lợi bằng cách hấp thụ các ion canxi, photphat kali và các ion khác do nấm hấp thụ được từ đất. Ít nhất có 80% thực vật có hoa có rễ nấm và ở một số loài bao gồm cả lan, cam, chanh, thông, rễ nấm là có vai trò chủ yếu cho sự sinh trưởng và phát triển bình thường. Một số nấm kích thích sự sinh trưởng bằng cách tiết ra những hoocmon thực vật như AIA (bài 41).

52.7. TẦM QUAN TRỌNG VỀ SINH THÁI HỌC VÀ KINH TẾ CỦA NẤM

1. Sự phân hủy

Cũng như vi khuẩn, nấm hoại sinh tác động như một sinh vật phân hủy trong hệ sinh thái. Nhiều loại nấm dinh dưỡng trên các xác chết và chất thối rữa ở trong đất và giúp cho quá trình tái chế chất dinh dưỡng, chẳng hạn như photphat và sunphat, những chất được cây hấp thụ.

Sự đa dạng của các enzym tiêu hoá ở các nấm hoại sinh cho phép chúng sử dụng những chất ít dùng làm thức ăn. Nấm có thể phá hoại áo quần, tranh vẽ, đồ da, sáp, một số loại chất cách điện trên dây kim loại hoặc dây cáp, phim ảnh, các chất phủ vật kính máy ảnh, máy quay phim và ngay cả chất khởi động máy bay; là nguyên nhân phổ biến gây thối rửa thức ăn dự trữ và thường tạo ra những sản phẩm phế thải độc hại cho con người. Nấm *Merulius lachrymans* tạo nên mục khô cho các khung nhà, hàng năm gây thất thiệt hàng chục tỷ đồng. Quả thể của chúng nhân nhúm giống như bánh đa và lớn tới 30cm đường kính, mỗi quả thể tạo ra bào tử đủ để nhiễm cho cả một thành phố. Sợi nấm hấp thụ nước từ khí quyển và có thể phát triển mạnh trong gỗ tương đối khô làm thối rửa lõi gỗ.

2. Thực phẩm

Nấm là bộ phận quan trọng cho các *công nghệ lên men*.

Các loài nấm men, như *Saccharomyces cerevisiae* được dùng để oxy hóa đường thành ethanol và cacbon dioxyt. Quá trình này được gọi là sự lên men rượu (xem bài 10) được dùng làm rượu vang, bia và bánh mì. Phomat được sản xuất chủ yếu do sự lên men vi khuẩn nhưng nấm cũng có tham gia để tăng thêm mùi vị và cấu tạo, chẳng hạn như phomat xanh thì những vân xanh là hệ sợi bào tử nấm. Các loài khác nhau của mốc *Penicillium* để chế các loại phomat Camembert và Roquefort.

Agaricus bisporus là loài nấm ăn có giá trị lớn. Một số lớn các loại nấm khác được thu hái làm thức ăn, nhưng phải thận trọng để phân biệt loại nào là ăn được, loại nào không. Nấm cục gồm những bào tử dưới đất cho những cấu tạo của các loài khác nhau của chi *Tuber* để sinh trưởng trong tổ hợp với rễ cây gỗ, thường là cây sồi. Bào tử của chúng được phát tán bởi các con thú nhỏ được hấp dẫn tới bởi mùi đặc biệt của cục nấm. Nấm cục là thức ăn có giá trị trong nghề làm bếp của Pháp và được thu hái nhờ có chó và lợn đã được huấn luyện để đánh hơi.

3. Các chất chiết rút

Nhiều chất kháng sinh là những chất quan trọng nhất được chiết rút từ nấm. *Penicillium* được phát hiện và đặt tên lần đầu do Ngài Alexander Flemming vào năm 1928 và sau đó được phát triển như chất điều trị y tế chống các nhiễm khuẩn do Howard Florey và Ernst Chain. *Penicillium* có hiệu lực chống lại phần lớn các loại vi khuẩn gây các bệnh bạch hầu, viêm phổi, viêm màng não, thối hơi, giang mai, lậu, cũng trị cả vi khuẩn *Staphylococcus* thường là thủ phạm gây nhiễm trùng máu ở các vết thương. Thuốc này đã cách mạng sự điều trị các bệnh kể trên và tăng cường phục hồi sức sau phẫu thuật.

Penicillium không hiệu ứng với *Mycobacterium tuberculosis* nhưng sự tìm tòi chất kháng sinh khác đã thành công trong phát minh chất kháng sinh vi khuẩn **streptomycin** chất được dùng trong tổ hợp với các thuốc khác mà thực sự đã loại bỏ được bệnh lao ở các nước phát triển.

Penicillium hiện là chất kháng sinh an toàn và có thể biến đổi về mặt hóa học để sản xuất ra nhiều loại thuốc hơn. Nhưng đáng tiếc cũng giống như những kháng sinh khác, Penicillium đã được quá lạm dụng cả trong điều trị những nhiễm trùng nhẹ ở người cả bổ sung cho thức ăn của động vật. Vì đặt vào trong áp lực chọn lọc mạnh, nhiều loài vi khuẩn có được khả năng chống chịu tạo nên những enzym kháng lại Penicillium và những chất kháng sinh khác.

Các dòng đa kháng của *Staphylococcus aureus* (MRSA) ngày nay đang đặt ra mối đe dọa thực sự cho sức khỏe ở nhiều bệnh viện.

Các chất khác có thể chiết xuất với số lượng để bán ra thị trường từ việc trồng nấm là axit xitric và các vitamin.

4. Nấm bệnh

Một số ít nấm ký sinh trên con người. Các bệnh ngoài da bàn chân (athlete's foot) và chốc lở là do các loài *Tinea* thích hấp thụ protein keratin, còn *Candida albicans* một loại nấm men gây nhiễm bệnh lở miệng hay âm đạo cũng như là chứng lở miệng ở trẻ con.

Việc nhiễm nấm bệnh ở thực vật có hệ quả lớn lao về sinh thái và kinh tế. Nhiều loài ngũ cốc như lúa mì, lúa mạch rất nhạy cảm với **bệnh nấm than** và **bệnh gỉ sắt**. Bệnh gỉ sắt ở lúa mì, *Puccinia graminis* có chu trình sống gồm hai vật chủ khác nhau và khó mà dùng chất hóa học diệt nấm để phòng trừ được. Chiến lược có hiệu quả nhất là phát triển những loài cây trồng chống chịu nhờ vào sự chọn giống. Nấm cựa gà (ergot) là loài ký sinh quan trọng của lúa mạch. Táo, nho, anh đào và hoa hồng bị nhiễm bởi nấm ký sinh thực vật bắt buộc được gọi là **mốc bụi**. **Bệnh nấm cây du Hà Lan** là do nấm *Ceratocystis ulmi* được lan truyền từ cây này sang cây khác chủ yếu do loại bọ rùa thuộc chi *Scolytus*. Sợi nấm giết chết cây bằng cách bịt các mạch dẫn nước và thải ra các độc tố.

53. GIỚI THỰC VẬT

1. THỰC VẬT Ở CẠN NGUYÊN THỦY

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể: .

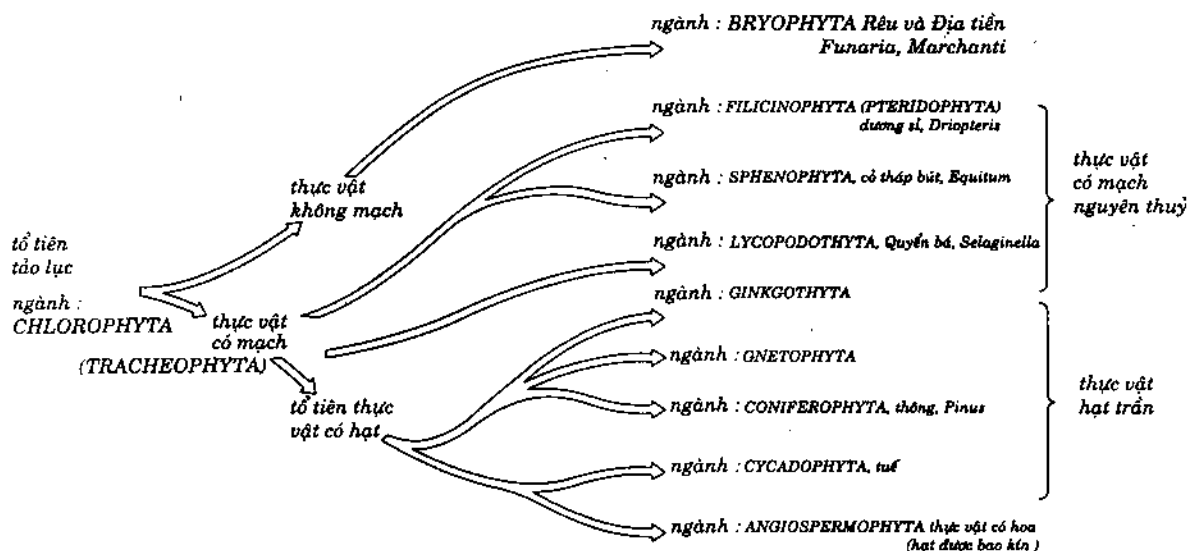
- Thống kê những đặc điểm quan trọng của thực vật.
- Phác thảo được những đặc điểm khác biệt của các cơ thể thuộc ngành Bryophyta, ngành Filicinophyta, ngành Sphenophyta và ngành Lycopodophyta.
- Giải thích được các vấn đề chính trong sự tiến hóa của thực vật ở cạn.
- Mô tả cấu trúc và chu trình sống của địa tiền, *Marchantia polymorpha*.
- Mô tả cấu trúc và chu trình sống của rêu, *Funaria hygrometrica*.
- Giải thích sự quan trọng của quả bào.
- Phân biệt lá tiểu bào tử và đại bào tử.
- Mô tả cấu trúc và chu trình sống của dương xỉ đực, *Dryopteris filix-mas*.
- Mô tả tóm tắt cấu trúc của cỏ tháp bút, *Equisetum arvense*.
- Mô tả cấu trúc và chu trình sống của quỳn bá, *Selaginella kraussiana*.
- Giải thích sự quan trọng của dị bào tử.
- So sánh những sự thích nghi với đời sống ở cạn của các loài nêu trên.

53.1. MỞ ĐẦU

Thực vật là những cơ thể đa bào, có nhân thật có vách tế bào bằng xelluloz. Chúng tự dưỡng và nhận năng lượng do quang hợp, hấp thụ năng lượng ánh sáng do chất diệp lục a và b và các sắc tố khác nhau xanthophin và carotinoit. Những sắc tố này được chứa trong lục lạp và tạo cho thực vật có màu lục. Nguyên liệu dinh dưỡng tích lũy là tinh bột. Thực vật sinh sản hữu tính và thích nghi với đời sống ở cạn dù cho nước bên ngoài có thể vẫn cần cho sự vận chuyển của các giao tử. Mọi chu trình sống của thực vật đều có sự xen kẽ thế hệ.

Lịch sử tiến hóa của thực vật được biết khá rõ và các mối quan hệ giữa các nhóm khác nhau được tóm tắt trong hình 53.1A. Một mối liên kết chặt chẽ với tảo lục (ngành Chlorophyta) là rõ rệt từ sự giống nhau trong cấu trúc và sinh lý giữa tảo lục và các thực vật nguyên thủy. Sự phát triển của tổ chức đa bào trong tảo lục đã được mô tả ở bài 47.

Trong bài này cấu trúc và các đặc tính thích nghi của 4 ngành được mô tả. Rêu và địa tiên, ngành Bryophyta là nhóm nguyên thủy nhất không có mô dẫn nước phát triển đầy đủ. Chúng được gọi là **thực vật không mạch**. Dương xỉ, ngành Filicinophyta, cỏ tháp bút, ngành Sphenophyta và thông đất, ngành Lycopodophyta đều có các tế bào dẫn nước hay là **quản bào** và chưa được gọi là **thực vật có mạch** hoặc **Tracheophyta**. Chúng chỉ rõ sự thích nghi có hiệu quả tăng lên cho đời sống trên cạn.



Hình 53.1. Các mối quan hệ tiến hóa trong giới thực vật.

Phân loại

Giới: Thực vật (Plantae).

Có nhân thật, đa bào, vách tế bào chứa xelluloz, chu trình sống có sự xen kẽ các thế hệ.

Sống trên mặt đất, trong nước ngọt.

Quang hợp, chất diệp lục a, b, chất dự trữ tinh bột.

Ngành: BRYOPHYTA

Thực vật không có mô dẫn nước phát triển đầy đủ.

Thế hệ thể giao tử ưu thế.

Sống nơi đất ẩm, nước ngọt, nước bên ngoài cần cho sự chuyển động của giao tử.

Lớp: Hepaticae (địa tiên)

Thể giao tử hình giải hoặc "hình lá" có rễ giả là các tế bào đơn giản.

Đại diện: *Marchantia*

Lớp: Musci (rêu)

Thể giao tử mọc thẳng đứng với (thân) và (lá), rễ giả đa bào.

Đại diện: *Funaria*, *Sphagnum*

Ngành: Filicinophyta (dương xỉ)

Thực vật có mô dẫn (thực vật có mạch), lá phiến lớn mọc trực tiếp từ thân rễ ngầm, thể hệ bào tử ưu thế, thường là bào tử đồng loại mọc trên đất, nước ngọt, nước bên ngoài cần cho giao tử chuyển vận.

Đại diện: *Dryopteris*

Ngành: Sphenophyta (cỏ tháp bút).

Thực vật có mô dẫn (thực vật có mạch), lá phiến nhỏ, thân rễ ngầm, thân có mấu, thể hệ thể bào tử ưu thế, mọc trên đất, bào tử đồng loại, nước bên ngoài cần cho giao tử chuyển vận.

Đại diện: *Equisetum*

Ngành Lycopodophyta (Quyển bá)

Thực vật có mô dẫn (thực vật có mạch), lá phiến nhỏ, thân nằm ngang có cành đứng, rễ thật, thể hệ thể bào tử ưu thế, một số loài bào tử khác loại mọc ở đất, nước ở ngoài cần cho giao tử chuyển vận.

Đại diện: *Selaginella*

53.2. TIẾN HÓA CỦA THỰC VẬT TRÊN CẠN

Những thực vật trên cạn đầu tiên đã xuất hiện 400-450 triệu năm về trước. Cấu trúc tế bào của chúng rất giống với cấu trúc của tảo lục, nhưng những điểm chuyên hóa thêm là cần thiết để vượt qua một số vấn đề trọng yếu.

1. Sự mất nước

Nước bay hơi từ các bề mặt ẩm ướt tiếp xúc với không khí. Thực vật ở cạn cần ngăn ngừa khô hạn bên ngoài hoặc vẫn sống ở nơi ẩm ướt. Nhiều tảo biển sống ở vùng giữa các triền sóng phơi nắng tạm thời nhờ tạo được lớp chất nhầy. Cũng giống thế nhưng với cơ chế quan trọng hơn nhiều là sự tiết một hỗn hợp chất giống sáp và chất béo được gọi là cutin. Chất này thấm vào vách tế bào biểu bì của các loài thích nghi ở cạn và thường tạo thành một lớp tách biệt bên ngoài hay là cuticun. Cuticun không thấm nước và tạo nên một lớp chắn có hiệu quả cao chống lại sự mất nước. Bryophyta thường không có lớp cuticun và sống ở những nơi ẩm ướt còn tất cả các thực vật có mạch hạn chế sự mất nước bằng cách đó.

2. Trao đổi khí

Dioxyt cacbon cần cho quang hợp. Ở tảo, khí đó được hấp thụ bằng khuếch tán qua toàn bộ bề mặt cơ thể, còn ở thực vật ở cạn qua những lỗ bé được gọi là **lỗ khí**. Những lỗ này tạo lối vào mô thịt lá ở bên trong cây, nơi đây xảy ra sự trao đổi khí. Bề mặt của tế bào thịt lá có thể giữ ẩm không làm mất nước thừa.

3. Chống đỡ và vận chuyển

Mọi sinh vật ở cạn đều cần sự chống đỡ. Thực vật cần trải bề mặt rộng để quang hợp và có một sự lợi thế rõ ràng trong việc kéo dài bề mặt đó ở những khoảng cách trên mặt đất, nơi nó không bị che bóng bởi địa thế bao quanh hoặc bởi những cây khác. Sự sắp xếp như vậy cần cho các cơ quan quang hợp hình phiến, (**lá**) được chống đỡ bởi một **thân** thẳng đứng dính vào đất nhờ rễ. Điều đầu tiên trong quá trình tiến hóa của các cơ quan là sự phát triển các tế bào dẫn nước được gọi là **quản bào** có vách tế bào vững chắc thấm chất lignin. Những tế bào này là một phần của mô thực vật là **xylem**. Cùng với các tế bào phloem chúng tạo thành các bó mạch cứng rắn và gân lá và chúng giữ vai trò bộ khung cho các phần khác của cây cỏ (xem bài 38 và bài 39). Nước và chất khoáng được rễ hấp thụ và chuyển lên nhờ xylem, còn đường và các chất dinh dưỡng khác được chuyển từ lá tới các phần khác của cây nhờ phloem.

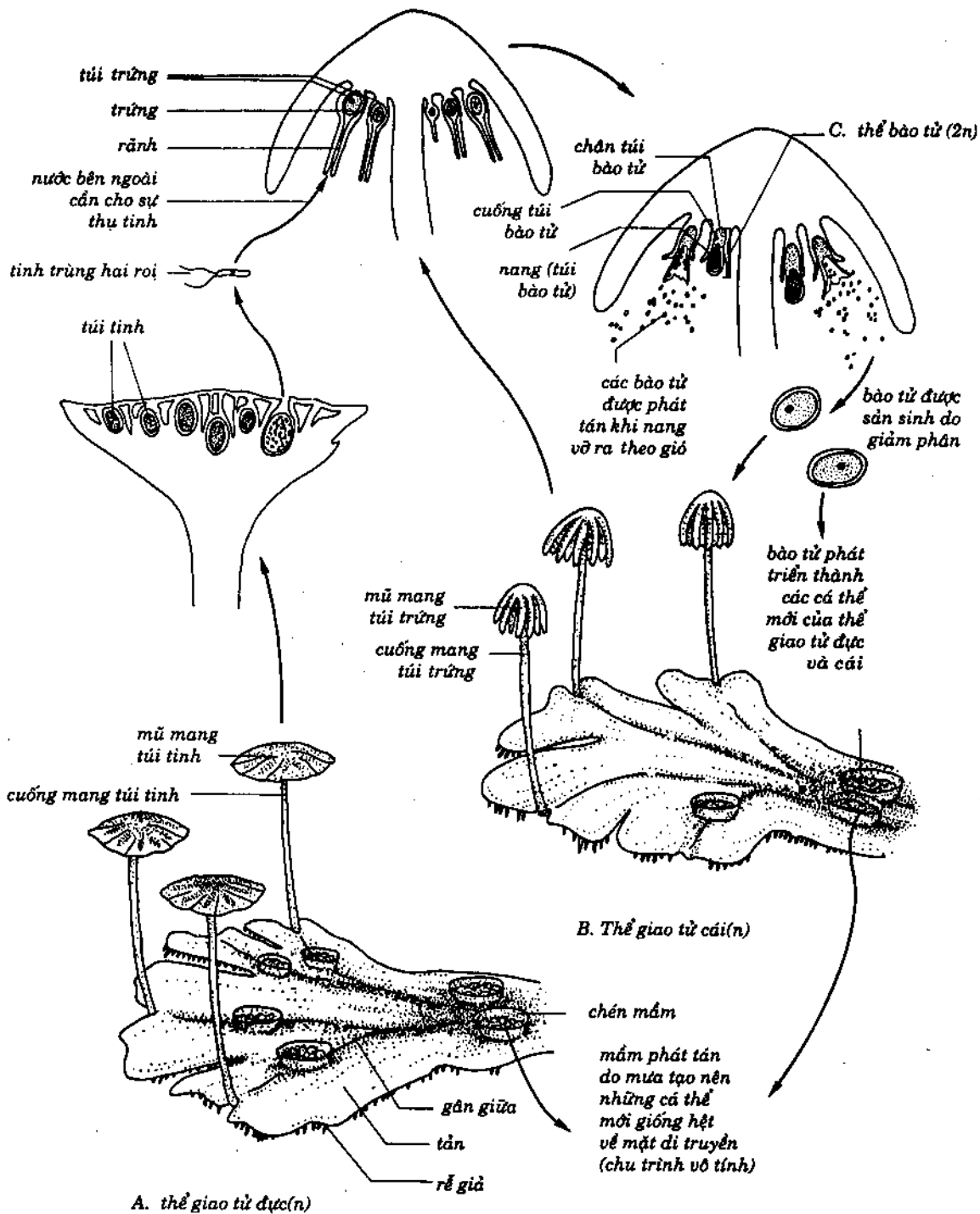
4. Sự sinh sản

Hình ảnh tiêu biểu của sinh sản hữu tính ở tảo là sự hình thành giao tử được chuyển động. Tinh tử bơi lội tới các giao tử cái chủ yếu là nhờ có nước bên ngoài. Điều đó vẫn được giữ lại thực sự ở Rêu và các thực vật có mạch nguyên thủy, nhưng có một khuynh hướng là thể bào tử (mà tạo những bào tử bay theo gió) sẽ trở nên ưu thế trong chu trình sống. Ở những thực vật tiến hóa hơn, thể hệ thể giao tử trở nên tiêu giảm nhiều hơn nữa và những cơ chế khác nhau làm cho nó không cần đến nước bên ngoài nữa. Những dạng tiên tiến đó sẽ được mô tả ở bài 54.

53.3. NGÀNH BRYOPHYTA

Bryophyta bị hạn chế trong sự phân bố, chủ yếu ở những nơi đất ẩm và ở mép các bờ sông và hồ nước ngọt. Chúng tạo thành một hợp phần quan trọng của thảm thực vật đồng rêu (tundra) và các vùng núi và giữ vai trò sinh thái quan trọng trong sự xâm chiếm vùng đất trống chẳng hạn như đất bị cháy hoặc tro núi lửa.

Ngành gồm hai nhóm chính, các ví dụ dưới đây.



Hình 53.2. Chu trình sống của địa tiền, *Marchantia polymorpha*.

1. Lớp Địa tiền (Hepaticae)

Gọi là địa tiền vì đó là vị thuốc thảo mộc chữa bệnh gan, một thực thể phát sinh từ thuyết mà theo đó cây và cơ quan của con người giống nhau về hình dạng qua đó mà chỉ ra hiệu lực trị bệnh.

Marchantia polymorpha được minh họa ở hình 53.2 thường gặp dọc theo các con đường mòn trong vườn ẩm hoặc ở những nơi ẩm ướt khác. Cơ thể chính là thể giao tử hình dẹp có màu lục xẫm được xem như là một **tảo** do chỗ không phân hóa thành rễ thân và lá - tảo có một **gân chính** và phân thành hai chạc hay lưỡng phân hình cành. Mặt trên của tảo được chuyên hóa cho quang hợp với các lỗ và các phòng khí chứa các tế bào quang hợp xếp thưa nhau, có chứa nhiều hạt diệp lục. Những tế bào của mặt dưới không chứa lục lạp và một số được biến đổi thành **rễ giả** để dính giữ tảo và để hấp thụ nước và chất khoáng.

Sinh sản vô tính xảy ra do những cấu tạo hình chén phát triển ở mặt trên. Những cấu tạo này chứa những đốm nhỏ các tế bào được gọi là mầm, mầm có thể được phát tán bởi các giọt mưa và hình thành thể giao tử mới.

Sinh sản hữu tính gồm những túi giao tử đực và cái chuyên hóa được phát sinh trên các mẫu lõi hình cái ô từ tảo thể giao tử. *Marchantia polymorpha* là **cây khác gốc** nói cách khác là có sự phân chia giới tính. Túi giao tử đực hay là **túi tinh** có cấu trúc hình bình cầu chứa đầy tinh trùng. Túi giao tử cái khi chín được gọi là **túi trứng** gồm một tế bào trứng đơn độc hay là **noãn** được bao bọc bởi một áo của những tế bào không sinh sản. Tinh trùng được chuyển vận từ thể giao tử đực tới thể giao tử cái nhờ sự bắn tóe của các giọt nước mưa. Sau thụ tinh hợp tử trở thành phôi, phôi phát triển thành thể bào tử đơn giản còn được giữ lại trên thể giao tử và hoàn toàn phụ thuộc với thể giao tử.

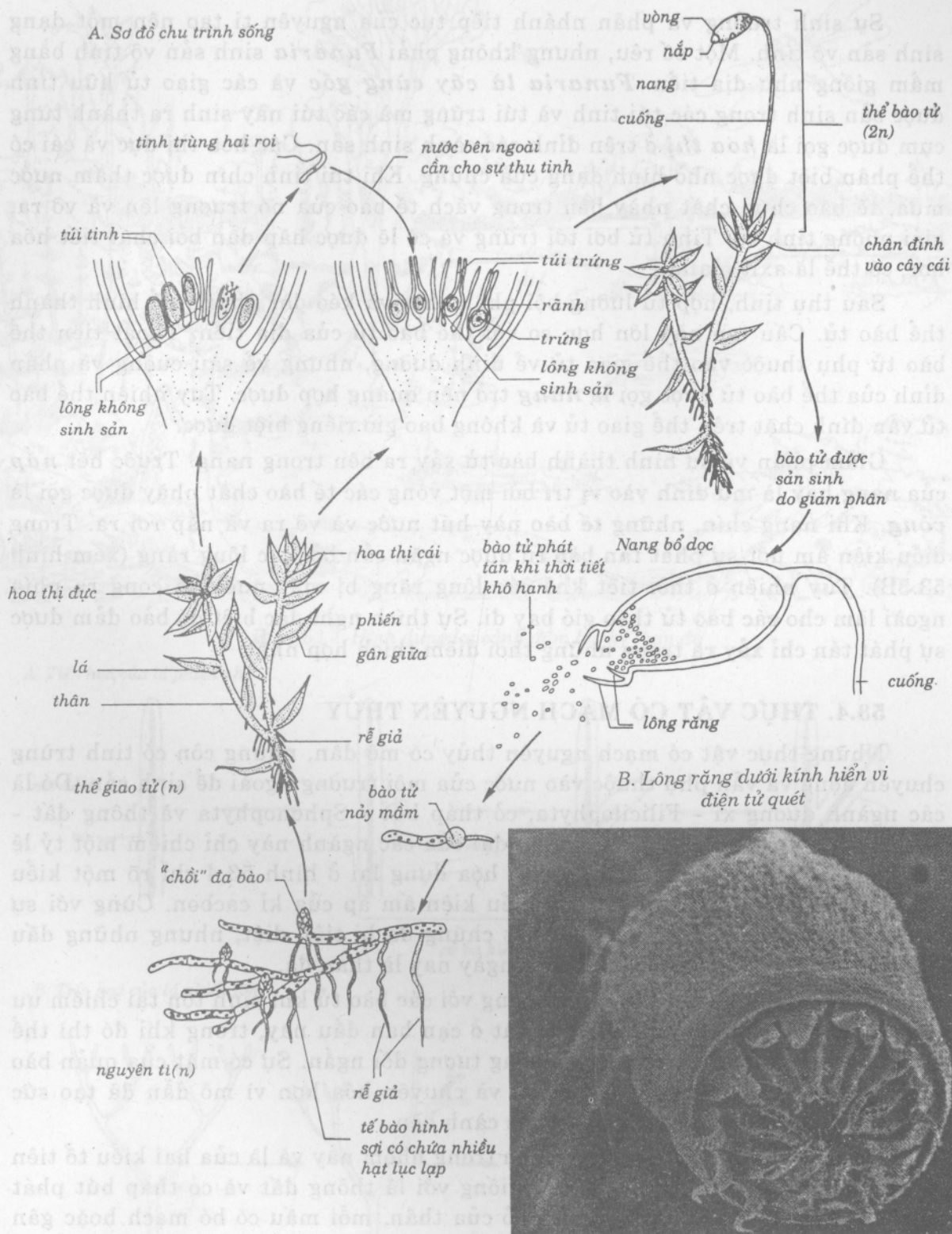
Thể bào tử trưởng thành gồm một mầm chân, một cuống ngắn và một túi bào tử hay là nang, khi thời tiết khô, các bào tử phát tán ra từ đấy.

2. Lớp rêu (Musci)

Funaria hygrometrica là loài rêu vàng lục thường gặp, mọc ở chỗ ẩm có che bóng và thường lan tràn đến những vùng đất cháy, những nơi cháy cũ. Đó là loài thường gặp của nhà kính.

Thể giao tử của *Funaria* phát triển từ một bào tử là một cấu trúc hình sợi phân nhánh được gọi là **nguyên ti** (hình 53.3). Ở các khoảng cách các chồi đa bào được mọc lên thẳng đứng tạo nên những cây mọc thẳng với các "lá" xếp xoắn. Phiến của mỗi "lá" gồm một lớp tế bào, ngoại trừ vùng gân giữa. "Thân" gồm một giải trung tâm của các tế bào hình ống để giúp dẫn nước mà chưa có quản bào. Toàn bộ cấu trúc đó được dính chặt bởi các rễ giả mà thường là đa bào.

A. Sơ đồ chu trình sống



Hình 53.3. Cấu trúc và chu trình sống của rêu, *Funaria hygrometrica*.

Sự sinh trưởng và phân nhánh tiếp tục của nguyên ti tạo nên một dạng sinh sản vô tính. Một số rêu, nhưng không phải *Funaria* sinh sản vô tính bằng mầm giống như địa tiền. *Funaria* là cây cùng gốc và các giao tử hữu tính được sản sinh trong các túi tinh và túi trứng mà các túi này sinh ra thành từng cụm được gọi là **hoa thị** ở trên đỉnh các cành sinh sản. Các hoa thị đực và cái có thể phân biệt được nhờ hình dạng của chúng. Khi túi tinh chín được thấm nước mưa, tế bào chứa chất nhầy bên trong vách tế bào của nó trương lên và vỡ ra, giải phóng tinh tử. Tinh tử bơi tới trứng và có lẽ được hấp dẫn bởi chất tiết hóa học, có thể là axit malic.

Sau thụ tinh, hợp tử lưỡng bội phân chia và kéo dài nhanh để hình thành thể bào tử. Cấu tạo này lớn hơn so với thể bào tử của địa tiền. Thoạt tiên thể bào tử phụ thuộc vào thể giao tử về dinh dưỡng, nhưng về sau cuống và phần đỉnh của thể bào tử được gọi là **nang** trở nên quang hợp được. Tuy nhiên thể bào tử vẫn dính chặt trên thể giao tử và không bao giờ riêng biệt được.

Giảm phân và sự hình thành bào tử xảy ra bên trong nang. Trước hết **nắp** của nang hay là mũ dính vào vị trí bởi một vòng các tế bào chất nhầy được gọi là **vòng**. Khi nang chín, những tế bào này hút nước và vỡ ra và nắp rơi ra. Trong điều kiện ẩm ướt sự phát tán bào tử được ngăn cản bởi các lông răng (xem hình 53.3B). Tuy nhiên ở thời tiết khô các lông răng bị mất nước và cong ra phía ngoài làm cho các bào tử theo gió bay đi. Sự thích nghi đặc biệt đó bảo đảm được sự phát tán chỉ xảy ra trong những thời điểm thích hợp nhất.

53.4. THỰC VẬT CÓ MẠCH NGUYÊN THỦY

Những thực vật có mạch nguyên thủy có mô dẫn, nhưng còn có tính trùng chuyển động và vẫn phụ thuộc vào nước của môi trường ngoài để sinh sản. Đó là các ngành dương xỉ - Filicilophyta, cỏ tháp bút - Sphenophyta và thông đất - Lycopodophyta. Những đại diện hiện đại của các ngành này chỉ chiếm một tỷ lệ nhỏ của các loài đã sống. Hình minh họa dựng lại ở hình 53.4 chỉ rõ một kiểu cây dạng cây gỗ phồn thịnh trong điều kiện ẩm áp của kỷ cacbon. Cùng với sự tiến hóa của thực vật có hạt hầu hết chúng đã bị tiêu diệt, nhưng những dấu tích của chúng bị nén được khai thác ngày nay là than đá.

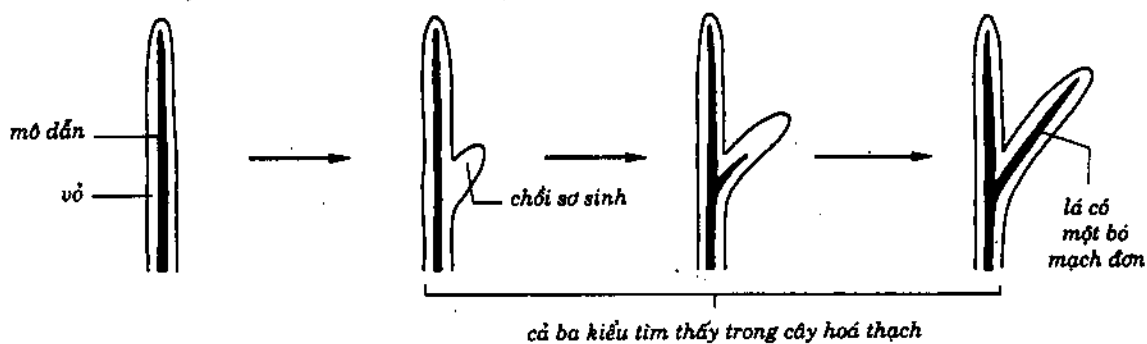
Về mặt ý nghĩa thì thể bào tử cùng với các bào tử khí sinh tồn tại chiếm ưu thế trong đời sống của những thực vật ở cạn ban đầu này, trong khi đó thì thể giao tử tiêu giảm về kích thước và sống tương đối ngắn. Sự có mặt của quần bào cho phép thể bào tử trở nên lớn hơn và chuyên hóa hơn vì mô dẫn đã tạo sức chống đỡ thân giống như cây gỗ và các cành bên.

Những lá thật đầu tiên xuất hiện trong nhóm này và là của hai kiểu tổ tiên rõ rệt. **Lá phiến nhỏ** (hình 53.5A) giống với lá thông đất và cỏ tháp bút phát sinh ra giống như những mấu lồi nhỏ của thân, mỗi mấu có bó mạch hoặc gân sinh ra từ trụ mạch của thân. **Lá phiến lớn** (hình 53.5B) có ở dương xỉ và thực vật có hạt và có nguồn gốc từ cành bên, dẹp. Khoảng trống giữa các cành bên dần dần chứa đầy mô của lá và được gọi là thịt lá, về sau được phân hóa thành lớp mô giậu và mô xốp.

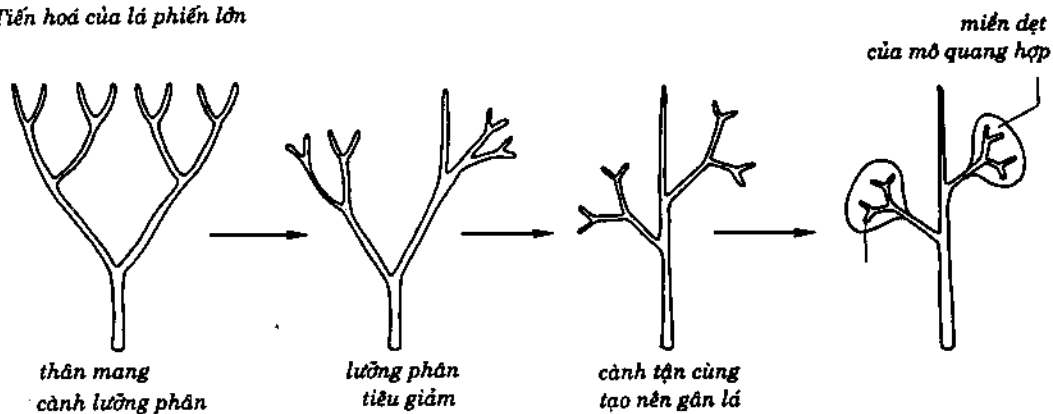


Hình 53.4. Hình dựng lại cảnh đầm lầy kỷ Than đá

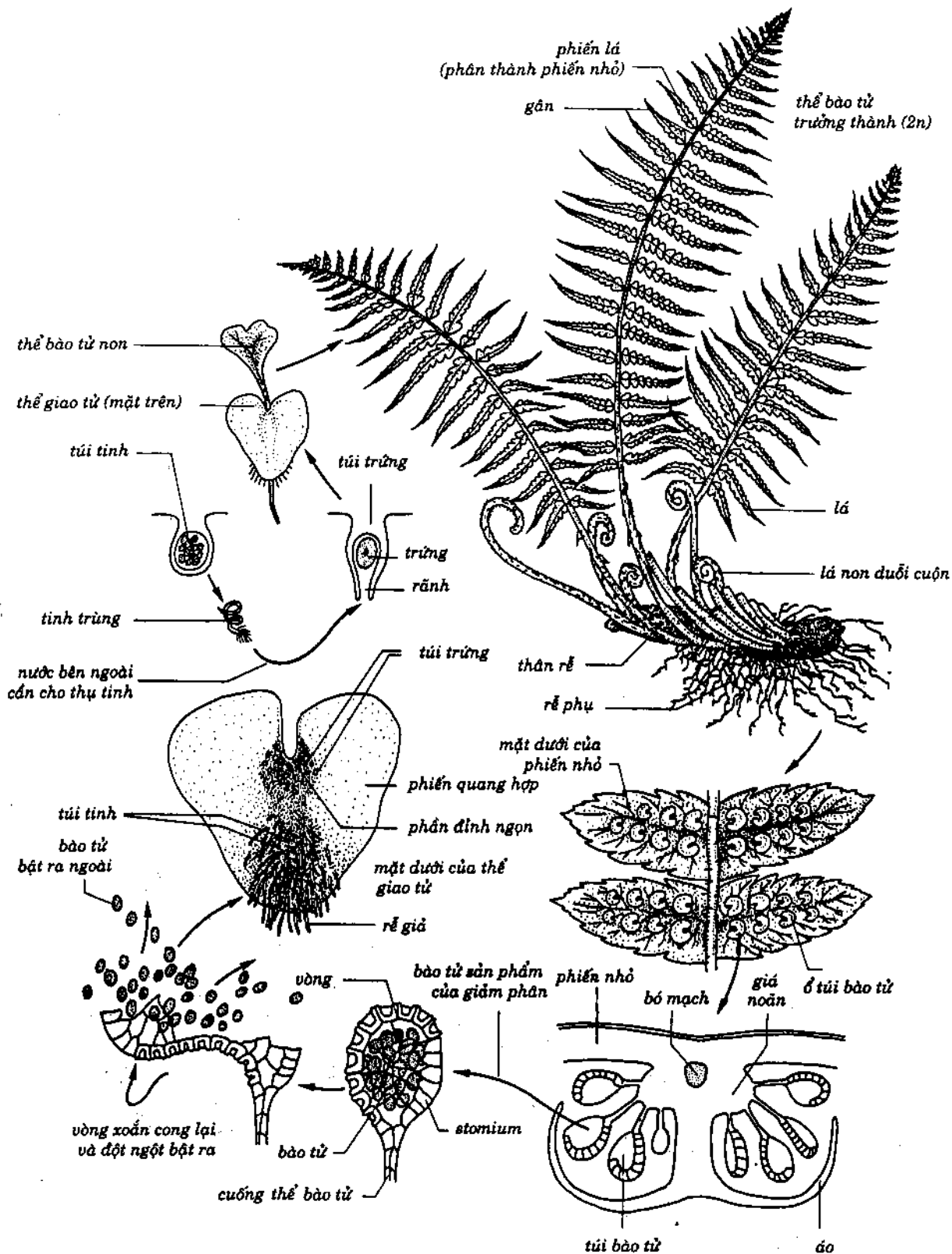
A. Tiến hoá của lá phiên nhỏ



B. Tiến hoá của lá phiên lớn



Hình 53.5. Các giai đoạn giả thiết trong tiến hóa của cấu tạo lá.



Hình 53.6. Chu trình sống của dương xỉ đực *Dryopteris filix-mas*

53.5. NGÀNH DƯƠNG XỈ (FILICINOPHYTA)

Dương xỉ là các con cháu sinh sôi của các dạng ban đầu này, có khoảng 12.000 loài còn sống. Phần lớn chúng sống ở vùng nhiệt đới, nhưng cũng có nhiều loài phát triển ở các nơi ẩm ướt của vùng ôn đới. *Dryopteris filix-mas*, cây dương xỉ đực là loài thường thấy ở các vùng rừng núi khắp nơi nước Anh và chịu được biên độ rộng các điều kiện và các kiểu đất. Lá của chúng (*fronds*) phân nhiều thùi nhỏ và mọc ra từ những thân rễ nằm ngang ở dưới đất và có sự sinh trưởng tháo cuộn đặc trưng được gọi là **sự xếp lá búp** (xem hình 53.6). Túi bào tử phát sinh trong những cụm hình móng ngựa hay là **ổ túi bào tử** nằm ở mặt dưới của lá.

Mỗi ổ được bao bọc và bảo vệ bởi một nắp hình dù (**áo túi**) mà cuối cùng thì co lại để phơi các túi bào tử nằm ở dưới đó ra.

Sự phát tán bào tử phụ thuộc vào sự vận động tương nước sinh ra khi có điều kiện khô. **Vòng** là một đường các tế bào chuyên hóa kéo dài quanh túi bào tử, mỗi tế bào có vách ngoài mỏng và vách trong dày. Lực được tạo ra khi những tế bào này khô làm cho túi bào tử nứt vỡ ra ở vùng yếu hay **Stomium** nơi gồm những tế bào vách mỏng. Thời tiết tiếp tục khô, vòng càng xoắn cong lại cho tới điểm tới hạn, khi vách ngoài không thể chịu đựng được lâu hơn sức căng trên đó và lập tức bị yếu đi làm cho các bọt khí chui vào trong từng tế bào của vòng. Chiếc vòng bật cong lại về phía vị trí ban đầu làm phóng các bào tử ra ngoài.

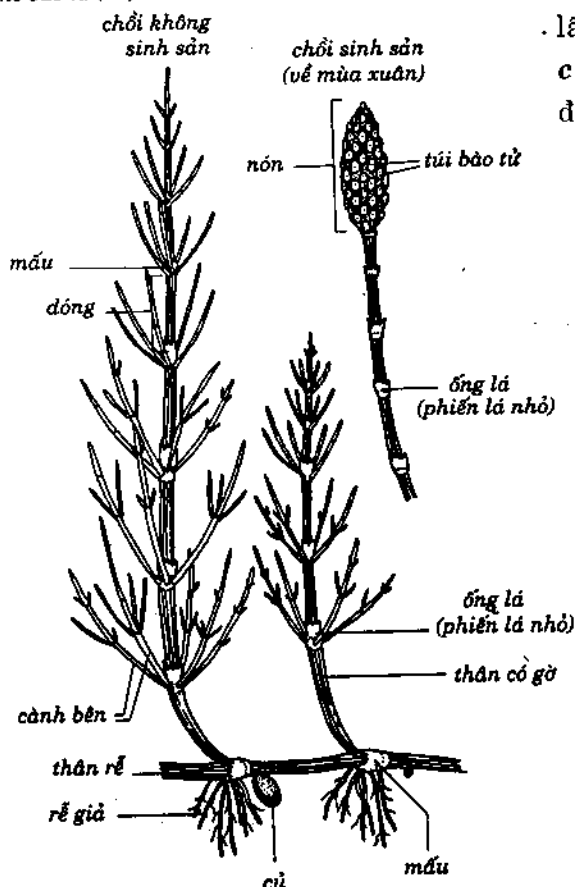
Một bào tử được phóng thích bằng cách đó có thể nảy mầm trong điều kiện có độ ẩm thích hợp cho ra một cấu tạo hình tim nhỏ được gọi là **nguyên tản** là thể hệ thể giao tử của *Driopteris*. Nguyên tản được dính bởi những rễ giả đơn và có chứa lục lạp và tự chống đỡ và sống độc lập. Túi tinh và túi trứng phát triển như ở hình 53.6 và tinh trùng chuyển động được phát tán khi nguyên tản ngập trong nước. Chúng được tế bào trứng hấp dẫn bởi hóa hướng động. Chỉ có một hợp tử phát triển từ một thể giao tử và cuối cùng sinh trưởng thành thể bào tử mới.

53.6. NGÀNH CỎ THÁP BÚT (SPHENOPHYTA)

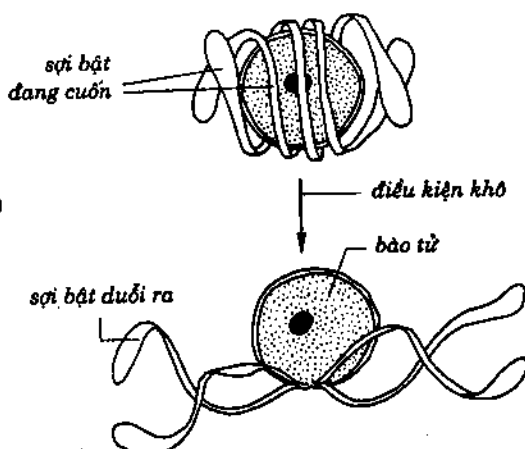
Cỏ tháp bút phát triển phong phú ở các đầm lầy kỷ than đá nhưng giờ chỉ khoảng 25 loài còn sống sót thuộc chi *Equisetum*. Các loài đã tuyệt chủng cao tới 15m hoặc hơn. Ngày nay Cỏ tháp bút cao không quá 2m và phần lớn các loài sống ở những nơi ẩm lạnh. Trong biểu bì thân có các hạt silic làm cho nó có cấu tạo nhám. Những người khai khẩn Mỹ đã dùng nó để cọ rửa bình, nồi niêu và đặt tên chung Cỏ cọ nổi (*Scouring rushes*).

Cấu trúc thể bào tử của *Equisetum arvense*, một loài thường gặp ở Anh quốc, thường mọc nơi đất hoang và trong vườn, được minh họa ở hình 53.7A. Một thân ngầm ở dưới đất cho phép *Equisetum* lan nhanh lẫn chiếm các vùng đất thích hợp, thường lẫn át các cây khác. Cơ quan dự trữ là củ dính với thân rễ giúp cho cây sống được qua mùa đông.

A. Thể bào tử ($2n$)



B. Bào tử



Hình 53.7A. Cấu trúc và B. Bào tử cỏ thấp bút *Equisetum arvense*

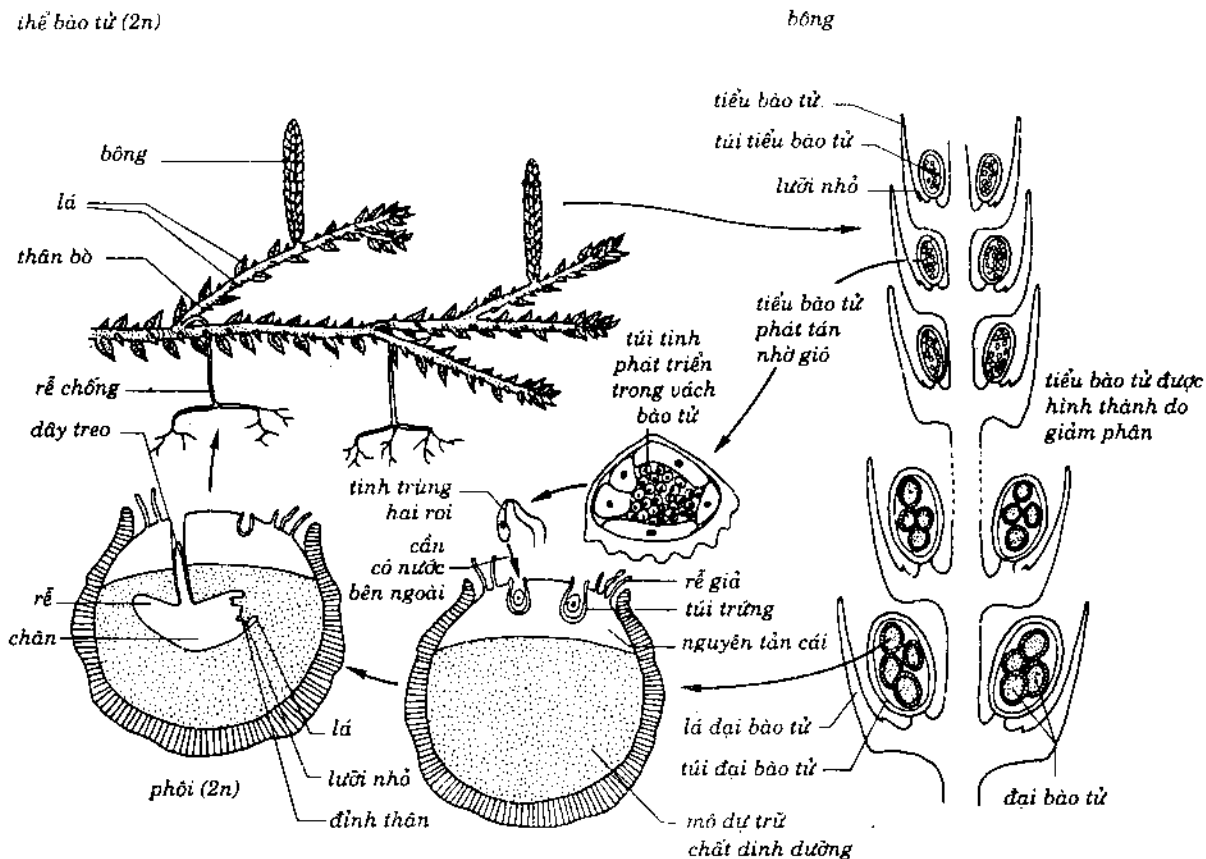
Chồi dinh dưỡng không sinh sản có các **mẫu** để từ đấy có thể mọc ra vô số cành bên. Cần nói thêm rằng mỗi mẫu được bao quanh bởi một vòng những lá phiên nhỏ (microphyl). Chồi sinh sản xuất hiện vào mùa xuân và phát triển những nón hình tháp bút hoặc hình nón.

Do giảm phân các bào tử được hình thành. Bào tử có giải cuộn lại hay là **sợi bột** để khi điều kiện khô bào tử rơi xuống đất nơi ẩm ướt, các sợi bột giãn ra và bào tử nảy mầm. Một thể giao tử mảnh khoảng bằng đầu đinh ghim được hình thành và chu trình sống được hoàn tất cũng như ở *Dryopteris*.

53.7. NGÀNH THÔNG ĐẤT (LYCOPODOPHYTA)

Ngành có khoảng 1000 loài còn sống, chủ yếu ở nhiệt đới. Trong số những loài tương đối ít ỏi gặp ở Anh quốc có loài *Selaginella selaginoides* thường gặp ở những đầm nước ẩm ướt hoặc ở các bãi cỏ thường trên núi. Một loài nhập nội là *Selaginella kraussiana* thường gặp trong các nhà kính và được mô tả ở đây.

Thể bào tử *Selaginella kraussiana* được minh họa ở hình 53.8 bên ngoài giống với cây rêu và có một loại cành bò ở phần ngang mặt đất. Lá phiến nhỏ được hình thành thành từng đôi mọc đối sắp xếp thành bốn dãy dọc theo chiều dài thân. Từng đôi lá ở trên bé còn những lá ở dưới thì lớn hơn. Ở gốc của các lá non có mọc ra những màng nhỏ được gọi là *lưỡi nhỏ* mà về sau sẽ héo và mất đi. Thể bào tử được dính nhờ các *rễ chống* (Rhizophore) mọc ra ngay sau đỉnh cành trên thân và mọc chúc xuống.



Hình 53.8. Cấu tạo và chu trình sống của *Selaginella kraussiana*

Cây trưởng thành có cấu trúc sinh sản mọc thẳng được gọi là **nón** gồm nhiều túi bào tử được hình thành trên một trục của lá được gọi là **lá bào tử**, trên một chồi thẳng đứng. *Selaginella* là cây **bào tử khác loại**, nghĩa là sản sinh ra hai loại bào tử khác nhau. **Túi đại bào tử** thường thấy ở phần cuối của nón và mỗi túi sinh ra bào tử đơn bội lớn được gọi là **đại bào tử**. Các đại bào tử này nảy mầm tạo nên thể giao tử cái. Mặt khác các **túi tiểu bào tử** có ở phần trên của nón sản sinh vô số tiểu bào tử để tạo nên các thể giao tử đực.

Selaginella thích nghi với đời sống trên cạn hoàn hảo hơn những thực vật đã mô tả ở đặc điểm của sự phát triển thể giao tử. Thể giao tử được phát triển toàn bộ bên trong vách của tiểu bào tử trong đó có chứa các chất dinh dưỡng dự trữ. Cấu tạo này không lâu nữa là một cây độc lập, nhưng phụ thuộc hoàn toàn vào hoạt động của thể bào tử về chất dinh dưỡng của nó. Khi tiểu bào tử nảy mầm, hai tế bào được hình thành. Một trong đó được gọi là **tế bào nguyên tản**, là tế bào nhỏ không được phân chia thêm nữa. Đó là dấu vết còn lại của phần dinh dưỡng thể giao tử đực. Tế bào kia trở thành túi tinh và tiếp tục phân chia để tạo nên vô số tinh trùng hai roi nằm trong cái áo của các tế bào bất thụ. Tiểu bào tử được phát tán khoảng giữa sự phát triển và có thể được mang đến các cây khác hoặc rơi xuống các túi đại bào tử ở dưới.

Sự phát triển của thể giao tử cái xảy ra bên trong túi đại bào tử. Túi đại bào tử lớn hơn túi tiểu bào tử nhiều và được giữ bên trong bóng trong suốt quá trình phát triển của chúng. Một nguyên tản cái và một vùng tích lũy chất dinh dưỡng riêng biệt được hình thành bên trong vách bào tử và túi trứng được mở ra khi vách bào tử nứt ra. Khi thời tiết ẩm các tinh tử được phát tán từ các tiểu bào tử bơi đến gặp trứng và sự thụ tinh được tiến hành. Hợp tử phát triển trong phần còn lại của đại bào tử và phôi được hình thành, phát triển phôi thoát đầu do hấp thụ chất dinh dưỡng từ vùng chất dự trữ. Về sau phôi trở thành quang hợp được và một cá thể bào tử độc lập được hình thành.

Selaginella không phải là con cháu trực tiếp của các dạng phát sinh ra thực vật có hạt, nhưng chu trình sống của nó có liên quan tới cơ chế mà nó phải có được. Hiện tượng bào tử khác loại, giảm bớt kích thước của thể giao tử đực và sự phụ thuộc chất dinh dưỡng của thể giao tử có thể được xem là sự thích nghi trên cạn. Từ bỏ sự cần thiết nước bên ngoài như là môi trường cho sự thụ tinh là một bước quan trọng vượt qua sự cản trở còn lại quan trọng nhất trong sự tiến hóa của sự thích nghi hoàn toàn của thực vật ở cạn. Con đường mà các thực vật ngày nay vượt qua các khó khăn trên cạn được giải thích ở bài tiếp theo.

54. GIỚI THỰC VẬT

2. SỰ THÍCH NGHI CỦA THỰC VẬT CÓ HẠT

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

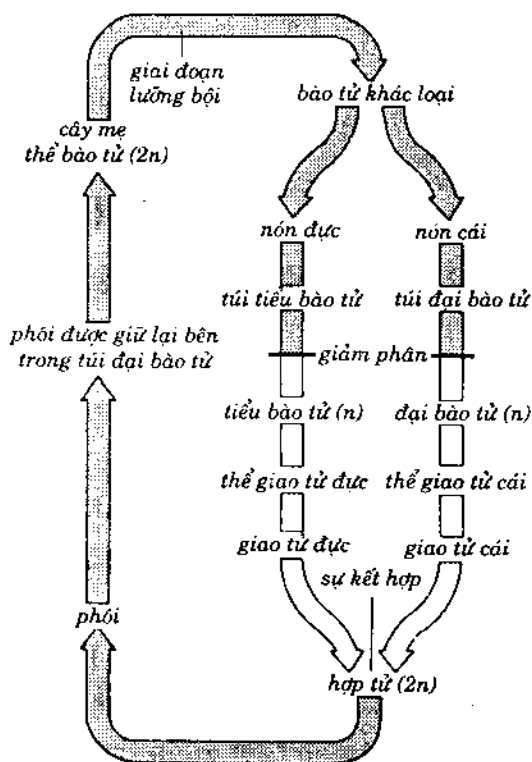
- Phác thảo một sơ đồ chỉ rõ các giai đoạn quan trọng trong chu trình sống của một cây có hạt điển hình.
- Thống kê và giải thích những điểm ưu việt tiến hóa của thực vật có hạt so với các nhóm cây khác.
- Thống kê những đặc điểm phân biệt của ngành Coniferophyta.
- Mô tả cấu tạo và chu trình sống của cây thông *Pinus sylvestris*.
- Bình luận về tầm quan trọng kinh tế của cây lá nhọn.
- Thống kê những đặc điểm phân biệt của ngành Angiospermophyta.
- Lập danh lục và giải thích sự thích nghi thuộc những tiến bộ của thực vật hạt kín.
- Vẽ và chú thích sơ đồ về các đặc điểm cấu trúc chính của cây cỏ *Festuca pratensis*.
- Phác thảo và đánh dấu chú giải một sơ đồ thể hiện những đặc điểm cấu trúc chủ yếu của cành cây *Aesculus hippocastanum*.
- Thảo một bản so sánh về cấu trúc của thực vật Một lá mầm và Hai lá mầm.
- Bình luận tầm quan trọng kinh tế của thực vật Hạt kín.

54.1. SỰ TIẾN HÓA CỦA THỰC VẬT CÓ HẠT

Chu trình sống của *Selaginella*, đã được mô tả trong bài 53, chỉ rõ bốn điểm ưu việt tiến hóa chủ yếu so với chu trình sống của địa tiền, rêu và dương xỉ. Những điểm ưu việt đó là (1) tính chất **bào tử khác loại**, trong đó bào tử có kích thước khác nhau cho ra các thể giao tử đực và cái, (2) sự tiêu giảm bớt kích thước của thể giao tử đực và sự phát triển của nó tới lúc chín trong vách bào tử của tiểu bào tử, (3) sự vận chuyển của các tiểu bào tử tròn vện nhờ gió và (4) sự độc lập về dinh dưỡng của phôi được giữ lại bên trong vách đại bào tử và dính vào thể bào tử trong giai đoạn phát triển ban đầu.

Các dấu hiệu của những đặc điểm này có thể được giải thích ở hình 54.1, hình sẽ tóm tắt kiểu chu trình sống như ở *Salaginella* và tất cả những thực vật tiến hóa hơn. Như chúng ta thấy, thể hệ bào tử trở nên ưu thế và cho ra cả túi tiểu bào tử và túi đại bào tử. Bên trong các cấu trúc này tiểu bào tử và đại bào tử đơn bội được sản sinh ra bằng sự phân bào giảm nhiễm.

Tiểu bào tử phát triển một vách rắn chắc và đủ bé và nhẹ để đi tới cơ quan cái dây dó trên cùng một cây hoặc trên cây khác. Ở *Salaginella* các tiểu bào tử



Hình 54.1. Chu trình sống cơ sở của thực vật có hạt

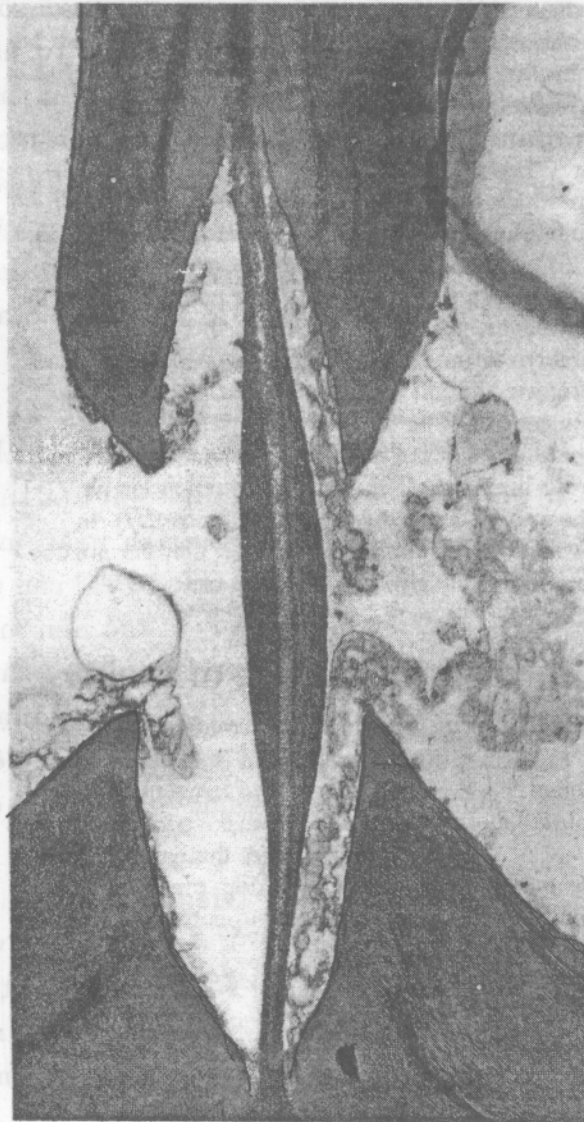
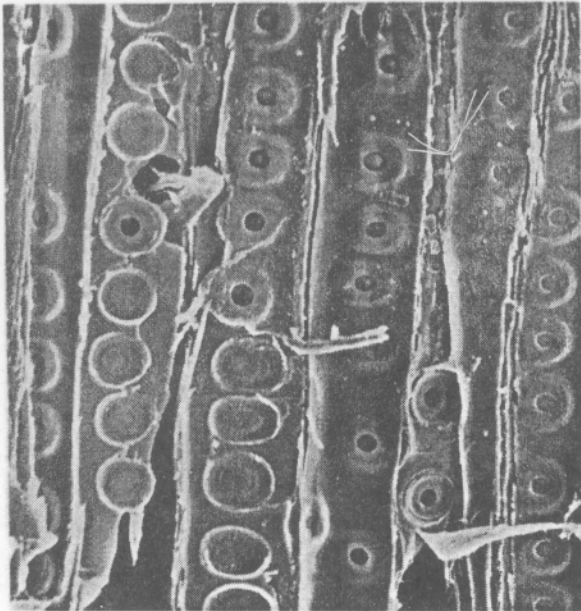
tương đối không chuyên hóa, nhưng ở những nhóm tiến hóa hơn, chúng biến đổi và tạo thành **hạt phấn**. Các kiểu thích nghi khác nhau đã được tạo nên cho việc vận chuyển hạt phấn, chẳng hạn do gió hay côn trùng, mà sẽ được giải thích về sau. Thể giao tử đực phát triển bên trong tiểu bào tử và cho ra giao tử đực mà có thể được lưu giữ lại một thời gian bên trong vách tiểu bào tử. Trong trường hợp của *Salaginella* giao tử đực là tinh trùng chuyển động được sinh ra phải được giải phóng trước lúc thụ tinh. Như vậy *Salaginella* đòi hỏi sự cung cấp nước bên ngoài để giao tử đực có thể bơi lội trong đó. Ở những nhóm thực vật mô tả trong bài, sự cần thiết có một màng nước bao quanh được thay thế bởi sự sinh trưởng của **ống phấn**, qua đó mà giao tử đực nhả trần, giao du trực tiếp với giao tử cái.

Đại bào tử của *Salaginella* được giữ lại bên trong túi đại bào tử dính với thể bào tử. Sự thụ tinh và sự phát triển ban đầu của phôi xảy ra bên trong vách đại bào tử. Một cấu tạo được gọi là **hạt** được hình thành khi những lớp bảo vệ bổ sung, được gọi là **vỏ hạt** phát triển bao quanh đại bào tử. Bên trong hạt sự phát triển của phôi là chậm trong quá trình phát tán từ cây mẹ. Ở những điều kiện thích hợp, hạt nảy mầm và phôi cho ra một cá thể của thể bào tử mới.

Cành non có hai kiểu lá (hình 54.2B). Như chúng ta thấy bề mặt của thân cành được bao bởi một lớp *lá vảy* nhỏ, xếp kiểu xoắn. Chồi nhỏ trong nách các lá vảy sinh ra những *chồi non*, từ đó phát triển các *phiến lá* thành từng đôi. Mỗi lá giống hình kim và cắt ngang có hình nửa tròn. Hình thái lá giảm bớt bề mặt mất nước và cấu tạo chi tiết của lá thể hiện sự thích nghi với sự giữ nước (hình 54.2C). Cấu tạo đó có một lớp sáp cuticun dày, những khoang chứa khí nhỏ phía trong và sự định vị của những lỗ khí trong các hốc chìm. Cấu tạo giữ nước hay là *chịu hạn* cho phép lá sống được một số năm. Những lá già rụng đi thì những lá mới mọc ra và cành không bao giờ trợ trụ. Phần lớn các loài thông lá thường xanh nhưng cũng có một số loài như *Larix* là rụng lá và thể hiện lá rụng theo mùa.

Chồi non rụng đi cùng với các phiến lá đã già và như vậy thể hiện *sự sinh trưởng hạn chế*. Mặt khác chồi ngọn ở tận cùng của cành chính có khả năng *sinh trưởng vô hạn* và có thể cho ra những cành bên mới.

Tất cả các loài thông đều là những cây gỗ. Gỗ của thông chủ yếu gồm những tế bào xylem thứ cấp kéo dài được gọi là *quản bào*. Vách quản bào thấm chất lignin và các khoang trống của các tế bào liên kế được liên kết với nhau bởi các *lỗ viên* (hình 54.3).



Hình 54.3. Lỗ viên trên quản bào gỗ thông

Ở thông, vùng vách tế bào sơ cấp, phần giữa của lỗ được dày lên với sự tích tụ của chất sáp tạo nên một cấu trúc có tên gọi là **bản dày**. Phloem của thông có chứa tế bào rây, sợi và tế bào mô mềm, nhưng không có tế bào kèm.

Chu trình sống

Cây thông thuộc thể hệ thể bào tử và là **cây cùng gốc**, có nghĩa là các cấu tạo đực và cái được hình thành trên cùng một cây. Các cấu tạo này phát triển từ những cành bên rút ngắn với các lá biến thái được gọi là **lá bào tử**. Nón đực chứa tới 100 lá tiểu bào tử, mỗi lá mang một đôi **túi tiểu bào tử** hay là **túi phấn**, dính ở mặt dưới của lá, còn nón cái gồm một số lượng tương tự các **lá đại bào tử** trên đó tạo nên các **túi đại bào tử**.

Bên trong túi tiểu bào tử có vô số tiểu bào tử đơn bội được hình thành theo cách giảm phân, những tiểu bào tử này phát triển thành hạt phấn với các túi khí ở hai bên giúp cho sự phát tán theo gió. Thể giao tử đực được thể hiện bởi những tế bào nguyên tản nhỏ bên trong hạt phấn. Số lượng lớn của hạt phấn được tung ra khi thời tiết khô vào khoảng tháng 4 hoặc tháng 5 và có thể nhờ gió đưa đi một khoảng cách xa. Sự thụ phấn có kết quả hoàn toàn khi hạt phấn được dính vào chất nhầy được bài tiết ra do **noãn** tiếp nhận. Rồi hạt phấn nảy mầm hình thành nên **ống phấn** để nhờ đó mà giao tử đực đi tới thụ tinh giao tử cái ở sâu bên trong noãn (hình 54.2G).

Noãn được hình thành ở nón cái (hình 54.2F) và mỗi noãn có một vùng dự trữ chất dinh dưỡng là **nhân noãn**, nhân noãn được bao quanh bởi một lớp bảo vệ gọi là **vỏ noãn**. Tại phía đầu tận cùng vỏ noãn có một lỗ thủng nhỏ, **lỗ noãn**. Sau khoảng 1 năm phát triển noãn mới ở trạng thái sẵn sàng nhận hạt phấn, nhưng ở thời điểm này giao tử cái còn chưa được hình thành. Các hạt phấn được giữ lại tiết chất hóa học để tạo nên một loạt các biến đổi để năm sau kết thúc hoàn thiện. Một tế bào trong nhân noãn được gọi là **tế bào nguyên bào tử** phát triển lên và phân chia giảm phân để tạo ra 4 **đại bào tử** đơn bội. Chỉ một trong đó sống sót, phát triển và phân chia để hình thành thể giao tử cái (nguyên tản) để cuối cùng cho ra 3 hoặc 4 giao tử có chung mạch được gọi là **túi trứng**.

Giao tử cái ở bên trong túi trứng được thụ tinh vào mùa xuân tiếp theo sự thụ phấn và sự phát triển hạt xảy ra vào năm sau. Phôi hình thành được bao quanh bởi các chất dinh dưỡng dự trữ và được bảo vệ bên trong một vỏ hạt cứng tạo thành từ vỏ noãn. Hạt được phát tán khi lá bào tử và nón khô đi và nứt ra phần kéo dài hình cánh của vỏ phát tán hạt nhờ gió (hình 54.2H). Khi điều kiện xung quanh thích hợp hạt có thể nảy mầm để cuối cùng hình thành nên một cây gỗ mới.

Tầm quan trọng kinh tế của cây lá kim

Thông, bách, linh sam và các cây lá kim khác đều là nguồn cung cấp chủ yếu gỗ mềm được dùng xây dựng nhà, làm hàng rào, cột điện báo. Gỗ có thể được nghiền để làm giấy hoặc ép để làm ván ép, nguyên liệu chủ yếu để làm bàn ghế giường tủ kiểu hiện đại. Hơn nữa thông là nguồn cung cấp nhựa để làm dầu thông.

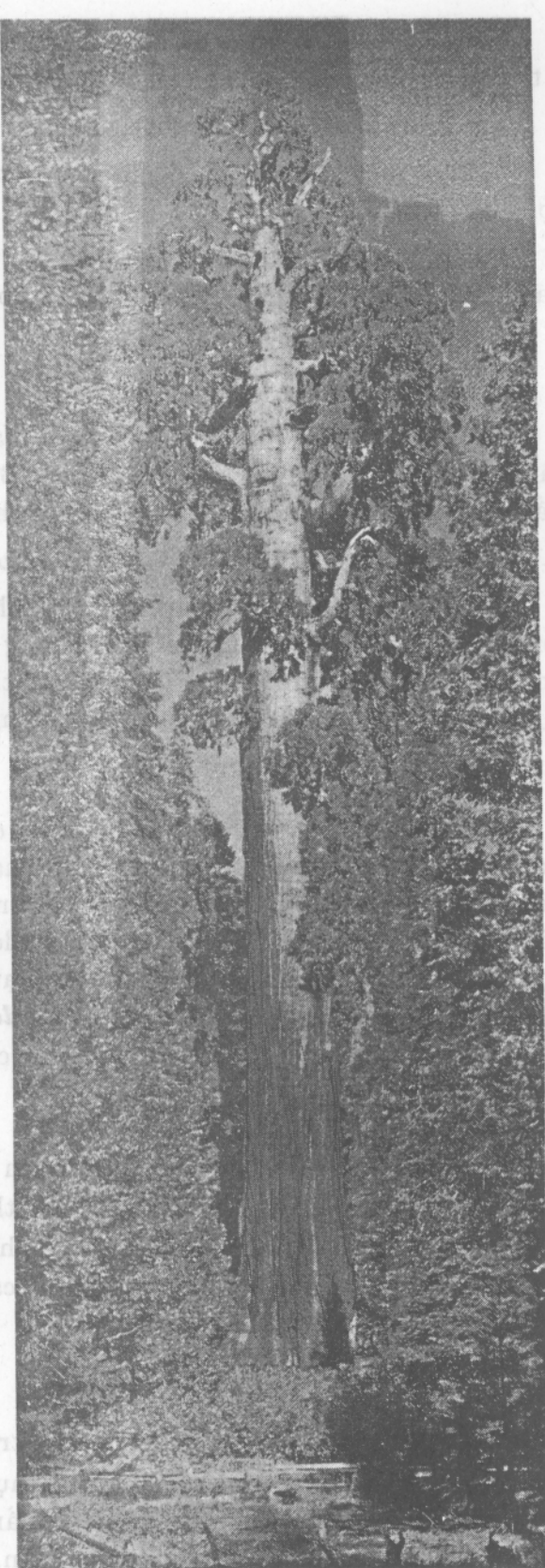
Cù tùng, *Sequoia sempervirens*, *Sequoia giganteum* có thể là cây lớn nhất của mọi cây hay loài động vật. Cù tùng ven biển phát triển cao hơn 100m, còn *Sequoia* cao tới khoảng 80m, nhưng lớn hơn (hình 54.4). Thân của loài thông *sherman* ước tính nặng tới 625.000kg. Do chỗ tính chất gỗ tuyệt diệu của nó mà gỗ cù tùng đã bị chặt phá khắp nơi và 90% rừng gỗ cù tùng đã biến mất trong 150 năm qua. Chỉ một nửa số cây còn lại là được bảo vệ khỏi sự đốn rừng tương lai.

54.3. NGÀNH THỰC VẬT HẠT KÍN (ANGIOSPERMOPHYTA)

Phân loại

Ngành thực vật Hạt kín (Angiospermophyta) (thực vật có hoa).

Cây có hạt được bảo vệ bên trong vách bầu tạo thành quả, xylem có mạch và quản bào, phloem có ống rây và tế bào kèm.



Hình 54.4. Cây cù tùng (*Sequoiadendron giganteum*)

Thế hệ thể bào tử ưu thế, bào tử khác loại, sinh sản hữu tính nhờ hoa, thể giao tử tiêu giảm, thụ tinh không cần có nước của môi trường ngoài.

Lớp : Một lá mầm (Monocotyledoneae)

Phôi có một lá mầm, lá có gân song song, bó mạch rải rác trong thân, ít có hiện tượng dày thứ sinh.

Các mảnh bao hoa giống nhau (lá đài và vách không phân biệt), các phần của hoa thường là bội số của ba, nhiều loài thụ phấn nhờ gió.

Dại diện : *Avena, Lilium, Zea*

Lớp : Hai lá mầm (Dicotyledoneae)

Phôi có hai lá mầm, lá có gân hình mạng, bó mạch sắp xếp thành vòng trong thân, thường có sự sinh trưởng thứ sinh. Bao hoa gồm các lá đài và cánh hoa, các phần của hoa là bội số của 5, nhiều loài có thụ phấn nhờ côn trùng.

Dại diện : *Aesculus, Helianthus, Lamium, Ranunculus, Vicia*.

Thực vật có hoa là nhóm phong phú nhất trong số thực vật ở cạn. Từ khi xuất hiện lần đầu vào giữa Kỉ Crêta vào khoảng 110 triệu năm về trước chúng thay thế dần thực vật Hạt trần là thảm thực vật ưu thế ở phần lớn các nơi, ngoại trừ miền ôn đới bắc. Ưu việt lớn lao của thực vật Hạt kín có thể tóm tắt theo các đặc điểm sau.

1. Hoa

Hoa chỉ có ở thực vật Hạt kín. Cấu tạo chi tiết của hoa được mô tả ở bài 42. Một trong những chức năng quan trọng nhất của hoa là bảo vệ các phần của hoa trong quá trình phát triển. Nhiều hoa được thích nghi để côn trùng hoặc các con thụ phấn khác tìm đến, chẳng hạn do sự phát triển lớn của các cánh hoa có màu sắc sặc sỡ, các tuyến mật và tuyến thơm. Sự vận chuyển hạt phấn nhờ côn trùng là có hiệu quả hơn sự lãng phí của sự thụ phấn nhờ gió và sự **đồng tiến hóa** của hoa và côn trùng thụ phấn là yếu tố then chốt trong sự tiến triển của cả hai nhóm.

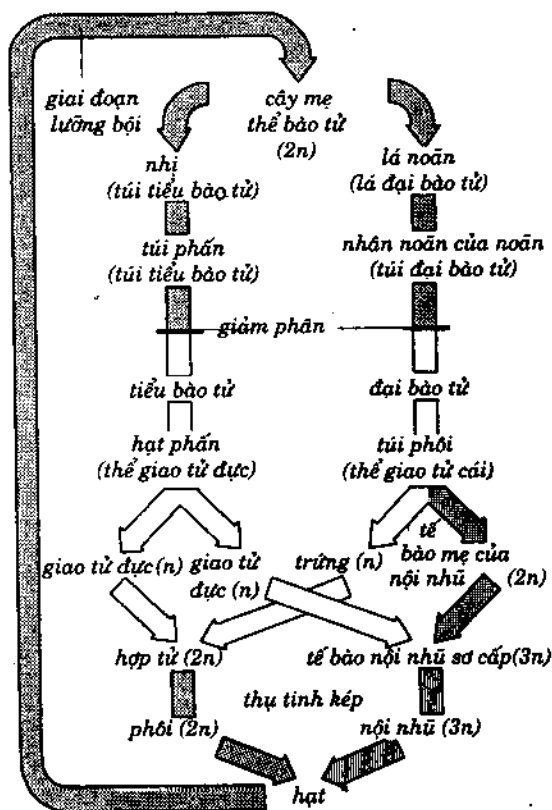
2. Sự phát triển của lá noãn

Noãn của thực vật hạt kín phát triển bên trong lá biến dạng được gọi là **lá noãn** nằm bao quanh và bọc lấy noãn, tạo thành **bầu**. Vách bầu bảo vệ noãn trong quá trình thụ tinh và hình thành hạt và ở phần lớn các loài vách bầu cho ra **quả** của cây. Như đã giải thích ở bài 42 cấu tạo quả cần thích nghi khác nhau để đảm bảo sự phát triển hạt có hiệu quả.

3. Sự phát triển nhanh của hạt

Ở thông sự hình thành noãn, sự sinh trưởng của ống phấn và tạo thành hạt là lâu có thể đến 3 năm ở *Pinus sylvestris*. Ở thực vật Hạt kín quá trình này nhanh hơn nhiều. Chất dinh dưỡng chuyển vận từ phần khác của cây đã cho phép noãn sinh trưởng tới khi trưởng thành trong mấy tuần. Hạt phấn nhận được chất dinh dưỡng từ mô của núm nhụy và vòi nhụy và ống phấn có thể kéo dài tới 15 cm/ngày.

Thể giao tử cái của thực vật có hoa tiêu giảm tới chỉ còn một tế bào nhiều nhân đơn độc, được gọi là **túi phôi**. Như được chỉ ra ở hình 54.5 hai nhân đực đi vào thụ tinh của túi phôi. Một trong đó kết hợp với giao tử cái để tạo thành hợp tử, còn nhân kia thì kết hợp với nhân lưỡng bội ở trung tâm để tạo nên nhân nội nhũ tam bội. Ở một số hạt nhân này tạo nên mô dự trữ chất dinh dưỡng chuyên hóa là nội nhũ chứa các chất dinh dưỡng được dùng lại cho phôi trong lúc nảy mầm. **Quá trình thụ tinh kép** là chỉ có ở thực vật có hoa và có thể là một yếu tố làm hạt có khả năng phát triển tới trưởng thành chỉ trong một mùa. Chúng ta có thể so sánh hình 54.5 và 54.1 để xác định cấu tạo của thực vật có hoa tương ứng với túi tiểu bào tử và túi đại bào tử ở *Selaginella* và ở thông.



Hình 54.5. Sơ đồ chu trình sống của thực vật có hoa.

4. Thích nghi của sự thụ phấn chéo

Tính biến dị di truyền của con cháu thực vật Hạt kín được tăng lên do cơ chế tăng sự thụ phấn chéo còn tự thụ phấn thì lại giảm bớt. Phạm vi cơ chế có khả năng đó được mô tả ở bài 35.

5. Thích nghi với sinh sản dinh dưỡng

Thông không có khả năng sinh sản vô tính và do đó không có sinh sản dinh dưỡng. Trái lại nhiều thực vật có hoa có cấu trúc riêng biệt cho phép chúng sinh sản dinh dưỡng và chúng có thể tăng số lượng và phát triển vững chắc ở những nơi thuận lợi. Sự sinh sản hữu tính tiếp tục để tạo nên về mặt di truyền những con cháu khác nhau có khả năng chiếm những vùng đất mới.

6. Những sự thích nghi cấu trúc và sinh lý

Cần nói thêm về sự thích nghi sinh sản kể trên, thực vật Hạt kín có nhiều nét giống với thông về tính ưu việt trong sự cạnh tranh với các nhóm thực vật khác. Ví dụ mô dẫn của chúng phát triển cao hơn với các kiểu tế bào chuyên hóa

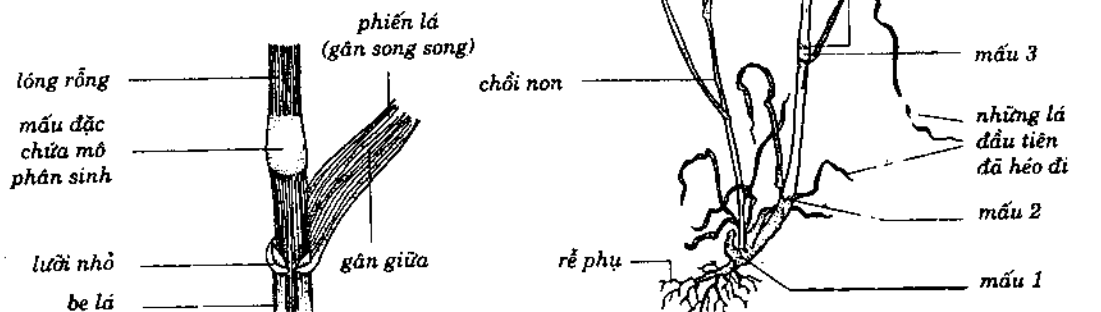
bao gồm mạch xylem và tế bào kèm phloem. Những sự thích nghi đối với sự kiểm tra sự mất nước, sự phát triển lá hình phiến để cho quang hợp có hiệu quả và sự sản sinh các hợp chất thứ cấp để bảo vệ chống lại các con vật ăn cỏ cũng giúp cho việc giải thích sự tiến bộ của nhóm này. Nhiều sự thích nghi như thế được giải thích dài hơn ở những nơi khác trong sách này.

54.4. THỰC VẬT MỘT LÁ MẦM VÀ HAI LÁ MẦM

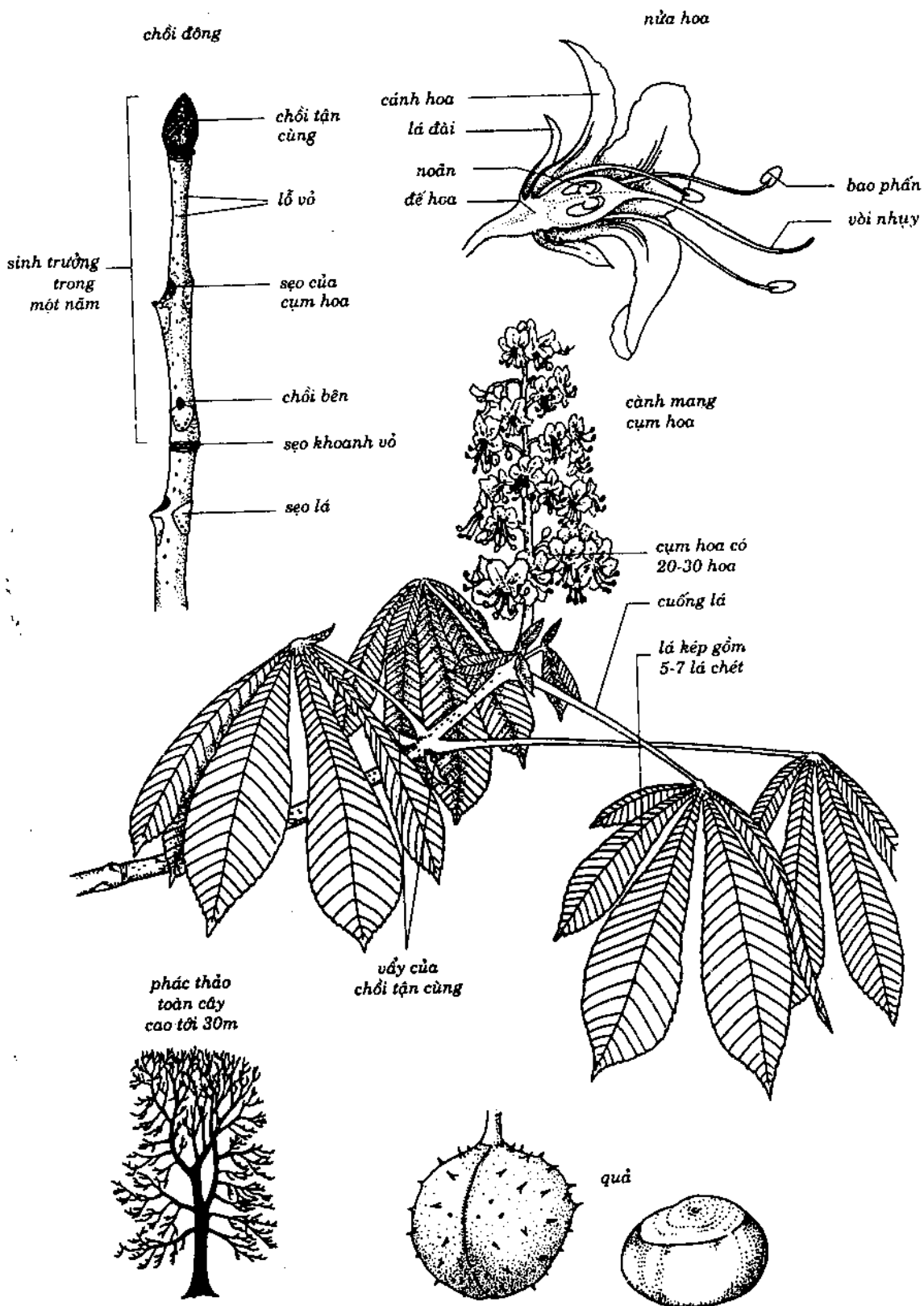
Thực vật một lá mầm bao gồm thảo, loa kèn, phong lan, cọ, tre. Dù cho có ít loài hơn so với hai lá mầm, thực vật một lá mầm là một nhóm tiến hóa và ưu thế ở các vùng đồng cỏ thế giới. Các loài như lúa mạch, yến mạch, lúa mì và ngô là những cây ngũ cốc quan trọng. Hình 54.6 minh họa những nét cấu tạo chủ yếu của cây *Festuca pratensis* loài cỏ thường gặp. Cấu tạo của *Avena sativa* được mô tả ở bài 42.

Thực vật hai lá mầm là lớp lớn hơn của thực vật hạt kín, và gồm nhiều loài có thụ phấn nhờ côn trùng gồm những cây gỗ, cây bụi có độ dày thứ cấp. Phần lớn những cây trồng cho quả, rau ăn và hạt đều thuộc hai lá mầm và một số loài cây gỗ như sồi và cây óc chó được dùng để lấy gỗ xây dựng. Cấu tạo của cây *Aesculus hippocastanum* được mô tả ở hình 54.7.

Chúng ta hãy so sánh cấu tạo của cây một lá mầm và hai lá mầm như đã giới thiệu bằng những ví dụ và thảo ra một bảng so sánh, sử dụng những tài liệu đã cung cấp trong bảng phân loại tóm tắt từ đầu của phần 54.3. Mỗi nhóm có những sự chuyên hóa riêng và thực vật một lá mầm không thể xem là nguyên thủy hơn thực vật hai lá mầm.



Hình 54.6. Cấu tạo của cây cỏ *Festuca pratensis*



Hình 54.7. Cấu tạo của cây *Aesculus hippocastanum*

Phần E : SINH THÁI HỌC

55. NĂNG LƯỢNG VÀ CÁC HỆ SINH THÁI

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Định nghĩa sinh thái học và giải thích luận điểm về hệ sinh thái.
- Đưa ra ví dụ về các chuỗi thức ăn, lưới thức ăn, chỉ ra những phần quan trọng của các bậc dinh dưỡng.
- Diễn giải mối tương quan giữa các lưới thức ăn cỏ, sống ăn bám và lưới thức ăn mảnh vụn.
- Giải thích khái niệm tháp dân số, tháp sinh khối và tháp năng lượng.
- Phân tích, nhận xét về các dòng năng lượng đi qua hệ sinh thái và liệt kê các khâu, giai đoạn ở đó năng lượng thu được hoặc mất đi.
- Trao đổi vấn đề việc áp dụng những nguyên tắc trên đây vào nông nghiệp hiện đại.

55.1. SINH THÁI HỌC VÀ CÁC HỆ SINH THÁI

Sinh thái học là ngành khoa học nghiên cứu tương tác giữa các cơ thể sống và môi trường của chúng. Việc nghiên cứu ấy nếu áp dụng với một đơn loài thì được gọi là *sinh thái học cá thể* và nó sẽ xem xét hoạt động, hành vi của những quần thể, cũng như các nguyên nhân gây ra sự phổ biến và phân bố của một loài cụ thể. *Sinh thái học quần thể* là việc nghiên cứu các *hệ sinh thái* một cách tổng thể, bao gồm nhiều loài sống trong mối tương tác giữa chúng với nhau, cũng như giữa chúng với môi trường vô sinh xung quanh.

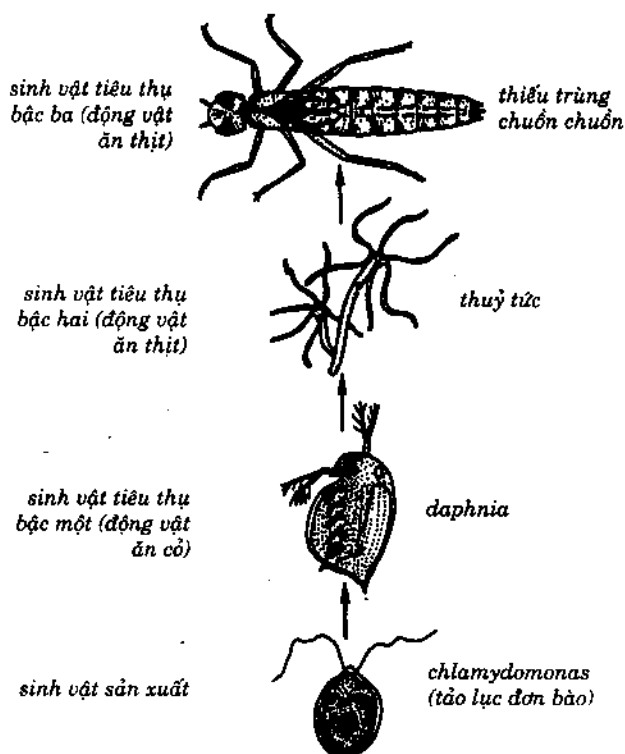
Một ví dụ tốt về một hệ sinh thái là một cánh rừng: Nó bao gồm các cây lớn, các bụi cây nhỏ, chim chóc, muông thú và cả các vi sinh vật trong lòng đất, tất cả chúng cùng với phần vô sinh như hạt đất, đá, chất vô cơ và hữu cơ. Các hệ sinh thái chịu tác động của các yếu tố khí hậu bao gồm ánh sáng Mặt Trời, mưa, gió cũng như độ ẩm không khí.

Tất cả các thành phần ấy cùng với nhau tạo nên một thể thống nhất và cân bằng của tự nhiên tuy rằng nó luôn luôn biến động. Để giữ một hệ thống như vậy cân bằng cần phải có năng lượng. Năng lượng được cung cấp trực tiếp hay gián tiếp từ Mặt Trời và thường thâm nhập vào hệ sinh thái thông qua quá trình quang hợp được thực hiện bởi thực vật xanh.

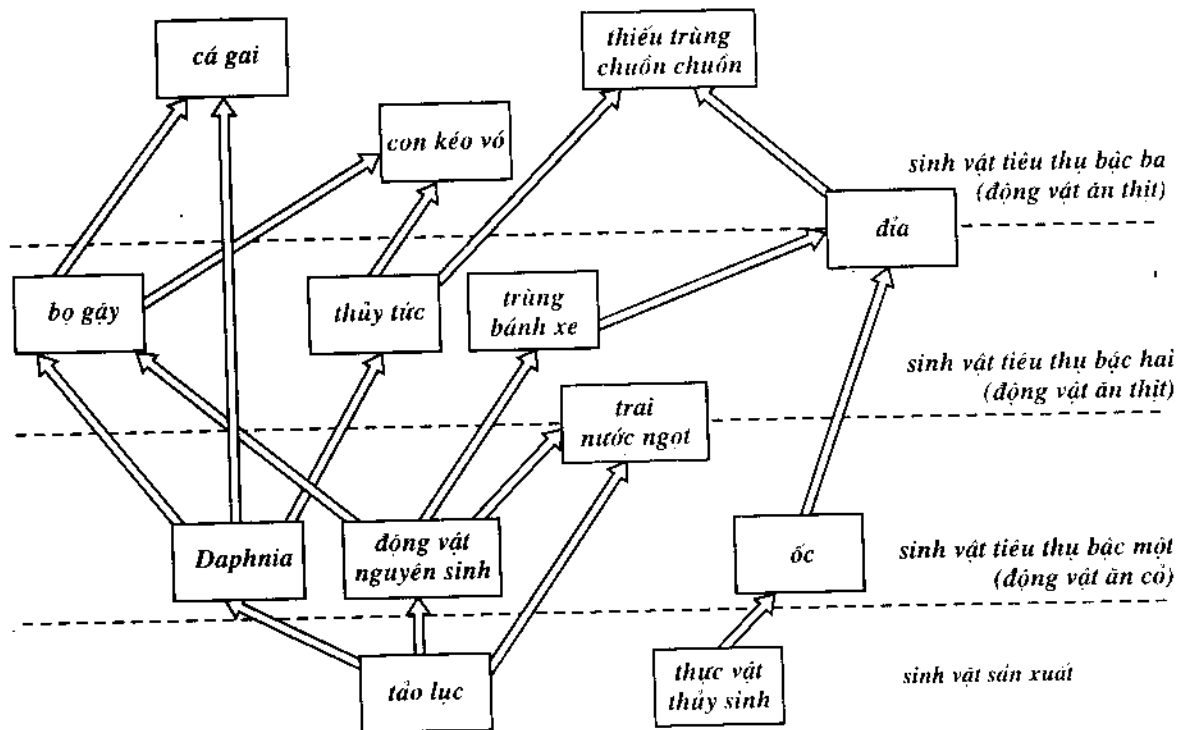
Năng lượng truyền từ cơ thể sống này sang cơ thể sống khác dưới dạng thức ăn. Vì vậy nghiên cứu mối quan hệ ăn lẫn nhau là điểm khởi đầu cần thiết để thảo luận về các dòng năng lượng trong các hệ sinh thái.

55.2. CHUỖI THỨC ĂN, LƯỚI THỨC ĂN VÀ CÁC BẬC DINH DƯỠNG

Một ví dụ về một *chuỗi thức ăn* đơn giản trong một chiếc ao được mô tả trên hình 55.1. Chuỗi thức ăn luôn luôn bắt đầu bằng cá thể sống tự dưỡng được gọi là *sinh vật sản xuất*. Với một chút ước định hóa ta có thể coi sinh vật sản xuất là các cây xanh, chúng chuyển một phần nhỏ năng lượng Mặt Trời sang dạng năng lượng hóa học được lưu trữ lại. Một phần năng lượng ấy được truyền sang động vật ăn cỏ ở dạng thức ăn, sau đó có thể được truyền đến một hay nhiều vật ăn thịt. Các động vật ăn cỏ tạo nên nhóm *sinh vật tiêu thụ sơ cấp*, tiếp theo dọc chuỗi thức ăn sẽ là nhóm tiêu thụ cấp 2, cấp 3... Trong ví dụ về ao nước như trên thì *Daphnia* là vật tiêu thụ sơ cấp. *Hydra* thứ 2, và thiếu trùng chuẩn chuẩn là thứ 3. Các mức cung cấp thức ăn như vậy được gọi là các *bậc dinh dưỡng*. Rất ít khi gặp phải chuỗi thức ăn có nhiều hơn 6 cơ thể sống bởi vì rằng năng lượng ban đầu được dự trữ ở các cơ thể tự dưỡng sẽ được sử dụng một cách mãnh liệt, mạnh mẽ khi đi qua các bậc dinh dưỡng trên.



Hình 55.1. Chuỗi thức ăn của hệ sinh thái ao.

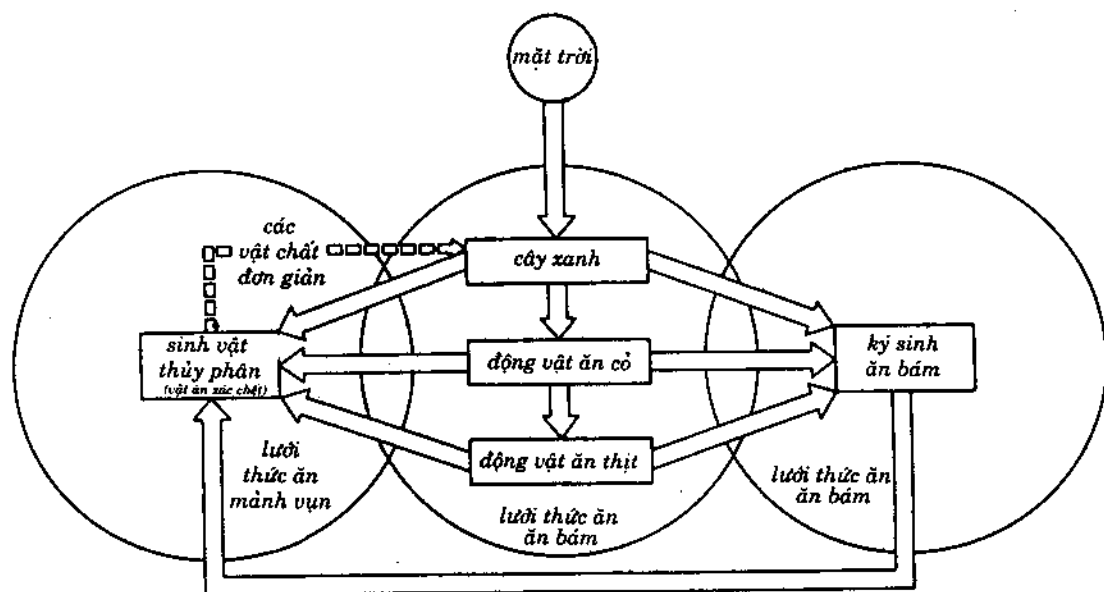


Hình 55.2. Lưới thức ăn đơn giản của một hệ sinh thái ao.

Chuỗi thức ăn tuyến tính dọc như trên là sự đơn giản hóa mối tương quan ăn lẫn nhau trong một hệ sinh thái. Trở lại ví dụ cái ao nước trên đây có thể thấy rõ rằng thiếu trùng chuồn chuồn không phụ thuộc hoàn toàn vào *Hydra* vì mục đích dinh dưỡng của mình. Chúng ăn nhiều cá thể nhỏ khác kể cả các con đĩa và cắt vỏ trong nước. Một mạng phức tạp các chuỗi thức ăn với mối quan hệ tương hỗ lẫn nhau tồn tại trong cái ao nói trên tạo nên **lưới thức ăn**. Một dạng đơn giản hóa của lưới thức ăn trong cái ao nước được trình bày trên hình 55.2. Vì rằng nó có cơ sở trực tiếp vào thực vật xanh nên nó được gọi là **lưới thức ăn ăn cỏ**.

Lưới thức ăn ăn cỏ đã bỏ qua một số cá thể sống rất quan trọng được gọi là **sinh vật phân hủy**. Chúng là các vi khuẩn, nấm... có rất nhiều ở mọi nơi trừ nơi có độ axit quá cao. Chúng sống trên xác chết các sinh vật có trong hệ sinh thái không phân biệt thứ bậc dinh dưỡng. Các sinh vật phân hủy có một lưới thức ăn riêng mang tên **lưới thức ăn mảnh vụn**.

Một nhóm khác các cá thể có mặt ở mọi hệ sinh thái là loài **ký sinh ăn bám**. Chúng sống trên các cơ thể sống ở tất cả các cấp dinh dưỡng nhưng năng lượng thu nhận được thường không chuyển đến bậc dinh dưỡng tiếp theo. Thay vào đó nó được chuyển đến lưới thức ăn thứ ba có tên gọi là **lưới thức ăn ăn bám**. Một bức tranh toàn cảnh sự nuôi sống nhau bao gồm ba lưới thức ăn liên kết đó là: Lưới thức ăn ăn cỏ, mảnh vụn và ăn bám (hình 55.3).



Hình 55.3. Mối quan hệ thức ăn của một hệ sinh thái điển hình

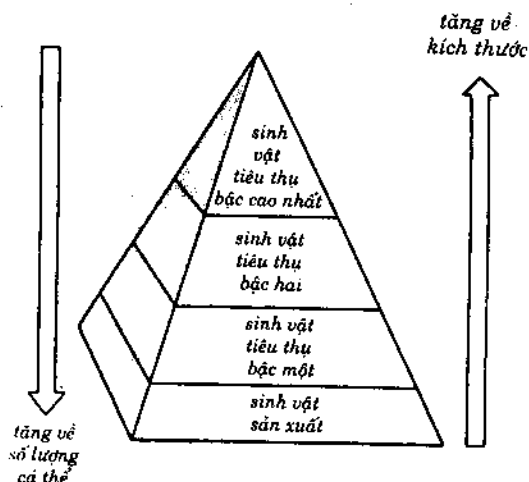
55.3. CÁC THÁP SINH THÁI

Một khía cạnh rất có ý nghĩa của lưới thức ăn ăn cỏ như đã mô tả ở hình 55.2 cho đến nay vẫn chưa được xem xét đến. Đó là vấn đề về số cá thể chiếm giữ mỗi cấp dinh dưỡng. Loài ăn cỏ có xu hướng ít ỏi hơn về số lượng so với thực vật mà chúng ăn, trong khi đó vật ăn thịt có xu hướng to lớn hơn về kích thước so với con mồi và tiêu thụ nhiều con mồi trong chu kỳ sống của chúng. Như vậy là có một trật tự giảm dần về số lượng từ thực vật đến loài ăn cỏ và đến loài ăn thịt.

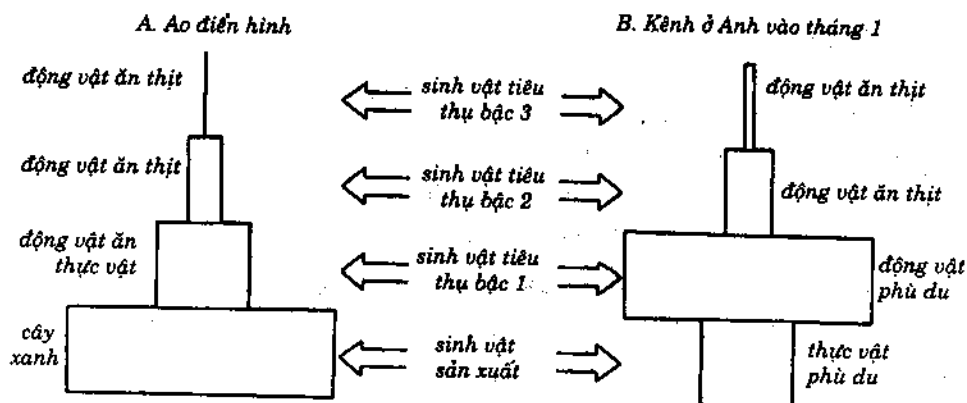
Một **tháp số lượng** tồn tại với đáy là thực vật và vật tiêu thụ cuối cùng ở trên đỉnh (hình 55.4). Tính tổng quát hóa như thế không áp dụng toàn diện đến mọi hệ sinh thái: Một ví dụ điển hình là một cây có thể cung cấp thức ăn cho một số lượng rất lớn các động vật ăn cỏ nhỏ như ruồi xanh chẳng hạn.

Khó khăn ấy được vượt qua nhờ xem xét **tháp sinh khối** của hệ sinh thái - ở đó sinh khối là thước đo lượng vật chất hữu cơ có trong hệ sinh thái. Như

vậy thay thế cho số các cá thể trên mỗi mét vuông, khối lượng của chúng (đo bằng gam chất khô) trên mỗi mét vuông được dùng. Thường thường đó là một hình tháp nhưng (lại một lần nữa nhưng) như đã trình bày trên hình 55.5b không phải nó luôn như vậy. Nguyên nhân của sự đặc dị này là do sinh khối được đo tại một thời điểm cụ thể và chưa xem xét đến sự thay đổi số lượng cá thể trong một khoảng thời gian dài hơn. Ví dụ vào tháng 1 sinh khối động vật ở eo biển Măng-sơ phần thuộc nước Anh nhiều hơn thực vật. Tuy nhiên đây chỉ là hiện tượng tạm thời của mùa đông. Nhìn chung toàn cảnh cho cả năm thì sinh khối trung bình của vật tự dưỡng luôn lớn hơn của sinh vật tiêu thụ trong hệ sinh thái.

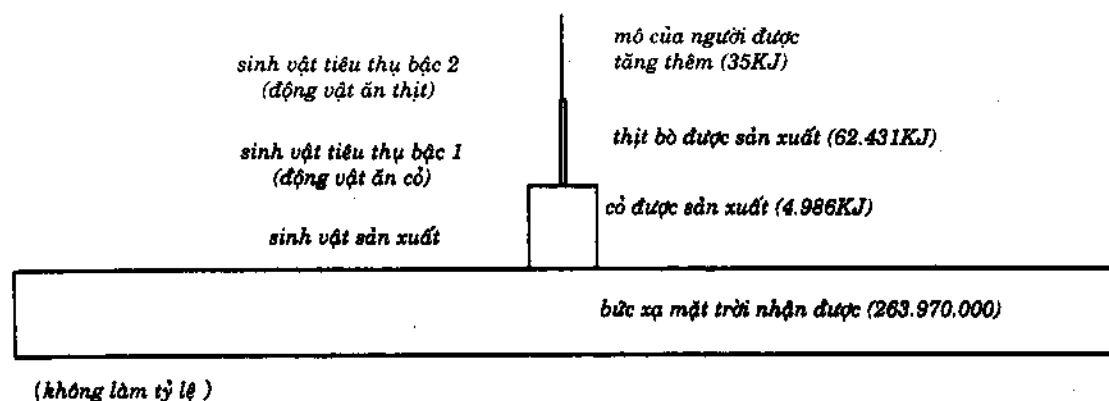


Hình 55.4. Tháp số lượng.



Hình 55.5. Các tháp sinh khối.

Để đưa ra được một trình bày chính xác về sự chuyển đổi vật chất từ cấp dinh dưỡng này sang cấp tiếp theo cần phải kể đến yếu tố thời gian cần cho tích lũy vật chất mới. Sự so sánh có tính thực tế giữa các cơ thể sống khác nhau và các cấp dinh dưỡng khác nhau có thể thực hiện trên cơ sở **năng suất**, tức là lượng vật chất hữu cơ mới được tạo ra tính bằng gam chất khô trên mỗi m^2 hàng năm. Bởi vì giá trị năng lượng của vật chất như cacbonhydrat, chất đạm, chất béo khác nhau vì vậy để quy định đơn vị đo lường chung cho năng suất người ta chuyển "khối lượng khô" thành đương lượng năng lượng đo bằng $KJ/m^2/năm$. Sử dụng những đơn vị đo ấy ta có được **tháp năng lượng** cho tất cả mọi lưới thức ăn ăn cỏ. Hình 55.6 là một ví dụ tháp năng lượng của chuỗi thức ăn trong một cơ sở chăn nuôi bò. Nó thể hiện phương thức chuyển đổi năng lượng cũng như thải năng lượng giữa các bậc dinh dưỡng.



Hình 55.6. Tháp năng lượng cho một chuỗi thức ăn liên quan đến nuôi bò thịt.

55.4. NĂNG LƯỢNG HỌC SINH THÁI

Cần ghi nhớ rằng sự chuyển đổi vật chất được thể hiện qua các tháp sinh thái học là liên tục; dòng năng lượng đi qua các bậc dinh dưỡng được bù đắp bằng năng lượng từ Mặt trời, và nó mất đi chủ yếu do hô hấp và bức xạ nhiệt. Việc nghiên cứu động học của một hệ thống dòng năng lượng như vậy được gọi là **năng lượng học sinh thái**.

Lượng năng lượng bức xạ Mặt trời đến được một hệ sinh thái thay đổi tùy theo vĩ độ, khí hậu và thời gian trong năm. Hiệu quả chuyển đổi từ năng lượng bức xạ Mặt Trời ấy sang dạng năng lượng tiềm ẩn được cất giữ ở dạng hóa học do vật sản xuất thực hiện có ý nghĩa quan trọng với mọi thành viên của hệ sinh

thái. Nó có thể được xác định bằng thu thập và cân trọng lượng thực vật được sản sinh một khoảng thời gian ấn định. Năng lượng chứa trong lượng vật chất này có thể xác định bằng việc đốt nó trong bom nhiệt lượng. Các so sánh với tổng năng lượng bức xạ Mặt Trời thu được trong khoảng thời gian ấy cho thấy rằng chỉ có khoảng 0,5% nguồn năng lượng Mặt Trời đầu vào được chuyển đổi sang dạng hóa học được lưu trữ để đáp ứng cho nhu cầu vật tiêu thụ mà thôi. Thật ra thì thực vật tiếp nhận năng lượng nhiều hơn con số đó, nhưng bản thân thực vật cũng phải tiêu dùng một phần năng lượng ấy vào sự hô hấp của chính mình. **Năng suất riêng** của một hệ sinh thái là thước đo phần năng lượng được cố định lại bởi thực vật dưới dạng hóa học có thể sử dụng cho vật tiêu thụ. Năng suất riêng biến thiên rộng tùy theo các hệ sinh thái khác nhau như hình vẽ 55.7 đã trình bày.

Hình 55.8 trình bày dòng năng lượng động học tổng quát trong một hệ sinh thái điển hình. Trước tiên hãy xem xét những gì xảy ra với vật chất có tính quyết định đến năng suất riêng. Một phần năng lượng mà nó chứa đựng tiếp tục được lưu trữ trong các cấu trúc thực vật trên hoặc dưới đất. Phần còn lại sẽ tham gia vào lưới thức ăn thông qua việc ăn trực tiếp bởi loài ăn cỏ. Cũng có thể nó được chuyển vào lưới thức ăn mảnh vụn hay ăn bằm.

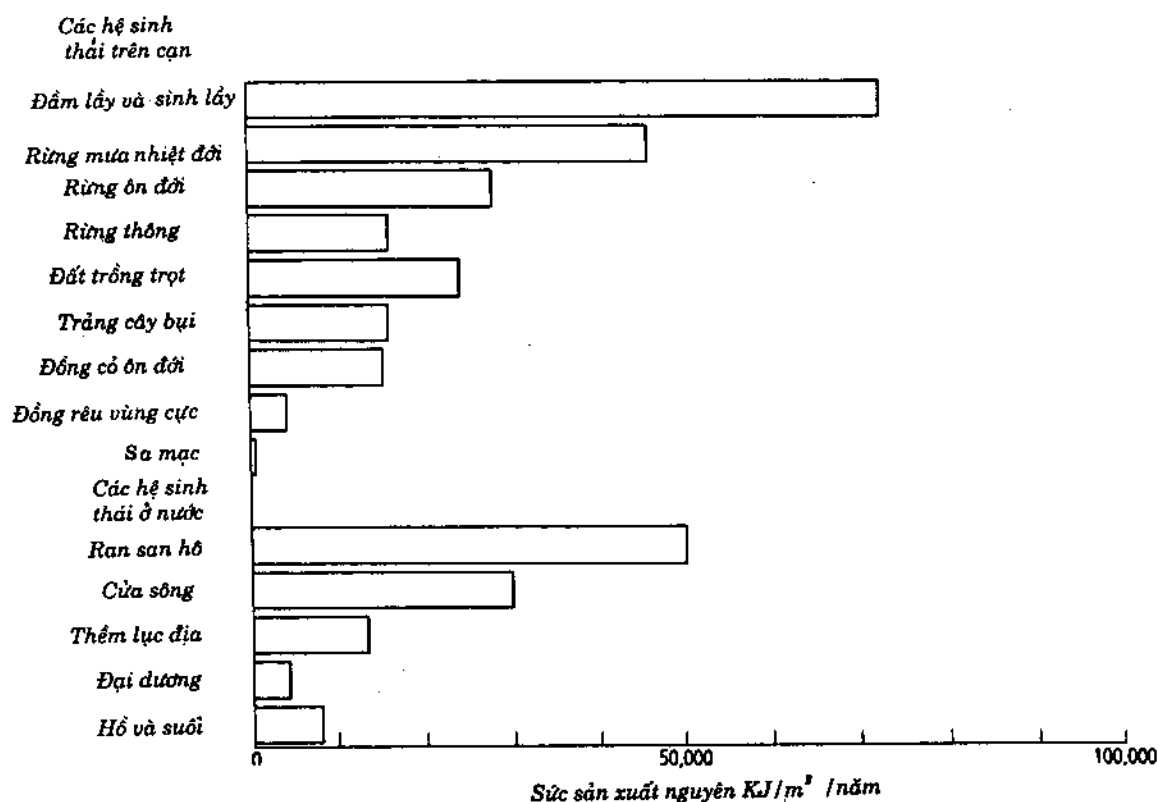
Một dòng năng lượng đầu vào bổ sung có thể được đáp ứng cho vật tiêu thụ do sự di chuyển các cơ thể sống hay các hạt hữu cơ bị đẩy vào (hay thải vào) hệ sinh thái. Tuy vậy nguồn thu nhận năng lượng này nói chung cân bằng với phần thải năng lượng từ hệ sinh thái ra ngoài cũng theo cách tương tự. Một phần lớn năng lượng thâm nhập vào mỗi bậc dinh dưỡng sẽ được dùng để duy trì hoạt động như hô hấp và nó suy giảm giá trị nhanh chóng khi chuyển sang dạng nhiệt năng sẽ thất thoát khỏi hệ sinh thái.

Như vậy một lưu ý cần nhấn mạnh là tồn tại một sự tổn thất năng lượng lớn khi chuyển đổi giữa các bậc dinh dưỡng kế tiếp nhau. Sự tổn thất năng lượng ấy có ý nghĩa về mặt kinh tế. Chẳng hạn như xét về mặt năng lượng thì thu hoạch trồng trọt cho một năng suất lớn hơn là chăn nuôi trâu bò trên cùng một đơn vị diện tích đất sử dụng. Nếu có các cố gắng làm giảm tối thiểu lượng thực vật bị các loài khác ăn và làm tăng tối đa lượng thực vật cho trâu bò ăn sẽ làm tăng sản lượng trâu bò lên tới 7 lần trong một số trường hợp. Bằng một cách tương tự, một thực tiễn trái ngược là nên chăn giữ đàn gia súc trong một phạm vi nhỏ hẹp, không cho chúng tự do chạy nhảy đã tiết kiệm một phần năng lượng, mà nếu không sẽ hao phí vào hô hấp.

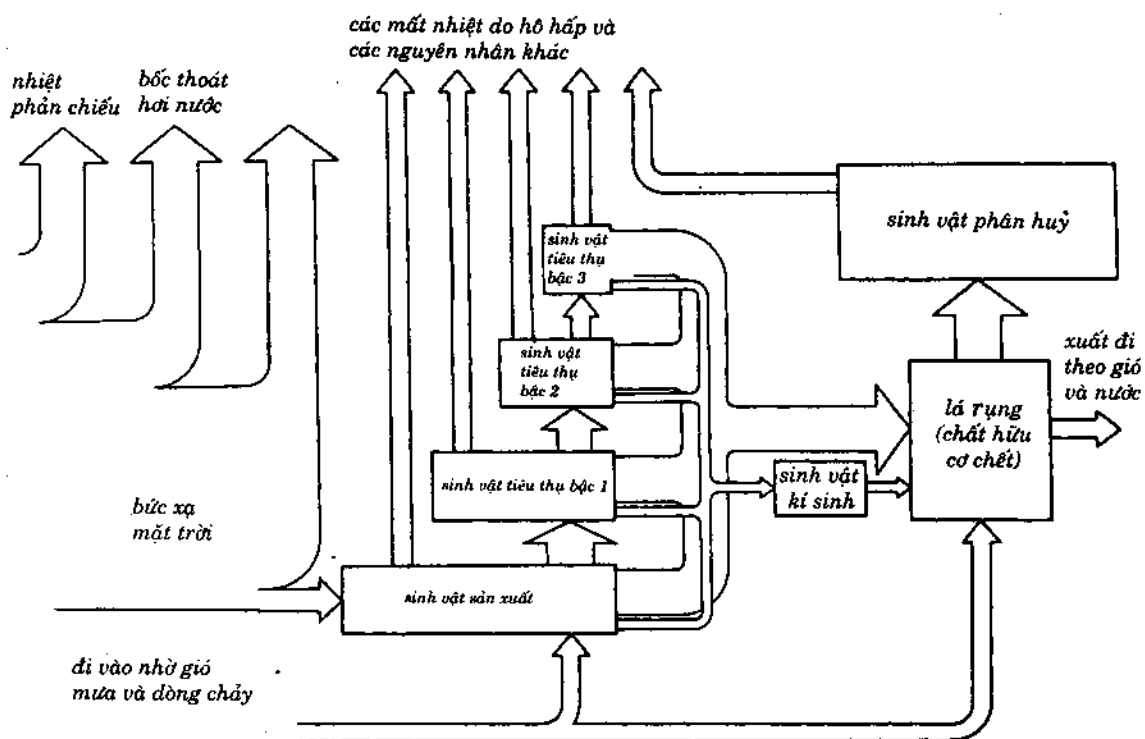
Đối với người nông dân một khía cạnh quan trọng còn là ở chỗ hiệu suất tăng trưởng. Sự lựa chọn giống cây và con nuôi sẽ làm đa dạng các loài lớn

nhánh và cho năng suất cao hơn. Ví dụ ở châu Á người ta đã tìm ra giống lúa có thể trồng 3 vụ trong một năm thay vì chỉ có 1 vụ thôi.

Các phương pháp canh tác hiện đại mang lại một năng suất cao hơn hẳn các hệ sinh thái tự nhiên. Tuy nhiên lợi thu được do giảm bớt mất mát vì sâu bệnh là ảo tưởng vì khoản năng lượng cần thiết đã được bổ sung thông qua phân bón và thuốc trừ sâu cũng như năng lượng bơm nước làm thủy lợi và sưởi ấm gia súc. Năng lượng cũng cần thiết cho cày bừa cải tạo đất, và cả khi thu hoạch nữa. Nguồn năng lượng chính để đáp ứng các nhu cầu trên chủ yếu là nhiên liệu lỏng đất, cái mà đã được lưu trữ từ các hệ sinh thái trước đây. Thực tế tính toán cho thấy rằng canh tác hiện đại yêu cầu 9J nhiên liệu lỏng đất để sản xuất ra 1J thức ăn trên đĩa ăn tối của chúng ta. Điều đó cho thấy rằng sản lượng tối đa thu được từ việc sử dụng đất không thể so sánh với việc dùng năng lượng một cách hiệu quả nhất.



Hình 55.7. So sánh sức sản xuất nguyên ở các hệ sinh thái khác nhau.



Hình 55.8. Tóm tắt dòng năng lượng của một hệ sinh thái điển hình.

56. CÁC QUẦN THỂ

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Định nghĩa các khái niệm sau đây: Quần xã, quần thể, mức sinh, mức tử, mật độ quần thể, động học quần thể.
- Mô tả sự tăng trưởng lũy thừa và liên hệ nó với mức tăng dân số bản năng.
- Thảo luận về hình dạng đường cong sinh trưởng hình chữ S (sigmoid) và định nghĩa khả năng chứa.
- So sánh đường cong sinh trưởng hình chữ S với đường cong sinh trưởng hình chữ J.
- Vẽ đường cong sống còn cho chiến lược kiểu r và kiểu K, bình luận sự khác nhau.
- Đưa ra ví dụ về trở ngại môi trường.

56.1. ĐỘNG HỌC QUẦN THỂ

Các cơ thể sống trong một hệ sinh thái bất kỳ được tập hợp lại và có tên gọi là *quần xã*. Mỗi tương tác giữa các cơ thể sống khác nhau mà tạo nên quần xã sẽ dễ nghiên cứu hơn nếu nghiên cứu, phân tích, so sánh hoạt động và thành phần của những nhóm nhỏ hơn gọi là *quần thể* - đó là nhóm các cá thể của cùng một loài nào đó.

Nghiên cứu sơ đẳng nhất một quần thể bắt đầu bằng việc đếm số lượng cá thể của nó. Nếu như số lượng cá thể của quần thể được ghi lại đều đặn trong một khoảng thời gian thì tự nó sẽ cho thấy kiểu sinh trưởng hay suy giảm của quần thể. *Mức sinh* (hay là mức tái sản xuất) của một quần thể là số lượng cá thể đã được sinh ra sau thời gian ấn định thường được biểu thị thành % số lượng của quần thể. Một mức sinh 20% mỗi năm có nghĩa là có 20 cá thể mới được sinh ra trong 1 năm trong số 100 cá thể đã có của quần thể. Mức sinh của người thường được đo bằng số người mới sinh ra trong 1000 người mỗi năm. *Mức tử* (hay mức suy giảm) là số cá thể chết đi trong một khoảng thời gian và cũng được xác định tương tự như mức sinh. *Mật độ quần thể* là số cá thể có trên một đơn vị diện tích (đối với quần thể trên mặt đất) hay một đơn vị thể tích (đối với quần thể dưới nước). Việc nghiên cứu sự biến động của tất cả các thông số ấy có một tên gọi là *động học quần thể*, và nó liên quan nhiều đến mô hình toán về sự sinh trưởng quần thể cũng như các mối tương tác với các cá thể khác cũng như với môi trường vô sinh quanh nó.

56.2. SỰ SINH TRƯỞNG CỦA QUẦN THỂ

Một phương pháp nghiên cứu sự sinh trưởng quần thể có thể bắt đầu từ một quần thể mới được giữ trong phạm vi phòng thí nghiệm. Cung cấp cho nó đủ thức ăn, không gian và tiến hành đếm số lượng cá thể mới đều đặn rồi ghi chép lại. Các vi sinh vật như vi khuẩn chẳng hạn rất thích hợp cho nghiên cứu kiểu này bởi vì mức sinh sản lớn. Hình 56.1 thể hiện sự tăng trưởng nấm men ở những điều kiện thuận lợi.

Trong giai đoạn đầu thí nghiệm, quần thể tăng trưởng chậm chạp. Tuy nhiên số tế bào tăng gấp đôi sau mỗi lần phân bào đến nỗi mà mức tăng trưởng ngày càng nhanh và đường cong sinh trưởng bùng nổ này có tên gọi **sinh trưởng lũy thừa** và đặc trưng cho các cơ thể sống vào chiếm lĩnh môi trường sống mới.

Một quần thể ổn định có một mức tăng trưởng tối đa có tên gọi **mức tăng trưởng bản năng** (r). Nó được xác định bởi các yếu tố như thời gian giữa 2 thế hệ, tuổi thọ và sức sinh sản của các cá thể và nó đặc trưng cho mỗi loài ổn định. Mức tăng trưởng bản năng là một hằng số xác định độ nghiêng của đường cong tăng trưởng trong điều kiện lý tưởng cho sự sống của loài. Giá trị tăng trưởng thực sự phụ thuộc vào số lượng cá thể và có thể được tính như phương trình:

$$(1) \frac{dN}{dt} = rN$$

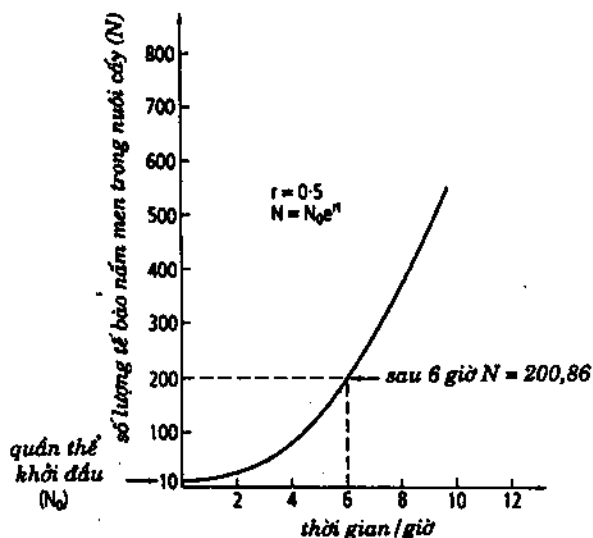
ở đây dN/dt là mức sinh trưởng ở một thời điểm cụ thể, t , r là mức sinh trưởng bản năng, N là số lượng cá thể của quần thể. Một dạng hình khác thu được từ phương trình trên là:

$$(2) N = N_0 \cdot e^{rt}$$

trong đó: N_0 - quần thể ban đầu

N - quần thể dự báo ở thời điểm t

e - cơ số của logarit tự nhiên



Hình 56.1. Sinh trưởng lũy thừa của quần thể nấm men

Trong những điều kiện lý tưởng, tế bào nấm men có mức tăng trưởng bản năng r xấp xỉ bằng 0,5/giờ. Nói một cách khác là sau 1 giờ quần thể tăng được thêm 1/2 (một nửa). Giá trị này nhận được bằng các thí nghiệm tương tự như miêu tả ở hình 56.1. Giả sử rằng ban đầu quần thể các tế bào nấm men gồm 10 cá thể được tiến hành cho phát triển trong 6 giờ. Số lượng cá thể sau 6 giờ dự định sẽ là bao nhiêu? Như ta đã thấy $N_0 = 10$; $t = 6$ và $r = 0,5$, vậy theo phương trình (2) ta sẽ thu được:

$$N = 10 \times 2,72^{(0,5 \times 6)}$$

hay

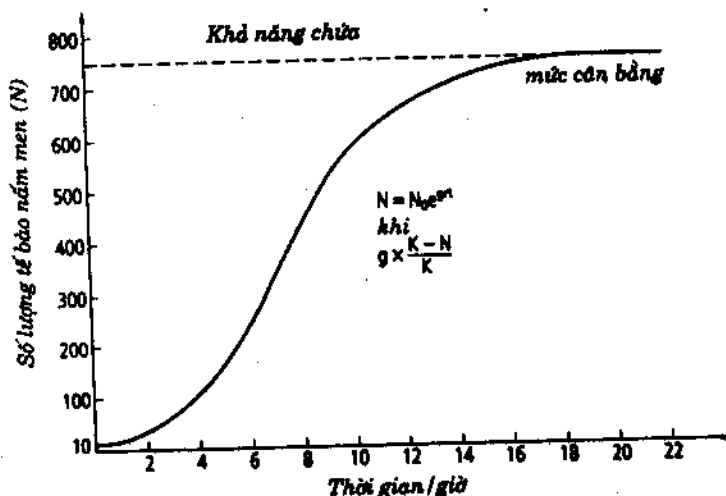
$$N = 200,86$$

Như vậy sau 6 giờ quần thể dự đoán sẽ có khoảng 200 cá thể.

Cũng dễ nhận thấy rằng quy luật tăng trưởng lũy thừa không thể tiếp tục mãi mãi. Nếu các đo đạc tiếp tục được tiến hành một thời gian nữa thì đường cong số lượng cá thể quần thể sẽ dần dần ngang ra như hình 56.2. Điều này xảy ra là do các tế bào phát triển dần chậm lại khi chất dinh dưỡng bị dùng ngày một nhiều và suy kiệt cũng như chúng đầu độc lẫn nhau bởi chất thải của mình (như ethanol chẳng hạn). Nói một cách khác thì mức sinh sẽ giảm dần còn mức tử sẽ tăng dần. Một trạng thái cân bằng sẽ đạt được chừng sau 18 giờ khi mà mức tử bằng mức sinh.

Sự tăng trưởng của các tế bào nấm men thường theo quy luật đường cong hình S, hay gọi là **đường cong hình chữ S**, đôi lúc nó còn có tên là **đường cong logistic** cho mức tăng trưởng.

Cạnh tranh về thức ăn và ô nhiễm do chất thải ra chỉ mới là 2 ví dụ về yếu tố phụ thuộc mật độ có ảnh hưởng giới hạn tăng trưởng. Còn nhiều yếu tố bên ngoài khác ảnh hưởng đến sức sinh sản và sự sống còn của cá thể trong quần thể. Toàn thể những yếu tố ấy gộp lại tạo thành **trở ngại môi trường** đối với sự tăng trưởng. Trở ngại môi trường tăng lên tạo ra một giới hạn tuyệt đối cho số lượng cá thể của 1 loài có thể sinh sống được tại một khu định cư cho trước. Giới hạn này được gọi là **khả năng chứa** của môi trường và thường được ký hiệu là K.



Hình 56.2. Đường cong sinh trưởng hình chữ S được biểu thị bằng quần thể nấm men với mức hạn chế nguồn nguyên liệu

Tác động của trở ngại môi trường đối với sự tăng trưởng của quần thể có thể mô hình hóa bằng việc đưa vào sử dụng khái niệm *tham số hiện thực hóa tăng trưởng* (g) trong phương trình tăng trưởng lũy thừa (1). Giá trị của tham số hiện thực hóa tăng trưởng được xác định bằng:

$$(3) \quad g = \frac{(K - N)}{K}$$

Thay nó vào phương trình (1) ta có:

$$(4) \quad \frac{dN}{dt} = \frac{(K - N)rt}{K}$$

hoặc là:

$$(5) \quad N = N_0 \cdot e^{\frac{(K-N)rt}{K}}$$

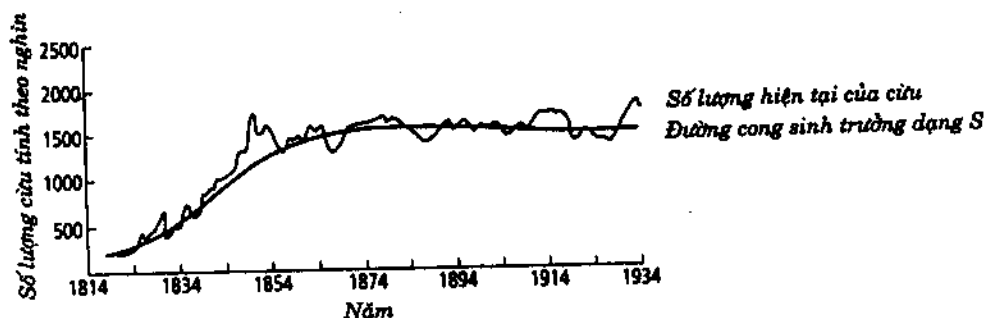
Khi số lượng cá thể N trong quần thể nhỏ hơn nhiều khả năng chứa thì tham số hiện thực hóa tăng trưởng gần bằng 1,0. Tuy nhiên khi N tiến dần đến giá trị K thì cả tham số hiện thực hóa tăng trưởng và mức tăng trưởng đều có khuynh hướng tiến đến giá trị 0.

Sử dụng phương trình (4) và (5), sự tăng trưởng của các quần thể sinh vật trong phòng thí nghiệm có thể được mô hình hóa tương đối chính xác.

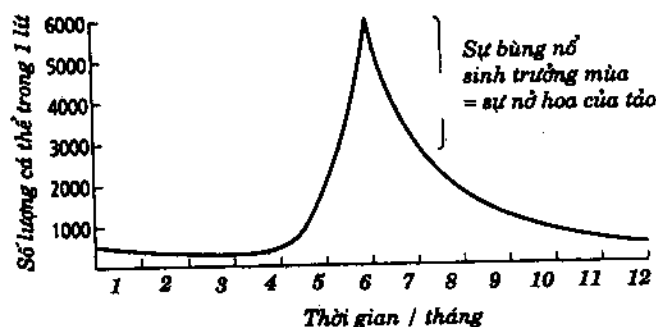
56.3. NHỮNG BIẾN ĐỘNG TRÊN ĐƯỜNG CONG HÌNH CHỮ S

Đường cong tăng trưởng thu được với thí nghiệm nuôi nấm men nêu trên là kiểu tăng trưởng của một hệ sinh thái thực được lý tưởng hóa. Một dạng đặc trưng hơn của đường cong sigmoid được thể hiện trên hình vẽ 56.3: mô tả sự tăng trưởng quần thể cừu kể từ khi chúng được đưa vào vùng Tasmania năm 1814. Ta thấy rõ từ hình vẽ rằng số lượng cá thể không bao giờ ổn định mà biến động (tăng, giảm) xung quanh giá trị trung bình, còn giá trị này lại tuân theo quy luật hình chữ S.

Mặc dù rằng đường cong hình chữ S là đặc thù cho những quần thể sinh vật chiếm lĩnh khu cư trú mới, nó không áp dụng được cho mọi quần thể. Hình 56.4 thể hiện kiểu tăng trưởng của quần thể loài tảo phù du, loài này thể hiện sự gia tăng mạnh đột biến và không bao giờ đạt bão hòa sau một thời gian tương đối dài ứng với khả năng chứa. Đường cong dạng này có tên gọi đường cong dạng J, nó đặc thù cho các quần thể có khả năng sinh sản rất nhiều thế hệ trong một mùa sinh sản của năm. Một trong những nguyên nhân của đường cong dạng này là quần thể có độ mắn cảm cao, khả năng sống rất hẹp ở khía cạnh về những yêu cầu môi trường. Những biến đổi không thuận lợi như tích tụ độc thải hay thiếu thức ăn khiến nhiều cá thể có thể chết rất nhanh chỉ để lại một ít (ở dạng spore hay zygote) là còn sống sót. Trong những năm sau đó một kiểu phát triển quần thể như vậy lại được lặp lại.



Hình 56.3. Đường cong sinh trưởng của cừu sau khi nhập vào Tasmania.

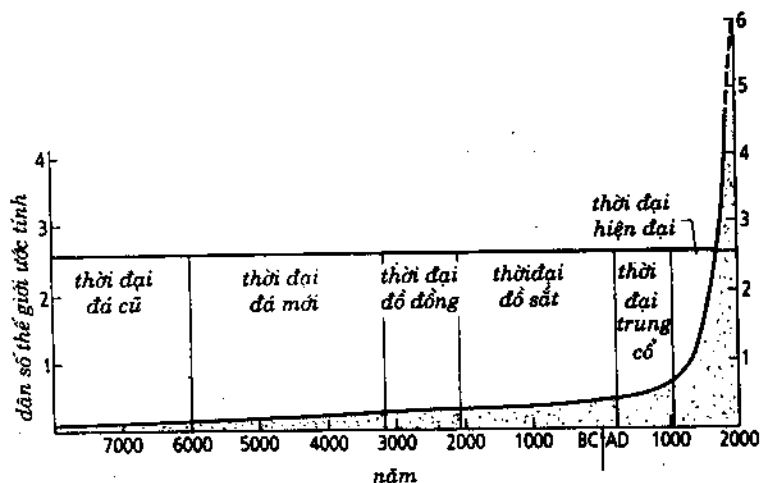


Hình 56.4. Đường cong sinh trưởng hình chữ J của táo phù du.

56.4. QUẦN THỂ NGƯỜI

Quần thể người là không bình thường theo kiểu phát triển của mình như đã thể hiện trên hình 56.5 bởi lẽ hiện nó vẫn còn trong giai đoạn tăng trưởng lũy thừa của tiến trình tăng trưởng ghê sợ. Ở những nước đã phát triển, điều này là do sự giảm đáng kể những trở ngại môi trường (nhờ tiến bộ của y tế, nông nghiệp...). Một số giới hạn dù sao cũng vẫn có, dẫn đến những lo lắng về khả năng tăng trưởng theo đường cong sigmoid hay hình J dẫn đến suy diệt nhân loại. Hiện tại mức tăng trưởng riêng vào khoảng 1,9% mỗi năm, nói nôm na là mỗi năm có thêm 75-80 triệu người.

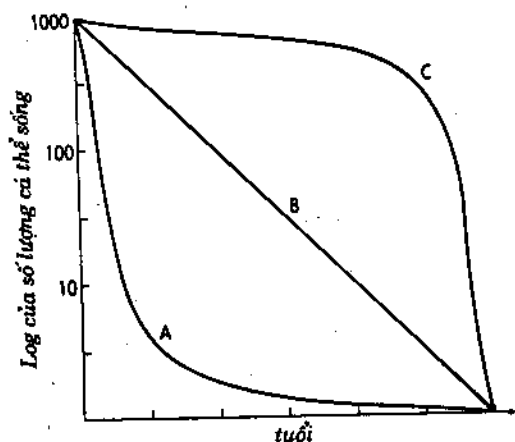
Việc nghiên cứu quần thể người có tên gọi là dân số học và nó đã trở nên một môn khoa học phức hợp, liên quan đến nhiều yếu tố chứ không chỉ đơn thuần ở sự sinh đẻ và tử vong.



Hình 56.5. Sự tăng trưởng dân số thế giới.

56.5. CHIẾN LƯỢC ĐỂ SỐNG CÒN

Đồ thị về mức sinh và tử chỉ là thông số khái quát về hoạt động của quần thể bởi vì chúng không quan tâm đến các yếu tố như lứa tuổi và giới tính. Tuy nhiên, xác suất của sự bùng nổ cũng như diệt vong của quần thể lại thay đổi theo những yếu tố này. Mối quan hệ giữa lứa tuổi và sự sống còn rất thuận lợi khi nghiên cứu bằng **đường cong sống còn**. Đó là đồ thị thể hiện số cá thể sống sót trong quần thể theo từng lứa tuổi. Hình 56.6 thể hiện đường cong sống còn có 3 loại khác nhau.



Hình 56.6. Đường cong sống còn.

Đường cong A đặc thù cho đa số loài động vật không xương sống và thực vật mà có tỷ lệ tử vong rất cao ở lứa tuổi nhỏ. Loài hàu là một ví dụ điển hình: Chúng sinh sản rất nhiều ấu trùng nhưng chỉ có một số nhỏ còn có cơ hội bám được vào đá thích hợp để phát triển đến lúc trưởng thành. Những loại cơ thể sống như vậy nói chung có nhiều. Thêm vào việc sinh sản nhiều (bùng nổ) chúng lại không quan tâm đến chính mình và ăn ít cho nên chu kỳ sống và thời gian của một thế hệ ngắn. Đây được gọi là **kiểu chiến lược r** bởi lẽ kiểu sống của chúng đã được điều chỉnh để đạt được giá trị r lớn nhất (mức tăng trưởng bản năng).

Ở một đối cực khác, đường cong C là của các quần thể sinh vật có số lượng bình ổn và gần với giá trị K (khả năng chứa của môi trường). Đó được gọi là kiểu chiến lược K, thể hiện ưu điểm tiến hóa tương đối so với chiến lược r. Nói chung chúng sống trong một môi trường bao quanh bình ổn và rất thích nghi với một phần riêng và đặc biệt của môi trường. Chúng có chu kỳ sống dài và chu kỳ sinh sản cũng lớn, sinh sản ít và chăm sóc con tốt. Các quần thể sống sát nhau giữ kích thước quần thể của mình cân bằng với nhau bằng việc giảm tỷ lệ sinh sản và tăng tỷ lệ chết. Các loài dê núi, con người và loài voi là các ví dụ của kiểu đường cong này.

Đường cong B đại diện cho trường hợp có sự cân bằng sinh - tử ở mọi lứa tuổi. *Hydra* là một loại sinh vật như vậy.

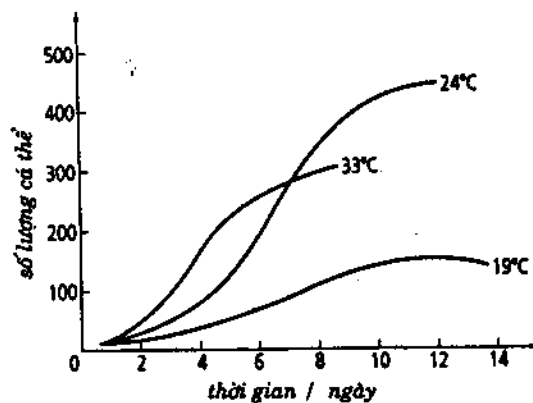
56.6. CÁC YẾU TỐ HẠN CHẾ MỨC TĂNG TRƯỞNG QUẦN THỂ

Các yếu tố tạo ra trở ngại môi trường có thể phân loại thành ngoại cảnh và nội cảnh. Những yếu tố ngoại cảnh là những yếu tố tác động đến quần thể từ bên ngoài: Khí hậu, nguồn thức ăn có được, cạnh tranh với các loài khác, ăn thịt lẫn nhau và sự ký sinh. Những yếu tố nội cảnh là những yếu tố liên quan tới sự cạnh tranh của các cá thể của cùng một loài.

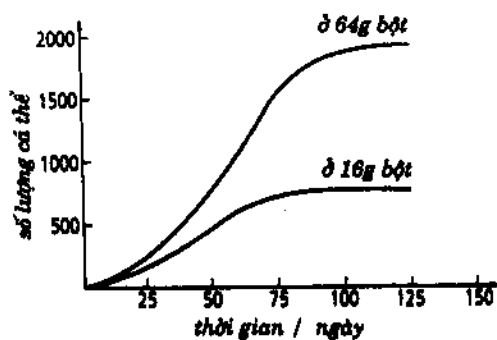
Ví dụ về yếu tố ngoại cảnh là nhiệt độ và nguồn thức ăn có được như thể hiện trên các hình 56.7 và 56.8. Đồ thị thứ nhất thể hiện đường cong tăng trưởng của loài bọ nước *Moina macrocopa* ở 3 nhiệt độ khác nhau. Đồ thị 2 biểu diễn sự ảnh hưởng của nguồn thức ăn đến 2 quần thể một bột *Tribolium confusum*.

Trở ngại môi trường nội cảnh xảy ra khi các cá thể trong cùng một loài cạnh tranh với nhau. Thường thì những cuộc cạnh tranh như vậy quyết liệt hơn cuộc cạnh tranh giữa các loài: Các cá thể của cùng một loài cạnh tranh nhau với cùng một mục đích. Nhiều loài động vật bảo vệ lãnh thổ của mình chống lại chính đồng loại khi bị xâm chiếm. Những hành động này cần thiết vì nhu cầu dinh dưỡng cần phải đủ cấp cho sự sống còn của chúng.

Các yếu tố hạn chế mức tăng trưởng ít khi tác động đơn lẻ mà thường tác động đồng thời, phức tạp rất khó xác định. Nói chung tương đối dễ nghiên cứu ảnh hưởng đến môi trường của các yếu tố vật lý như nhiệt độ, nước và ánh sáng. Còn cách mà theo đó các quần thể khác nhau tác động lên nhau trong phạm vi quần xã rất khó hiểu và phức tạp. Bước sơ khởi để nghiên cứu được những tác động đó là theo dõi quan hệ giữa 2 loài thôi. Bài 57 sẽ thảo luận những khía cạnh của mối quan hệ đó.



Hình 56.7. Đường cong sinh trưởng của quần thể *Moina macrocopa* ở các nhiệt độ khác nhau.



Hình 56.8. Các đường con sinh trưởng của một bột *Tribolium confusum* ở các lượng bột khác nhau.

57. CÁC TỔ CHỨC XÃ HỘI

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Định nghĩa và đưa ra ví dụ các dạng tổ chức xã hội như: Hợp tác, cộng sinh, hội sinh, hãm sinh, cạnh tranh, ăn thịt, ký sinh.
- Mô tả cấu trúc địa y như một ví dụ về sự cộng sinh.
- Đánh giá vai trò cố định nitơ của các nốt sần ở rễ.
- Mô tả thí nghiệm trình diễn sự cạnh tranh và đưa ra ví dụ về sự cạnh tranh loại bỏ lẫn nhau.
- Giải thích khái niệm tổ sinh thái và phân hóa tổ sinh thái.
- Thảo luận hiệu quả tích cực của việc ăn thịt con mồi.
- Đưa ra ví dụ về sự ký sinh, bình luận về hướng tiến hóa trong quan hệ vật ký sinh - vật chủ.

57.1. CÁC DẠNG TỔ CHỨC XÃ HỘI

Các cơ thể sống không bao giờ tồn tại cô lập với các loài khác cho nên sự gia tăng quần thể này sẽ phụ thuộc vào các hoạt động của các thành viên đồng, thực vật khác của quần xã. Bài này xem xét mối tương tác giữa loài này và loài khác.

Bảng 57.1 tổng kết các dạng có thể có của tổ chức xã hội. Như thấy rõ các tổ chức xã hội đều liên quan đến thức ăn ở dạng này hay dạng khác. Một số loài sẽ cạnh tranh đơn thuần vì nguồn thức ăn hoặc tiến hành ăn loài khác. Một số loài khác thì tác động lẫn nhau trong khoảng thời gian dài hơn để duy trì xã hội. Khái niệm *sống cùng nhau - symbiosis*, ngày nay được sử dụng phổ biến để mô tả những xã hội lâu dài như thế. Đôi khi các xã hội cộng đồng như vậy có lợi cho cả 2 loài như trường hợp *cộng sinh*, hoặc chỉ có lợi cho 1 loài như trường hợp *hội sinh* và *ký sinh*. Trong bảng 57.1, hiệu quả tích cực được thể hiện dấu (+), trung tính (0) và tiêu cực là dấu (-). Ở khía cạnh tăng trưởng quần thể, hiệu quả tiêu cực có thể coi như trở ngại môi trường.

**Bảng 57.1. TỔNG KẾT CÁC DẠNG TỔ CHỨC XÃ HỘI GIỮA
CÁC LOÀI SINH VẬT KHÁC NHAU**

Tổ chức xã hội	Định nghĩa	Tác động lẫn nhau	Ví dụ
Hợp tác	Tổ chức xã hội lỏng lẻo trong đó cả hai loài đều có lợi	+ / +	Hải quỳ / cua biển
Cộng sinh	Tổ chức xã hội gắn gũi trong đó cả hai loài đều có lợi	+ / +	Địa y (nấm/tảo). Động vật ăn cỏ / Vi khuẩn phân rã xelluloz. Nốt sần rễ (Rhizobium/ Cây họ Đậu
Hội sinh	Tổ chức xã hội gắn gũi trong đó một loài có lợi	+ / 0	Cá remora / Cá mập. Cua / vỏ sò rỗng
Hãm sinh	Một loài chèn ép sự phát triển loài kia nhưng không dùng nó làm thức ăn	0 / -	Penicilium / vi khuẩn.
Cạnh tranh	Một loài chèn ép sự phát triển loài kia và cả hai đều bị thiệt hại	- / -	Paramoecium caudatum / Paramoecium bursaria
Ăn thịt	Một loài tiêu diệt loài kia làm thức ăn	+ / -	Sư tử / Ngựa vằn. Linh miêu / thỏ
Ký sinh	Một loài sống nhờ vào loài kia	+ / -	Giun sán / Người. Nấm claviceps / lúa mạch

Ghi chú: + Hiệu quả lợi; - Hiệu quả hại; 0 Hiệu quả ít hoặc không có hiệu quả

57.2. SỰ HỢP TÁC

Sự hợp tác miêu tả các xã hội giữa các cá thể có khả năng sống độc lập. Tuy vậy sẽ cùng có lợi cho sự tăng trưởng quần thể nếu chúng cùng hợp tác sống với nhau. Một ví dụ là sự bảo thức sớm của các loài động vật sống bầy đàn hỗn hợp thuộc nhóm động vật ăn cỏ ở rừng xavan châu Phi. Các quần thể sơn dương, khi đầu chó và hươu cao cổ hoàn toàn phát triển tốt khi tự lực cánh sinh, nhưng có lợi hơn về mặt an toàn nếu chúng cùng sống cạnh nhau. Chúng sẽ đánh động báo hiệu cho nhau về hiểm họa khi kẻ thù tới tấn công.

Một ví dụ nữa về sự hợp tác là trong xã hội giữa cua và hải quỳ. Hải quỳ bám vào lưng cua, nó được di chuyển và đi tìm mồi nhờ sự di chuyển của cua, còn bản thân cua nhờ nó mà được bảo vệ.

57.3. CỘNG SINH

Cộng sinh là một dạng xã hội khăng khít rất có ý nghĩa cho sự tăng trưởng và sống còn của các cơ thể sống tham dự vào.

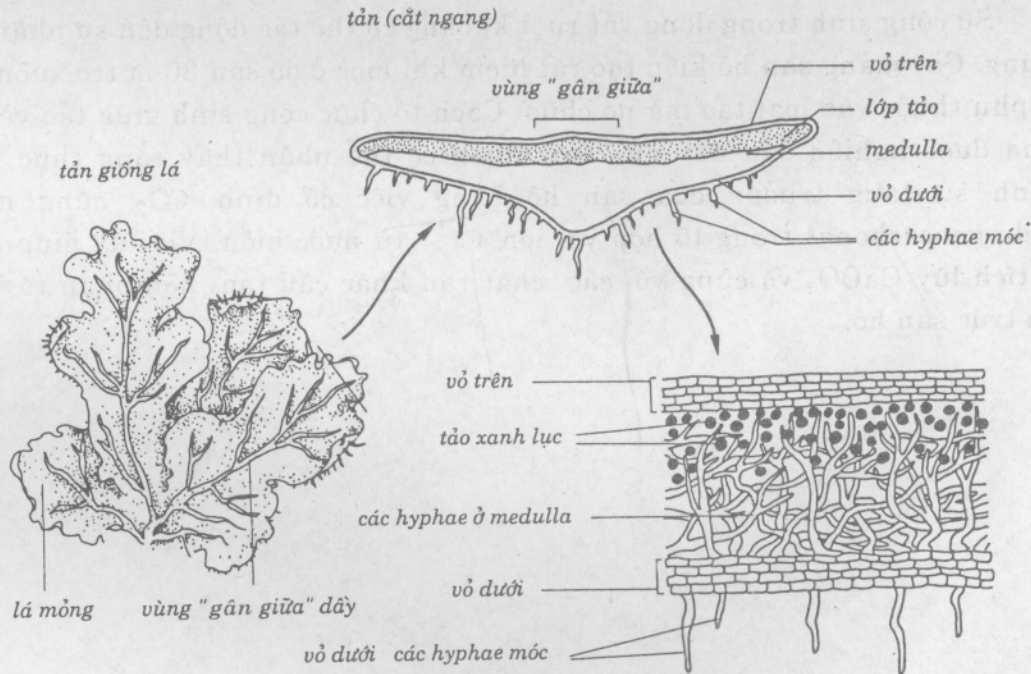
Cơ thể *địa y* bao gồm các hyphae của nấm và các tế bào tảo quang hợp được tổ chức liên kết khăng khít và hoạt động như là một cơ thể đơn. Hình 57.1 trình bày hình dạng và tổ chức cấu trúc bên trong của loài địa y có tên là *Sticta*. Nấm đóng góp vào sự cộng sinh bằng kết cấu đỡ và sự hấp thụ nước, chất khoáng. Còn chính nó lại sống nhờ vào thức ăn hữu cơ do tảo quang hợp được. Địa y sinh sản vô tính bằng cách phát tán các mảnh nhỏ chứa hỗn hợp gồm cả tế bào nấm chưa phân tách và cả tế bào tảo. Những mảnh này được phân tán theo chiều gió đến những khe, hốc của những nơi cơ thể mới có thể phát triển. Sự thành công của loài địa y thể hiện ở chỗ chúng mọc và phát triển ở những nơi có môi trường khắc nghiệt và có khả năng sinh sống: Vách đá, tường đá... Ở những chỗ đó ngay cả nấm hay tảo đều không thể sống độc lập một mình được.

Một ví dụ cộng sinh khác có liên quan đến tảo đó là tổ chức xã hội cùng với động vật ruột khoang. Một loài thủy tức xanh có tên *Chlorohydra viridissima* có chứa một loại tảo đơn bào với tên *zoochlorellae* bên trong tế bào nội bì của nó. Chúng cung cấp cho vật chủ oxy và các sản phẩm trao đổi chất có được từ quang hợp, đồng thời nhận sự bảo vệ và nguyên liệu sống như CO_2 , nitrat, photphat. Đây là sản phẩm bài tiết của cơ thể chủ.

Sự cộng sinh trong động vật ruột khoang có thể tác động đến sự phân bố của chúng. Các mảng san hô kiến tạo rất hiếm khi mọc ở độ sâu 30 m trở xuống bởi lẽ nó phụ thuộc vào loại tảo mà nó chứa. Cách tổ chức cộng sinh giữa tảo và san hô chưa được nghiên cứu đầy đủ. Tuy nhiên có thể nhận thấy rằng thực vật đầy mạnh sự tăng trưởng của san hô bằng việc cố định CO_2 cũng như các Hydrogencacbonat trong tổ hợp với ion Ca^{2+} từ nước biển. Việc ấy giúp cho san hô tích lũy CaCO_3 và cùng với các chất rắn khác cấu tạo nên phần tổ hợp của cấu trúc san hô.



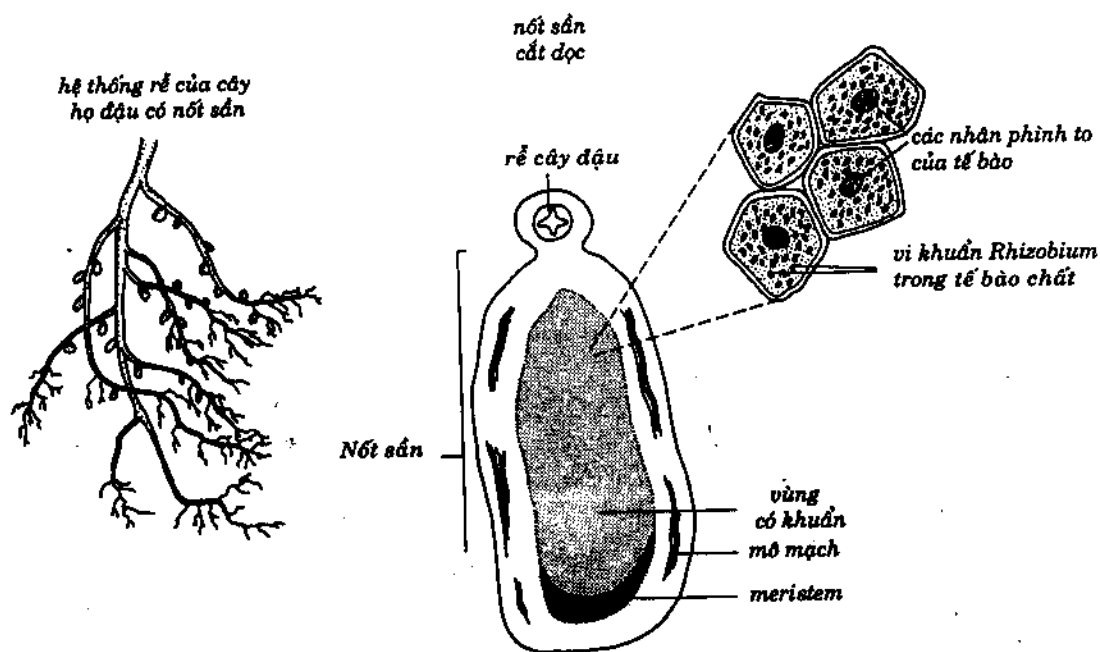
B. Cấu tạo



Hình 57.1. Địa y *Stictis*.

Một dạng cộng sinh khác ít gặp hơn khi một cá thể “mượn” enzym của cá thể kia. Loài thú ăn cỏ không có gen để tổng hợp enzym xellulaz mặc dù xelluloz là phân thức ăn chính của chúng. Thực ra việc tiêu hóa xelluloz phụ thuộc vào các vi sinh vật yếm khí như vi khuẩn và động vật nguyên sinh sống trong dạ dày của chúng. Các vi sinh vật này sản xuất ra các enzym thích hợp và giải phóng các chất mà có thể được hấp thụ và dùng như năng lượng cho cơ thể vật chủ. Chúng có được sự bảo vệ nhờ vật chủ, sưởi ấm và được đáp ứng nhu cầu thức ăn liên tục, nhưng có khuynh hướng bị tiêu hóa nếu chúng tụt hậu sâu xuống ruột và có thể cung cấp cho động vật ăn cỏ đến 20% nhu cầu nitơ. Loài một ăn gỗ cũng có sự cộng sinh tương tự với động vật nguyên sinh.

Trong hệ sinh thái trên cạn, ví dụ quan trọng nhất về sự cộng sinh là xã hội các vi khuẩn đất thuộc giống *Rhizobium* cùng với cây họ Đậu. Mặc dù cả *Rhizobium* lẫn cây họ Đậu như đậu tương đều có khả năng sống độc lập nhưng sống cộng đồng lại chúng tạo thành các **nốt sần của rễ** mà có thể thực hiện việc cố định nitơ (như hình 57.2). Trong quá trình này, phân tử nitơ của không khí được chuyển thành amoniac, và một phần amoniac được thực vật chuyển thành axit amin và chất đạm.



Hình 57.2. Cấu tạo của nốt sần của rễ.

Các vi khuẩn này gắn vào rễ cây cau nhờ quá trình bài tiết hóa học và quá trình thâm nhập vào các tế bào vỏ xảy ra nhờ các kênh nội bào nhỏ - những kênh này được gọi là các **kênh nhiễm**. Một khi thâm nhập vào trong rễ cây chủ, chúng phân bào và thay hình đổi dạng, trở nên có cấu trúc bất động được gọi là **khuẩn thể**. Chúng tiết những hoocmon tăng trưởng có tên là xytokinin có tác dụng kích thích phân bào, làm cho các nốt sần to lên và gắn vào rễ.

Việc chuyển đổi nitơ thành amoniac cần rất nhiều năng lượng vì phân tử nitơ rất bền vững. Các enzym nitrogenaz xúc tác phản ứng **tổng hợp nitơ** bị phá hủy khi tiếp xúc với oxy và do vậy để việc cố định nitơ có hiệu quả cần yêu cầu điều kiện yếm khí. Bên trong nốt rễ, oxy được hấp thụ bởi các phân tử mang oxy với tên gọi **leghaemoglobin**. Chúng giống haemoglobin trong các tế bào hồng cầu và đồng thời có ái lực mạnh với oxy, lưu giữ chúng khi chúng thâm nhập vào tế bào rễ. Cuối cùng thì dẫn đến nồng độ oxy trong màng tế bào giảm dần và việc tránh cho sự tổng hợp nitơ bị hư hại. Giống như haemoglobin, leghaemoglobin có màu đỏ nên các nốt sần có màu hồng tươi khi bị cắt hở ra.

Quá trình tiến hóa xã hội cộng sinh thu hút sự chú ý lớn. Nếu như các thành viên không thể sống riêng lẻ, chúng buộc phải cộng sinh với nhau. Nhìn tổng thể chúng dường như được tổ hợp lại tạo nên cơ thể sống duy nhất. Những quá trình tương tự có thể xảy ra với các sự tiến hóa các cơ quan tử của tế bào, kể cả ty thể, lục lạp và trung thể, chúng có vẻ đã xuất xứ từ những tổ hợp cộng sinh nhân sơ tiền bối của mình. Các khuẩn thể nốt sần có thể được xem như những bào quan cố định nitơ.

57.4. HỘI SINH VÀ HẸM SINH

Hội sinh và hãm sinh là một dạng cộng đồng ít chặt chẽ hơn, trong đó một phía tương đối không bị hại bởi phía kia. Có thể hội sinh là cơ thể sinh sống bằng thực đơn gần như của cơ thể kia. Một ví dụ đó là loài cá remora. Chúng thường gắn chặt vào bụng loài cá mập. Loài cá mập bị thiệt hại một phần do phải mang vác chúng, nhưng loài cá remora thì phụ thuộc vào cá mập mà kiếm ăn. Các vây lưng của nó biến thành những cái đĩa hút bám vào da trần của cá mập.

Hãm sinh là trường hợp ngược lại của hội sinh vì các cá thể liên quan không thể sống được với nhau. Một ví dụ thuộc loại này được biết đến đó là phản ứng của kháng sinh như *Penicillium notatum* đối với vi khuẩn.

57.5. CẠNH TRANH

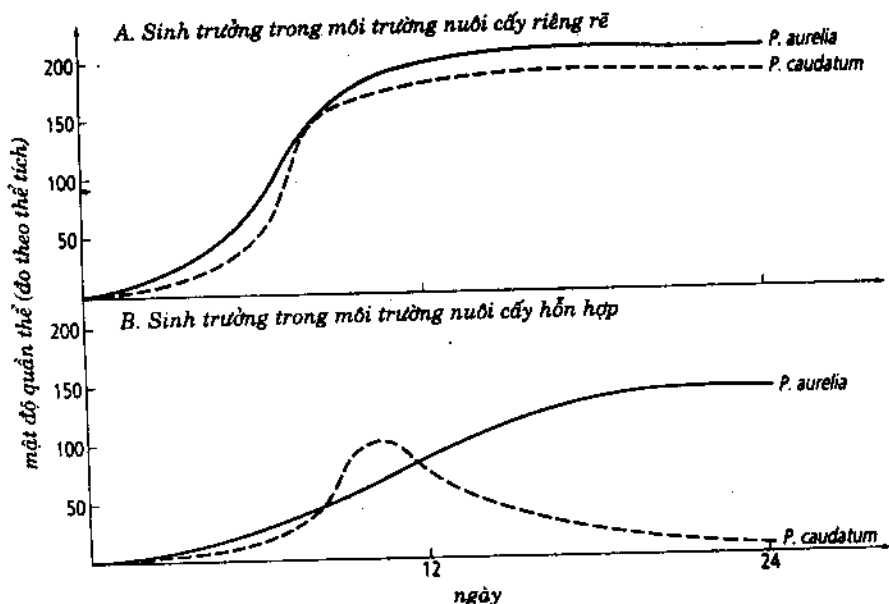
Sự cạnh tranh xảy ra khi hai quần thể cùng phụ thuộc vào nguồn sống có hạn. Hậu quả cuối cùng là việc **đào thải cạnh tranh** một trong hai quần thể. Điều này có thể được minh họa bằng hai quần thể động vật nguyên sinh *Paramecium*: *P. aurelia* và *P. caudatum* với đặc tính nhu cầu môi trường gần giống nhau. Nếu hai loài cùng phát triển trên một khu nuôi chung, loài *P. caudatum* có xu hướng giảm dần như hình 57.3.

Một kết quả trái ngược thể hiện trên hình 57.4 miêu tả đường cong sinh trưởng của sự cạnh tranh giữa loài *P. caudatum* và loài thứ ba *P. bursaria*. Mặc dù cả hai loài bị ảnh hưởng trái ngược nhau, quần thể chúng không bị xóa bỏ từ cạnh tranh. Điều này do nguyên nhân là những nhu cầu sống của chúng không cạnh tranh gay gắt như giữa *P. caudatum* và *P. aurelia*.

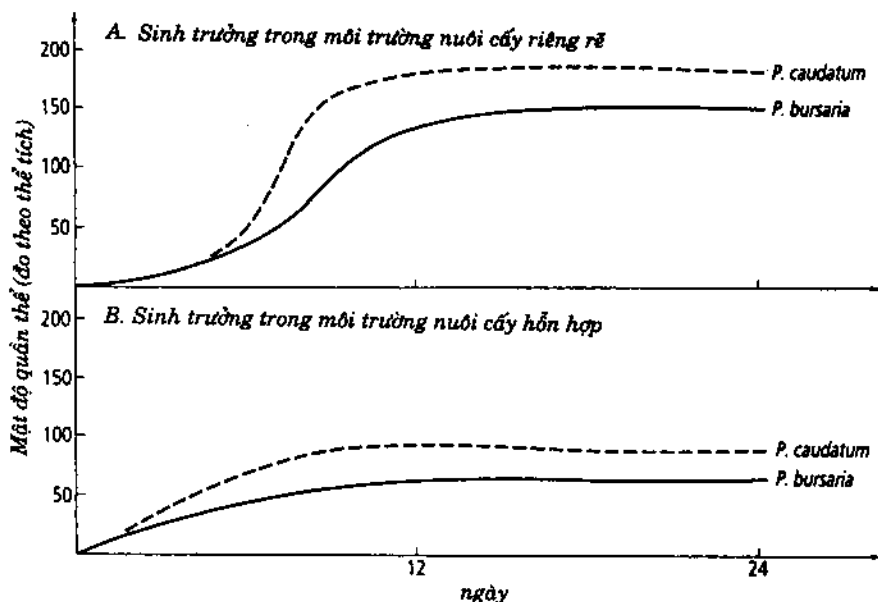
Những ví dụ như vậy chỉ ra rằng mức độ cạnh tranh giữa hai loài phụ thuộc vào nơi mà chúng cùng chia sẻ tài nguyên môi trường sống. Thuật ngữ *tổ (niche)* được dùng để miêu tả một tập hợp cụ thể, chính xác các nguồn sống (sinh và vô sinh) cần thiết cho sự sống của một loài cụ thể: Ăn, bảo vệ và sinh sản duy trì nòi giống. Và như vậy sự cạnh tranh có thể được xem xét trên quan điểm che lấp hay phủ lẫn nhau giữa 2 tổ (niche). Việc che phủ lẫn nhau càng nhiều thì cuộc cạnh tranh càng gay gắt.

Đào thải cạnh tranh không nhất thiết dẫn đến sự tiêu diệt một loài. Trong nhiều trường hợp loài đó chuyển đổi nhu cầu môi trường sống trong các thế hệ kế tiếp để mà việc phủ lẫn nhau giữa các tổ trở nên nhỏ nhất. Khái niệm này được gọi là *phân hóa tổ*. Một ví dụ là loài chim cốc và cốc mào ở vùng biển: Chúng chia sẻ cùng một không gian sinh sống và cùng ăn cá. Loài chim cốc ăn các loại cá nước sâu, còn chim cốc mào thì ăn các loại cá nước nông.

Sự phân hóa tổ là một yếu tố quan trọng dẫn đến quá trình tiến hóa, và dẫn đến sự đa dạng sinh học trong quần xã.



Hình 57.3. Các đường cong sinh trưởng của *P. caudatum* và *P. aurelia* trong môi trường nuôi cấy riêng rẽ và hỗn hợp



Hình 57.4. Các đường cong sinh trưởng của *P. caudatum* và *P. bursaria* sinh trưởng trong môi trường nuôi cấy riêng rẽ và hỗn hợp.

57.6. SỰ ĂN THỊT CON MỒI

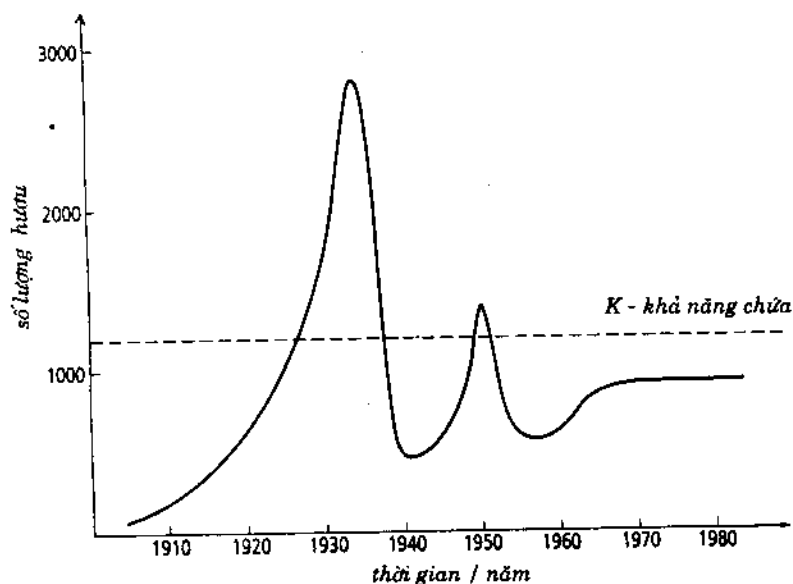
Ăn thịt con mồi là dạng quan hệ giữa 2 quần thể, trong đó một loài gọi là vật ăn thịt tấn công và ăn thịt loài kia được gọi là con mồi. Những khái niệm này thường hay được áp dụng trong quan hệ giữa động vật ăn thịt và thức ăn của nó.

Mặc dù ảnh hưởng trực tiếp của mối quan hệ trên đây là có lợi cho vật ăn thịt và có hại với con mồi. Nhưng động học của mối quan hệ này rất phức tạp và có thể có ích cho quần thể vật mồi. Sự ăn lẫn nhau dẫn đến sự phát triển tổ hợp gen của quần thể vật mồi khi các cá thể yếu bị loại bỏ dần và đảm bảo cho quần thể vật mồi không bùng nổ quá giới hạn chứa của môi trường.

Hình 57.5 miêu tả dạng biến động tăng trưởng loài chuột sống ở đảo Royal thuộc khu hồ Superior. Loài chuột chiếm lĩnh đảo từ hồi đầu thế kỷ trong quá trình di chuyển 20km trên đất băng từ Canada sang. Khi không có sói cũng như các loài ăn thịt khác, số lượng của chúng tăng lũy thừa cho đến giữa những năm 30 khi mà sức chứa của môi trường đã cạn. Quá tải số lượng đã làm suy giảm thảm thực vật và quần thể cũng giảm theo. Sau này vào những năm 40 lại có một thời gian ngắn mà quần thể chuột phát triển do thảm thực vật phục hồi.

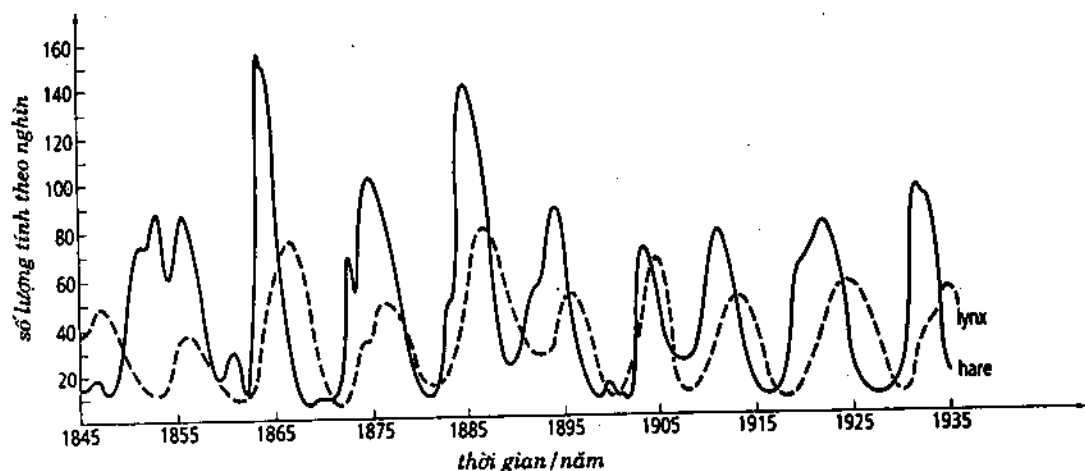
Vào khoảng năm 1949 các loài sói đã vượt qua biển băng lên đảo và chúng đóng vai trò vào điều chỉnh quần thể chuột theo chiều hướng có lợi. Các con sói giữ quần thể chuột khoảng 600-1000 con tức là thấp hơn sức chứa của môi trường, và quần thể chuột được điều chỉnh bằng vật ăn thịt chứ không phải bằng sự suy thoái cạn kiệt môi trường sống.

Số lượng vật ăn thịt và con mồi không bao giờ thật sự ổn định. Phụ thuộc vào chu kỳ sống vật ăn thịt, con mồi, khả năng sinh sản, số lượng cá thể mồi quần thể biến động theo chu kỳ như mô tả trên hình 57.6. Tưởng như khi số vật mồi phát triển thì số vật ăn thịt cũng phát triển theo. Trên thực tế nếu số vật ăn thịt phát triển quá nhanh, chúng ăn quá nhiều vật mồi làm cho cạn kiệt mồi ăn. Trong cuộc cạnh tranh giữa các vật ăn thịt, nhiều cá thể chết đi để dẫn đến một sự bình ổn nào đó. Và ở điều kiện này quần thể vật mồi lại có cơ hội hồi phục lại số lượng. Chu trình lại lặp lại như trước.



Hình 57.5. Sinh trưởng của quần thể chuột ở đảo Hoàng gia. Hồ Superior

Những chu trình vật ăn thịt - con mồi như vậy thường diễn ra khi vật ăn thịt thuộc loại chuyên ăn một loại con mồi đặc biệt. Tuy nhiên đa số vật ăn thịt thường ăn tạp với diện rộng các loại con mồi và chuyển đổi vật ăn này sang vật ăn khác tùy thuộc điều kiện cụ thể cho nên số lượng của chúng nói chung ít biến động theo năm.



Hình 57.6. Mối quan hệ vật ăn thịt - con mồi biểu thị bằng số lượng tấm da thu mua được của linh miêu và thỏ của Công ty Vịnh Hudson.

57.7. KÝ SINH

Các loài ký sinh nhận lấy thức ăn từ một cơ thể sống khác được gọi là **vật chủ**. Có rất nhiều cộng đồng ăn bám được miêu tả trong phần D của cuốn sách này.

Mặc dù nếp nghĩ thường cho rằng loài ký sinh có hại cho vật chủ của mình, chúng cũng thấy rõ rằng xu hướng tiến hóa theo gen bị giảm đến tối thiểu. Loài ký sinh mà tiêu hủy vật chủ của mình thì cũng mau chóng tự tiêu diệt mình. Các loài ăn bám có tác hại cho vật chủ thì ít có khả năng sống nhờ các vật chủ khác và do đó ít phổ biến rộng rãi. Loài vật chủ cũng thích nghi dần theo nhiều thế hệ và trở nên bền vững hơn. Khi giống chần nuôi được giới thiệu đến lãnh thổ mới thì sự thiếu bền vững với bệnh tật của chúng là điều dễ thấy. Ví dụ là các giống bò châu Âu xuất khẩu sang châu Phi thường không chịu đựng nổi và chết vì bệnh say ngủ trong khi đó bò bản xứ châu Phi thì vô hại.

58. ĐA DẠNG CÁC HỆ SINH THÁI

Mục tiêu

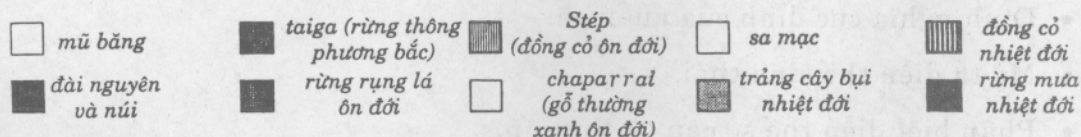
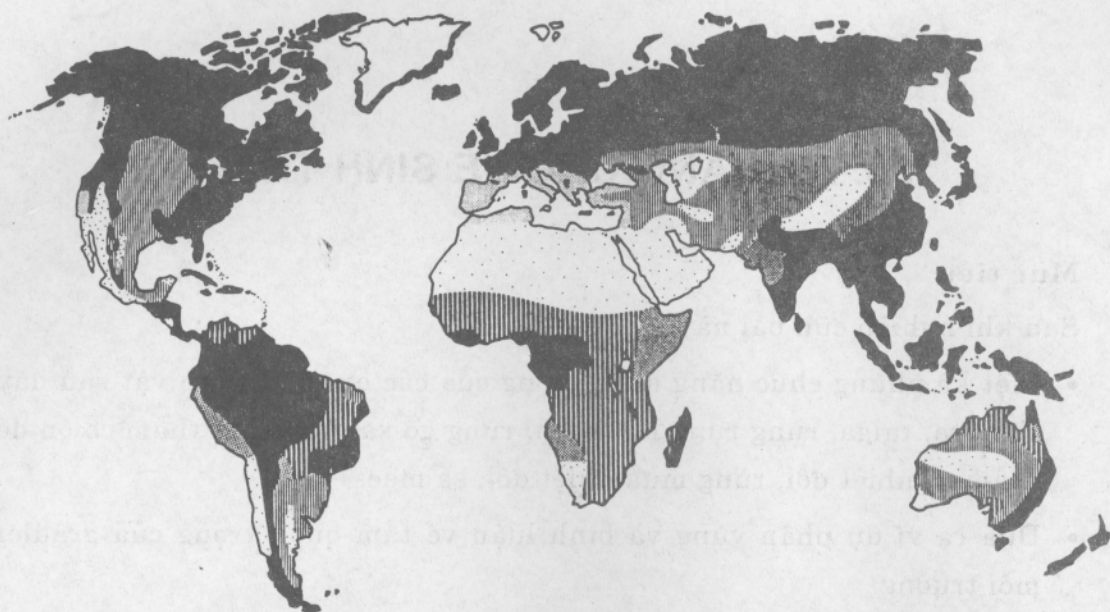
Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Liệt kê những chức năng quan trọng của các quần xã sinh vật sau đây : Tundra, taiga, rừng rụng lá ôn đới, rừng gỗ xanh ôn đới, thảo cỏ ôn đới, thảo cỏ nhiệt đới, rừng mưa nhiệt đới, sa mạc.
- Đưa ra ví dụ phân vùng và bình luận về tầm quan trọng của gradient môi trường.
- Định nghĩa cực đỉnh của quần xã.
- Mô tả diễn thế sinh thái.
- Phân biệt diễn thế sơ cấp và thứ cấp.

58.1. QUẦN XÃ SINH VẬT

Nơi mà sinh vật sống có tên gọi **nơi sống** (habitat). Một số nơi sống như thêm lục địa thì rộng lớn, trong khi đó những chỗ khác ví dụ như lá cây sồi thì nhỏ hẹp. Bài này mô tả sự khác nhau giữa các nơi sống và các hệ sinh thái trên phạm vi toàn cầu cũng như liên hệ sự phân bố các quần xã sinh vật với hệ thống các điều kiện vô sinh.

Thế giới sinh vật hay là **sinh quyển** có thể được chia thành các **đại quần xã** như được trình bày trên hình 58.1. Mỗi một đại quần xã là một quần xã lớn bao gồm nhiều cá thể cùng chia sẻ điều kiện nhiệt độ, mưa và độ ẩm như nhau. Dù rằng nhờ các đặc điểm ta dễ nhận ra sự chuyển đổi từ quần xã sinh vật này sang quần xã sinh vật kia nhưng ranh giới giữa chúng rất mờ nhạt và thực sự không có một ranh giới rõ ràng giữa các vùng.



Hình 58.1. Sự phân bố các quần xã sinh vật trên thế giới.

Một số những đặc điểm quan trọng của các quần xã sinh vật quan trọng sẽ được trình bày dưới đây. Cũng một **quần xã sinh vật** có thể có mặt ở các vùng đất rộng tách biệt trên Quả Đất, nếu như ở đó điều kiện khí hậu, thổ nhưỡng gần giống nhau. Ví dụ như các vùng rừng mưa nhiệt đới có thể thấy ở Malaysia, Tây Phi và Nam Mỹ. Các sinh vật sống trên các vùng đó tiến hóa theo cách riêng nhưng thường thể hiện sự thích nghi gần giống nhau.

Tundra (Đài nguyên)

Đài nguyên nói chung ở Bắc bán cầu, nơi có vành đai băng cực phân chia băng cực và các rừng thông phía Nam. Vùng này có đặc điểm nhiệt độ thấp và mùa tăng trưởng ngắn. Lớp đất thấp thường xuyên bị đóng băng và chỉ có các loại cây khỏe nhất mới có thể sống được. Loài rêu *sphagnum*, cây lách và địa y chiếm ưu thế ở các vùng này. Chúng phát triển vào mùa hè, là nơi làm tổ cho các loài chim di cư.

Tai ga

Đó là tên vùng của Siberia có nghĩa là "rừng thông". Một diện tích lớn vùng Taiga có mặt ở Bắc Mỹ, Bắc Âu và châu Á. Chúng là nguồn gỗ cho toàn thế giới. Cây thông xanh quanh năm, che phủ đất phía dưới và làm các cây bụi không phát triển được. Các loài động vật sinh sống ở đây chủ yếu và động vật di cư, gấu, chuột, chim chóc. Nói chung ít loài hơn vùng ôn đới.

Rừng rụng lá ôn đới

Rừng ôn đới được tìm thấy ở vùng với lượng mưa hàng năm là 75-150 cm và mưa phân bố quanh năm. Trong rừng chủ yếu là các cây gỗ cứng như sồi, sến hay cây thích. Chúng cao 40-50 m. Các lá che phủ phần nào các tầng dưới, vẫn cho lọt ánh sáng để các loài cây bụi mặt đất phát triển. Thảm thực vật tự nhiên kiểu này đa số ở Anh quốc nhưng cho đến nay nhiều phần nguyên thủy đã bị phá vỡ.

Đất rừng cây gỗ xanh ôn đới (Chaparral)

Chaparral được tìm thấy ở vùng ôn đới nơi có nhiều mưa mùa đông còn mùa hè thì khô, ví dụ như vùng Địa Trung Hải. Vùng này có thảm thực vật xanh quanh năm, các cây sồi nhỏ hay bạch đàn, khuynh diệp và thường gồm cả các vườn nho, mận của con người.

Thảm cỏ ôn đới (Steppe)

Thường thấy ở vùng trung gian giữa các châu lục với lượng mưa 25-75 cm/năm. Đây là vùng đồng cỏ Tây Hoa Kỳ hay vùng đồng cỏ của Liên Xô (cũ), ở Aghentina, Nam Phi và Úc châu. Quần xã phổ biến là các thảm cỏ và các động vật ăn cỏ lớn như bò rừng Bison. Các loài thú đào hang như chồn đất, cáo hay chó đồng cỏ và chim trú trong hang đất là chủ yếu. Nhiều vùng đã được khai phá làm nông nghiệp: trồng trọt, chăn nuôi trâu, bò lấy thịt và lấy sữa.

Thảm cỏ nhiệt đới

Một dải rộng thảm cỏ nhiệt đới hay là rừng xavanna trải dài xuyên châu Phi, châu Úc hay Nam Mỹ. Lượng mưa vùng này ước chừng 125 cm/năm tuy nhiên có một mùa khô đã hạn chế phát triển rừng. Các loài cỏ có thể sống được trong điều kiện khô hạn nhờ hệ thống dưỡng ẩm ngầm đặc biệt. Động vật phổ biến ở vùng này là các loài ăn cỏ như sơn dương, ngựa vằn, hươu nai và một số loài ăn thịt như sư tử và báo Seta.

Rừng mưa nhiệt đới

Rừng mưa nhiệt đới có mặt ở nhiều vùng cận xích đạo với lượng mưa >

200 cm/năm và đặc biệt đa dạng các loài với cách sống và thích nghi khác nhau. Đa số các thảm thực vật tạo nên các lớp được gọi là tán lá thường cao 25 - 35m so với mặt đất. Như thế rất có thuận lợi cho sự sống của nhiều động vật nhỏ và thực vật nhỏ kể cả **thực vật biểu sinh** thuộc loại hội sinh hay ăn bám. Các cây cao có lá trên hẳn tán lá thường. Lớp phủ mặt đất chủ yếu là các bụi cây, mùn rác nên rất thích hợp cho nấm mốc phát triển. Tuy nhiên do bị khép tán mà lớp thực vật thấp chỉ phát triển ở những nơi tán lá trên bị hỏng.

Sa mạc

Sa mạc chỉ nhận được lượng mưa cỡ < 25 cm/năm. Hoàn toàn không thuận lợi cho sự phát triển của thực vật : chỉ có một số ít giống cây chịu khô hạn là sống được, chúng phát triển và lui theo chu kỳ nhanh vào dịp có mưa. Hầu hết động vật chịu được nhờ sống trong hang kiếm ăn lúc trời tối và rạng sáng.

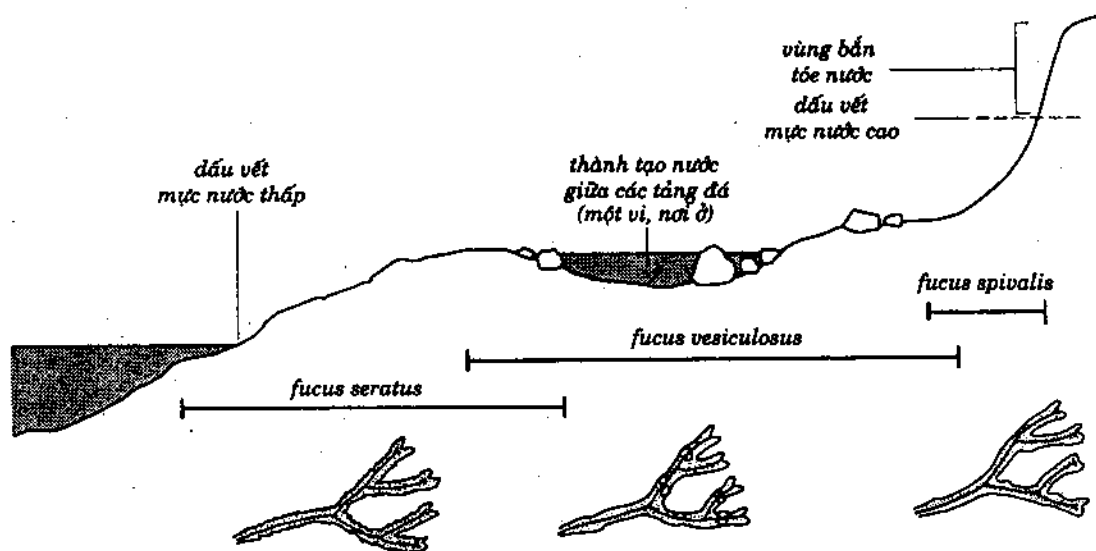
58.2. SỰ PHÂN VÙNG

Nếu đi về hướng Bắc từ Mêhicô đến vành đai Bắc Cực hay như các đỉnh núi ở Andes, ta sẽ lần lượt đi qua các vùng khác nhau từ rừng mưa nhiệt đới đến *Tundra*. Sự thay đổi như vậy có nguyên nhân từ **gradient môi trường**, cụ thể trong trường hợp này là gradient nhiệt độ. Hiệu quả việc **phân vùng** tương tự có thể dễ thấy hơn khi ta đi dạo vùng ven biển núi đá xuôi theo biển khi thủy triều xuống thấp. Một số loài động thực vật chuyên môn hóa cuộc sống của mình ở vùng thềm cao nơi có nhiều thời gian chúng tiếp xúc với khí quyển hơn, còn một số loài khác chỉ có ở nơi vùng thấp với thời gian tiếp xúc khí quyển ít hơn (chỉ khi thủy triều thấp).

Sự phân vùng cũng diễn ra trong hệ sinh thái thủy vực theo độ sâu, độ thẩm thấu ánh sáng cũng như nhiệt độ của nước. Một ví dụ khác đó là phân lớp thảm thực vật của hệ sinh thái rừng : Từ lớp cây cao nhất ưa ánh sáng, đến lớp cây tầng thấp, cây bụi mà thường chỉ được 1 - 5% ánh sáng thôi.

Vùng biên giới giữa các nơi sống (habitat) khác nhau được gọi là **vùng chuyển tiếp**. Thường vùng ấy có các loài động thực vật đặc trưng chuyển tiếp hoặc các loài sinh vật của 2 vùng quanh đó chịu chấp nhận điều kiện sinh sống ở ngưỡng giới hạn. Ví dụ này thể hiện rõ ở nơi giao diện hệ sinh thái trên cạn và dưới nước với các loài sinh vật thích nghi đặc trưng của vùng.

Loài tảo biển màu nâu *Fucus* là loài đặc trưng vùng liên triều với tính chất bám chặt vách đá ngay cả khi sóng lớn, phát tán sinh sản theo thủy triều. Như hình 58.2 mô tả những khác nhau nhỏ nhất giữa các loài cũng sẽ cho thấy sự phân bố theo bậc gradient môi trường vùng thềm lục địa.



Hình 58.2. Sự phân vùng của 3 loài *Fucus* ở vùng ven bờ đá

58.3. DIỄN THỂ

Những cá thể đầu tiên khi đến chiếm lĩnh vùng đất trống như vùng băng giá lạnh hay vùng núi đá mới hở ra sẽ trải qua quá trình diễn thể, dẫn đến một hệ sinh thái cân bằng, trong đó có tạo nên **quần xã cực đỉnh**. Các cơ thể sống của các đại quần xã khác nhau đã nêu trên cũng cấu thành những quần xã cực đỉnh.

Ở nhiều vùng trên thế giới, những thực vật đầu tiên thường là địa y và rêu. Ban đầu các loài này chịu sự cạnh tranh không đáng kể với các loài khác, nhưng địa y và rêu tạo ra axit gây nên sự phong hóa đá, tạo ra sự tích lũy bụi hạt, dần dần lớp thổ nhưỡng mỏng được tạo ra làm nơi sinh trưởng của các loài thực vật cao cấp hơn. Khi thảm thực vật phát triển thì sự phong hóa càng phát triển, lớp thổ nhưỡng ngày càng giàu dinh dưỡng, và lại càng có nhiều thực vật khác phát triển. Ở những vùng với rừng rụng lá ôn đới, các loài thực vật mới này là cây bụi như cây việt quất và cây dương xỉ. Về sau chúng được thay thế bằng các cây bulô sinh trưởng nhanh và cuối cùng được thay bằng các cây lá to và hình thành rừng cực đỉnh.

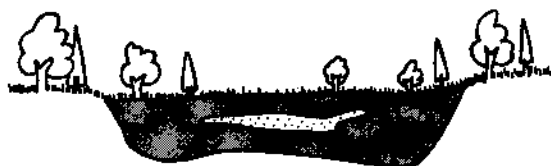
Một ví dụ về sự diễn thể trong một hệ sinh thái thủy vực nông được mô tả trên hình 58.3. Như các bạn có thể thấy, kết quả ở trường hợp này là một quá trình chậm chạp dẫn đến chôn lấp thủy vực bằng đất khô. Đây không phải là khả năng duy nhất của kết quả. Hệ sinh thái thủy vực sẽ bình ổn nếu như hồ đủ sâu hay có dòng chảy, sóng đủ lớn về ngăn cản được quá trình lắng đọng.



A. Một hồ mới được tạo thành và được sống cung cấp các chất lắng đọng. Các chất này tồn trữ và cùng với sự tích lũy chất dinh dưỡng, hồ trở nên nóng dần và phì nhiêu hơn



B. Các quần xã cây bám chặt hơn vùng ven hồ và có cả khối rêu sphagnum hình thành một lớp vỏ ở trên mặt, gom nhặt thêm các chất lắng đọng và tăng thêm độ dày theo đà tăng trưởng của nó



C. Bụi cây, cỏ và sau đó là các cây nhỏ tới mọc trên các khối rêu sphagnum và cái hồ tích đầy các nguyên liệu của cây cỏ (lầy) ép chặt. Trung tâm của hồ có thể một vùng nước kín

Rừng hỗn hợp các cây thông, sồi



Khối rêu sphagnum trôi nổi cùng với rác rưởi và chất lắng đọng gom nhặt được



Chất lắng đọng với các mảnh vụn cây cỏ



Hình 58.3. Diễn thế của một hệ sinh thái ở nước.

Những điều kiện môi trường bình ổn đã ấn định cho phép hầu như mọi vùng đất đai phát triển một thảm thực vật cực đỉnh. Nếu như quá trình bắt đầu từ đá trọc hay vùng cát thì sẽ được gọi là **diễn thế sơ cấp**. Thường thì diễn thế xảy ra ở vùng đất hoang sơ sau khi khai thác, và như vậy nó được gọi là **diễn thế thứ cấp**.

Đa số các thảm thực vật hiện nay ở Anh quốc là hậu quả của diễn thế thứ cấp. Rừng là thảm tự nhiên phổ biến ban đầu cho đến khi người Neolithic đến sinh sống. Cảnh quan đã biến đổi mạnh kể từ lúc đó do sự phát triển nông nghiệp và sự định cư của con người. Sự xuất hiện các loài cỏ ở thời kỳ Trung cổ đã để lại hậu quả ghê gớm cho địa phương vì hạn chế tái sinh các loài cây trồng từ hạt (đối với cây chiết hoặc ghép). Đa số các vùng đất hoang và đồng cỏ đặc trưng cho vùng thôn quê thì là nhân tạo được duy trì nhiều năm và tương đối bình ổn, các quần xã có tính đặc thù và phát triển ổn định.

59. THỔ NHƯỠNG

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Vẽ và đánh dấu phẫu diện đất đơn giản, mô tả những phần chính của nó.
- Mô tả cấu trúc vi mô lớp đất mặt.
- Liệt kê các thành phần của đất màu mỡ.
- Định nghĩa các khái niệm: Sét, bùn lầy, cát mịn, cát to, sỏi.
- So sánh sự khác nhau giữa tính chất của đất sét và đất cát, định nghĩa đất sét trộn.
- Giải thích sự hình thành mùn, phân biệt nó với lá rụng và bùn.
- Bình luận về sự quan trọng của giun đất đến độ màu mỡ của đất.
- Giải thích mối quan hệ giữa nước mao dẫn và nước chảy tiêu, định nghĩa sức chứa của lòng đất.
- Định nghĩa và giải thích sự kết vón đất và trao đổi ion.

59.1. CẤU TẠO THỔ NHƯỠNG

Thổ nhưỡng là một hỗn hợp phức tạp các hạt đá và vật chất hữu cơ được tạo ra trên bề mặt Quả Đất bởi quá trình phong hóa và các quá trình sinh học. Bài này mô tả các đặc tính lý, hóa, sinh học của đất màu mỡ.

Đa số thổ nhưỡng bao gồm nhiều lớp có thể thấy rõ bằng cách cắt lớp đất tạo ra **phẫu diện** đất. Thường trong một phẫu diện đất như vậy ta có thể thấy nhiều **lớp** khác nhau như miêu tả trên hình 59.1. Lớp 0 sát trên bề mặt đất bao gồm các loại lá rụng hay đã mùn một phần. Dưới lớp này là lớp A - **lớp đất mặt** - thường có màu xám vì chứa chủ yếu là các chất hữu cơ. Độ màu mỡ của đất thường được đánh giá qua chiều dày và màu sắc của lớp thổ nhưỡng này. Mùn là lớp kế liền với lớp đất mặt do hoạt động của giun đất, các vi sinh vật đất, cùng với các chất dinh dưỡng có xu hướng bị lọc chảy theo nước mất đi vào các tầng dưới. **Tầng cận thổ nhưỡng** B (subsoil) nói chung tương đối chặt (so với tầng mặt) và có thể chứa nhiều thành phần vô cơ. Lớp C tạo nên vùng chuyển tiếp giữa đất và đá, có tên gọi là **đệm phong hóa**. Tầng đá chưa phong hóa phía dưới thường được gọi là tầng R. Chiều dày, màu sắc và tính chất của các lớp này thay đổi tương đối rộng tùy thuộc điều kiện địa chất và sinh học. Phẫu diện của đất cho phép đánh giá độ màu mỡ tiềm tàng của đất, và là phương pháp hữu hiệu so sánh điều kiện thổ nhưỡng ở các vùng đất khác nhau.

Cấu trúc trên kính hiển vi một kiểu thổ nhưỡng đặc trưng được trình bày trên hình 59.2. Các thành phần quan trọng như sau:

1. Các hạt vô cơ: Chúng có nguồn gốc từ đá do quá trình phong hóa. Tập hợp lại chúng tạo thành bộ xương khoáng của đất.

2. Mùn: Đây là phần sót lại của các cơ thể sống đã chết. Mùn liên kết các hạt vô cơ với nhau tạo kết cấu lớn hơn gọi là đất viên/cục (soil crumbs).

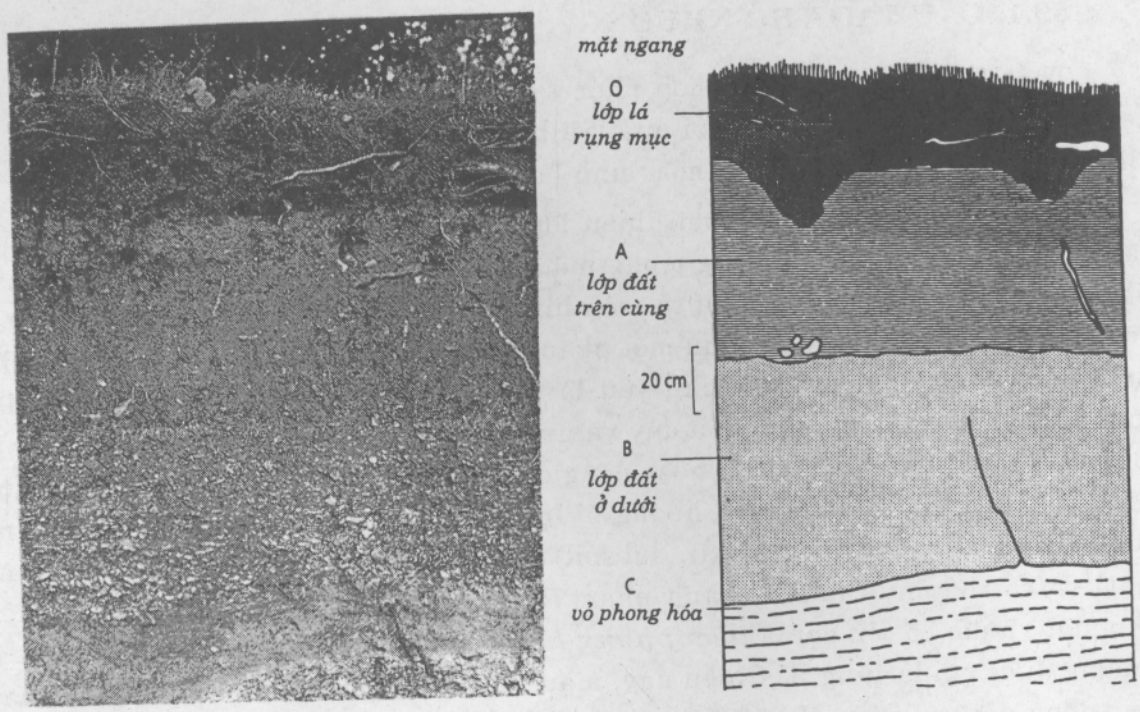
3. Nước: Nước đóng góp vào sự phong hóa, giữ vai trò quan trọng cho sự phát triển của thực vật cũng như các vi sinh vật đất.

4. Không khí: Khoảng trống không khí cung cấp oxy cho rễ cây và các vi sinh vật đất hô hấp.

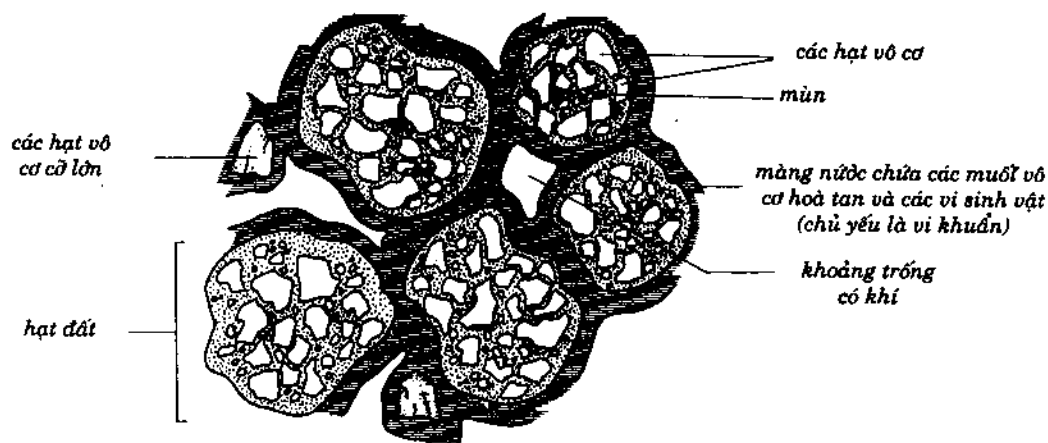
5. Các muối vô cơ hòa tan: Chúng có thể có nguồn gốc từ đá dưới tác dụng của nước mưa mà hòa tan ra, hay từ mùn bị các vi sinh vật phân hủy. Các nitrat trong đất được tạo thành từ mùn và bởi sự biến đổi N_2 không khí thành ammonia do các vi khuẩn cố định Nitơ.

6. Các cơ thể sinh vật: Các sinh vật quan trọng nhất thuộc loại sinh vật phân hủy: Chúng là các vi khuẩn, nấm... một số sinh vật lớn như giun đất cũng đóng vai trò quan trọng trong việc duy trì, tăng cường độ màu mỡ của đất.

Một thổ nhưỡng màu mỡ cần phải có tất cả các thành phần như trên theo một tỷ lệ thích hợp và còn phải có cấu trúc viên/cục phát triển.



Hình 59.1. Mặt cắt của một tầng đất phì nhiêu.



Hình 59.2. Cấu trúc hiển vi của lớp đất trên cùng của tầng đất phì nhiêu.

59.2. CÁC HẠT VÔ CƠ

Nếu một mẫu đất được lắc trộn đều với nước trong một bình thủy tinh và để lắng đọng một thời gian, các hạt với kích cỡ khác nhau sẽ lắng đọng theo mức độ khác nhau và số lớp sẽ phụ thuộc vào sự phân bố kích cỡ hạt đất. Các hạt lớn lắng đọng nhanh xuống đáy, trong khi đó các hạt nhỏ mịn vẫn còn lơ lửng trong nước một thời gian dài. Các hạt được mô tả như sét, bùn lắng, cát mịn, cát to hay sạn tùy theo kích cỡ của nó như định nghĩa theo bảng 59.1.

Bảng 59.1. KÍCH THƯỚC HẠT VÔ CƠ TRONG ĐẤT

Hạt vô cơ	Đường kính trung bình
Sét	< 0,002 mm
Bùn lắng	0,002 - 0,02 mm
Cát mịn	0,02 - 0,2 mm
Cát to	0,2 - 2,0 mm
Sỏi	> 2,0 mm

Các hạt vô cơ được hình thành trong quá trình phong hóa. Giai đoạn đầu sự phong hóa từ đá có tham gia các tác nhân như băng tuyết, băng cũng như dẫn nổ nhiệt. Các tác nhân sinh học như động vật đào hang hay sự tăng trưởng

có tính phá hủy của rễ cây đã cộng lực làm tách vỡ đá theo vết nứt. Quá trình bào mòn và tán nhỏ hỗ trợ làm chúng trở nên các hạt nhỏ mịn hơn. Một số hạt còn bị phá hủy hóa học và hoà tan vào nước (nước mặt hoặc nước ngầm). Nước này thường mang tính axit do hòa tan nhiều CO_2 và NO_x . Quá trình này chủ yếu tạo ra các hạt rất mịn - hạt sét. Các hạt chịu chống chọi được với phong hóa thì còn lại ở kích thước lớn.

Tính chất của đất phụ thuộc rất nhiều vào thành phần hạt của nó. Những tính chất khác nhau giữa đất sét và gốc cát được tổng hợp trong bảng 59.2. Một đất màu mỡ thì thường là hỗn hợp các hạt khác nhau về kích cỡ và có tính chất tổ hợp của cả sét và cát. Hỗn hợp cân bằng của đất các cỡ hạt bên trong một "bộ khung" khoáng chất được gọi là **đất sét trộn**.

Bảng 59.2. SO SÁNH ĐẤT SÉT VÀ ĐẤT CÁT

Tính chất	Đất sét	Đất cát
Cỡ hạt	Nhỏ, mịn	To, thô
Độ thoát	Kém, các kẽ hở nhỏ đầy nước	Tốt, nhiều kẽ hở giữa các hạt
Độ tiêu úng	Kém	Tốt
Dưỡng nước	Tốt, kẽ hở giữ nước bằng mao dẫn	Kém
Dưỡng màu	Tốt, các hạt hấp thụ ion vô cơ	Kém, các ion vô cơ bị rửa trôi theo nước
Độ axit	Tính axit nếu bị úng	Ít khi có tính axit
Nhiệt độ	Ấm lên chậm vào mùa xuân, ít biến động	Ấm lên nhanh vào mùa xuân, biến động nhiều
Khi khô	Nứt nẻ	Không nứt nẻ
Hỗ trợ thực vật	Rễ cây khó thâm nhập	Rễ cây dễ thâm nhập
Vi sinh vật	Vi sinh vật hoạt động, trừ khi ngập úng	Các vi sinh vật và giun đất kém hoạt động
Canh tác	Khó khăn	Dễ dàng
Cải tạo	Có thể cải tạo bằng cách cày sâu vào mùa thu và bổ sung vôi để làm xốp đất (xem 59.6)	Có thể cải tạo bằng cách bổ sung mùn, phân bón hay than bùn lên bề mặt đất.

59.3. MÙN

Phân chưa phân hủy và phân hủy một phần của xác chết động thực vật tạo nên một lớp mùn trên mặt đất. Ở các vùng ôn đới, lớp này thay đổi tùy theo mùa cho các lớp dày và thành phần khác nhau. Mùn được phân hủy từ

các xác chết động thực vật bởi các sinh vật của chuỗi thức ăn mảnh vụn sống trong lớp đất mặt.

Quá trình phân hủy cũng biến đổi theo mùa nơi các vùng ôn đới bởi lẽ các vi khuẩn và nấm giảm hoạt động vào thời tiết mùa đông. Một điều kiện lý tưởng của nhiệt độ và độ ẩm thường có ở vùng rừng nhiệt đới khiến mùn phân hủy hoàn toàn thành các hợp chất vô cơ giải phóng ra CO_2 và H_2O . Tuy nhiên đa số trường hợp sự phân hủy không hoàn toàn nên trong sản phẩm có nhiều phân hợp chất hữu cơ được gọi là *axit humic* và toàn thể được gọi là *mùn*.

Mùn giữ một vai trò quan trọng đối với cấu trúc lý hóa của đất cũng như đáp ứng nhu cầu dinh dưỡng cho thực vật. Các chất hữu cơ trong mùn tăng cường giữ độ ẩm cho đất. Thêm vào đó mùn làm liên kết các hạt vô cơ (khoáng) tạo thành viên/cục đất. Điều này rất quan trọng bởi lẽ những lỗ rỗng lớn giữa các viên/cục đất khiến nước thừa dễ chảy đi. Lớp dịch nhớt dính xung quanh nhiều vi sinh vật đất cũng đóng góp vào sự hình thành viên/cục đất.

Trong điều kiện axit hay ngập nước việc hình thành mùn bị cản trở do các vi khuẩn bị hạn chế hoạt động. Sự phân hủy bị chậm lại, và phần lớn các phân bán phân hủy bị tích tụ lại. Loại vật chất này có tên gọi là bùn, chúng có thể bị kết vón thành nhiều lớp dày hàng tấc (10cm).

Bùn không có các hạt đá và không được coi là đất thực sự. Tuy vậy, nó cũng hỗ trợ một nhóm hạn chế các thực vật ưa sống trong môi trường axit như cói, cỏ lau và rêu *Sphagnum*. Các loại cây này cạnh tranh nguồn cung cấp hạn chế các ion vô cơ trong nước.

59.4. GIUN ĐẤT

Môi trường đất hỗ trợ cho sự đa dạng các loại sinh vật đất, đa số chúng tạo nên một phần của lưới thức ăn mảnh vụn. Loài quan trọng nhất của nhóm các sinh vật lớn là giun đất.

Giun đất ăn, tiêu hóa đất bằng cách trích lọc các phân hữu cơ trong đất khi chúng đi qua ruột. Kết quả quan trọng của hoạt động này là ở chỗ làm giảm kích thước các hạt đá nhờ lực tách chẻ trong các mạch cũng như nhờ tác dụng của các chất dịch tiêu hóa được giun đất tiết ra. Khoang rỗng để lại sau đó rất giàu chất mùn và chất dinh dưỡng.

Một kết quả khác của việc đào bới đó là hô hấp cho đất và đảo trộn thành phần lớp đất mặt. Các giun đất đẩy các lá rụng từ lớp mùn rác xuống dưới đất, một phần bị ăn, phần còn lại sẽ bị các vi khuẩn ưa ẩm phân hủy tiếp.

59.5. NƯỚC

Một phần nước thâm nhập vào đất do nước mưa ngấm vào, một phần bị lưu trữ lại bởi các khe giữa các hạt. Tỷ lệ giữa phần nước chảy đi và phần lưu giữ lại phụ thuộc vào thành phần khung cũng như cấu trúc viên/cục của đất. Các thực vật sống bằng rễ thì dựa vào **nước mao dẫn** tức là nước được lưu giữ bằng sức căng bề mặt của nước giữa các hạt đất và các viên/cục đất (xem hình 59.2)

Nước thấm qua thực ra là rất biến động theo **bảng nước** tăng giảm tùy thuộc vào mức độ mưa. Khi đất bề mặt khô thì ẩm có khả năng thấm từ dưới lên do lực mao dẫn. Một phần nước bị chảy đi mất theo dòng chảy ngấm. Lượng nước tối đa có thể được lưu giữ bởi đất sau khi thấm chảy được biết như **sức chứa của đồng ruộng**.

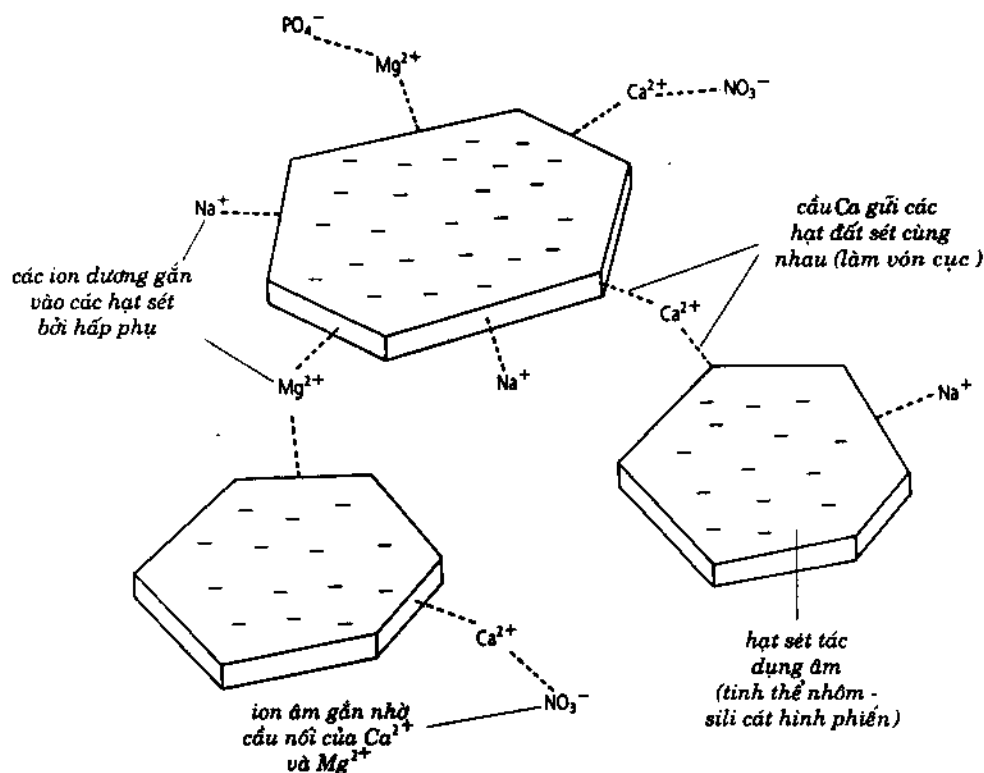
Một phần lớn được lưu giữ trong đất màu mỡ là loại không dùng được cho cây. Đây là loại nước được hấp thụ vào bề mặt nhỏ li ti của sét và mùn bởi diện tích lớn hơn nhiều lực hút của rễ cây. Quá trình này sẽ được trình bày chi tiết ở phần sau.

59.6. TÍNH CHẤT ION CỦA CÁC HẠT SÉT

Các hạt sét thuộc loại tinh thể dạng phiến silicat - alumino mà có tỷ lệ diện tích bề mặt/thể tích rất lớn. Điện tích âm được hình thành ngay sau quá trình phong hóa như sau: các ion Al^{3+} và Ca^{2+} từ dung dịch đã nhảy vào thay thế cho một số ion Si^{4+} trong mạch tinh thể và do đó gây thiếu điện tích dương.

Như vậy các hạt sét có thể coi như anion. Đối với cây thì tính chất này rất quan trọng bởi lẽ các cation khoáng sẽ được giữ lại với sét cho dù nước có chảy qua. Hiện tượng này gọi là **sự hấp phụ** cho phép sét lưu giữ các ion khoáng.

Một kết quả nữa của sự hấp phụ là cation loại Ca^{2+} và Mg^{2+} có thể tạo các cầu giữa hạt sét và mùn. Quá trình này có thể diễn tả như hình 59.2 và được gọi là **sự kết vón đất** và đó là cơ sở của một cấu trúc viên/cục đất. Quá trình kết vón đất dễ nhận thấy nếu ta cho thêm một ít Ca(OH)_2 vào dung dịch sét và so sánh tốc độ lắng của nó với đối chứng. Các ion bắc cầu cũng giữ vai trò quan trọng để lưu giữ các anion như PO_4^{3-} và các nitrat NO_3^- (xem hình 59.2).



Hình 59.3. Sự sủi bọt của các hạt sét và sự hấp thụ các ion vô cơ.

Nếu thiếu các ion bắc cầu, các hạt sét đã phân tán và lấp đầy các kẽ không khí làm cho độ thấm nước của đất tồi đi. Ví dụ cụ thể là sự suy thoái đất do lụt nước biển ở vùng đất Ả-rập. Các ion Na^+ thừa đã thay thế các ion đã bị hấp thụ Ca^{2+} và Mg^{2+} do chúng kết hợp với Cl^- và trôi theo nước. Các hạt sét bị phân tách, lắng xuống tạo khối cứng không thấm nước và khó cày sới.

Quá trình thay đổi ion này bằng một ion khác gắn vào hạt sét được gọi là sự trao đổi ion. Rễ cây có khả năng thu nhận các ion khoáng chất bám xung quanh hạt sét bằng sự trao đổi ion H^+ do chúng tiết ra theo dịch. Nước mưa chứa nhiều CO_2 ở dạng tan tạo ra H_2CO_3 có tác dụng tương tự. Chúng cung cấp phần thừa H^+ , để thay thế, giải phóng các cation do hạt sét lưu giữ bằng hấp phụ.

Độ axit của đất một phần được xác định bằng số lượng ion H^+ được hấp phụ bằng các hạt sét. Càng nhiều H^+ thì đất càng axit và càng khó khăn cho rễ cây hút được các chất khoáng. Sự hao mòn ion khoáng do mưa sới mòn khiến cho các hạt sét tích lũy nhiều ion H^+ nên đất có tính axit.

Tổng quát hóa, yếu tố quan trọng nhất xác định pH của đất là thành phần CaCO_3 . Đất nhiều vôi CaCO_3 mang tính kiềm và được gọi là *đất vôi*. Đất nghèo CaCO_3 mang tính axit và được gọi *đất ít vôi*. Cả hai loại đất này dễ nhận thấy bằng loại thảm thực vật trên đó. Chẳng hạn như cây thủy tùng và *Clematis* thể hiện đất kiềm, trong khi đó cây cối thể hiện đất axit.

Các nhà sinh thái học có rất nhiều cách xác định tính chất lý-hóa-sinh của đất thông qua khảo sát quần thể thực vật trên đó. Tuy nhiên tất cả các thành phần của hệ sinh thái tác động tương hỗ lẫn nhau nên không dễ dàng lấy ra một thành phần để có được sự đánh giá về hệ sinh thái. Phần này có thể thấy ở phần tiếp theo khi xem xét môi trường nước như môi trường sống và mô tả các dạng môi trường nước khác nhau.

60. HỆ SINH THÁI NƯỚC

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Định nghĩa các khái niệm: Sinh vật mặt nước (Neuston), sinh vật phù du (plankton), sinh vật trôi (nekton), sinh vật đáy (benthos).
- Giải thích sự thấu xuyên của ánh sáng, sự hòa tan của khí, chất rắn và ảnh hưởng của dòng chảy đến các quần xã thủy sinh.
- So sánh các hệ sinh thái của các sông chảy nhanh và chảy chậm.
- Bình luận về sự thích nghi đặc biệt của các sinh vật vùng cửa sông và lý do sự tăng trưởng cao của hệ sinh thái vùng này.
- Miêu tả phân vùng nhiệt độ trong hồ và đại dương.
- Liệt kê mối quan hệ giữa dòng chảy, mức dinh dưỡng khoáng và năng suất sinh học của nước sâu và nước nông.

60.1. HỆ SINH THÁI VÀ NƠI CƯ TRÚ NƯỚC

Môi trường nước hỗ trợ sự đa dạng các dạng sinh vật. Nước cung cấp một môi trường sống ổn định và an toàn cho sinh vật thủy sinh hơn môi trường trên cạn, nó ít bị xáo động đột ngột về điều kiện hóa lý tuy rằng cũng vẫn có biến động do khí hậu hay mùa. Các sinh vật thủy sinh nhận thức ăn oxy hòa tan có trong nước. Thêm vào đó nước hỗ trợ cho sự thụ tinh và phổ biến các sinh vật.

Hệ sinh thái nước có thể được phân loại thành *nước mặn*, *nước ngọt*, hay *nước lợ* (của sông) tùy theo nồng độ muối hòa tan có trong đó. Chúng còn có thể được phân loại theo dòng chảy nhanh và dòng chảy chậm, hồ, đại dương tùy theo mức độ và điều kiện dòng chảy.

Các sinh vật sống trong nước được phân loại tùy thuộc chúng sống trong sông, hồ hay biển cũng như đặc điểm nơi cư trú trong hệ sinh thái. Bốn loại nơi cư trú được phân loại theo các đặc điểm quần xã sống trong đó.

1. Sinh vật mặt nước (Neuston)

Khái niệm neuston dùng để mô tả các sinh vật như *pond-skater*, *springtail*, *air-breathing diving beetles*, *water boatmen* cũng như các thực vật nổi như *duckweed* và *bladderwort*. Tất cả chúng sống gần mặt nước. Đa số chúng có thể

sống phía trên mặt nước hoặc bơi trong lớp trên của nước. Neuston tạo nên phần quan trọng của quần xã thủy sinh nước ngọt nhưng không đáng kể lắm đối với vùng nước mặn.

2. Sinh vật phù du (plankton)

Đó là các thực vật nhỏ phù du (phytoplankton) và động vật nhỏ phù du (zooplankton) có ở đa số các hệ sinh thái thủy sinh loại trừ vùng nước chảy xiết. Sự dịch chuyển của sinh vật bị hạn chế theo hướng thẳng đứng và việc tìm mồi, sự phân bố chúng do dòng chảy quyết định.

3. Sinh vật trôi (nekton)

Đây là tập hợp các sinh vật bơi tự do và đủ khỏe chống lại dòng chảy. Một số là côn trùng trong ao, số khác là các loài cá xương, cá mập và cá voi rất lớn.

4. Sinh vật đáy (benthos)

Đây là nhóm sinh vật đáy có nhiều loại và đa số cấu thành một phần của lưới thức ăn mảnh vụn.

60.2. CÁC YẾU TỐ HẠN CHẾ TRONG HỆ SINH THÁI NƯỚC

Các yếu tố hạn chế sự phổ biến các sinh vật, ngăn cản sự xâm nhập của các sinh vật vào các môi trường thuận lợi khác. Ví dụ lượng mưa ít và nhiệt độ cao là các yếu tố hạn chế ở vùng sa mạc, còn lạnh mùa đông ngăn cản sự phát triển của các cây ở vùng Tundra. Các yếu tố quan trọng nhất có vai trò hạn chế chủ yếu trong hệ sinh thái nước là :

Sự xuyên thấu ánh sáng : Nước hấp thụ năng lượng ánh sáng, chuyển hóa nó thành nhiệt. Tuy vậy không phải ở mọi bước sóng chúng bị hấp thụ như nhau. Xanh biển và xanh lá cây xuyên thấu sâu hơn là màu đỏ hay tím : Điều này giải thích màu sắc đặc trưng của vùng nước lặn.

Độ sâu mà ánh sáng có thể xuyên thấu đến đó phụ thuộc một phần vào lượng các chất lơ lửng có trong nước. Như vậy, các lớp tương đối trong của đại dương cho phép xuyên thấu ánh sáng đến 150m, còn vùng nước ven bờ có nhiều sinh vật và các hạt bồi lắng thì chỉ có khoảng 20m được chiếu sáng. Tất cả các sinh vật quang hợp bị giới hạn sinh sống trong vùng được chiếu sáng mà thôi - vùng này được gọi là **vùng quang hoạt**. Mặc dù thực vật có khả năng quang hợp ở những vùng giới hạn quang hoạt nhưng chúng không thể sống được ở độ sâu đó nếu chúng tiêu thụ thức ăn nhanh hơn chúng sản sinh ra. Mức nước quan trọng nhất như vậy không thể kéo quá vùng quang hoạt và độ sâu mà ở đó sự sản xuất do quang hợp cân bằng với mức tiêu thụ cho hô hấp được gọi là **mức bù trừ**. Mức này thay đổi theo vĩ độ và mùa, thường gần mặt nước vào mùa đông và

xuống sâu vào mùa hè. Sản xuất sơ cấp chỉ có thể thực hiện phía trên mức bù trừ và hầu như mọi sinh vật nước phụ thuộc vào quần xã bề mặt nước theo nhu cầu năng lượng của chúng.

Các khí hòa tan: Các chất khí của khí quyển hòa tan vào nước qua bề mặt hồ. Tuy vậy khí này hòa tan mạnh hơn khí kia cho nên tỷ lệ giữa các khí hòa tan trong nước khác xa với tỷ lệ ấy trong khí quyển (bảng 60.1).

Bảng 60.1. SO SÁNH THÀNH PHẦN CÁC KHÍ TRONG KHÍ QUYỂN VÀ TRONG NƯỚC Ở TRẠNG THÁI BẢO HÒA

Loại khí	Nồng độ trong khí quyển cm^3/l	Bão hòa trong nước cm^3/l
Oxy	210	7
Nitơ	780	14
CO_2	0,3	0,3

Oxy có trong nước ít hơn trong không khí 30 lần, và chính nó hạn chế sự phổ biến các loài sinh vật. Trong một hồ đặc trưng có khoảng 100 g/m^3 /ngày oxy bị hấp thụ. Lượng ấy đủ để bão hòa nước đến độ sâu chừng 10m, và thường là rất dư thừa oxy do quá trình quang hợp tạo ra. Trong các nơi cư trú nước nông như ao, sự quang hợp thường rất nhiều dẫn đến nước quá bão hòa oxy. Nước chảy mạnh, sóng mạnh thường đã bão hòa oxy.

Sự khuếch tán các khí hòa tan vào thể nước sâu là một quá trình chậm. Ở một số nơi, sự khuếch tán có hỗ trợ bởi dòng chảy hay sóng, còn ở vùng nước lặng chỉ có một lượng nhỏ Oxy đến được vùng nước sâu. Hậu quả là ở vùng nước sâu thường là các loài sinh vật phân hủy yếm khí. Điều này có thể là hạn chế quan trọng đến toàn bộ quần xã thủy sinh.

Nitơ tuy rằng ít khả năng hòa tan hơn Oxy nhưng lại chiếm tỉ trọng lớn trong các khí hòa tan. Chúng được dùng trực tiếp cho một số sinh vật, vì khuẩn cố định Nitơ và tảo lam trong sản xuất đạm hoặc giải phóng ra ở dạng khí bởi các vi khuẩn phân hủy Nitơ.

Hiệu ứng tan đối với CO_2 thường phức tạp hơn vì axit H_2CO_3 tạo thành được tách thành ion H^+ , CO_3^{2-} và HCO_3^- . Tỉ trọng từng loại ion trên phụ thuộc vào lượng các khí hòa tan khác.

Các chất rắn hòa tan: Các đại dương tương đối đồng nhất và ổn định về thành phần các ion hòa tan như đã được tổng kết trong bảng 60.2. Những ion này tồn tại với tỷ lệ tương quan với nhau như vậy cho nên để xác định độ mặn của nước vùng ven biển, cửa sông thường chỉ cần xác định thành phần Cl^- theo chuẩn độ của nó so với dung dịch nitrat bạc. Mặt khác hệ sinh thái nước ngọt thể hiện sự thay đổi thành phần muối do biến động chất khoáng của hệ nước thải cũng như hoạt động của các sinh vật sống

Bảng 60.2. CÁC ION HÒA TAN TRONG NƯỚC BIỂN

Anion	g/l
Cl^-	19,35
SO_4^{2-}	2,7
HCO_3^-	0,15
Br^-	0,07
Cation	g/l
Na^+	10,75
Mg^{2+}	1,30
Ca^{2+}	0,42
K^+	0,39
Muối tổng cộng	35,13

Nước biển có biến động độ muối từ 30 đến 37 g/l

Ion hạn chế quan trọng nhất trong hệ sinh thái nước là photphat và nitrat mặc dù rằng sunphat và canxi đôi khi có thiếu. Photphat được tách khỏi nước bởi sinh vật và nồng độ của nó có thể giảm đến 0 vào mùa hè. Vào mùa đông nó lại tăng khi các sinh vật chết và được phân hủy. Một số tảo thích nghi được theo mùa khi thiếu photphat do nhờ cơ chế riêng tích lũy được của nó.

Mưa tích lũy một lượng nhỏ các chất vô cơ có thành phần cao trong khí quyển khi đọng sương kết tụ thành hạt mưa. Một số chất, ví dụ CO_2 , NO_x và các khí thải cũng hòa tan vào nước mưa khiến nó có tính axit. Nước chảy từ đất liền ra sông suối tích trữ các hợp chất tùy theo giai đoạn của sự phong hóa đất. Các miệng phun nước nóng mang ra nguồn khoáng từ các lớp đất ngầm theo cách tương tự.

Các dòng nước chảy : Dòng nước chảy trở thành yếu tố hạn chế nơi dòng chảy nhanh hay nơi ven thêm lục địa do sự tạo sóng lớn ngăn cản hoạt động sống của các sinh vật yếu. Phần còn lại của bài này đi vào miêu tả tỷ mỉ hơn, cùng cơ chế thích nghi của các loại động, thực vật đặc trưng của các quần xã ấy.

60. 3. CÁC HỆ SINH THÁI SÔNG

Một con sông không thể được xem như một hệ sinh thái đơn lẻ bởi đặc tính cũng như quần xã sinh vật của chúng biến đổi rất lớn từ nơi đầu nguồn đến cửa sông. Một trong những đặc tính quan trọng nhất trên quan điểm sinh học là lưu

lượng (tính bằng m^3 /giây), lưu tốc (tính bằng m/giây), chế độ dòng chảy là chảy tầng hay chảy rối. Những đặc tính ấy quyết định hình thái đáy, tốc độ bồi lắng và tất nhiên độ đục của dòng chảy.

Dòng chảy biến động theo chiều chảy của nó cho nên tồn tại một gradient môi trường mà không có ranh giới rõ ràng. Tuy vậy có thể phân biệt hai dạng hệ sinh thái chính trên cơ sở sự khác nhau về tốc độ dòng chảy đó là suối trên núi chảy nhanh và sông chảy chậm. Một dạng hệ sinh thái thứ ba cũng tồn tại là ở cửa sông nơi có sự giao diện với biển. Quần xã cửa sông có nhiều gần bó với vùng ven thềm lục địa hơn nơi dòng chảy phía trên. Ba hệ sinh thái trên được miêu tả trên hình 60.1.

Suối núi chảy nhanh (hình 60.1A). Phần dòng chảy này có sự xáo trộn dòng chảy mạnh, cuốn chảy theo mọi thứ nếu như nó không được gắn chặt hay nặng quá mà chìm xuống. Đáy dòng chảy thường là đá có rất ít chất lắng làm nơi bám rễ cho thực vật. Các sinh vật cho thấy một phổ gồm các loài chịu đựng được dòng chảy - thể hiện thành các nơi cư trú nhỏ mà chúng chiếm giữ được.

Các sinh vật sống trên bề mặt đá nên thường có hình dạng phẳng bám dính vào bề mặt. Ví dụ là các loài hà nước ngọt, trai hến nước ngọt cũng như một số ấu trùng *caddisfly*, mà bám dính vào đá bằng lớp áo nặng.

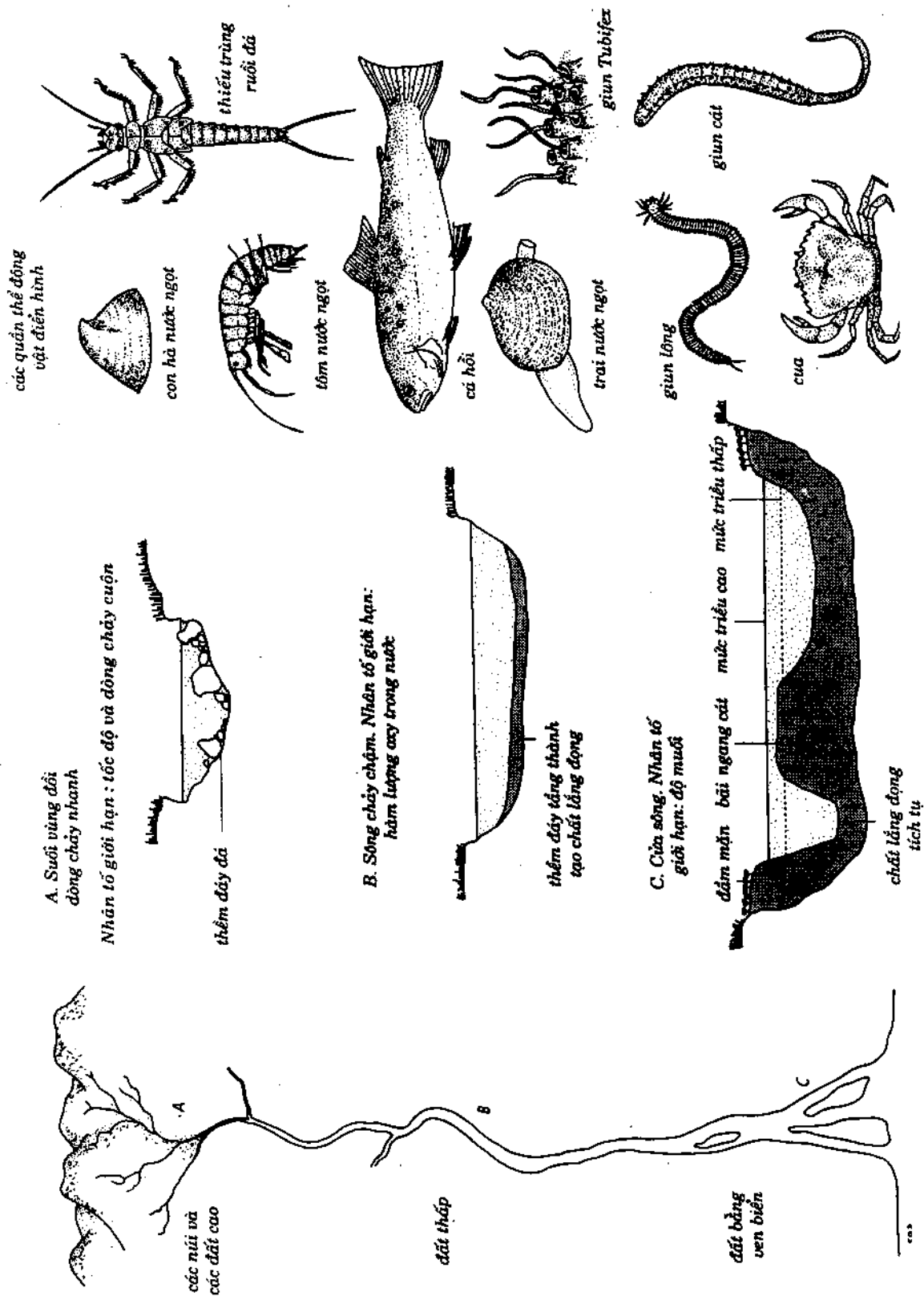
Sinh vật đặc trưng sống trong các nơi cư trú nhỏ được tạo bởi khoảng không giữa các tảng đá là thiếu trùng con phù du và thiếu trùng ruồi đá có thân hình dẹt nhưng lại không kết hóa vào đá. Chúng bám vào bằng các sợi tua và lùa theo dòng nước chảy. Loại ấu trùng côn trùng khác thì có các râu cho phép chúng sống vào các khe nứt, kẽ suối.

Bên khe các tảng đá có dòng chảy không lớn lắm, có độ đa dạng các sinh vật lớn hơn như giun đốt, giun giẹp, ốc, tôm nước ngọt và nhiều ấu trùng côn trùng. Các sinh vật vùng nước chảy xiết đều sống vùng đáy, ngoại trừ một số tảo sống bám vách đá. Nói chung, thế giới thực vật nghèo nàn. Năng xuất sinh học thấp, chủ yếu nguồn thức ăn là các mảnh vụn được chảy trôi vào nước suối.

Sông chảy chậm (hình 60.1B). Trong vùng này dòng chảy ở chế độ chảy tầng, có lớp đáy được cấu thành từ lắng đọng. Quần xã sinh vật vùng này đa dạng hơn bao gồm neuston, plankton, nekton và benthos.

Đóng vai trò quan trọng lúc này là sự xuất hiện thực vật có rễ nơi ven sông và thực vật phù du dưới nước cả hai đều là nguồn sản sinh ra chất dinh dưỡng. Đáy sông rất giàu sinh vật ăn mảnh vụn, và có một lượng nhất định các chất dinh dưỡng luân chuyển do chúng hoạt động. Tuy nhiên đa số sinh khối được rửa trôi theo dòng.

Hình 60.1. So sánh 3 hệ sinh thái sông.



Yếu tố giới hạn quan trọng nơi các vùng sông chảy chậm là nồng độ oxy hòa tan. Các loài *benthos* sống đáy phân hủy các chất hữu cơ lắng đọng và tiêu thụ nốt số oxy còn lại trong nước. Nếu nguồn chất hữu cơ quá nhiều sẽ làm cho nước bị thiếu oxy. Đó là hiện tượng tự nhiên nhưng thường là hiệu quả của sự ô nhiễm.

Cửa sông (hình 60.1C). Vùng cửa sông là vùng nửa kín, nơi giao diện giữa dòng sông và biển. Hệ sinh thái đặc trưng cho vùng là hậu quả sự xáo trộn nước. Chất lắng đọng và các chất thải hữu cơ có nguồn từ sông còn muối mặn và dòng thủy triều có từ đại dương vào.

Nhiều dự đoán cho rằng vùng cửa sông thường là nơi nghèo nàn và bất thụ, nhưng đó là sai lầm. Theo sự bùng phát quần xã nó chỉ đứng thứ 2 sau vùng thềm lục địa trên quan niệm dòng năng lượng. Hơn thế nữa các cửa sông là bãi đẻ lớn và chăm con của nhiều động vật biển.

Hai yếu tố khiến cho năng suất sinh học cao nơi vùng cửa sông đó là nước nông, chảy xiết và do đó lượng oxy hòa tan nhiều. Dòng chảy cửa sông kết hợp cùng dòng triều khiến vùng này thành một bãi bẫy các chất dinh dưỡng. Sự phân hủy có thể diễn ra với tốc độ cao, nhiều sinh vật tham gia vào lưới thức ăn mảnh vụn. Các loài ăn mảnh vụn như tôm hùm, cua, giun đốt và các loài thân mềm hai mảnh vỏ, tất cả tạo nên nguồn thức ăn tốt cho các loài cá dữ và chim.

Yếu tố hạn chế chính của hệ sinh thái là độ muối, nó biến thiên mạnh ngay tại một nơi khi thủy triều lên xuống. Bên cạnh các loài tảo biển chỉ có ít loài thực vật chịu đựng được độ muối cao và biến động mạnh nơi đây. Các loài này được gọi là ưa muối (*halophytes*) và tạo nên một khu thảm thực vật đặc trưng. Chúng sống được nhờ khả năng giữ nước, không bị mất nước do thẩm thấu, mặc dù nồng độ muối xung quanh rất cao.

60.4. HỒ VÀ CÁC ĐẠI DƯƠNG

Mặc dù có sự khác nhau rõ rệt giữa sinh vật nước mặn và nước ngọt, nhưng mối quan hệ bên trong quần xã nước ngọt và nước biển như ở trường hợp hồ và đại dương có nhiều điểm giống nhau. Yếu tố phân loại hai dạng hệ sinh thái nước tĩnh nói trên có cơ sở ở độ sâu hơn là trên cơ sở độ mặn.

Hệ sinh thái nước sâu: Một gradient nhiệt độ được thiết lập từ mặt xuống đáy, tạo nên 3 vùng chính theo phương đứng: Vùng nước mặt hay *epilimnion*, vùng đáy hay *hypolimnion* và giữa hai vùng này là vùng chuyển tiếp nhiệt hay là vùng *thermocline*. Hình 60.2 mô tả sự phân vùng như vậy của một hồ vùng ôn đới vào mùa hè. Nước nặng ở 3,94°C cho nên nước với nhiệt độ này thường ở đáy. Vùng mặt thường được hâm nóng bằng ánh sáng mặt trời và

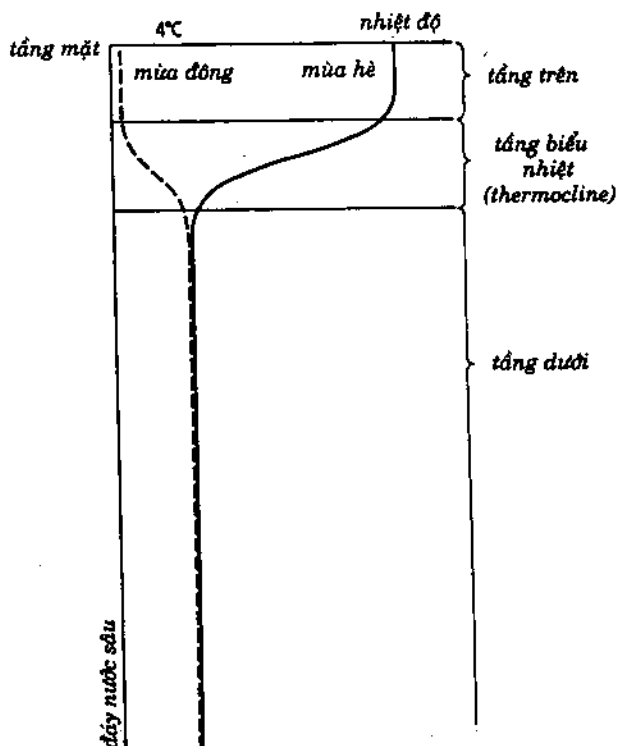
thường không được trộn lẫn với lớp dưới. Vì nguyên nhân ấy, vùng chuyển tiếp thường có sự biến đổi nhiệt độ đột ngột chứ không phải một gradient đều đặn.

Hậu quả quan trọng của sự phân vùng ra như vậy là không có sự trao đổi tuần hoàn các chất dinh dưỡng khoáng giữa hai mạng thức ăn tiêu thụ vùng đáy và sản xuất vùng mặt. Ở các đại dương sâu tình trạng này đôi khi là vĩnh viễn: Vùng nước mặt rất nghèo dinh dưỡng còn vùng đáy lại rất giàu. Chỉ vài nơi có dòng chảy đáy đưa dinh dưỡng lên mặt tạo nên các vùng cục bộ có năng suất cao như ví dụ dòng hải lưu Humboldt vùng bờ biển Tây

Nam Mỹ. Trong các hồ, vùng thermocline mất đi vào mùa thu khi nhiệt độ bề mặt lạnh xuống dưới 4°C và toàn bộ hồ bị đảo trộn, hải lưu theo kiểu có tên gọi là đối lưu. Về mùa đông, bề mặt có thể bị lạnh sâu hơn nữa, tạo nên một bề mặt che cho vùng ấm hơn, nặng hơn, đậm đặc hơn và lúc này thermocline với gradient nhiệt độ đối dấu. Vào mùa xuân quá trình như trên lại tái diễn lại theo trình tự ngược lại.

Các hệ sinh thái nước nông: Như đã nhấn mạnh thì năng suất cao chỉ có thể đạt được nếu như các chất dinh dưỡng khoáng có nhiều. Điều đó phụ thuộc vào sự đối lưu giữa vật chất của mạng thức ăn mảnh vụn chủ yếu với các sinh vật đáy và mạng thức ăn ăn cỏ của chủ yếu các động vật vùng mặt. Các mặt nước nông thì các dòng đối lưu như vậy dễ dàng hơn, và yếu tố hạn chế khi này lại là lượng oxy có được. Trong quan điểm như vậy các hồ nông sẽ gần giống như các sông có dòng chảy chậm, nơi lượng oxy bị tiêu thụ cho các sinh vật phân hủy khi chúng hô hấp.

Đổi nghịch lại, nước đại dương các vùng gần bờ lại có nhiều oxy do tác động của sóng. Điều đó hỗ trợ nhiều cho sự đa dạng các loài sinh vật. Sự phong phú đời sống sinh vật vùng thềm lục địa có thể so sánh với rừng mưa nhiệt đới.



Hình 60.2. Phân vùng nhiệt độ của một hồ nước sâu vào mùa hè và mùa đông

61. CÁC PHÉP ĐO ĐẶC TRONG SINH THÁI

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Bình luận vai trò của vi khí hậu và trình bày cách đo các yếu tố sau đây: Nhiệt độ, ánh sáng, vận tốc và hướng gió, độ ẩm.
- Trình bày phương pháp đo các yếu tố thổ nhưỡng sau: thành phần hạt, thành phần nước, thành phần hữu cơ, độ chảy thoát, độ dưỡng nước, pH.
- Đề nghị phương pháp đo thích hợp để xác định số cá thể của quần thể vi sinh và các quần thể động vật không xương sống nhỏ.
- Bình luận về phương pháp bắt - bắt lại trong việc xác định tổng số của quần thể.
- Mô tả cách dùng khung vuông và khung cọc để phân tích quần thể thực vật.
- Bình luận việc phân tích gradient môi trường thông qua mặt cắt dọc, ngang và các đường đồng thức (isonome).

61.1. ĐO ĐẶC CÁC YẾU TỐ VÔ SINH

Nghiên cứu sinh thái học hiện đại là ngành khoa học số lượng, dựa trên nhiều phép đo đặc. Có rất nhiều phương pháp để lấy mẫu, đếm và ước đoán số lượng, mật độ và tác động của các sinh vật khác nhau, đánh giá vai trò các yếu tố vô sinh và thổ nhưỡng. Bài này liệt kê các phương pháp thích hợp cho sinh viên sinh thái học làm cơ sở cho nghiên cứu thực địa.

Khái niệm vô sinh để chỉ toàn hệ thống môi trường không có sự sống. Các yếu tố vô sinh chia làm 2 loại: Khí hậu và thổ nhưỡng.

Các yếu tố khí hậu

Các yếu tố khí hậu có tác động quan trọng đến mọi hệ sinh thái. Các thông số khí hậu tổng hợp là lượng mưa hàng năm, biến động theo mùa của cường độ sáng, phân bố nhiệt độ cho sự phát triển của các đại quần xã như đã mô tả ở bài 58. Đóng vai trò tương xứng là các yếu tố vi khí hậu tạo nên ở từng phần nhỏ của nơi cư trú. Tuy cùng chịu sự biến động hàng năm như nhau, các vi khí hậu vùng núi và khe đá khác nhau nhiều và dẫn đến sự khác nhau của các quần xã sinh vật. Một số yếu tố vi khí hậu quan trọng là:

1. Nhiệt độ: Nhiệt độ của đất, nước, không khí dễ dàng đo bằng nhiệt kế thủy ngân và cho thấy sự khác nhau tương đối lớn ví như nhiệt độ đất của vùng gần thung lũng và vùng gần đỉnh núi. Tương tự như vậy không khí trong rừng lạnh hơn tới vài độ so với ngoài đồng cỏ.

Biến động nhiệt độ hàng ngày thích hợp hơn nếu đo và tự ghi bằng cặp nhiệt độ cùng bộ xử lý. Một số vùng như ven biển có biến động nhiệt độ ngày nhiều hơn các vùng khác.

2. Ánh sáng: Cường độ bức xạ, bước sóng và thời gian chiếu xạ là những thông số quan trọng nhất đối với các sinh vật quang hợp. Các thông số này cần được đo bằng các dụng cụ thích hợp. Biến động cường độ ánh sáng được đo bằng điện trở cảm quang (LDR) rồi đưa vào bộ ghi-xử lý.

3. Hướng và vận tốc gió: Đo bằng tốc kế gió vẫn được bán phổ biến (hình 61.1). Hướng gió được xác định bằng la bàn và cánh định hướng. Các số liệu được ghi lại theo thời gian dài và mang so sánh với các nơi cư trú khác.

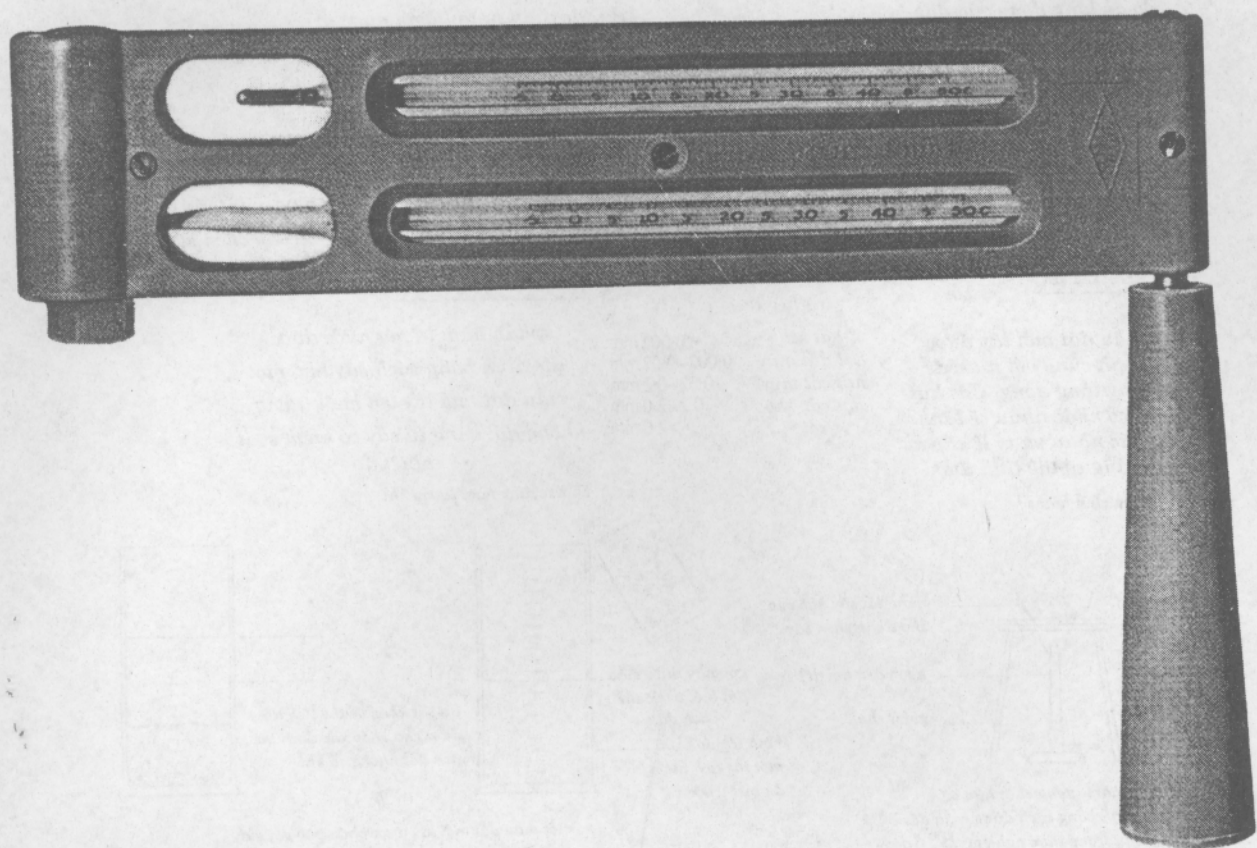
4. Độ ẩm không khí: Một thể tích kín không khí trong tiếp xúc với mặt nước sẽ trở nên bão hòa hơi nước. Lượng hơi nước bão hòa chứa được trong không khí phụ thuộc vào nhiệt độ và ở nhiệt độ cao không khí có khả năng chứa nhiều hơi nước hơn. Độ ẩm tương đối thể hiện mức % so với trạng thái bão hòa ẩm ở nhiệt độ ấy. Nếu độ ẩm $< 100\%$ thì không khí còn có khả năng hấp thụ hơi nước. Nếu độ ẩm $> 100\%$ thì nước sẽ ngưng tụ.

Độ ẩm tương đối thường được xác định bằng ẩm kế gió như hình 61.2. Nó gồm hai nhiệt kế, trong đó một nhiệt kế có bầu bọc vải ẩm, nhiệt kế kia có bầu khô. Sự bay hơi từ mảnh vải ẩm dẫn đến hạ thấp nhiệt độ bầu ướt. Độ chênh lệch nhiệt độ khô - ướt thể hiện sự bay hơi nước hay độ ẩm tương đối của không khí và sẽ được xác định theo bảng.



Vị trí của viên bi cho một giá trị xấp xỉ về tốc độ gió khi máy đo gió hướng về phía có gió

Hình 61.1. Máy đo tốc độ gió.



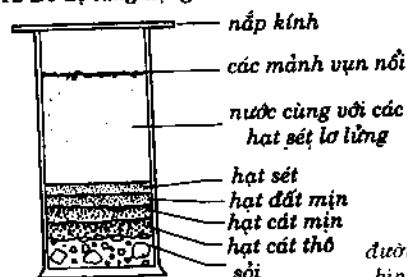
Hình 61.2. Máy quay đo độ ẩm.

Độ ẩm tương đối chủ yếu sẽ quyết định mức độ hóa hơi nước từ các diện tích nước thoáng, nó là yếu tố hạn chế chính sự phát triển thực vật kiểu như rêu và mốc cũng như các loài động vật kiểu như mối một nơi các vùng cư trú ẩm.

Các yếu tố thổ nhưỡng:

Tổ hợp và các tính chất cấu trúc thổ nhưỡng đóng vai trò quan trọng trong sự phát triển các thảm thực vật đặc trưng trong đa số các hệ sinh thái cận. Những kỹ thuật phân tích chất lượng là rất quan trọng cho hoạt động nông nghiệp và nghiên cứu. Tuy thế phép so sánh các mẫu đất khác nhau có thể được tiến hành bằng những kỹ thuật đơn giản như hình 61.3.

A. Đo độ lắng đọng của đất

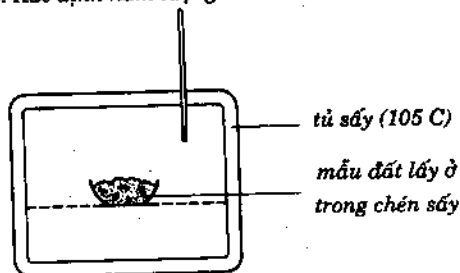


đường kính trung bình của các hạt

một mẫu đất mới lấy được lắc mạnh cùng với nước để cho chúng lắng đọng. Các hạt đất có cỡ khác nhau sẽ lắng đọng khác nhau và tỷ lệ xấp xỉ của chúng có thể tính được

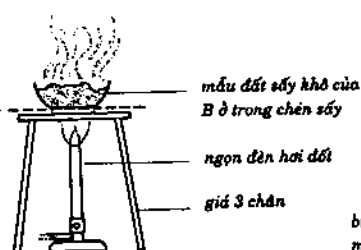
hạt sét <0.002 mm
hạt đất mịn 0.002-0.02 mm
hạt cát mịn 0.02-0.2 mm
hạt cát thô 0.2-2.0 mm
sỏi >2.0 mm

B. Xác định hàm lượng nước



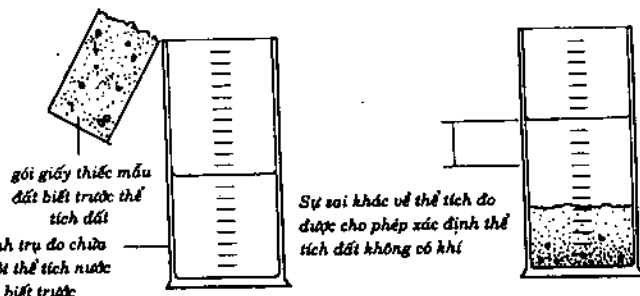
phần hàm lượng nước được xác định bằng cách sấy khô một mẫu đất mới lấy với khối lượng không đổi bằng tủ sấy có kiểm soát nhiệt độ

C. Xác định chất hữu cơ



phần trăm hàm lượng chất hữu cơ được xác định bằng cách dùng mẫu đất mới sấy như trong thực nghiệm B. Ở đây đất nóng mạnh (600°) cho cháy hết các chất hữu cơ

hàm lượng chất hữu cơ = $\frac{\text{khối lượng khô} - \text{khối lượng sau khi đốt nóng}}{\text{khối lượng nước}} \times 100\%$

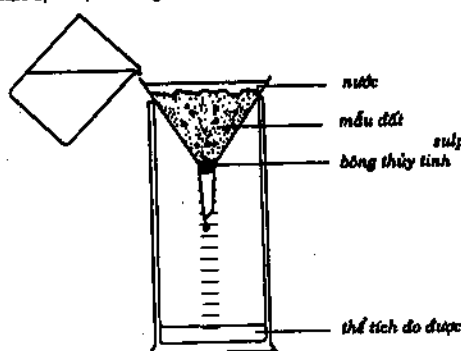


Sự sai khác về thể tích đo được cho phép xác định thể tích đất không có khí

một mẫu đất mới lấy được chứa vào gói giấy thiếc biết trước thể tích đất. Mẫu này được bổ xung bằng một lượng nước đã biết và lắc mạnh để đuổi khí khỏi mẫu đất

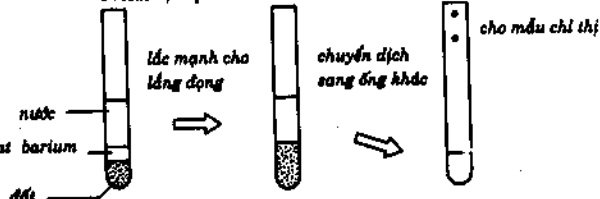
hàm lượng khí = $\frac{\text{thể tích gói giấy thiếc} - \text{hiệu giữa các thể tích đo được}}{\text{thể tích gói giấy thiếc}} \times 100\%$

E. Xác định độ tiêu và giữ nước



độ tiêu nước có thể được đo bằng thời gian cho một thể tích nước đã biết trước chảy qua mẫu đất và ghi chép thể tích nước đã chảy qua

F. Xác định pH đất



ống nghiệm chứa ở đáy 2cm đất mới lấy. Cho thêm 1cm sulphate barium. Để tiếp nước để đến nửa ống đo và lắc mạnh. Sau khi lắng đọng, một ít nước sạch được truyền sang một ống khác. Nhờ 4 giọt dung dịch thử đất BDH và pH được xác định bằng kết quả so mẫu theo bảng mẫu chuẩn

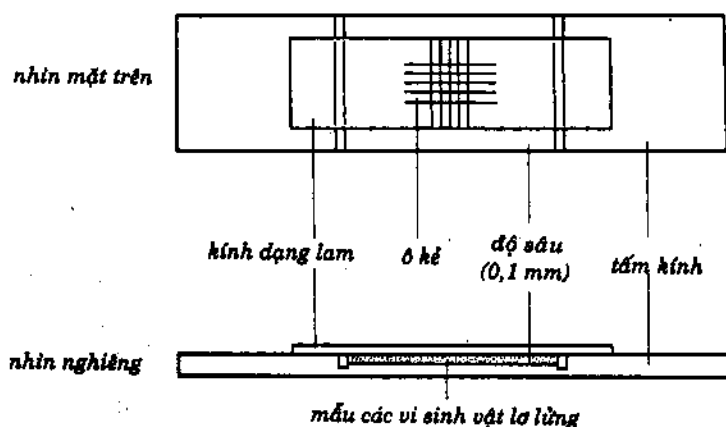
Hình 61.3. Các phương pháp đơn giản dùng để đo thành phần và tính chất của đất.

61.2. ĐO CÁC YẾU TỐ SINH HỌC

Nếu như cần có kết luận về vai trò và tác động của quần thể động thực vật trong hệ sinh thái thì phép đo về số lượng là cần thiết. Nói một cách khác, cần phải đếm số cá thể tạo nên quần xã.

Nói chung tương đối dễ nếu cần đếm số cây trong một công viên hay số các động vật lớn như voi hay hươu cao cổ trong một khu vực ví như savan châu Phi. Nhưng nếu cần đếm số cá thu ở biển Bắc hay số vi khuẩn trong đất thì bằng cách nào đây? Tất nhiên cần phải lấy một phần đại diện từ quần thể sau đó mà ước lượng thôi. Phương pháp lấy mẫu đại diện tùy thuộc vào loại sinh vật cần điều tra nghiên cứu. Sau đây là một số phương pháp có thể:

Vi sinh vật: Các vi sinh vật lơ lửng trong nước có thể đếm dưới kính hiển vi bằng một buồng đếm đặc biệt được thiết kế để đếm hồng cầu có tên gọi *haemocytometer* (xem hình 61.4). Đó là một buồng dẹp, dưới đáy có vạch lưới 0,05mm. Độ sâu từ nắp đến đáy là 0,1mm. Thông thường đếm số vi sinh vật trong 50 ô vuông sẽ cho ta số vi sinh vật trong 1mm^3 với độ chính xác tương đối. Từ đó xác định được số cá thể trong mẫu. Phương pháp này thích hợp cho tảo, động vật nguyên sinh, nấm và vi khuẩn đơn bào.



Hình 61.4. Buồng đếm tế bào máu.

Một phương pháp khác cũng thường được dùng để đếm số vi khuẩn là cho mẫu vào đĩa chứa dinh dưỡng agar sau đó đếm số ổ khuẩn được tạo ra.

Động vật không xương sống nhỏ: Các sinh vật đất có khả năng vận động nhanh có thể được đếm bằng việc trích mẫu thông qua phễu Tullgren hay Bearman. Phễu có hình dạng trên hình 61.5 và hoạt động khác nhau. Phễu Tullgren dùng để lọc ra các côn trùng nhỏ và bọ. Nhiệt làm ấm bầu đất, nó khô dần làm các sinh vật nhỏ chạy xuống dưới và rơi vào lọ đựng cồn. Phễu Bearmann dùng để tách giun sán, chúng chạy xuống dưới tránh vùng nước nóng ẩm ở bầu sáng, được thu phía dưới để đếm.

Phương pháp bắt-bắt lại : Phương pháp này rất hữu hiệu để xác định dân số các loài chạy - bay nhanh như côn trùng. Số gần đúng các con bọ có thể tính như sau : bằng lần đầu vớt với lưới quét ta thu được f_1 con ; Sơn đánh dấu chúng và thả ra ; vài ngày sau làm lần vớt thứ hai với cùng diện tích ta thu được f_2 con và có chứa f_3 con đã được đánh dấu. Từ đó số lượng cá thể của vùng là N và :

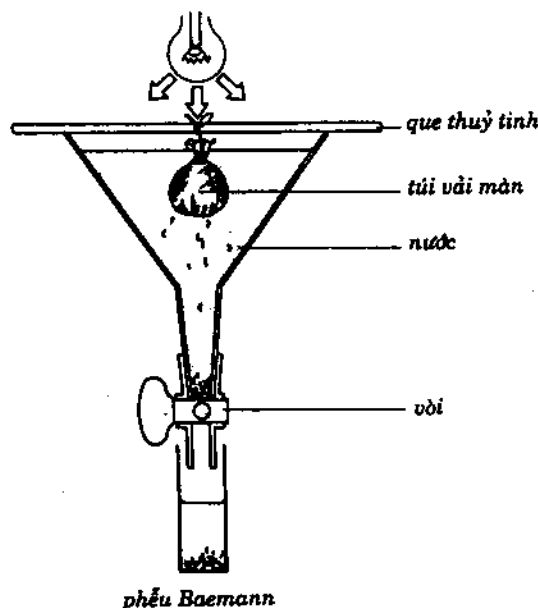
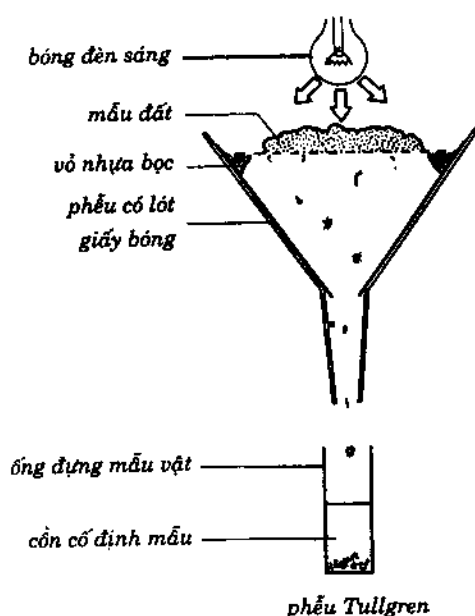
$$\frac{f_1}{N} = \frac{f_3}{f_2}$$

hay
$$N = \frac{f_1 \cdot f_2}{f_3}$$

Phương pháp bắt - bắt lại chỉ thực sự có độ chính xác cần thiết nếu các điều kiện sau được đáp ứng :

1. Quần thể quy tụ tại một vùng địa lý có biên giới rõ ràng ví như ao, rừng được bao bởi khu trống.
2. Các sinh vật phân bố đều trong vùng trên toàn bộ diện tích.
3. Việc đánh dấu không được ảnh hưởng đến sự sống còn của sinh vật cũng như xác suất của lần bắt lại.
4. Các sinh vật đã được đánh dấu cần phải được trộn ngẫu nhiên vào phần còn lại của quần thể. Thời gian lấy mẫu tùy thuộc vào tốc độ di chuyển của các sinh vật nghiên cứu.

Quần thể sinh vật chạy chậm hay động vật không di trú theo mùa thường được lấy mẫu và đếm bằng phương pháp phân tích thảm thực vật như miêu tả ở dưới đây.

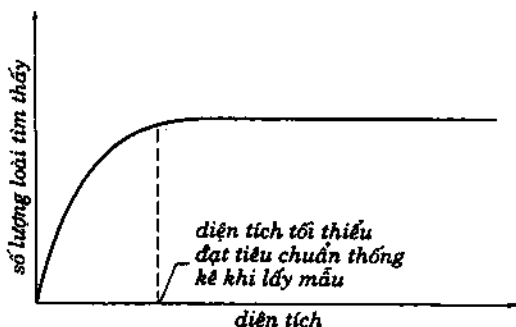


Hình 61.5. Dụng cụ thu mẫu sinh vật đất.

Phân tích thảm thực vật

Rất khó khăn để đếm tổng số cây của một loài trong một diện tích ấn định nếu như chúng không to hay hiếm. Việc phân tích thảm thực vật liên quan đến các vấn đề thống kê xác suất bằng việc nghiên cứu một mẫu rồi đưa kết luận về cả vùng.

Việc quyết định chọn vị thế và kích thước vùng mẫu là một vấn đề. Tuy nhiên một người làm thế nào mà có thể khẳng định được rằng vùng mẫu của mình đủ lớn cho phép việc thống kê xác suất đủ độ chính xác khi đề cập đến số lượng cá thể của loài? Một trong các phương pháp là xây dựng **đường cong diện tích tối thiểu**. Để làm việc này một diện tích nhỏ được vạch ra và liệt kê mọi loài sinh vật được tìm thấy trên đó. Một diện tích mới tiếp tục được chọn tăng dần và chu trình lặp lại cho đến khi không có loài mới được tìm ra. Nếu như vùng thuộc loại đồng nhất về loài, một đường cong tương tự như đường cong hình 61.6 sẽ được vẽ ra. Theo đường cong này có thể xác định diện tích nhỏ nhất có tất cả mọi loài sinh vật. Sau này lấy mẫu với diện tích cỡ này sẽ cho phép tương đối chính xác so sánh các phần của nơi cư trú. (Tất nhiên ngoại trừ vùng có các loài khác tương hỗ cao hay nơi loài sống không theo phân bố ngẫu nhiên).



Hình 61.6. Đường cong diện tích tối thiểu.

Các phương pháp quan trọng nhất để điều tra quần thể thực vật là:

1. Phương pháp ô vuông: Một **khung vuông** hay chữ nhật bao một diện tích thường là 100cm^2 hay 1m^2 . Khung này có thể làm bằng dây kim loại và do người nghiên cứu thả rơi ngẫu nhiên từ sau lưng. Khi chạm đất nó khoanh một vùng, trên đó người nghiên cứu có thể thu thập thông tin cần thiết về sự phát triển và số lượng loài thực vật.

Cách phân tích đơn giản nhất là đánh giá sự có mặt hay vắng mặt của một loài trên diện tích bị khoanh. Chia thảm thực vật ra 100 vùng nhỏ tiến hành 100 lần thả khung ta sẽ có % **sự có mặt** của một loài:

$$\% \text{ loài A} = \frac{\text{Số khoanh có A}}{\text{Tổng số khoanh đã làm}} \times 100\%$$

Phương pháp này có ưu điểm là nhanh, thuận tiện cho khảo sát sơ bộ về số cá thể các loài. Tuy vậy, phương pháp này không chính xác cung cấp thông tin về mật độ cá thể (số cá thể trên 1m^2). Phân tích chi tiết hơn là đếm số cá thể của mỗi loài có trong mỗi khoanh, sau đó có chỉ số trung bình về mật độ quần thể.

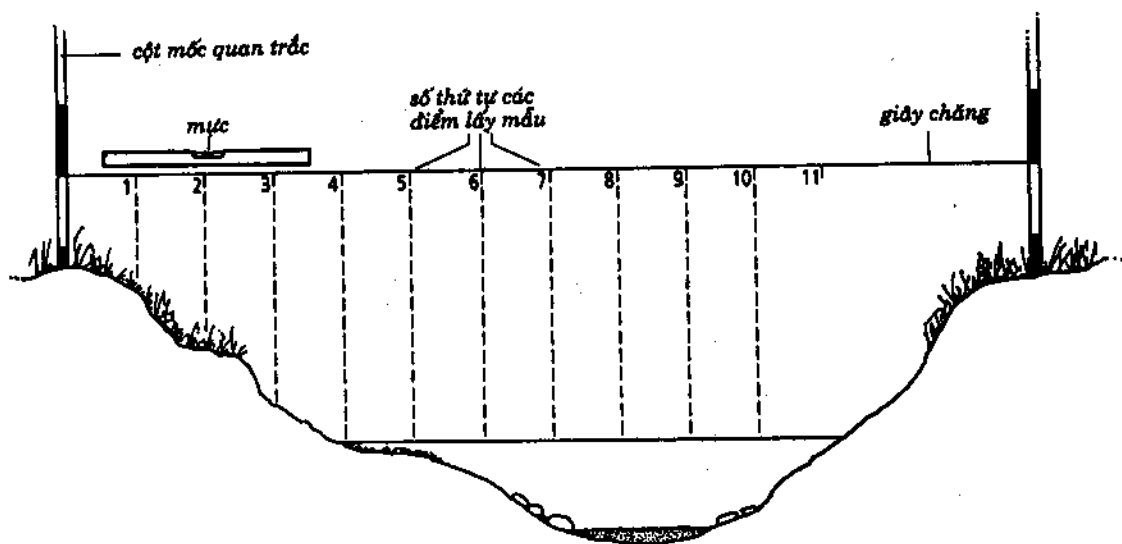
Một cách đo khác đó là sử dụng *khung cọc* để xác định % *bao phủ* của một loài cụ thể. Diện tích lấy mẫu được giảm đến kích thước cọc. Nó có dạng sợi dài sắc ở hai đầu nên gắn dính vào đất khi ném xuống. Người nghiên cứu ghi nhận tần số trùng và trượt một loài ấn định khi ném cọc 100 lần:

$$\% \text{ phủ của loài A} = \frac{\text{Số lần trùng A}}{\text{Tổng số lần ném}} \times 100\%$$

Khung vuông và khung cọc thuận lợi để nghiên cứu các loài thực vật nhỏ thấp như cỏ, cây bụi.

2. Cắt ngang: Mặt cắt dùng để mô tả và đánh giá sự biến đổi thảm thực vật do phân vùng hay diễn thế theo gradient môi trường. Dạng đơn giản nhất của mặt cắt là *cắt đường*: Kéo một dây dài ngang trên một diện tích và ghi nhận loài trên các điểm chiếu xuống dưới. Phép đo này hay được kết hợp với đo đặc địa hình và kết quả được thể hiện trên hình vẽ theo các mặt cắt.

Các số liệu đầy đủ hơn có được nếu kết hợp phương pháp cắt đường và khung vuông hay khung cọc dọc theo các điểm trên chiều dài khu vực. Một cách khác là *cắt vành đai*: Đặt một đường cắt song song với đường cũ, và khảo sát thảm thực vật có ở giữa hai đường kẻ này. Nếu diện tích đủ nhỏ ta có thể làm mạng lưới và thu được số liệu đầy đủ chi tiết hơn. Đây là phương pháp đường đồng thức (isonome). Đó là phương pháp tốt nhất để khảo sát tình phân vùng các nơi cư trú nhỏ ví như một bãi đá.



Hình 61.7. Đường cắt ngang một con suối miền núi.

62. CÁC CHU TRÌNH DINH DƯỠNG

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Phân tích các pha hữu sinh và vô sinh trong các chu trình sinh địa hóa.
- Vẽ đồ thị dòng của chu trình *cacbon* và miêu tả từng phần quan trọng của nó.
- Miêu tả chu trình oxy và bình luận về tương quan của nó với chu trình cacbon.
- Vẽ đồ thị dòng của chu trình nitơ và trình bày các khái niệm về: Cố định nitơ, nitrat hóa, phân rã nitrat.
- Trình bày các pha chính của chu trình lưu huỳnh và photpho.
- Vẽ đồ thị mô tả chu trình nước.

62.1. CÁC CHU TRÌNH SINH ĐỊA HÓA

Dòng năng lượng xuyên qua hệ sinh thái đã được miêu tả trong bài 55. Năng lượng ánh sáng Mặt Trời được chuyển đổi sang năng lượng hóa học được lưu trữ, sau đó nó chuyển qua các mức dinh dưỡng khác và cuối cùng thì mất vào khí quyển dưới dạng nhiệt. Năng lượng luôn chuyển theo cùng một hướng nên độ ổn định của một hệ sinh thái sẽ phụ thuộc vào nguồn năng lượng đầu vào. Đối nghịch với điều đó, các nguyên tố sinh học mà tạo ra vật chất sống bị giới hạn về lượng và không được liên tục tái nạp bổ sung từ nguồn bên ngoài. Nói chung các chất đó được *tái tuần hoàn* tức là các chất hóa học cơ bản tách ra khỏi cơ thể sinh vật chết và được dùng lại cho sự sống khác.



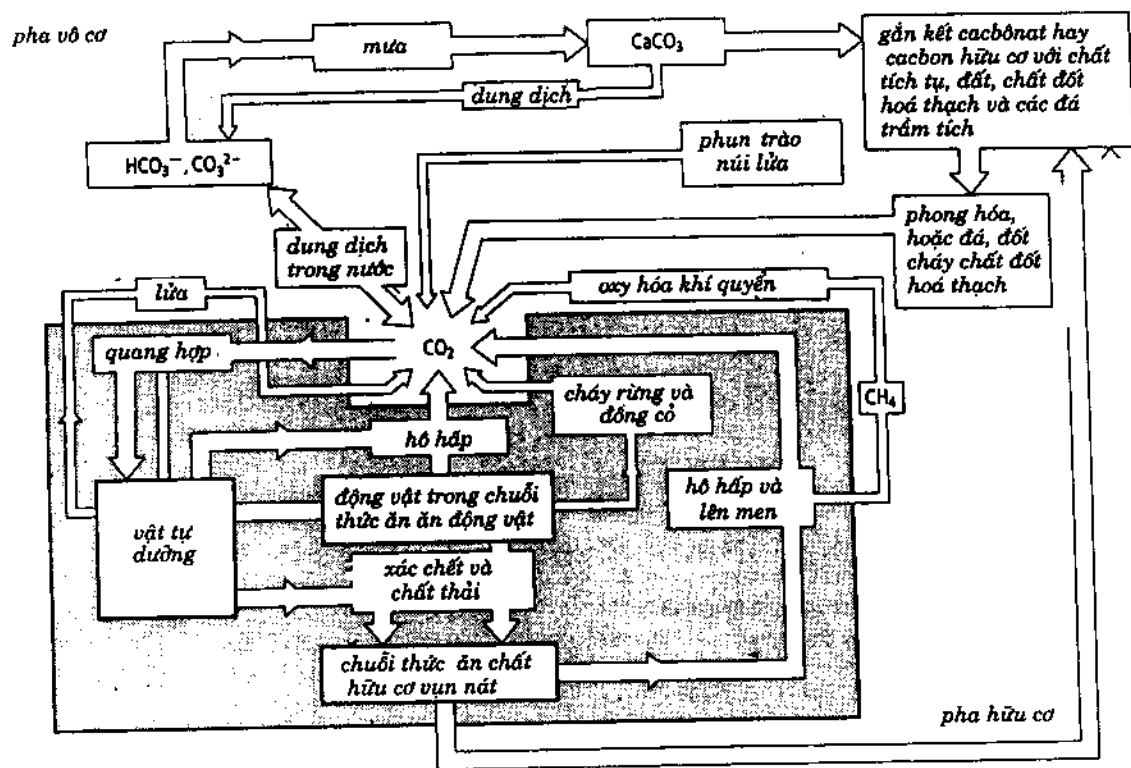
Tất cả các nguyên tố sinh học thể hiện chu trình tự nhiên có tên là **chu trình sinh địa hóa** bao gồm **pha sinh học**, trong đó một nguyên tố nào đó được cố định vào trong cơ thể sống dưới dạng hợp chất hữu cơ, và **pha vô sinh** trong đó tạo ra thành phần môi trường vô sinh. Mức độ tái tuần hoàn phụ thuộc vào loại nguyên tố được phổ biến ít hay nhiều trong sinh quyển, và phương pháp mà theo đó chúng được dùng bởi sinh vật.

Bài học này diễn tả các chu trình cacbon, oxy, nitơ, sunphua và photpho cũng như của nước.

62.2. CHU TRÌNH CACBON

Cacbon tạo ra 18% vật chất sống nhưng ít hơn trong môi trường vô sinh. Nguồn chính cacbon cho sinh vật có dạng dưới CO_2 thu được từ không khí hay hòa tan trong nước.

Thông qua quá trình quang hợp nơi thực vật có diệp lục, CO_2 được chuyển thành hợp chất hữu cơ bao gồm hydratecacbon, chất béo, chất đạm, các axit nucleic. Ở dạng này, cacbon trở nên hấp thụ được cho sinh vật ở mức dinh dưỡng cao hơn. Như đã trình bày trên hình 62.1, pha sinh học của chu trình cacbon gọi nhớ dòng năng lượng từ vật sản xuất đến vật tiêu thụ và cuối cùng kết thúc ở vật phân hủy.



Hình 62.1. Sơ đồ chu trình cacbon.

CO₂ được trả lại khí quyển bởi mọi sinh vật hô hấp. Các vật phân hủy đặc biệt quan trọng bởi lẽ chúng tách cacbon đã được cố định ra khỏi cơ thể sinh vật chết và một lần nữa được dùng cho sinh vật. Tuy vậy không phải mọi cacbon đã cố định được tuần hoàn lại bằng cách này. Nơi thiếu oxy như tầng đất chặt hay đáy hồ sâu, các chất hữu cơ thường được tích tụ lại. Chúng dẫn đến trầm lắng hữu cơ và dần dần tạo nên nhiên liệu lòng đất như than, khí thiên nhiên và dầu mỏ.

Trong những năm gần đây một lượng lớn nhiên liệu lòng đất là dạng cacbon được dồn trữ từ các hệ sinh thái trước đây, được mang ra sử dụng đốt cháy vì nhu cầu năng lượng. Do đó có sự tăng đáng kể CO₂ trong khí quyển. Điều này có nhiều hậu quả mà người ta đã biết trước. Trước tiên nó tăng cường năng suất sơ cấp do tăng trưởng quang hợp. Sau đó nó tăng mức CO₂ hoà tan trong đại dương dẫn đến hình thành *cacbonat* CaCO₃ ở dạng đá ven bờ... Các hiện tượng này đang báo động và cho dù có được hấp thụ bớt thì CO₂ dư vẫn còn tích lũy vào khí quyển.

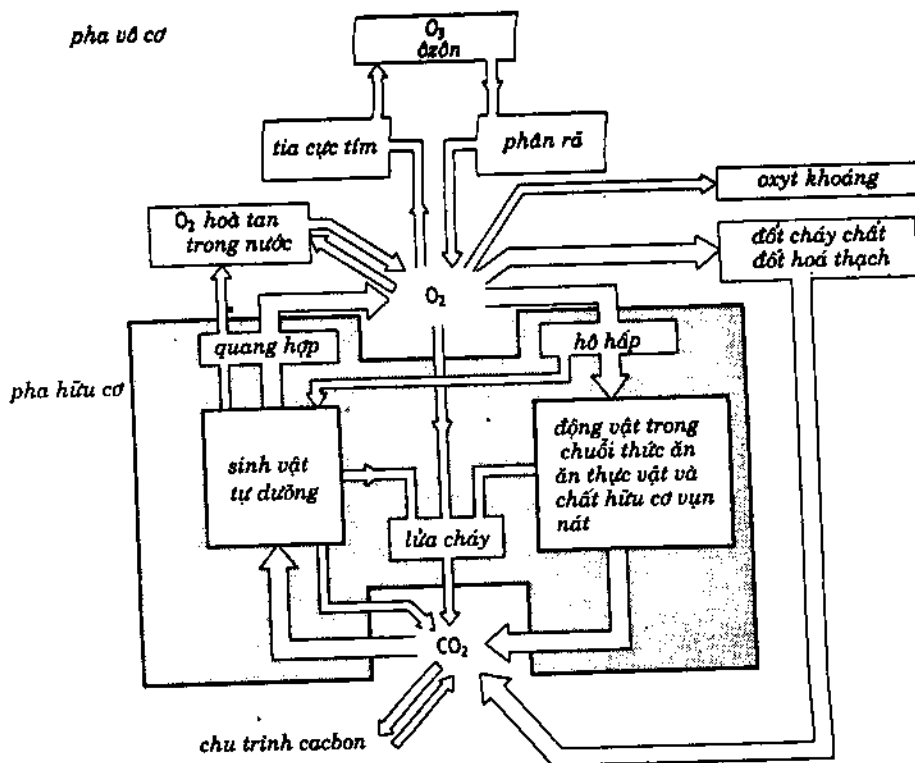
Điều đáng quan tâm khác là do hiệu ứng nhà kính gây nên sự ấm lên của Trái Đất, làm tan băng các cực. Tất nhiên đánh giá cụ thể hiệu quả hiện tượng này không phải dễ dàng.

62.3. CHU TRÌNH OXY

Chu trình oxy như hình 62.2 thể hiện quan hệ nghịch đảo với chu trình cacbon. Oxy được giải phóng khi thực vật quang hợp, sau đó lại được dùng vào oxy hóa khi hô hấp.

Trong khi quang hợp, lượng oxy được sản sinh tỷ lệ trực tiếp đến lượng cacbon được cố định thành hợp chất hữu cơ. Do đó lượng chất hữu cơ trong cơ thể sống và trong tích lũy nhiên liệu lòng đất càng nhiều thì lượng O₂ trong khí quyển cũng càng nhiều. Trải qua hàng triệu năm tồn tại sự sống Trên trái Đất, quá trình trên diễn ra theo một hướng và lượng O₂ trong khí quyển không ngừng tăng lên. Như đã trình bày ở bài 43, sự tăng lượng O₂ đóng vai trò quan trọng và liên tục vào sự tiến hóa các dạng sống sơ khai.

Trong vài năm gần đây, nồng độ oxy trong khí quyển bắt đầu suy giảm lần đầu tiên do sự đốt nhiều nhiên liệu lòng đất. Lấy ví dụ một máy bay phản lực liên lục địa dùng đến 4 tấn oxy cho mỗi chuyến bay. Tuy vậy sự biến đổi chưa thấy ảnh hưởng đáng kể đến cơ thể sống.

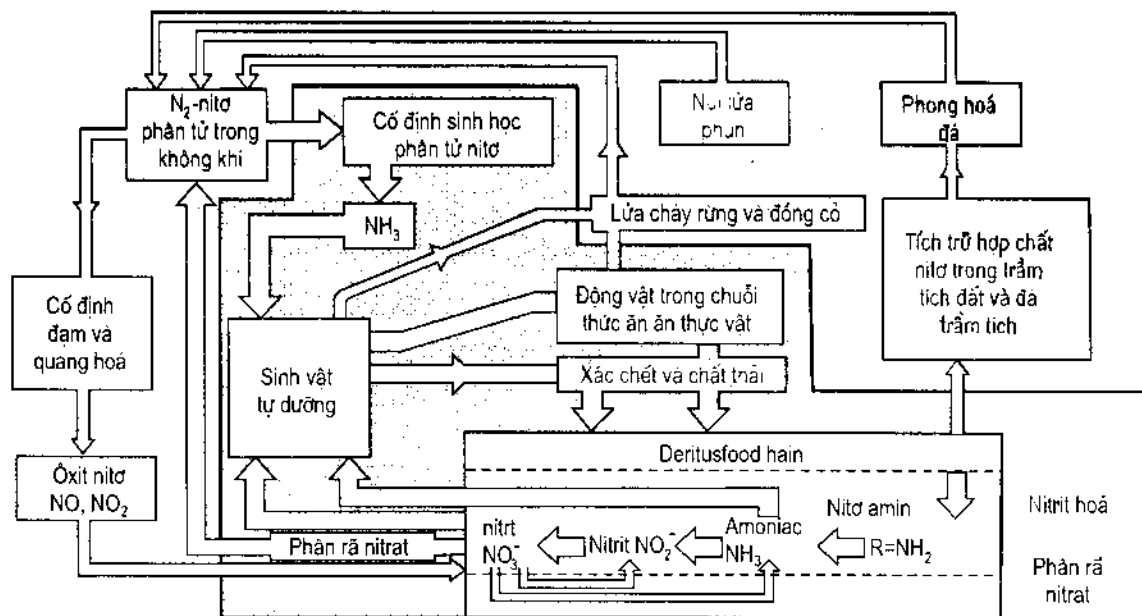


Hình 62.2. Sơ đồ chu trình O₂

62.4. CHU TRÌNH NITƠ

Khí nitơ chiếm gần 80% trong khí quyển. Tuy vậy Nitơ thường tỏ ra thiếu thốn với các sinh vật. Phân tử nitơ gồm một cặp nguyên tử liên kết cộng hóa trị rất bền vững. Chỉ có một số ít sinh vật tiết ra enzym cần thiết để phân rã các phân tử ấy mới có khả năng dùng nitơ ở dạng khí như thế. Mọi sinh vật khác buộc phải nhận nitơ ở dạng đã được cố định trong các dạng hợp chất. Trong trường hợp của thực vật, ion nitrat NO_3^- là dạng có ích nhất, chúng cũng có thể sử dụng ion ammoniac NH_4^+ hay urea $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ thay thế. Động vật và các cơ thể sống bậc cao khác thường cần nitơ ở dạng hữu cơ ví dụ như axit amin.

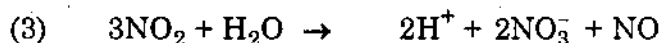
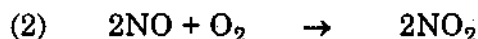
Chu trình Nitơ như được trình bày trên hình 62.3 có thể được xét trên 3 phần chính:



Hình 62.3. Sơ đồ chu trình nitơ

1. Cố định nitơ : Trong quá trình này nitơ thể khí của khí quyển được chuyển thành nitơ hợp chất như nitrit, nitrat và amoniac.

Vì phân tử nitơ bền vững nên cần nhiều năng lượng để tách thành nguyên tử tự do rồi sau đó nó mới có khả năng kết hợp với nguyên tố khác tạo hợp chất. Chớp là một nguồn năng lượng để cố định nitơ khi tạo ra sự kết hợp nitơ và oxy trong không khí. Oxit nitơ được tạo theo phương trình (1) có thể tiếp tục bị oxy hóa thành oxit nitơ hai (phương trình (2)) mà nó sau đó có thể kết hợp với nước mưa tạo nên ion nitrat như phương trình (3) như sau :



Khoảng 6% nitơ tách khỏi khí quyển mỗi năm được cố định theo cách này.

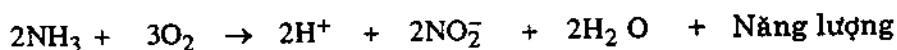
Một nguồn cố định nitơ tự nhiên năng suất cao hơn được thực hiện bởi một loại vi sinh vật yếm khí có cách sống cho phép tiêu thụ trực tiếp khí nitơ. Quá trình này đòi hỏi một lượng lớn ATP và enzym **tổng hợp nitơ** với kết quả tạo ra **amoniac**. Ví dụ là **vi khuẩn cố định nitơ Rhizobium** ở các nốt sần của rễ cây họ Đậu, và một số vi khuẩn tự do như *Azotobacter* và *Clostridium*. Một số loài tảo lam (ngành Cyanophyta) có khả năng cố định nitơ và là nguồn quan trọng tạo chất dinh dưỡng trong các hệ sinh thái nước và Tundra. Các amoniac do

các vi khuẩn đó tạo nên nhanh chóng chuyển thành đạm, axit nucleic và hợp chất hữu cơ khác kể cả vitamin và chất màu (sắc tố). Quá trình sinh học cố định nitơ chiếm hơn 60% sản phẩm hàng năm.

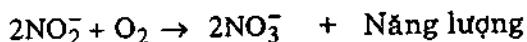
Quá trình cố định nitơ được tiến hành trong công nghiệp bằng **phương pháp Haber - Bosch**, trong đó nitơ và hydro tương tác với nhau ở nhiệt độ và áp suất cao, tạo nên amoniac có xúc tác tham gia. Phương pháp này được dùng trong sản xuất phân hóa học như amoni nitrat và chiếm 30% sản lượng cố định nitơ từ khí quyển.

2. Sự nitrit hóa: Quá trình này khiến oxy hóa các hợp chất nitơ để sản xuất nitrat trong đất. Nitrat được thực vật hấp thụ và chuyển thành dạng nitơ khác như axit amin và chuyển qua các bậc dinh dưỡng khác ở dạng hữu cơ. Các chất này được hoàn lại đất từ phân hay xác chết và sau đó bị các vật phân hủy phân rã. Các vật phân hủy tiến hành quá trình có tên gọi là **deamination (khử amin)** tạo ra amoniac. Phần lớn sự tuần hoàn diễn ra trực tiếp thông qua bài tiết urê và axit uric.

Nguồn amoniac trong đất có thể được sử dụng như nguồn năng lượng để cố định CO_2 nhờ các vi khuẩn đặc biệt - vi khuẩn nitrit hóa. Chúng được mô tả như **hóa tự dưỡng (Chemoautotrophic)** vì chúng tạo ra năng lượng để sản xuất thức ăn thông qua phản ứng hóa học chứ không nhờ vào Mặt trời. Một nhóm vi khuẩn nitrit hóa là *Nitrosomonas* chuyển amoniac thành nitrit như sau:



Một nhóm thứ hai là *Nitrobacter* hoàn tất quá trình trên:

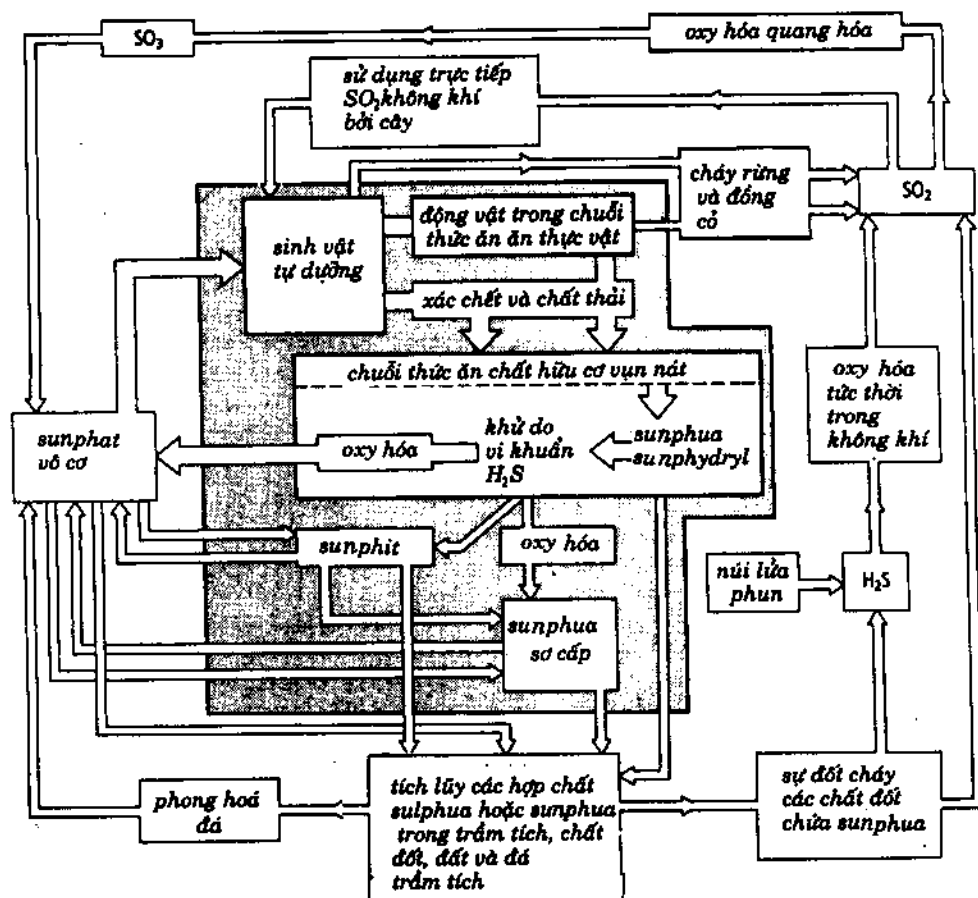


Không phải mọi hợp chất amoniac và nitrat tạo ra theo cách này được tái sử dụng cho các cơ thể sống. Một số chuyển sang dạng trầm lắng. Amoniac có khuynh hướng lưu lại trong đất còn nitrat thì bị trôi theo nước, đôi khi gây nên ô nhiễm hồ hay sông.

3. Phân hủy nitrit: Một phần nitơ trong nitrat được tái hồi lại khí quyển thông qua một loại vi khuẩn khác có tên là **vi khuẩn phân hủy nitrit**. Các vi khuẩn này sống ở vùng nơi thiếu oxy, và dùng NO_3^- làm nguồn oxy để hô hấp yếm khí. Một phần năng lượng thu được vào việc phá hủy các ion nitrat, tuy nhiên năng lượng thu được lớn hơn nhiều so với năng lượng cho hô hấp yếm khí. Khí nitơ được giải phóng ra khỏi quá trình như chất thải.

62.5. CHU TRÌNH LƯU HUỖNH (SUNPHUA)

Chu trình lưu huỳnh (sunphua) (hình 62.4) khác chu trình cacbon và nitơ ở chỗ pha vô cơ của nó diễn ra chủ yếu ở trầm lắng hơn là trong khí quyển. Một lượng nhỏ lưu huỳnh tồn tại ở dạng SO_2 trong không khí do đốt các chất chứa sunphua, tuy thế sunphua có chủ yếu ở đá chứa lưu huỳnh và pyrit sắt.

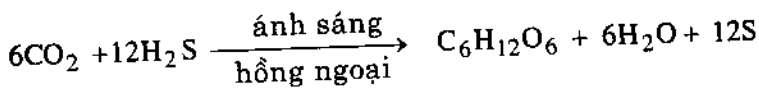


Hình 62.4. Sơ đồ chu trình sunphua.

Thực vật có khả năng hấp thụ lưu huỳnh ở dạng SO_4^{2-} do sự oxy hóa bề mặt đá. Quá trình này chủ yếu là sinh học và được tiến hành nhờ một loại vi khuẩn đặc biệt mà tạo ra năng lượng từ quá trình ấy.

Trong thực vật, những ion SO_4^{2-} hấp thụ được kết hợp thành nhóm thiol (SH) của axit amin và chất đạm. Và ở dạng này lưu huỳnh chuyển qua các cấp bậc dinh dưỡng khác và được giải phóng khỏi cơ thể sống ở dạng trong phân hay xác chết. Các vi khuẩn phân hủy các nhóm -SH thành H_2S . Chính khí này đặc trưng cho mùi hôi thối các khu bãi rác.

Khí H_2S sản ra đôi khi được oxy hóa thành SO_4^{2-} nhờ một vi khuẩn đặc biệt trong điều kiện yếm khí. Một loài vi khuẩn quang hợp đặc biệt khác sống trong chuỗi sunphua dùng H_2S thay thế H_2O làm nguyên liệu để sản xuất hydratcacbon theo phương trình:

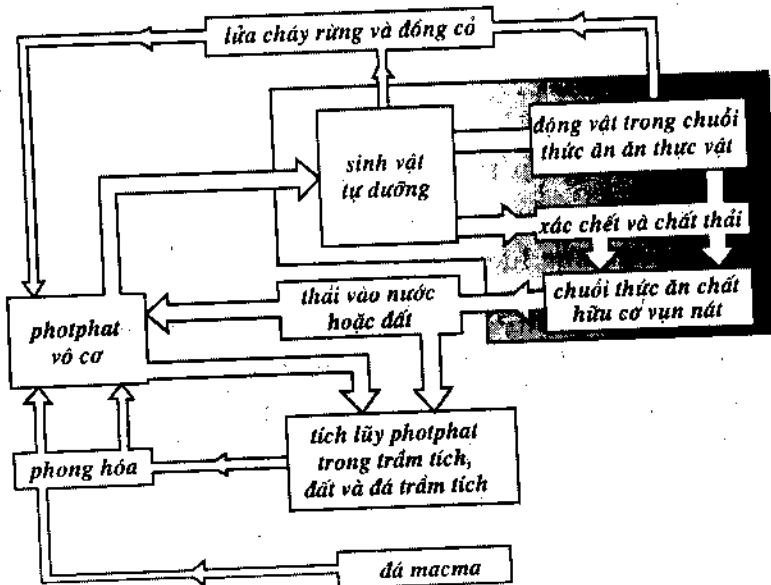


Lưu huỳnh từ phản ứng này trở lại các lớp đất trầm tích.

62.6. CHU TRÌNH PHOTPHO

Photpho đi vào cơ thể ở dạng vô cơ PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^- , sau đó được xây dựng thành các phân tử hữu cơ như axit nucleic, photpho lipit và ATP (xem hình 62.5). Khi động thực vật chết đi hay bài tiết chất thải, **các vi khuẩn photphat** hóa khép lại vòng photpho đơn bằng cách trả photphat vô cơ trở lại đất. Một vùng giàu photpho không bình thường do tích lũy phân chim biển ở các đảo nhỏ ven biển Tây Peru. Chất này có tên gọi **Guano** và được dùng vào làm phân bón.

Hoàn tất chu trình sinh địa hóa của photpho rất chậm bởi lẽ các kho chứa photpho vô sinh ở dạng đá chỉ phân hủy khi bị đưa ra ngoài do chuyển động địa chấn và bị bào mòn. Nguồn cung cấp tự nhiên photpho là khai mỏ đá chứa photpho làm phân hóa học. Chảy xói photpho từ đồng ruộng khiến hệ sinh thái nước nhận nước này được kích thích phát triển thực vật ở đó và đôi khi dẫn đến bùng phát tảo xanh, ảnh hưởng đến phần còn lại của hệ sinh thái.



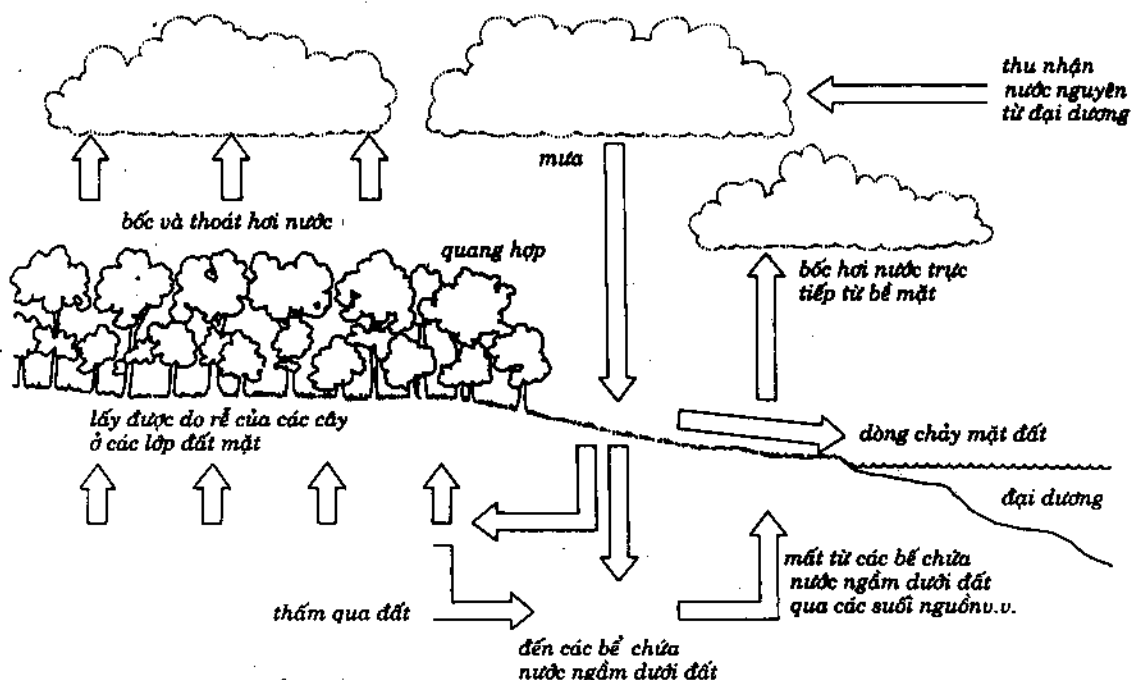
Hình 62.5. Sơ đồ chu trình photpho.

62.7. CHU TRÌNH NƯỚC

Chu trình nước khác biệt so với các chu trình đã đề cập bởi lẽ là chu trình hợp chất chứ không phải của nguyên tố sinh học. Nước là thành phần mấu chốt của mọi sinh vật, vừa là chất hòa tan, vừa là môi trường cho các phản ứng hóa học. Mặc dù trong cơ thể sinh vật, ví dụ như trong quang phân ly nước, nó có thể phân tách thành ion H^+ và OH^- nhưng trong môi trường vô sinh nó tuần hoàn chủ yếu dưới dạng phân tử.

Hình 62.6 thể hiện tổng quát các quá trình chính trong chu trình nước. Đại dương là bể nước vô sinh chính, chứa khoảng 97% nước của Quả Đất. Lượng nước thích hợp được với các sinh vật trên cạn phụ thuộc vào mưa cũng như thời gian mà nó cần để quay trở lại khí quyển do bay hơi, cũng như trở lại đại dương và sông hồ. Tác động của người có ảnh hưởng sâu sắc đến giai đoạn và tuần hoàn này. Thủy lợi làm nước lưu lại trong đất lâu hơn và do đó làm đất màu mỡ hơn nơi vùng hạn. Cuộc sống đô thị lại có ảnh hưởng ngược lại: Phí phạm nước, nước thải chảy ngay ra sông hồ bằng ống.

Tất cả các chu trình dinh dưỡng như đã miêu tả trên đây liên quan đến sự cân bằng các pha vô sinh và hữu sinh. Tuy có rất nhiều lượng các chất tham dự nhưng sự thay đổi nhỏ của một thành phần có tác động mạnh đến hệ sinh thái. Hoạt động của người có thể dẫn đến phá hủy sự cân bằng các chu trình dinh dưỡng, làm xuất hiện các vấn đề sinh thái, một số trong các vấn đề sẽ được đề cập đến trong bài tới.



Hình 62.6. Tóm tắt chu trình nước.

63. SINH THÁI NHÂN VĂN

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể :

- Bình luận ngắn gọn về các nguyên nhân của dân số quá đông.
- Liệt kê và giải thích một số các phương pháp có thể dùng để gia tăng sản xuất lương thực.
- Cho một số ví dụ về xói mòn đất.
- Liệt kê và giải thích một số các kỹ thuật nông nghiệp đã sử dụng để giảm xói mòn đất.
- Cung cấp một số vấn đề tồn tại liên quan đến tưới tiêu.
- Bình luận về các ưu khuyết điểm của các biện pháp sau đây trong phòng trừ sâu bệnh : Thuốc trừ sâu, kiểm soát canh tác, kiểm soát sinh học.
- Phác thảo một số nguyên nhân gây ô nhiễm nước.
- Liệt kê các nguồn gây ô nhiễm khí quan trọng nhất và bình luận về các biện pháp có thể dùng để kiểm soát ô nhiễm.

63.1. MỞ ĐẦU

Các quần thể người sớm nhất đã sinh sống bằng săn bắn và hái lượm và đã được cân bằng sinh thái cùng với ngoại cảnh của họ. Họ ăn hoa quả, hạt rễ cây và các động vật nhỏ và hợp tác từng nhóm gia đình để săn các con mồi lớn, chống các kẻ địch. Thú dữ, bệnh tật và sự hạn chế về lương thực kiếm được đã giữ cho dân số ở mức bị kiểm soát. Ở phần lớn các vùng trên thế giới, cách sống của những người săn bắn và hái lượm đã dần dần đưa đến xã hội bán nông nghiệp bằng sự chăn nuôi các động vật ở trong nhà và hình thành công việc trồng các ngũ cốc. Thường xuyên, những mảnh rừng nhỏ bé bị phát quang, được sử dụng trồng cây ngũ cốc vài vụ và sau đó lại bỏ hóa. Các mảnh đất được phát quang này sau đó đã bị bỏ hóa một thời gian, đủ để cho nó phục hồi được môi trường tự nhiên, và hình thức nông nghiệp này đã không gây nên các nguyên nhân hủy hoại môi trường.

Các xã hội nông nghiệp nguyên thủy tiêu thụ hết các lương thực mà họ sản xuất được : Điều này được gọi là ***nông nghiệp tự cung tự cấp***. Một giai đoạn quan trọng trong sự phát triển các xã hội loài người đã đạt được khi mà các kỹ

thuật nông nghiệp bắt đầu được áp dụng và khi đó đã sản xuất ra một lượng dư thừa lương thực để có thể dùng nó đổi lấy vũ khí và công cụ. Các điểm quần cư cố định vĩnh viễn xuất hiện và các diện tích rộng lớn đất đai được cải tạo cho mục đích làm nông nghiệp. Sự định cư tới các phần đất mới ở thế giới và sự gia tăng đều đặn dân số người kéo dài hàng nghìn năm nhưng ngay cả ở các xã hội tiến hoá nhất, đa số nhân dân vẫn sống nhờ đất đai. Cuộc cách mạng công nghiệp đã làm tăng nhanh sự đô thị hóa. Cùng với các tiến bộ về khoa học y học điều này đã kích thích bùng nổ dân số người kéo dài cho đến nay.

Sự đe dọa cho môi trường đã được đặt ra do dân số gia tăng đã được nói đến bởi **Thomas Malthus** trong tác phẩm nổi tiếng của ông: "Khảo luận về dân số" được xuất bản năm 1798. Malthus là giáo sư kinh tế và sử học ở Đại học Cambridge. Ông đã lấy ví dụ về nước Mỹ và cho rằng không thể có sự vô tận trong sự phát triển nông nghiệp và nơi ở được. Ước tính rằng dân số gia tăng gấp hai cứ 25 năm một, với một sự tính toán rất phù hợp, ông dự báo rằng sự cung cấp lương thực chỉ có thể gia tăng đến giới hạn nào đó và rằng sự đói, chiến tranh, bệnh tật là điều không tránh khỏi.

Có quá nhiều người không đủ lương thực là một điều quen thuộc, nhưng quan điểm của *học thuyết Malthus đối với sự dư thừa dân số* ngày nay là quá đơn giản. Mặc dầu có sự kiện rằng có 40.000 người chết mỗi ngày như là một kết quả trực tiếp của sự đói hoặc dinh dưỡng kém, dân số thế giới đã chứng tỏ có sự gia tăng thực (net increase) là 2.000.000 người mỗi ngày và có tới 90% sự gia tăng này lại là ở các nước nghèo của châu Á, châu Phi và Nam Mỹ mà ở đây sự cung cấp lương thực rất hạn chế. Cần nhớ rằng sự đói kém ở các nước nghèo này là kết quả của sự tham gia chung trong nền sản xuất kinh tế thế giới, đặc biệt là do thuế má và sự khai thác đa quốc gia, và không nên chỉ nhìn vào mối quan hệ đơn giản giữa sự phân bố đất đai nông nghiệp và số lượng miệng ăn.

Ở các nước phát triển công thức còn phức tạp hơn. Dân cư của Tây Âu và của Mỹ đã chứng tỏ có một sự gia tăng tương đối nhỏ nhưng lại ảnh hưởng to lớn đến môi trường. Công nghệ sản xuất và lương thực cùng với các vấn đề về đô thị hóa, sử dụng năng lượng và ô nhiễm đòi hỏi phải xem xét lại lý thuyết của Malthus. Đang từ sự dư thừa dân số *học thuyết Tân Malthus* đã ra đời ám chỉ các điều kiện của các quốc gia có công nghệ phát triển. Rõ ràng là có sự sai khác có ý nghĩa giữa con số tối đa về dân số mà Quả Đất có thể nuôi dưỡng và điều mà ta coi là kích thước tối ưu của dân số. Một sự tính toán về khoảng cách hai con số này bao hàm các đánh giá về chất lượng đối nghịch với số lượng của cuộc sống. Các điều trình bày trong bài này là sự thảo luận về các lập luận, đánh giá trên đây.

63.2. SẢN XUẤT LƯƠNG THỰC

Sự phát triển đô thị hầu như diễn ra không ngừng làm giảm diện tích đất trồng dành cho nông nghiệp nên đất nông nghiệp còn lại phải được canh tác sao cho có năng suất cao hơn. Ví dụ hàng năm Braxin mất đi một diện tích đất trồng trọt bằng diện tích xứ Wales do phát triển thành phố và thị xã. Các biện pháp thâm canh nêu dưới đây sẽ là cần thiết nếu như muốn đáp ứng được nhu cầu lương thực ngày càng tăng.

1. Phân bón : Sử dụng phân bón sẽ tăng sản lượng nông nghiệp lên nhiều và cần thiết cho việc duy trì độ phì nhiêu của đất. Thường cần nhất là phân đạm, phân lân và kali. Các loại phân này được sử dụng theo tỷ lệ thích hợp với nhu cầu của từng loại đất sau khi đã phân tích đất trồng.

Một khối lượng lớn nitơ từ khí quyển có thể được cố định nhưng nguồn photphat và kali được cung cấp tự nhiên từ đá hạn chế hơn nhiều. Thêm vào đó, việc sản xuất và phân phối các loại phân hóa học tốn kém nhiều và chủ yếu dựa vào nguyên liệu mỏ. Sử dụng các loại phân hóa học quá mức sẽ làm ô nhiễm hồ và sông.

2. Phòng trừ sâu bệnh : Khoảng 45% sản lượng lương thực thế giới bị mất đi do các loài sâu bệnh gây hại, hoặc là do hậu quả dịch bệnh hoặc hoa màu bị ăn hại trước khi thu hoạch hoặc do bị phá hại trong các kho lương thực. Người ta thường chống các loài dịch bệnh bằng các thuốc trừ sâu tổng hợp từ dầu. Việc sản xuất các thuốc trừ sâu hóa học rất tốn kém và các thuốc này là tác nhân quan trọng làm hủy hoại môi trường.

3. Nhân giống cây trồng : Hàng ngàn loài thực vật là nguồn tiềm năng cung cấp lương thực, nhưng chỉ khoảng 80 loài là được trồng để phục vụ nhu cầu lương thực cho con người. Quan trọng nhất là lúa mì, gạo, ngô. Nhân giống cây trồng góp phần làm tăng nhanh sản lượng mùa màng. Đây chính là *cuộc cách mạng xanh*. Nó tạo ra các giống cây trồng chịu được bệnh tật, chịu được nhiệt độ cao hơn và sự biến thiên lớn về lượng mưa. Việc rút ngắn mùa vụ cho phép thu được sản lượng cao hơn và giá trị lương thực tăng lên nhờ phát triển các giống cây trồng có lượng protein cao và có tổng hàm lượng các loại axit amin như lysin và triptophan cũng cao hơn.

Mặc dù đạt được những thành tựu này nhưng cách mạng xanh đã có hạn chế ở nhiều nước nghèo do có ít đất trồng trọt tốt, thường xuyên bị khô hạn hoặc lũ lụt, chi phí cho tưới tiêu, phân bón, thuốc trừ sâu và năng lượng lại cao.

4. Nuôi các loài mới : Ở các nước nhiệt đới, việc khai thác nguồn thực phẩm sẵn có từ các loài sinh vật hoang dã có hiệu quả hơn nhiều so với nuôi các đàn gia súc và cừu nhập từ châu Âu. Hơn nữa các loài hoang dã này chống chịu với bệnh tật tốt hơn và có khả năng thích ứng cao hơn với các điều kiện khí hậu

khắc nghiệt. Hiện nay đã có một số cố gắng nuôi các động vật này trong các trại nuôi động vật hoang dã, nhưng về lâu dài sự thành công của công việc này còn phụ thuộc vào việc thay đổi phong tục văn hóa đã được hình thành từ lâu trong xã hội bộ lạc. Ở các nước đã phát triển cũng có những khả năng tương tự trong việc khai thác các miền đất khó trồng trọt, chẳng hạn có thể nuôi hươu sừng nhiều nhánh ở các cao nguyên Scotland tạo ra một triển vọng mới về kinh tế.

Có thể đạt được lợi ích lâu dài có ý nghĩa trong sản xuất lương thực, thực phẩm bằng cách áp dụng các kỹ thuật nuôi trồng để nâng cao sản lượng thủy sản ven biển. Các bãi nuôi trai sò thương phẩm và các trại nuôi cá hồi nước ngọt đã chứng tỏ một số tiềm năng về phương diện này.

5. Mở rộng thêm đất trồng mới : Dưới 50% diện tích bề mặt Trái Đất có tiềm năng nông nghiệp đã được trồng trọt. Mỗi năm nhiều khu vực mới ở rừng mưa nhiệt đới, sa mạc và đất ngập nước được biến thành đất sản xuất trồng trọt. Tuy nhiên, nhiều kế hoạch phát quang, tưới tiêu và khai hoang với quy mô lớn đã chịu thất bại và dẫn đến mất đi nhiều nguồn lợi tự nhiên mà chỉ thu được lợi ích trước mắt. Nguyên nhân dẫn đến những thất bại này sẽ được thảo luận sau.

6. Nuôi công nghiệp : Các trại nuôi gà và nuôi lợn công nghiệp góp phần quan trọng trong sản lượng thực phẩm ở các nước đã phát triển và có thể có hiệu quả hơn về mặt năng lượng so với các phương pháp nuôi truyền thống. Các phương pháp nuôi công nghiệp như vậy có thể không được chấp nhận ở nhiều nước có sự quan tâm chăm sóc động vật và có thể rơi vào mối nguy hiểm nhiễm bệnh do bệnh tật lây lan nhanh chóng giữa các động vật nuôi nhốt chung gần nhau.

Một dạng nuôi công nghiệp được chấp nhận nhiều hơn là nuôi trồng các vi sinh vật như nấm men vi khuẩn để tạo ra thực phẩm có hàm lượng protein cao. Nó có ý nghĩa là với một khoảng không gian hẹp mà lại có thể khai thác được các nguyên liệu rẻ như chất thải từ nhà máy giấy hoặc nhà máy đồ hộp. Thực phẩm được sản xuất ra theo cách này thường quá đắt đối với các nước nghèo nhưng các chất tách chiết ra được đôi khi góp phần tăng thêm khẩu phần ăn cơ bản của dân địa phương. Ví dụ, sử dụng axit amin lizin để bổ sung vào bánh mỳ ở các nước Đông Nam Á và Ấn Độ vì chất này có ít trong các loại ngũ cốc. Nhưng tiến bộ trong công nghệ sinh học có lẽ sẽ tăng thêm những áp dụng mới theo hướng này.

63.3. XÓI MÒN ĐẤT

Bình thường, các phần tử đất được giữ nguyên nhờ rễ cây và mùn. Khi đất bị phát quang lớp thực bì bao phủ bề mặt thì gió kết hợp với mưa sẽ lấy đi lớp đất thổ nhưỡng bề mặt và các chất khoáng quan trọng. Các phần tử bụi sẽ theo luồng không khí hoặc bị rửa trôi vào sông hình thành nên phù sa. Những hậu quả này đặc biệt xảy ra trên các sườn đồi và có thể dẫn đến *xói mòn thành rãnh sâu* làm mất đi đất màu.

Khi bị chặt quang, các rừng mưa nhiệt đới càng dễ bị xói mòn vì lớp đất mặt rất mỏng. Sự phân huỷ của vi khuẩn và vòng tuần hoàn diễn ra nhanh chóng và hoàn toàn đến mức lớp đất thổ nhưỡng được bổ sung rất ít mùn. Thay vào đó, thực bì lại hấp thụ các chất dinh dưỡng từ lớp mỏng lá mục phủ trên mặt nền rừng. Khi bị chặt quang, lớp lá mục có khả năng bị trôi theo dòng suối và các chất dinh dưỡng sẽ bị mất đi. Sự thay đổi này không thể đảo ngược được và ngăn cản sự tái sinh tự nhiên của rừng.

Khô hạn và xói mòn ở các nương rẫy trên đồi là nguyên nhân chủ yếu nhất gây ra nạn đói kém ở Ethiopia và Sudan trong những năm 1985 - 1988 (hình 63.1). Hàng năm bị mất đi khoảng 6mm lớp đất thổ nhưỡng bề mặt ở các cao nguyên trung tâm. Rừng bị phá hủy và vì củi đốt ngày càng khan hiếm nên người ta đã sử dụng phân thú vật làm chất đốt làm cho nguồn cung cấp chất dinh dưỡng này cho đất cũng bị mất đi.

Tình trạng tương tự cũng xảy ra ở Bắc Trung Quốc. Tại đây tình trạng quảng canh trên đồi kéo dài trên hàng trăm năm đã gây ra xói mòn nghiêm trọng.

Khối lượng lớn phù sa bị rửa trôi vào sông Hoàng Hà. Các vùng hạ lưu, phù sa lắng đọng và có thể nâng cao nền đáy sông lên 5cm hàng năm, để rồi khi mùa mưa đến gây ra nạn lụt lan rộng các vùng đồng bằng màu mỡ và có cư dân đông đúc. Việc đắp đê cũng khó mà theo kịp mức sông dần cao hơn và con đập chính xây dựng vào năm 1957 đã bị phù sa bồi lấp đến mức nó không thể cung cấp điện năng hoặc không còn khả năng kiểm soát lũ lụt. Điều này giúp ta dễ hiểu tại sao Hoàng Hà lại được mọi người biết đến như là "nỗi bất hạnh của Trung Quốc".

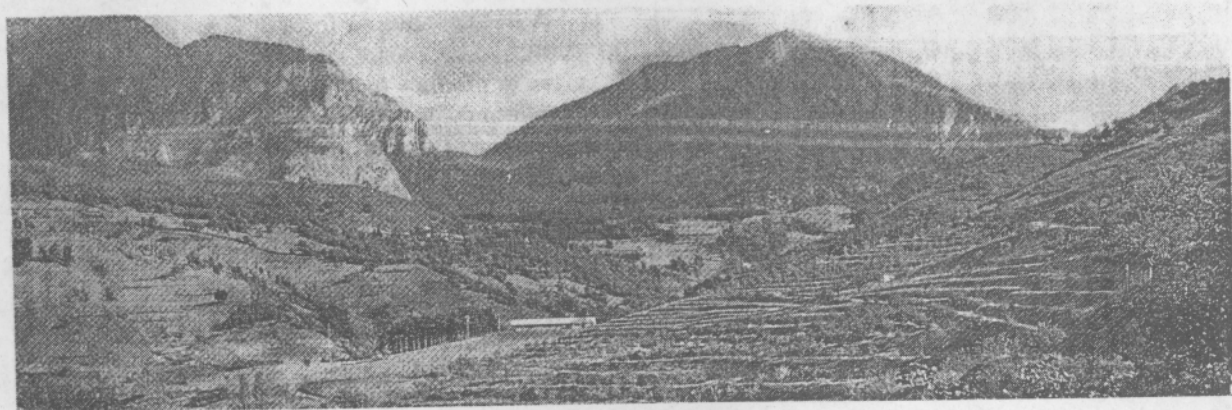


Hình 63.1. Sự đói ở Bắc - Đông Phi

Ngăn chặn xói mòn đất

1. Ruộng bậc thang: Kiểu canh tác này là cày và trồng trồng cắt ngang qua sườn dốc chứ không đi dọc từ trên xuống dưới chân sườn đồi. Đây là một cách đơn giản hạn chế mất nước. Ở các vành bậc thang người ta trồng các *hoa màu khác nhau* xen kẽ giữa các vành này và các loại hoa màu này được quay vòng từ năm này qua năm khác để tạo ra khả năng sử dụng các chất dinh dưỡng từ

đất hiệu quả nhất. Ở các khu vực đồi trũng trượt của nông dân có độ dốc cao, người ta ngăn chặn xói mòn bằng cách đắp thêm bờ cao (hình 63.2).



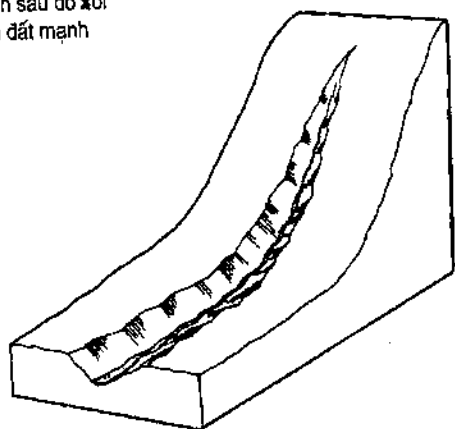
Hình 63.2. Làm bậc thang để giảm xói mòn đất.

2. Cây nông: Có thể giảm mức độ xói mòn đến tối thiểu bằng cách cây nông hoặc trồng các loại hoa màu cần có luống gieo hạt. Hoa màu loại này có thể là đậu tương, cam, quýt và một vài loại ngũ cốc. Có thể giảm xói mòn xuống hệ số 20 và tiết kiệm được 20% chi phí đầu tư ngoài đồng. Tuy nhiên khi cây trồng đã mọc ổn định lại cần thuốc trừ sâu và thuốc diệt cỏ nhiều hơn.

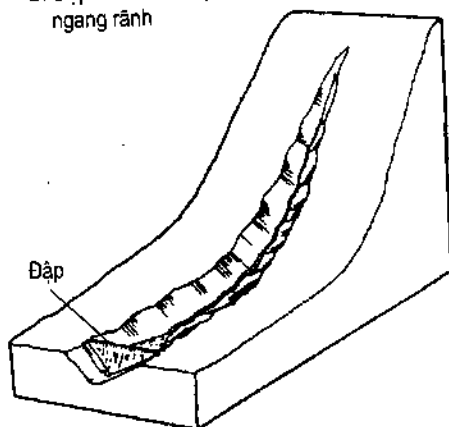
3. Hàng cây chắn gió: Hàng rào cây của người Anh là một nét đặc trưng và là một nét đẹp cho phong cảnh cũng như là bức tường sống bảo vệ đồng ruộng. Rút kinh nghiệm về thảm họa lốc bụi ở Hoa kỳ, một chương trình trồng cây chắn gió đã được thực hiện ở Đồng bằng lớn (Great Plains), nhưng hiện nay đã không còn được tiếp tục. Ở phạm vi nhỏ hơn, hàng ngàn cây bạch đàn sinh trưởng nhanh đang được trồng thành hàng trên toàn bộ các cánh đồng trồng bông Pacific ở Nicaragua. Việc này nhằm hai mục đích, vừa ngăn chặn gió gây xói mòn vừa cung cấp củi đun. Điều này được xem là rất quan trọng vì 70% gỗ trong nước trước đây đã sử dụng cho hai mục đích này (củi đun).

4. Cải tạo lại các rãnh suối đầu nguồn: Hiện nay Chính phủ Trung Quốc đã nhận ra rằng phù sa và lũ ở sông Hoàng Hà sẽ được ngăn chặn tốt nhất nếu được tiến hành ngay tại gốc ở các ngọn đồi chứ không phải là xây dựng các con đập tốn kém và các con đê ở vùng hạ lưu. Kiểm soát tình trạng xói mòn theo rãnh bằng cách xây dựng các đập nhỏ như đã minh họa ở hình 63.3. Lượng lớn phù sa sẽ được giữ lại phía sau các đập nhỏ này và dần dần tạo nên đất trồng bằng phẳng cho sản xuất.

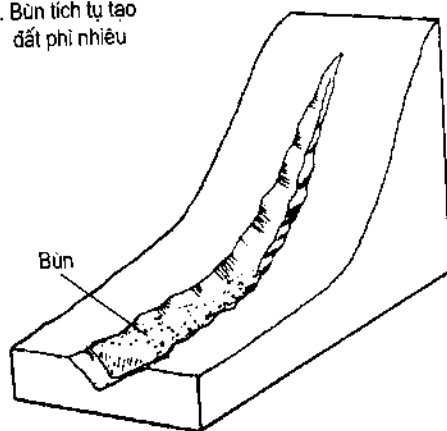
A. Rãnh sâu do xói mòn đất mạnh



B. Đập nhỏ chắn xây ngang rãnh



C. Bùn tích tụ tạo đất phì nhiêu



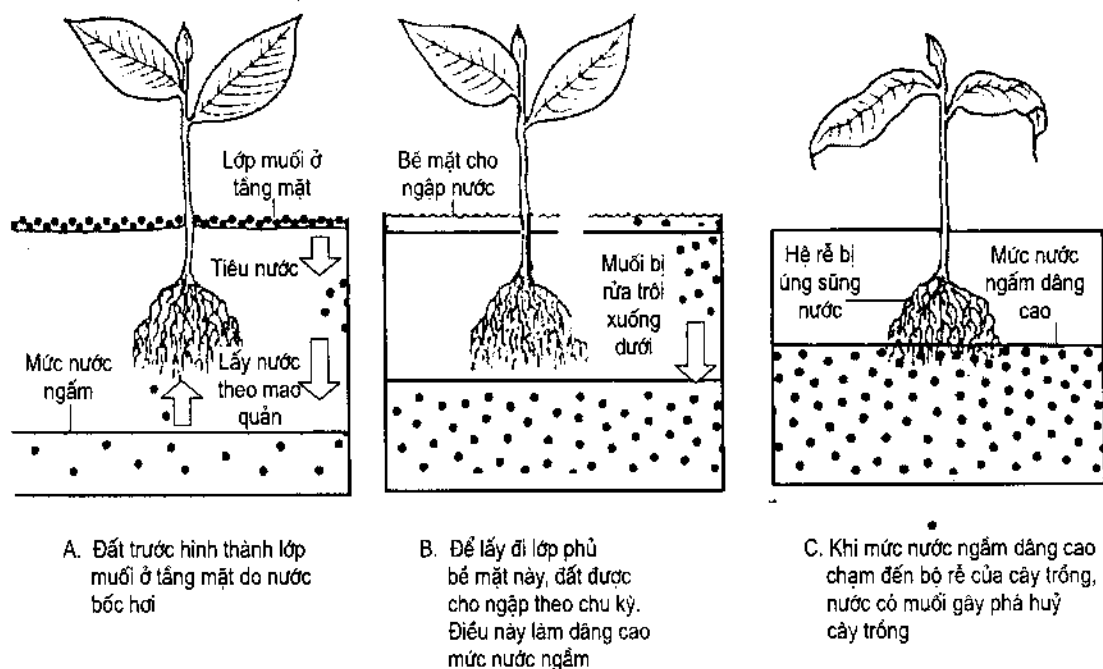
Hình 63.3. Cải tạo rãnh xói mòn.

63.4. TUỚI TIÊU

Các nền văn minh Ai Cập, Trung Quốc và Babylon duy trì cuộc sống của họ nhờ nguồn nước của các lưu vực sông. Lịch sử của Babylon, hiện nay là Irắc minh họa cho tính hạn chế cơ bản của hầu như tất cả các hệ thống tưới tiêu. Đó là đồng bằng màu mỡ nằm giữa các con sông Tigris và Euphrates hiện giờ hầu như trở thành sa mạc và đầm lầy. Một số nguyên do đối với sự biến đổi này sẽ được giải thích dưới đây.

Khi các con sông được hướng dòng chảy vào đất trồng trọt, nước bay hơi còn lắng lại một lớp muối phủ lên bề mặt đất trồng (hình 63.4A). Khi nước chảy thấm qua mang theo một ít muối này xâm nhập vào lớp đất nằm bên dưới đất trồng trọt (hình 63.4B). Sau một thời gian tưới nước kéo dài, độ muối trong đất trồng tăng dần lên đáng kể và có thể gây hại cây trồng. Đôi khi lớp muối bề mặt

được rửa trôi do đất bị ngập tạm thời nhưng điều này có xu hướng nâng cao hơn mức nước ngầm và có thể làm cho hệ rễ thực vật thậm chí phải chịu các điều kiện nồng độ muối còn cao hơn của lớp đất nằm bên dưới đất trồng (hình 63.4C). Trừ khi đất được tháo nước đảm bảo nhờ các ống dẫn ngầm dưới đất, còn lại các trường hợp khác, chỉ có các thực vật chịu muối mới có thể sống sót được và những mất mát về mặt kinh tế nghiêm trọng đến mức vùng đất này bị bỏ hoang và trở lại trạng thái trước đây của nó.



Hình 63.4. Vấn đề tăng độ muối ở các vùng đất tưới tiêu.

Sông Colorado có 9 đập chính và đang mở ra các hệ thống tưới tiêu mới. Dự án miền Trung Arizona được hoàn thành vào năm 1955 với chi phí cho các giếng nước trên 1.000 triệu đô la Mỹ. Người ta đã xây dựng các kênh mương dẫn nước ngầm chứa muối để trở lại sông Colorado gần biên giới Mehicô. Mehicô chống lại việc bị nồng độ muối tăng cao ở nước sông và hơn 200 triệu đô la Mỹ đã phải chi ra để trồng cây khử muối. Người nông dân đã được trợ cấp từ chính phủ để giảm chi phí nước tưới và được giúp đỡ để duy trì các nguồn cung cấp nhưng việc trồng hoa màu trên vùng đất có độ muối cao ngày càng trở nên ít thu lợi. Cuối cùng nhiều nông dân đã phải bán đi cho chủ bất động sản. Phoenix đã trở thành một trong những thành phố phát triển nhanh nhất ở phương Tây và nguồn nước dành cho tưới tiêu bây giờ sử dụng để cung cấp cho vườn tược, các bể bơi, các sân golf.

Độ muối tăng lên không chỉ là điều xảy ra đối với nước tưới cho đất trồng mà một số chất hòa tan cũng ảnh hưởng độc hại ngay cả ở nồng độ tương đối thấp. Ở thung lũng San Joaquin có năng suất cao tại miền trung California,

nước tưới đã rửa trôi nguyên tố vi lượng selen ở trong đá tại chân các dãy núi. Chất này gây ra sự phát triển không bình thường và làm cho phôi chim bị chết. Điều này chỉ được phát hiện ra khi do thiếu ngân sách công việc xây dựng đã dừng lại để làm con kênh mới dẫn nước vào vịnh San Francisco. Thay cho việc tháo cạn nước trên các khu vực dự trữ ngập tự nhiên, nước vùng này bị nhiễm độc đến mức người ta đã xếp nó vào loại độc nặng. Có điều cần lưu ý rằng vì những lợi ích thương mại lớn, người ta đã phớt lờ các báo cáo địa chất dự báo về hậu quả này. Người nông dân phải chịu hậu quả khi các kênh tháo nước bị đóng lại và những đợt ngập nước mang theo selen lại tràn vào đất đai của họ. Đến năm 1990 một nửa diện tích đất được tưới sẽ không còn và toàn bộ vùng này dần dần bị biến thành sa mạc.

63.5. KIỂM SOÁT DỊCH BỆNH

Việc trồng chỉ một loại cây lương thực trên một vùng có diện tích lớn làm cho mạng lưới thức ăn bị đơn giản hóa đi nhiều và làm giảm sự đa dạng tự nhiên các loài động thực vật. Kiểu *độc canh* như vậy rất dễ bị nhiễm bệnh và thường bị các loài sâu bệnh tấn công bởi các loài sâu bệnh được sinh sôi nảy nở không hạn chế bằng sự cạnh tranh và các vật dữ tự nhiên của chúng. Các loài sâu bệnh mới thường xuyên xâm nhập vào một cách tình cờ từ các vùng khác do sự phát triển các hệ thống giao thông. Sự cần thiết đối với việc kiểm soát sâu bệnh một cách hiệu quả tăng lên cùng với cải tiến công nghệ chứ không phải giảm đi.

Thuốc trừ sâu

Trước năm 1940, hầu hết các loại thuốc trừ sâu đều là các chất độc đơn giản như muối arsen chì (Lead Arsenate), các chất gây chết ngạt như kerosen hoặc các chất tự nhiên tách chiết từ thực vật như nicotin hoặc pyrethrum. Sau chiến tranh các thuốc trừ sâu mới đã được sản xuất nhân tạo từ hóa dầu (bảng 63.1).

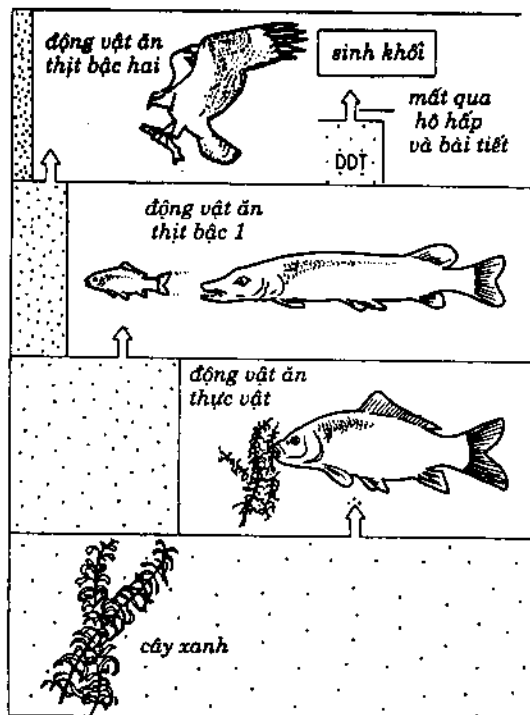
Một trong những thuốc trừ sâu được sử dụng rộng rãi nhất là DDT (Dichloro Diphenyl Trichloroethane). Lúc đầu DDT có hiệu quả mạnh lên côn trùng gây bệnh và còn hy vọng trừ được các bệnh truyền qua côn trùng như bệnh sốt rét. Tuy nhiên việc sử dụng liên tục DDT và các chất diệt côn trùng lâu phân hủy khác đã biểu lộ một số vấn đề lớn. DDT là hợp chất rất bền vững, nó có thể nằm lại trong đất tới 25 năm, nó không tan và khó bị loại bỏ qua đường bài tiết nên nằm lại ở các mô mỡ. Kết quả là, DDT tích lũy dần trong cơ thể các sinh vật tiêu thụ. Các thuốc trừ sâu còn lại trong môi trường được chuyển qua các sinh vật ở các bậc dinh dưỡng cao hơn và thường tập trung nhiều nhất trong các mô sinh vật tiêu thụ của bậc dinh dưỡng cao nhất (hình 63.5). Một khối lượng lớn DDT đã được sử dụng nhiều, đến mức chất này có mặt trong tất cả các thành

phần của môi trường thậm chí còn phát hiện thấy ở mô mỡ trong cơ thể chim cánh cụt và hải cẩu Bắc cực. Hàm lượng DDT trong mô mỡ của người có thể đạt tới 90 ppm và tùy thuộc vào địa phương.

Các thuốc trừ sâu lâu phân hủy như DDT là những thuốc gây hại *không phân biệt*, nó giết chết cả sâu bệnh và các vật dữ tự nhiên của các sâu bệnh này. Sử dụng lâu dài chúng có thể làm cho số lượng quần thể các loại định diệt tăng lên. Cấu trúc đất trồng cũng bị hủy hoại khi các sinh vật phân hủy và các sinh vật làm thoáng khí cũng bị giết.

Mĩa mai thay, nhiều loài sâu bệnh trước đây dùng DDT để diệt thì bây giờ chúng đã kháng được loại chất độc này và do vậy phải sử dụng các loại thuốc trừ sâu mới có hiệu quả hơn. Ở trong đất thuốc trừ sâu mới bị phân hủy chậm thành các chất vô hại. Có điều chắc là, các loại thuốc mới này đắt tiền hơn và cần được sử dụng thường xuyên hơn. Không có loại thuốc trừ sâu nào chỉ giết các loài sâu bệnh mà không gây hại đến các loài khác có lợi như các loài vật dữ tự nhiên và các loài côn trùng thụ phấn cho cây. Nhưng thật bất hạnh, vì nếu ngừng sử dụng các chất thuốc này sẽ làm giảm tới 30% sản lượng lương thực toàn cầu. Môi trường sẽ liên tục bị hủy hoại cho đến một lúc nào đó mới có thể nhận ra những biến đổi thực sự này.

Ảnh hưởng lâu dài của các chất giống như DDT lên cơ thể con người vẫn chưa được biết đầy đủ nhưng có lẽ trong những hậu quả do chúng gây ra có cả tỷ lệ bệnh ung thư tăng lên. Ngược lại, đã biết rõ rằng các sản phẩm phụ của thuốc diệt cỏ có thể gây ra những rối loạn di truyền, đặc biệt là chất có tên gọi TCDD, một loại *dioxin* được tạo ra trong quá trình sản xuất và sử dụng 2, 4, 5 - T. Vào năm 1976, vụ nổ ở nhà máy hóa chất Seveso, Italy đã làm thoát ra khoảng 1800g chất TCDD nguyên chất vào khu vực đông dân cư và đã gây ra dị tật ở trẻ sơ sinh. Trong cuộc chiến tranh ở Việt Nam, 2, 4, 5 - T đã được sử dụng kết hợp với 2,4-D để làm rụng lá và được gọi là "chất độc màu da cam". Đến năm 1967, đã hình thành nên mối liên hệ rõ ràng giữa tỷ lệ trẻ em sinh ra bất bình thường



Hình 63.5. Gia tăng hàm lượng DDT theo chuỗi thức ăn.

và chất TCDD từ chất độc màu da cam. Hậu quả là, mặc dù kế hoạch thả chất độc làm rụng lá đã dừng lại nhưng không sớm hơn trước 1970, song những hiểm họa tiếp theo không thể tính hết được vẫn xảy ra không chỉ đối với hệ sinh thái khu vực Đông Nam Á.

Bảng 63.1. CÁC THUỐC TRỪ SÂU HÓA HỌC

Nhóm	Ví dụ	Hiệu quả	Nhận xét
Diệt côn trùng	Các hợp chất vô cơ. Muối asen chì	ức chế enzym	Bền vững
	Chất chiết từ thực vật: pyrethrum, nicotin...	Chất độc tiếp xúc, thấm qua vỏ cuticun của côn trùng	Dễ phân hủy thành các chất vô hại
	Các hydrocacbon chứa Clo: DDT, BHC, dieldrin, heptachlor, endrin.	Gây độc lên hệ thần kinh	Rất bền vững, tích lũy trong mô mỡ, tập trung ở các mắt xích thức ăn.
	Các photphat hữu cơ: parathion, malathion	ức chế enzym cholinesteraz nơi các synap thần kinh	Rất độc nhưng dễ phân hủy thành các chất vô hại
Diệt cỏ	2, 4 - D	Auxin (Chất kích thích sinh trưởng nhanh) tổng hợp, chết do sinh trưởng nhanh	Tác dụng chọn lọc các loài thực vật lá rộng
	Paraquat	Chất độc trao đổi chất	Không chọn lọc
Diệt chuột	Warfarin	Chống đông, gây chảy máu bên trong	Tương đối an toàn khi sử dụng.
	Muối fluor axetat natri	Tăng kích thích hệ thần kinh, gây hại tim	Bền vững, tập trung ở các mắt xích thức ăn

Kiểm soát canh tác

Kiểm soát canh tác bao hàm sự thay đổi về kỹ thuật nông nghiệp nhiều hơn là tấn công trực tiếp vào các loài sâu bệnh. Ví dụ, việc chuyển đổi mùa vụ sẽ giảm số lượng các loài côn trùng chuyên môn hóa ăn hại đối với một loại cây trồng trong một mùa cụ thể. Đôi khi có thể giảm số lượng sâu bệnh bằng cách *xen canh*, trong đó, hai loại cây trồng được trồng xen trên các luống xen kẽ nhau. Người ta đã phát hiện ra rằng, sự gây hại cho ngô do sâu đục thân ngô, *Pyrausta nubilalis*, gây ra có thể giảm được đến 80% nếu trồng xen ngô với lạc.

Điều này có thể do cây lạc tạo ra nơi ẩn nấp cho vật dữ tự nhiên của sâu đục thân ngô. Còn một cách khác là một phần cánh đồng được trồng loại cây dẫn dụ côn trùng gây hại, *cây bẫy*. Chẳng hạn, cỏ linh lăng đặc biệt hấp dẫn đối với một số loài rệp cây và nếu không có cỏ linh lăng, chúng sẽ phá hoại cây bông. Khi bông đã thu hoạch xong, có thể đốt hoặc có thể phun thuốc trừ sâu hóa học lên cỏ linh lăng.

Kiểm soát sinh học

Khi sâu bệnh xâm nhập tình cờ từ nước khác đến, một biện pháp khả dĩ để kiểm soát loài sâu bệnh mới là đưa vào các mầm bệnh hoặc các vật dữ tự nhiên của loài sâu bệnh đó. Ví dụ, bọ rùa ấu trùng và trưởng thành ăn ruồi xanh nên thường được đưa vào nhà kính. Ong bắp cây, *Apanteles rubecula*, đẻ trứng vào cơ thể sâu cải và khi nở ra ấu trùng ong bắp cây sẽ ăn sâu cải. Mầm bệnh virus *myxomatosis* là mầm bệnh tự nhiên của một số loài thỏ Nam Mỹ. Người ta đưa mầm bệnh này vào để kiểm soát số lượng quần thể thỏ ở Úc và có hiệu quả rất lớn. Tuy vậy, đã hình thành các giống thỏ kháng bệnh virus và các quần thể thỏ đã hồi phục lại số lượng đến mức cần phải tìm ra các biện pháp kiểm soát khác.

Ruồi cái giun xoắn đẻ trứng dưới da các loài gia súc, khi ấu trùng nở ra, chúng ăn mô thịt gây ra các vết thương mưng mủ. Có thể kiểm soát số lượng quần thể loài này bằng cách thả vào các con đực bắt thụ do chiếu xạ. Những con đực bắt thụ này sẽ giao phối với con cái bình thường để rồi những con cái này không thể sinh sản được vì chúng chỉ giao phối một lần trong vòng đời. Nếu một số lớn con đực bắt thụ được thả qua vài mùa thì loài ruồi này sẽ bị diệt theo từng địa phương.

Một loại kiểm soát sinh học khác phụ thuộc vào khả năng tổng hợp hoocmon côn trùng hoặc pheromon giới tính để có thể sử dụng chúng tấn công vào các loài sâu bệnh một cách có chọn lọc. Ví dụ, người ta sử dụng pheromon "gyplure" để dẫn dụ bướm đục Gypsy vào bẫy bằng cách này đã giảm được số lượng sâu của từng loài này phá hại rừng cây và cây ăn quả.

Các phương pháp kiểm soát sinh học có các ưu thế quan trọng trong việc tấn công có chọn lọc các loài sâu bệnh và chỉ gây hại môi trường ở mức tối thiểu. Tuy nhiên, hiếm khi có thể tiêu diệt hoàn toàn một loài sâu bệnh nào đó vì vậy đành phải chịu một mức phá hại nào đó đối với hoa màu.

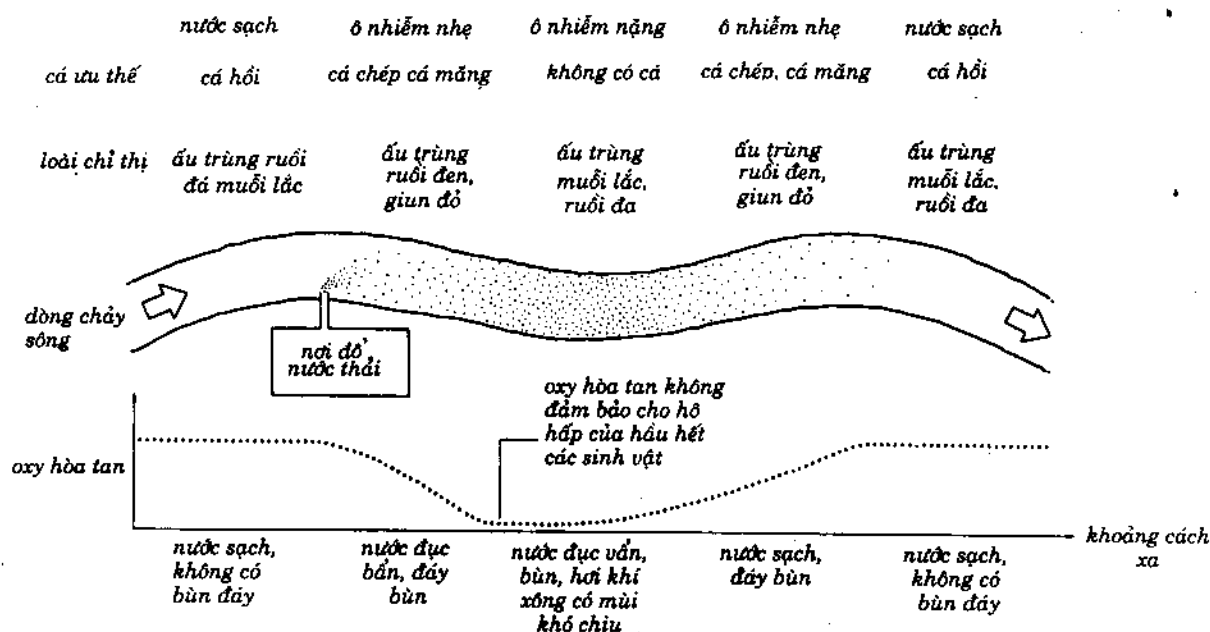
63.6. Ô NHIỄM NƯỚC

Một chất trở thành chất gây ô nhiễm khi nồng độ của nó đạt đến mức gây hại cho sinh vật. Một số chất gây ô nhiễm như thuốc trừ sâu là chất độc nhưng các chất khác là vật chất tự nhiên và đôi khi chúng có mặt với khối lượng quá dư thừa.

Chất thải độc hại

Các nhà máy hóa chất, lọc dầu, nhà máy thép và nhà máy giấy là những nơi chủ yếu gây ô nhiễm các con sông ở Anh quốc. Nhiều hoạt động công nghiệp thuộc loại này đã được di chuyển tới vùng cửa sông hoặc ven biển, một phần là để dễ dàng bốc xếp lên tàu thủy, một phần là để tránh **Luật ô nhiễm 1964**, vì luật này chỉ áp dụng cho các thủy vực nội địa. Các cửa sông Mersey, Humber và Tees đã bộc lộ rõ những hậu quả do cuộc kiểm soát ô nhiễm chưa đúng mức. Các cửa sông này gần như không có sinh vật sống do các chất độc như amoniac, xyanua cùng với các chất thải vô cơ được thải qua cống xuống đây. Các nhà máy sản xuất dioxyt titan sơn màu đã thải 60.000 m³ chất thải axit chứa sắt vào cửa sông Humber mỗi ngày làm cho các thủy vực ven biển bị biến sang màu nâu đỏ ngang bằng với Cleethorpers và gây độc cho cua, các động vật chân tơ và cá.

Việc đánh giá mức độ các chất thải độc từ các bãi thải dưới đất xâm nhập vào các nguồn nước càng khó khăn hơn. Khi chất thải được đổ vào các vùng trũng nông mà không được nghiên cứu địa chất đầy đủ thì các nơi chứa chất thải này có thể ruồng dần làm cho chất độc hại chảy theo nước ra ngoài. Điều này đặc biệt nghiêm trọng ở Mỹ, vì ở đây khoảng 50% nguồn nước uống trong nước được cung cấp từ các giếng ngầm.



Hình 63.6. Các loài chỉ thị và ô nhiễm sông.

Ô nhiễm nhiệt

Các nhà máy điện hạt nhân, dùng than đá hoặc dầu tạo ra điện năng bằng cách đun nóng nước thành hơi nước để chạy các turbine hơi nước. Hầu hết các nhà máy điện đều nằm gần hồ hoặc sông hoặc ven biển bởi vì chúng cần một khối lượng nước rất lớn để làm mát. Một nhà máy điện 1000 MW, tối thiểu cần 50m^3 nước trong một giây. Khi nước nóng được đổ trả vào hồ và sông, nhiệt độ ở đây sẽ cao lên kích thích sự sinh trưởng của vi khuẩn và có xu hướng làm giảm lượng oxy hòa tan trong nước. Đồng thời, nhu cầu oxy của các sinh vật cũng tăng lên do tốc độ trao đổi chất của chúng cao hơn. Hậu quả này có thể gây chết các loài cá nước ngọt bơi nhanh và làm rối loạn tập tính bình thường trong di cư và sinh sản. Dù có giảm tốc độ các dòng nước nóng cũng không thể loại trừ được ô nhiễm nhiệt.

Vật chất lắng đọng

Các chất lắng đọng do sự xói mòn đất có thể phá hủy quần xã sinh vật sống đáy ở sông và hạn chế sự xâm nhập của ánh sáng vào trong nước làm cho quang hợp và năng suất sơ cấp giảm xuống. Rồi sau đó, chính hậu quả này lại ảnh hưởng lên toàn bộ hệ sinh thái thủy vực.

Phân bón và nước thải

Hầu hết các hồ mới được hình thành đều *nghèo chất dinh dưỡng* (Oligotrophic). Tuy nhiên, qua hàng ngàn năm, hàm lượng các chất dinh dưỡng sẽ tăng lên vì các sông, suối và cống thoát nước mang theo các chất khoáng và chất hữu cơ ở các khu vực xung quanh đổ vào hồ. Các hồ lâu năm đều là hồ *giàu chất dinh dưỡng* (Eutrophic) điển hình và tạo điều kiện cho tính đa dạng của quần xã, trong đó có các vi khuẩn yếm khí và nhiều sinh vật phân hủy khác có vai trò quan trọng trong vòng tuần hoàn vật chất hữu cơ.

Vật chất hữu cơ tăng lên một ít cũng đã gia tăng quá trình phú dưỡng một cách tự nhiên, nhưng nếu vật chất hữu cơ tăng lên nhiều sẽ kích thích sự tăng trưởng của vi khuẩn phân hủy và chúng sẽ tiêu thụ gần hết hoặc toàn bộ oxy trong hồ làm cho các sinh vật dị dưỡng khác bị chết. Điều này có thể xảy ra do nước thải đổ vào hồ chưa được xử lý nhưng cũng có thể do sự gia tăng các chất dinh dưỡng vô cơ như nitrat, photphat. Các chất dinh dưỡng tăng lên sẽ kích thích thực vật thủy sinh và loài tảo quang tổng hợp phát triển nhanh và trở nên nhiều đến mức biến hồ thành màu xanh. Các nơi xử lý nước thải chỉ lấy đi khoảng 50% nitơ và 30% photpho từ nước thải sinh hoạt. Đa số photpho này thu được từ các chất tẩy thông thường có khả năng làm giảm hoạt sinh học. Các chất này đã loại trừ được vấn đề sủi bọt nước sông trước đây chưa giải quyết được nhưng trong tương lai cần phải phát triển các phương pháp loại bỏ photpho từ các nơi đổ ra nước thải. Việc chọn phương pháp khác tốt hơn sẽ tăng khả năng loại bỏ photpho tự do của các chất tẩy.

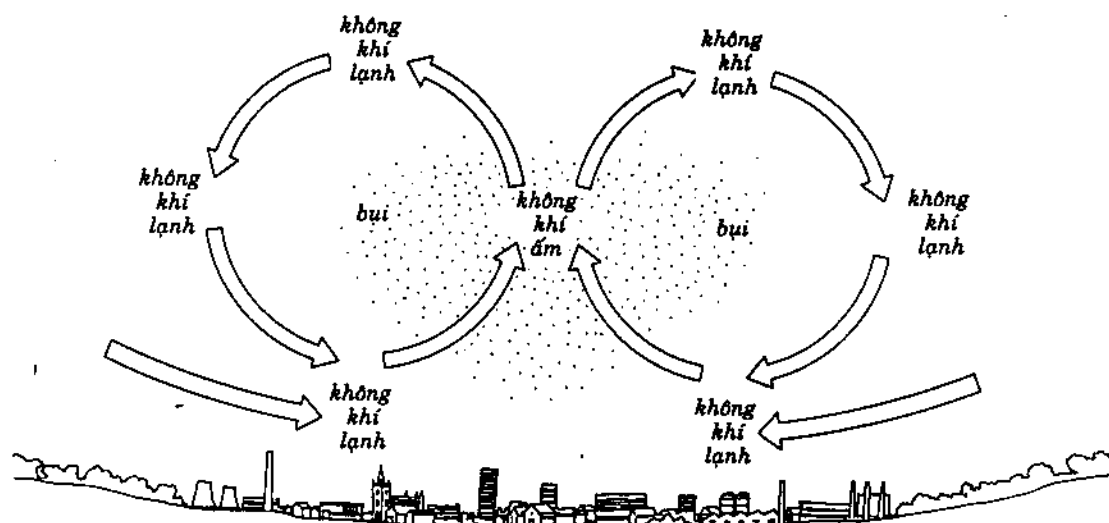
Tại một con sông, chỉ thị đầu tiên về nhiễm bẩn thường là sự thay đổi về quần thể động vật, như đã minh họa ở hình 63.6. Các loài sinh vật "nước sạch" như ruồi đá, thiếu trùng thiêu thân và ấu trùng nặng không còn gặp thấy nữa mà được thay bằng các loài có nhu cầu oxy thấp hơn như giun ống *Tubifex*. Có thể xác định mức độ nhiễm bẩn chính xác hơn bằng cách xác định **nhu cầu oxy sinh học** (BOD) trong mẫu nước. Đây là lượng oxy được động vật phân hủy sử dụng trong một đơn vị thể tích nước được ủ trong bóng tối ở nhiệt độ 20°C trong 5 ngày. Nồng độ oxy được xác định trước và sau khi ủ theo đơn vị phần triệu. Nếu ô nhiễm không quá nặng thì chỉ một quãng sông tương đối ngắn có thể bị ảnh hưởng. Tuy nhiên, các loài cá di sinh sản có thể phải di qua khu vực bị ô nhiễm. Chính các biện pháp chống nhiễm bẩn của Ủy ban Kiểm soát nước sông Thames rất thành công đã cho thấy rõ ràng gần đây cá hồi đã hồi phục tới mức cao nhất của nó.

63.7. Ô NHIỄM KHÔNG KHÍ

Các chất ô nhiễm không khí quan trọng nhất được liệt kê ở bảng 63.2. Dưới đây sẽ nêu khái quát một số nguyên nhân gây nhiễm bẩn nặng và các biện pháp kiểm soát khả thi:

Khói lẫn sương

Khói lẫn sương là hỗn hợp của khói và khí thải tỏa ra khuếch tán vào sương. Nó thường được hình thành do sự **đảo ngược về nhiệt độ** trong lớp khí quyển thấp khi một lớp không khí lạnh nằm phía dưới lớp không khí ấm không chuyển động. Một số vùng dễ gặp hiện tượng đảo ngược nhiệt độ hơn các vùng khác. Nếu các động cơ đốt cháy nhiên liệu với hiệu quả 100% thì xe ô tô chỉ thải ra dioxit cacbon nguyên chất và nước. Trong thực tế, có tới 200 hỗn hợp khác đã được thải ra. **Benzopyren** là một chất gây ung thư đã hình thành khi nhiên liệu bay hơi và hydrocacbon thải ra sẽ phản ứng với các dioxit nitơ với sự có mặt của oxy và ánh sáng Mặt Trời để tạo ra **khói sương quang hóa**. Hiện tượng này lần đầu tiên phát hiện ra ở Los Angeles và đặt tên là hiện tượng Los Angeles. Tại đây là nơi duy nhất có các điều kiện về khí hậu và địa lý thường kết hợp lại tạo ra lớp mây vàng phủ trên thành phố. Ngoài các hậu quả về khía cạnh thẩm mỹ, nó còn gây ra sự gia tăng tổng lượng ozon ở lớp khí quyển thấp làm chảy nước mắt cho khách bộ hành vào những ngày xấu trời. Ozon xâm nhập vào lá thực vật biến lá thành màu nâu và làm hư hỏng lớp cao su nghiêm trọng đến mức hiện nay người ta đã phải cho thêm hợp chất bền ozon. Nghiêm trọng hơn, nó còn làm tăng độ axit của mưa. Tổng lượng ozon bao phủ mặt đất trên toàn bộ châu Âu đã gấp khoảng 2 lần so với 30 năm trước đây chủ yếu do khí thải của các loại động cơ.



Hình 63.7. Hình thành vòm bụi.

Bảng 63.2. CÁC CHẤT Ô NHIỄM KHÔNG KHÍ CHỦ YẾU

Chất ô nhiễm	Nguồn gây ô nhiễm chính	Hậu quả
Monoxit cacbon	Oxy hóa mêtan tự nhiên, khí thải của ô tô, đốt nhiên liệu mỏ.	Kết hợp với hemoglobin của máu gây ra ngạt.
Dioxit cacbon	Đốt cháy nhiên liệu mỏ.	Có thể gây "hiệu ứng lồng kính" (Xem bài 62).
Hydrocacbon	Đốt cháy xăng, dầu.	Gây ung thư
Dioxit sunphua	Các nhà máy nhiệt điện (Dùng than đốt).	Gây cay mắt, hại phổi, mưa axit.
Oxit nitơ	Khí thải từ ô tô	Gây ngạt thở, viêm phổi
Bụi	ống khói nhà máy, khí thải ô tô, núi lửa phun	Gây độc hại, hại phổi
Chất đồng vị phóng xạ	Một lượng nhỏ từ chất thải hạt nhân, sự cố hạt nhân	Gây ung thư
Chlorofluorocarbon	Chất tạo sol khí	Hủy hoại tầng ozon

Bụi

Đôi khi các chất ô nhiễm tập trung phía trên các thành phố lớn tạo thành vòm bụi (hình 63.7). Vì không khí ấm bốc lên từ thành phố, nên không khí lạnh xung quanh bị cuốn vào và quay vòng thành các dòng đối lưu mang tính chất địa phương. Bằng cách này các phân tử bị giữ lại phía trên thành phố.

Ảnh hưởng của các vòm bụi khí hậu địa phương có thể rất lớn. Ví dụ, người ta ước tính rằng Washington DC tiếp nhận được ánh sáng Mặt Trời ít hơn 10% so với thời gian vào đầu thế kỷ này do hậu quả che phủ của ô nhiễm không khí. Tại Paris, người ta nhận thấy rằng vào các ngày làm việc lượng mưa nhiều hơn 31% so với những ngày nghỉ việc cuối tuần hoặc vào những ngày nghỉ lễ. Người ta cho rằng điều này do lượng hơi nước, khói bụi thải ra tăng cao trong những ngày làm việc và chúng có vai trò như là các hạt nhân ngưng tụ tạo ra các cơn mưa.

Nói chung, các hạt bụi trong khí quyển hạn chế sự xâm nhập của ánh sáng và hấp thụ nhiệt xung quanh chúng làm cho không khí lạnh hơn. Phun trào núi lửa có thể thoát ra hàng triệu tấn bụi vào không khí và có thể gây ra những thay đổi đáng kể về thời tiết. Hậu quả mạnh hơn do bụi từ núi lửa Krakatoa năm 1983 gây ra lớn mức có tuyết rơi ở Boston vào tháng 6. Phun trào núi lửa ở Mount St Helens vào năm 1980 đã có các hậu quả thấy được nhưng không nghiêm trọng lắm.

Hậu quả nghiêm trọng nhất của một cuộc chiến tranh hạt nhân là có thể đẩy vào không khí một khối lượng lớn bụi. Người ta tính rằng thậm chí một cuộc chiến tranh hạt nhân "ôn hòa" cũng sẽ che khuất hoàn toàn ánh sáng Mặt Trời ở Bắc Bán cầu làm cho nhiệt độ giảm xuống tới -15°C hoặc -20°C . Bề mặt Trái Đất sẽ trở lạnh rất nhanh và các thủy vực nước ngọt sẽ đóng băng nhưng đại dương vẫn còn ấm một thời gian nhất định, dẫn đến sự chênh lệch nhiệt độ và điều này sẽ gây ra những cơn bão khủng khiếp ngoài sức tưởng tượng của con người. Các loài động vật và thực vật sẽ bị tuyệt diệt, may ra chỉ có vi khuẩn và các dạng liên quan là có thể còn sống sót.

Mưa axit

Dioxid Sunphua từ các nhà máy nhiệt điện chạy bằng than đá và dầu và oxit nitơ từ khí thải ô tô sẽ phản ứng với nước và oxy trong không khí hình thành nên các axit. Mưa bình thường khi không bị ô nhiễm chỉ có tính axit nhẹ ($\text{pH} = 5-6$) do dioxid cacbon hòa tan, trong mưa ô nhiễm có thể có độ axit cao. Ví dụ pH trung bình của các cơn mưa ở Pennsylvania và Ontario vào năm 1979 là 4,2, trong khi ở Los Angeles, mưa rơi từ sương khói chứa đầy ozon có thể đạt tới $\text{pH} = 3,0$.

Hậu quả của các cơn mưa axit ảnh hưởng lên các hệ sinh thái ở cạn và ở nước có thể rất nghiêm trọng. Ở Scandinavia, nơi có tỷ lệ nhiễm bẩn không khí cao đến từ Anh, hiện nay hoàn toàn không còn có cá sông trong các hồ. Ngoài ảnh hưởng trực tiếp lên độ pH của nước, mưa axit còn làm cho các ion kim loại như nhôm, một chất gây độc cao cho cá, từ đất được lọc lên. Mưa axit ức chế sinh trưởng của cây cối, đặc biệt là cây bách và cây thông, giảm hoạt động của các vi khuẩn cố định đạm.

Tầng cao khí quyển

Việc đốt cháy các nhiên liệu lòng đất làm cho tổng lượng dioxit cacbon và các khí khác tăng lên và chúng khuếch tán vào tầng trên của khí quyển. Lớp khí này đã gia tăng khoảng 20% so với 150 năm trước đây đã gây ra hiệu ứng lồng kính cho phép tia sáng Mặt Trời đi qua nhưng phản xạ bức xạ nhiệt trở lại Trái Đất. Một quan điểm cực đoan dự báo rằng nhiệt độ trung bình của thế giới sẽ tăng thêm 3°C trong 50 năm tới và mực nước biển sẽ cao thêm lên 1,65m do các mỏm băng ở vùng cực tan ra. Có lẽ là do hậu quả gây lạnh hơn của các phần tử bụi sẽ đối kháng với hậu quả này ở một mức nào đó và nghiên cứu khí tượng học về vấn đề này chưa được là bao.

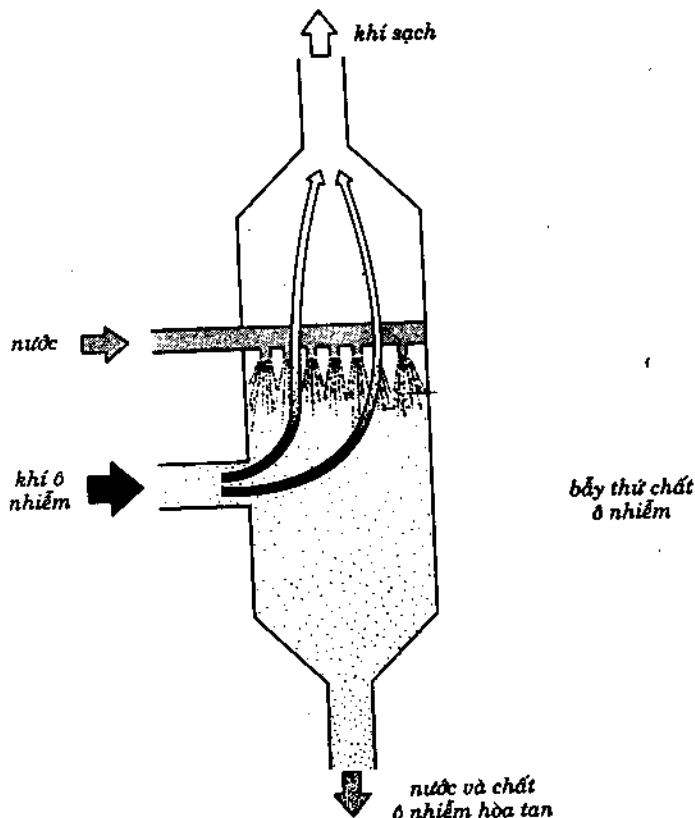
Một mối quan tâm khác hiện nay là tầng ozon. Trong khi lớp ozon gần mặt đất có thể gây ra các hậu quả hủy hoại thì sự hiện diện của nó ở tầng trên của khí quyển lại thực sự có lợi cho sự sống trên Trái Đất bởi vì, như đã thảo luận ở bài 43, nó ngăn chặn bức xạ tia cực tím có hại không cho đi qua. Ozon luôn được tạo thành ở tầng bình lưu do phản ứng giữa bức xạ cực tím và oxy nhưng nó bị phá vỡ với một cách nhanh chóng hơn do hoạt động của con người. Oxit nitơ tỏa ra từ các máy bay bay ở độ cao lớn đã phản ứng với ozon để tạo thành oxy nhưng mối quan tâm hiện nay là về clorin. Clorin (chlorine) có vai trò là chất xúc tác trong phản ứng biến đổi ozon thành oxy. Thải vào khí quyển còn có các hợp chất Chlorofluorocacbon hay CFCs. Loại hợp chất này được sử dụng phổ biến trong các hệ thống máy lạnh, trong chế tạo bọt nhựa và với mức độ ít hơn trong chất phun của bình xịt khí. Nguyên nhân chính cần báo động là chúng phân hủy rất chậm theo thời gian, tới 100 năm, Clorin vẫn nằm lại trong khí quyển và thực tế chứng tỏ rằng, các lỗ hổng trong tầng ozon dường như được hình thành không bình thường. Điều này gần đây lại nổi lên sau khi phát hiện thấy một lỗ hổng lớn ở tầng ozon nằm phía trên Nam cực.

Bức xạ

Nói chung toàn bộ "mức bức xạ nền" ít bị ảnh hưởng bởi các hoạt động của con người. Bức xạ tăng lên ở khu vực địa phương có thể liên quan với chất thải hạt nhân nhưng vẫn chưa thật rõ là liệu các hoạt động này có gây ra những hậu quả đáng kể hay không. Mặt khác, chiến tranh hạt nhân và các sự cố hạt nhân gây ra mối hiểm họa chính nảy sinh do hít thở vào các phần tử ô nhiễm, bụi phóng xạ của các chất đồng vị có hoạt tính phóng xạ nằm trên đất trồng sẽ liên tiếp được hấp thụ vào lương thực và gây ô nhiễm các nguồn nước. Các hậu quả có thể của các sự cố nghiêm trọng đã được nghiên cứu bằng các mô hình lập trình trên máy vi tính ngay từ những năm 1970. Người ta có thể dự báo được hậu quả bụi phóng xạ trong vòng 1000 km, ước tính độ cao của các cột bụi, khoảng thời gian bụi phát tán và các dữ liệu về khí tượng và dân cư.

Một nghiên cứu thí điểm đã được thực hiện thông qua sự cố hạt nhân xảy ra vào 26/4/1986 ở Chernobyl của Liên xô (cũ). Do cột bụi phóng xạ cao và do

không có sự đảo nghịch về nhiệt độ nên thị xã nằm sát gần đó là Pripjat được coi là đã chịu tổn hại ít hơn so với 100 tai họa phóng xạ nguy hiểm khác mặc dù sự thông báo trước và sơ tán dân cư chậm trễ (Tốc độ sơ tán có ý nghĩa cực kỳ quan trọng, vì hậu quả do hít thở chất độc tích lũy dần). May mắn là khi cột bụi phóng xạ bay đến Kiev 4 ngày sau vụ nổ đầu tiên thì hầu hết các chất đồng vị phóng xạ ^{137}Cs độc hại cao đã mất. Qua ước tính trên máy tính cho thấy sẽ có hơn 100.000 người mắc bệnh ung thư trong vòng 50 năm tới. Sự thật thì bức xạ đối với dân chúng Ukraina được ước tính 10.000 ca ung thư và dị tật di truyền là còn thấp.



Hình 63.8. Thu lấy dioxit sunphua bằng vôi ẩm ướt.

Các hậu quả bên ngoài Liên Xô (cũ) được xác định thông qua tổng lượng các chất có hoạt tính phóng xạ đã tích tụ lại và truyền qua các mắt xích thức ăn.

Kiểm soát ô nhiễm không khí

Các công nghệ có khả năng rất lớn trong việc kiểm soát hiệu quả ô nhiễm không khí. Các nguồn phát ra bụi có thể và nên được xử lý bằng các thiết bị lọc để lại các phân tử rắn trước khi thải khí ra. Có thể giảm lượng lưu huỳnh thải ra bằng cách sử dụng nhiên liệu có hàm lượng sunphua thấp bằng cách tách lọc các tạp chất chứa lưu huỳnh trước khi sử dụng. Mặt khác, có thể sử dụng các ống khói có "buồng lọc ướt". Loại này có thể tách được 80% - 95% khí dioxit sunphua (hình 63.8). Một khi đã có đầu tư ban đầu này thì sẽ thu lại được một nguồn axit sunphua đáng giá về mặt thương phẩm. Cũng nên đặt các buồng lọc ướt cho các lò thiêu các chất thải nhựa để ngăn chặn các chất độc hại thoát ra ngoài, vì các chất độc này có thể được tạo thành khi nhiệt độ nung đốt quá thấp.

Việc kiểm soát các chất thải ra từ ô tô lại thuộc vào một lĩnh vực khác, trong đó cũng có thể thực hiện các công đoạn cải tiến. Sử dụng xăng không có chì và các chất biến đổi xúc tác sẽ giảm lượng độc thoát ra chỉ còn một phần nhỏ của mức hiện nay và chặn được sự hủy hoại đối với môi trường.

MỤC LỤC

Trang

Phần B. SINH LÝ HỌC (TIẾP THEO)

38. Sự phát triển của cấu trúc thực vật	5
39. Sự thích nghi của rễ và lá	21
40. Sự hấp thu và dẫn truyền trong cây	35
41. Các phản ứng của thực vật và tác động của các hoocmon thực vật	51
42. Sinh sản ở thực vật có hoa	68

Phần D. NGUỒN GỐC VÀ SỰ ĐA DẠNG CỦA SỰ SỐNG

43. Nguồn gốc sự sống	86
44. Phân loại các sinh vật	86
45. Giới Monera và virut	96
46. Giới Protista - 1. Động vật nguyên sinh (Protozoa)	108
47. Các sinh vật đa bào đơn giản	126
48. Tổ chức thể xoang	142
49. Ngành Chân khớp (Arthropoda)	158
50. Ngành Có dây sống (Chordata)	175
51. Giới Protista.2 - Tảo (Algae)	193
52. Giới Nấm (Fungi)	203
53. Giới thực vật 1 - Thực vật ở cạn nguyên thủy	217
54. Giới thực vật 2 - Sự thích nghi của thực vật có hạt	229

Phần E. SINH THÁI HỌC

55. Năng lượng và các hệ sinh thái	243
56. Các quần thể	254
57. Các tổ chức xã hội	263
58. Đa dạng các hệ sinh thái	271
59. Thổ nhưỡng	281
60. Hệ sinh thái nước	287
61. Các phép đo đặc trong sinh thái	295
62. Các chu trình dinh dưỡng	303
63. Sinh thái nhân văn	311

Chịu trách nhiệm xuất bản:

Chủ tịch HĐQT kiêm Tổng Giám đốc NGÔ TRẦN ÁI

Phó Tổng Giám đốc kiêm Tổng biên tập VŨ DƯƠNG THỤY

Biên tập nội dung :

BÙI ĐÌNH HỘI

ĐÀO XUÂN LONG

Biên tập tái bản :

TRẦN NGỌC OANH

Trình bày bìa :

HOÀNG MẠNH DŨA

Sửa bản in :

VƯƠNG TRÌNH

Chế bản :

PHÒNG CHẾ BẢN (NXBGD)

SINH HỌC - TẬP HAI

Mã số: 7K271T5 - TTS

In 1.500 bản; (58TK); khổ 19 x 27 cm; tại Xí nghiệp In Hải Dương

Số in: 64; Số xuất bản: 21/330 - 05

In xong và nộp lưu chiểu tháng 9 năm 2005

TÌM ĐỌC SÁCH THAM KHẢO BỘ MÔN SINH HỌC

CỦA NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

- 1. Lí luận dạy học Sinh học đại cương**
Đinh Quang Báo - Nguyễn Đức Thành
- 2. Phát triển các phương pháp học tập tích cực trong bộ môn Sinh học**
Trần Bá Hoành (Chủ biên)
- 3. Dạy học giải quyết vấn đề trong bộ môn Sinh học**
Nguyễn Văn Duệ,...
- 4. Tập tính học động vật**
Vũ Quang Mạnh
- 5. Bảo vệ môi trường**
Hoàng Đức Nhuận
- 6. Chuyên đề công nghệ Sinh học**
Kiều Hữu Ảnh,...
- 7. Sinh học (Sách bồi dưỡng giáo viên)**
Nguyễn Thị Dung,...
- 8. Hướng dẫn thí nghiệm thực hành Sinh học 9 bằng thiết bị tự làm**
Nguyễn Quang Vinh
- 9. Thí nghiệm thực hành Sinh học ở trường PTTH**
Đào Như Phú
- 10. Từ điển Sinh học phổ thông**
Lê Đình Lương (Chủ biên)
- 11. Sinh học (Tập một)**
Nguyễn Mộng Hùng,...

Học sinh và giáo viên có thể mua tại các Công ti Sách - Thiết bị trường học ở địa phương hoặc các Cửa hàng của Nhà xuất bản Giáo dục : 81 Trần Hưng Đạo hoặc 57 Giảng Võ - Hà Nội ; 15 Nguyễn Chí Thanh - TP Đà Nẵng ; 231 Nguyễn Văn Cừ - Quận 5 - TP Hồ Chí Minh.



Giá: 30.000đ