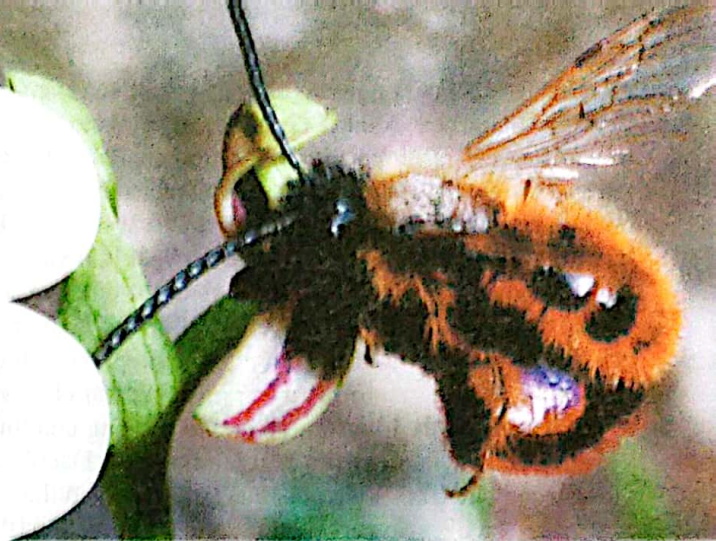


Sinh sản của thực vật hạt kín và công nghệ sinh học



▲ Hình 38.1 Tại sao con ong lại cố giao hợp với cái hoa này?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 38.1 Hoa, sự thụ tinh kép và quả là những nét đặc trưng trong chu trình sống của thực vật hạt kín
- 38.2 Thực vật có hoa sinh sản hữu tính, vô tính hoặc cả hai
- 38.3 Con người biến đổi cây trồng bằng chọn giống và kỹ thuật di truyền

TỔNG QUAN

Hoa của sự giả dối

Con ong bắp cày đục loài *Campsoscolia ciliata* thường cố giao cấu với loài hoa lan Địa Trung Hải *Ophrys speculum* (Hình 38.1). Trong sự tiếp xúc này túi phấn dính lên cơ thể con ong. Cuối cùng thất bại, con ong bay đi và đem hạt phấn tới hoa *Ophrys* khác và hoa đó lại là đối tượng của lòng nhiệt tình nhầm chỗ. Hoa *Ophrys* không đem cho con ong đục phần thưởng nào như mật hoa chẳng hạn mà chỉ là sự thất bại tình dục. Vậy cái gì đã làm cho con ong bắp cày đục say mê hoa lan này đến vậy? Câu trả lời vốn có là hình dạng của cánh hoa lan lớn nhất và diềm lông da cam quanh nó ít nhiều giống với con ong cái. Tuy nhiên, tín hiệu đó chỉ là một phần của trò lừa dối: hoa lan *Ophrys* còn tiết ra chất có mùi giống với mùi khêu gọi tình dục do con ong cái tiết ra.

Hoa lan này cùng với ong thụ phấn chỉ là một ví dụ trong số những biện pháp kỳ thú mà nhờ đó thực vật hạt kín (thực vật có hoa) sinh sản hữu tính với các thành viên cùng loài ở cách xa nó. Tuy nhiên, sinh sản hữu tính không phải chỉ là cách sinh sản duy nhất. Nhiều loài còn có sinh sản vô tính tạo nên thế hệ con giống hệt về mặt di truyền với cây mẹ.

Hình dáng khác thường của hoa lan và ví dụ về con ong cho thấy con côn trùng không có kiểm soát gì từ mối tương tác với cái hoa. Sự thực là lãng phí thời gian và tiêu hao năng lượng để giao hợp với cái hoa, con ong có thể đã chấp nhận được gì. Điển hình hơn nữa là thực vật thu hút con vật thụ phấn tới hoa của nó không phải với sự mời gọi tình dục mà là món phần thưởng hoặc mật hoa giàu năng lượng. Như vậy, cả cây và vật thụ phấn đều có lợi; và đó là mối

quan hệ cộng sinh. Tham gia vào mối quan hệ cộng sinh với các sinh vật khác là điều thường gặp trong giới Thực vật. Thực tế, trong sự tiến hoá gần đây một số thực vật có hoa đã hình thành nên các mối quan hệ với động vật không phải chỉ là để phát tán hạt mà còn cung cấp cho cây nước và các chất khoáng và bảo vệ mãnh liệt cho cây khỏi các vật cạnh tranh xâm lấn, tác nhân gây bệnh và các con vật ăn hại. Đáp lại những sự ưu ái đó con vật được ăn một số hạt và quả cây. Các vật cộng sinh thực vật tham gia vào các mối tương tác cộng sinh đặc biệt đó là cây trồng; còn vật cộng sinh động vật được gọi là con người.

Khởi nguồn sự thuần hoá cây trồng đã hơn 10.000 năm về trước, những nhà tạo giống cây đã làm biến đổi về mặt di truyền những đặc điểm của cả trăm loài cây hạt kín hoang dại bằng sự chọn lọc nhân tạo, biến đổi chúng thành những cây mà chúng ta đang trồng trọt hiện nay. Kỹ thuật di truyền phát triển mạnh mẽ về nhiều kiểu khác nhau và với tốc độ mà giờ đây chúng ta có thể biến đổi cây cối.

Trong các Chương 29 và 30 chúng ta đã tiếp cận sự sinh sản của thực vật từ viễn cảnh tiến hoá, phác hoạ nguồn gốc của thực vật trên cạn từ các tổ tiên là tảo. Ở đây chúng ta khảo sát sinh học sinh sản của thực vật có hoa chi tiết hơn nhiều vì chúng là nhóm quan trọng nhất của thực vật trong hầu hết các hệ sinh thái trên đất liền và trong nông nghiệp. Sau khi thảo luận về sinh sản hữu tính và vô tính của thực vật hạt kín chúng ta sẽ khảo sát vai trò của con người trong việc làm biến đổi di truyền các loài cây trồng cũng như những sự tranh cãi xung quanh công nghệ sinh học thực vật hiện đại.

KHÁI NIỆM

38.1

Hoa, sự thụ tinh kép và quả là những nét đặc trưng trong chu trình sống của thực vật hạt kín

Chu trình sống của thực vật được đặc trưng bởi sự xen kẽ của các thế hệ trong đó thế hệ đa bào đơn bội (n) và lưỡng bội ($2n$) luân phiên thế hệ này sản sinh ra thế hệ kia (xem Hình 29.5 và 30.10). Cây lưỡng bội, thế hệ thể bào tử do giảm phân mà sản sinh các bào tử đơn bội. Những

bào tử này phân chia nguyên nhiễm sinh ra các thể giao tử đa bào đực và cái đơn bội để rồi tạo ra các giao tử (tinh tử và trứng). Sự thụ tinh là sự kết hợp của các giao tử, kết quả cho ra hợp tử lưỡng bội, hợp tử phân chia nguyên nhiễm và tạo nên thể bào tử mới. Ở thực vật hạt kín, thể bào tử là thể hệ ưu thế ở chỗ lớn hơn, rõ rệt hơn và sống lâu hơn thể giao tử. Trong quá trình tiến hoá của thực vật có hạt, thể giao tử bị tiêu giảm về kích thước và hoàn toàn phụ thuộc thể bào tử về dinh dưỡng. Thể giao tử của thực vật hạt kín là tiêu giảm nhất trong mọi thực vật chỉ gồm một ít tế bào. **Hình 38.2** tóm tắt chu trình sống của thực vật hạt kín, thể hiện chi tiết hơn Hình 30.10. Đặc điểm chính trong chu trình sống của thực vật hạt kín có thể ghi nhớ trong “ba F” – flowers (hoa), double fertilization (thụ tinh kép) và fruits (quả). Hạt kín và hạt trần là thực vật có hạt, hiểu biết về cấu trúc và chức năng của hạt cũng là tối cần thiết để hiểu về chu trình sống của thực vật hạt kín.

Cấu trúc và chức năng của hoa

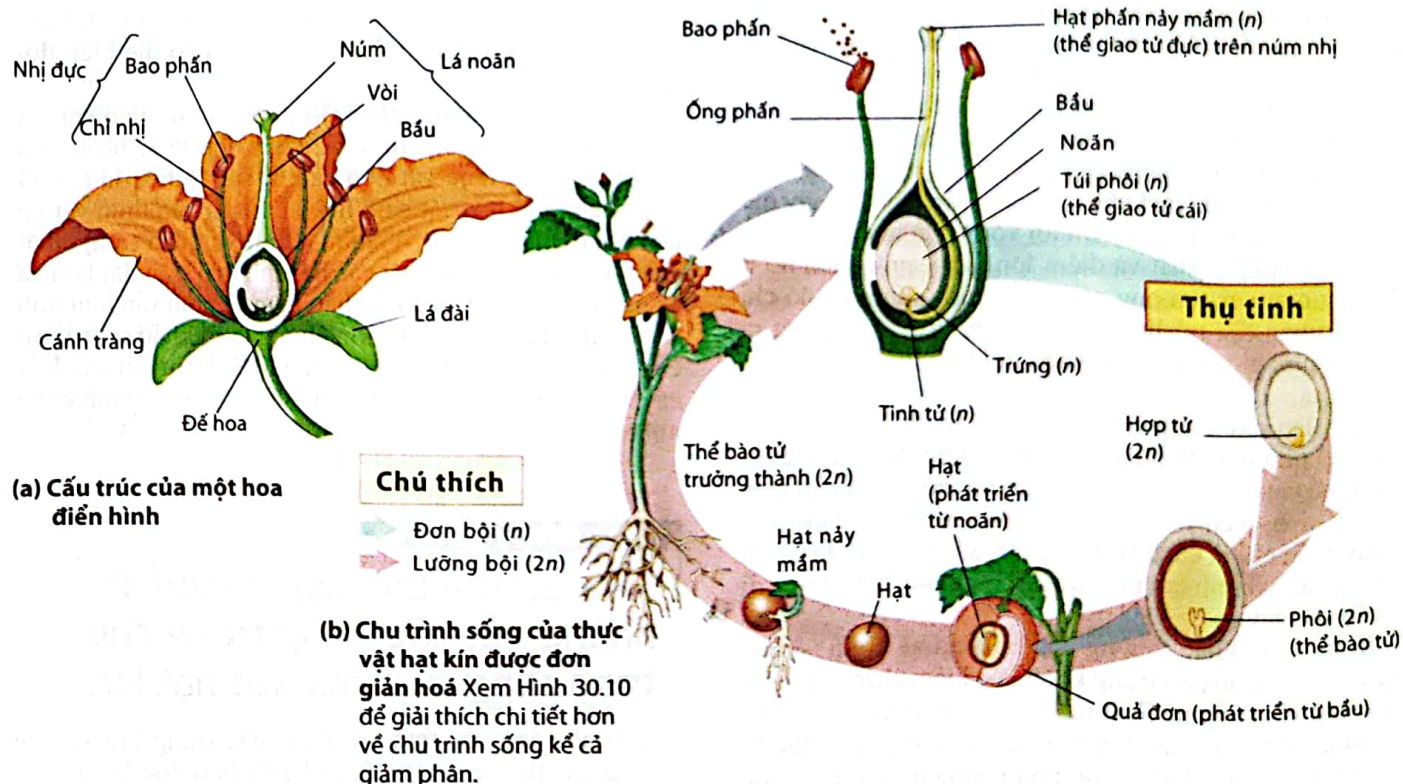
Hoa là chồi sinh sản của thể bào tử thực vật hạt kín, điển hình gồm bốn vòng lá biến thái được gọi là các cơ quan của hoa, cách nhau bởi các lông ngắn. Khác với chồi sinh dưỡng, hoa là chồi hữu hạn. Có nghĩa là chúng dừng sự sinh trưởng sau khi hoa và quả được hình thành.

Các cơ quan của hoa – lá đài, cánh tràng, nhị đực và lá noãn – được đính vào phần thân được gọi là đế hoa. Nhị đực và lá noãn là các cơ quan sinh sản, còn lá đài và cánh tràng là các cơ quan bất thụ. Các lá đài bao bọc và bảo vệ chồi hoa trước khi hoa nở, thường có màu lục và giống

với lá hơn các cơ quan khác của hoa. Ở nhiều loài cánh tràng có màu rực rỡ hơn lá đài và khoe hoa cho côn trùng và các vật thụ phấn khác.

Nhị đực gồm một cuống được gọi là **chỉ nhị** và một cơ quan tận cùng được gọi là **bao phấn**, bên trong bao phấn là các túi được gọi là **túi tiểu bào tử** (túi phấn) để sinh ra hạt phấn. Lá noãn gồm một **bầu** ở phần gốc và một cổ mảnh, dài được gọi là **vòi nhị**. Ở đỉnh vòi nhị, thường là cấu trúc dính được gọi là **núm** dùng để làm nơi hứng hạt phấn. Bên trong bầu là một hay một số **noãn**; số lượng noãn phụ thuộc vào loài. Hoa ở hình 38.2 có lá noãn đơn, nhưng ở nhiều loài có nhiều lá noãn. Ở phần lớn các loài có hai hay nhiều lá noãn dính nhau thành một cấu trúc đơn và kết quả là một bầu với hai hay nhiều ô, mỗi ô chứa một hay một số noãn. Thuật ngữ **nhị cái** đôi khi dùng để chỉ lá noãn đơn hay một nhóm các lá noãn hợp.

Hoa đầy đủ là hoa có đủ bốn cơ quan cơ bản của hoa (xem Hình 38.2a). Một số loài có **hoa không đầy đủ**, thiếu lá đài, cánh tràng, nhị đực hoặc lá noãn. Ví dụ, hầu hết hoa cỏ đều không có cánh tràng. Một số hoa không đầy đủ là hoa bất thụ không có nhị đực và lá noãn sinh sản; những hoa khác là **đơn tính** không có hoặc nhị đực hoặc lá noãn. Hoa cũng thay đổi về kích thước, hình dạng, màu sắc, mùi, sự sắp xếp các cơ quan và thời gian nở hoa. Một số đơn độc, còn số khác được sắp xếp thành cụm rõ rệt được gọi là **cụm hoa**. Ví dụ, đĩa trung tâm hoa hướng dương gồm hàng trăm hoa nhỏ không đầy đủ và cái trông như các cánh tràng sự thực là các hoa bất thụ (xem Hình 1.3). Nhiều sự đa dạng về hoa thể hiện sự thích nghi với các vật thụ phấn chuyên biệt.



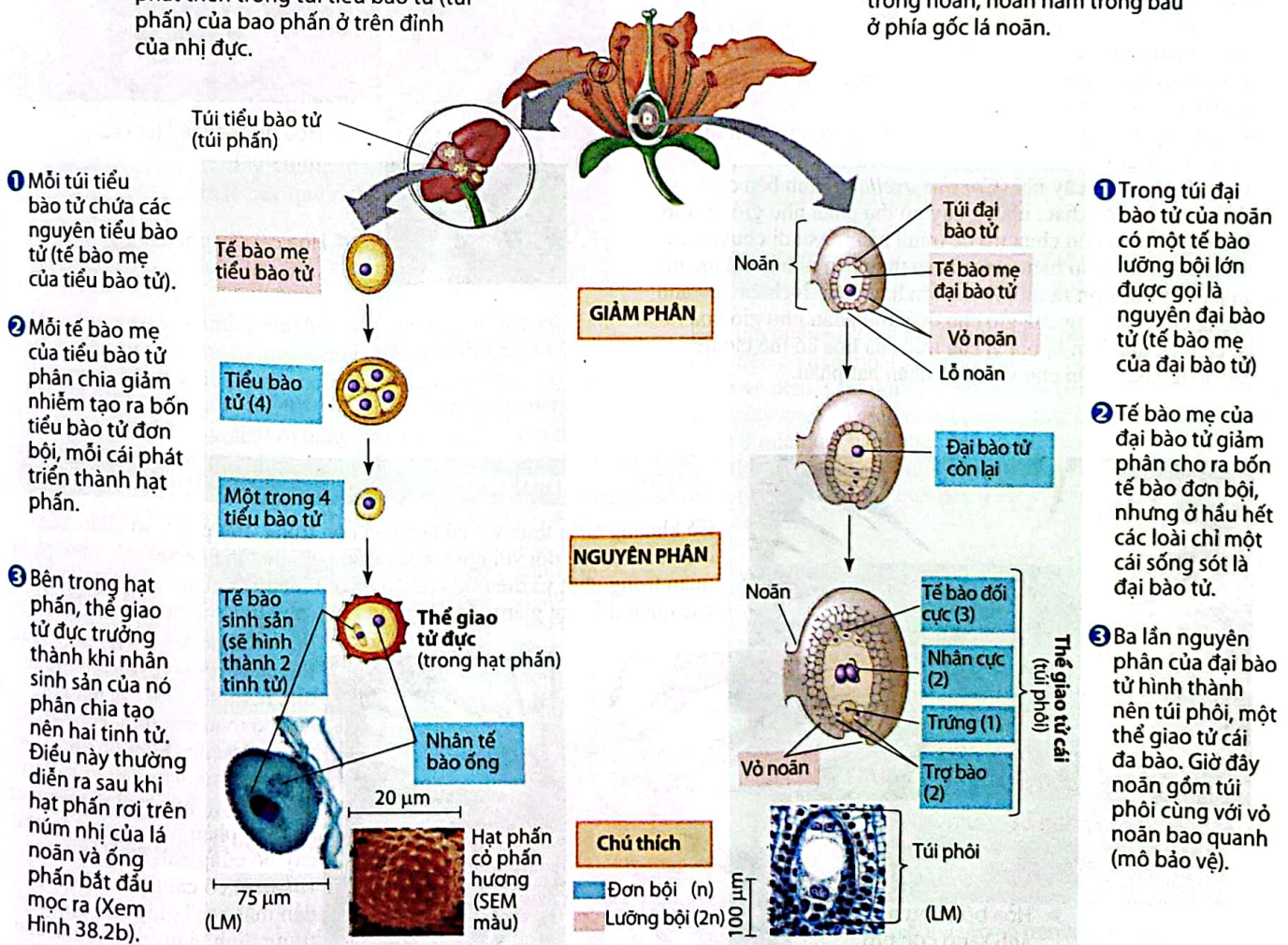
▲ **Hình 38.2** Tóm tắt sự sinh sản của thực vật hạt kín.

Mỗi bao phấn có chứa bốn túi tiểu bào tử cũng được gọi là túi phấn. Trong các túi tiểu bào tử có nhiều tế bào lưỡng bội được gọi là nguyên tiểu bào tử hay là tế bào mẹ của tiểu bào tử (**Hình 38.3a**). Mỗi tế bào mẹ của tiểu bào tử tiến hành giảm phân cho ra bốn **tiểu bào tử** đơn bội. Để rồi cuối cùng mỗi cái lại hình thành thể giao tử đực đơn bội. Mỗi tiểu bào tử lại tiến hành nguyên phân sinh ra thể giao tử đực chỉ gồm hai tế bào: *tế bào sinh sản* và *tế bào ống*. Hai tế bào này cùng với vách bào tử tạo nên **hạt phấn**. Thành bào tử cấu tạo từ chất liệu được tạo nên bởi cả tiểu bào tử và bao phấn, thường thể hiện một kiểu dáng phức tạp đặc trưng cho loài. Trong quá trình trưởng thành của thể giao tử đực, tế bào sinh sản đi vào tế bào ống và thành bào tử được hình thành xong. Tế bào ống có một tế bào hoàn toàn lơ lửng trong đó. Sau khi túi tiểu bào tử vỡ ra và phát tán hạt phấn thì hạt phấn có thể được chuyển tới bề mặt thu nhận của núm nhụy. Tại đây, tế bào ống hình thành nên **ống phấn**, một phần lõi ra của tế bào để đưa tinh tử tới thể giao tử cái. Ống phấn có thể mọc

Sự phát triển của thể giao tử cái (túi phôi)

Trong số các loài cây hạt kín, có tới hơn 15 kiểu phát triển khác nhau của thể giao tử cái cũng được gọi là **túi phôi**. Chúng ta tập trung nói về cấu trúc này. Toàn bộ khối lõi sinh ra bên trong bầu lá noãn, trong mô bên trong của mỗi noãn được gọi là túi đại bào tử. Hai *vỏ noãn* (các lớp mô bảo vệ thể bào tử sẽ phát triển thành vỏ hạt) bao quanh mỗi túi đại bào tử ngoại trừ một lỗ trống được gọi là *lỗ noãn*. Sự phát triển của thể giao tử cái bắt đầu khi một tế bào trong túi đại bào tử của mỗi một noãn là *nguyên đại bào tử* (hay là tế bào mẹ của đại bào tử) lớn lên và tiến hành giảm phân tạo nên bốn đại bào tử đơn bội (**Hình 38.3b**). Chỉ còn một đại bào tử còn lại, những cái khác bị tiêu hủy đi.

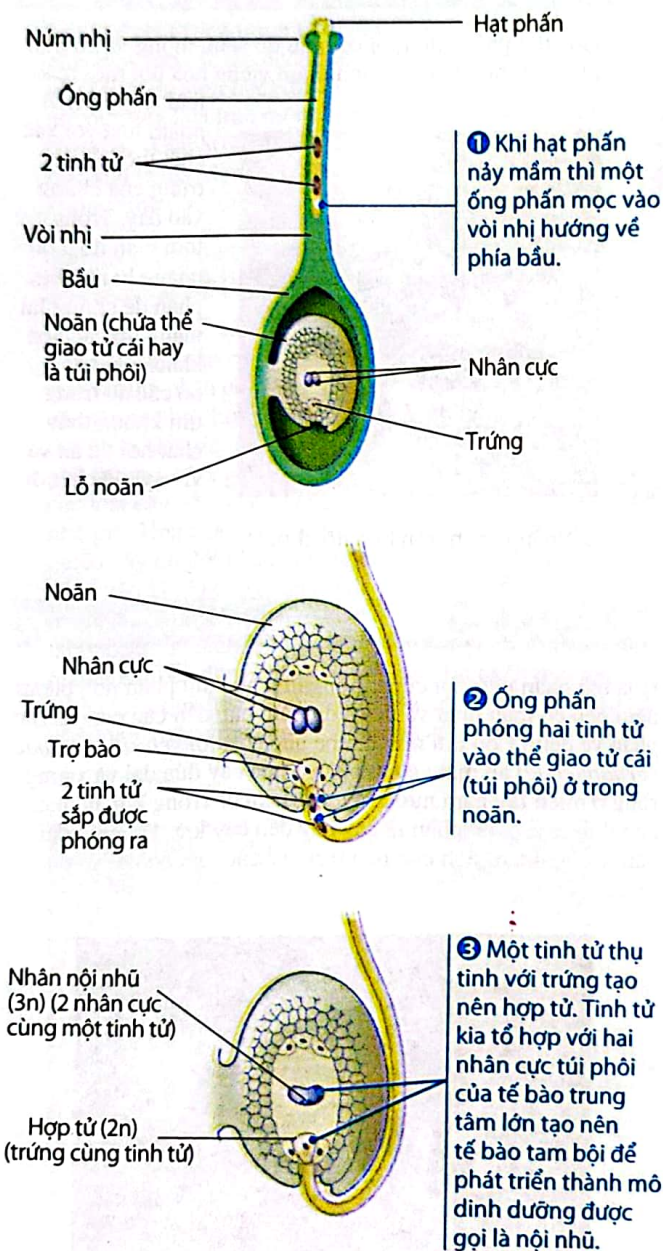
(b) Sự phát triển của thể giao tử cái (túi phôi) Túi phôi phát triển trong noãn, noãn nằm trong bầu ở phía gốc lá noãn.



▲ Hình 38.3 Sự phát triển của thể giao tử đực và cái ở thực vật hạt kín.

Sự thụ tinh kép

Vào thời gian thụ phấn, hạt phấn sống điển hình chỉ gồm tế bào ống và tế bào sinh sản. Sau khi hạt phấn rơi xuống núm nhụy thích hợp thì hạt phấn hấp thụ nước và nảy mầm tạo nên ống phấn, ống phấn mọc ra giữa các tế bào vòi nhụy để đi tới bầu (Hình 38.5). Nhân của tế bào sinh sản, phân chia nguyên nhiễm tạo nên hai tinh tử. Được hấp dẫn bởi hoá chất tạo ra từ hai trợ bào ở hai bên trứng, phần đầu của ống phấn đi thẳng vào noãn qua lỗ noãn và giải phóng hai tinh tử vào gần hoặc trong thể giao tử cái (túi phôi), một gradient acid gamma-aminobutyric (GABA) là một hoá chất có chức năng như chất dẫn thần kinh ở động vật có thể là tín hiệu quyết định để hướng dẫn ống phấn (Hình 38.6).



▲ Hình 38.5 Sinh trưởng của ống phấn và sự thụ tinh kép.

Khi đạt đến thể giao tử cái, một tinh tử kết hợp với trứng tạo nên hợp tử. Tinh tử kia phối hợp với hai nhân cực tạo nên nhân tam bội ($3n$) ở giữa tế bào trung tâm lớn của thể giao tử cái. Tế bào lớn này sẽ hình thành nên nội nhũ là mô dự trữ chất dinh dưỡng của hạt. Sự kết hợp của hai tế bào tinh tử với các nhân khác nhau của thể giao tử

▼ Hình 38.6 Tìm hiểu

Gradient GABA có vai trò gì trong việc hướng ống phấn tới trứng ở cây *Arabidopsis*?

THÍ NGHIỆM Các nhà nghiên cứu ở Trường Đại học Chicago đã phát hiện một thể đột biến *Arabidopsis* (mang đột biến được gọi là *pop2*) không tạo ra hạt có sức sống bởi vì ống phấn không "tìm thấy" trứng. Trong cây *Arabidopsis* kiểu hoang dại, các ống phấn (dòng đỏ dày ở các ảnh LM dưới đây) dễ dàng để tìm đến trứng, nhưng ở các đột biến *pop2* thì không có ống phấn nào trong số rất nhiều ống, quay ngược lên cuống hạt đến lỗ noãn và trứng. Đột biến *pop2* được lập bản đồ và các allele kiểu hoang dại được xác định là mã hoá cho protein có liên quan tới enzyme acid gamma-aminobutyric (GABA) transaminase, một enzyme phân giải GABA. Các nhà nghiên cứu đã thử giả thiết về GABA giữ vai trò trong việc hướng dẫn ống phấn bằng cách đo mức độ GABA trong hoa của *pop2* và hoa kiểu hoang dại và bằng cách khảo sát hiệu ứng của GABA trên ống phấn mọc trong *in vitro*.

Arabidopsis kiểu hoang dại



Arabidopsis đột biến *pop2*



KẾT QUẢ

Mức GABA ở hoa *pop2* là 113-lần cao hơn ở hoa kiểu hoang dại. Những chất trung gian khác trong diễn biến GABA không bị ảnh hưởng bởi *pop2*. Đo lường GABA trong hoa kiểu hoang dại thấy gradient từ núm nhụy (thấp) tới bầu (cao) nhưng gradient này bị phá vỡ ở đột biến *pop2*. Ở *in vitro* GABA kích thích ống phấn phát triển mặc dù có nhiều ức chế.

KẾT LUẬN

Gradient GABA giúp định hướng cho ống phấn tới gặp trứng ở hoa *Arabidopsis*.

NGUỒN

R. Palnivalu et al., Pollen tube growth and guidance is regulated by POP2, an *Arabidopsis* gene that controls GABA levels, *Cell* 114: 47-59 (2003).

ĐIỀU GÌ NẾU?

Hiệu ứng kiểu hình nào sẽ xảy ra trong một đột biến không thể tổng hợp được một GABA nào trong hoa của nó?

cái được gọi là sự **thụ tinh kép**. Sự thụ tinh kép bảo đảm cho nội nhũ chỉ phát triển trong noãn nơi trứng đã được thụ tinh do đó mà ngăn ngừa các cây hạt kín phung phí chất dinh dưỡng.

Các mô bao quanh thể giao tử cái không cho các nhà nghiên cứu trực tiếp quan sát được sự thụ tinh trong cây ở các điều kiện bình thường. Tuy thế, các nhà khoa học đã tách được tinh tử từ hạt phấn nảy mầm và trứng từ thể giao tử cái và quan sát được sự kết hợp các giao tử *in vitro* (trong môi trường nhân tạo). Sự kiện tế bào đầu tiên, xảy ra sau sự kết hợp giao tử, là sự tăng thêm mức ion calcium (Ca^{2+}) của tế bào chất trong trứng, cũng giống như trong sự kết hợp giao tử của động vật (xem Chương 47). Tính chất tương đồng nữa với động vật là việc xác lập sự ngăn ngừa đa tinh trùng, hiện tượng một trứng thụ tinh với nhiều tinh trùng. Như vậy, tinh tử không thể kết hợp được với hợp tử ngay cả ở *in vitro*. Ví dụ, ở cây ngô (*Zea mays*) rào cản đa tinh trùng được xác lập rất sớm chỉ 45 giây sau khi tinh tử đầu tiên kết hợp với trứng.

Sự phát triển, hình dạng và chức năng của hạt

Sau thụ tinh kép, mỗi noãn sẽ phát triển thành một hạt và bầu phát triển thành quả bao lấy hạt. Khi phôi phát triển thành hợp tử, hạt sẽ tích trữ protein, dầu và tinh bột ở các mức độ khác nhau tùy thuộc vào loài. Như vậy, hạt là nơi chứa đường, nơi tích trữ và sử dụng đường (xem Chương 36). Thoạt đầu những chất dinh dưỡng này được tích tụ trong nội nhũ của hạt dù cho sau đó trong sự phát triển của hạt, nơi tích chứa chất dự trữ dinh dưỡng chính cho phần lớn các loài là lá mầm hay lá hạt của phôi phát triển.

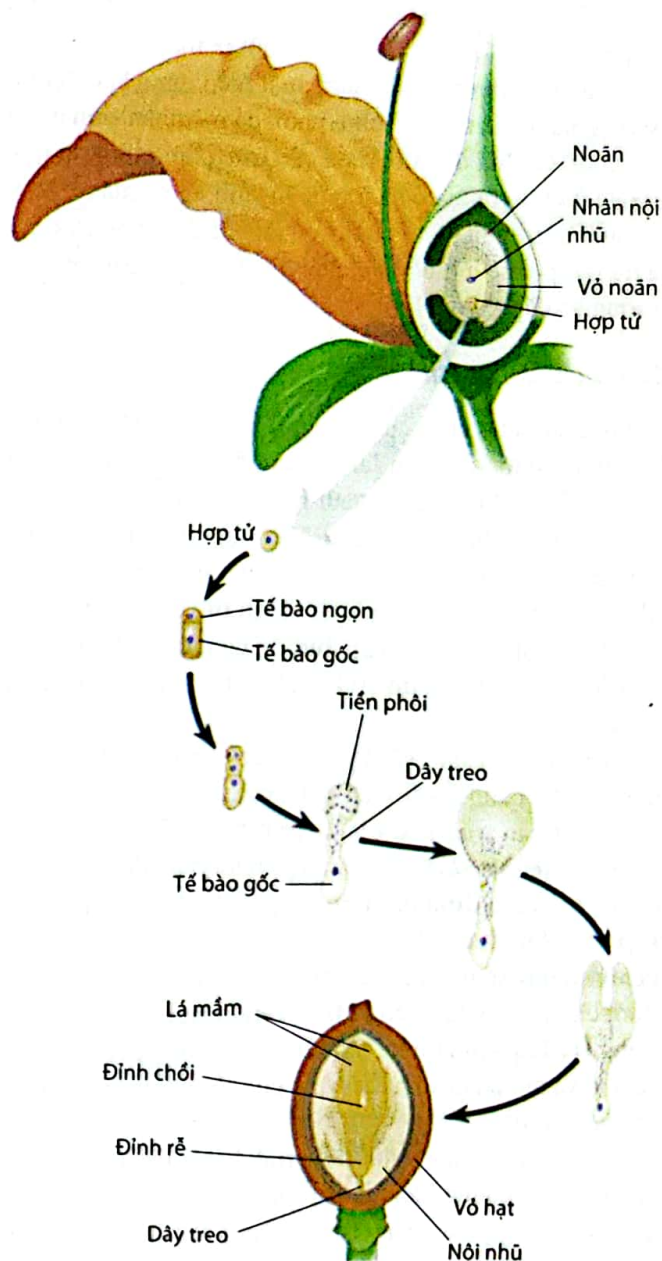
Sự phát triển của nội nhũ

Nội nhũ thường phát triển trước phôi. Sau thụ tinh kép, nhân tam bội của tế bào trung tâm noãn, phân chia tạo nên "siêu tế bào" nhiều nhân đặc như sữa. Nội nhũ, khối chất lỏng này trở nên đa bào khi sự phân bào phân chia tế bào chất bởi những màng giữa các nhân. Cuối cùng thì tế bào "trần" này cũng tạo nên thành tế bào và nội nhũ trở nên cứng lại. "Nước" và "cùi" dừa là ví dụ về nội nhũ nước và đặc ở quả dừa. Phần trắng mịn ở hạt ngô rang nở cũng chính là nội nhũ cứng.

Hạt của hầu hết loài cây một lá mầm cũng như nhiều cây hai lá mầm, nội nhũ tích trữ chất dinh dưỡng có thể được dùng cho cây mầm sau khi nảy mầm. Ở những hạt cây hai lá mầm khác (kể cả hạt đậu tây) chất dinh dưỡng dự trữ của nội nhũ được chuyển hết vào lá mầm trước khi hạt kết thúc sự sinh trưởng; kết quả là hạt trưởng thành không có nội nhũ.

Sự phát triển của phôi

Lần nguyên phân đầu tiên của hợp tử chia trứng đã được thụ tinh thành tế bào gốc và tế bào ngọn (Hình 38.7).



▲ **Hình 38.7 Sự phát triển của phôi ở cây hai lá mầm thực.** Khi noãn trở thành hạt chín, vỏ noãn chín và dày lên thành vỏ hạt thì hợp tử sẽ phát triển thành một phôi với các cơ quan bé nhỏ.

Cuối cùng tế bào ngọn hình thành nên hầu hết phôi. Tế bào gốc tiếp tục phân chia tạo nên một dãy các tế bào được gọi là *dây treo*, dây treo đính phôi vào cây mẹ. Dây treo giúp chuyển chất dinh dưỡng từ cây mẹ tới phôi và ở một số loài cây thì từ nội nhũ. Khi dây treo kéo dài ra thì nó đẩy phôi vào sâu trong mô dinh dưỡng và mô bảo vệ. Trong khi đó, tế bào ngọn phân chia một số lần và tạo nên một tiến phôi (phôi sớm) hình cầu dính vào dây treo. Lá mầm bắt đầu hình thành vọt lên trên tiến phôi. Ở giai

đoạn này cây hai lá mầm thực, có hai lá mầm hình tim, còn ở cây một lá mầm thì chỉ có một lá mầm.

Ngay sau khi mầm lá mầm xuất hiện, phôi kéo dài ra. Ngay giữa hai lá mầm là chồi phôi, có mô phân sinh ngọn của chồi. Ở phía đầu đối diện của trục phôi nơi đính dây treo là đỉnh rễ phôi có cả mô phân sinh ngọn của rễ. Vậy là sau khi hạt nảy mầm phần còn lại của đời sống của cây là do mô phân sinh ngọn của chồi và rễ đảm bảo sự sinh trưởng sơ cấp (xem Hình 35.11).

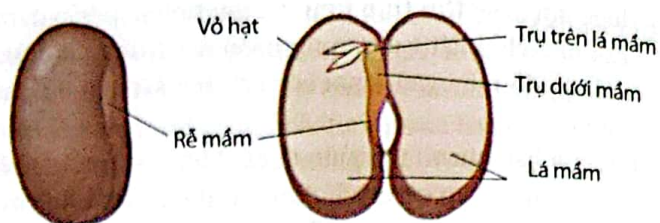
Cấu tạo của hạt chín

Trong giai đoạn cuối của sự chín, hạt mất nước cho đến khi lượng nước chỉ còn lại khoảng 5 – 15% khối lượng của nó. Phôi được bao quanh bởi nguồn dinh dưỡng (lá mầm, nội nhũ hoặc cả hai) đi vào trạng thái ngủ, nghĩa là ngừng phát triển và sự trao đổi chất gần như dừng lại. Một vỏ hạt bảo vệ, cứng hình thành từ vỏ noãn bao bọc lấy phôi và nguồn cung cấp thức ăn của phôi. Hiện tượng ngủ ở một số loài là do vỏ hạt chứ không phải do chính phôi.

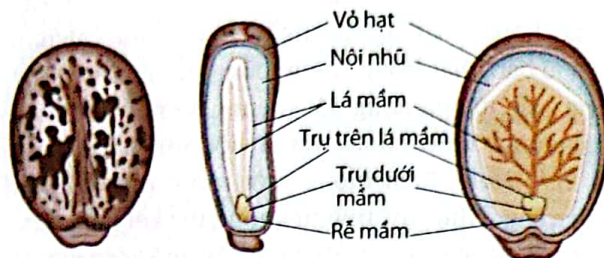
Bạn có thể quan sát kỹ hơn hạt của một cây hai lá mầm thực, bằng cách tách hạt của cây đậu vườn. Phôi gồm một cấu trúc kéo dài là trục phôi đính với các lá mầm nạc (Hình 38.8a). Phần trục phôi phía dưới lá mầm được gọi là **trụ dưới lá mầm** (hypocotyl từ tiếng Hy Lạp *hypo* là phía dưới). Phần dưới cùng trụ dưới lá mầm là **rễ mầm** hay rễ phôi. Phần trục phôi trên lá mầm và phía dưới cặp lá nhỏ đầu tiên là **trụ trên lá mầm** (epicotyl từ tiếng Hy Lạp *epi* là trên, phía trên). Trụ trên lá mầm, các lá non và mô phân sinh tận cùng của chồi được gọi chung là **chồi mầm**.

Lá mầm cây đậu vườn chứa tinh bột trước khi hạt nảy mầm bởi vì chúng hấp thụ carbohydrat từ nội nhũ từ khi hạt còn đang phát triển. Tuy nhiên, hạt của một số cây hai lá mầm thực, ví dụ, cây thầu dầu (*Ricinus communis*) vẫn giữ chất dự trữ dinh dưỡng trong nội nhũ và lá mầm rất mỏng (Hình 38.8b). Lá mầm hấp thụ chất dinh dưỡng từ nội nhũ và chuyển đến các phần còn lại của phôi khi hạt nảy mầm.

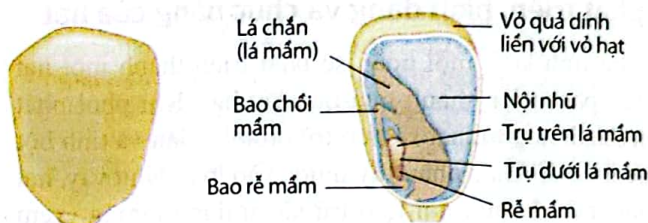
Phôi của cây một lá mầm chỉ có một lá mầm (Hình 38.8c). Các cây của họ lúa kể cả ngô, lúa mạch có lá mầm chuyên hoá được gọi là lá chẵn (scutellum từ chữ Latin scutella là cái khiên, cái lá chẵn nhỏ theo hình dạng của nó). Lá chẵn có một bề mặt lớn ép sát với nội nhũ, từ đó hấp thụ được chất dinh dưỡng khi hạt nảy mầm. Phôi của hạt cây họ lúa được bao bởi hai cái bao bảo vệ là **bao chồi mầm**, bao lấy chồi non và **bao rễ mầm** bao lấy rễ non.



(a) Hạt đậu vườn một cây hai lá mầm thực có lá mầm dày. Lá mầm nạc, tích chứa chất dinh dưỡng hấp thụ từ nội nhũ trước khi hạt nảy mầm.



(b) Hạt thầu dầu, một cây hai lá mầm thực có lá mầm mỏng. Lá mầm hẹp, hình máng (nhìn ở mép và mặt phẳng) hấp thụ chất dinh dưỡng từ nội nhũ khi hạt nảy mầm.



(c) Ngô, cây một lá mầm. Cũng giống như mọi cây một lá mầm khác, hạt ngô chỉ có một lá mầm. Ngô và các có một lá mầm lớn được gọi là lá chẵn. Chồi mầm được bao trong một cấu trúc được gọi là bao chồi mầm và bao rễ che chở cho rễ non.

▲ Hình 38.8 Cấu tạo của hạt.

Hạt ngủ: Một sự thích nghi ở thời gian không thuận lợi

Giấc ngủ (dormancy từ tiếng Latin có nghĩa là “giấc ngủ”) là khi tốc độ chuyển hoá cực kỳ thấp và sự sinh trưởng và phát triển dừng lại. Những điều kiện môi trường đòi hỏi để đánh thức giấc ngủ thay đổi tùy loài. Hạt của một số loài nảy mầm ngay khi có môi trường thích hợp. Những loài khác thì vẫn giữ giấc ngủ dù cho được gieo ở nơi thuận lợi cho đến khi điều kiện môi trường phá vỡ trạng thái ngủ của nó.

Những đòi hỏi các điều kiện đặc biệt để phá vỡ giấc ngủ của hạt làm tăng cơ hội để sự nảy mầm xảy ra ở thời gian và địa điểm có lợi nhất cho cây mầm. Ví dụ, hạt của nhiều cây ở sa mạc, nảy mầm chỉ sau một cơn mưa lớn. Nếu những hạt này nảy mầm sau mưa phùn thì đất sẽ trở

nên khô nhanh không giúp cho cây mầm phát triển được. Những nơi bị cháy tự nhiên nhiều thì hạt lại cần nhiệt cao hoặc khói để phá vỡ giấc ngủ; như vậy sau khi lửa đã làm cháy hết thảm thực vật cạnh tranh thì sẽ có rất nhiều cây mầm mọc lên. Những nơi mùa đông khắc nghiệt, hạt lại đòi hỏi giữ lâu trong lạnh. Hạt được gieo vào mùa hè hoặc mùa thu thì sẽ không nảy mầm cho tới sang xuân, bảo đảm một mùa sinh trưởng dài tới trước mùa đông tiếp theo. Một số hạt cây nhỏ như hạt một số thứ rau diếp lại đòi hỏi ánh sáng để nảy mầm và sẽ đánh thức giấc ngủ chỉ sau khi vùi nông đủ cho cây mầm vươn khỏi mặt đất. Một số hạt có vỏ cần được làm mềm đi bởi tác động của hoá chất khi đi qua ống tiêu hoá của động vật và như vậy, hạt thường được mang đi đến khoảng cách xa đáng kể trước khi được thải ra ngoài.

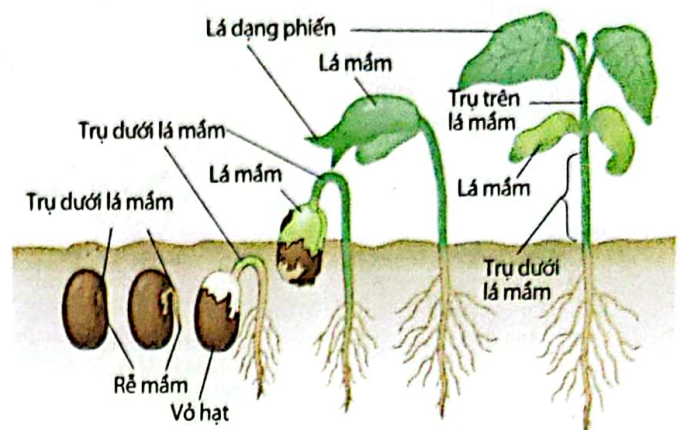
Độ dài của thời gian hạt ngủ giữ trạng thái sống và khả năng nảy mầm thay đổi từ vài năm đến cả hàng chục năm hoặc lâu hơn tùy thuộc vào loài cây và các điều kiện môi trường. Hầu hết các hạt đều giữ được tới một năm hoặc hai năm sau cho tới khi có điều kiện thuận lợi để nảy mầm. Như vậy, đất là nơi lưu giữ những hạt chưa nảy mầm và có thể giữ nhiều năm. Đó là lý do mà thảm thực vật lại xuất hiện khá nhanh sau cháy, hạn, lụt hoặc những thảm hoạ môi trường khác.

Sự nảy mầm của hạt và sự phát triển của cây mầm

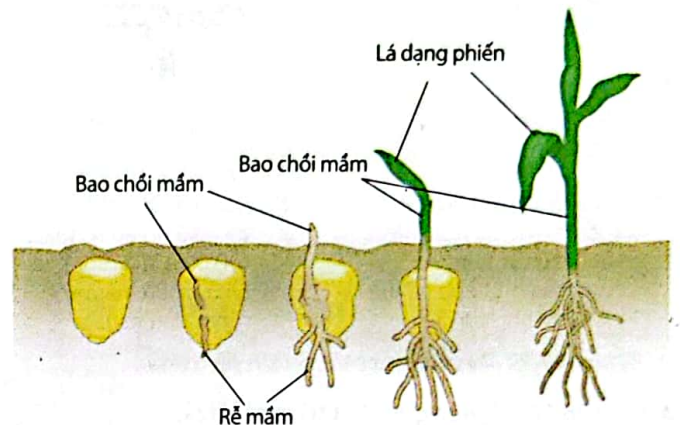
Sự nảy mầm của hạt phụ thuộc vào sự **hấp thụ nước**, mà sự hút nước là do thế nước thấp của hạt khô. Sự hấp thụ nước làm cho hạt trương lên và làm tách vỡ vỏ hạt và cũng gây nên những sự biến đổi chuyển hoá trong phôi để phôi khởi động lại sự sinh trưởng. Sau khi hấp thụ nước, các enzyme bắt đầu tiêu hoá các chất dự trữ trong nội nhũ hoặc lá mầm và các chất dinh dưỡng được chuyển tới các miền sinh trưởng của phôi.

Cơ quan đầu tiên thoát ra khỏi hạt nảy mầm là rễ mầm, tức là rễ phôi. Tiếp theo, đỉnh chồi phải xuyên qua mặt đất. Ở hạt đậu vườn và ở hạt nhiều cây hai lá mầm thực khác, có một đoạn cong hình thành ở trụ dưới lá mầm và sự sinh trưởng đẩy đoạn cong đó lên khỏi mặt đất (**Hình 38.9a**). Được ánh sáng kích thích trụ dưới lá mầm vươn thẳng lên đưa các lá mầm và trụ trên lá mầm lên. Như vậy, đỉnh chồi mảnh mai và lá mầm đồ sộ được kéo lên thay vì đỉnh chồi được đẩy lên trước qua lớp đất thô ráp. Trụ trên lá mầm giờ đây trải các lá phiên đầu tiên ra và đó là những lá thật khác biệt với các lá mầm hay lá hạt. Lá phiên trải rộng ra, có màu lục và bắt đầu tạo chất dinh dưỡng do quang hợp. Các lá mầm teo lại và rụng xuống từ cây mầm, các chất dự trữ dinh dưỡng bị rút hết do sự nảy mầm của phôi.

Một số cây một lá mầm chẳng hạn như ngô và những cây họ lúa khác, sử dụng các cách khác nhau để xô đẩy đất khi nảy mầm (**Hình 38.9b**). Bao chồi mầm là bao bao bọc và bảo vệ chồi phôi đẩy lên phía trên qua đất và vào không khí. Rồi đỉnh chồi mọc thẳng qua một đường ống của bao chồi mầm hình ống và cuối cùng phá vỡ qua đỉnh bao chồi mầm.



(a) Cây đậu vườn. Ở cây đậu vườn, sự vươn thẳng của đoạn uốn cong ở trụ dưới lá mầm đã kéo các lá mầm vươn khỏi mặt đất.



(b) Cây ngô. Ở cây ngô và các cây họ lúa khác, chồi mọc thẳng xuyên qua ống của bao chồi mầm.

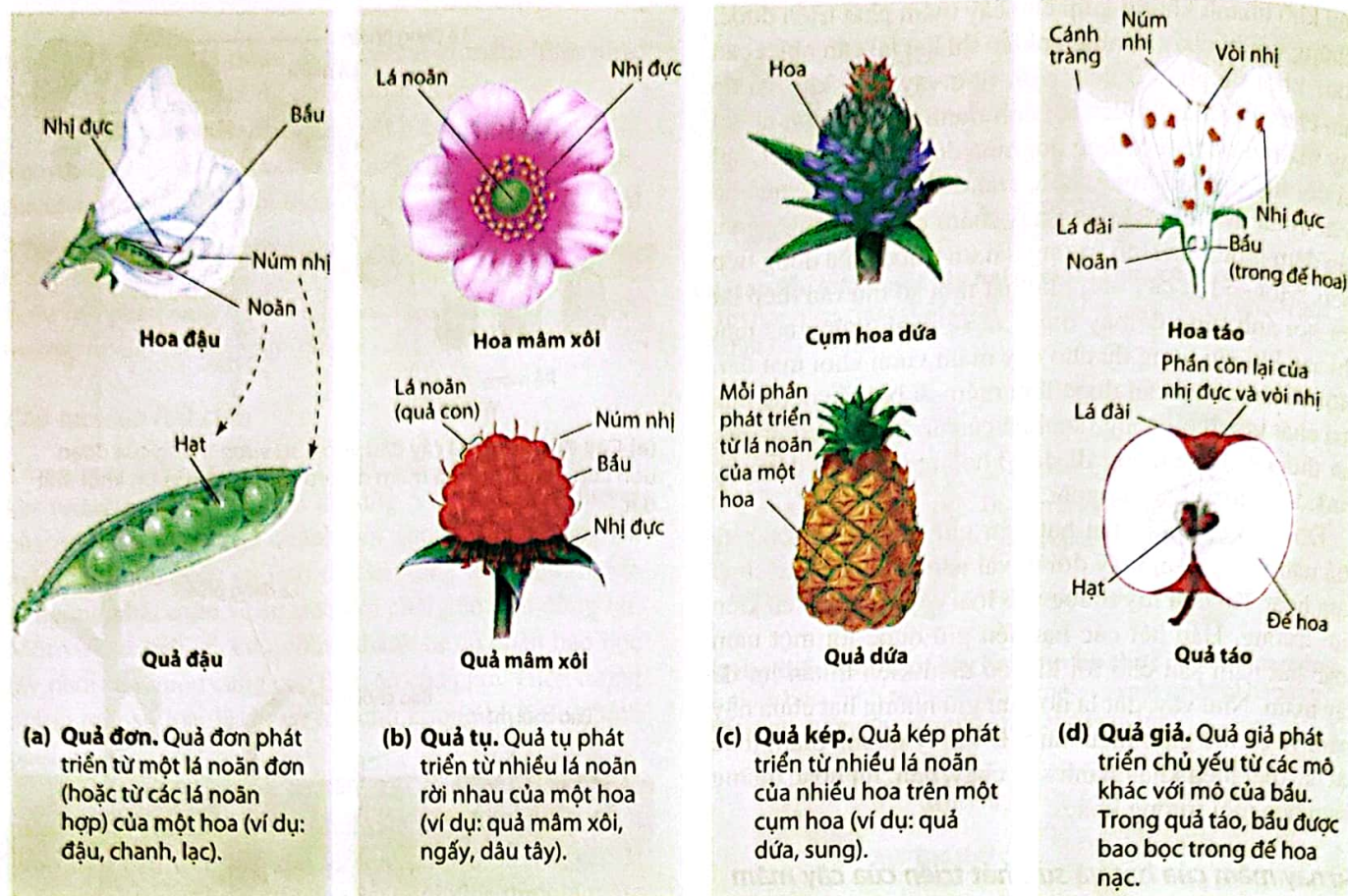
▲ Hình 38.9 Hai kiểu nảy mầm thường gặp của hạt.

? Cây mầm của đậu và ngô bảo vệ hệ thống chồi của chúng khi chúng đẩy qua đất như thế nào?

Hình dạng và chức năng của quả

Trong khi hạt phát triển từ noãn, thì bầu của hoa phát triển thành quả, quả bảo vệ cho hạt bên trong và khi chín giúp phát tán hạt nhờ gió hoặc động vật. Sự thụ tinh tạo nên sự thay đổi hormone làm cho bầu biến đổi thành quả. Nếu như hoa không được thụ phấn thì quả điển hình không được phát triển và toàn bộ hoa thường sẽ héo đi và rụng xuống.

Trong khi quả phát triển thì vách bầu trở thành vỏ quả là vách dày lên của quả. Khi bầu lớn lên thì các phần khác của hoa thường khô héo và rụng đi. Ví dụ, đầu nhụy ở quả đậu là phần tàn còn lại của vòi nhụy ở hoa cây đậu.



▲ Hình 38.10 Nguồn gốc phát triển của quả.

Quả được phân loại theo một số kiểu, tùy theo nguồn gốc phát triển của nó. Phần lớn quả được phát triển từ một lá noãn đơn hoặc một số lá noãn hợp lại và như vậy được gọi là **quả đơn** (Hình 38.10a). Một số quả đơn khô như quả đậu, quả dẻ, còn những quả khác thì nạc như quả xuân đào (xem Hình 30.8). **Quả tụ** là do một hoa đơn có nhiều hơn một lá noãn rời mà mỗi lá noãn hình thành nên một quả nhỏ (Hình 38.10b). Những “quả nhỏ” đó cụm lại với nhau trên một đế hoa như ở quả mâm xôi. **Quả kép** phát triển từ cụm hoa là nhóm của các hoa nhỏ cụm lại với nhau. Khi vách của nhiều bầu bắt đầu dày lên thì chúng dính lại với nhau và hợp thành một quả như ở quả dứa (Hình 38.10c).

Ở một số cây hạt kín, các phần khác của hoa thêm vào bầu tạo nên cái chúng ta vẫn gọi là quả. Những quả như thế được gọi là **quả có phần phụ** hay quả giả. Ví dụ, ở hoa táo, bầu nằm trong đế hoa và phần mọng của quả đơn đó được phát triển chủ yếu từ đế hoa rộng ra; chỉ có phần lõi của quả táo là phát triển từ bầu mà thôi (Hình 38.10d). Một ví dụ khác nữa là quả dâu tây, một kiểu quả tụ gồm một đế hoa lớn mang những quả một hạt bé nhỏ.

Quả thường chín cùng thời gian mà hạt đã hoàn toàn phát triển đầy đủ. Còn trái lại, quả khô chín như quả đậu tương chẳng hạn, thì cần có sự già và khô đi của mô quả, quá trình mà ở các quả nạc không xảy ra. Những mối tương tác phức tạp của hormone gây nên ở những quả ăn

được để thu hút động vật giúp phát tán hạt. “Phần nạc” quả trở nên mềm mọng hơn là do các enzyme tiêu hoá các chất thành tế bào. Màu sắc thường thay đổi từ màu xanh tới các màu khác như đỏ, cam hay vàng. Quả trở nên ngọt hơn vì các acid hữu cơ hay các phân tử tinh bột được chuyển thành đường và có thể đạt tới nồng độ 20% trong quả chín. **Hình 38.11** khảo sát một số cơ chế phát tán quả một cách chi tiết hơn. Trong chương này bạn đã học về những nét đặc trưng của sự sinh sản ở thực vật hạt kín là hoa, quả và sự thụ tinh kép. Trong chương sau bạn sẽ được học tiếp về nhiều thực vật hạt kín cũng có sinh sản vô tính.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 38.1

1. Phân biệt sự thụ phấn và sự thụ tinh.
2. Ưu việt của sự ngủ ở hạt là gì?
3. Hãy giải thích tại sao bốn kiểu quả được mô tả ở Hình 38.10 không phải những kiểu hoàn toàn tách biệt.
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu như hoa có vòi nhụy ngắn hơn thì ống phấn dễ dàng tìm đến túi phôi hơn. Vậy hãy nêu một cách giải thích tại sao những vòi nhụy dài vẫn được tiến hoá ở phần lớn thực vật có hoa.

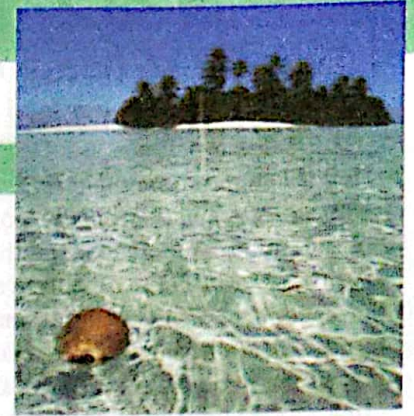
Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Khảo sát Sự phát tán của quả và hạt

Đời sống của thực vật phụ thuộc vào việc kiếm được mảnh đất màu mỡ. Nhưng nếu hạt mà rơi xuống và mọc ngay cạnh cây mẹ thì có ít cơ hội cạnh tranh thành công về các chất dinh dưỡng. Để phát triển được thì hạt phải được phát tán rộng rãi. Cây cối sử dụng các tác nhân phát tán sinh học cũng như các tác nhân không sinh học như nước và gió.

Phát tán nhờ nước

► Một số hạt và quả trôi nổi có thể sống sót hàng tháng hoặc hàng năm trên biển cả. Quả dừa có phôi hạt, "cùi dừa" trắng, nạc (nội nhũ) nằm bên trong lớp cứng (vỏ quả trong) được bao bọc bởi lớp vỏ sợi xơ nổi và dày.



Phát tán nhờ gió

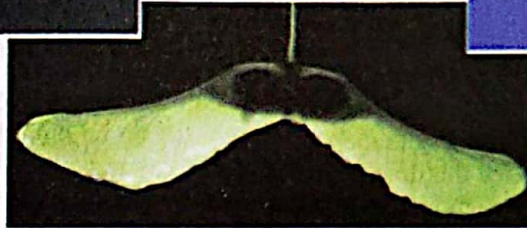
► Hạt có cánh của cây bí leo nhiệt đới châu Á *Alsomitra macrocarpa* lướt trên không của rừng mưa thành từng vòng rộng khi phát tán.



► Một số hạt và quả có "dù bay" với phần ngọn hình dù của các lông phân nhánh dày và rối thường tạo thành những cụm bay bóng như hạt cây bồ công anh. Một cơn gió nhẹ thổi đưa các hạt này bay lên cao.



► Quả có cánh của cây thích quay tròn giống như cánh quạt của máy bay trực thăng rơi xuống chậm và làm tăng cơ hội cho gió thổi ngang mang đi xa hơn.



► Một số cây có lặn gãy xuống đất và lặn chạy trên đất làm vung vãi hạt.



Phát tán nhờ động vật

► Hình dạng gai giống cái đinh trên quả cây leo *Tribulus terrestris* có thể chọc thủng bánh xe đạp và làm bị thương động vật kể cả con người. Khi những cái đinh đó được rút ra và vứt bỏ thì cũng là lúc hạt được phát tán.



► Kiến được hấp dẫn tới hạt bởi chất hoá học cùng với thức ăn giàu acid béo, amino acid và đường. Kiến mang hạt tới tổ của chúng ở dưới đất nơi mà thức ăn (phần có màu nhạt thể hiện bên cạnh) được mang về cho ấu trùng ăn. Do kích thước của hạt và hình dạng khó tha hoặc do vỏ cứng nên phần còn lại thường được nằm lại trong tổ kiến, nơi nó nảy mầm.



► Hạt của những quả ăn được phát tán trong phân như phân của gấu đen thể hiện ở đây. Cách phát tán này có thể mang hạt đi xa khỏi cây mẹ.

► Một số động vật như con sóc chẳng hạn tích trữ hạt hoặc quả trong các kho dự trữ dưới đất. Nếu con vật chết hoặc quên nơi cất dấu lương thực đó thì hạt sẽ nảy mầm.



Thực vật có hoa sinh sản hữu tính, vô tính hoặc cả hai

Hãy tưởng tượng rằng cắt một ngón tay của bạn và xem xem nó có phát triển thành một bản sao chính xác của bạn. Nếu điều này thực sự có thể xảy ra thì nó sẽ là một ví dụ về sự sinh sản vô tính, trong đó con cái được sinh ra từ một thân sinh đơn độc mà không có tái tổ hợp di truyền. Kết quả là một dòng các cá thể giống hệt về mặt di truyền được sinh ra bằng cách vô tính. Sự sinh sản vô tính thường gặp ở thực vật hạt kín cũng như ở những thực vật khác và với một số loài thì đó là kiểu sinh sản chính.

Các cơ chế của sinh sản vô tính

Sự sinh sản vô tính ở thực vật điển hình là sự kéo dài khả năng sinh trưởng vô hạn. Chúng ta nhớ lại rằng cây có mô phân sinh là mô của các tế bào phân chia, không phân hoá để có thể giữ hoặc làm mới sự sinh trưởng một cách không ngừng. Hơn nữa tế bào mô mềm trong khắp cơ thể cây, có thể phân chia và phân hoá thành các kiểu tế bào chuyên hoá hơn làm cho cây tái sinh những phần đã mất. Những đoạn cơ quan dinh dưỡng tách rời của một số cây, có thể phát triển thành một cây con hoàn chỉnh; ví dụ, thân cây cắt rời có thể phát triển các rễ phụ và trở thành một cây trọn vẹn. Sự **đứt đoạn** như thế là sự phân tách cây mẹ thành từng phần để phát triển thành những cây trọn vẹn là một trong những kiểu thường gặp nhất của sự sinh sản vô tính. Những cây con trên lá cây thuốc bỏng *Kalanchoe* là ví dụ điển hình của kiểu đứt đoạn ít thấy (xem Hình 35.7). Một dạng sinh sản vô tính khác ở một số loài là hệ rễ của một cây sinh ra nhiều chồi phụ rồi tách hệ thống chồi đó ra. Kết quả là một dòng vô tính được tạo ra bằng sinh sản vô tính từ một cây mẹ (**Hình 38.12**). Sự truyền giống vô tính như thế đã tạo nên những dòng thực vật lâu đời nhất được biết như một nhóm cây



▲ **Hình 38.12** Sinh sản vô tính ở cây dương lá rung. Một số rừng cây dương lá rung như ở hình trên gồm hàng nghìn cây được lưu truyền do sinh sản vô tính. Mỗi lùm cây đều phát sinh từ hệ rễ của một cây mẹ. Cần ghi nhận rằng sự khác nhau về di truyền giữa các bụi được lưu truyền từ các cây mẹ khác nhau ở các thời gian khác nhau về sự phát triển màu lá mùa thu và sự rụng lá.

dầu nhựa *Larrea tridentata* ở vùng sa mạc Mojave thuộc California ước tính ít nhất có 12.000 năm tuổi.

Một cơ chế hoàn toàn khác của sinh sản vô tính đã tiến triển ở cây bồ công anh và một số những cây khác. Những cây này đôi khi có thể sinh ra hạt không thụ phấn hoặc thụ tinh. Sự sinh sản vô tính như thế được gọi là **vô phôi sinh** (apomixis từ tiếng Hy Lạp có nghĩa là “từ bỏ những hành động của giao phối”) bởi vì không có sự kết hợp hay không sinh ra tinh trùng và trứng. Thay vì một tế bào lưỡng bội trong noãn sinh ra phôi và noãn trưởng thành thành hạt và hạt cây bồ công anh phát tán theo gió. Như vậy, cây này tự nhân giống bằng quá trình vô tính nhưng lại có ưu việt của sự phát tán hạt mà thường là cùng với sự sinh sản hữu tính. Đưa sinh sản vô phôi vào các cây trồng lai giống là mục đích to lớn của các nhà tạo giống thực vật bởi vì vô phôi sinh, cho phép các cây lai chuyển hệ gene mong muốn còn nguyên vẹn tới con cái của chúng.

Những ưu việt và bất lợi của sinh sản vô tính so với sinh sản hữu tính

Một điểm ưu việt của sinh sản vô tính là không cần đến tác nhân thụ phấn. Điều này có thể có lợi trong trường hợp nơi các cây của cùng một loài phân bố rải rác thì chắc gì đã được cùng một tác nhân thụ phấn đến viếng thăm. Sinh sản vô tính cũng cho phép cây chuyển toàn bộ hệ gene một cách nguyên vẹn cho con cái chúng. Trái lại, khi sinh sản hữu tính thì cây chỉ chuyển một nửa số allele của nó cho con. Nếu như cây thích hợp hoàn toàn với môi trường ổn định thì sinh sản vô tính có thể là ưu việt. Một cây mạnh khoẻ thích nghi tốt với môi trường của nó, có thể nhân ra nhiều bản sao chính nó và nếu xung quanh môi trường vẫn giữ ổn định thì những cây được nhân bản vô tính này về mặt di truyền học vẫn thích nghi tốt với chính các điều kiện môi trường mà cây mẹ đã hưng thịnh.

Nói chung, các dòng vô tính được tạo ra bằng sinh sản vô tính không phải non yếu như các cây mầm của sinh sản hữu tính. Các cây nhân bản vô tính được sinh ra từ những đoạn cây dinh dưỡng trưởng thành từ cây mẹ cho nên vì thế người ta lại gọi sinh sản vô tính là **sinh sản dinh dưỡng**. Trái lại, sự nảy mầm của hạt là giai đoạn mong manh trong đời sống của cây. Hạt có chắc cứng thì cũng cho cây mầm mảnh mai trước các con vật ăn hại, vật ký sinh, gió và các mối đe dọa khác. Trong thiên nhiên hoang dại, chỉ có một phần rất ít cây mầm chịu đựng được để trở thành cây trưởng thành. Sự sản sinh ra một lượng rất lớn hạt là để bù trừ cho số cá thể sống sót và tạo cho sự chọn lọc tự nhiên những biến dị di truyền phong phú để sàng lọc. Tuy nhiên, điều này là biện pháp rất đắt cho sự sinh sản với ý nghĩa nguồn dự trữ bị tiêu thụ cho ra hoa và kết quả.

Sự sinh sản hữu tính sinh ra những biến dị trong con cái và quần thể và điều đó có thể là ưu việt trong các môi trường không ổn định, nơi có nhiều tác nhân gây bệnh phát triển và những dao động khác nhau ảnh hưởng tới sự sống còn và sự thành công của sinh sản. Trái lại, tính đồng đều của kiểu gene của cây do sinh sản vô tính đưa

chúng vào thảm họa lớn của sự tuyệt chủng cục bộ nếu như có sự thay đổi môi trường chẳng hạn như sự xuất hiện một chủng mới của dịch bệnh. Hơn thế nữa hạt (luôn được sinh ra bằng cách hữu tính) lại dễ dàng phát tán con cái đến những địa điểm xa hơn. Cuối cùng, sự ngủ của hạt làm cho sự sinh trưởng được đình lại cho đến khi điều kiện của môi trường trở nên thuận lợi hơn.

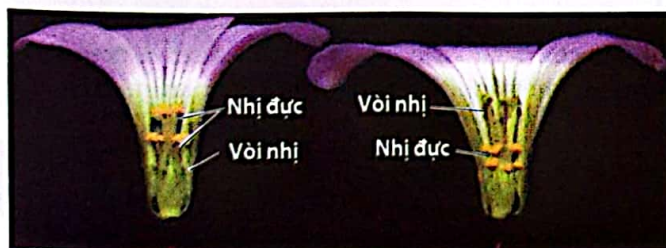
Trong khi những ưu việt lớn lao của sinh sản hữu tính là tăng tính đa dạng di truyền cho con cái, thì một số hoa như hoa cây đậu vườn lại tự thụ tinh. Quá trình này được gọi là "tự" có thể là thuộc tính của một số cây trồng vì nó bảo đảm hạt sẽ phát triển. Tuy nhiên, ở nhiều loài thực vật hạt kín có cơ chế tiến hoá tạo ra khó khăn hoặc bất lực cho hoa để tự thụ tinh như chúng ta sẽ thảo luận tiếp theo.

Những cơ chế ngăn cản sự tự thụ tinh

Những cơ chế khác nhau ngăn cản sự thụ tinh góp phần vào sự đa dạng di truyền bằng cách bảo đảm tính tử và trứng đến từ các cây khác nhau. Trong trường hợp các loài khác gốc thì cây không thể có tự thụ tinh bởi vì các cá thể khác nhau chỉ có hoặc hoa đực (không có lá noãn) hoặc hoa cái (không có nhị đực) (**Hình 38.13a**). Những cây khác có hoa có nhị đực và lá noãn hữu thụ, được chín ở các thời gian khác nhau, hoặc được sắp xếp về mặt cấu trúc theo cách không đảm bảo cho động vật thụ phấn có thể chuyển hạt phấn từ một hoa tới ngay đầu nhị



(a) Một số loài, như cây trạch tả (*Sagittaria latifolia*) là cây khác gốc, có những cây chỉ có hoa đực (bên trái) hoặc chỉ có hoa cái (bên phải).



Hoa "thrum"

Hoa "pin"

(b) Một số loài như chua me đất *Oxalis alpina* có hai kiểu hoa trên các cây khác nhau: "thrum" có vòi ngắn và nhị dài và "pin" có vòi dài và nhị ngắn. Một con côn trùng đi tìm mật cũng dính hạt phấn trên các phần khác nhau của cơ thể nó, hạt phấn thrum sẽ rơi lên đầu nhị pin và ngược lại.

▲ **Hình 38.13** Một số kiểu thích nghi của hoa ngăn ngừa sự tự thụ tinh.

của chính hoa đó (**Hình 38.13b**). Tuy thế, cơ chế chung chống lại sự tự thụ tinh ở thực vật có hoa là tính **tự không tương thích**, đó là khả năng của một cây từ chối hạt phấn của mình và đôi khi cả hạt phấn của những cá thể có quan hệ gần gũi. Nếu hạt phấn rơi trên đầu nhị của hoa trên cùng một cây thì trở ngại về hoá sinh sẽ ngăn cản hạt phấn hoàn thiện sự phát triển và sự thụ tinh trứng.

Các nhà nghiên cứu đã làm sáng tỏ các cơ chế phân tử tham gia vào tính không tương thích. Đáp ứng của cây cũng tương tự sự đáp ứng miễn dịch của động vật, trong đó cả hai đều trên cơ sở khả năng phân biệt các tế bào "của mình" với tế bào "không phải của mình". Điều khác nhau chủ yếu là hệ thống miễn dịch của động vật loại bỏ các không phải của mình như khi mà hệ thống tăng cường sự phòng chống mầm bệnh hoặc loại bỏ cơ quan cấy ghép (xem Chương 43). Trái lại tính tự không tương thích ở thực vật là loại bỏ chính mình.

Sự nhận biết hạt phấn "của mình" có cơ sở trên gene của tính tự không tương thích được gọi là gene *S*. Trong vốn gene của quần thể thực vật, có đến hàng tá allele của một gene *S*. Nếu như một hạt phấn có allele phù hợp với allele của núm nhụy nơi hạt phấn rơi vào, thì ống phấn không nảy mầm được. Tùy thuộc vào loài mà khả năng tự nhận biết đã ngăn cản sự nảy mầm của ống phấn bởi một trong hai cơ chế phân tử là tính tự không tương thích của thể giao tử hoặc tính tự không tương thích của thể bào tử.

Trong tính tự không tương thích của thể giao tử, thì allele *S* trong hệ gene của hạt phấn điều khiển việc cản trở sự thụ tinh. Ví dụ, một hạt phấn S_1 từ thể bào tử cây mẹ $S_1 S_2$ thất bại trong việc thụ tinh được với hoa của cây $S_1 S_2$ nhưng lại thụ tinh được với hoa $S_2 S_3$. Một hạt phấn S_2 cũng không thụ tinh được hoa đó. Sự tự nhận biết đó kéo theo sự phân huỷ enzyme của RNA trong ống phấn. Enzyme thủy phân RNA được vòi nhụy tạo ra và đi vào ống phấn. Nếu như ống phấn là kiểu "của mình" thì những enzyme này sẽ phá huỷ RNA của nó.

Trong tính tự không tương thích của thể bào tử thì sự thụ tinh bị ngăn cản bởi gene allele *S* tạo ra trong mô của thể bào tử mẹ dính với vách hạt phấn. Ví dụ, không một hạt phấn nào của S_1 cũng như S_2 từ thể bào tử mẹ $S_1 S_2$ sẽ thụ tinh được với tế bào trứng của hoa $S_1 S_2$ hoặc $S_2 S_3$ vì mô của cây mẹ $S_1 S_2$ dính với vách hạt phấn. Tính không tương thích của thể bào tử kèm theo cách truyền tín hiệu ở tế bào biểu bì của núm nhụy và điều đó ngăn cản sự nảy mầm của hạt phấn.

Một số cây trồng chẳng hạn như đậu, ngô, cà chua, thường là tự thụ phấn với kết quả khả quan. Tuy nhiên, các nhà nhân giống cây thường lai các thứ cây trồng khác nhau để tổ hợp các đặc điểm tốt nhất của các thứ cây và ngăn ngừa sự suy giảm sức sống do quá nhiều nội phối (xem Chương 14). Để nhận được hạt giống lai, ngày nay các nhà nhân giống cây phải ngăn chặn sự tự thụ tinh hoặc bằng cách chịu khó cắt bỏ túi phấn từ cây mẹ cho hạt hoặc bằng cách phát triển cây đực bất thụ. Sự lựa chọn sau đang được phát triển. Cuối cùng thì có thể là có khả năng áp đặt tính tự không tương thích về mặt di truyền đối với các loài cây trồng mà thường có tính tự tương thích. Những nghiên cứu cơ bản về tính tự không tương thích có thể có ứng dụng trong nông nghiệp.

Nhân giống sinh dưỡng và nông nghiệp

Với mục đích tăng cường cây trồng và cây cảnh con người đã có nhiều phương pháp khác nhau về nhân giống vô tính thực vật hạt kín. Hầu hết các phương pháp này đều đặt cơ sở trên khả năng của cây hình thành nên rễ phụ và chồi phụ.

Nhân giống bằng giâm cành

Hầu hết các cây trong nhà và các cây cảnh dạng cây gỗ và các cây ăn quả được sinh sản vô tính bằng các đoạn cây được gọi là cành giâm. Trong một số trường hợp người ta dùng chồi thân làm cành giâm. Ở đầu cuối lát cắt của chồi có sinh ra một khối các tế bào phân chia, không phân hoá được gọi là **mô sẹo (callus)** và các rễ phụ phát triển từ mô sẹo. Nếu như đoạn chồi có cả lóng thì rễ phụ phát triển không qua giai đoạn mô sẹo. Một số cây kể cả cây hoa tím châu Phi có thể nhân ra từ một lá dễ hơn là từ thân. Đối với những cây khác, cành giâm được lấy từ những đoạn thân dự trữ chuyên hoá. Ví dụ, khoai tây có thể cắt thành một số mảnh, mỗi mảnh có một chồi đỉnh dưỡng hay là “mắt” sẽ sinh ra toàn cây.

Ghép cây

Trong một biến đổi của sinh sản sinh dưỡng từ kỹ thuật giâm cành là một cành hoặc chồi lấy từ một cây có thể ghép sang một cây của loài có mối quan hệ chặt chẽ hoặc một thứ khác của cùng loài đó. Ghép cây tạo khả năng để tổ hợp những đặc tính tốt nhất của các loài hay các thứ khác nhau vào một cây duy nhất. Ghép cây thường làm khi cây còn non. Cây dùng để cung cấp hệ rễ được gọi là **gốc ghép**, cành được ghép lên gốc ghép là **cành ghép**. Ví dụ, cành ghép từ một thứ nho Pháp cho nho làm vang thượng hạng đem ghép lên gốc ghép của một thứ nho Mỹ mà thứ này chống chịu được với một số bệnh ở đất. Các gene của cành ghép xác định tính chất của quả không bị giảm sút bởi tính chất di truyền của gốc ghép. Tuy nhiên, trong một số trường hợp ghép cây, gốc ghép có thể làm biến đổi tính chất của hệ thống chồi phát triển từ cành ghép. Ví dụ, các cây ăn quả lùn cho phép thu hoạch quả dễ dàng được ghép các cành bình thường lên gốc ghép của các thứ lùn sẽ làm chậm sự sinh trưởng của hệ thống chồi thân. Do hạt được sinh ra bởi phần của cây phát triển từ cành ghép cho nên chúng sinh ra những cây của các loài của cành ghép khi đem trồng.

Nhân giống vô tính trong ống nghiệm và các kỹ thuật liên quan

Các nhà sinh học thực vật đã dùng phương pháp *in vitro* để tạo ra và nhân giống vô tính các thứ cây mới. Có thể cho mọc toàn cây từ những mẫu nhỏ nuôi cấy từ lát cắt mô của cây mẹ hoặc ngay cả từ những tế bào mô mềm đơn độc trên một môi trường nhân tạo có chứa các chất dinh dưỡng và các hormone (**Hình 38.14a**). Các tế bào được nuôi cấy phân chia và tạo thành mô sẹo không phân hoá. Khi sự cân bằng hormone được điều chỉnh trong môi trường nuôi cấy thì mô sẹo mọc ra chồi và rễ với các tế



(a) Chỉ một ít tế bào mô mềm từ củ cà rốt sinh ra callus này, một khối tế bào không phân hoá.



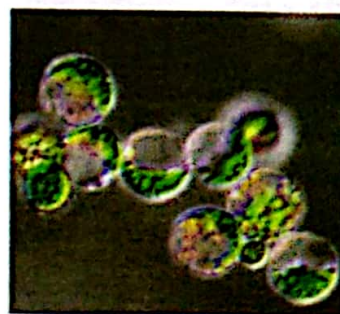
(b) Callus phân hoá thành toàn bộ cây với lá, thân và rễ.

▲ **Hình 38.14** Nhân giống vô tính cà rốt trong ống nghiệm. (xem thêm Hình 20.16)

bào đã hoàn toàn được phân hoá (**Hình 38.14b**). Cây con trong ống nghiệm có thể đem ra trồng trong đất, chúng sẽ tiếp tục sinh trưởng. Một cây có thể nhân giống hàng nghìn bản sao bằng cách chia mô sẹo thành nhiều phần. Giờ đây phương pháp này được dùng để nhân giống lan cũng như nhiều thứ cây gỗ và cây bụi quan trọng trong nghề làm vườn.

Việc nuôi cấy mô thực vật cũng làm dễ dàng cho kỹ thuật di truyền. Hầu hết các kỹ thuật để đưa gene ngoài vào cây đòi hỏi những mảnh nhỏ của mô thực vật hoặc những tế bào đơn nhất như là nguyên liệu khởi đầu. Trong sinh học thực vật thuật ngữ **chuyển gene** được dùng để mô tả những cơ thể được biến đổi gene (GM) tức là cây đã được kỹ thuật đưa gene từ loài khác vào. Việc nuôi cấy trong ống nghiệm đã tạo khả năng để tái tạo các thực vật GM từ một tế bào một cây mà DNA ngoại lai được đưa vào cây đó. Các kỹ thuật của kỹ thuật di truyền đã được thảo luận chi tiết hơn ở Chương 20.

Một số nhà nghiên cứu kết hợp một kỹ thuật được gọi là **dung hợp tế bào trần** với các phương pháp nuôi cấy mô để tạo những giống cây mới mà có thể được nhân giống. Tế bào trần là tế bào thực vật mà thành của nó bị huỷ đi bằng cách xử lý enzyme (cellulase và pectinase) tách chiết từ nấm (**Hình 38.15**). Trước khi tế bào trần

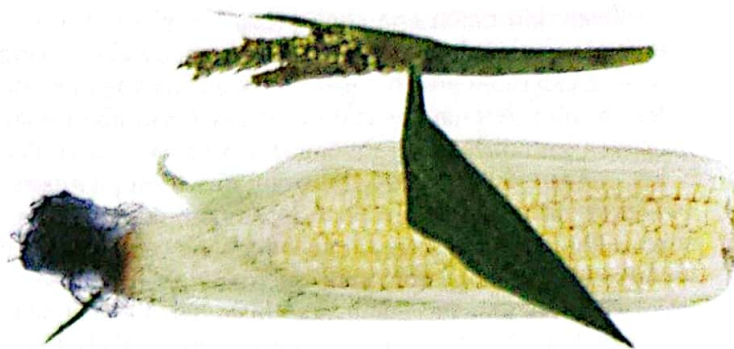


50 µm

◀ **Hình 38.15** Tế bào trần. Những tế bào này không có thành được tạo ra bằng cách xử lý tế bào hoặc mô với enzyme phân huỷ thành tế bào. Những enzyme này được tách chiết từ một số loại nấm. Các nhà nghiên cứu có thể dung hợp tế bào trần từ các loài khác nhau để tạo tế bào lai và có thể nuôi cấy tế bào lai đó để tạo nên cây mới (LM).

được nuôi cấy cần được sàng lọc các đột biến để chúng có thể cải thiện giá trị của các cây nông nghiệp. Trong một số trường hợp có thể dung hợp hai tế bào trần từ hai loài cây khác nhau mà vốn chúng không thể lai được với nhau, rồi sau đó cấy tế bào trần lai. Mỗi tế bào trần có thể sinh ra thành tế bào và cuối cùng hình thành nên một cây lai con. Một thành tựu trong phương pháp này là lai giữa khoai tây và một loài hoang dại có quan hệ gần gũi được gọi là cây lu lu dục. Lu lu dục là cây chịu đựng được với thuốc diệt cỏ thường dùng để diệt cỏ dại. Cây lai cũng chống chịu tốt tạo cho nó có thể chịu được việc “diệt cỏ dại” của cánh đồng với chất diệt cỏ mà không giết chết cây khoai tây.

Nuôi cấy *in vitro* tế bào và mô thực vật là phương pháp cơ bản cho hầu hết các kiểu công nghệ sinh học thực vật. Quá trình cơ bản khác là tạo nên những cây chuyển gene bằng các phương pháp khác nhau của kỹ thuật di truyền. Trong phần sau chúng ta sẽ xét sâu hơn về công nghệ sinh học thực vật.



▲ **Hình 38.16** Ngô: một sản phẩm của chọn lọc nhân tạo.

Ngô hiện nay (dưới) có nguồn gốc từ loài teosinte hoang dại (trên). Hạt teosinte bé nhỏ và mỗi cây có một lá bẹ cần phải bỏ đi mới lấy được hạt. Khi chín, hạt rụng để phát tán và có thể gây khó khăn cho việc thu hoạch đối với người trồng trọt trước đây. Những người trồng trọt thời đồ đá mới đã chọn lọc loại có lõi và hạt lớn dính chặt hạt vào lõi và một lá bẹ dai bao lấy lõi.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 38.2

1. Tại sao cả hai “chiến lược” vô tính và hữu tính đều góp phần thành công trong sinh sản của thực vật?
2. Quả chuối không hạt, loại quả phổ biến nhất trên thế giới, mất khả năng chống lại hai loại dịch bệnh về nấm. Tại sao các bệnh dịch này lại thường gây nên những thiệt hại to lớn cho các cây trồng sinh sản vô tính?
3. Hãy kể những điều dường như là bất lợi của sự tự thụ tinh như “chiến lược” sinh sản trong tự nhiên và điều ngạc nhiên là khoảng 20% các loài cây hạt kín chủ yếu dựa vào tự thụ tinh. Mặc dù nhìn chung là khá tốt trong tự nhiên, sự tự thụ tinh được gọi là “ngộ cụt của tiến hoá”. Hãy nêu một lý do tại sao sự tự thụ tinh có thể được chọn lọc trong tự nhiên mà lại là ngộ cụt của tiến hoá.
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Khoai tây (*Solanum tuberosum*) và cà chua (*Solanum lycopersicum*) là các loài có quan hệ gần gũi. Nếu như bạn cho lai hai loài đó thì có thể có cây lai và cho ra củ giống khoai tây và quả giống cà chua trên cùng một cây được không?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 38.3

Con người biến đổi cây trồng bằng chọn giống và kỹ thuật di truyền

Con người đã can thiệp vào sự sinh sản và vào bản chất di truyền của thực vật ngay từ buổi bình minh của nông nghiệp. Thật vậy, nói không ngoa, cây ngô là một kỳ vật không tự nhiên do con người tạo ra. Để nó trong tự nhiên thì cây ngô sớm bị tuyệt chủng vì đơn giản là nó không thể phát tán hạt được. Hạt ngô không chỉ dính chặt vào trục giữa (lõi ngô) mà còn được bảo vệ thường xuyên

bằng một bao lá xung quanh (“lá bẹ”) (**Hình 38.16**). Những thuộc tính đó do sự chọn lọc nhân tạo của con người mà có. (Xem Chương 22 để tóm tắt khái niệm cơ bản về chọn lọc nhân tạo). Dù cho không hiểu các nguyên lý khoa học cơ sở của nhân giống thực vật, những người ở thời đồ đá mới (thời đồ đá muộn) đã thuần hoá hầu hết mọi loại cây trồng ngày nay với một giai đoạn tương đối ngắn, khoảng 10.000 năm về trước. Nhưng biến đổi di truyền đã bắt đầu chẳng bao lâu khi con người thay đổi cây trồng bằng chọn lọc nhân tạo. Ví dụ, các loài lúa mì mà chúng ta dùng làm lương thực, đã tiến hoá bởi sự lai giống tự nhiên giữa các loài khác nhau của họ lúa. Sự lai giống là phổ biến trong giới thực vật và từ lâu đã được các nhà chọn giống khai thác để cung cấp các biến dị di truyền cho chọn lọc nhân tạo và nâng cao năng suất.

Chọn giống thực vật

Nghệ thuật nhận ra các đặc điểm có giá trị là quan trọng trong chọn giống thực vật. Các nhà chọn giống xem xét kỹ lưỡng các cánh đồng của họ và đi đến các nước khác tìm các giống đã được thuần hoá hoặc hoang dại họ hàng có các đặc điểm mong muốn. Các đặc điểm đó đôi khi là tự phát do đột biến, nhưng tỷ lệ tự nhiên của đột biến là khá thấp và không chắc chắn để sinh ra mọi đột biến mà các nhà chọn giống cần để nghiên cứu. Đôi khi các nhà chọn giống muốn tạo ra nhiều đột biến bằng cách xử lý số lượng lớn hạt hay cây mầm bằng tia X, phóng xạ hoặc hoá chất.

Khi những đặc điểm mong muốn đã được xác định ở loài hoang dại, các loài hoang dại sẽ được lai với giống đã được thuần hoá. Nhìn chung, đời sau của chúng được kế thừa đặc điểm mong muốn từ cây mẹ hoang dại và cũng được kế thừa nhiều nét không mong muốn cho nông nghiệp. Con cái thể hiện đặc điểm mong muốn lại được lai với các thành viên của các loài đã được thuần hoá và đời sau của chúng được kiểm tra đặc điểm mong muốn. Quá trình này được tiếp tục cho đến khi con cháu với các đặc điểm hoang dại mong muốn, giống với cây mẹ khởi sinh đã thuần hoá về các đặc tính nông nghiệp khác.

Trong khi nhiều nhà chọn giống thực vật phân chéo cho thực vật của một loài, thì một số phương pháp chọn giống lại dựa vào sự lai giữa hai loài xa nhau của cùng một chi. Ví dụ, như lai giữa hai loài thuộc chi *Musa* cho ra cây chuối Cavendish thông thường. Lai xa thường đem đến kết quả suy thoái hạt cây lai trong quá trình phát triển. Thường là phôi bắt đầu phát triển nhưng không có nội nhũ. Phôi lai đôi khi được cứu sống bằng cách giải phẫu lấy ra khỏi noãn và đem nuôi cấy trong *in vitro*.

Sự lai xa giữa hai thành viên thuộc hai chi khác nhau ít gặp hơn. Ví dụ, việc lai giữa cây lúa mì (*Triticum aestivum*) và cây lúa mạch đen (*Secale cereale*) tạo ra một cây mới được gọi là cây lúa mì lai có chứa bản sao nhiễm sắc thể của cả hai loài. Khi cây lúa mì lai được tạo ra đầu tiên năm 1870 thì nó được chú ý chỉ như là sự kỳ cục về thực vật học. Tuy nhiên, vào giữa những năm 1900 các nhà chọn giống đã thấy rõ là cây lúa mì lai này có tiềm năng phát triển thành cây trồng với sản lượng và chất lượng của cây lúa mì với sự chịu đựng được với stress lạnh, ẩm và đất acid của cây lúa mạch đen. Những cây lúa mì lai đầu tiên này thường kéo theo nhiều vấn đề. Cây cao, chín muộn dẫn tới cây đổ, từng bắt thụ một phần và sản lượng thấp. Điển hình là hạt nhẵn nhều, tỷ lệ nảy mầm thấp và chất lượng kém để xay thành bột và nướng bánh. Nhưng thông qua việc chọn lọc nhân tạo tiếp tục những vấn đề trên đã được giải toả và cây lúa mì lai bây giờ đã phát triển trên hơn 1 triệu hecta trên toàn thế giới (1 ha = 2,47 mẫu Anh acre). Có khoảng 600.000 ha đất cát, acid ở Ba Lan, nơi hạt cây này được dùng chủ yếu để chăn nuôi động vật. Về mặt dinh dưỡng thì nó tốt hơn lúa mạch đen và bột trộn tốt hơn với bột mì trong việc nướng bánh mì. Cây lúa mì lai mọc tốt ở đất nghèo, nơi đất nông nghiệp xấu cho sản lượng thấp. Nếu chúng ta cung cấp thức ăn cho dân số thế giới phát triển nhanh ở thế kỷ XXI thì những vùng đất nghèo nàn sẽ trở nên có năng suất.

Công nghệ sinh học và kỹ thuật di truyền thực vật

Công nghệ sinh học thực vật có hai nghĩa. Hiểu theo ý nghĩa chung nó bao hàm những sáng kiến trong việc sử dụng thực vật (hoặc những chất thu được từ cây cỏ) để tạo nên những sản phẩm sử dụng cho con người, một sự nỗ lực đã khởi đầu từ thời tiền sử. Theo nghĩa hẹp hơn thì công nghệ sinh học là sự sử dụng các sinh vật biến đổi gene trong nông nghiệp và trong công nghiệp. Thực vậy, trong hai thập niên gần đây kỹ thuật di truyền đã trở thành sức mạnh mà các thuật ngữ *kỹ thuật di truyền* và *công nghệ sinh học* đã trở nên đồng nghĩa trong phương tiện truyền thông.

Khác với các nhà chọn giống thực vật truyền thống, các nhà công nghệ sinh học thực vật hiện đại, bằng cách sử dụng kỹ thuật của kỹ thuật di truyền đã không hạn chế việc chuyển gene giữa các loài có quan hệ gần gũi hoặc các giống trong cùng một loài. Ví dụ, như kỹ thuật chọn giống truyền thống không thể sử dụng để đưa một gene mong muốn từ cây thủy tiên hoa vàng vào cây lúa bởi vì có nhiều loài trung gian giữa lúa và thủy tiên hoa vàng và tổ tiên chung của chúng đã tuyệt chủng. Về lý thuyết, nếu như các nhà chọn giống có được các loài trung gian thì qua vài thế kỷ, bằng cách lai truyền thống và bằng các

phương pháp chọn giống, họ cũng có thể đưa được gene thủy tiên vàng vào cây lúa. Tuy nhiên, với kỹ thuật di truyền, những việc chuyển gene như thế này có thể thực hiện được nhanh hơn mà không cần đến các loài trung gian.

Trong phần còn lại của chương này, chúng ta thảo luận thêm về Chương 20 bằng cách khảo sát viễn cảnh và những tranh luận xung quanh việc sử dụng các cây trồng biến đổi di truyền. Những người biện hộ cho công nghệ sinh học thực vật thì cho rằng kỹ thuật di truyền các loài cây trồng là chìa khoá để khắc phục một số vấn đề sức ép của thế kỷ XXI kể cả nạn đói toàn cầu và sự phụ thuộc vào nhiên liệu hoá thạch.

Giảm bớt nạn đói và suy dinh dưỡng trên thế giới

Hiện có 800 triệu người trên thế giới còn khổ vì thiếu dinh dưỡng và mỗi ngày 40.000 người chết vì suy dinh dưỡng, một nửa trong số đó là trẻ con. Hiện có nhiều sự bất đồng về nguyên nhân của nạn đói đó. Một số lập luận rằng sự thiếu lương thực là do thiếu sự công bằng trong phân phối và nghèo đói đơn giản là không có thức ăn. Số khác cho rằng sự thiếu lương thực là dẫn chứng cho thấy thế giới đã quá tải về người, rằng dân số loài người đã vượt quá khả năng chịu đựng của hành tinh (xem Chương 53). Bất kể nguyên nhân xã hội hay dân số về thiếu dinh dưỡng thì sự làm tăng sản lượng lương thực là mục tiêu nhân đạo. Vì rằng đất và nước là những nguồn tài nguyên hạn chế nhất cho nên sự lựa chọn tốt nhất là làm tăng sản lượng trên vùng đất đã có. Thực vậy, có rất ít đất "thừa" để có thể trồng trọt, nếu còn những mảnh nhỏ nào của miền hoang dại thì cũng đã được bảo tồn rồi. Trên cơ sở đánh giá đúng mức về sự tăng trưởng dân số thì các chủ trang trại sẽ sản xuất hơn 40% lượng hạt cho mỗi hecta để nuôi dân số ở năm 2030. Công nghệ sinh học thực vật có thể giúp tạo ra sản lượng cây trồng như thế.

Việc thương mại hoá các cây trồng chuyển gene là một trong những ví dụ kịch tính nhất của công nghệ, nhanh chóng được chấp nhận trong lịch sử nông nghiệp. Những cây trồng này kể cả các thứ và cây lai bông, ngô và khoai tây đều có chứa gene từ vi khuẩn *Bacillus thuringiensis*. Những "gene chuyển" này mã hoá protein (chất độc Bt) là độc đối với côn trùng gây bệnh. Việc sử dụng những thứ cây như thế làm giảm mạnh sự cần thiết về chất diệt sâu hoá học. Chất độc Bt dùng cho cây trồng, được tạo ra trong cây là chất tiền độc tố (protoxin) vô hại và chỉ trở nên độc nếu được hoạt hoá bởi điều kiện kiềm như sinh ra trong ruột côn trùng. Vì động vật có xương sống có dạ dày với nồng độ acid cao cho nên chất protoxin được người và động vật trang trại tiêu thụ đã bị phân huỷ mà không gây tác động.

Thành tựu đáng kể trong sự phát triển cây chuyển gene ở bông, ngô, đậu tương, củ cải đường và lúa mì là chúng chịu được một số chất diệt cỏ. Công tác trồng trọt những cây này có thể làm giảm giá thành sản phẩm do việc cho phép các chủ trang trại "diệt cỏ" cây trồng với chất diệt cỏ mà không tác hại đến cây trồng chuyển gene thay vì cuộc xới nặng nhọc lại có thể làm xói mòn đất. Các nhà nghiên cứu cũng tác động kỹ thuật làm tăng cường tính chống chịu bệnh tật. Trường hợp cây đu đủ chuyển gene chống chịu được virus đốm vòng được đưa



◀ **Hình 38.17 Đu đủ biến đổi di truyền.** Virus đốm vòng tàn phá việc trồng đu đủ khắp thế giới. Tuy nhiên, thử đu đủ chuyển gene đã cứu giúp nền công nghiệp Hawaii. Cây đu đủ chuyển gene ở bên trái chống chịu tốt hơn với virus đốm vòng so với đu đủ không chuyển gene ở bên phải.

Hạt gạo biến đổi gen



Hạt gạo thường



▲ **Hình 38.18 “Lúa Vàng” và sự ngăn ngừa bệnh mù do thiếu vitamin A.** Có khoảng từ 250.000 tới 500.000 trẻ em bị mù hằng năm vì thiếu vitamin A. Thoát đầu của bệnh mù là có những điểm mây trắng trong con mắt, đó là dấu hiệu nghiêm trọng của vấn đề sức khỏe. Quá nửa số trẻ em này chết trong một năm bị mù. Màu vàng ánh và giá trị dinh dưỡng tăng của Lúa Vàng được xem là khả năng tạo chất beta-carotene (provitamin A)

vào Hawaii do đó mà đã cứu giúp được công nghiệp đu đủ ở đây (**Hình 38.17**).

Chất lượng dinh dưỡng của cây cũng được tăng cường. “Lúa Vàng” một thứ cây chuyển gene mang hai gene thủy tiên vàng cho ra hạt có chứa beta-carotene, một tiền chất của vitamin A. Loại gạo này đã được phát triển để đề phòng bệnh mù xuất hiện ở các vùng nghèo đói do dinh dưỡng thiếu vitamin A (**Hình 38.18**). Mới đây các nhà khoa học đã phát triển một thứ mới với nhiều beta-carotene hơn loại đầu.

Giảm bớt sự lệ thuộc vào nhiên liệu hoá thạch

Nguồn nhiên liệu hoá thạch toàn cầu không đất là dầu sẽ nhanh chóng bị cạn kiệt. Hơn nữa, các nhà khí hậu học lại cho rằng sự ấm lên toàn cầu chủ yếu là do sự đốt cháy tràn lan các nhiên liệu hoá thạch như than đá và dầu mỏ và kết quả là phát tán khí nhà kính. Vậy bằng cách nào để thế giới đáp ứng được năng lượng đòi hỏi trong thế kỷ XXI tiết kiệm và không gây ô nhiễm? Ở một số vùng, sức gió hoặc mặt trời có thể trở thành năng lượng có hiệu quả nhưng nguồn năng lượng thay thế đó không thể thay

thế những nhu cầu năng lượng của hành tinh. Nhiều nhà khoa học đã dự đoán rằng sinh khối từ những cây phát triển cực nhanh như cây cỏ gà (*Panicum virgatum*) và cây bạch dương (*Populus trichocarpa*) có thể cho một lượng lớn đáp ứng nhu cầu năng lượng thế giới trong tương lai không xa.

Trong các điều kiện tối ưu, cây bạch dương có thể cao 3–4 m mỗi năm và cây cỏ gà phát triển tốt trong các điều kiện của những miền mà hầu hết các loại canh tác không có hiệu quả kinh tế. Các nhà khoa học không cho rằng sinh khối thực vật sẽ được đem đốt trực tiếp. Thay vì các chất trùng hợp trong thành tế bào như cellulose và hemicellulose cấu tạo nên hầu hết các hợp chất hữu cơ phong phú trên Trái Đất sẽ được phân giải thành đường bởi các phản ứng enzyme. Những loại đường này lại được lên men thành cồn và tinh lọc thành nhiên liệu sinh học.

Việc ứng dụng nhiên liệu sinh học từ sinh khối thực vật làm giảm bớt sự phát tán khí CO₂ nhà kính. Trong khi việc đốt cháy các nhiên liệu hoá thạch làm tăng nồng độ CO₂ khí quyển thì những cây trồng nhiên liệu sinh học bằng quang hợp lại hấp thụ CO₂ phát tán khi đốt cháy nhiên liệu sinh học, tạo ra một chu trình carbon không đổi. Các nhà chọn giống thực vật đang tìm cách dùng kỹ thuật di truyền để phát triển nhanh cây bạch dương nhằm tạo nên nhiều hơn sinh khối sẵn sàng chuyển đổi.

Cũng có những người phê phán công nghệ nhiên liệu sinh học. Chẳng hạn nhà sinh thái học David Pimentel ở Trường Đại học Cornell và kỹ sư địa chất Tad Patzek ở Đại học Cornell Berkeley đã công bố những ước tính rằng có thể cần nhiều năng lượng để tạo ra nhiên liệu sinh học, hơn là năng lượng tạo ra từ sự đốt cháy các sản phẩm đó. Trái lại, những người biện hộ cho nhiên liệu sinh học đặt câu hỏi về tính chính xác của các cơ sở dẫn liệu của sự đánh giá kể trên.

Cuộc tranh luận về công nghệ sinh học thực vật

Nhiều cuộc tranh luận về các sinh vật biến đổi gene (GM) trong nông nghiệp mang tính chính trị, xã hội, kinh tế hoặc tôn giáo sẽ không là chủ đề của cuốn sách này. Nhưng chúng ta cũng nên xem xét những mối quan ngại sinh học về những cây trồng GM. Có một số nhà sinh học, đặc biệt là các nhà sinh thái học họ quan ngại về những thảm họa không lường hết cùng với sự phát tán các sinh vật GM vào môi trường. Tâm điểm tranh luận về việc mở rộng sinh vật GM có thể tác hại đến sức khỏe con người và môi trường. Những người này muốn thực hiện công nghệ sinh học nông nghiệp chậm hơn nữa (hay là chấm dứt hẳn) tỏ ra quan ngại về tính chất không dừng lại của “thực nghiệm”. Nếu như việc thử nghiệm một loại thuốc đem lại kết quả có hại không dự tính được thì thử nghiệm được dừng lại ngay. Nhưng chúng ta không có khả năng dừng “thử nghiệm” đưa các sinh vật mới vào sinh quyển.

Chương 20 đã nêu những vấn đề liên quan chính về công nghệ sinh học nói chung. Ở đây chúng ta xem xét sâu hơn về một số vấn đề liên quan với công nghệ sinh học thực vật. Những nghiên cứu trong phòng thí nghiệm và trên đồng ruộng tiếp tục khảo sát những hậu quả có thể của việc sử dụng cây trồng GM bao gồm tác động đến sức khỏe con người và những sinh vật không chủ đích khác và tiềm năng thất thoát gene chuyển vào tự nhiên.

Những vấn đề về sức khoẻ con người

Nhiều người phản đối sinh vật GM lo lắng kỹ thuật di truyền có thể không chủ tâm chuyển những tác nhân gây dị ứng, những phân tử gây dị ứng cho một số người, từ các loài tạo nên tác nhân dị ứng tới những cây dùng làm lương thực. Tuy nhiên, các nhà công nghệ sinh học đã cam kết loại bỏ các gene mã hoá cho protein gây dị ứng ở đậu tương và những cây khác. Cho tới nay chưa có chứng cứ nào đáng tin là thực vật GM được thiết kế riêng cho con người có ảnh hưởng không tốt tới sức khoẻ. Sự thực là một số thực phẩm GM có khả năng tốt cho sức khoẻ hơn là những thực phẩm không GM. Ví dụ, cây ngô *Bt* (thứ chuyển gene với độc tố *Bt*) chứa ít hơn đến 90% chất gây ung thư và gây khuyết tật trẻ sơ sinh do mycotoxin so với ngô không *Bt*. Fumonisin là một độc tố khó bị phân huỷ và có nồng độ cao đáng lo ngại trong một số lô sản phẩm ngô từ bánh phồng ngô cho tới bia. Fumonisin được tạo ra từ nấm (*Fusarium*) rồi nấm nhiễm vào cây ngô bị côn trùng gây hại. Vì ngô *Bt* thường ít bị hại do côn trùng hơn là ngô không GM, nên nó chứa rất ít fumonisin.

Tuy nhiên, vì quan tâm đến sức khoẻ con người mà những người phản đối sinh vật GM kêu gọi dán nhãn rõ ràng tất cả thực phẩm chứa sản phẩm của sinh vật GM. Một số người cũng biện hộ cho những quy định nghiêm khắc chống việc trộn thực phẩm GM với thực phẩm không GM trong quá trình vận chuyển, tích trữ và chế biến thực phẩm. Tuy nhiên, những người biện hộ công nghệ sinh học nhấn mạnh rằng những đòi hỏi tương tự đã không được đặt ra với những cây trồng “chuyển gene” được tạo ra bằng kỹ thuật chọn giống truyền thống bày bán trên thị trường. Chẳng hạn như một số thứ lúa mì thương phẩm có nguồn gốc từ kỹ thuật chọn giống truyền thống có chứa toàn bộ nhiễm sắc thể từ cây mạch đen (có đến hàng nghìn gene).

Tác động có thể có đối với những sinh vật không chủ đích

Nhiều nhà sinh thái học quan ngại rằng sự phát triển cây trồng GM có thể có những tác động không lường trước đến các sinh vật không chủ đích. Một phòng thí nghiệm nghiên cứu đã chỉ ra rằng các ấu trùng (sâu róm) của con bướm chúa phản ứng bất lợi và có khi chết, khi ăn phải lá cây bông tai (thức ăn mà sâu ưa thích) nhiễm nặng hạt phấn từ cây ngô chuyển gene *Bt*. Nghiên cứu này đã gây tai tiếng và có thể là ví dụ tốt cho sự tự hiệu chỉnh bản chất của khoa học. Thì hoá ra là khi các nhà nghiên cứu khởi đầu rung cùm hoa dục của ngô trên lá cây bông tai trong phòng thí nghiệm, các chỉ nhị của nhị dục, túi tiểu bào tử mở ra và các phần khác của hoa cũng rơi xuống trên lá. Nghiên cứu tiếp theo cho thấy rằng những phần khác của hoa không phải hạt phấn, có chứa chất độc *Bt* nồng độ cao. Khác với hạt phấn, các phần khác của hoa không được gió mang đến các cây bông tai bên cạnh khi rụng ở điều kiện đồng ruộng tự nhiên. Chỉ có một dòng ngô *Bt* tính ra chưa đến 2% sản phẩm ngô *Bt* thương mại (và giờ đây đã chấm dứt) tạo ra hạt phấn với nồng độ chất độc *Bt* cao.

Xem xét hiệu ứng âm tính của hạt phấn *Bt* trên con bướm chúa thì một điều cần phải cân nhắc đến là việc phun hoá chất trừ dịch bệnh lên cây ngô không *Bt* tới các hiệu quả của việc xen kẽ trồng trọt cây ngô *Bt*. Những nghiên cứu mới đây cho thấy việc phun chất trừ dịch bệnh gây hại nhiều hơn cho các quần thể bướm chúa gần đây so với việc sản xuất ngô *Bt*. Dù cho hiệu ứng của hạt phấn ngô *Bt* lên ấu trùng bướm chúa là rất ít, thì cuộc tranh luận nhấn mạnh đến sự cần thiết phải thử cẩn thận trên đồng ruộng tất cả các cây trồng GM và sự quan trọng của sự biểu hiện gene đích ở các mô nhất định là cần thiết để nâng cao tính an toàn.

Quan tâm đến vấn đề thoát gene chuyển

Có lẽ mối quan ngại lớn nhất nổi lên về cây trồng GM là khả năng các gene được đưa vào cây trồng có thể thoát ra từ giống biến đổi gene sang các loài cỏ dại có họ hàng gần gũi qua việc lai giống giữa Sinh vật GM với cỏ dại. Nỗi lo lắng là ở chỗ việc lai tự nhiên giữa cây trồng biến đổi gene có gene kháng thuốc trừ sâu với loài cỏ dại có họ hàng gần gũi làm xuất hiện loại “siêu cỏ dại” có ưu thế chọn lọc hơn cỏ dại khác trong tự nhiên và rất khó khống chế chúng trên đồng ruộng. Một số cây trồng lai với cây hoang dại có họ hàng và việc thoát gene chuyển từ cây trồng-tới-cây hoang dại là điều có thể. Điều có thể đó phụ thuộc vào khả năng cây trồng lai được với cây hoang dại như thế nào và phụ thuộc vào việc gene chuyển tác động ra sao tới giá trị thích nghi tổng thể của các cây lai. Ví dụ, một đặc điểm mong muốn của cây trồng là kiểu hình lùn, có thể lại là không ưu việt cho những cây hoang dại mọc trong tự nhiên. Trong một ví dụ khác không có cây hoang dại nào có họ hàng gần gũi với nó để mà lai; ví dụ đậu tương không có họ hàng với cây hoang dại ở nước Mỹ. Tuy nhiên, cây cải canola, lúa miến và nhiều cây trồng khác lại lai được với nhiều cây hoang dại.

Nhiều chiến lược khác nhau theo đuổi mục đích ngăn ngừa sự thoát gene chuyển. Ví dụ, nếu như gene bất thụ đực có thể bằng kỹ thuật đưa vào cây biến đổi gene thì những cây này sẽ sinh ra hạt và quả nếu được thụ phấn với những cây không chuyển gene gần đấy nhưng những cây biến đổi gene lại tạo ra hạt phấn không sống. Một sự tiếp cận thứ hai là bằng kỹ thuật di truyền đưa gene gây vô phôi sinh vào các cây trồng chuyển gene. Khi hạt được tạo ra bằng vô phôi sinh thì phôi và nội nhũ phát triển không qua thụ tinh. Sự chuyển đặc điểm này tới các cây trồng chuyển gene có thể giảm thiểu khả năng thoát gene chuyển qua hạt phấn trong khi cây bất thụ đực không làm tổn thất sản lượng hạt hoặc quả. Cách tiếp cận thứ ba là chuyển gene vào DNA của lục lạp cây trồng. DNA lục lạp ở nhiều loài cây được kế thừa nghiêm ngặt từ trứng nhưng sự chuyển gene vào lục lạp thì không thể chuyển bằng hạt phấn (xem Chương 15 để xem lại di truyền từ mẹ). Cách tiếp cận thứ tư để ngăn ngừa sự thoát gene chuyển là bằng kỹ thuật di truyền làm cho hoa phát triển bình thường nhưng không nở. Do đó, sự thụ phấn sẽ xảy ra nhưng hạt phấn không thoát ra khỏi hoa. Điều này đòi hỏi những biến đổi về sự thiết kế hoa. Một số gene của hoa đã được xác định và vì thế vấn đề này có thể được giải quyết.

Cuộc tranh luận tiếp tục về sinh vật GM trong nông nghiệp minh họa một trong những ý tưởng thường trực của cuốn sách này là mối quan hệ của khoa học và công nghệ với xã hội. Những tiến bộ của công nghệ luôn luôn kéo theo những rủi ro của những hậu quả không chủ tâm. Trong công nghệ sinh học thực vật, không có rủi ro có thể là điều không bao giờ có được. Tuy nhiên, các nhà khoa học và công chúng cần đánh giá trên cơ sở từng trường hợp một về lợi ích có thể có của các sản phẩm chuyển gene so với những rủi ro mà xã hội sẵn sàng chấp nhận. Điều cốt yếu nhất cho những cuộc tranh luận và kết luận là phải trên cơ sở trên các thông tin khoa học đúng đắn và thử nghiệm chính xác hơn là sự lo sợ quá đáng hay lạc quan mù quáng.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

38.3

1. Hãy so sánh các phương pháp nhân giống thực vật truyền thống với kỹ thuật di truyền.
2. Giải thích một số điểm lợi và các rủi ro của cây trồng GM.
3. Tại sao cây ngô Bt có ít fumonisin hơn cây ngô không GM?
4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Ở một số ít loài, gene lục lạp được di truyền chỉ từ tinh tử. Hiện tượng này ảnh hưởng như thế nào đến nỗ lực ngăn ngừa được sự thất thoát gene chuyển?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Ôn tập chương 38

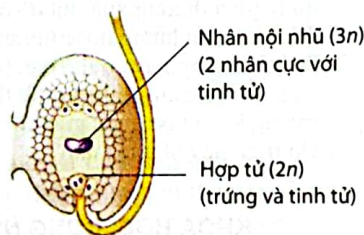
TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 38.1

Hoa, sự thụ tinh kép và quả là các đặc điểm đặc trưng cho chu trình sống của thực vật hạt kín (tr. 801-811)

- ▶ **Thể bào tử, thể hệ ưu thế sinh ra bào tử, bào tử phát triển trong hoa thành thể giao tử đực (trong hạt phấn) và thể giao tử cái (trong túi phôi).**
- ▶ **Cấu trúc và chức năng của hoa** Chức năng của hoa trong sinh sản hữu tính. Bốn cơ quan của hoa là lá đài, cánh hoa, nhị đực và lá noãn. Hạt phấn phát triển từ tiểu bào tử trong túi tiểu bào tử của bao phấn; thể giao tử cái phát triển từ đại bào tử trong noãn. Sự thụ phấn diễn ra trước sự thụ tinh là đặt hạt phấn trên đầu nhị của lá noãn.

- ▶ **Sự thụ tinh kép** Ống phấn phóng hai tinh tử vào thể giao tử cái; một tinh tử kết hợp với tế bào trứng còn tinh tử kia tổ hợp với các nhân cực tạo thành nội nhũ chứa chất dinh dưỡng.



- ▶ **Sự phát triển, hình dạng và chức năng của hạt** Vỏ hạt bao bọc phôi cùng chất dinh dưỡng tích lũy trong nội nhũ hoặc trong lá mầm. Trạng thái ngủ của hạt bảo đảm cho hạt nảy mầm chỉ khi các điều kiện là tối ưu để cây mầm sống được. Sự phá vỡ giấc ngủ thường đòi hỏi các tín hiệu của môi trường như những thay đổi nhiệt độ hoặc sự chiếu sáng.
- ▶ **Hình dạng và chức năng của quả** Quả bảo vệ cho các hạt bên trong và giúp phát tán theo gió hoặc thu hút các động vật phát tán hạt.

KHÁI NIỆM 38.2

Thực vật có hoa sinh sản hữu tính, vô tính hoặc cả hai (tr. 812-815)

- ▶ **Cơ chế của sinh sản vô tính** Sinh sản vô tính bao gồm các kiểu đứt đoạn và tạo chồi phụ.
- ▶ **Những ưu việt và bất lợi của sinh sản vô tính so với sinh sản hữu tính** Sinh sản vô tính tạo được các dòng vô tính để nhân giống; sinh sản hữu tính sinh ra các biến dị di truyền tạo khả năng thích nghi tiến hóa.
- ▶ **Những cơ chế ngăn cản sự tự thụ tinh** Một số cây từ chối hạt phấn có gene S phù hợp với allele trong tế bào đầu nhị. Sự nhận biết hạt phấn "của mình" hoạt hoá con đường truyền tín hiệu dẫn đến việc ngăn cản sự sinh trưởng của ống phấn.
- ▶ **Nhân giống vô tính và nông nghiệp** Tạo dòng vô tính thực vật từ việc giâm cành là một thực tiễn lâu đời. Thực vật có thể được nhân giống vô tính từ những tế bào đơn độc mà có thể thao tác bằng kỹ thuật di truyền trước khi cho phát triển thành cây.

KHÁI NIỆM 38.3

Con người biến đổi cây trồng bằng chọn giống và kỹ thuật di truyền (tr. 815-819)

- ▶ **Chọn giống thực vật** Lai giữa các loài cây là thường gặp trong thiên nhiên và được các nhà chọn giống cổ xưa và hiện đại sử dụng để đưa các gene mới vào cây trồng. Sau khi hai cây đã lai được với nhau thì các nhà chọn giống chọn cây con sinh ra có các đặc điểm mong muốn.
- ▶ **Công nghệ sinh học và kỹ thuật di truyền thực vật** Trong kỹ thuật di truyền các gene từ các sinh vật không có họ hàng được đưa vào cây trồng. Thực vật biến đổi gene (GM) có tiềm năng làm tăng chất lượng và số lượng lương thực trên thế giới và cũng có thể làm tăng thêm tầm quan trọng như là nguồn nhiên liệu sinh học.
- ▶ **Cuộc tranh luận về công nghệ sinh học thực vật** Có những mối quan ngại về những rủi ro chưa biết được của các sinh vật GM đưa vào môi trường nhưng những mối lợi tiềm tàng của cây trồng chuyển gene cần phải được xem xét.

TỰ KIỂM TRA

- Một cây có lá dài màu lục, nhỏ rất có thể là
 - thụ phấn nhờ ong.
 - thụ phấn nhờ chim.
 - thụ phấn nhờ dơi.
 - thụ phấn nhờ gió.
 - thụ phấn nhờ bướm đêm.
- Hạt phát triển từ
 - một trứng.
 - một hạt phấn.
 - một noãn.
 - một bầu.
 - một phôi.
- Quả là
 - một bầu trưởng thành.
 - một noãn trưởng thành.
 - một hạt và vỏ hạt.
 - một lá noãn dính.
 - một túi phôi phát triển.
- Sự thụ tinh kép có nghĩa là
 - hoa được thụ phấn hai lần để tạo thành quả và hạt.
 - mỗi trứng phải nhận hai tinh tử để sinh ra phôi.
 - một tinh tử cần thụ tinh trứng và tinh tử thứ hai cần kết hợp với các nhân cực.
 - trứng của túi phôi là lưỡng bội.
 - mỗi tinh tử có hai nhân.
- Một số loài cây khác gốc có kiểu gene XY cho cây đực và XX cho cây cái. Sau thụ tinh kép thì kiểu nhân của nhân của phôi và nội nhũ sẽ như thế nào?
 - phôi X và nội nhũ XX hoặc phôi Y và nội nhũ XY
 - phôi XX và nội nhũ XX hoặc phôi XY và nội nhũ XY
 - phôi XX và nội nhũ XXX hoặc phôi XY và nội nhũ XYY
 - phôi XX và nội nhũ XXX hoặc phôi XY và nội nhũ XXY
 - phôi XY và nội nhũ XXX hoặc phôi XX và nội nhũ XXY
- Nói về cách ghép cây thì câu nào là đúng?
 - Gốc ghép và cành ghép thuộc hai loài khác nhau.
 - Gốc ghép lấy từ cây leo và cành ghép lấy từ cây gỗ.
 - Gốc ghép cung cấp hệ rễ cho cành ghép.
 - Ghép cây tạo nên loài mới.
 - Gốc ghép và cành ghép phải được lấy từ hai loài không có quan hệ gì với nhau.
- Các nhà công nghệ sinh học thực vật sử dụng dung hợp tế bào trần chủ yếu là để
 - nuôi cấy tế bào thực vật *in vitro*.
 - nhân giống vô tính các thứ cây mong muốn.
 - đưa gene vi khuẩn vào hệ gene thực vật.
 - nghiên cứu những sự kiện sớm sau thụ tinh.
 - tạo nên loài lai mới.
- Tế bào gốc từ lần phân chia thứ nhất của hợp tử sẽ phát triển thành
 - dây treo để dính phôi và vận chuyển chất dinh dưỡng.
 - tiền phôi.
 - nội nhũ để nuôi phôi phát triển.
 - đỉnh rễ của phôi.
 - hai lá mầm ở thực vật hai lá mầm thực và một ở thực vật một lá mầm.
- Sự phát triển của các cây trồng *Bt* sinh ra các mối quan ngại là vì
 - cây trồng có *Bt* là độc đối với người.
 - hạt phấn từ những cây trồng này gây hại cho ấu trùng bướm chúa trên cánh đồng.

- nếu như gene mang độc tố *Bt* "chạy thoát" tới những cây hoang dại gần gũi thì cây hoang dại lại sẽ có tác hại về sinh thái.
- Bacillus thuringiensis* là tác nhân gây bệnh cho người.
- độc tố *Bt* làm giảm bớt tính chất dinh dưỡng của cây trồng.

- "Lúa Vàng" là thứ cây chuyển gene
 - chống chịu được với các chất diệt cỏ khác nhau được dùng trên các cánh đồng lúa với các chất diệt cỏ này.
 - chống chịu được virus thường tác hại đến các cánh đồng lúa.
 - mang gene vi khuẩn tạo ra chất độc làm giảm bớt thiệt hại từ các dịch bệnh do côn trùng.
 - tạo nên hạt vàng, lớn làm tăng thu hoạch mùa màng.
 - có chứa gene thủy tinh vàng làm tăng hàm lượng vitamin A.

- HÃY VẼ** Vẽ và chú thích các thành phần của một hoa.

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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

- Xét ở góc độ sinh sản hữu tính, một số loài thực vật hoàn toàn tự thụ tinh, những loài khác lại hoàn toàn tự không tương thích và một số loài lại thể hiện "chiến lược hỗn hợp" với một phần tự không tương thích. Những chiến lược sinh sản như thế khác biệt nhau về tiềm năng tiến hoá. Vậy làm thế nào, ví dụ, những loài tự không tương thích có thể sống được khi quần thể sáng lập nhỏ hoặc quần thể sau hiệu ứng thắt cổ chai (xem Chương 23), so với loài tự thụ tinh?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

- Những người phản đối thực phẩm chuyển gene cho rằng những gene ngoại lai có thể làm rối loạn chức năng bình thường của tế bào gây nên những chất gây hại bất ngờ và có tiềm năng xuất hiện bên trong tế bào. Các chất độc trung gian thường xuất hiện với hàm lượng rất nhỏ lại có thể tăng hàm lượng hoặc những chất mới có thể phát sinh. Sự bất thường này có thể dẫn tới làm mất đi những chất giúp duy trì chuyển hoá bình thường. Nếu bạn là cố vấn trưởng khoa học quốc gia thì bạn sẽ trả lời về những điều chỉ trích này như thế nào?

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

- Con người hàng nghìn năm qua đã tiến hành tạo ra nhiều dạng thực vật và động vật qua quá trình chọn giống và lai tạo làm biến đổi hệ gene của các sinh vật. Bạn nghĩ thế nào về kỹ thuật di truyền hiện đại thường đưa vào hoặc làm biến đổi chỉ một hoặc một số ít gene lại gặp phải nhiều sự chống đối của công luận? Phải chăng là một số dạng công nghệ di truyền cần quan tâm hơn dạng công nghệ di truyền khác? Giải thích.