



▲ Hình 31.1 Bạn có thể nhận ra sinh vật lớn nhất trong khu rừng này?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 31.1 Nấm là các sinh vật dị dưỡng lấy thức ăn bằng hấp thụ
- 31.2 Nấm tạo ra các bào tử trong chu trình sống hữu tính hoặc vô tính
- 31.3 Tổ tiên của nấm là sinh vật nguyên sinh, đơn bào, có roi, sống dưới nước
- 31.4 Nấm đã được tiến hoá thành một loạt các nhánh rất đa dạng
- 31.5 Nấm giữ vai trò quan trọng trong chu trình dinh dưỡng, trong các mối quan hệ sinh thái và sự thịnh vượng của con người

TỔNG QUAN

Các nấm khổng lồ

Leo qua Rừng Quốc gia Malheur ở miền Đông Oregon, bạn có thể sẽ bắt gặp một vài cụm nấm mật (*Armillaria ostoyae*) nằm rải rác ở đâu đó dưới những cây cao chót vót (Hình 31.1). Mặc dù những cây này có vẻ làm cho các nấm bé đi, ngạc nhiên như tên gọi của nó, nhưng điều ngược lại mới đúng. Tất cả những nấm này chỉ là phần trên mặt đất của một nấm khổng lồ. Mạng lưới hệ sợi dưới đất của nó trải rộng 965 ha rừng – nhiều hơn diện tích của 1.800 sân bóng. Dựa trên tỷ lệ tốc độ sinh trưởng thực của chúng, các nhà khoa học ước tính rằng khối lượng của nấm này là hàng nghìn tấn, và đã sinh trưởng được hơn 1.900 năm.

Hình ảnh các nấm mật không dễ phát hiện trên nền rừng là một biểu tượng phù hợp cho vẻ hùng vĩ cầu thủ của giới Nấm. Đa số chúng ta hiếm khi để ý đến các sinh vật nhân thực này ngoại trừ những khi “bị bệnh nấm chân vận động viên” hoặc khi thức ăn bị hỏng. Tuy nhiên, nấm là một thành phần to lớn và quan trọng của sinh quyển. Sự đa dạng của chúng là đáng kinh ngạc: Trong khi có khoảng 100.000 loài đã được miêu tả, ước tính rằng thực tế có tới 1,5 triệu loài nấm. Một số nấm chỉ là đơn bào, nhưng đa số có cơ thể đa bào phức tạp trong đó nhiều trường hợp bao gồm các cấu trúc chúng ta biết như các loại nấm mũ. Sự đa dạng này cho phép nấm chiếm lĩnh bất kỳ nơi ở trên cạn nào có thể tưởng tượng được; các

bào tử khí sinh thậm chí có thể được tìm thấy ở độ cao 160 km so với mặt đất.

Nấm không chỉ đa dạng và phân bố rộng, mà còn cần thiết cho sự sống của hầu hết các hệ sinh thái. Chúng phá vỡ các hợp chất hữu cơ và tái sử dụng các chất dinh dưỡng, cho phép các cơ thể khác đồng hoá các nhân tố hoá học cần thiết. Con người hưởng lợi từ nấm trong các lĩnh vực nông nghiệp và lâm nghiệp cũng như vai trò chủ yếu của chúng trong việc tạo ra các sản phẩm từ bánh mì cho tới kháng sinh. Nhưng cũng đúng là một số nấm gây các bệnh ở thực vật và động vật.

Trong chương này, chúng ta sẽ nghiên cứu cấu trúc và lịch sử tiến hoá của nấm, khảo sát các thành viên của giới Nấm, và bàn luận ý nghĩa sinh thái và thương mại của chúng.

KHÁI NIỆM

31.1

Nấm là các sinh vật dị dưỡng lấy thức ăn bằng hấp thụ

Mặc dù sự đa dạng lớn của chúng, nhưng các loại nấm có chung một số đặc điểm chủ chốt, trong đó quan trọng nhất là cách chúng lấy chất dinh dưỡng. Ngoài ra, nhiều loại nấm sinh trưởng bằng cách hình thành các sợi đa bào, một cấu trúc có vai trò quan trọng trong việc chúng nhận thức ăn như thế nào.

Dinh dưỡng và sinh thái

Giống như các động vật, nấm là sinh vật dị dưỡng – chúng không thể tạo ra thức ăn cho bản thân chúng như thực vật và tảo. Nhưng khác với động vật, nấm không tiêu hoá thức ăn. Thay vào đó, nấm hấp thụ các chất dinh dưỡng từ môi trường bên ngoài cơ thể. Nhiều loại nấm thực hiện nhiệm vụ này bằng cách tiết ra các enzyme thủy phân mạnh vào môi trường xung quanh. Các enzyme này phá vỡ các phân tử hữu cơ phức tạp thành các phân tử nhỏ hơn mà nấm có thể hấp thụ được vào trong cơ thể. Một số loại nấm khác sử dụng các enzyme để đi qua thành tế bào của các tế bào thực vật, cho phép nấm hấp thụ các chất dinh dưỡng từ tế bào thực vật.

Nhìn chung, các enzyme khác nhau được tìm thấy ở nhiều loài nấm có thể tiêu hoá các hợp chất từ một phổ rộng các sinh vật sống hoặc đã chết. Kết quả là, nấm có nhiều vai trò quan trọng trong quần xã sinh thái, với nhiều loài khác nhau sống như những sinh vật phân huỷ, ký sinh hoặc hỗ sinh. Các nấm phân huỷ phá vỡ và hấp thụ các chất dinh dưỡng từ các vật chất hữu cơ không sống, như gỗ rơi rụng, xác động vật, và các chất thải của các sinh vật sống. Các nấm ký sinh hấp thụ các chất dinh dưỡng từ các tế bào của các cơ thể chủ đang sống. Một số nấm ký sinh gây bệnh, bao gồm các loài nhiễm trùng phổi người và các loài khác gây ra hơn 80% các bệnh ở thực vật. Các nấm hỗ sinh cũng hấp thụ các chất dinh dưỡng từ một sinh vật chủ nhưng tác động qua lại giữa chúng đem lại lợi ích cho vật chủ. Ví dụ, các nấm hỗ sinh sống trong một vài loài mối, sử dụng các enzyme của chúng để phá vỡ gỗ, cũng như các sinh vật nguyên sinh hỗ sinh trong các loài mối khác. (xem Hình 28.26).

Các enzyme đa năng cho phép nấm tiêu hoá một dải rộng các nguồn thức ăn không phải là lý do duy nhất cho sự thành công về mặt sinh thái. Một nhân tố quan trọng khác là cấu trúc cơ thể của chúng làm tăng hiệu quả hấp thụ thức ăn như thế nào.

Cấu trúc cơ thể

Các cấu trúc cơ thể nấm phổ biến nhất là các sợi đa bào và các tế bào đơn (nấm men). Nhiều loài có thể sinh trưởng cả ở dạng sợi và dạng đơn bào nhưng sinh trưởng phổ biến hơn ở dạng sợi; có một số ít loài chỉ sinh trưởng theo kiểu nấm men. Nấm men thường sống trong môi trường ẩm, bao gồm nhựa cây và mô động vật là những nơi có nguồn dinh dưỡng hoà tan, như đường và các amino acid. Chúng ta sẽ thảo luận sâu về nấm men và tầm quan trọng của chúng đối với con người; ở đây, chúng ta sẽ chú trọng vào hình thái của các nấm đa bào.

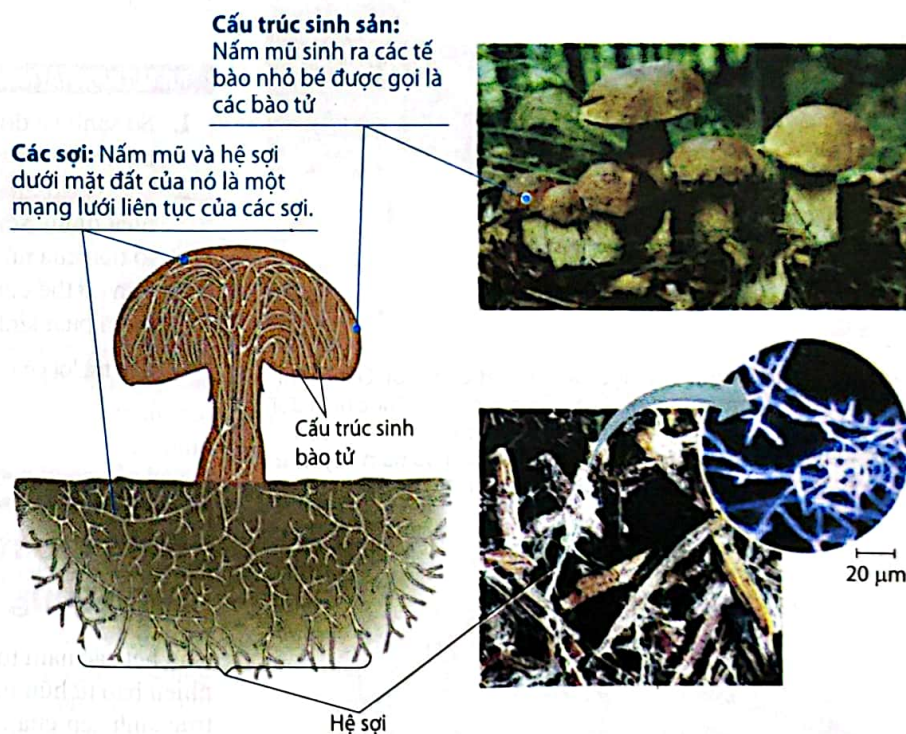
Hình thái của nấm

Hình thái của nấm đa bào làm tăng cường khả năng sinh trưởng xuyên sâu và hấp thụ các chất dinh dưỡng của chúng từ môi trường xung quanh (Hình 31.2). Cơ thể của các loại nấm này có đặc trưng là tạo thành mạng lưới các sợi nhỏ được gọi là các sợi nấm. Các sợi nấm gồm thành tế bào hình ống bao quanh màng sinh chất và tế bào chất của các tế bào. Không giống với thành tế bào thực vật chứa cellulose, thành tế bào nấm có được độ vững chắc nhờ

chitin. Loại polysaccharide vững chắc và mềm dẻo chứa nitrogen này cũng được tìm thấy trong bộ xương ngoài của các loài côn trùng và động vật chân đốt khác.

Các sợi nấm tạo thành khối xoắn lại với nhau được gọi là hệ sợi, xâm nhập vào vật chất mà nấm sống trên đó. Cấu trúc của một hệ sợi làm tăng tỷ lệ diện tích bề mặt/thể tích do vậy làm tăng hiệu quả dinh dưỡng. Chỉ 1 cm³ đất màu mỡ có thể chứa tới 1 km sợi với tổng diện tích bề mặt tiếp xúc với đất là 300 cm². Hệ sợi nấm sinh trưởng nhanh là do protein và các vật liệu khác mà nấm tổng hợp ra được dòng tế bào chất vận chuyển tới tận các đầu mút của hệ sợi đang kéo dài. Nấm tập trung năng lượng của mình và các tài nguyên để làm tăng chiều dài sợi và tổng diện tích hấp thụ chứ không phải là chu vi hệ sợi. Nấm không di chuyển theo đúng nghĩa- tức là không thể chạy, bơi hoặc bay để kiếm mồi hay để giao phối. Tuy nhiên, khi sinh trưởng, nấm có thể chuyển động đến một nơi mới bằng cách nhanh chóng kéo dài các đầu mút của hệ sợi vào môi trường.

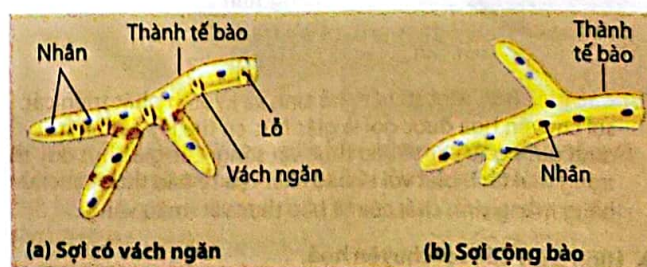
Ở hầu hết các loài nấm, sợi được chia thành các tế bào bởi thành ngang, hoặc vách ngăn (Hình 31.3a). Thông thường, vách ngăn có các lỗ đủ lớn cho phép ribosome, ty thể và thậm chí cả nhân di từ tế bào này sang tế bào khác. Một số nấm không có vách ngăn (Hình 31.3b).



▲ **Hình 31.2 Cấu trúc của nấm đa bào.** Ảnh trên cho thấy các cấu trúc sinh sản, trong trường hợp này được gọi là nấm mũ của nấm (*Boletus edulis*). Ảnh dưới cho thấy hệ sợi nấm đang sinh trưởng trên lá thông rụng. Ảnh nhỏ chèn bên cạnh (LM) cho thấy các sợi nấm.

❓ Mặc dù các cây nấm mũ ở ảnh trên có vẻ như là những cá thể hoàn toàn khác nhau, liệu DNA của chúng có y hệt nhau không? Giải thích.

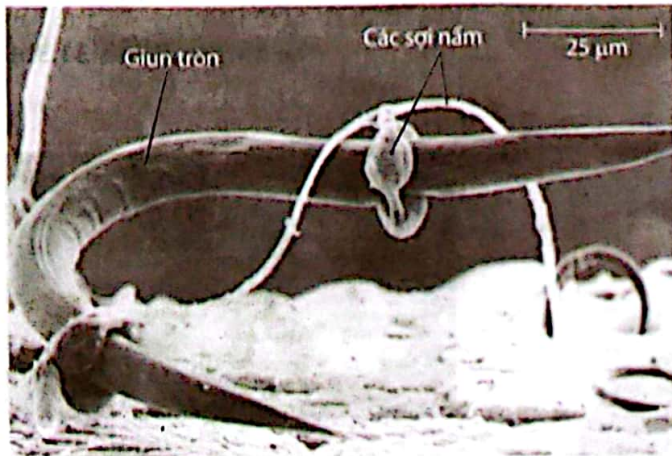
▶ **Hình 31.3 Hai dạng sợi.**



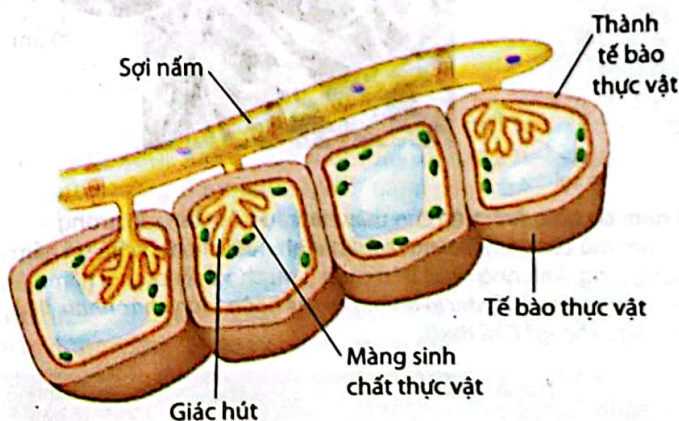
Những loài nấm này được gọi là **nấm cộng bào**, những sinh vật bao gồm một khối liên tục tế bào chất chứa hàng trăm hoặc hàng nghìn nhân. Trạng thái cộng bào là kết quả của sự phân chia đi lập lại của nhân mà không có sự phân chia tế bào. Sự miêu tả này khiến bạn nhớ lại về nấm nhầy đã đọc ở Chương 28, nấm nhầy cũng bao gồm một khối tế bào chất chứa nhiều nhân. Sự giống nhau này là một lý do tại sao nấm nhầy đã từng được coi là nấm; các số liệu phân tử đã chỉ ra rằng nấm nhầy và nấm thuộc vào hai nhóm riêng biệt.

Các hệ sợi chuyên hoá ở nấm rễ (Mycorrhizal fungi)

Một số nấm có các sợi chuyên hoá cho phép chúng ăn động vật sống (**Hình 31.4a**). Các loài nấm khác có các hệ sợi chuyên hoá được gọi là giác hút. Nấm sử dụng các giác hút để lấy chất dinh dưỡng từ - hoặc trao đổi dinh dưỡng với - các vật chủ của chúng (**Hình 31.4b**). Các mối quan hệ có lợi cho cả hai bên giữa những nấm này và rễ thực vật được gọi là **nấm rễ** (mycorrhizae có nghĩa là "rễ nấm").



(a) Hệ sợi thích nghi với việc bắt và giết con mồi. Ở một chi nấm đất *Arthrobotrys*, nhiều phần của các sợi được biến đổi thành các vòng có thể co thắt được xung quanh một con giun tròn trong vòng chưa đầy 1 giây. Sau đó nấm xuyên vào trong con mồi bằng các sợi và tiêu hoá các mô bên trong của con mồi (SEM).



(b) Các giác hút. Một số nấm hổ sinh và ký sinh phát triển các sợi chuyên hoá được gọi là giác hút, có thể lấy các chất dinh dưỡng từ các tế bào thực vật sống. Các giác hút duy trì trạng thái tách biệt với tế bào chất của tế bào thực vật chủ bằng màng sinh chất của tế bào thực vật (màu vàng).

▲ **Hình 31.4** Các sợi chuyên hoá.

Nấm rễ có thể tăng cường vận chuyển ion phosphate và các khoáng chất khác cho cây một cách hiệu quả hơn nhiều nhờ mạng lưới sợi rộng lớn so với rễ của thực vật, trong việc hấp thu các chất khoáng từ đất. Đối lại, cây cung cấp cho nấm các chất dinh dưỡng hữu cơ như carbohydrate. Có một vài dạng nấm rễ. **Nấm rễ ngoại bào** (gốc tiếng Hy Lạp *ektos* là bên ngoài) tạo thành bao sợi trên bề mặt của rễ và cả sinh trưởng vào khoảng gian bào của vỏ rễ (xem Hình 37.12a). **Nấm rễ dạng cây gốc** tiếng Latin *arbor* là cây) kéo dài hệ sợi phân nhánh qua thành tế bào rễ và vào trong các ống được tạo thành bởi sự lõm vào của màng tế bào rễ (xem Hình 37.12b).

Các nấm rễ là cực kỳ quan trọng trong các hệ sinh thái tự nhiên và trong nông nghiệp. Hầu hết các loài thực vật có mạch có nấm rễ và phụ thuộc vào các nấm này về các chất dinh dưỡng chủ yếu. Nhiều nghiên cứu đã chỉ ra ý nghĩa của nấm rễ bằng cách so sánh sự sinh trưởng của thực vật khi có và không có nấm rễ (xem Hình 37.13). Các nhà lâm sinh học thường ủ các hạt thông với các nấm rễ để cây tăng cường sinh trưởng. Khi không có sự can thiệp của con người, các nấm rễ chiếm cứ vùng đất mới bằng cách phát tán bào tử. Chúng ta sẽ đề cập cách nấm sinh sản và phát tán các bào tử ra sao tới các vùng đất mới ngay sau đây.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 31.1

1. So sánh và đối chiếu cách thức dinh dưỡng của nấm với phương thức dinh dưỡng của bản thân bạn.
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả định rằng một loài nấm hổ sinh nhất định, sống trong một côn trùng chủ, nhưng tổ tiên của nó là loài ký sinh, sinh trưởng trong và trên cơ thể côn trùng. Bạn có thể tìm thấy các đặc điểm phát sinh nào ở nấm hổ sinh này?

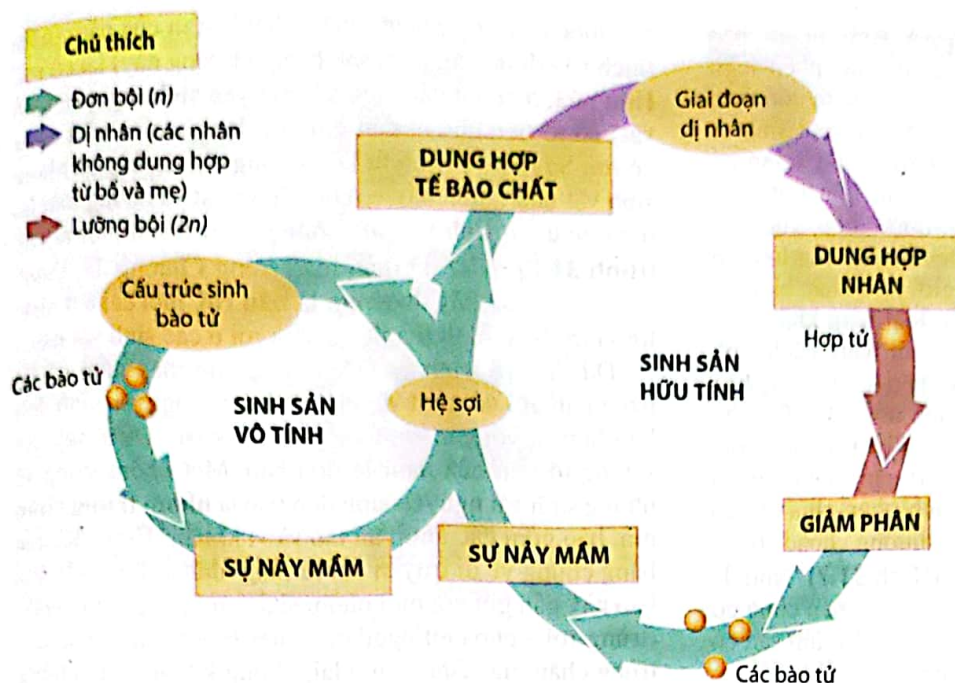
Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 31.2

Nấm tạo ra các bào tử trong chu trình sống vô tính hoặc hữu tính

Hầu hết các nấm tự phát tán mình bằng cách tạo thành rất nhiều bào tử hữu tính hoặc vô tính. Ví dụ, nấm trứng, cấu trúc sinh sản của những loài nấm này có thể giải phóng ra hàng nghìn tỷ tế bào ở dạng bụi như mây (xem Hình 31.18). Các bào tử có thể được mang đi khoảng cách xa nhờ gió hoặc nước. Nếu các bào tử này rơi vào một nơi ẩm ướt và có thức ăn, chúng sẽ nảy mầm, hình thành các sợi mới. Để thấy được bào tử phát tán hiệu quả như thế nào, bạn hãy để một miếng dưa vào trong không khí. Thậm chí không có một nguồn bào tử nào có thể nhìn thấy được ở gần đó, trong khoảng 1 tuần bạn sẽ quan sát thấy các hệ sợi xù xì mọc từ các bào tử hiển vi đã rơi trên miếng dưa.

Hình 31.5 Tổng quát hoá nhiều chu trình sống khác nhau có thể sinh ra bào tử. Trong phần này, chúng ta sẽ điều tra những khía cạnh chung của các chu trình sống



▲ **Hình 31.5** Chu trình sống khái quát của nấm. Nhiều loài nấm sinh sản bằng cả hai hình thức là vô tính và hữu tính. Một số loài chỉ sinh sản hữu tính hoặc vô tính.

hữu tính và vô tính của nấm. Sau đó chúng ta sẽ kiểm tra chi tiết hơn các chu trình sống của một số nấm cụ thể.

Sinh sản hữu tính

Các nhân của sợi nấm và bào tử của hầu hết các loài nấm là đơn bội, mặc dù nhiều nấm có các giai đoạn lưỡng bội chuyển tiếp được tạo thành trong chu kỳ hữu tính. Nhìn chung, sinh sản hữu tính bắt đầu khi sợi nấm từ hai hệ sợi giải phóng ra các phân tử tín hiệu giới tính được gọi là **pheromone**. Nếu các sợi thuộc các dạng giới tính khác nhau, các pheromone từ mỗi đối tác sẽ gắn vào thụ thể trên sợi kia và các sợi kéo dài về phía nguồn pheromone. Khi các sợi gặp nhau, chúng dung hợp với nhau. Ở các loài có “phép thử hoà hợp”, quá trình này góp phần tạo nên biến dị di truyền bằng cách ngăn cản các sợi dung hợp với các sợi khác của cùng một hệ sợi hoặc của hệ sợi khác nhưng giống hệt về đặc điểm di truyền.

Sự kết hợp tế bào chất của hai hệ sợi bố mẹ được gọi là **dung hợp tế bào chất**. Ở hầu hết các loài nấm, các nhân đơn bội từ bố mẹ không hợp nhất với nhau ngay lập tức. Thay vào đó, một phần hệ sợi dung hợp chứa cả hai nhân có đặc điểm di truyền khác nhau cùng tồn tại. Những hệ sợi đó được gọi là **dị nhân** (heterokaryon - các nhân khác nhau). Ở một số loài, các nhân khác nhau thậm chí có thể trao đổi các nhiễm sắc thể và các gene trong một quá trình giống như trao đổi chéo (xem Chương 13). Ở các loài khác, các nhân đơn bội bắt cặp thành đôi ở mỗi tế bào, trong đó mỗi nhân từ một tế bào thân sinh khác nhau. Những sợi đó được gọi là **sợi hai nhân** (dikaryotic-hai nhân). Khi sợi hai nhân sinh trưởng, hai nhân trong mỗi tế bào phân chia theo thứ tự mà không hợp nhất. Do những tế bào này duy trì hai nhân tách biệt nên chúng khác với các tế bào lưỡng bội có các cặp nhiễm sắc thể tương đồng trong một nhân.

Khoảng thời gian giữa giai đoạn dung hợp tế bào chất và giai đoạn tiếp theo trong chu trình sinh sản hữu tính, **sự hợp nhân**, có thể kéo dài hàng giờ, hàng ngày, hoặc

(ở một số loài nấm) thậm chí hàng thế kỷ. Khi hợp nhân, các nhân đơn bội từ hai tế bào thân sinh khác nhau hoà hợp với nhau tạo thành các tế bào lưỡng bội. Hợp tử và các cấu trúc chuyển tiếp tạm thời khác được tạo thành trong quá trình hợp nhân là giai đoạn lưỡng bội duy nhất ở hầu hết các loài nấm. Sau đó, giảm phân sẽ phục hồi lại trạng thái đơn bội, dẫn đến hình thành nên các bào tử cho phép nấm phát tán.

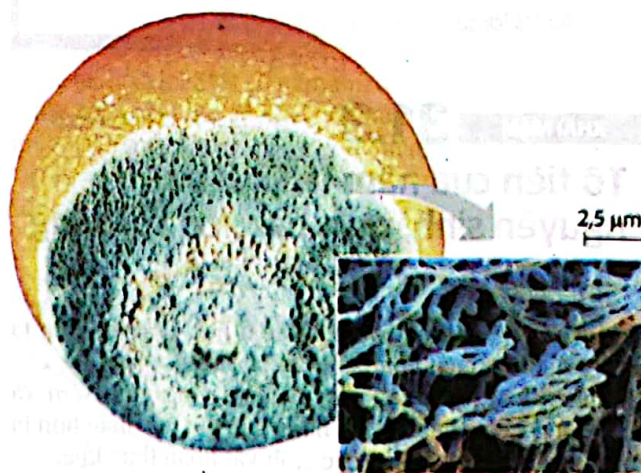
Các quá trình hữu tính của hợp nhân và giảm phân tạo nên nguồn biến dị di truyền khổng lồ làm nguyên liệu cho chọn lọc tự nhiên. (Xem Chương 13 và 23 để ôn lại làm thế nào giới tính có thể làm tăng đa dạng di truyền trong quần thể). Trạng thái dị nhân cũng đem lại một số ưu thế cho thể lưỡng bội, trong đó, một hệ gene đơn bội

có thể bù đắp cho những đột biến có hại trong hệ gene kia.

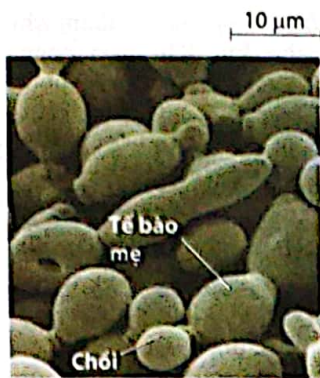
Sinh sản vô tính

Ngoài sinh sản hữu tính, nhiều loài nấm có thể sinh sản vô tính. Có khoảng 20.000 loài nấm được biết chỉ sinh sản vô tính. Cùng với sinh sản hữu tính, quá trình sinh sản vô tính biến đổi rất rộng trong số các nấm.

Nhiều nấm sinh sản vô tính bằng cách sinh trưởng như nấm sợi tạo thành các bào tử qua nguyên phân; những loài này được gọi theo cách không chính thức là **nấm mốc** khi chúng tạo thành các hệ sợi nhìn thấy bằng mắt thường. Tùy thuộc vào thói quen vệ sinh nhà của bạn, bạn có thể đã nhìn thấy nấm mốc trong bếp, tạo thành lớp như bông trên thảm, trên quả, bánh mì và các thực phẩm khác (**Hình 31.6**). Các nấm mốc đặc trưng sinh trưởng



▲ **Hình 31.6** *Penicillium*, một loại nấm mốc thường gặp, là một sinh vật phân huỷ thực phẩm. Cụm như hòn bi trong ảnh SEM có màu là bào tử đính, cấu trúc tham gia vào sự sinh sản vô tính.



▲ Hình 31.7 Nấm men *Saccharomyces cerevisiae* ở một vài giai đoạn nảy chồi (SEM).

nhánh và sinh nhiều bào tử vô tính, cho phép nấm chiếm được các nguồn thức ăn mới. Nhiều loài sinh ra những bào tử này cũng có thể sinh sản hữu tính nếu chúng được tiếp xúc với một thành viên của loài có dạng giới tính khác biệt.

Các loài nấm khác sinh sản vô tính bằng cách sinh trưởng theo kiểu các tế bào nấm men đơn bào. Thay vì tạo ra các bào tử, sinh sản vô tính ở nấm men xảy ra theo cách phân chia tế bào thông thường hoặc bằng

cách nảy chồi nhỏ từ một tế bào mẹ (Hình 31.7). Như đã đề cập, một số nấm sinh trưởng giống nấm men cũng có thể phát triển thành các hệ sợi, tùy thuộc vào tính sẵn có của chất dinh dưỡng trong môi trường.

Nhiều loài nấm men và nấm sợi không có giai đoạn sinh sản hữu tính. Các nhà nấm học (các nhà sinh học nghiên cứu nấm) đã gọi những nấm này là **nấm bất toàn** (deuteromycetes- gốc tiếng Hy Lạp, *deutero* là thứ cấp, còn *mycete* là nấm). Bất cứ khi nào giai đoạn sinh sản hữu tính được phát hiện ở một nấm bất toàn, loài đó được sắp xếp lại vào trong một ngành cụ thể, phụ thuộc vào dạng cấu trúc sinh sản hữu tính mà nó tạo ra. Ngoài việc tìm kiếm những dạng sinh sản hữu tính ít được biết tới của những nấm chưa được phân loại này, ngày nay, các nhà nấm học có thể sử dụng các kỹ thuật di truyền để xác định vị trí phân loại của một nấm bất kỳ.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

31.2

1. Về mặt đơn bội và lưỡng bội, chu trình sống của người và nấm khác nhau như thế nào?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử rằng bạn lấy mẫu DNA của 2 loài nấm mọc ở hai phía đối diện nhau trong vườn của bạn và thấy rằng chúng giống hệt nhau. Hãy đưa ra hai giả thuyết có thể giải thích vấn đề này một cách hợp lý.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

31.3

Tổ tiên của nấm là sinh vật nguyên sinh, đơn bào, có roi sống dưới nước

Dữ liệu từ cổ sinh học và phân loại học phân tử giúp ta hiểu rõ hơn về tiến hoá ban đầu của nấm. Nhờ vậy, các nhà phân loại học ngày nay nhận ra rằng giới Nấm và giới Động vật có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau hơn là với thực vật hoặc hầu hết các sinh vật nhân thực khác.

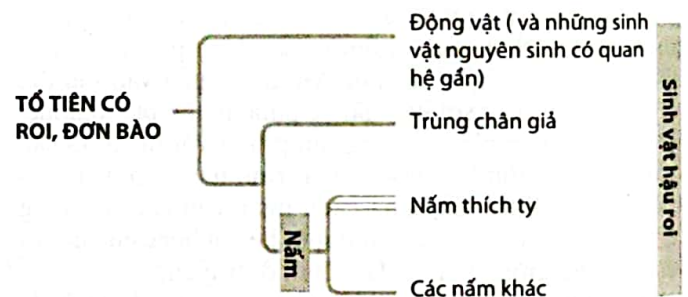
Nguồn gốc của nấm

Các nhà phát sinh chủng loại cho rằng nấm đã tiến hoá từ một tổ tiên có roi. Trong khi đa số các loài nấm không có

roi, một số trong nhánh phân nhánh sớm của nấm (nấm thích ty - được bàn luận sau trong chương này) lại có roi. Hơn nữa, hầu hết các sinh vật nguyên sinh (nguyên sinh vật) có tổ tiên chung gần gũi với động vật và nấm cũng có roi. Số liệu về trình tự DNA cũng chỉ ra rằng ba nhóm sinh vật nhân thực này – nấm, động vật và những loài họ hàng nguyên sinh vật của chúng - tạo thành một nhánh (Hình 31.8). Như đã thảo luận trong Chương 28, thành viên của nhóm này được gọi là **hậu roi**, một cái tên nhắc tới vị trí được hình thành sau của roi ở các sinh vật này.

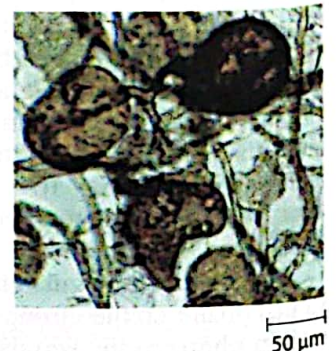
Dữ liệu về trình tự DNA cũng cho thấy nấm có họ hàng gần gũi với một vài nhóm sinh vật nguyên sinh đơn bào hơn là với các sinh vật hậu roi khác. Điều này gợi ý rằng tổ tiên của nấm là đơn bào. Một nhóm trong số những sinh vật nguyên sinh đơn bào là **nhóm trùng chân giả**, bao gồm các amip ăn tảo và vi khuẩn. Hơn nữa, các bằng chứng về di truyền chỉ ra rằng những động vật đơn bào này gần gũi với một nhóm sinh vật nguyên sinh khác (trùng roi - choanoflagellates) hơn là với nấm hoặc các trùng chân giả. Tựu chung lại, những kết quả này chứng tỏ rằng tính đa bào chắc chắn đã tiến hoá ở động vật và nấm một cách độc lập từ các tổ tiên đơn bào khác nhau.

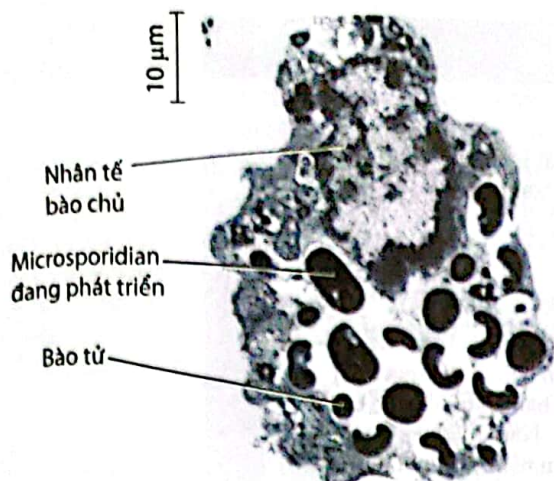
Dựa trên phân tích đồng hồ phân tử (xem Chương 26), các nhà khoa học ước tính các tổ tiên của động vật và nấm phân nhánh thành các nhánh khác nhau khoảng 1 tỷ năm trước. Tuy nhiên, những hoá thạch cổ nhất không còn bản cội của nấm chỉ khoảng 460 triệu năm tuổi (Hình 31.9). Sự không nhất quán này có thể được giải thích là các tổ tiên hiện vi của các nấm đất ngày nay rất ít hoá thạch.



▲ Hình 31.8 Nấm và các loài họ hàng gần gũi của chúng. Bằng chứng di truyền chỉ ra rằng các trùng chân giả, một nhóm sinh vật nguyên sinh đơn bào, là các sinh vật có họ hàng gần nhất của nấm. Ba nhánh song song dẫn tới nấm thích ty chứng tỏ nhóm này có thể là nhóm cận phát sinh.

► Hình 31.9 Hệ sợi nấm và bào tử hoá thạch từ kỷ Ordovic (khoảng 460 triệu năm trước) (LM).





▲ **Hình 31.10** Một tế bào nhân thực bị nhiễm bởi microsporidia. Một không bào lớn trong tế bào nhân thực chủ này chứa các bào tử và các dạng đang phát triển của loài ký sinh *Encephalitozoon intestinalis* (TEM).

Microsporidia có quan hệ gần gũi với nấm không?

Ngoài động vật và sinh vật nguyên sinh như trùng chân giả, một nhóm sinh vật khác là microsporidia có thể có họ hàng gần gũi với nấm. Microsporidia là các cơ thể ký sinh đơn bào ở động vật và sinh vật nguyên sinh (**Hình 31.10**). Chúng thường được sử dụng để khống chế các côn trùng gây hại. Thông thường, microsporidia không gây bệnh ở người, nhưng chúng lại gây hiểm họa đối với những người mắc bệnh AIDS và các bệnh do tổn thương khác của hệ miễn dịch.

Microsporidia khác với hầu hết các sinh vật nhân thực khác về nhiều mặt. Ví dụ, chúng không có ty thể bình thường. Kết quả là, microsporidia là một cái gì đó bí hiểm trong phân loại, một số nhà nghiên cứu đã nghĩ nó là một sinh vật cổ, dòng phân nhánh sâu của các sinh vật nhân thực. Tuy nhiên, trong những năm gần đây, các nhà nghiên cứu đã phát hiện ra rằng microsporidia thực chất có các bào quan nhỏ biến đổi từ ty thể. Cùng lúc, một số so sánh phân tử cho thấy microsporidia có họ hàng gần gũi với nấm, điều đó chứng tỏ chúng là những sinh vật bị biến đổi mạnh để thích nghi với điều kiện sống ký sinh. Các dữ liệu phân tử khác – bao gồm một phân tích trình tự DNA năm 2006 từ 6 gene của gần 200 loài nấm – cho thấy microsporidia thực tế có thể là một dòng phân nhánh sớm của nấm. Các dữ liệu di truyền bổ sung từ các loài thuộc về các dòng phân nhánh sớm của nấm là cần thiết để giải quyết liệu microsporidia có phải là nấm hay là một nhóm sinh vật riêng biệt nhưng gần gũi?

Di chuyển lên cạn

Sự đa dạng cao của nấm ngày nay mà chúng ta quan sát được có thể bắt nguồn trong lần lan toả thích nghi được bắt đầu khi các động vật và thực vật đa bào định cư trên cạn (mặt đất). Ví dụ, các hoá thạch của những thực vật có mạch được biết sớm nhất từ cuối kỷ băng hà Silurian (420 triệu năm trước) cung cấp bằng chứng về mối quan hệ nấm rễ giữa thực vật và nấm. Thực vật có thể đã tồn tại trong mối quan hệ có lợi này với nấm từ những giai đoạn sớm nhất của sự xâm lấn đất.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 31.3

1. Tại sao nấm lại được phân loại là các sinh vật hậu roi mặc dù sự thật là đa số các nấm không có roi?
2. Hãy giải thích ý nghĩa tiến hoá của nấm rễ ở những thực vật có mạch đầu tiên?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu nấm di chuyển lên cạn trước thực vật thì nấm có thể sống ở đâu? Nấm có thể ăn gì?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 31.4

Nấm đã được tiến hoá thành một loạt các nhánh rất đa dạng

Phát sinh chủng loại của nấm hiện nay là chủ đề của nhiều công trình nghiên cứu. Trong thập kỷ vừa qua, các phân tích di truyền đã giúp làm sáng tỏ các mối quan hệ tiến hoá giữa các nhóm nấm mặc dù vẫn có nhiều chỗ chưa chắc chắn. **Hình 31.11** ở trang sau giới thiệu một phiên bản đơn giản hoá của một giả thuyết hiện nay. Trong phần này, chúng ta sẽ nghiên cứu từng nhóm nấm chính được xác định trên cây phát sinh chủng loại.

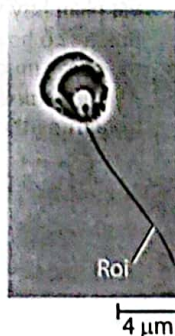
Nấm thích ty



Nấm được phân loại vào ngành Chytridiomycota được gọi là **nấm thích ty** phân bố rất phổ biến trong các hồ và trong đất. Một số trong số 1.000 loài nấm thích ty là hoại sinh, trong khi

các loài khác là vật ký sinh trên các sinh vật nguyên sinh, các nấm khác, thực vật hoặc động vật. Mặc dù vậy, còn có những nấm thích ty khác là các sinh vật hồ sinh quan trọng. Ví dụ, các nấm thích ty kỵ khí sống trong ống tiêu hoá của cừu và trâu bò giúp chúng phân huỷ vật chất thực vật, do đó góp phần rất có ý nghĩa vào sự sinh trưởng của động vật.

Các bằng chứng phân tử ủng hộ giả thuyết là nấm thích ty đã phân nhánh sớm trong quá trình tiến hoá của nấm. Cũng như các nấm khác, nấm thích ty có thành tế bào được cấu tạo từ chitin, và chúng cũng có chung một vài enzyme và con đường trao đổi chất quan trọng với các nhóm nấm khác. Một số nấm thích ty tạo thành khuẩn lạc từ các sợi, trong khi số khác tồn tại ở dạng các tế bào đơn hình cầu. Nhưng nấm thích ty là những nấm duy nhất có bào tử có roi trong số các loài nấm, được gọi là **bào tử động** (**Hình 31.12**).



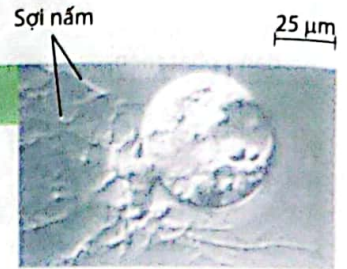
◀ **Hình 31.12** Bào tử động có roi của nấm thích ty (TEM).

Khảo sát Khám phá sự đa dạng của nấm

Hầu hết các nhà nấm học ngày nay công nhận 5 ngành nấm, mặc dù ít nhất là nấm thích ty thuộc loại cận phát sinh (thể hiện trên hình bằng các đường song song).

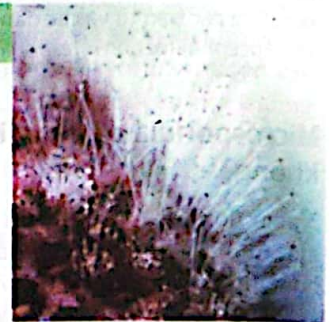
Nấm thích ty (1.000 loài)

Ở nấm thích ty như *Chytridium*, thể quả hình cầu tạo thành các sợi đa bào phân nhánh (LM); các loài khác là đơn bào. Nấm thích ty được cho là một trong những nhóm nấm phân nhánh sớm nhất khỏi các nấm khác.



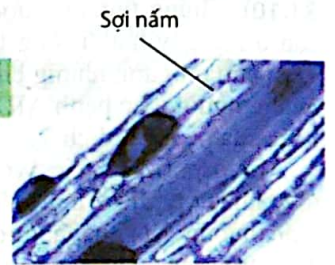
Nấm tiếp hợp (1.000 loài)

Các sợi của nấm tiếp hợp bao gồm cả nấm mốc thuộc chi *Mucor* (LM) mọc nhanh vào thức ăn như hoa quả và bánh mỳ. Do vậy, những nấm này có thể đóng vai trò như những sinh vật phân huỷ (nếu thức ăn không sống) hoặc ký sinh; các loài khác sống như những sinh vật cộng sinh trung tính hoặc hội sinh.



Nấm mạch (160 loài)

Các nấm mạch (các rễ dạng cây) là cực kỳ quan trọng về mặt sinh thái. Nhiều loài thực vật tạo các tổ hợp với những loại nấm rễ này. Hình ảnh kính hiển vi quang học này thể hiện các sợi nấm mạch (nhuộm màu xanh đậm) bên trong một rễ cây.



Nấm túi (65.000 loài)

Các thành viên của nhóm đa dạng này rất phổ biến ở biển, trong nước ngọt và trên cạn. Thể mang túi hình đĩa (thể quả) của nấm túi được nêu ở đây (*Aleuria aurantia*) cho loài này, tên thông thường là nấm vỏ cam.



Nấm đảm (30.000 loài)

Thường đóng vai trò quan trọng như những sinh vật phân huỷ và nấm rễ ngoại bào, nấm đảm thường có hệ sợi song nhân tồn tại lâu dài. Các thể quả – thường được gọi là nấm mũ – của nấm *Amanita muscaria* là một hình ảnh quen thuộc trong rừng thông ở Bắc Bán Cầu.

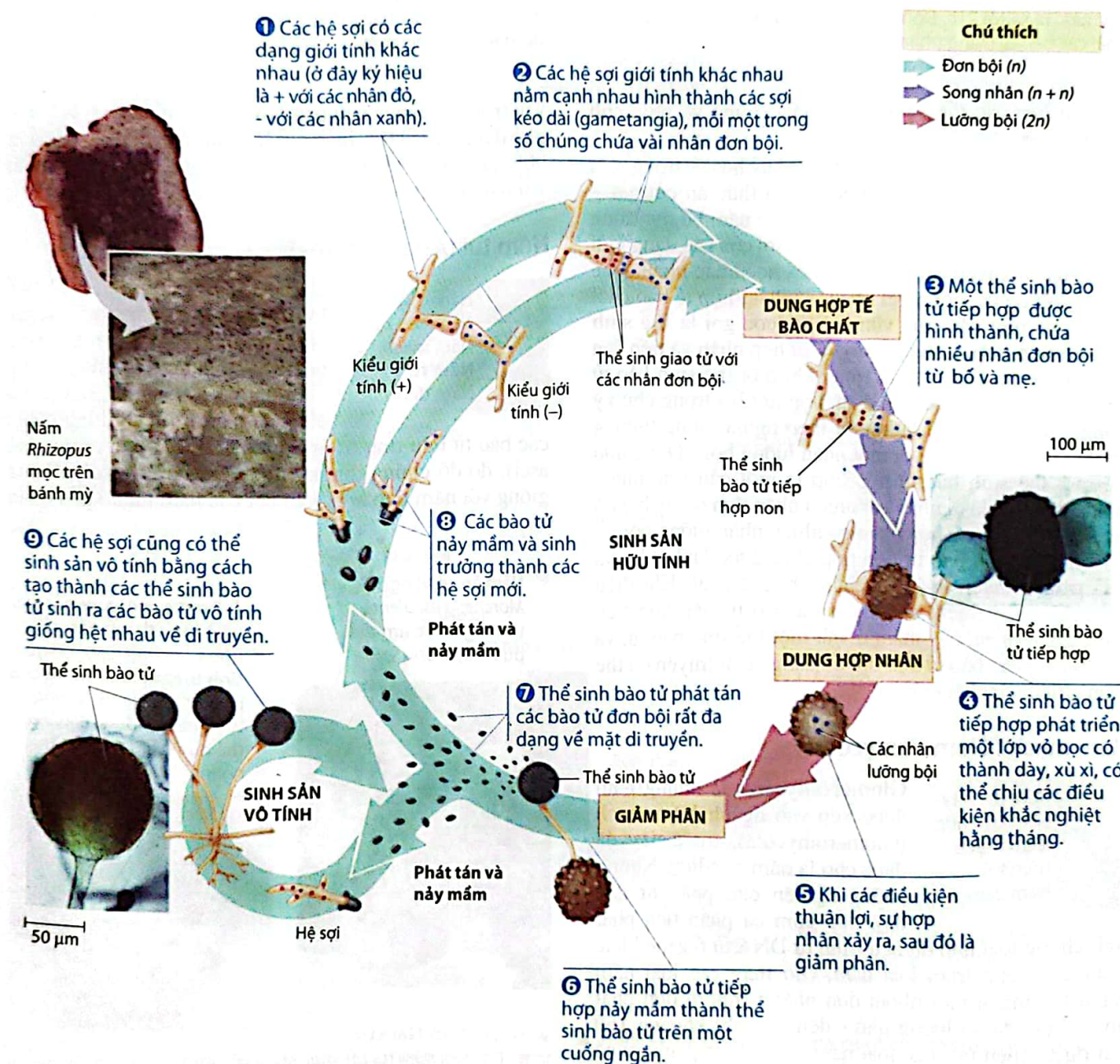


Nắm tiếp hợp

Năm thích ty
Năm tiếp hợp
Năm mạch
Năm tù
Năm đảm

thực phẩm như bánh mì, đào, dâu tây, khoai lang trong quá trình bảo quản. Những nấm tiếp hợp khác sống như những sinh vật ký sinh hoặc sinh vật hội sinh (trung tính) với động vật.

Chu trình sống của nấm *Rhizopus stolonifer* (nấm mốc bánh mỳ đen) là tương đối đặc trưng cho nấm tiếp hợp (**Hình 31.13**). Các sợi của chúng trải khắp bề mặt của thức ăn, xuyên vào trong thức ăn và hấp thụ chất dinh dưỡng. Các sợi này là cộng bào, có các vách ngăn được tìm thấy chỉ ở những nơi tế bào sinh sản được tạo thành. Trong pha sinh sản vô tính, các thể sinh bào tử màu đen, hình cầu phát triển ở các đầu của sợi mọc thẳng. Trong mỗi thể sinh bào tử có hàng trăm bào tử đơn bội phát triển và phát tán nhờ không khí. Các bào tử rơi vào thức ăn ẩm ướt, nảy mầm, sinh trưởng thành các hệ sợi mới. Một số nấm tiếp hợp, như *Pilobolus*, có thể “ngắm” và



▲ Hình 31.13 Chu trình sống của nấm tiếp hợp *Rhizopus stolonifer* (nấm mốc bánh mỳ đen).



▲ **Hình 31.14** *Pilobolus* định hướng các thể sinh bào tử của nó. Các sợi mang bào tử của nấm tiếp hợp này, nấm phân hủy phân động vật, cong về phía ánh sáng, nơi cỏ có khả năng mọc. Sau đó chúng phóng các cấu trúc sinh bào tử trong một tia nước ra xa tới 2 m. Động vật ăn cỏ cùng với nấm và sau đó thải các bào tử trong phân.

sau đó bắn các thể sinh bào tử của chúng về phía ánh sáng (**Hình 31.14**).

Nếu các điều kiện môi trường bị huỷ hoại – trong một giai đoạn ngắn, khi nấm mốc ăn hết thức ăn của nó – *Rhizopus* có thể sinh sản hữu tính. Các nấm bố mẹ trong một tập hợp sinh sản hữu tính là các sợi của các dạng giới tính khác nhau có các dấu hiệu hoá học khác nhau, mặc dù chúng có vẻ giống hệt nhau. Sự dung hợp tế bào chất tạo thành một cấu trúc vững chắc được gọi là **thể sinh bào tử tiếp hợp**, trong đó xảy ra sự hợp nhân và tiếp đến là giảm phân. Chú ý rằng trong khi một thể sinh bào tử tiếp hợp đại diện cho giai đoạn hợp tử ($2n$) trong chu kỳ sống, nó không phải là hợp tử theo nghĩa thông thường (nghĩa là, một tế bào với một nhân lưỡng bội). Đúng hơn là, một thể sinh bào tử tiếp hợp là một cấu trúc nhiều nhân, đầu tiên là dị nhân với nhiều nhân đơn bội từ hai bố mẹ, tiếp đó, sau sự hợp nhân có nhiều nhân lưỡng bội.

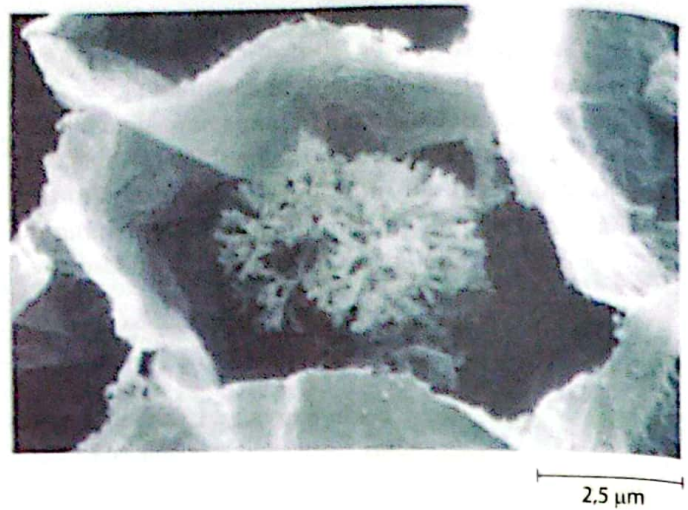
Các thể sinh bào tử tiếp hợp chịu được lạnh, khô và quá trình chuyển hoá của chúng bị bất hoạt. Khi điều kiện được cải thiện, một thể sinh bào tử tiếp hợp tiến hành giảm phân, nảy mầm thành một thể sinh bào tử, và giải phóng các bào tử đơn bội đa dạng về di truyền có thể xâm chiếm cơ chất mới.

Nấm mạch (Glomeromycetes)



Glomeromycetes là những nấm được xếp vào ngành Nấm mạch (Glomeromycota), trước đây đã được cho là nấm tiếp hợp. Nhưng những nghiên cứu phân tử gần đây, bao gồm cả phân tích phát

sinh chủng loại nhờ dữ liệu trình tự DNA từ 6 gene khác nhau của hàng trăm loài nấm, cho thấy các loài nấm mạch tạo thành một nhóm đơn nhánh (nhóm đơn phát sinh). Mặc dù số lượng nhỏ – đến nay chỉ khoảng 160 loài được miêu tả – các loài nấm mạch là một nhóm có ý nghĩa về mặt sinh thái. Gần như tất cả các nấm mạch tạo nấm rễ dạng cây (**Hình 31.15**). Đầu của các sợi đẩy



▲ **Hình 31.15** Nấm rễ dạng cây. Các nấm mạch tạo thành nấm rễ dạng cây với rễ cây, cung cấp các chất khoáng và các chất dinh dưỡng khác cho rễ cây. Ảnh SEM cho thấy các sợi phân nhánh dạng cây – của *Glomus mosseae* phình lên trong một tế bào rễ cây bằng cách ép vào màng tế bào (rễ được xử lý để loại bỏ tế bào chất).

vào trong tế bào rễ cây phân thành các nhánh có cấu trúc nhỏ dạng cây vì thế được gọi là nấm rễ dạng cây. Khoảng 90% của tất cả các loài thực vật có dạng quan hệ hội sinh với nấm mạch.

Nấm túi (Ascomycetes)



Các nhà nấm học đã miêu tả 65.000 loài **nấm túi** (các nấm trong ngành Nấm túi - Ascomycota) từ nhiều nơi khác nhau như nước mặn, nước ngọt và trên cạn. Đặc điểm của các nấm túi là sự hình thành

các bào tử hữu tính trong một cấu trúc giống túi (ascus, asci); do đó chúng thường được gọi là **nấm túi**. Không giống với nấm tiếp hợp, hầu hết các nấm túi có giai đoạn

▼ Nấm ăn có vị ngon *Morchella esculenta* thường được tìm thấy dưới cây trong vườn



▼ *Tuber melanosporum* là loài nấm hình thành nấm rễ ngoại bào với cây. Thể quả sinh trưởng dưới đất và giải phóng mùi nặng. Những thể quả này được đào lên, thể quả ở giữa được cắt ngang.



▲ **Hình 31.16** Nấm túi.

❓ Các loài nấm túi rất khác nhau về hình dạng (xem thêm Hình 31.11). Làm thế nào bạn có thể khẳng định một nấm là nấm túi?

sinh sản hữu tính trong thể quả hay **thể quả túi**, thay đổi kích thước từ hiển vi tới không hiển vi (**Hình 31.16**, ở trang đối diện). Các túi tạo bào tử được tạo thành trong thể quả túi.

Các nấm túi rất khác nhau về kích thước và mức độ phức tạp từ các nấm men đơn bào tới các nấm bất phức tạp và nấm morels (xem Hình 31.16). Chúng gồm một số trong các loài nấm gây bệnh thực vật mà chúng ta sẽ bàn luận sau. Tuy nhiên, nhiều nấm túi là các sinh vật phân huỷ quan trọng, đặc biệt đối với vật chất thực vật. Hơn 40% các loài nấm túi sống với tảo lục hoặc vi khuẩn lam trong tổ hợp cộng sinh có lợi được gọi là địa y. Một số nấm túi tạo thành nấm rễ với cây. Nhiều nấm khác sống giữa các tế bào thịt lá; một số loài nấm này giải phóng các hợp chất độc giúp thực vật chống lại côn trùng.

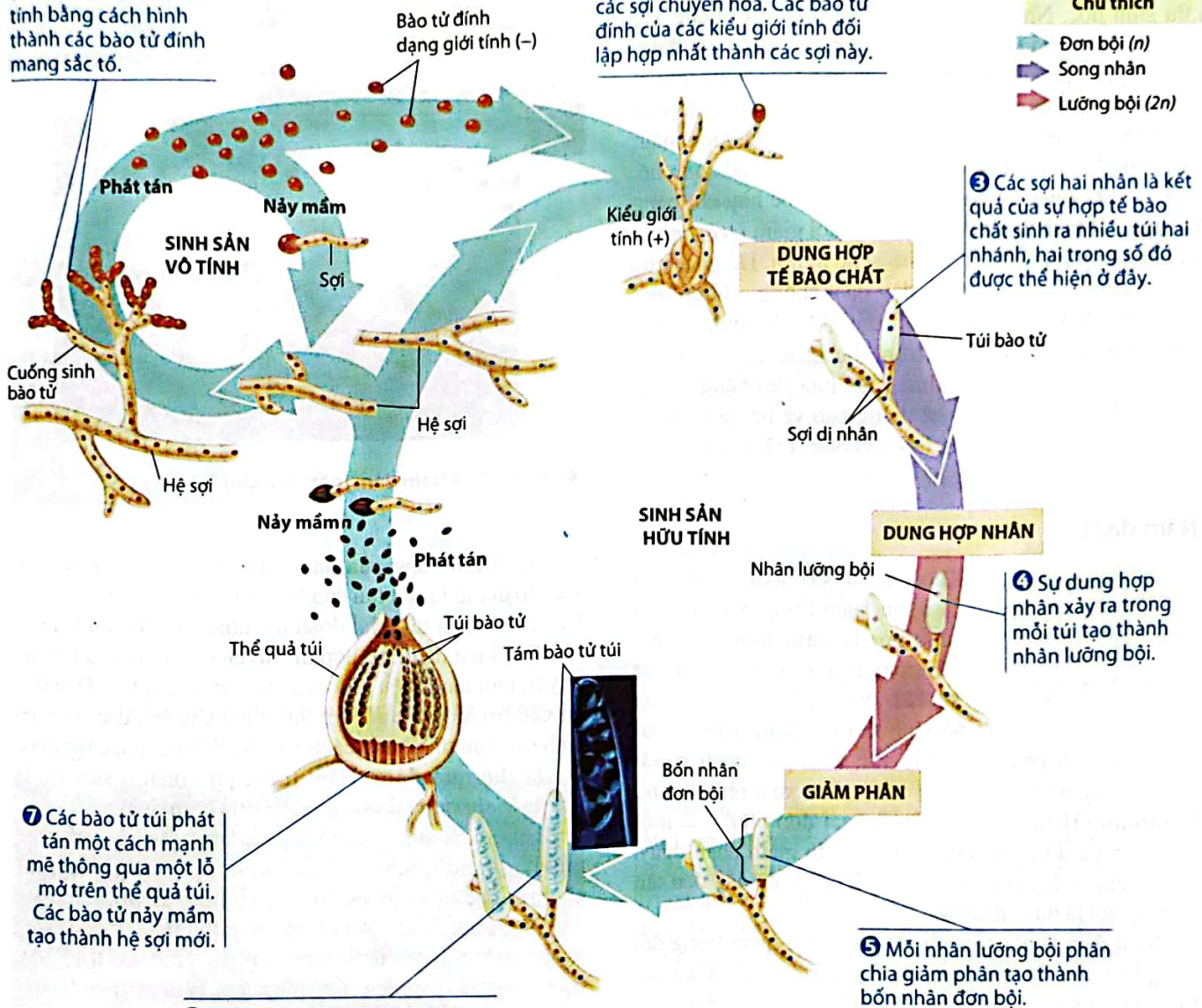
Mặc dù các chu trình sống của nhiều nhóm nấm túi khác nhau về chi tiết của cấu trúc và quá trình sinh sản của chúng, nhưng chúng ta sẽ sử dụng nấm mốc bánh mỳ *Neurospora crassa* để minh hoạ một số đặc điểm chung (**Hình 31.17**). Nấm túi sinh sản vô tính bằng cách tạo ra một lượng khổng lồ các bào tử vô tính được gọi là **bào tử đỉnh**. Các bào tử đỉnh không được tạo thành trong các thể sinh bào tử, như là các bào tử hữu tính của hầu hết các nấm tiếp hợp. Đúng hơn là chúng được sinh ra ở phía ngoài, ở đầu của các sợi chuyên hoá được gọi là **cuống sinh bào tử**, thường trong các cụm hoặc chuỗi dài, từ đó chúng có thể được phát tán nhờ gió.

Các bào tử đỉnh cũng có thể tham gia vào quá trình sinh sản hữu tính bằng cách hợp nhất với các sợi từ một

❶ Các hệ sợi của nấm túi có thể sinh sản vô tính bằng cách hình thành các bào tử đỉnh mang sắc tố.

❷ *Neurospora* cũng có thể sinh sản hữu tính bằng cách hình thành các sợi chuyên hoá. Các bào tử đỉnh của các kiểu giới tính đối lập hợp nhất thành các sợi này.

Chú thích
 Đơn bội (*n*)
 Song nhân
 Lưỡng bội (*2n*)



❸ Các sợi hai nhân là kết quả của sự hợp tế bào chất sinh ra nhiều túi hai nhân, hai trong số đó được thể hiện ở đây.

❹ Sự dung hợp nhân xảy ra trong mỗi túi tạo thành nhân lưỡng bội.

❺ Các bào tử túi phát tán một cách mạnh mẽ thông qua một lỗ mở trên thể quả túi. Các bào tử nảy mầm tạo thành hệ sợi mới.

❻ Mỗi nhân đơn bội phân chia nguyên phân một lần tạo thành tám nhân. Thành tế bào phát triển xung quanh các nhân tạo thành bào tử túi.

❼ Mỗi nhân lưỡng bội phân chia giảm phân tạo thành bốn nhân đơn bội.

▲ **Hình 31.17** Chu trình sống của *Neurospora crassa*, một loài nấm túi. *Neurospora* là một nấm mốc bánh mỳ và là đối tượng nghiên cứu thường mọc trong tự nhiên trên thảm thực vật bị cháy.

hệ sợi của dạng giới tính khác, như xảy ra ở *Neurospora*. Sự hợp nhất hai dạng giới tính khác nhau được theo sau bởi sự kết hợp nguyên sinh chất, dẫn tới sự hình thành các tế bào hai nhân, mỗi tế bào có hai nhân đơn bội đại diện cho hai bố mẹ. Các tế bào ở đầu của các sợi hai nhân này phát triển thành nhiều túi. Trong mỗi túi, sự hợp nhân kết hợp hai hệ gene của bố, mẹ và sau đó giảm phân tạo thành bốn nhân khác nhau về mặt di truyền. Tiếp đến thường xảy ra một lần nguyên phân tạo thành 8 bào tử túi. Các bào tử túi phát triển trong túi và cuối cùng được phát tán từ thể quả túi.

Trái ngược với chu kỳ sinh sản của nấm tiếp hợp, giai đoạn hai nhân kéo dài của nấm túi (và cả ở nấm đảm) – làm tăng cơ hội cho sự tái tổ hợp di truyền. Ví dụ, ở *Neurospora*, nhiều tế bào dị nhân có thể phát triển trong túi, các hệ gene tái tổ hợp khiến cho một lần giao phối có thể tạo ra thế hệ con rất đa dạng về di truyền (xem Hình 31.17).

Neurospora có một ý nghĩa lịch sử trong nghiên cứu sinh học. Như chúng ta đã bàn luận ở Chương 17, các nhà sinh học trong những năm 1930 đã sử dụng *Neurospora* làm đối tượng nghiên cứu dẫn tới giả thuyết một gene-một enzyme. Ngày nay, nấm túi này vẫn tiếp tục được sử dụng như một sinh vật nghiên cứu kiểu mẫu; vào năm 2003, toàn bộ hệ gene của nó đã được công bố. Với 10.000 gene, hệ gene của nấm nhỏ bé này chỉ bằng khoảng 3/4 kích thước hệ gene của ruồi giấm *Drosophila* và bằng một nửa kích thước hệ gene người. Hệ gene của nấm *Neurospora* tương đối dày đặc, chúng chỉ có một số đoạn DNA không mã hoá, trong khi đó những đoạn DNA này lại có rất nhiều trong hệ gene của người và nhiều sinh vật nhân thực khác. Quả thực, có bằng chứng cho rằng *Neurospora* có hệ thống bảo vệ hệ gene nhằm ngăn không cho các vùng DNA không mã hoá như yếu tố nhảy tích lũy lại trong hệ gene.

Nấm đảm



Khoảng 30.000 loài, bao gồm nấm mũ, nấm trứng, và nấm giá được gọi là **nấm đảm** và được xếp trong ngành Nấm đảm (Hình 31.18). Ngành Nấm đảm cũng

bao gồm các sinh vật hỗ sinh tạo thành nấm rễ và hai nhóm ký sinh phá hoại thực vật: nấm gây bệnh gỉ sắt và nấm gây bệnh than. Tên của ngành xuất phát từ chữ **basidium** (Tiếng Latin nghĩa là “cái đôn nhỏ”), là một tế bào trong đó có sự hợp nhân sau đó giảm phân ngay. Hình dạng giống dùi cui của tế bào đảm đã dẫn đến tên thường gọi là **nấm dùi cui**.

Nấm đảm là những sinh vật hoại sinh quan trọng đối với gỗ và các vật liệu thực vật khác. Trong số tất cả các loài nấm, một vài nấm đảm là những sinh vật phân giải tốt nhất các phức chất lignin polymer, một thành phần phổ biến của gỗ. Nhiều loài nấm giá phân huỷ gỗ của các cây yếu hoặc bị tổn thương và tiếp tục phân huỷ sau khi cây chết.

▶ Nấm màng trinh một loại nấm có mùi như thịt thối



▶ Nấm trứng giải phóng bào tử



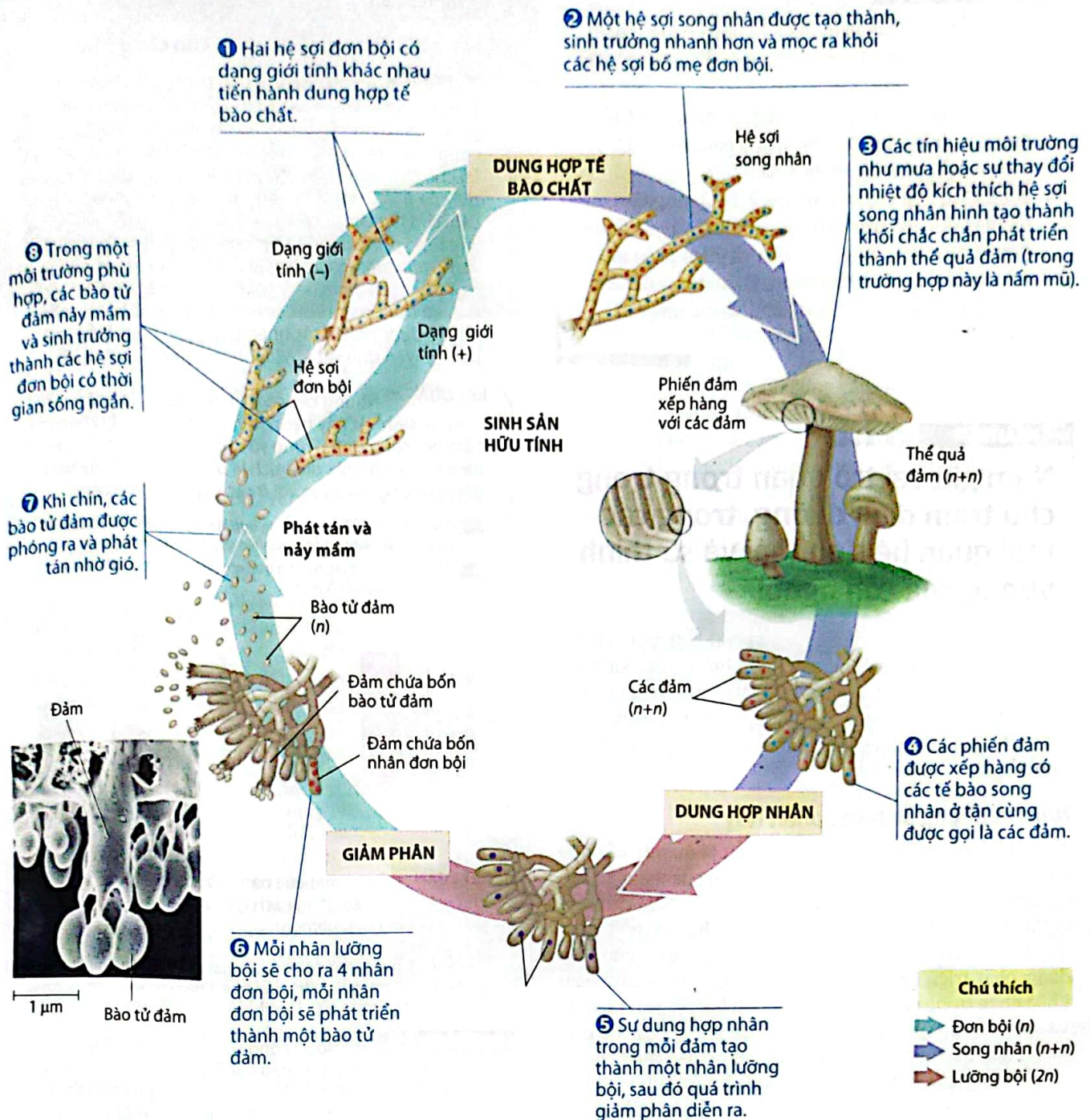
▶ Nấm giá, sinh vật phân huỷ gỗ quan trọng



▲ Hình 31.18 Nấm đảm (nấm dùi cui).

Chu trình sống của nấm đảm thường bao gồm một giai đoạn tồn tại rất lâu của hệ sợi hai nhân (Hình 31.19). Cũng như nấm túi, giai đoạn hai nhân kéo dài tồn tại lâu này tạo điều kiện để tái tổ hợp di truyền có thể xảy ra thường xuyên làm tăng hiệu quả của mỗi lần giao phối. Đáp ứng lại các tín hiệu từ môi trường, theo chu kỳ, các sợi nấm sinh sản hữu tính bằng cách tạo các thể quả phức tạp được gọi là **thể quả đảm**. Nấm trắng phổ biến ở siêu thị là những ví dụ quen thuộc của thể quả nấm đảm.

Bằng cách sinh trưởng tập trung ở đầu các sợi nấm, một hệ sợi nấm đảm có thể nhanh chóng dựng thẳng các cấu trúc thể quả của nó trong chỉ một vài giờ; một nấm đảm đột ngột xuất hiện khi nó hấp thụ nước và do dòng tế bào chất dồn đến từ hệ sợi hai nhân. Nhờ quá trình này, một vòng nấm, quen thuộc được gọi là nấm “tiên hoàn”, có thể xuất hiện chỉ sau một đêm (Hình 31.20). Hệ sợi bên dưới nấm tiên hoàn trải dài ra với tốc độ khoảng 30 cm mỗi năm, phân huỷ vật chất hữu cơ trong đất khi chúng sinh trưởng. Một số nấm tiên hoàn khổng lồ được tạo ra bởi các hệ sợi già có tuổi hàng thế kỷ.



▲ Hình 31.19 Chu trình sống của nấm mốc tạo nấm mũ.



▲ Hình 31.20 Nấm tiên hoàn. Theo truyền thuyết, những nấm mũ này mọc lên ở nơi các nàng tiên nhảy theo một vòng tròn trong một đêm sáng trăng. (Trong bài sẽ giải thích cơ sở sinh học về các nấm tiên hoàn được hình thành ra sao).

Rất nhiều đám trong một quả nấm là nguồn của các bào tử hữu tính được gọi là bào tử nấm. Sau khi một nấm mũ hình thành, phần mũ mang và bảo vệ một diện tích bề mặt lớn của các đám hai nhân trên các phiến nấm. Trong quá trình hợp nhân, hai nhân trong mỗi đám hoà trộn, tạo thành một nhân lưỡng bội (xem Hình 31.19). Sau đó nhân này tiến hành giảm phân, tạo thành 4 nhân đơn bội. Tiếp theo, nấm mọc thêm 4 phần phụ, mỗi nhân đi vào một phần phụ và phát triển thành bào tử nấm. Số lượng lớn các bào tử nấm được tạo thành: Các phiến nấm của một nấm mũ trắng thông thường có diện tích bề mặt khoảng 200 cm² và có thể giải phóng một tỷ bào tử nấm, các bào tử này rơi từ đáy của mũ nấm và bay đi.

- Đặc điểm nào của nấm thích ty ủng hộ giả thuyết cho rằng thích ty đại diện cho một dòng nấm phân nhánh sớm?
- Hãy đưa ra các ví dụ khác nhau về hình dạng phù hợp với chức năng như thế nào ở nấm tiếp hợp, nấm mạch, nấm túi và nấm đảm?
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử rằng đột biến ở một nấm túi đã thay đổi chu trình sống của nó, do vậy sự dung hợp tế bào chất, dung hợp nhân và giảm phân đã xảy ra kế tiếp nhau rất nhanh. Điều đó có thể ảnh hưởng như thế nào tới bào tử túi và thể quả túi?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 31.5

Nấm giữ vai trò quan trọng trong chu trình dinh dưỡng, trong các mối quan hệ sinh thái và sự thịnh vượng của con người

Trong nghiên cứu của chúng tôi về phân loại nấm, chúng tôi đã thấy một số cách mà nấm ảnh hưởng các sinh vật khác, bao gồm bản thân chúng ta. Bây giờ, chúng ta sẽ xem xét kỹ hơn về những tác động này, tập trung xem xét cách nấm hoạt động như những sinh vật phân huỷ, hỗ sinh và gây bệnh ra sao.

Nấm là những sinh vật phân huỷ

Nấm thích nghi tốt như những sinh vật phân huỷ các hợp chất hữu cơ, bao gồm cellulose và lignin của thành tế bào thực vật. Trong thực tế, hầu hết các cơ chất chứa carbon—thậm chí cả nhiên liệu động cơ và sơn nhà—có thể bị tiêu huỷ bởi ít nhất một số loại nấm. Các nhà nghiên cứu hiện đang phát triển các cách thức sử dụng nhiều loài nấm khác nhau trong các dự án cải tạo sinh học. Ngoài ra, nấm và vi khuẩn có vai trò chính trong việc giữ gìn các hệ sinh thái, cung cấp các chất dinh dưỡng vô cơ cần thiết cho sự sinh trưởng của thực vật. Không có những sinh vật phân huỷ này, carbon, nitrogen và các nhân tố khác có lẽ sẽ tồn tại mãi trong các hợp chất hữu cơ. Thực vật và động vật ăn thực vật không thể tồn tại bởi vì các nhân tố được lấy từ đất không được quay trở lại (xem Chương 55). Không có các sinh vật phân huỷ này, sự sống sẽ dừng lại.

Nấm là những sinh vật hỗ sinh

Nấm có thể tạo mối quan hệ hỗ sinh với thực vật, tảo, vi khuẩn lam và động vật. Tất cả những mối quan hệ này có những tác động sinh thái sâu sắc.

Quan hệ hỗ sinh giữa nấm và thực vật

Chúng ta đã đề cập tầm quan trọng to lớn của các tổ chức hỗ sinh mà hầu hết các loài thực vật có mạch tạo thành với nấm rễ. Ngoài ra, tất cả các loài thực vật nghiên cứu đến ngày nay có thể nội cộng sinh, nấm sống trong lá hoặc các phần khác của thực vật mà không gây hại. Hầu hết các loài nội cộng sinh được định loại cho tới nay là nấm

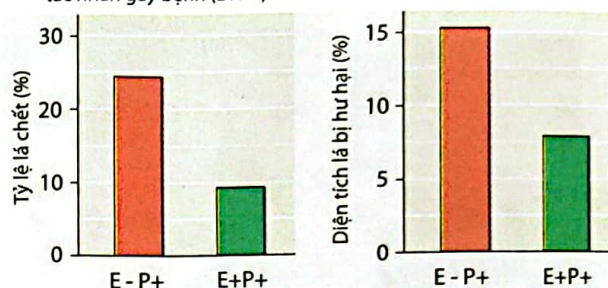
Hình 31.21 Tìm hiểu

Các nấm nội cộng sinh có lợi cho cây gỗ hay không?

THÍ NGHIỆM Nấm nội cộng sinh là các nấm cộng sinh bên trong cơ thể của tất cả các thực vật đã kiểm tra đến nay. A. Elizabeth Arnold ở Trường Đại học Arizona, Tucson, và cộng sự đã kiểm tra xem liệu các nấm nội cộng sinh có lợi cho cây cacao (*Theobroma cacao*) hay không? Cây này, tên của nó có nghĩa là “thức ăn của chúa” theo tiếng Hy Lạp, cho hạt làm sôcôla và nó được trồng rộng khắp các khu rừng nhiệt đới. Các nấm nội cộng sinh đã được cho vào lá của một số cây cao được trồng từ hạt, nhưng số cây khác thì không. (Trong cây cacao, các nấm nội cộng sinh cư trú ở lá sau khi các hạt nảy mầm). Các cây mầm sau đó được nhiễm tác nhân gây bệnh nguy hiểm, một loại nguyên sinh vật *Phytophthora* (xem Chương 28).

KẾT QUẢ Những cây có nấm nội cộng sinh có ít lá bị chết do sinh vật gây bệnh hơn so với ở các cây không có nấm nội cộng sinh. Trong số các lá sống sót, ở các cây có nấm nội cộng sinh, diện tích lá bị các sinh vật gây bệnh gây hại cũng ít hơn so với ở các cây không có nấm.

Màu da cam thể hiện trường hợp không có nấm nội cộng sinh nhưng cây lại bị nhiễm tác nhân gây bệnh (E-P+)
Màu xanh thể hiện trường hợp có nấm nội cộng sinh lẫn tác nhân gây bệnh (E+P+)



KẾT LUẬN Sự có mặt của nấm nội cộng sinh có vẻ có lợi cho các cây cacao bằng cách giảm tỷ lệ chết và hư hại của lá gây ra bởi *Phytophthora*.

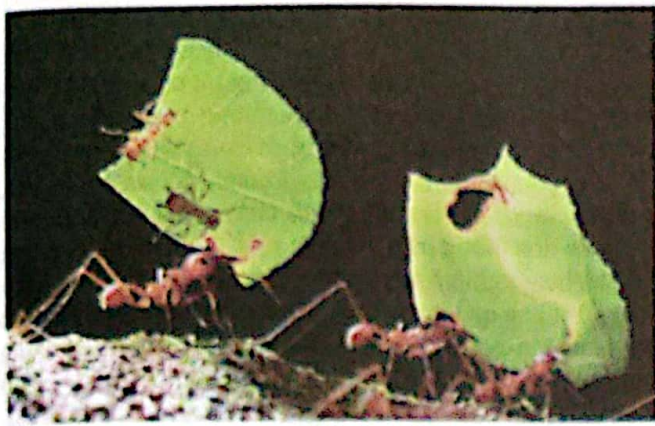
NGUỒN A. E. Arnold et al., Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 15649-15654 (2003).

ĐIỀU GÌ NẾU? Arnold và cộng sự cũng đã thực hiện các thí nghiệm đối chứng. Hãy nêu hai đối chứng họ có thể sử dụng, và giải thích mỗi đối chứng có ý nghĩa như thế nào trong việc diễn giải kết quả được miêu tả ở đây.

túi. Các nấm nội cộng sinh đem lại lợi ích cho một số loài cỏ và các thực vật không phải thân gỗ khác bằng cách tạo ra các độc tố chống lại động vật ăn cỏ hoặc làm tăng khả năng chịu nhiệt, chịu hạn, hoặc chống chịu các kim loại nặng của thực vật chủ. Để phát hiện cách thức các loại nấm cộng sinh trong tác động lên cây thân gỗ ra sao, các nhà nghiên cứu đã tiến hành kiểm tra xem liệu nấm cộng sinh trong lá cây đem lại lợi ích gì cho cây cacao mầm, *Theobroma cacao* (Hình 31.21). Kết quả cho thấy nấm nội cộng sinh có vai trò quan trọng trong việc chống lại các tác nhân gây bệnh ở thực vật thân gỗ có hoa.

Cộng sinh giữa nấm và động vật

Như đã đề cập trước đây, một số loài nấm chia sẻ khả năng tiêu hoá của chúng với động vật, giúp phá vỡ



▲ **Hình 31.22** Côn trùng trồng nấm. Những con kiến cắt lá này nhờ nấm chuyển hoá vật liệu thực vật thành một dạng mà chúng có thể tiêu hoá được. Đến lượt mình, nấm lấy chất dinh dưỡng từ lá do kiến mang về cho chúng.

nguyên liệu thực vật trong ruột của trâu bò và các thú ăn cỏ khác. Nhiều loài kiến lợi dụng lợi thế về khả năng tiêu hoá của nấm bằng cách nuôi nấm trong “trang trại” của mình. Ví dụ, kiến cắt lá, lùng sục khắp các khu rừng nhiệt đới để tìm kiếm lá mà bản thân chúng không thể tiêu hoá được mang về tổ để nuôi nấm (**Hình 31.22**). Khi nấm sinh trưởng, các sợi của chúng phát triển thành đầu phồng chuyên hoá rất giàu protein và carbohydrate. Trước tiên, kiến ăn các đầu sợi nấm giàu dinh dưỡng này. Thực tế, nấm phân giải lá cây thành các chất mà kiến có thể tiêu hoá được và chúng cũng khử độc các hợp chất bảo vệ thực vật có thể giết chết hoặc gây hại cho kiến. Trong một số rừng nhiệt đới, nấm giúp các loài côn trùng này trở thành những sinh vật chính tiêu thụ lá.

Sự tiến hoá của những kiến trang trại này và của các nấm “trồng” của chúng được liên kết chặt chẽ với nhau qua hơn 50 triệu năm. Nấm trở nên phụ thuộc vào những người phục vụ này đến mức mà trong nhiều trường hợp chúng không thể tồn tại khi không có kiến và ngược lại.

Địa y

Địa y là một tổ chức cộng sinh giữa vi sinh vật quang hợp và nấm, trong đó hàng triệu tế bào quang hợp được duy trì trong một khối các sợi nấm. Các loài địa y sinh trưởng trên bề mặt đá, những khúc gỗ mục, trên cây, và trên các mái nhà dưới nhiều dạng khác nhau (**Hình 31.23**). Thành viên quang hợp là các tảo lục đơn bào hoặc

dạng sợi hoặc các vi khuẩn lam. Thành phần nấm trong địa y đa số là nấm túi, nhưng cũng có địa y với nấm mạch và với nấm đảm. Nấm thường tạo nên hình dạng và cấu trúc bên ngoài của địa y vì các mô của địa y chủ yếu do các sợi nấm tạo nên. Tảo hoặc vi khuẩn lam thông thường chiếm lớp bên trong, dưới bề mặt địa y (**Hình 31.24**). Sự kết hợp giữa nấm và tảo hoặc vi khuẩn lam là hoàn hảo tới mức địa y thực sự được đặt tên khoa học mặc dù chúng bao gồm các cơ thể riêng biệt. Hơn 13.500 loài đã được miêu tả, chiếm gần 1/7 số lượng tất cả các loài nấm đã được biết.

Ở hầu hết các loài địa y được nghiên cứu, mỗi thành viên cung cấp một cái gì đó mà thành viên còn lại không thể tự tạo ra. Tảo cung cấp các hợp chất carbon; vi khuẩn lam cố định nitrogen (xem Chương 27) và cung cấp các nitrogen hữu cơ. Nấm cung cấp cho các thành viên quang hợp của nó môi trường thuận lợi cho sinh trưởng. Sự sắp xếp tự nhiên của các sợi cho phép các khí được trao đổi, bảo vệ thành viên quang hợp, và giữ nước và các chất khoáng mà đa số trong đó là được hấp thụ hoặc từ bụi trong không khí hoặc từ nước mưa. Nấm cũng tiết ra acid giúp địa y lấy các chất khoáng. Sắc tố nấm che bóng

▼ Địa y dạng cây bụi

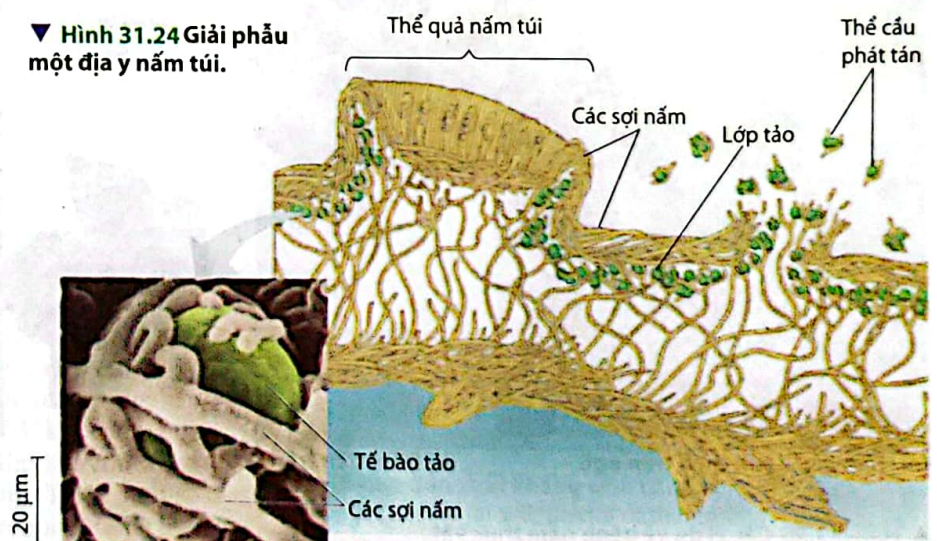


▲ **Hình 31.23** Các dạng sinh trưởng khác nhau ở địa y.

◀ Địa y dạng khảm

▼ Địa y hình lá

▼ **Hình 31.24** Giải phẫu một địa y nấm túi.



cho tảo hoặc vi khuẩn lam khỏi ánh sáng mặt trời khắc nghiệt. Một số hợp chất của nấm là độc giúp hầu hết các địa y không bị động vật ăn.

Nấm của nhiều địa y sinh sản hữu tính bằng cách hình thành các thể quả túi hoặc thể quả đảm. Tảo địa y sinh sản độc lập với nấm bằng cách phân chia tế bào vô tính. Như chúng ta có thể kỳ vọng ở "cơ thể kép" này, sự sinh sản như một đơn vị cộng sinh cũng xảy ra khá phổ biến, hoặc bởi sự phân đoạn của địa y bố mẹ hoặc bởi sự hình thành thể **cấu nhỏ**, cụm nhỏ các sợi nấm bao bọc tảo (xem Hình 31.24).

Các loài địa y là những sinh vật tiên phong quan trọng trên đá hoặc mặt đất mới phát quang, như các khu rừng bị cháy và dòng dung nham núi lửa. Chúng phá vỡ bề mặt bằng cách xuyên sâu, tấn công hoá học và chúng bẫy bụi đất do gió đem lại. Những địa y cố định nitrogen cũng bổ sung các nitrogen hữu cơ cho một số hệ sinh thái. Các quá trình này giúp các loài cây có thể sinh trưởng diễn tiến (xem Chương 54).

Bền bỉ như địa y nhưng nhiều loại địa y không đứng vững trước sự ô nhiễm không khí. Phương thức lấy các chất khoáng thụ động của chúng từ nước mưa và không khí ẩm làm cho chúng đặc biệt nhạy cảm với sulfur dioxide và các độc tố khác trong không khí. Cái chết của các loài địa y nhạy cảm trong một vùng có thể là một cảnh báo sớm rằng chất lượng không khí đang xấu đi.

Nấm là những sinh vật gây bệnh

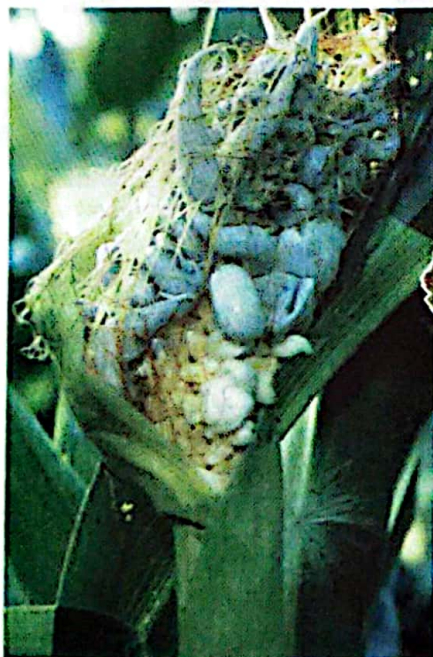
Khoảng 30% trong số 100.000 loài nấm được biết sống ở dạng ký sinh hoặc gây bệnh, chủ yếu trên thực vật (**Hình 31.25**). Ví dụ, *Cryphonectria parasitica*, nấm túi gây bệnh tàn lụi ở cây dẻ, đã làm thay đổi đột ngột quang cảnh của vùng Đông Bắc nước Mỹ. Được đưa vào một cách vô tình trên các cây nhập khẩu từ châu Á trong những năm

đầu thập kỷ 1900, các bào tử của chi này xâm nhập các vết thương trên vỏ của các cây dẻ Mỹ và tạo thành các sợi, giết chết cây. Cây dẻ Mỹ đã từng rất phổ biến ở nhiều khu rừng vùng Đông Bắc Mỹ, nhưng ngày nay chúng tồn tại chủ yếu ở dạng những mầm mọc lên từ những gốc cây còn sót lại của các cây trước. Một nấm túi khác, *Fusarium circinatum* gây bệnh chảy nhựa ở thông, một bệnh đe dọa thông trên toàn thế giới. Nấm cũng là những kẻ phá hoại nghiêm trọng cây nông nghiệp. Khoảng 10% đến 50% hoa quả thu hoạch trên thế giới bị mất mỗi năm do nấm tấn công. Các cây nông nghiệp cho hạt cũng chịu những tổn thất lớn mỗi năm do nấm như nấm đảm *Puccinia graminis* gây bệnh gỉ sắt đen trên thân lúa mì.

Một số nấm tấn công cây lương thực gây độc cho người. Ví dụ, một số loài nấm túi như *Aspergillus* nhiễm trên lạc và các hạt khác được bảo quản không tốt bằng cách tiết ra các hợp chất gây ung thư được gọi là aflatoxin. Một ví dụ khác là nấm túi *Claviceps purpurea* mọc trên lúa mạch đen tạo thành các cấu trúc màu tím được gọi là cựa lúa mạch. Khi lúa mạch bị bệnh vô tình được nghiền thành bột và sau đó được tiêu thụ, các độc tố từ các hạt cựa có thể gây ra sự nhiễm độc ergotin, một biểu hiện đặc trưng là hoại tử, co thắt thần kinh, cảm giác nóng bỏng, ảo giác, và mất minh mẫn tạm thời. Một thảm dịch nhiễm độc ergotin xảy ra khoảng năm 944 trước Công Nguyên đã giết chết hơn 400.000 người ở Pháp. Một hợp chất được phân lập từ các hạt cựa là lysergic acid, vật liệu thô từ đó chất gây ảo giác hallucinogene LSD được tạo thành.

Các động vật kém nhạy cảm hơn nhiều đối với các nấm bệnh so với thực vật. Chỉ khoảng 50 loài nấm được biết tới là ký sinh ở động vật, nhưng số ít loài này gây ra những thiệt hại đáng kể. Thuật ngữ thường dùng cho sự nhiễm nấm này là **bệnh nấm**.

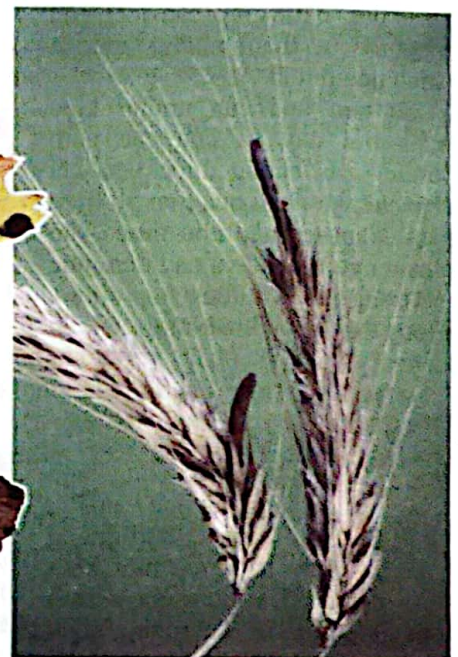
Các bệnh nấm trên da bao gồm bệnh eczema mủn, được đặt tên như vậy bởi vì nó xuất hiện như những vùng



(a) Nấm gây bệnh than trên ngô



(b) Đốm đen trên lá thích



(c) Cựa trên lúa mạch đen

▲ Hình 31.25 Các ví dụ về bệnh nấm thực vật.

hình tròn đỏ trên da. Nấm túi gây bệnh ecpet mảng tròn có thể nhiễm gần như bất cứ bề mặt da nào. Phổ biến nhất là chúng sinh trưởng trên bàn chân, gây ra ngứa nhiều và phỏng rộp được biết tới như bàn chân của vận động viên điền kinh. Mặc dù khả năng lây nhiễm cao, bệnh nấm bàn chân của các vận động viên và các bệnh nhiễm ecpet khác có thể được điều trị bằng các dung dịch bôi da hoặc thuốc dạng bột chứa chất diệt nấm.

Trái lại, bệnh nấm trong cơ thể phát tán khắp cơ thể và thường gây ra ốm nặng. Chúng chủ yếu được gây ra bởi các bào tử được hít vào. Ví dụ, bệnh nấm giống trùng cầu là một bệnh nấm trong cơ thể gây ra những triệu chứng giống lao phổi. Mỗi năm hàng trăm trường hợp ở Bắc Mỹ đòi hỏi được điều trị với các thuốc trị nấm, không có các thuốc này bệnh có thể gây chết.

Một số bệnh nấm là cơ hội, chỉ xảy ra khi có một thay đổi về hệ vi sinh vật trong cơ thể, môi trường hoá học hoặc hệ thống miễn dịch cho phép nấm sinh trưởng không kiểm soát được. Ví dụ, *Candida albicans* là những cư dân thường trú trên da ẩm, như niêm mạc âm đạo. Trong một số hoàn cảnh, *Candida* có thể sinh trưởng quá nhanh và trở thành gây bệnh, dẫn tới sự viêm nhiễm được cho là sự "nhiễm nấm men". Nhiều bệnh nấm cơ hội khác ở người trở nên phổ biến hơn trong một vài thập kỷ gần đây, một phần do AIDS làm tổn hệ thống miễn dịch.

Trong một vài năm qua, những mối nguy hiểm của nấm trong nhà (bao gồm nấm túi *Stachybotrys chartarum*) được đưa ra đã trở thành chủ đề của những báo cáo tin tức gây xúc động mạnh. Nấm mốc trong nhà phát triển mạnh trong những ngôi nhà ẩm thấp và được đưa vào một số nghiên cứu như là nguyên nhân gây ra một phổ rộng của nhiều bệnh. Kết quả là toàn bộ các "ngôi nhà ốm yếu" đã bị bỏ hoang. Tuy nhiên, không có một dẫn chứng đáng tin cậy nào liên hệ giữa sự tồn tại của các nấm mốc trong nhà đối với các bệnh này. Nhiều nhân tố khác-bao gồm vi khuẩn và các hoá chất nhân tạo-có thể giải thích một số trong những triệu chứng được quy kết là do các nấm mốc trong nhà.

Ứng dụng thực tiễn của nấm

Nhưng mối nguy hiểm do nấm đặt ra không làm lu mờ những lợi ích rộng lớn mà chúng ta thu được từ những sinh vật nhân thực đáng chú ý này. Chúng ta phụ thuộc vào những đóng góp sinh thái của chúng như những sinh vật phân huỷ và sinh vật tái tạo vật chất hữu cơ. Không có nấm rế, ngành nông nghiệp của chúng ta sẽ kém xa về năng suất.

Nấm mũ không phải là nấm duy nhất được quan tâm làm thực phẩm của con người. Các mùi đặc trưng của một số loại phomat, bao gồm loại Roquefort và các loại phomat xanh khác, là từ các nấm được sử dụng để làm chín phomat. Ngành công nghiệp nước giải khát sử dụng một loài trong chi *Aspergillus* để sản xuất acid citric trong cola. Morels và truffles, những thể quả nấm ăn được của nhiều loài nấm túi có giá trị cao do các hương vị phức hợp của chúng (xem Hình 31.16). Những nấm này có thể bán được vài trăm đô la Mỹ một pound (0,4535kg). Nấm cục (nấm trupp) giải phóng các mùi mạnh thu hút côn trùng và thú ăn chúng giúp phát tán bào tử nấm. Trong một số trường hợp, các mùi này bắt chước pheromones (chất hấp

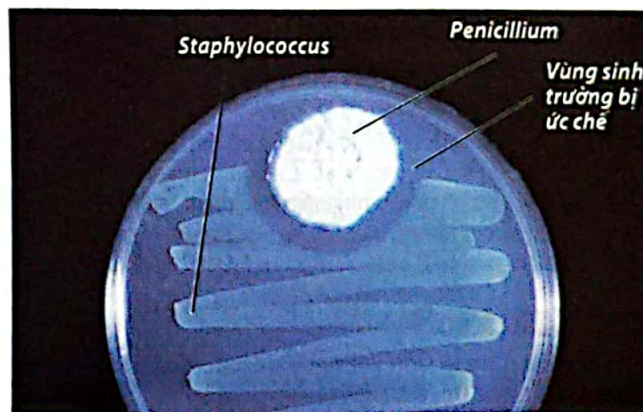
dẫn giới tính) của một số loài thú. Ví dụ, một vài loài nấm cục châu Âu giải phóng ra mùi giống pheromones của lợn đực, điều này giải thích tại sao trong lịch sử các con lợn cái đã được sử dụng để giúp tìm ra những thức ăn ngon này.

Con người đã sử dụng nấm men để sản xuất các đồ uống chứa cồn và làm nở bột mỳ hàng nghìn năm nay. Trong điều kiện kỵ khí đặc trưng, nấm men lên men đường thành rượu và CO₂ làm nở bột đã nhào. Chỉ tương đối gần đây các nấm men tham gia vào quá trình làm nở bánh mỳ mới được tách thành các giống thuần chủng, cho phép quá trình sử dụng được điều khiển nhiều hơn. Nấm men *Saccharomyces cerevisiae* là quan trọng nhất trong tất cả các giống nấm thu được (xem Hình 31.7). Hiện có rất nhiều chủng nấm men bánh mỳ và nấm men bia.

Nhiều loài nấm cũng có giá trị y học lớn. Ví dụ, một hợp chất được chiết xuất từ các hạt cựa được sử dụng để làm giảm áp suất máu và dừng chảy máu ở người mẹ sau khi sinh. Một số nấm tạo ra các chất kháng sinh chủ yếu trong điều trị các nhiễm trùng vi khuẩn. Trong thực tế, chất kháng sinh đầu tiên được phát hiện là penicillin, được tạo thành bởi nấm túi *Penicillium* (Hình 31.26). Các ví dụ khác về dược phẩm bắt nguồn từ nấm bao gồm thuốc giảm cholesterol và cyclosporine, một loại thuốc được sử dụng để kìm hãm hệ thống miễn dịch sau khi cấy ghép nội tạng.

Nấm cũng đóng vai trò nổi bật trong nghiên cứu sinh học phân tử và công nghệ sinh học. Các nhà nghiên cứu sử dụng nấm men *Saccharomyces* để nghiên cứu di truyền phân tử của sinh vật nhân thực bởi vì các tế bào của nó dễ nuôi cấy và dễ thao tác. Các nhà khoa học đang thu được những hiểu biết về các gene liên quan tới các bệnh ở người như bệnh Parkinson và bệnh Huntington bằng cách kiểm tra tác động qua lại của các gene tương đồng ở nấm men *Saccharomyces*.

Các loại nấm được biến đổi di truyền cũng cho nhiều hứa hẹn. Mặc dù vi khuẩn như *Escherichia coli* có thể tạo ra một số protein hữu ích, nhưng chúng không thể tổng hợp glycoprotein bởi vì chúng thiếu các enzyme có thể gắn carbohydrate vào protein. Nấm lại có thể tạo ra các enzyme này. Năm 2003, các nhà khoa học đã tạo thành công chủng nấm men biến đổi gene *S. cerevisiae* có thể tạo ra các glycoprotein của người, bao gồm nhân tố sinh



▲ Hình 31.26 Sản xuất kháng sinh từ nấm. Nấm *Penicillium* sinh ra một chất kháng sinh ức chế sự sinh trưởng của vi khuẩn *Staphylococcus*, tạo nên một vùng trắng giữa nấm và vi khuẩn.

trường giống insulin. Những nấm tạo ra glycoprotein này có thể được dùng để điều trị cho người có các biểu hiện bệnh không tổng hợp được các hợp chất này. Trong khi đó, các nhà nghiên cứu khác đang giải trình tự hệ gene của một nấm túi phân huỷ gỗ *Phanerochaete chrysosporium*, một trong nhiều loài nấm làm mục bèn trong thân gỗ. Họ hy vọng sẽ giải mã các con đường chuyển hoá mà nấm dùng để phá huỷ gỗ, với mục tiêu khai thác các con đường trao đổi chất này để sản xuất bột giấy.

Bây giờ chúng ta đã hoàn thành quá trình khám phá của mình về giới Nấm. Chúng ta sẽ tìm hiểu về giới Động vật gần gũi mà con người nằm trong đó ở những chương còn lại của phần 5 này.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

31.5

1. Tảo trong địa y được lợi gì từ mối quan hệ của chúng với nấm?
2. Đặc điểm nào của các nấm bệnh khiến chúng có khả năng truyền nhiễm rất hiệu quả?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Cuộc sống trên Trái Đất khác với những gì chúng ta biết ngày nay như thế nào nếu không có mối quan hệ hỗ sinh giữa nấm và các sinh vật khác?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Ôn tập chương

31

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 31.1

Nấm là các sinh vật dị dưỡng lấy thức ăn bằng hấp thụ (tr. 636-638)

- **Dinh dưỡng và sinh thái** Tất cả các loài nấm là sinh vật dị dưỡng (bao gồm các sinh vật phân huỷ và các sinh vật cộng sinh) lấy các chất dinh dưỡng bằng hấp thụ. Nhiều nấm tiết enzyme phá vỡ các phân tử phức tạp trong thức ăn thành các phân tử nhỏ hơn có thể hấp thụ được.
- **Cấu trúc cơ thể** Hầu hết các nấm sinh trưởng ở dạng sợi đa bào, tương đối ít loài chỉ sinh trưởng như các nấm men đơn bào. Ở dạng đa bào, nấm gồm các hệ sợi, mạng lưới các sợi phân nhánh phù hợp cho sự hấp thụ. Nấm rễ có các sợi chuyển hoá cho phép chúng tạo thành các mối quan hệ hỗ sinh có lợi với thực vật.

KHÁI NIỆM 31.2

Nấm tạo ra các bào tử trong chu trình sống vô tính hoặc hữu tính (tr. 638-640)

- **Sinh sản hữu tính** Chu kỳ sinh sản hữu tính bao gồm sự hợp tế bào chất và hợp nhân, với một giai đoạn dị nhân xen giữa, trong đó các tế bào có các nhân đơn bội từ bố và mẹ. Giai đoạn lưỡng bội, kết quả của sự hợp nhân, là giai đoạn ngắn và tiến hành giảm phân ngay sinh ra các bào tử đơn bội.
- **Sinh sản vô tính** Nhiều loài nấm có thể sinh sản vô tính như các nấm sợi và nấm men. Các dữ liệu về trình tự DNA ngày nay cho phép các nhà nấm học phân loại tất cả các nấm, thậm chí những nấm không có giai đoạn hữu tính.

KHÁI NIỆM 31.3

Tổ tiên của nấm là sinh vật nguyên sinh, đơn bào, có roi, sống dưới nước (tr. 640-641)

- **Nguồn gốc của nấm** Bằng chứng phân tử ủng hộ giả thuyết cho rằng nấm và động vật phân nhánh từ một tổ tiên chung đơn bào, có roi.

- **Microsporidia có họ hàng gần gũi với nấm không?** Các sinh vật ký sinh đơn bào được gọi là microsporidia có thể là các sinh vật nguyên sinh có họ hàng gần gũi với nấm, hoặc chúng có thể là dòng nấm phân nhánh sớm.
- **Di chuyển lên cạn** Nấm là những sinh vật di cư lên cạn sớm nhất, có thể chúng là những sinh vật cộng sinh với thực vật trên cạn từ sớm.

KHÁI NIỆM 31.4

Nấm đã được tiến hoá thành một loạt các nhánh rất đa dạng (tr. 641-648)

Ngành Nấm	Các đặc điểm đặc trưng về hình thái và các chu trình sống
Chytridiomycota (Nấm thích ty)	Các bào tử có roi 
Zygomycota (Nấm tiếp hợp)	Thể sinh bào tử tiếp hợp vững chắc trong giai đoạn hữu tính 
Glomeromycota (Nấm mạch)	Tạo nên các nấm mạch cộng sinh với thực vật 
Ascomycota (Nấm túi)	Bào tử hữu tính (bào tử túi) được sinh ra trong các túi được gọi là túi bào tử; các nấm túi cũng sinh ra số lượng lớn các bào tử vô tính (bào tử đính) 
Basidiomycota (Nấm đảm)	Thể quả phức tạp (quả đảm) chứa nhiều đảm, các đảm sinh ra bào tử hữu tính (bào tử đảm) 

KHÁI NIỆM 31.5

Nấm giữ vai trò quan trọng trong chu trình dinh dưỡng, trong các mối quan hệ sinh thái và sự thịnh vượng của con người (tr. 648-652)

- ▶ **Nấm là những sinh vật phân huỷ** Nấm thực hiện quay vòng chính các nguyên tố hoá học giữa thế giới sống và không sống.
- ▶ **Nấm là những sinh vật hỗ sinh** Một vài nấm nội cộng sinh giúp bảo vệ thực vật khỏi động vật ăn cỏ và sinh vật gây bệnh, trong khi các nấm khác giúp một số động vật tiêu hoá mô thực vật. Các địa y là dạng tổ hợp cộng sinh mức độ cao giữa nấm và tảo hoặc vi khuẩn lam.
- ▶ **Nấm là những sinh vật gây bệnh** Khoảng 30% trong số tất cả các loài nấm được biết là ký sinh, chủ yếu trên thực vật. Một vài nấm gây bệnh trên người.
- ▶ **Ứng dụng thực tiễn của nấm** Con người ăn nhiều loại nấm và sử dụng một số nấm khác để làm phomat, đồ uống chứa cồn, và bánh mỳ. Các kháng sinh được sinh ra từ nấm điều trị nhiễm khuẩn. Nghiên cứu di truyền của nấm dẫn tới những ứng dụng trong công nghệ sinh học.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Tất cả nấm có chung đặc điểm nào dưới đây?
 - a. cộng sinh
 - b. dị dưỡng
 - c. có roi
 - d. gây bệnh
 - e. sống như sinh vật phân huỷ
2. Đặc điểm nào thấy ở nấm thích ủng hộ giả thuyết rằng chúng phân nhánh sớm trong quá trình tiến hoá của nấm?
 - a. không có chitin trong thành tế bào
 - b. các hệ sợi cộng bào
 - c. các bào tử có roi
 - d. sự tạo thành thể sinh bào tử tiếp hợp chống chịu
 - e. dạng sống ký sinh
3. Các tế bào hoặc cấu trúc nào dưới đây kết hợp với *sinh sản vô tính ở nấm*?
 - a. bào tử túi
 - b. bào tử đảm
 - c. cấu trúc sinh bào tử tiếp hợp
 - d. bào tử đính
 - e. thể quả túi
4. Lợi thế thích nghi kết hợp với bản chất sợi của hệ sợi nấm trước hết liên quan tới
 - a. khả năng hình thành giác hút và ký sinh các sinh vật khác.
 - b. tránh sinh sản hữu tính trừ khi môi trường thay đổi.
 - c. tiềm năng chiếm ngự hầu hết các nơi ở trên cạn.
 - d. tăng khả năng tiếp xúc giữa các dạng giới tính khác nhau.
 - e. diện tích bề mặt trải rộng rất phù hợp cho sinh trưởng chiếm lĩnh và dinh dưỡng hấp thụ.
5. Sinh vật cộng sinh quang hợp trong địa y thường là
 - a. rêu.
 - b. tảo lục.
 - c. tảo nâu.
 - d. nấm túi.
 - e. thực vật có mạch nhỏ.

6. Trong số các sinh vật liệt kê dưới đây, sinh vật nào được nghĩ là gần nhất với nấm?
 - a. động vật
 - b. thực vật có mạch
 - c. rêu
 - d. tảo nâu
 - e. nấm nhầy

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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

7. Sự cộng sinh nấm-tảo tạo thành địa y được cho là đã tiến hoá nhiều lần một cách độc lập ở các nhóm nấm khác nhau. Tuy nhiên, địa y thuộc vào ba dạng sinh trưởng riêng biệt (xem Hình 31.23). Nghiên cứu nào bạn có thể thực hiện để kiểm tra các giả thuyết sau?
Giả thuyết 1: Mỗi địa y dạng cây bụi, dạng lá và dạng khảm đại diện cho một nhóm đơn phát sinh.
Giả thuyết 2: Mỗi dạng sinh trưởng của địa y biểu hiện tiến hoá đồng quy của đa dạng các nấm.

TÌM HIỂU KHOA HỌC

8. **HÃY VẼ** Loài cỏ *Dichanthelium lanuginosum* sống trong đất nóng và là nơi ở của nấm *Curvularia*. Regina Redman của Trường Đại học Bang Montana và cộng sự đã thực hiện các thí nghiệm đồng ruộng để đánh giá tác động của *Curvularia* lên khả năng chịu nhiệt của loài cỏ này. Họ trồng các cây không có (E-) và có (E+) nấm nội cộng sinh *Curvularia* trong đất ở các nhiệt độ khác nhau và đa sinh khối thực vật và số lượng chồi mới mà cây tạo thành. Hãy vẽ một biểu đồ hình cột về kết quả đối với sinh khối và nhiệt độ và diễn đạt nó.

Nhiệt độ đất	Có <i>Curvularia</i>	Sinh khối thực vật (g)	Số chồi mới
30°C	E-	16,2	32
	E+	22,8	60
35°C	E-	21,7	43
	E+	28,4	60
40°C	E-	8,8	10
	E+	22,2	37
45°C	E-	0	0
	E+	15,1	24

Nguồn: R.S. Redman et al., Thermotolerance generated by plant/fungal symbiosis, *Science* 298:1581 (2002).

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

9. Như bạn đã đọc ở chương này, nấm túi gây bệnh tàn lụi dễ và giết chết khoảng 4 triệu cây dễ ở Bắc Mỹ đã vô tình được nhập vào châu Á. Gần đây hơn, nấm *Discula destructiva* được đưa vào Bắc Mỹ những năm 1980 đã giết chết hơn 80% cây sơn thù du ở một vài vùng. Tại sao các thực vật lại đặc biệt nhạy cảm với nấm du nhập từ các vùng khác? Những loại hoạt động nào của con người có thể góp phần phát tán những bệnh thực vật này? Bạn có nghĩ rằng việc đưa vào các nấm gây bệnh thực vật là ít nhiều sẽ xảy ra trong tương lai? Tại sao?