

Sự đa dạng của thực vật I: Thực vật đã chiếm lĩnh đất liền như thế nào?



▲ Hình 29.1 Thực vật đã làm thay đổi thế giới như thế nào?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 29.1 Thực vật trên cạn đã tiến hoá từ tảo lục
- 29.2 Rêu và các thực vật không mạch khác có chu trình sống với thể giao tử chiếm ưu thế
- 29.3 Dương xỉ và thực vật có mạch không hạt khác là những thực vật đầu tiên sinh trưởng về chiều cao

TỔNG QUAN

Xanh hoá Trái Đất

Nhìn phong cảnh xum xuê như ở cánh rừng ở **Hình 29.1**, thì khó mà hình dung được môi trường Trái Đất sẽ như thế nào nếu như không có cây cỏ hoặc các sinh vật khác. Đã hơn ba tỷ năm về trước của lịch sử Trái Đất, mặt đất hoàn toàn không có sự sống. Bằng chứng địa hoá cho thấy có lớp mỏng của vi khuẩn lam đã tồn tại trên mặt đất cách đây 1,2 tỷ năm. Tuy nhiên, chỉ mới trong vòng 500 triệu năm gần đây những loại thực vật nhỏ như nấm và các động vật liên kết với chúng đã lên đất liền. Cuối cùng, vào khoảng 370 triệu năm trước đây, một số thực vật xuất hiện, mọc cao lớn hơn dẫn đến sự hình thành những cánh rừng đầu tiên (với rất nhiều loài rất khác với các loài ở **Hình 29.1**).

Kể từ ngày chiếm lĩnh đất liền, thực vật đã đa dạng hoá rộng rãi; hiện nay người ta đã biết hơn 290.000 loài thực vật. Thực vật sống ở mọi nơi, ngoại trừ những môi trường khắc nghiệt nhất như một số đỉnh núi, số ít miền sa mạc và các vùng cực. Một số ít loài thực vật như cỏ biển đã trở lại nơi sống ở nước trong quá trình tiến hoá của chúng, nhưng hầu hết những thực vật ngày nay đều sống trong các môi trường trên đất liền. Do đó trong chương này chúng ta sẽ lưu ý đến mọi nhóm cây là thực vật trên cạn kể cả những cây sống ở nước để phân biệt với tảo là những protista quang hợp.

Sự có mặt của thực vật trên cạn đã giúp cho các dạng sống khác, kể cả các động vật sống được trên đất liền. Thực vật làm ổn định cảnh quan, tạo nơi sống cho các sinh vật khác. Thực vật cũng cung cấp oxygen và là nguồn cung cấp chủ yếu thức ăn cho các động vật trên mặt đất.

Chương này truy tìm dấu vết của 100 triệu năm đầu tiên của sự tiến hoá thực vật bao gồm sự xuất hiện của thực vật không hạt như rêu và dương xỉ. Chương 30 khảo sát sự tiến hoá muộn hơn của thực vật có hạt.

KHÁI NIỆM 29.1

Thực vật trên cạn đã tiến hoá từ tảo lục

Như bạn đã đọc ở Chương 28, các nhà nghiên cứu đã xác định rằng những tảo lục được gọi là tảo vòng là họ hàng gần gũi nhất của thực vật trên cạn. Vậy bằng chứng nào cho mối quan hệ đó và điều gì đã gợi lên rằng tảo là tổ tiên của của thực vật trên cạn?

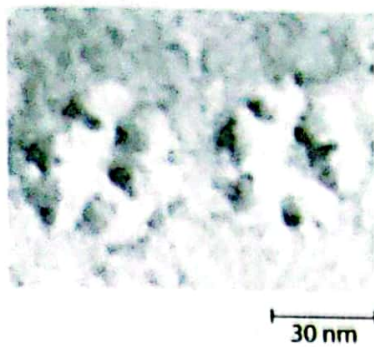
Bằng chứng hình thái và phân tử

Nhiều đặc tính chủ yếu của thực vật trên cạn cũng thể hiện ở các protista khác nhau, nhất là với tảo. Ví dụ, thực vật trên cạn là đa bào, có nhân thực, tự dưỡng quang hợp cũng như tảo nâu, tảo đỏ và một số tảo lục (xem Chương 28). Thực vật có thành tế bào bằng cellulose và thành tế bào cũng có ở tảo lục, tảo hai roi và tảo nâu. Lục lạp với các chất chlorophyll *a* và *b* cũng có ở tảo lục, tảo mắt và ở một số ít tảo hai roi cũng như ở thực vật.

Tuy nhiên, chỉ tảo vòng mới là loại tảo cùng có bốn đặc điểm nổi bật với thực vật ở cạn và được cho rằng chúng là họ hàng gần gũi nhất với thực vật. Các đặc điểm đó là:

- **Phức hợp cellulose tổng hợp hình hoa thị.** Tế bào của cả thực vật trên cạn và tảo vòng đều có các dây vòng hình cánh hoa của protein trong màng sinh chất (**Hình 29.2**). Những dây protein này tổng hợp nên các vi sợi của thành tế bào. Trái lại những tảo không phải tảo vòng lại có các protein xếp thành các dây thẳng để tổng hợp nên cellulose.
- **Enzyme peroxisome.** Peroxisome (**Hình 6.19**) của cả thực vật trên cạn và tảo vòng có chứa các enzyme giúp làm giảm thiểu sự mất mát các sản phẩm hữu cơ là kết quả của hô hấp sáng (xem Chương 10). Peroxisome của các tảo khác không có những enzyme này.

► **Hình 29.2** Phức hợp tổng hợp cellulose hình hoa thị. Những vòng này của protein ở trong màng sinh chất chỉ tìm thấy ở thực vật trên cạn và tảo vòng (SEM).



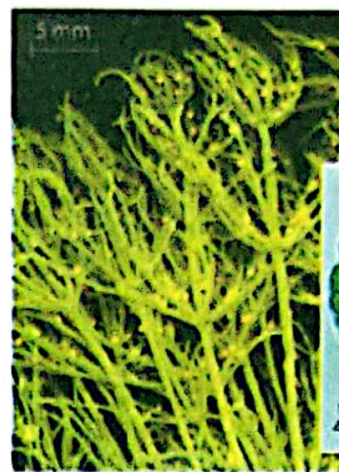
- **Cấu trúc của tinh trùng có roi.** Ở những loài thực vật trên cạn có tinh trùng có roi, cấu trúc của tinh trùng đó rất giống với cấu trúc của tinh trùng tảo vòng.
- **Sự hình thành mầm sinh vách.** Những chi tiết đặc biệt của của sự phân chia tế bào xuất hiện chỉ ở thực vật trên cạn và một số tảo vòng gồm các chi *Chara* và *Coleochaete*. Ví dụ, ở những sinh vật này có một nhóm vi sợi được gọi là **mầm sinh vách** hình thành ở giữa các nhân con của tế bào đang phân chia. Một phiên tế bào được phát triển ở giữa của mầm sinh vách cắt qua giữa tế bào đang phân chia (xem Hình 12.10). Đến lượt phiên tế bào sinh ra một thành tế bào mới chia tế bào thành hai tế bào con.

Bằng chứng di truyền học cũng ủng hộ cho kết luận được rút ra từ bốn đặc điểm hình thái và hoá sinh kể trên. Những phân tích về gene nhân và gene lục lạp ở hàng loạt các loài thực vật và tảo đã chỉ ra rằng tảo vòng, đặc biệt *Chara* và *Coleochaete* là họ hàng thân thuộc nhất còn sống của thực vật trên đất liền (**Hình 29.3**). Cần nói rõ rằng điều đó không có nghĩa là thực vật là con cháu từ những tảo còn sống này; tuy nhiên, các tảo vòng hiện nay có thể cho chúng ta biết đôi điều về tổ tiên của thực vật là tảo đã có những đặc điểm như thế nào.

Những sự thích nghi bảo đảm cho sự chuyển lên cạn

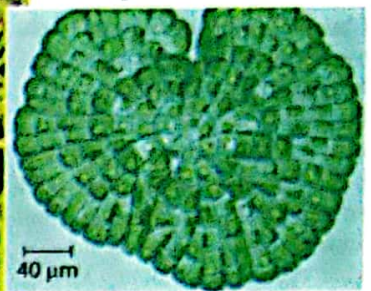
Nhiều loài tảo vòng sống ở các vùng nước nông quanh mép các ao hồ, nơi mà đôi khi chúng phải chống chịu với sự khô hạn. Trong những môi trường như vậy, chọn lọc tự nhiên ưu ái những cá thể tảo đặc biệt có thể sống sót qua thời kỳ mà chúng không được ngập trong nước. Ở tảo vòng có một lớp chất polymer cứng được gọi là **sporopollenin** bảo vệ các hợp tử khỏi bị khô. Sự thích nghi hoá học tương tự cũng được tìm thấy ở thành sporopollenin bên vững bao bọc lấy các bào tử của thực vật.

Do tích lũy được những đặc điểm như thế, nên ít nhất một quần thể của tổ tiên tảo vòng có thể tạo cho con cháu của chúng – là các thực vật ở cạn đầu tiên – sống lâu dài được trên mép nước. Những điều mới mẻ về tiến hoá này đã mở ra một lĩnh vực mới: nơi sống trên cạn sẽ cung cấp những nguồn lợi to lớn. Ánh sáng chói chang không được lọc qua nước và các sinh vật nổi; khí quyển giàu carbon dioxide hơn nước; đất giàu chất dinh dưỡng khoáng và khởi thủy có tương đối ít động vật ăn cỏ và các tác nhân gây bệnh. Nhưng lợi lộc đó kèm theo những thách thức như tương đối khan hiếm nước và thiếu giá đỡ cấu trúc chống lại trọng lực. (Để thấy được tại sao sự chống đỡ như thế là quan trọng hãy hình dung một cơ thể nhũn mềm như con sứa rũ xuống khi vớt ra khỏi nước



► Loài *Chara*, sinh vật sống ở ao hồ

► *Coleochaete orbicularis* một loài tảo vòng cũng sống trong các ao hồ (LM)



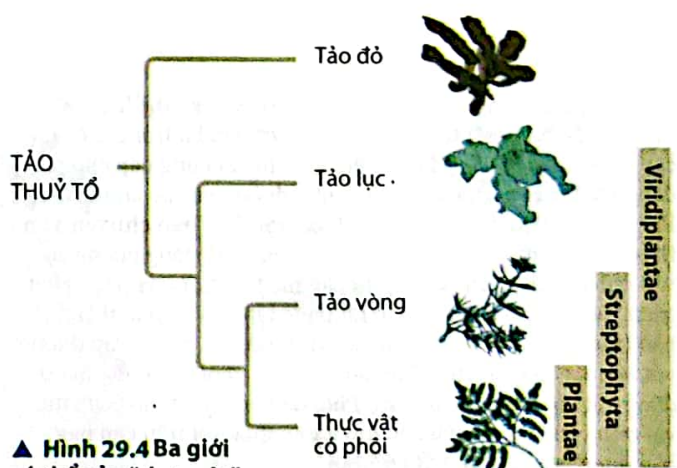
► **Hình 29.3** Các ví dụ về tảo vòng, những loài tảo có họ hàng gần gũi nhất với thực vật trên đất liền.

như thế nào). Thực vật trên cạn đã được đa dạng hoá do có những đặc điểm thích nghi tiến hoá giúp chúng hưng thịnh mạnh dù cho có những thách thức trên.

Ngày nay những đặc điểm thích nghi nào là chỉ có ở thực vật? Câu trả lời là tùy thuộc vào ranh giới mà bạn sử dụng để phân chia thực vật trên cạn với tảo (**Hình 29.4**). Nhiều nhà sinh học xem giới Thực vật (plantae), là thực vật có phôi (embryophyte). Những người khác thì cho rằng ranh giới của giới Thực vật phải mở rộng bao gồm một số hoặc tất cả tảo lục (các giới Streptophyta và Viridiplantae). Vì vẫn còn tranh luận, nên trong cuốn sách này chúng tôi vẫn giữ định nghĩa thực vật có phôi của giới Thực vật và dùng Plantae như là tên chính thức cho đơn vị phân loại này. Trong khuôn khổ đó chúng ta hãy xác định các đặc điểm phát sinh ở thực vật được tiến hoá từ khi chúng tách rời những loài tảo có họ hàng gần nhất lên sống trên cạn.

Các đặc điểm phát sinh ở thực vật

Nhiều đặc điểm thích nghi giúp thực vật trên cạn sống sót và sinh sản được trên đất liền dường như chỉ mới được xuất hiện sau khi thực vật trên cạn phân hoá từ bà con họ hàng của chúng là tảo. **Hình 29.5** trong hai trang tiếp theo sẽ mô tả bốn đặc điểm chính thể hiện gần như ở tất cả thực vật trên cạn nhưng không có ở tảo vòng. Bốn



► **Hình 29.4** Ba giới có thể của "thực vật".

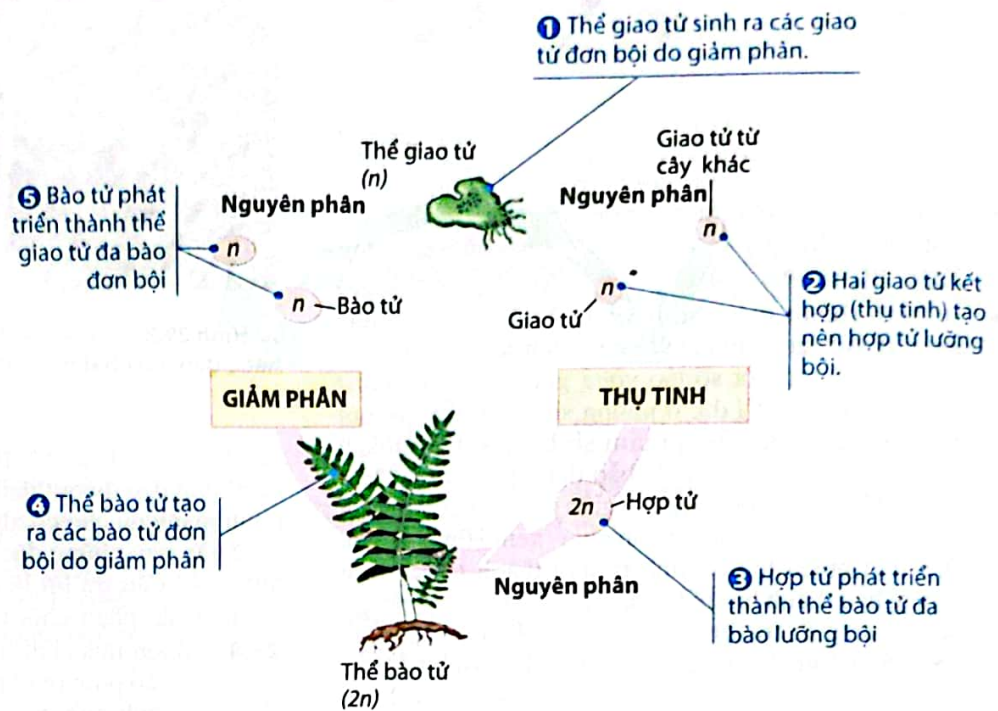
Khảo sát Các đặc điểm phát sinh của thực vật trên cạn

Sự xen kẽ thế hệ và phối đa bào, sống phụ thuộc

Chu trình sống của mọi thực vật trên đất liền được đan xen nhau bởi hai thế hệ cơ thể đa bào là: thể giao tử và thể bào tử. Sơ đồ bên chỉ rõ thế hệ này sinh ra thế hệ kia và quá trình đó được gọi là sự xen kẽ thế hệ. Kiểu chu trình sinh sản này tiến hoá ở các nhóm khác nhau của tảo nhưng không có ở tảo vòng, nhóm họ hàng gần gũi nhất với thực vật ở cạn.

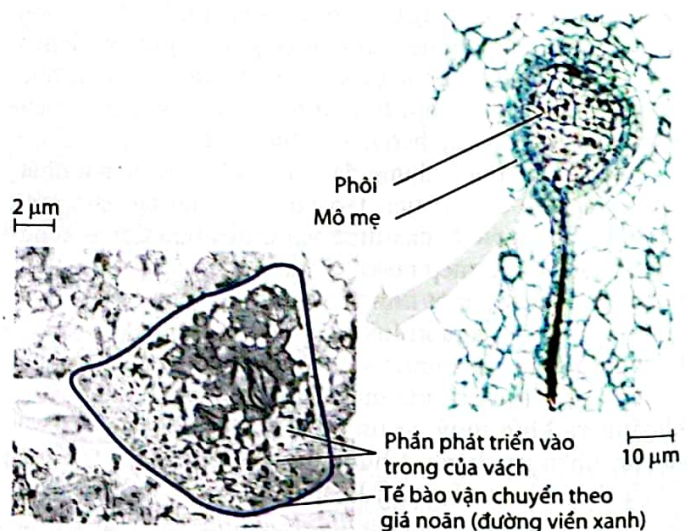
Chú ý đừng nhầm lẫn sự xen kẽ thế hệ ở thực vật với các giai đoạn đơn bội và lưỡng bội trong chu trình sống của các sinh vật sinh sản hữu tính khác (xem Hình 13.6). Ví dụ, ở người giảm phân tạo ra các giao tử đơn bội để rồi kết hợp tạo nên hợp tử lưỡng bội rồi phân chia tạo nên cơ thể đa bào. Giai đoạn đơn bội chỉ thể hiện một giao tử đơn bào duy nhất. Trái lại, sự xen kẽ các thế hệ khác biệt bởi thực tế là chu trình sống bao gồm cả hai cơ thể đa bào đơn bội và cơ thể đa bào lưỡng bội. Tên gọi của hai thế

hệ đa bào của chu trình sống của thực vật là tùy theo các tế bào sinh sản mà chúng sinh ra. **Thể giao tử đơn bội** ("thực vật sinh giao tử"), được gọi tên như vậy là vì bằng nguyên phân nó tạo ra các giao tử đơn bội – trứng và tinh trùng – để rồi kết hợp trong thụ tinh và tạo thành hợp tử lưỡng bội. Sự phân chia nguyên nhiễm của hợp tử tạo ra **thể bào tử đa bào lưỡng bội** ("thực vật sinh bào tử"). Giảm phân của thể bào tử trưởng thành sinh ra các **bào tử đơn bội**, là những tế bào sinh sản có thể phát triển thành một cơ thể đơn bội mới mà không có sự kết hợp với tế bào khác. Sự phân chia nguyên nhiễm của tế bào bào tử sinh ra thể giao tử đa bào mới và chu trình lại bắt đầu. Ở nhiều thực vật không hạt như dương xỉ, thể hiện trong sơ đồ thì thể giao tử và thể bào tử trông giống như hai loại cây khác nhau dù đó là các dạng của cùng một loài. Ở thực vật có hạt, thể giao tử chỉ có thể nhìn thấy được dưới kính hiển vi; còn cây ta thường thấy chính là thể bào tử.



Sự xen kẽ thế hệ: năm giai đoạn khái quát

Một phần trong chu trình sống có sự xen kẽ thế hệ, phôi thực vật đa bào phát triển từ hợp tử được giữ lại trong mô của cây cái (thể giao tử). Mô của thể giao tử cái cung cấp cho phôi đang phát triển chất dinh dưỡng như đường và các amino acid. Phôi có các tế bào chuyên biệt được gọi là **tế bào chuyển vận theo giá noãn**, đôi khi có ở mô mẹ liền kề để tăng cường sự vận chuyển chất dinh dưỡng từ cây mẹ tới phôi qua phần phát triển vào phía trong phức tạp rất phức tạp của bề mặt thành tế bào (màng sinh chất và thành tế bào). Bề mặt này tương đương với bề mặt chuyển chất dinh dưỡng giữa phôi và cơ thể mẹ ở động vật có nhau (nhau thai). Phôi đa bào, phụ thuộc của thực vật trên cạn là dấu hiệu đặc trưng cho thực vật trên cạn hay còn được gọi là thực vật có phôi.

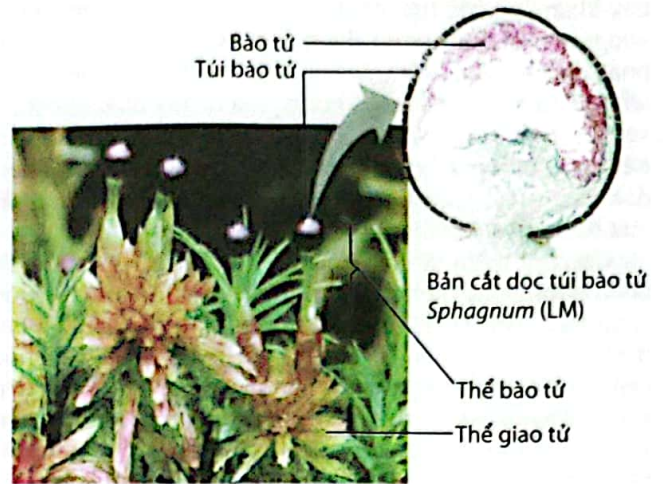


Phôi (LM) và tế bào vận chuyển theo giá noãn (TEM) ở *Marchantia* (một rêu tản)

Bào tử có thành dày được hình thành trong túi bào tử

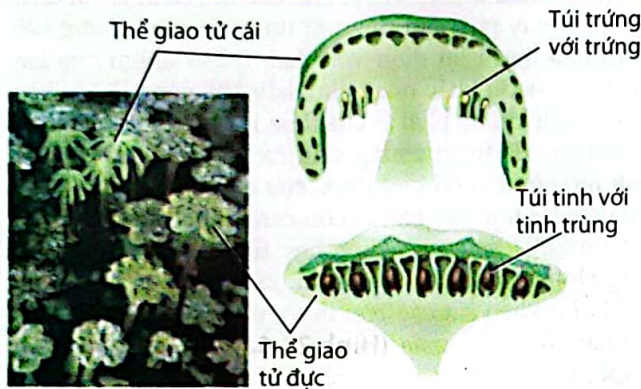
Bào tử thực vật là tế bào sinh sản đơn bội có thể lớn lên thành thể giao tử đa bào đơn bội do nguyên phân. Chất sporopollenin cao phân tử (polymer) làm cho thành bào tử thực vật dày dặn và chịu đựng được điều kiện môi trường khắc nghiệt. Sự thích nghi hoá học đó cho phép bào tử phát tán qua không khí khô mà không bị hại.

Thể bào tử có các cơ quan đa bào được gọi là **túi bào tử** (sporangium) sinh ra các bào tử. Trong túi bào tử các tế bào lưỡng bội được gọi là **nguyên bào tử**, hay là tế bào mẹ của bào tử, tiến hành giảm phân và sinh ra các bào tử đơn bội. Mô phía ngoài cùng của túi bào tử bảo vệ cho các bào tử đang phát triển cho đến khi chúng được phát tán vào không khí. Túi bào tử đa bào sinh ra các bào tử có thành giàu chất sporopollenin là đặc điểm thích nghi chủ yếu ở thực vật trên đất cạn. Mặc dù tạo vòng cũng sinh ra bào tử nhưng những tạo này không có túi bào tử đa bào và các bào tử có roi của chúng phát tán trong nước không có chất sporopollenin.



Thể bào tử và túi bào tử ở *Sphagnum* (một loại rêu)

Túi giao tử đa bào

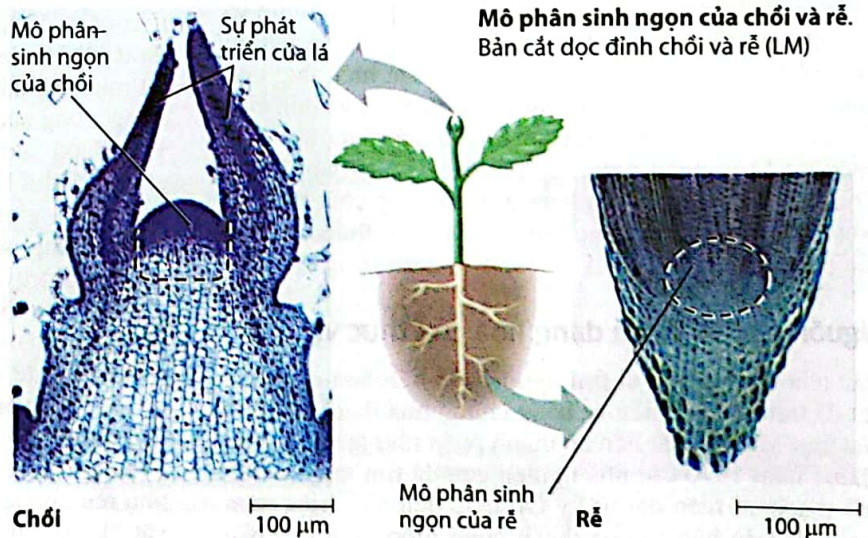


Túi trứng và túi tinh ở *Marchantia* (một loại rêu tản)

Đặc điểm khác phân biệt thực vật ở cạn ban đầu với tổ tiên tảo của chúng là sự hình thành giao tử trong cơ quan đa bào được gọi là **túi giao tử**. Túi giao tử cái được gọi là **túi trứng** (archegonium, số nhiều *archegonia*). Mỗi túi trứng là một cơ quan hình quả lê sinh ra một trứng không chuyển động được giữ lại bên trong phần phình ra của cơ quan (phần đỉnh ngọn ở loài được nêu trên hình). Túi giao tử đực được gọi là **túi tinh** (antheridium, số nhiều *antheridia*) sinh ra tinh trùng và phát tán chúng vào môi trường. Ở nhiều nhóm của thực vật ngày nay tinh trùng có roi và bơi tới trứng qua các giọt hoặc màng nước. Mỗi trứng được thụ tinh bên trong túi trứng, nơi đó hợp tử sẽ phát triển thành một phôi. Rồi bạn sẽ thấy ở Chương 30, thể giao tử của thực vật có hạt được giảm nhỏ về kích thước để rồi túi trứng và túi tinh sẽ mất đi ở một số nhánh tiến hoá của thực vật.

Mô phân sinh ngọn

Trong môi trường đất liền, các sinh vật quang hợp tìm các nguồn dinh dưỡng chính ở hai nơi khác nhau. Ánh sáng và CO_2 chủ yếu ở trên mặt đất; nước và các chất khoáng chủ yếu ở trong đất. Dù cho cây cối không thể di chuyển từ nơi này đến nơi khác, rễ và chồi của chúng có thể kéo dài đến tận các nguồn dinh dưỡng của môi trường. Sự sinh trưởng đó về chiều dài được giữ suốt đời sống của thực vật là do hoạt động của **mô phân sinh ngọn**, vùng tế bào đang phân chia ở đầu cùng của chồi và rễ. Tế bào được sinh ra do sự phân hoá của mô phân sinh ngọn thành biểu bì ngoài cùng để bảo vệ cơ thể và các kiểu mô bên trong khác nhau. Ở phần lớn thực vật mô phân sinh ngọn của chồi cũng sinh ra lá. Như vậy, cơ thể phức tạp của thực vật sẽ chuyên hoá thành các cơ quan ở trên và dưới mặt đất.



đặc điểm này của thực vật trên cạn là sự xen kẽ các thể hệ (cùng với các đặc điểm có liên quan là phôi đa bào, sống phụ thuộc lập); bào tử có thành dày được sinh ra trong các túi bào tử; túi giao tử đa bào; và mô phân sinh ngọn. Chúng ta có thể phỏng đoán rằng những đặc điểm này không có ở tổ tiên chung của thực vật trên cạn và tảo vòng, nhưng thay vì nó được tiến hoá như là đặc điểm phát sinh của thực vật trên cạn. Cần nhấn mạnh rằng một số trong các đặc điểm đó không phải là duy nhất cho thực vật, đã được tiến hoá độc lập ở những nhánh khác nhau. Không phải mỗi thực vật trên cạn đều thể hiện đủ cả bốn đặc điểm này; theo thời gian, một số nhánh thực vật đã mất đi một số đặc điểm.

Cần nói thêm về bốn đặc điểm nêu lên ở Hình 29.5, là có những đặc điểm phát sinh khác liên quan với cuộc sống trên cạn đã tiến hoá ở nhiều loài thực vật. Ví dụ, ở nhiều loài có biểu bì có lớp cutin (cuticle) bao bọc cấu tạo từ polyester và polymer sáp. Thường xuyên tiếp xúc với không khí, thực vật ở cạn phải chịu rủi ro lớn về sự khô hạn hơn là những tổ tiên tảo của chúng. Cutin hoạt động như chất chống thấm nước giúp ngăn ngừa mất nước thừa từ các cơ quan của cây trên mặt đất cũng như bảo vệ tránh sự tấn công của vi sinh vật từ bên ngoài.

Những thực vật đầu tiên trên cạn không có rễ và lá thật. Không có rễ thì những cây này hấp thụ chất khoáng từ đất như thế nào? Các hoá thạch tuổi từ 420 triệu năm về trước cho thấy một đặc điểm thích nghi để có thể giúp cho những thực vật ban đầu hấp thụ chất dinh dưỡng là: Chúng hình thành nên những tổ hợp cộng sinh với nấm giống với các cấu trúc cộng sinh cùng có lợi mà ngày nay chúng ta quan sát thấy giữa thực vật và nấm. Chúng ta sẽ mô tả những tổ hợp này được gọi là *rễ nấm*, ở Chương 31. Còn bây giờ, chúng ta chỉ đề cập tới điểm chính là nấm của rễ nấm hình thành nên một mạng kéo dài các sợi nấm trong đất khiến chúng hấp thụ chất dinh dưỡng hiệu quả cho cây hơn là khi cây rễ cây không cộng sinh với nấm. Nấm chuyển chất dinh dưỡng tới đối tác thực vật cộng sinh – bên thụ hưởng có thể giúp cho cây không có rễ chiếm lĩnh được đất liền.

Cuối cùng nhiều thực vật trên cạn sản sinh ra các phân tử được gọi là các *hợp chất thứ cấp*, được gọi như thế bởi vì chúng là những sản phẩm của các con đường chuyển hoá thứ cấp – nhánh tách ra khỏi các con đường chuyển hoá sơ cấp sản sinh ra lipid, carbohydrate, amino acid, và các hợp chất khác thường gặp ở mọi sinh vật. Các hợp chất thứ cấp bao gồm các alkaloid, terpene, tannin và phenolic như flavonoid. Các alkaloid, terpene và tannin khác nhau đều có vị đắng, mùi nồng hoặc hiệu ứng độc giúp bảo vệ chống lại động vật ăn cỏ và vật ký sinh. Các flavonoid hấp thụ bức xạ tia cực tím có hại và một số chất phenolic khác ngăn ngừa tác hại các yếu tố gây bệnh. Con người cũng được thụ hưởng từ các hợp chất thứ cấp như nhiều chất được dùng làm gia vị, làm thuốc và các sản phẩm khác.

Nguồn gốc và sự đa dạng hoá của thực vật

Các nhà cổ thực vật đi tìm nguồn gốc tiến hoá của thực vật đã tranh luận nhiều về bằng chứng hoá thạch cổ nhất của thực vật trên đất liền có thành phần như thế nào. Vào những năm 1970 các nhà nghiên cứu đã tìm thấy bào tử hoá thạch có niên đại từ kỷ Ordovic đến 475 triệu năm tuổi. Mặc dù bào tử hoá thạch cũng giống với các bào

(a) Bào tử hoá thạch. Khác với các bào tử của hầu hết thực vật đang sống chỉ là những hạt riêng rẽ, những bào tử này tìm thấy ở Oman làm thành nhóm bốn cái (một cái bên trái bị che khuất) và hai cái (bên phải).



(b) Mô thể bào tử hoá thạch. Các bào tử nằm trong mô thực vật.



▲ Hình 29.6 Bào tử và mô thực vật cổ (SEM màu).

tử của thực vật đang sống, nhưng chúng cũng có một số điểm khác nhau rõ rệt. Ví dụ, như bào tử của thực vật điển hình ngày nay phát tán riêng rẽ từng cái một nhưng các bào tử hoá thạch lại dính với nhau thành nhóm của hai hoặc bốn cái. Sự khác nhau cho thấy khả năng là các bào tử hoá thạch không phải là của thực vật mà do một số loài tảo họ hàng đã tuyệt chủng sinh ra. Hơn thế nữa, những mảnh mô cổ nhất đã biết được của cơ thể thực vật là 50 triệu năm trẻ hơn các bào tử còn đang bị nghi vấn này.

Năm 2003, các nhà khoa học từ Anh quốc và nước Trung Đông Oman đã hé mở vài tia sáng về những bí ẩn này khi họ khảo sát các bào tử từ những mẫu đá có 475 triệu năm tuổi từ Oman (Hình 29.6a). Khác với các bào tử cùng tuổi đã được phát hiện trước đây, nhưng bào tử này được bao trong nguyên liệu cutin thực vật giống như mô mang bào tử ở thực vật còn sống (Hình 29.6b). Sau khi khám phá những mảnh nhỏ khác của mô rõ ràng là của thực vật thì các nhà khoa học đã đi đến kết luận là các bào tử từ Oman là thực vật hoá thạch chứ không phải của tảo.

Dù thế nào thì tuổi chính xác của những thực vật đầu tiên cũng là tuổi của các loài tổ tiên đã sinh ra một sự đa dạng lớn lao của thực vật hiện sống. Bảng 29.1 tóm tắt mười ngành hiện sống trong hệ thống phân loại được dùng trong sách này. (Các nhánh còn sống có các thành viên đang sống chứ không chỉ các thành viên đã tuyệt chủng.) Như bạn sẽ đọc phần còn lại của phần này, xem Bảng 29.1 cùng với Hình 29.7, đều thể hiện quan niệm về hệ thống phát sinh thực vật trên cơ sở hình thái, hoá sinh và di truyền học thực vật.

Một đặc điểm để phân biệt thực vật là có hay không hệ thống phát triển của mô dẫn, là những tế bào kết nối thành ống để vận chuyển nước và chất dinh dưỡng suốt cơ thể thực vật. Phần lớn cơ thể thực vật có hệ thống mô dẫn phức tạp và do đó mà được gọi là *thực vật có mạch*. Những thực vật không có hệ thống vận chuyển kéo dài như rêu tản, rêu sừng và rêu thật – thì được mô tả là thực vật “không mạch” mặc dù một số rêu có mô dẫn đơn

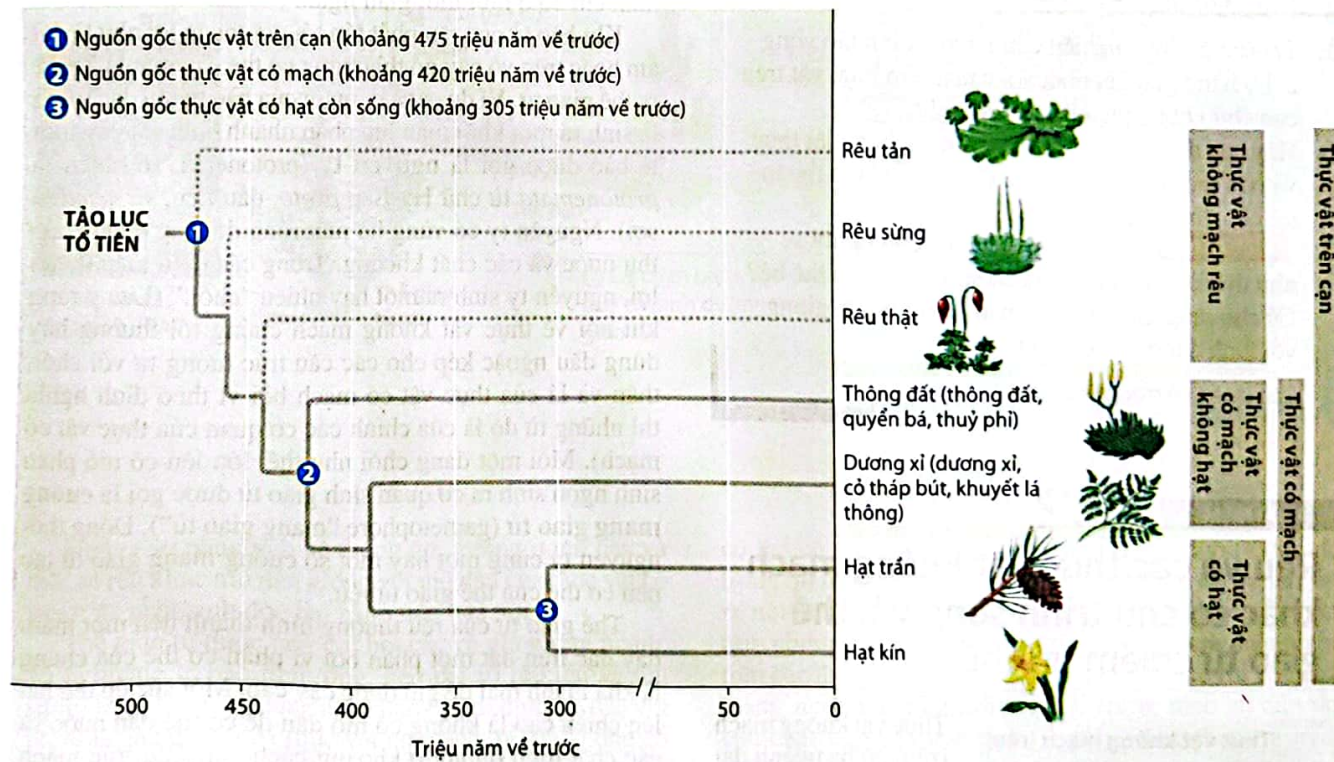
Bảng 29.1 Mười ngành thực vật hiện sống

	Tên thường gọi	Số loài ước tính
Thực vật không mạch (Rêu)		
Ngành Hepatophyta	Rêu tản	9.000
Ngành Anthocerophyta	Rêu sừng	100
Ngành Bryophyta	Rêu thực	15.000
Thực vật có mạch		
Thực vật có mạch không hạt		
Ngành Lycophyta	Thông đất	1.200
Ngành Pterophyta	Dương xỉ	12.000
Thực vật có hạt		
Hạt trần		
Ngành Ginkgophyta	Bạch quả	1
Ngành Cycadophyta	Tuế	130
Ngành Gnetophyta	Dây gắm	75
Ngành Coniferophyta	Thông	600
Hạt kín		
Ngành Anthophyta	Thực vật có hoa	250.000

giản. Thực vật không mạch thường được gọi không chính thức là rêu (Bryophytes từ chữ Hy Lạp *bryon* là rêu và *phyton* là thực vật).

Mặc dù thuật ngữ *rêu* (Bryophyte) thường được dùng cho mọi thực vật không mạch thì cuộc tranh luận vẫn tiếp tục về các mối quan hệ của rêu tản, rêu sừng và rêu thực với nhau và với thực vật có mạch. Trái lại, một số nghiên cứu phân tử kết luận rằng rêu không tạo thành một nhóm tiến hoá đơn nhánh (một nhánh; xem Hình 26.10), một số nghiên cứu mới đây về trình tự amino acid của lục lạp khẳng định rằng rêu không làm thành một nhánh. Bất luận rêu có là nhóm tiến hoá đơn nhánh hay không, thì chúng cùng sẽ chia một số đặc điểm phát sinh với thực vật có mạch như phôi đa bào và mô phân sinh ngọn, trong khi không có nhiều cấu tạo mới của thực vật có mạch như rễ và lá thật.

Thực vật có mạch tạo thành một nhánh bao gồm khoảng 93% của tất cả các loài thực vật mà những loài này có thể được phân bậc tiếp thành các nhánh nhỏ hơn. Hai trong số các nhánh đó là **thông đất** (thông đất và họ hàng gần gũi của chúng) và **dương xỉ** (dương xỉ và họ hàng gần gũi của chúng). Những thực vật trong mỗi một nhánh đó đều không có hạt vì vậy mà tập hợp hai nhánh đó thường được gọi không chính thức là **thực vật có mạch không hạt**. Tuy nhiên, ghi chú trong Hình 29.7 thì thực vật có mạch không hạt là nhóm cận phát sinh chứ không phải đơn phát sinh. Những nhóm như thực vật có mạch không hạt đôi khi được xem như là một bậc (grade), là tập hợp các cơ thể cùng có mức độ chung về



▲ Hình 29.7 Những nét nổi bật trong tiến hoá của thực vật Một số giả thiết về các mối quan hệ giữa các nhóm thực vật được tranh luận sôi nổi, kể cả để nghi

cho rằng rêu là một nhóm đơn phát sinh. Những đường chấm chỉ các nhóm có quan hệ tiến hoá còn chưa rõ ràng.

HÃY VẼ Vẽ lại hệ thống tiến hoá này cho rằng rêu là nhóm đơn nguyên trong đó rêu tản phân ly đầu tiên.

cấu tạo sinh học hoặc thích nghi. Mặc dù bậc được coi là nhóm các sinh vật theo các đặc điểm sinh học chính (chẳng hạn như không có hạt), chúng cũng có thể gây nhầm lẫn ở một số vấn đề. Ví như dương xỉ có nhiều điểm của tổ tiên chung gần đây với thực vật có hạt hơn là với thông đất. Và như vậy, chúng ta có thể thấy dương xỉ và thực vật có hạt cùng có những nét chủ yếu mà không có ở thông đất và điều đó chúng ta sẽ nói tới sau.

Nhánh thứ ba của thực vật có mạch gồm thực vật có hạt, nhóm này là nhóm lớn nhất của các loài thực vật hiện đang sống. Hạt là một phôi được bao kín cùng chất dinh dưỡng bên trong một vỏ bảo vệ. Thực vật có hạt có thể phân thành hai nhóm là hạt trần và hạt kín trên cơ sở không có hoặc có ngăn đóng kín để cho hạt trưởng thành. Hạt trần (Gymnosperm từ chữ Hy Lạp *gymnos* là trần trụi và *sperm* là hạt) được nhóm hợp của những cây có "hạt trần" vì hạt của chúng không bị bao bọc trong ngăn kín. Những loài hạt trần còn sống thường gặp nhất là thông có thể tạo thành một nhánh. Hạt kín (từ chữ Hy Lạp *angion* là hộp chứa) là nhánh lớn gồm tất cả thực vật có hoa. Hạt của thực vật hạt kín phát triển bên trong những ngăn được gọi là bầu có nguồn gốc trong hoa và khi chín trở thành quả. Đến 90% các loài thực vật còn sống là cây hạt kín.

Cần nhấn mạnh rằng hệ thống phát sinh nêu ở Hình 29.7 chỉ chú trọng đến các mối quan hệ giữa các nhánh thực vật đang sống. Các nhà cổ thực vật học cũng có phát hiện những hoá thạch về những nhánh thực vật đã tuyệt chủng. Nhiều trong số các hoá thạch đó tiết lộ những giai đoạn trung gian trong quá trình xuất hiện các nhóm thực vật đặc biệt tìm thấy trên Trái Đất ngày nay.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 29.1

1. Tại sao các nhà nghiên cứu lại xác định tảo vòng là họ hàng gần gũi nhất với các nhóm thực vật trên cạn chứ không phải là các nhóm khác?
2. Hãy xác định ba đặc điểm tiến hoá phân biệt thực vật với tảo vòng và các đặc điểm đó đã tạo thuận lợi cho đời sống trên đất liền. Giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Chu trình sống của con người sẽ như thế nào nếu chúng ta có sự xen kẽ các thế hệ? Cứ cho rằng giai đoạn đa bào lưỡng bội là giống với hình dạng của người trưởng thành.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 29.2

Rêu và các thực vật không mạch khác có chu trình sống với thể giao tử chiếm ưu thế



Thực vật không mạch (rêu)
Thực vật có mạch không hạt
Hạt trần
Hạt kín

Thực vật không mạch (rêu) có ba ngành đại diện của những cây thảo nhỏ (không phải cây gỗ) là: rêu tản –

liverworts (ngành Hepatophyta), rêu sừng – hornworts (ngành Anthocerotophyta), và rêu thực – mosses (ngành

Bryophyta). Rêu tản và rêu sừng được gọi tên theo theo hình dạng của chúng và thêm hậu tố *wort* (wort từ tiếng Anglo-Saxon là "cỏ"). Rêu thì quen thuộc với nhiều người cho dù có một số cây thường được gọi là "rêu" thì cũng chẳng phải rêu tí nào. Đó là rêu Irland (cỏ biển đỏ), rêu tuần lộc (một loại địa y), rêu hình dùi (thực vật có mạch không hạt) và rêu Tây Ban Nha (địa y ở một số vùng và thực vật có hoa ở những nơi khác).

Cần nhấn mạnh rằng các từ *Bryophyta* và *bryophyte* không phải là đồng nghĩa. *Bryophyta* là tên gọi chính thức trong phân loại cho ngành chỉ gồm rêu thực mà thôi. Và như đã nêu ở trên, thuật ngữ *bryophyte* được dùng không chính thức để chỉ tất cả nhóm thực vật không mạch – rêu tản, rêu sừng và rêu thực. Các nhà phân loại tiếp tục tranh luận về trình tự tiến hoá của ba ngành rêu đó.

Rêu tản, rêu sừng và rêu thực đòi hỏi nhiều sự thích nghi đồng nhất trong suốt chiều dài của quá trình tiến hoá của chúng. Tuy thế, những rêu còn sống có thể phản ánh một số nét của những thực vật sớm nhất. Hoá thạch cổ nhất đã biết được của những mảnh thực vật ví dụ những mô rất giống với mô bên trong của rêu tản. Các nhà nghiên cứu hi vọng phát hiện được nhiều hơn những phần của những thực vật cổ này để thấy được những sự giống nhau này được phản ánh rộng rãi hơn.

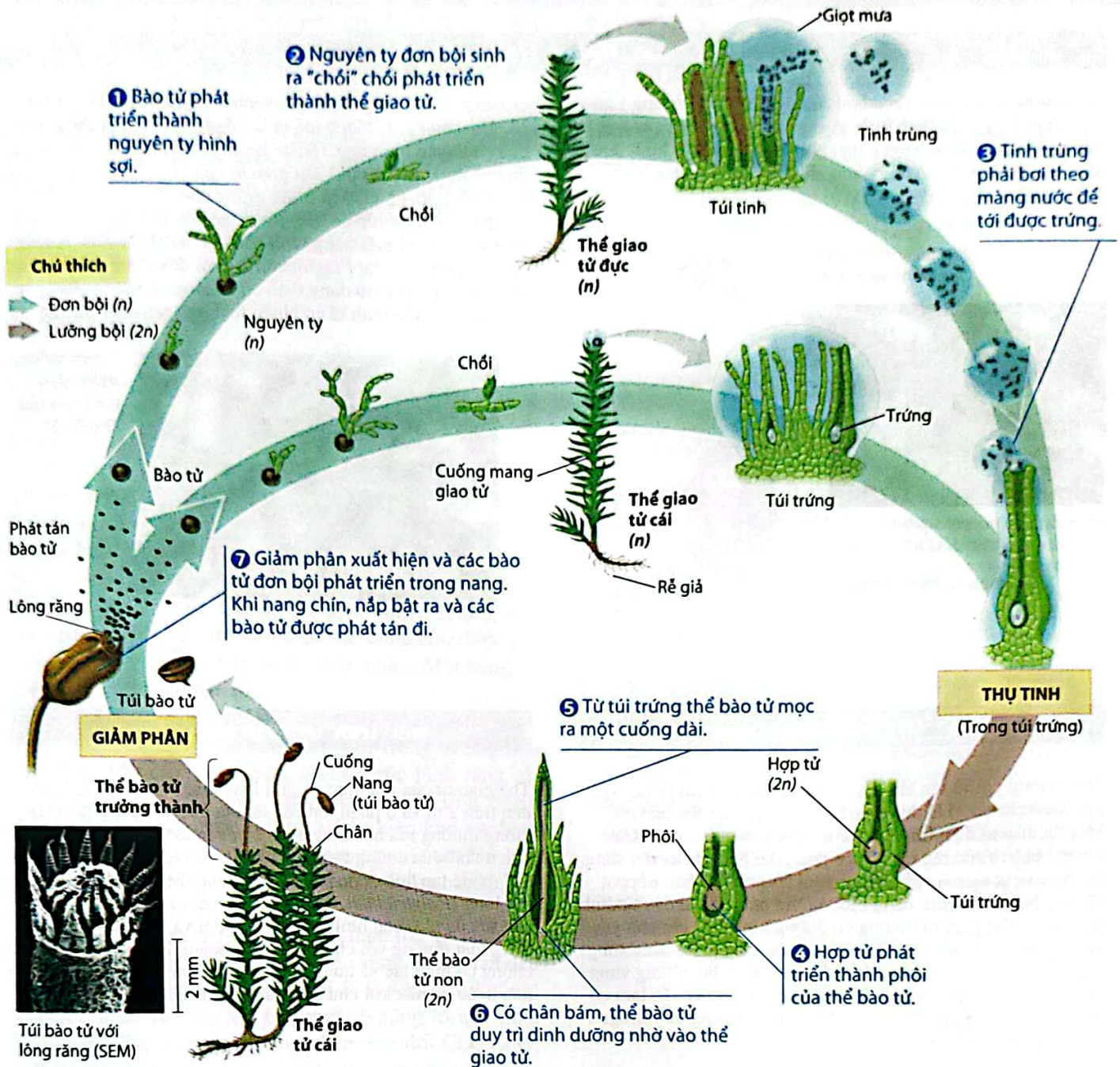
Thể giao tử của rêu

Khác với thực vật có mạch, trong cả ba ngành rêu thì thể giao tử là giai đoạn ưu thế trong chu trình sống. Chúng lớn hơn và sống lâu hơn thể bào tử như được thể hiện rõ trong chu trình sống của rêu ở Hình 29.8. Thể bào tử điển hình chỉ có ở một thời gian ngắn.

Khi bào tử của rêu phát tán tới nơi thuận lợi như là đất ẩm hoặc trên vỏ cây gỗ thì chúng có thể nảy mầm và mọc ra thể giao tử. Ví dụ, sự nảy mầm của bào tử rêu đặc trưng là sinh ra một khối màu lục phân nhánh hình sợi dày một tế bào được gọi là **nguyên ty** (protonema, số nhiều là *protonemata* từ chữ Hy Lạp *proto*, đầu tiên, và *nema* là sợi). Nguyên ty có vùng bề mặt rộng để tăng cường hấp thụ nước và các chất khoáng. Trong các điều kiện thuận lợi, nguyên ty sinh ra một hay nhiều "chồi." (Lưu ý rằng khi nói về thực vật không mạch chúng tôi thường hay dùng dấu ngoặc kép cho các cấu trúc tương tự với chồi, thân và lá của thực vật có mạch bởi vì theo định nghĩa thì những từ đó là của chính các cơ quan của thực vật có mạch). Mỗi một dạng chồi như thế lớn lên có mô phân sinh ngọn sinh ra cơ quan sinh giao tử được gọi là **cuống mang giao tử** (gametophore "mang giao tử"). Đồng thời nguyên ty cùng một hay một số cuống mang giao tử tạo nên cơ thể của thể giao tử rêu.

Thể giao tử của rêu thường hình thành nên một thảm dày đặc trên đất một phần bởi vì phần cơ thể của chúng là khá mảnh mai để giữ được cây cao. Một sức ép thứ hai lên chiều cao là không có mô dẫn để có thể dẫn nước và các chất dinh dưỡng ở khoảng cách dài. Cấu trúc mảnh mai của các cơ quan của rêu tạo cho nó khả năng phân bố nguyên liệu mà không cần mô dẫn. Tuy nhiên, một số rêu như chi *Polytrichum* cũng có mô dẫn ở giữa "thân" của chúng. Và do đó một số ít những rêu này có thể mọc cao tới 2 m.

▼ **Hình 29.8** Chu trình sống ở rêu thực.



Những sự phân tích hệ thống gợi ý rằng ở rêu này và một số rêu khác mô dẫn giống với mô dẫn của thực vật có mạch đã phát sinh độc lập bằng tiến hoá hội tụ.

Thế giao tử được neo giữ bởi các rễ giả mỏng manh, đó là những tế bào hình ống, kéo dài (ở rêu tản và rêu sừng) hoặc hình sợi của các tế bào (ở rêu thực). Khác với rễ, rễ là đặc điểm của thực vật có mạch, rễ giả không có cấu tạo mô. Rễ giả của rêu cũng không có các tế bào dẫn chuyên hoá và không giữ vai trò đầu tiên trong việc hấp thu nước và chất khoáng.

Thế giao tử trưởng thành hình thành các túi giao tử để sinh ra các giao tử và có mô bì bao bọc. Một thế giao tử

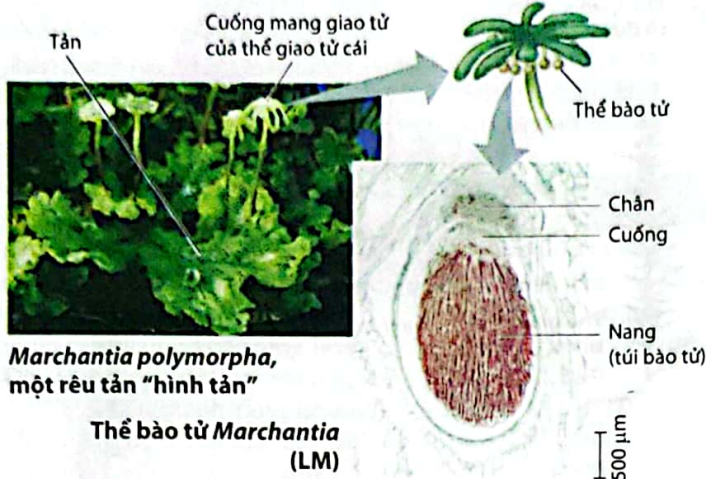
có thể có nhiều túi giao tử. Trứng được sinh ra đơn độc trong túi trứng hình quả lê còn mỗi túi tinh thì lại sản sinh ra nhiều tinh trùng. Một số thể giao tử của rêu là lưỡng tính nhưng ở rêu thực thì túi trứng và túi tinh điển hình ở trên các thể giao tử đực và cái. Tinh trùng có roi bơi trong màng nước tối trứng, đi vào túi trứng theo sự đáp ứng của chất hấp dẫn hoá học. Trứng không thoát ra ngoài mà giữ lại bên trong phần gốc của túi trứng. Sau thụ tinh phôi được giữ lại bên trong túi trứng. Các lớp tế bào vận chuyển qua giả Noon giúp chuyển chất dinh dưỡng tới phôi khi phát triển thành thể bào tử.

Khảo sát Sự đa dạng của rêu

Rêu tản (Ngành Hepatophyta)

Tên thường gọi và tên khoa học của ngành này (từ tiếng Latin *hepaticus* là gan) là theo hình lá gan của thể giao tử của các thành viên của ngành chẳng hạn như *Marchantia* ở hình dưới đây. Vào thời trung cổ hình dạng đó được xem là dấu hiệu

của cây có thể chữa được các bệnh về gan. Một số rêu tản kể cả *Marchantia* cả được mô tả là "dạng tản" bởi vì thể giao tử của chúng có hình dẹp. (Nhắc lại từ Chương 28 cơ thể của tảo đa bào được gọi là tản.) Túi giao tử của *Marchantia* đính cao trên cuống mang giao tử trông giống như cây gỗ tí xíu. Bạn cần phải có kính lúp để thấy được thể bào tử trong đó có một cuống ngắn với một nang hình bầu dục hay tròn. Các rêu tản khác chẳng hạn như *Plagiochila* ở dưới đây được gọi là "hình lá" bởi vì thể giao tử dạng thân của chúng có nhiều phần phụ hình lá. Rêu tản hình lá có nhiều loài hơn rêu tản hình tản.



Marchantia polymorpha, một rêu tản "hình tản"

Thế bào tử *Marchantia* (LM)



Plagiochila deltoidea một rêu tản "hình lá"

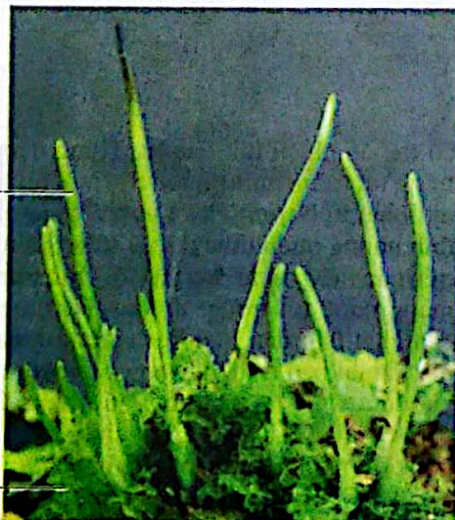
Rêu sừng (Ngành Anthocerophyta)

Tên thường gọi và tên khoa học của ngành này (từ tiếng Hy Lạp *keras* là sừng) là dựa theo hình dài dài của thể bào tử. Một thể bào tử điển hình có thể mọc lên cao tới 5 cm. Khác với thể bào tử của rêu tản và rêu thực, thể bào tử của rêu sừng không có cuống mà chỉ gồm một túi bào tử. Túi bào tử phát tán các bào tử đã chín bằng một đường nứt mở bắt đầu từ đỉnh của sừng. Thể giao tử thường có đường kính 1–2 cm chủ yếu mọc ngang và thường có dính vào nhiều thể bào tử. Rêu sừng thường gặp trong số những loài đầu tiên xâm lấn những vùng trống với đất ẩm; mối quan hệ cộng sinh với vi khuẩn lam cố định nitrogen để giúp làm việc đó (ở những vùng đó nitrogen thường có rất ít).

Anthoceros một loại rêu sừng

Thế bào tử

Thế giao tử



Rêu thực (Ngành Bryophyta)

Thể giao tử của rêu thực có giới hạn chiều cao từ dưới 1 mm đến trên 2 m và ở phần lớn các loài là dưới 15 cm. Thảm rêu thông thường mà bạn thấy gồm chủ yếu là thể giao tử. Các phiến "lá" của chúng thường chỉ dày một tế bào, nhưng những "lá" phức tạp hơn được phủ lớp cutin có thể thấy ở rêu thường mũ lông (*Polytrichum*, dưới đây) và ở những loài gần gũi. Thể bào tử của rêu điển hình thường kéo dài và nhìn thấy được bằng mắt thường với chiều cao tới khoảng 20 cm. Khi còn non chúng có màu lục và quang hợp được nhưng chúng trở lại màu nâu hoặc đỏ nâu khi chuẩn bị phát tán bào tử.

Polytrichum commune, rêu mũ có lông

Nang } Thể bào tử (cây tươi tốt sống được hàng tháng),
Cuống }

Thế giao tử



Tình trạng rêu cần một màng nước để đến được trứng. Với đòi hỏi như vậy, chúng ta không lấy gì làm lạ khi thấy nhiều loài rêu sống ở những nơi ẩm ướt. Sự kiện tình trạng bơi theo nước để đến với trứng cũng có nghĩa là với những loài có thể giao tử đực và cái riêng rẽ (ở hầu hết rêu) thì sinh sản hữu tính sẽ hiệu quả hơn khi các cá thể ở gần nhau. Nhiều loài rêu có thể tăng số lượng cá thể ở một vùng nhờ các kiểu sinh sản vô tính khác nhau. Ví dụ, một số rêu sinh sản vô tính bằng cách hình thành nên những *thể lứa nhỏ*, những cây con tách khỏi cây mẹ và mọc thành cây mới là bản sao y hệt về mặt di truyền của cây mẹ.

Thế bào tử của rêu

Mặc dù thế bào tử của rêu có màu lục và quang hợp được khi còn non nhưng không thể sống độc lập được. Chúng dính vào thể giao tử mẹ để lấy đường, amino acid, chất khoáng và nước.

Rêu có thể bào tử nhỏ nhất trong số tất cả nhóm thực vật còn sống, hợp với giả thiết cho rằng thể bào tử lớn hơn tiến hoá muộn hơn ở thực vật có mạch. Một thể bào tử điển hình của rêu gồm một chân, một cuống và một túi bào tử. Nằm sâu trong túi trứng, **chân** hấp thụ chất dinh dưỡng từ thể giao tử. **Cuống** (seta, số nhiều *setae*), dẫn các chất nguyên liệu đó tới túi bào tử cũng còn được gọi là **ngang**, ngang sinh ra bào tử do giảm phân. Một ngang có thể sinh ra 50 triệu bào tử.

Ở hầu hết rêu, cuống kéo dài ra làm tăng khả năng phát tán bào tử nhờ nâng cao ngang lên. Trong trường hợp điển hình phần trên của ngang có cấu trúc hình răng cưa vào nhau được gọi là vòng **lông răng** (xem Hình 29.8). Những “răng” này được mở ra ở điều kiện khô và đóng lại khi ẩm. Lông răng cho phép bào tử phát tán lần lượt qua các cơn gió mạnh định kỳ để có thể đưa bào tử đến những nơi xa.

Thế bào tử của rêu sừng và rêu thực lớn và phức tạp hơn so với rêu tản. Cả thể bào tử rêu sừng và rêu tản đều có những lỗ chuyên hoá được gọi là **lỗ khí** (khí khổng) cũng có ở tất cả thực vật có mạch. Những lỗ này giúp cho quang hợp bằng cách cho phép trao đổi CO_2 và O_2 giữa không khí bên ngoài và bên trong thể bào tử (xem Hình 10.3). Khí khổng cũng là con đường chính để qua đó nước bay hơi từ thể bào tử. Ở điều kiện nóng, khô thì khí khổng đóng lại để giảm thiểu sự mất nước.

Sự kiện khí khổng có ở rêu và rêu sừng mà không có ở rêu tản gợi lên ba giả thiết có thể có về tiến hoá của chúng. Nếu như rêu tản là dòng phân nhánh sớm nhất của thực vật trên đất liền như ở Hình 29.7 thì khí khổng đã tiến hoá một lần ở tổ tiên của rêu sừng, rêu thực và thực vật có mạch. Còn nếu như rêu sừng và rêu thực là nhánh được phân nhánh sớm nhất hay hoặc nếu như rêu thực là nhánh đơn phát sinh thì khí khổng có thể đã tiến hoá một lần và đã mất đi trong dòng rêu tản. Cuối cùng nếu như rêu sừng là nhánh được phân nhánh sớm nhất và rêu thực là họ hàng gần gũi nhất của thực vật có mạch thì cũng có thể là rêu sừng cần có khí khổng độc lập với rêu thực và thực vật có mạch. Vấn đề này rất quan trọng để

hiểu sự tiến hoá của thực vật bởi vì lỗ khí giữ vai trò lớn lao trong sự tiến bộ của thực vật có mạch như bạn sẽ học ở Chương 36.

Hình 29.9 ở trang đối diện nêu lên một số ví dụ của thể giao tử và thể bào tử của ngành Rêu.

Tầm quan trọng về sinh thái học và kinh tế của rêu

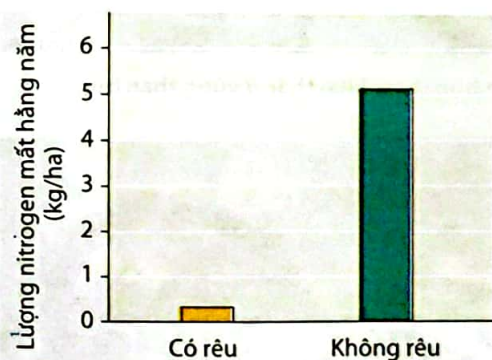
Sự phát tán theo gió các bào tử nhẹ đã làm phân bố rêu khắp thế giới. Những thực vật này rất thông thường và đa dạng ở rừng ẩm và nơi đất ngập nước. Một số rêu chiếm lĩnh các vùng đất cát trống, nơi mà các nhà nghiên cứu tìm thấy chúng giúp giữ nitrogen cho đất (**Hình 29.10**).

▼ Hình 29.10 Tìm hiểu

Rêu có thể làm giảm tỷ lệ mất chất dinh dưỡng từ đất không?

THÍ NGHIỆM Đất trong hệ sinh thái đất thường chứa lượng nitrogen thấp, một chất dinh dưỡng cần cho sự sinh trưởng bình thường của thực vật. Richard Bowden ở Trường Cao đẳng Allegheny đã đo lượng vào (đất thu được) và lượng ra (mất đi từ đất) hằng năm của nitrogen trong hệ sinh thái đất cát chủ yếu do rêu *Polytrichum*. Lượng nitrogen vào hệ sinh thái được đo từ lượng mưa (ion hoà tan như nitrate, NO_3^-), sự cố định N_2 sinh học và sự lắng đọng do gió. Nitrogen mất đi được đánh giá bằng nước rút (ion hoà tan như NO_3^-) và khí thoát ra (như NO_2 thoát ra từ một số vi khuẩn). Bowden đã đo lượng nitrogen bị mất của đất có *Polytrichum* và đất nơi đã loại bỏ rêu đi hai tháng trước khi bắt đầu thí nghiệm.

KẾT QUẢ Tổng 10,5 kg nitrogen trên hecta (kg/ha) được đưa vào hệ sinh thái hằng năm. Một lượng nhỏ nitrogen mất đi do sự bay hơi (0,10 kg/ha mỗi năm). Kết quả so sánh lượng nitrogen mất bởi nước rút đi thể hiện ở dưới đây.



KẾT LUẬN Rêu *Polytrichum* đã làm giảm bớt nhiều sự mất mát nitrogen do nước rút đi trong hệ sinh thái này. Mỗi năm hệ sinh thái rêu giữ lại trên 95% của 10,5 kg/ha của tổng nitrogen thu vào (chỉ có 0,1 kg/ha và 0,3 kg/ha mất đi do bay hơi và nước rút đi tương ứng).

NGUỒN R. D. Bowden, Inputs, outputs, and accumulation of nitrogen in a early successional moss (*Polytrichum*) ecosystem. *Ecological Monographs* 61:207-223 (1991).

ĐIỀU GÌ NẾU? Sự có mặt của *Polytrichum* tác động đến các loài thực vật điển hình sống trên đất cát sau rêu sẽ như thế nào?

Những rêu khác thì lại sống ở những môi trường cực kỳ khác nghiệt nhất như các đỉnh núi cao, đồng rêu, hoang mạc. Nhiều rêu có khả năng sống ở những nơi rất lạnh hoặc rất khô bởi vì chúng có thể sống không có phần lớn nước trong cơ thể rồi lại lấy lại nước khi có độ ẩm thích hợp. Rất ít thực vật có mạch có thể sống sót được ở cùng mức độ khô hạn như vậy.

Một chi rêu ở vùng đất ngập nước là *Sphagnum* hay là “rêu bùn” phân bố khá rộng rãi tạo nên lớp lắng đọng kéo dài của từng phần chất hữu cơ phân huỷ được gọi là **than bùn (Hình 29.11a)**. Những miền bùn lấy chủ yếu là do rêu này cho nên được gọi là miền than bùn. *Sphagnum* không bị phân huỷ ngay và một phần do các hợp chất phenol có trong thành tế bào của chúng. Nhiệt độ thấp, pH và mức oxygen của các miền than bùn cũng kìm hãm sự phân huỷ của rêu và các sinh vật khác. Kết quả là một số miền than bùn còn lưu giữ những xác chết từ hàng nghìn năm (Hình 29.11b).

Than bùn từ lâu là nguồn chất đốt ở châu Âu và châu Á và hiện vẫn được khai thác đặc biệt là ở Ireland và Canada. Cần nói thêm rằng rêu bùn được dùng làm chất cải tạo đất và để đóng gói cho các gốc cây trồng trong



(a) Than bùn được khai thác ở vùng than bùn



(b) Người “Tollund”, xác ướp vùng đầm lầy có tuổi từ 405-100 trước công lịch. Các điều kiện acid, thiếu oxygen do *Sphagnum* tạo ra có thể giữ cơ thể con người hoặc các sinh vật khác đến hàng nghìn năm sau.

▲ **Hình 29.11** *Sphagnum* hay là rêu bùn: một loại rêu có ý nghĩa kinh tế, sinh thái và khảo cổ học.

quá trình vận chuyển bởi vì nó có nhiều tế bào chết có thể hấp thụ khoảng 20 lần trọng lượng của những rêu trong nước. Trên toàn thế giới ước tính có tới 400 tỷ tấn chất carbon hữu cơ tích chứa trong than bùn. Nguồn dự trữ carbon này giúp ổn định nồng độ CO_2 khí quyển (xem Chương 55). Sự thu hoạch quá nhiều *Sphagnum* có thể dẫn tới việc suy giảm hiệu ứng có lợi về sinh thái học và góp phần làm nóng toàn cầu do việc thải khí CO_2 .

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 29.2

1. Rêu khác với các nhóm thực vật khác như thế nào?
2. Nêu ba ví dụ về cấu trúc phù hợp với chức năng ở rêu như thế nào.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Về mỗi giả thiết tiến hoá của lỗ khí, nêu rõ từng cái được và cái mất của lỗ khí trên cây phát sinh chủng loại ở Hình 29.7 (hoặc hình biến đổi).

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 29.3

Dương xỉ và các thực vật có mạch không hạt khác là những thực vật đầu tiên sinh trưởng về chiều cao



Thực vật không mạch (rêu)
Thực vật có mạch không hạt
Hạt trần
Hạt kín

Suốt 100 triệu năm đầu của sự tiến hoá thực vật, rêu và những cây dạng rêu là thảm thực vật

thịnh vượng. Nhưng ngày nay thì thực vật có mạch là ưu thế ở hầu hết các cảnh quan. Hoá thạch và những thực vật có mạch không hạt còn sống cung cấp những sự hiểu biết sâu sắc về tiến hoá của thực vật trong suốt các kỷ Devon và Carbon khi thực vật có mạch bắt đầu đa dạng, nhưng hầu hết nhóm thực vật có hạt thì còn chưa tiến hoá. Các hoá thạch chỉ rõ rằng thông đất, dương xỉ và các thực vật có mạch không hạt khác đã phát triển mạnh hệ thống mạch dẫn từ thời Devon. Như chúng ta sẽ thấy sự tiến hoá mới mẻ này làm cho thực vật có mạch mọc cao hơn các đối tác rêu khác. Tuy nhiên, cũng như ở những thực vật không mạch, tình trạng của dương xỉ và các thực vật có mạch không hạt khác đều có roi và cần phải bơi trong một màng nước để đạt tới trứng. Cũng một phần do các tình trạng này bơi lội mà thực vật có mạch không hạt ngày nay thường gặp nhất ở các môi trường ẩm ướt.

Nguồn gốc và đặc điểm của thực vật có mạch

Hoá thạch của những thực vật trước những thực vật có mạch ngày nay có tuổi khoảng trước 420 triệu năm. Khác với thực vật không mạch, những loài này có thể bào tử phân nhánh và không phụ thuộc vào thể giao tử về dinh dưỡng (Hình 29.12). Dù cho những tổ tiên này của thực vật có mạch mọc lên không cao hơn khoảng 50 cm, sự phân nhánh của chúng làm cho cơ thể chúng phức tạp hơn với nhiều túi bào tử. Khi cơ thể của chúng tăng thêm

► **Hình 29.12** Thể bào tử của *Aglaophyton major*, một đại diện gần gũi của tổ tiên thực vật có mạch ngày nay. Bản vẽ lại này là từ hoá thạch tuổi khoảng 420 triệu năm về trước thể hiện sự phân nhánh lưỡng phần (hình chữ Y) với các túi bào tử ở tận cùng các cành. Sự phân nhánh của thể bào tử là đặc trưng cho các thực vật có mạch còn sống nhưng lại không có ở các thực vật không mạch còn sống (rêu).

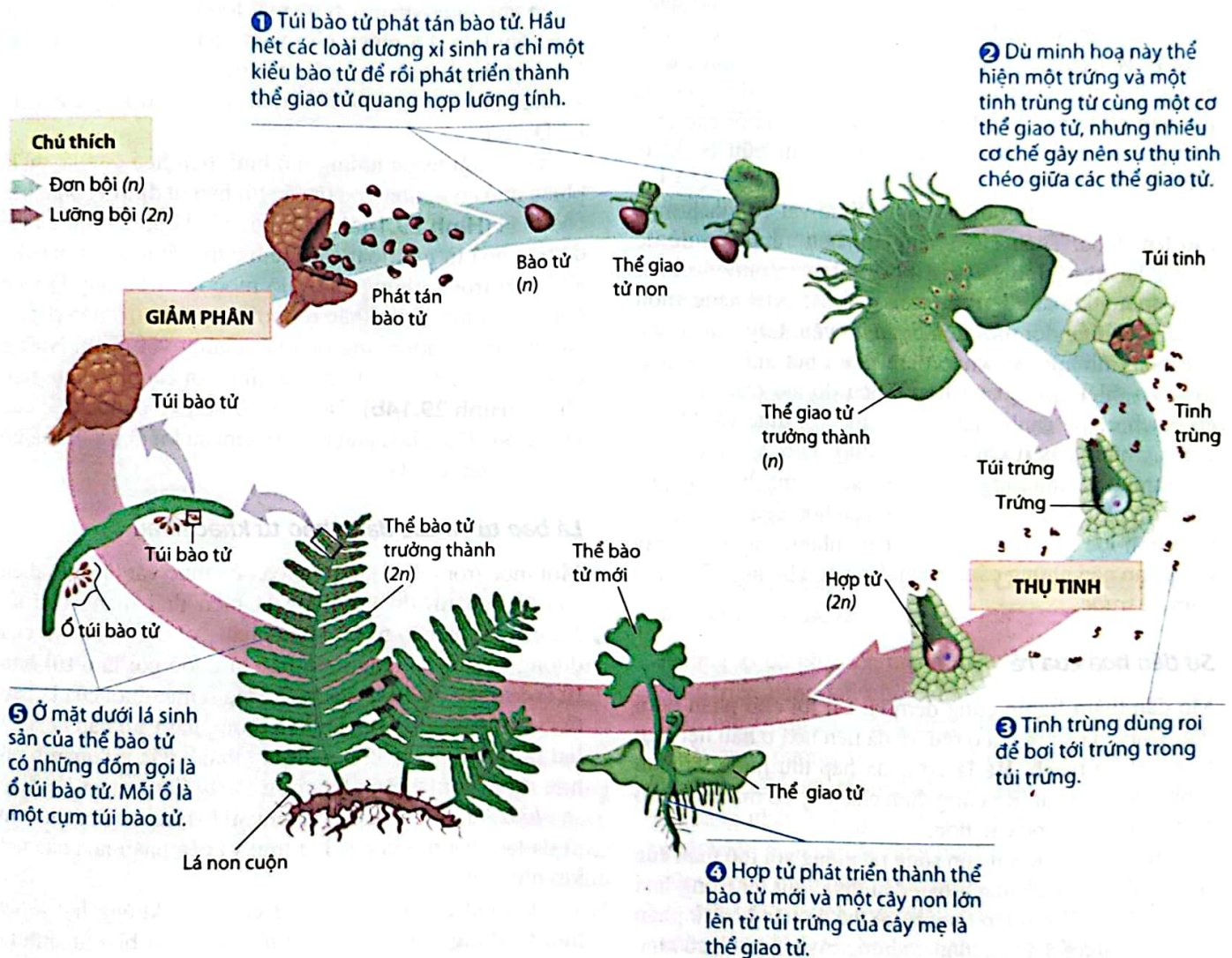


sự phức tạp thì sự cạnh tranh về không gian và ánh sáng mặt trời có thể tăng thêm. Như chúng ta sẽ thấy sự cạnh tranh có thể đã kích thích nhiều hơn cho sự tiến hoá của thực vật có mạch.

Tổ tiên của thực vật có mạch đã có một số đặc điểm tiến hoá của thực vật có mạch ngày nay, nhưng chúng không có rễ và một số thích nghi khác được tiến triển muộn hơn. Phần này sẽ mô tả những nét chính đặc trưng cho thực vật có mạch đang sống, đó là: các chu trình sống có thể bào tử ưu thế, sự vận chuyển trong mô dẫn được gọi là xylem và phloem, và rễ và lá phát triển bao gồm cả các lá mang bào tử được gọi là lá bào tử.

Các chu trình sống với thể bào tử ưu thế

Các hoá thạch gợi lên rằng tổ tiên của thực vật có mạch có thể giao tử và thể bào tử bằng nhau về kích thước. Tuy nhiên, trong số các thực vật có mạch còn sống thì thể hệ thể bào tử (lưỡng bội) là cây lớn hơn và phức tạp hơn trong sự xen kẽ các thế hệ (**Hình 29.13**). Ví dụ, ở dương



▲ **Hình 29.13** Chu trình sống của dương xỉ.

ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu như có khả năng phát tán tinh trùng nhờ gió đã tiến hoá ở dương xỉ thì chu trình sống của nó sẽ có ảnh hưởng như thế nào?

xi, cây có lá là thể bào tử. Bạn hãy chống tay xuống và quỳ đầu gối để tìm cẩn thận trên mặt đất để tìm thể giao tử của dương xỉ, đó là những cấu trúc bé nhỏ thường mọc trên hoặc dưới mặt đất. Cho đến lúc bạn gặp may tìm được, bạn có thể nghiên cứu chu trình sống có thể bào tử ưu thế của thực vật có mạch không hạt ở Hình 29.13, mà dương xỉ là một ví dụ. Song, để xem xét, so sánh chu trình này với Hình 29.8 thể hiện chu trình sống có thể giao tử ưu thế điển hình của rêu và những thực vật không mạch khác. Trong Chương 30 bạn sẽ thấy là thể giao tử tiêu giảm dần trong quá trình tiến hoá của thực vật có hạt.

Sự vận chuyển trong xylem và phloem

Thực vật có mạch có hai kiểu mô dẫn là: xylem và phloem. Xylem dẫn truyền hầu hết nước và chất khoáng. Xylem của hầu hết thực vật có mạch gồm **quản bào**, tế bào hình ống mang nước và chất khoáng lên từ rễ (xem Hình 35.10). (Quản bào đã mất đi trong một số loài chuyên hoá cao như *Wolffia*, một thực vật hạt kín nhỏ ở nước.) Vì thực vật không mạch không có quản bào, nên thực vật có mạch đôi khi được gọi là thực vật có quản bào (tracheophytes). Tế bào dẫn nước ở thực vật có mạch được **thấm lignin**; đó là thành tế bào của chúng được tăng cường bởi chất polymer phenol **lignin**. Mô được gọi là **phloem** có tế bào xếp thành ống để phân phối các chất đường, các amino acid và các sản phẩm hữu cơ khác (xem Hình 35.10).

Mô dẫn thấm lignin cho phép thực vật có mạch mọc cao lên được. Thân của chúng trở nên cứng rắn đủ để chống lại trọng lực và có thể vận chuyển nước và chất dinh dưỡng khoáng lên cao trên mặt đất. Khả năng vươn lên cao là điều đổi mới tiến hoá chủ yếu. Cây cao có thể che bóng những cây khác, làm giảm bớt ánh sáng mặt trời cần thiết cho quang hợp. Điều đó tạo cho thực vật có mạch có sự cạnh tranh mạnh mẽ với thực vật không mạch, những cây ít khi mọc cao được khoảng 20 cm. Sự cạnh tranh về ánh sáng trong thực vật có mạch cũng tăng thêm và những dạng sinh trưởng cao hơn đều được ưu ái bởi chọn lọc tự nhiên – chẳng hạn, những cây dạng cây gỗ đã tạo nên những cánh rừng đầu tiên khoảng 370 triệu năm về trước.

Sự tiến hoá của rễ

Mô dẫn thấm lignin cũng đem lại cái lợi cho phần dưới đất. Thay vì các rễ giả ở rêu, rễ đã tiến hoá ở hầu hết mọi thực vật có mạch. Rễ là cơ quan hấp thụ nước và chất dinh dưỡng từ đất. Rễ cũng đính chặt cây có mạch để cho hệ thống chống mọc cao hơn.

Mô rễ của thực vật còn sống rất giống với mô thân của những thực vật có mạch ban đầu được giữ lại trong hoá thạch. Điều đó gợi lên rằng rễ có thể đã tiến hoá từ phần thấp nhất dưới đất của thân ở những cây có mạch cổ xưa. Điều không rõ là có hay không rễ đã tiến hoá một lần ở tổ tiên chung của tất cả thực vật có mạch hay là tiến hoá độc lập ở các nhánh khác nhau. Dù cho rễ của các thành viên đang sống của những nhánh này của thực vật có

mạch có nhiều nét giống nhau thì bằng chứng hoá thạch gợi lên sự tiến hoá hội tụ. Ví dụ, như hoá thạch cổ nhất của thông đất đã có những rễ đơn giản 400 triệu năm về trước khi tổ tiên của dương xỉ và thực vật có hạt còn chưa có. Nghiên cứu về gene để kiểm tra sự phát triển của rễ ở các loài thực vật có mạch khác nhau có thể giúp giải quyết vấn đề này.

Tiến hoá của lá

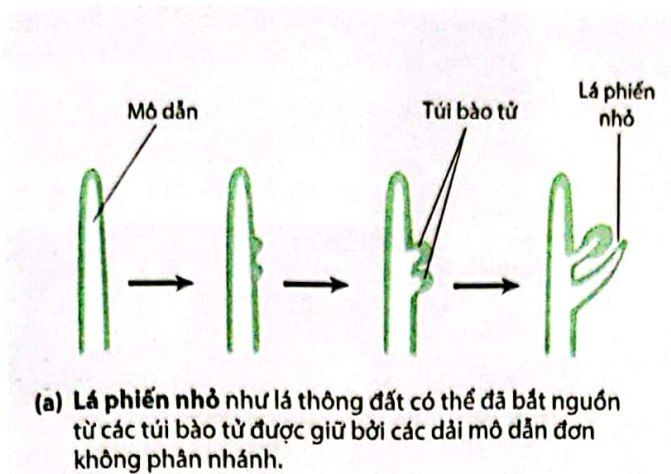
Lá làm phát triển bề mặt của cơ thể thực vật và là cơ quan quang hợp đầu tiên của thực vật có mạch. Về kích thước và tính phức tạp lá có thể được phân chia thành lá phiến nhỏ và lá phiến lớn. Tất cả thông đất (nhánh cổ nhất của thực vật có mạch ngày nay) và chỉ có thông đất có lá **phiến nhỏ**, là những lá nhỏ thường có hình gai được chống giữ bởi một dây đơn của mô dẫn. Hầu hết mọi thực vật có mạch khác đều có lá **phiến lớn**, là những lá có hệ thống mạch dẫn phân nhánh nhiều; một số ít loài có lá tiêu giảm thể hiện đã tiến hoá từ các lá phiến lớn. Sở dĩ gọi như vậy vì chúng điển hình là lớn hơn các lá phiến nhỏ, lá phiến lớn giúp cho sản phẩm quang hợp lớn hơn lá phiến nhỏ vì có diện tích bề mặt lớn hơn và với có mạng gân cần thiết. Lá phiến nhỏ xuất hiện lần đầu trong dẫn liệu hoá thạch 410 triệu năm về trước, nhưng lá phiến lớn không sinh ra cho đến 370 triệu năm về trước, gần cuối kỷ Devon.

Theo một trong những mô hình tiến hoá của lá, thì lá phiến nhỏ có nguồn gốc từ các túi bào tử định vị phía bên của thân (**Hình 29.14a**). Trái lại, các lá phiến lớn có thể đã tiến hoá từ một loạt các cành nằm sát nhau trên thân. Khi một trong những cành đó mọc lên trên hay là *vượt lên*, thì những cành khác ở dưới thấp hơn trở nên dẹt lại và phát triển một mạng liên kết chúng với nhau. Những cành liên kết này trở thành lá dính với cành đã vượt trên chúng (**Hình 29.14b**). Để hiểu rõ hơn về nguồn gốc của lá các nhà khoa học cần nghiên cứu sự kiểm tra di truyền sự phát triển của lá.

Lá bào tử và các dạng bào tử khác nhau

Một mốc trong lịch sử tiến hoá của thực vật là sự lộ diện của lá bào tử, đó là những lá biến thái mang bào tử. Về cấu tạo lá bào tử rất khác nhau. Ví dụ, lá bào tử của dương xỉ sinh ra từng cụm bào tử được gọi là **ổ túi bào tử** (*sorus*, số nhiều là *sori*), thường ở mặt dưới của lá bào tử (xem Hình 29.13). Ở nhiều thông đất và ở hầu hết cây hạt trần nhóm các lá bào tử tạo thành các cơ quan hình nón được gọi là **bông** hay **nón** (*strobili* từ tiếng Hy Lạp *strobilos* là cái nón). Ở Chương 30 bạn sẽ thấy các lá bào tử đã tạo thành nón của hạt trần và các phần hoa của hạt kín như thế nào.

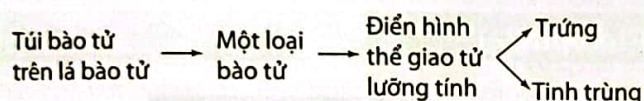
Hầu hết các loài thực vật có mạch không hạt là có **bào tử đồng loại**: chúng có một kiểu túi bào tử sinh ra một kiểu bào tử, rồi điển hình phát triển thành thể giao tử lưỡng tính như ở một số dương xỉ. Trái lại những loài có **bào tử khác loại** thì lại có hai kiểu túi bào tử và sinh ra hai loại bào tử: Túi đại bào tử trên lá đại bào tử sinh ra



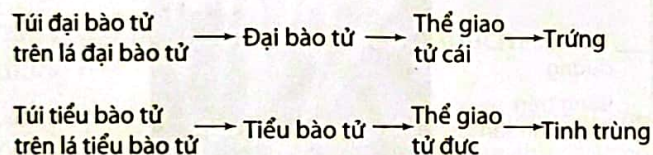
▲ Hình 29.14 Các giả thiết về sự tiến hoá của lá.

đại bào tử để phát triển thành thể giao tử cái; túi tiểu bào tử trên lá tiểu bào tử và sinh ra tiểu bào tử để phát triển thành thể giao tử đực. Mọi thực vật có hạt và một số thực vật có mạch không hạt là có bào tử khác loại. Sơ đồ dưới đây so sánh hai loại đó:

Sản phẩm của bào tử đồng loại

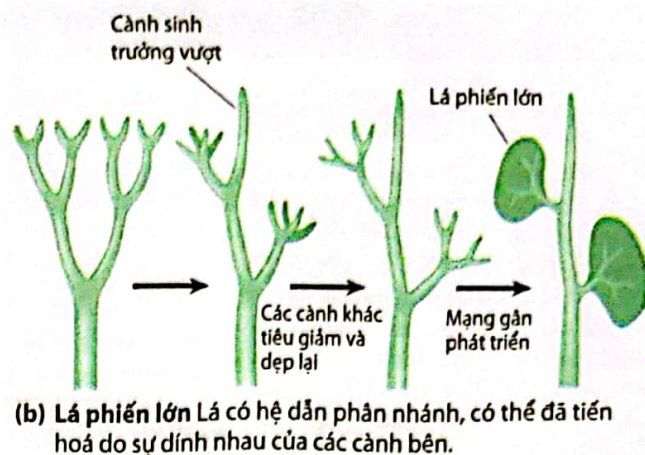


Sản phẩm của bào tử khác loại



Phân loại thực vật có mạch không hạt

Như chúng ta đã ghi nhận trước đây, các nhà sinh học cho rằng có hai nhánh thực vật có mạch không hạt còn sống là thông đất (ngành Lycophyta) và dương xỉ (ngành Pterophyta). Thông đất bao gồm thông đất, quỳn bá và thủy phi. Dương xỉ gồm có dương xỉ, cỏ thấp bút và khuyết lá thông cùng các họ hàng gần gũi với chúng. Do chúng đã phân hoá nhiều về hình dạng cho nên từ lâu dương xỉ, cỏ thấp bút và khuyết lá thông đã được phân thành các ngành khác nhau: ngành Pterophyta (dương xỉ), ngành Sphenophyta (cỏ thấp bút) và ngành Psilophyta (khuyết lá thông và chi liên quan). Tuy nhiên, những sự so sánh phân tử mới đây đã cung cấp những bằng chứng thuyết phục rằng cả ba nhóm đó tạo nên một nhánh. Theo đó mà nhiều nhà phân loại học ngày nay đã gộp chúng với nhau thành ngành Pterophyta như chúng ta đề cập trong



chương này. Những người khác thì lại cho rằng những nhóm này là ba ngành riêng biệt trong một nhánh.

Hình 29.15, ở trang sau mô tả hai nhóm chính của thực vật có mạch không hạt.

Ngành Lycophyta: Thông đất, Quỳn bá và Thủy phi

Các loài hiện nay của thông đất – nhóm cổ nhất của thực vật có mạch – là tàn di của một quá khứ ấn tượng xa xưa. Từ kỷ Carbon (359 đến 299 triệu năm về trước) đã có hai dòng tiến hoá của thông đất: một gồm những cây dạng cỏ nhỏ và dòng kia gồm những cây dạng cây gỗ to lớn với đường kính trên 2 m và cao hơn 40 m. Những cây “thông đất gỗ” khổng lồ đã hưng thịnh hàng triệu năm ở các vùng đầm lầy ẩm ướt và tuyệt chủng khi Trái Đất trở nên khô hơn ở cuối kỷ Carbon. Những loại thông đất nhỏ sống sót được gồm khoảng 1.200 loài đại diện hiện nay. Cho dù trong tiếng Anh tên thường gọi của thông đất là rêu hình giúi (club mosse), cỏ thấp bút là rêu hình bông (spike mosse) nhưng chúng không phải là rêu thực (như đã đề cập lúc đầu, rêu là thực vật không mạch).

Ngành Pterophyta: Dương xỉ, Cỏ thấp bút, Khuyết lá thông và các họ hàng gần gũi

Dương xỉ đã phát tỏa mạnh mẽ từ nguồn gốc Devon và phát triển cùng với những cây thông đất thân gỗ và cỏ thấp bút trong các cánh rừng đầm lầy lớn thời Carbon. Ngày nay, dương xỉ là thực vật có mạch không hạt phát tán rộng rãi nhất ước tính khoảng hơn 12.000 loài. Dù cho đa dạng nhất ở vùng nhiệt đới, nhưng có nhiều dương xỉ phát triển mạnh ở các rừng ôn đới và ngay cả một số loài cũng thích nghi được ở những nơi sống khắc nghiệt.

Như đã nêu lên trước đây, dương xỉ và những thực vật không hạt khác có họ hàng chặt chẽ với thực vật có hạt hơn với thông đất. Do vậy, mà dương xỉ và thực vật có hạt có nhiều đặc điểm mà không có ở thông đất kể cả sự sinh trưởng vượt lên (xem Hình 29.14b), lá phiến lớn và rễ có thể phân nhánh tại các điểm khác nhau dọc theo chiều dài

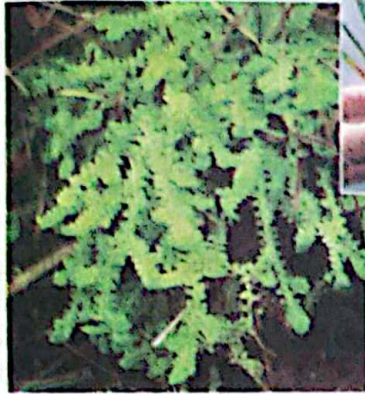
Khảo sát Tính đa dạng của Thực vật có mạch không hạt

Thông đất (Ngành Lycophyta)

Nhiều loài thông đất sống trên các cây gỗ nhiệt đới như là những cây bì sinh, là những cây sử dụng cây khác như là giá đỡ chứ không phải là ký sinh. Những loài khác thì lại mọc ở nền rừng ôn đới. Ở một số loài, thể giao tử nhỏ nhồi sống trên đất và quang hợp được. Số khác sống ở dưới đất, sống nhờ nấm cộng sinh.

Thể bào tử có thân thẳng đứng với nhiều lá nhỏ cùng với các thân nằm sát đất sinh ra các rễ phân nhánh lưỡng phân. Quuyến bá thường tương đối nhỏ và thường mọc nằm ngang. Ở nhiều loài thông đất và quuyến bá, các lá bào tử cụm lại với nhau thành một nón hình giài (bông). Thủy phi (tên tiếng Anh Quillworts có nghĩa là cỏ lông nhím) được gọi theo hình dạng của lá, một chi duy nhất sống ở các miền đầm lầy. Thông đất tất cả có bào tử đồng loại còn quuyến bá và thủy phi tất cả có bào tử khác loại. Bào tử của thông đất được phát tán thành đám và chứa nhiều dầu cho nên các nhà phủ thủy và nhiếp ảnh đã một thời dùng chúng đem đốt để tạo khói hoặc tạo tia sáng.

Selaginella apoda, một loài quuyến bá



Isoetes gunnii, một loài thủy phi



Bông (cụm lá bào tử)



Diphasiastrum tristachyum, một loài thông đất

Dương xỉ (Ngành Pterophyta)



Athyrium filix-femina, dương xỉ cái



Equisetum arvense, cỏ thấp bút ruộng



Psilotum nudum, khuyết lá thông

Dương xỉ

Khác với thông đất, dương xỉ có lá phiến lớn (xem Hình 29.14b). Thể bào tử điển hình có thân nằm ngang mang những lá lớn được gọi là lá lược, lá lược thường phân chia ra các lá chét. Lá lược phát triển khi đầu ngọn cong như đầu đàn violon được duỗi ra.

Hầu hết các loài là bào tử đồng loại. Thể giao tử ở một số loài héo và chết sau khi thể bào tử non tách ra. Ở hầu hết các loài thể bào tử có túi bào tử có cuống với cấu tạo bật phóng bào tử ra được mấy mét. Bào tử tung lên không, có thể mang đi xa khỏi nơi của nó. Một số loài sinh ra nhiều hơn cả tỷ bào tử trong suốt đời sống của cây.

Cỏ thấp bút

Tên của nhóm này gồm những cây thân bụi nhỏ, cấu trúc cứng rập và trong lịch sử được dùng như là "búi nhúi" để cọ rửa ấm chén và xoong chảo. Một số loài có thân hữu thụ (mang nón) và thân dinh dưỡng riêng biệt. Cỏ thấp bút là nhóm bào tử đồng loại, với nón phát tán bào tử mà điển hình là cho ra thể giao tử lưỡng tính.

Cỏ thấp bút cũng được gọi là thân đốt ("thân được nối") vì thân của chúng có các khớp mấu. Vòng của các lá nhỏ hoặc cành nổi lên từ mỗi khớp mấu, nhưng thân là cơ quan quang hợp chính. Những kênh chứa khí lớn mang oxygen tới rễ vì chúng thường mọc ở những nơi đất ngập nước.

Khuyết lá thông và họ hàng thân thuộc

Giống như các hoá thạch thực vật có mạch nguyên thủy, thể bào tử của khuyết lá thông (chi *Psilotum*) có thân phân nhánh lưỡng phân nhưng không có rễ. Thân có các mấu lồi hình vẩy, không có mô dẫn và có thể mấu đó đã tiến hoá như sự tiêu giảm mạnh của lá. Mỗi nụ vàng trên thân gồm ba túi bào tử dính nhau. Các loài của chi *Tmesipteris* có mối liên hệ chặt chẽ với khuyết lá thông và chỉ tìm thấy ở Nam Thái Bình Dương cũng không có rễ nhưng có những mấu lồi hình lá nhỏ trên thân có thể hiện dạng gân. Cả hai chi đều là bào tử đồng loại với các bào tử sinh ra thể giao tử lưỡng tính mọc dưới đất và dài chỉ khoảng một centimet.

của rễ (trái lại ở thông đất rễ phân nhánh chỉ ở đỉnh sinh trưởng của rễ bằng cách hình thành nên các cấu trúc có hình chữ Y).

Cỏ thấp bút đã rất đa dạng trong suốt kỷ Carbon, một số cao tới 15 m. Tuy nhiên, ngày nay chỉ còn khoảng 15 loài sống sót của chi đơn độc *Equisetum*, phân bố rộng rãi ở những nơi đầm lầy và dọc theo các dòng chảy.

Psilotum (khuyết lá thông) và chi có quan hệ gần gũi *Tmesipteris* tạo nên một nhánh gồm chủ yếu các cây bì sinh nhiệt đới. Những cây trong hai chi này là những thực vật có mạch không có rễ thật được gọi là “hoá thạch sống” bởi vì sự giống nhau cực kỳ của chúng với hoá thạch của các họ hàng gần gũi cổ xưa của những thực vật có mạch còn sống (xem Hình 29.12 và 29.15). Tuy nhiên, có nhiều bằng chứng kể cả việc phân tích trình tự DNA và cấu trúc tinh trùng đều chỉ ra rằng các chi *Psilotum* và *Tmesipteris* là có quan hệ chặt chẽ với dương xỉ. Giả thiết này gợi lên rằng tổ tiên rễ thật của chúng đã mất đi trong quá trình tiến hoá. Ngày nay những thực vật trong hai chi này hấp thụ nước và chất dinh dưỡng qua nhiều rễ giả hấp thụ.

Tầm quan trọng của thực vật có mạch không hạt

Các tổ tiên của thông đất, cỏ thấp bút và dương xỉ còn sống cùng với họ hàng gần gũi của những thực vật có mạch đã tuyệt chủng phát triển lớn mạnh nhất trong suốt Devon muộn và Carbon sớm, tạo nên những cánh rừng đầu tiên (Hình 29.16). Vậy sự sinh trưởng mạnh mẽ đó tác động đến Trái Đất và sự sống của nó như thế nào? Cùng với sự tiến hoá của mô dẫn, rễ và lá những thực vật này đã tăng nhanh nhịp độ quang hợp làm tăng thêm đột ngột lượng CO_2 bị mất đi từ khí quyển. Các nhà khoa học đánh giá rằng bằng tác nhân đó mức độ CO_2 đã sụt giảm đi năm lần trong suốt thời Carbon và tạo nên hiện tượng lạnh toàn cầu và do đó hình thành băng giá rộng lớn. Mức độ CO_2 cổ xưa có thể tính được theo một số cách. Đó là tính số lượng lỗ khí ở lá hoá thạch (dẫn liệu từ những loài còn sống chỉ ra rằng số liệu này tăng khi lượng CO_2 giảm) và đo lượng carbon đồng vị ở hoá thạch của sinh vật nổi. Các kết quả so sánh dẫn liệu từ các phương pháp khác nhau gợi lên cấu trúc lại khí hậu thời đã qua là chính xác.

Những thực vật có mạch không hạt tạo nên những cánh rừng đầu tiên cuối cùng trở thành than đá. Trong nước đọng của các vùng đầm lầy thời Carbon những cây chết không phân huỷ hoàn toàn. Những chất hữu cơ này



▲ Hình 29.16 Quan niệm của họa sỹ về rừng thời Carbon trên cơ sở bằng chứng hoá thạch. Hầu hết các cây lớn có thân thẳng là những cây thông đất thân gỗ. Những cây thấp hơn có bóng ở gần giữa bức tranh là cỏ thấp bút. Động vật gồm những con chuồn chuồn khổng lồ như một con ở cận cảnh cũng thịnh hành ở trong các “rừng than đá” của thời Carbon.

trở thành những lớp than bùn dày về sau bị biển che lấp. Trầm tích biển tích tụ trên đỉnh qua hàng triệu năm, nhiệt độ và áp suất đã biến than bùn thành than đá. Thực tế là các mỏ than đá được tạo thời Carbon là lớn nhất từ trước tới nay. Than đá là yếu tố quyết định cho cuộc Cách mạng công nghiệp và nhân dân toàn thế giới đã tiêu thụ 6 tỷ tấn mỗi năm. Điều mỉa mai là than đá được tạo thành từ thực vật đã từng tham gia làm lạnh toàn cầu thì giờ đây lại góp phần làm nóng toàn cầu do việc trả lại carbon cho khí quyển (xem Chương 55).

Phát triển cùng với thực vật không hạt ở các đầm lầy thời Carbon là những thực vật có hạt nguyên thủy. Dù cho thực vật có hạt dương thời là không ưu thế, chúng đã phát sinh tới hưng thịnh sau khi các đầm lầy bắt đầu khô cạn vào cuối kỷ Carbon. Chương tiếp theo sẽ đề cập đến nguồn gốc và sự đa dạng của thực vật có hạt, tiếp tục câu chuyện thích nghi với đời sống trên đất liền của chúng ta.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 29.3

1. Liệt kê những đặc điểm tiến hoá chính ở dương xỉ và thực vật có hạt nhưng không có ở thông đất.
2. Những sự giống nhau và khác nhau chủ yếu giữa thực vật có mạch không hạt và thực vật không mạch ảnh hưởng như thế nào đến chức năng của những thực vật này?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu (trái với bằng chứng hiện nay) thông đất và dương xỉ tạo nên một nhánh thì bạn có thể kết luận như thế nào về các thành viên của nhánh này được (hoặc mất) các đặc tính của dương xỉ và thực vật có hạt?

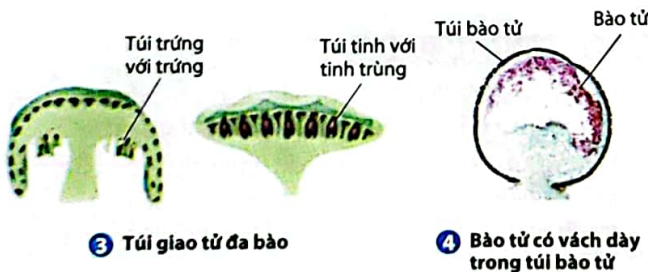
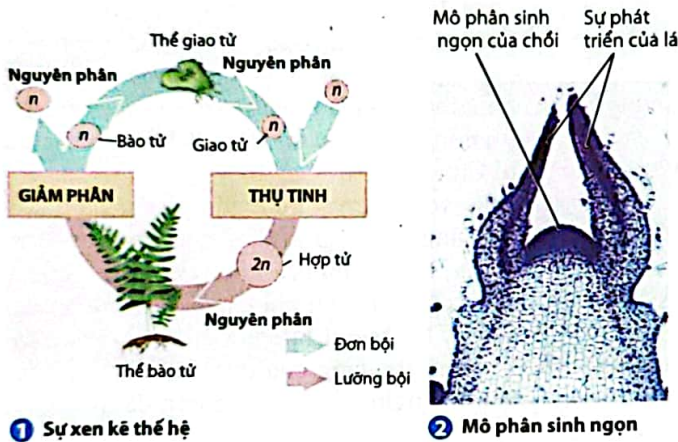
Câu trả lời có trong Phụ lục A.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 29.1

Thực vật trên cạn đã tiến hoá từ tảo lục (tr. 600 - 606)

- ▶ **Bằng chứng hình thái và phân tử** Những đặc điểm chia sẻ thực vật và tảo vòng là phức hợp tổng hợp cellulose hình hoa thị, các enzyme peroxisome, sự giống nhau về cấu tạo của tinh trùng có roi, sự hình thành mầm sinh thành tế bào trong quá trình phân chia tế bào. Những sự giống nhau trong gene của nhân và lập lục cũng gợi lên rằng tảo vòng là họ hàng còn sống gần gũi nhất của thực vật trên cạn.
- ▶ **Những sự thích nghi bảo đảm cho sự chuyển lên cạn** Chất sporopollenin và các đặc điểm khác cho phép tảo vòng chống chịu khô hạn bất thường ở dọc ven các đầm, hồ. Những đặc điểm đó có thể cho phép tổ tiên tảo của thực vật sống được trong điều kiện đất liền, mở ra con đường chinh phục miền đất khô cạn. Mặc dù một số nhà sinh học cho rằng giới Thực vật gồm cả một số hoặc tất cả tảo lục, trong sách này dùng định nghĩa thực vật có phôi cho giới Plantae.
- ▶ **Các đặc điểm phát sinh ở thực vật** Các đặc điểm tiến hoá phân biệt nhánh thực vật trên cạn với tảo vòng, họ hàng gần gũi nhất của thực vật gồm bốn điểm dưới đây:



- ▶ **Nguồn gốc và sự đa dạng hoá của thực vật** Bằng chứng hoá thạch thực vật đã ở trên đất liền ít nhất

475 triệu năm về trước. Về sau thực vật đã phân ly thành một số nhóm chính gồm thực vật không mạch (rêu), thực vật có mạch không hạt như thông đất và dương xỉ và hai nhóm của thực vật có hạt là hạt trần và hạt kín.

KHÁI NIỆM 29.2

Rêu và các thực vật không mạch khác có chu trình sống với thế giao tử chiếm ưu thế (tr. 606-610)

- ▶ **Ba ngành của rêu** là rêu tản, rêu sừng và rêu thực không thể tạo thành một nhánh.
- ▶ **Thế giao tử của rêu** Thế giao tử là thế hệ ưu thế và điển hình nhìn thấy rõ nhất và đó là một thảm rêu. Rễ giả đính thế giao tử vào giá thể cho chúng mọc lên. Tinh trùng có roi do túi tinh sinh ra cần có màng nước để đi đến trứng trong túi trứng.
- ▶ **Thế bào tử của rêu** Thế bào tử mọc lên từ túi trứng đính vào thế giao tử và phụ thuộc vào thế giao tử đơn bội về dinh dưỡng. Nhỏ hơn và đơn giản hơn thế bào tử của thực vật có mạch, thế bào tử rêu gồm một chân, cuống và túi bào tử.
- ▶ **Tầm quan trọng về sinh thái học và kinh tế của rêu** Rêu bùn (*Sphagnum*) bao phủ những vùng rộng lớn được gọi là vùng rêu bùn có nhiều ý nghĩa thực tiễn kể cả việc làm chất đốt.

KHÁI NIỆM 29.3

Dương xỉ và các thực vật có mạch không hạt khác là những thực vật đầu tiên sinh trưởng về chiều cao (tr. 610-615)

- ▶ **Nguồn gốc và đặc điểm của thực vật có mạch** Hoá thạch của những tiền thân của thực vật có mạch ngày nay tuổi khoảng 420 triệu năm trước là những cây nhỏ có thể bào tử phân nhánh, sống độc lập. Tuy nhiên những loài tổ tiên như thế không có những đặc điểm tiến hoá khác của thực vật có mạch ngày nay như chu trình sống với thế bào tử ưu thế; mô dẫn thấm chất lignin; rễ và lá phát triển mạnh và lá bào tử.
- ▶ **Phân loại thực vật có mạch không hạt** Thực vật có mạch không hạt gồm ngành Lycophyta (thông đất, cỏ thấp bút và khuyết lá thông) và ngành Pterophyta (dương xỉ, quỳn bá và thủy phi và họ hàng gần gũi). Các thông đất cổ xưa gồm cả những cây dạng cỏ bé nhỏ và những cây dạng cây gỗ lớn. Thông đất ngày nay là những cây dạng cỏ nhỏ.
- ▶ **Tầm quan trọng của thực vật có mạch không hạt** Thực vật có mạch không hạt chiếm ưu thế những cánh rừng đầu tiên. Sự sinh trưởng của chúng có thể giúp tạo ra sự lạnh toàn cầu chủ yếu đặc trưng cho cuối kỷ Carbon. Những phần còn lại phân rã của các cánh rừng đầu tiên cuối cùng trở thành than đá.

TỰ KIỂM TRA

- Điều nào dưới đây là *không phải* là bằng chứng rằng tảo vòng là họ hàng gần gũi nhất của thực vật?
 - cấu tạo tinh trùng giống nhau
 - giống nhau về hình dạng của lục lạp
 - giống nhau trong sự hình thành vách tế bào trong phân chia tế bào
 - giống nhau về gene trong lục lạp
 - giống nhau về protein tổng hợp cellulose
- Đặc tính nào sau đây của thực vật là không có ở họ hàng gần gũi nhất là tảo vòng?
 - chlorophyll *b*
 - cellulose trong vách tế bào
 - hình thành phiến tế bào trong phân bào
 - sinh sản hữu tính
 - xen kẽ các thể hệ đa bào
- Điều nào sau đây là *không có* ở tất cả thực vật có mạch?
 - sự phát triển hạt
 - xen kẽ thể hệ
 - ưu thế của thể hệ lưỡng bội
 - xylem và phloem
 - bổ sung lignin vào vách tế bào
- Ở thực vật, cái gì sau đây được tạo ra do giảm phân?
 - thể bào tử đơn bội
 - giao tử đơn bội
 - giao tử lưỡng bội
 - bào tử đơn bội
 - bào tử lưỡng bội
- Lá phiến nhỏ có ở nhóm nào trong các nhóm sau đây của thực vật?
 - rêu
 - rêu tản
 - thông đất
 - dương xỉ
 - rêu sừng
- Nhóm nào sau đây là thực vật ở cạn có tinh trùng có roi và thể bào tử ưu thế?
 - rêu
 - dương xỉ
 - rêu tản
 - tảo vòng
 - rêu sừng
- Giả sử rằng một hệ thống dẫn có hiệu quả đã tiến hoá ở rêu có thể vận chuyển nước và các chất khoáng khác lên cao như các cây gỗ cao. Điều nào sau đây về "cây gỗ" của loài đó *không phải* là thật?
 - Sự thụ tinh có thể có khó khăn hơn.
 - Khoảng cách phát tán của bào tử có thể tăng nhưng có lẽ sẽ không giảm.
 - Thể giao tử cái chỉ sản sinh một túi trứng.
 - Trừ khi các bộ phận cơ thể của nó được tăng cường mạnh mẽ, "cây gỗ" đó có thể đổ xuống.
 - Các cá thể có thể cạnh tranh hiệu quả hơn về ánh sáng.

- Xác định mỗi một trong các cấu tạo dưới đây là đơn bội hay lưỡng bội:
 - thể bào tử
 - bào tử
 - thể giao tử
 - hợp tử
 - tinh trùng

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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

- HÃY VẼ** Vẽ cây hệ thống sinh thể hiện sự hiểu biết vừa rồi của chúng ta về mối quan hệ tiến hoá giữa rêu, thông đất, dương xỉ và thực vật hạt trần. Dùng tảo vòng như là nhóm ngoài cuộc. (Xem Chương 26 để ôn lại cây phát sinh chủng loại.) Ghi chú mỗi điểm phân nhánh trong cây chủng loại phát sinh với ít nhất một đặc tính tiến hoá duy nhất để cho nhánh phát sinh từ tổ tiên chung được thể hiện bởi điểm phân nhánh.

TÌM HIỂU KHOA HỌC

- Tháng tư năm 1986 một thảm hoạ ở lò phản ứng hạt nhân Chernobyl, Ukraine phát tán phóng xạ hạt nhân đến hàng trăm kilomet. Trong đánh giá hiệu ứng sinh học của phóng xạ các nhà khoa học đã tìm thấy rêu đặc biệt có giá trị như sinh vật để giám sát sự thiệt hại. Tia phóng xạ làm tổn thương sinh vật vì chúng gây ra các đột biến. Hãy giải thích tại sao hiệu ứng di truyền của phóng xạ lại có thể quan sát được sớm hơn ở rêu so với ở những cây thuộc các nhóm khác.

Bây giờ hãy tưởng tượng bạn đang chỉ đạo kiểm tra ngắn hạn sau thảm hoạ hạt nhân. Dùng cây rêu dấm làm sinh vật thí nghiệm của bạn, hãy thiết kế một thí nghiệm để kiểm tra giả thiết cho rằng tần số của đột biến giảm cùng với sự gia tăng khoảng cách giữa sinh vật với nguồn phóng xạ.

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

- Thực vật không mạch (rêu) và thực vật có mạch đều phổ biến và một số trong đó có ý nghĩa quan trọng về kinh tế và sinh thái. Tuy nhiên, chúng lại rất ít có ý nghĩa quan trọng về nông nghiệp. Tại sao? Điều gì làm cho những cây này không có ích trong nông nghiệp? Điều gì đã làm giới hạn lợi ích nông nghiệp của nó?