

## Chương V

# SỰ SINH SẢN CỦA THỰC VẬT

### KHÁI NIỆM CƠ BẢN

#### 5.1. Nhiều thực vật có thể tự tách dòng nhờ sinh sản vô tính

Sinh sản vô tính: Một số cây không sinh sản hữu tính, mà tách dòng các cá thể mới từ các bộ phận của cơ thể mình.

#### 5.2. Cây hạt kín dùng các cấu trúc sinh sản tạm thời là hoa

- Sự xuất hiện của thực vật có hoa. Thực vật hạt kín - thực vật có hoa là thành công nhất của mọi thực vật với gần một phần tư triệu loài.

- Sự tiến hoá của hoa. Hoa đủ (hoa lưỡng tính) có bốn vòng gồm đài bảo vệ, tràng hấp dẫn, nhị đực và noãn cái.

- Sự hình thành của các giao tử thực vật hạt kín. Trong phần lớn hoa, sự hình thành hạt phấn và trứng xảy ra trong cùng cá thể hoa.

#### 5.3. Cây có hoa dùng động vật hoặc gió để truyền hạt phấn giữa các hoa

- Sự thụ phấn (sự giao phấn): Côn trùng và gió là hai vật giao phấn quan trọng nhất của hoa thực vật hạt kín.

- Sự tự thụ phấn đối đầu với lai chéo xa. Sự tự thụ phấn thích hợp trong môi trường không xảy ra sự tái tổ hợp.

#### 5.4. Sự phát tán trong thực vật hạt kín được hạt và quả hỗ trợ

- Sự thụ tinh: Thực vật hạt kín dùng hai tế bào tinh trùng, trong đó một tinh trùng thụ tinh với trứng, tinh trùng thứ hai tạo mô dinh dưỡng gọi là nội nhũ.

- Hạt: Hạt là phôi nghỉ sinh trưởng trong cái bao chịu khô.

- Quả: Quả là bầu trưởng thành có chức năng hỗ trợ hạt phát tán.

Thực vật có hoa hay thực vật hạt kín là cơ thể quang hợp chiếm ưu thế trong phần lớn hệ sinh thái ôn đới và nhiệt đới trên cạn. Đặc điểm đóng góp cho sự thành công của chúng là các cấu trúc sinh sản đặc trưng gồm hoa và quả. Hoa cho phép truyền chính xác hạt phấn nhờ côn trùng và các động vật khác. Do đó, thực vật có thể trao đổi giao tử với nhau trong khi rễ được cắm ở một chỗ. Quả đóng một vai trò

quan trọng trong sự phát tán của thực vật hạt kín. Không chỉ cả hai yếu tố chính hoa và quả đóng góp trong sự thành công ban đầu của cây hạt kín mà sự tiến hoá của chúng đã tạo ra phần lớn các khác biệt rõ ràng mà chúng ta thấy trong thực vật hạt kín khác nhau ngày nay. Sau khi xem xét một số thực vật sinh sản vô tính như thế nào, phần còn lại của chương này sẽ khảo sát sinh sản hữu tính trong số các thực vật có hoa.

## 5.1. Sinh sản vô tính

Nhiều thực vật có thể tự tách dòng nhờ sinh sản vô tính. Sự sinh sản thường kéo theo sự xen kẽ thế hệ, thể bào tử lưỡng bội xen kẽ với thể giao tử đơn bội trong quá trình gọi là sinh sản hữu tính. Song một số thực vật sinh sản mà không trải qua sự xen kẽ thế hệ trong quá trình gọi là sinh sản vô tính (*asexual reproduction*).

### 5.1.1. Sinh sản sinh dưỡng

Sinh sản sinh dưỡng (*vegetative reproduction*) là một dạng rất phổ biến của sinh sản vô tính, trong đó các cá thể cây mới chỉ được tách dòng từ các bộ phận của cây trưởng thành (Hình 62). Các dạng của sinh sản sinh dưỡng trong thực vật là nhiều và biến đổi.

- Thân bò (*stolon*): Một số thực vật sinh sản nhờ thân bò (*runner*) hay *stolon*. Đó là thân dài, mảnh, mọc lên dọc theo bề mặt đất. Thí dụ, ở cây dâu tây (*Fragaria ananossa*) lá, hoa và rễ được tạo ra ở mỗi mấu khác nhau trên thân bò. Ở mỗi mấu thứ hai phía bên kia, đỉnh của thân bò to lên và dày ra. Phần dày lên này lúc đầu tạo rễ bất định và về sau một chồi mới kéo dài thân bò.



Hình 62. Sinh sản sinh dưỡng. Cây con xuất hiện từ các vết rạch (vết khắc) dọc theo lá của *Kalanchoe daigremontiana*

- Thân rễ (*rhizome*): Thân nằm dưới đất hay thân rễ cũng là cấu trúc sinh sản quan trọng đặc biệt ở cây thân cỏ và cỏ lác. Thân rễ mọc lấn vùng đất gần cây bố mẹ và mỗi mấu có thể dẫn đến một chồi hoa mới. Đặc tính có hại của nhiều cỏ dại bắt nguồn từ loại sinh trưởng này và nhiều thực vật trong vườn nhà như cây irit (cây lưỡi đồng) hầu như được nhân giống hoàn toàn từ thân rễ. Thân ngầm dạng hành (*corm*), hành và thân củ là thân rễ chuyên hoá để dự trữ và sinh sản. Khoai tây được nhân giống nhân tạo từ các mảnh củ (*tuber segment*) và mỗi mảnh có một

hoặc nhiều "mắt". Các mắt hay "mảnh hạt" (miếng hạt: *seed piece*) của củ khoai tây sẽ tạo ra cây mới.

- Rễ hút (giác mút: *sucker*): Rễ của một số cây như cây anh đào, táo tây, cây phúc bồn tử (*raspberry*) và cây mâm xôi (*black berry*) tạo "giác mút" hay các chồi, từ đó hình thành cây mới. Các giống chuối thương phẩm không tạo hạt và được nhân giống nhờ rễ hút phát triển từ chồi trên thân nằm dưới đất. Khi rễ của cây bồ công anh (*dandelion*) bị vỡ ra thì mỗi mảnh rễ có thể tạo ra một cây mới.

- Lá bất định (*adventitious leaf*): Ở một vài loài, ngay cả lá cũng có thể sinh sản. Một thí dụ phổ biến là cây vườn nhà (*house plant*) *Kalanchoë daigremontiana*, quen với nhiều người như là "cây tình mẹ" (*maternity plant*) hay "mẹ của muôn loài" (*mother of thousands*), tên phổ biến của cây này dựa trên cơ sở có vô số cây con bắt nguồn từ mô phân sinh nằm ở các vết khía (*notch*) dọc theo lá. Cây tình mẹ thường được nhân giống bằng các cây con này, khi chúng trưởng thành sẽ rơi xuống đất và mọc rễ. Dương xỉ (*Asplenium rhizophyllum*) là một cây khác có lá bất định, cây con sinh ra ở nơi nào các chóp (đỉnh) lá chạm vào đất.

### 5.1.2. Sinh sản vô phôi (apomixis)

Ở một số cây như cây cam, quýt, cây thân thảo như cỏ poa (*Poa pratensis*) và cây bồ công anh, phôi trong hạt có thể được tạo ra vô tính từ cây bố mẹ. Loại sinh sản vô tính này được biết như là sinh sản vô phôi. Hạt được tạo ra theo cách này dẫn đến các cá thể mà về mặt di truyền giống với cây bố mẹ của chúng. Do đó, mặc dù các thực vật này sinh sản vô tính nhờ tách dòng các tế bào đơn bội trong noãn nhưng chúng cũng có được ưu thế về phát tán hạt - tính thích nghi thường kết hợp với sinh sản hữu tính.

Nói chung, sinh sản sinh dưỡng như sinh sản vô phôi và các hình thức khác của sinh sản vô tính kích thích sinh sản chính xác các cá thể mà đặc biệt thích ứng với một môi trường hay nơi sống nào đó. Sinh sản vô tính ở thực vật là khá phổ biến ở môi trường sống khắc nghiệt hoặc môi trường không có lợi (*marginal environment*), ở đó có giới hạn nhỏ cho sự biến dị. Thí dụ, có một tỉ lệ các cây sinh sản vô tính trong các vùng cực Bắc lớn hơn so với vùng ôn đới.

**Thực vật sinh sản vô tính tách dòng tạo các cá thể mới từ các bộ phận của rễ, thân, lá hoặc noãn của cá thể trưởng thành. Thế hệ do sinh sản vô tính tạo ra giống về di truyền với cá thể bố mẹ.**

## 5.2. Thực vật hạt kín sử dụng cấu trúc sinh sản tạm thời là hoa

### 5.2.1. Nguồn gốc của thực vật có hoa

Phần lớn thực vật chúng ta thấy hàng ngày là cây hạt kín (ngành Anthophyta). 240.000 loài cây có hoa có kích cỡ trong phạm vi từ cây thảo rất nhỏ đến cây gỗ

không lồ *Eucalyptus* và dạng của chúng thay đổi từ xương rồng, cây thân cỏ và cây cúc uyên minh đến cỏ nhân tử sống ở nước ao hồ, phần lớn cây bụi và cây gỗ (trừ cây lá kim và *Ginkgo*) cũng ở trong ngành này. Hầu như tất cả lương thực chúng ta nhận được trực tiếp hoặc gián tiếp đều bắt nguồn từ cây có hoa. Thực tế, hơn 90% calo chúng ta tiêu thụ bắt nguồn từ hơn 100 loài. Sự thành công tiến hoá nổi bật của thực vật hạt kín và vai trò trung tâm của chúng trong đời sống của chúng ta như là nguồn lương thực, dược phẩm, quần áo và các nguyên vật liệu xây dựng khiến cho ngành này đáng được quan tâm hơn cả.

### 5.2.1.1. Tại sao thực vật hạt kín thành công?

Khi cây có hoa xuất hiện, châu Phi và Nam Mỹ vẫn nối liền nhau cũng như nối với Nam cực và Ấn Độ và thông qua Nam cực nối với Úc và New Zealand (Hình 63). Vùng đất rộng này đã tạo nên lục địa lớn gọi là Gondwanaland. Ở phía Bắc, châu Á, Âu và Bắc Mỹ liên nhau tạo nên siêu lục địa gọi là Laurasia. Vùng đất rộng lớn này được hình thành nhờ sự hợp nhất của Nam Mỹ, châu Phi, băng qua xích đạo và có thể có khí hậu được đặc trưng bằng các nhiệt độ thái cực và tính khô hạn ở miền sâu trong lục địa. Hiện nay, khí hậu tương tự cũng diễn biến ở miền



Hình 63. Sự sắp xếp của các lục địa khi cây hạt kín xuất hiện đầu tiên trong hoá thạch cách đây khoảng 130 triệu năm. Châu Phi, Madagascar, Nam Mỹ, Ấn Độ, Úc và Nam Cực đều nối nhau và một phần của lục địa lớn của Gondwanaland và cuối cùng tách riêng thành các vùng đất rộng riêng biệt mà chúng ta có ngày nay

sâu của các lục địa lớn. Phần lớn sự tiến hoá ban đầu của thực vật hạt kín có thể đã xảy ra trong các mảng của môi trường sống khô hơn và ít thích hợp hơn ở miền sâu của Gondwanaland. Nhiều nét đặc trưng của cây có hoa hình như có liên quan với sự sinh trưởng thành công dưới điều kiện khô và bán khô hạn.

Sự truyền hạt phấn giữa hoa của cây phân tính, đôi khi trên khoảng cách dài đảm bảo lai chéo xa (*outcrossing*) - sự thụ phấn chéo giữa cá thể cùng loài và có ý nghĩa trong sự thành công ban đầu của cây hạt kín. Các phương thức khác nhau của phát tán quả hiệu quả đã tiến hoá trong nhóm cũng có ý nghĩa trong sự thành công của cây hạt kín. Lá của cây hạt kín với sáp và lông bảo vệ bề mặt, cơ chế khí khổng, các mô dẫn truyền chuyên hoá và các kiểu quang hợp khác nhau, tất cả đều có ý nghĩa trong sự sống còn và sinh trưởng dưới các điều kiện khô hạn giống như

chúng ta đang tồn tại ngày nay. Cây hạt kín tạo ra nhiều chất diệt côn trùng tự nhiên càng tạo thêm khả năng sinh tồn. Khi các cây hạt kín đầu tiên đã tiến hoá, tất cả các đặc tính ưu thế này càng trở nên được giải thích chi tiết, được phát triển và bước đi của quá trình tiến hoá của cây hạt kín được nhanh chóng hơn.

### **5.2.1.2. Sự thích nghi đối với tinh trội**

Thực vật hạt kín bắt đầu chiếm ưu thế các quần thể trên cạn ôn đới và nhiệt đới cách đây khoảng 80 đến 90 triệu năm trong nửa sau của kỷ Phấn trắng. Chúng ta có thể chứng minh độ phong phú tương đối của các nhóm thực vật khác nhau nhờ nghiên cứu các hoá thạch tồn tại ở cùng thời gian và địa điểm. Trong đá hơn 80 triệu năm tuổi, hoá thạch lưu giữ các ngành thực vật khác ngoài cây hạt kín bao gồm cây thạch tùng, cây mộc tặc (cỏ tháp bút), dương xỉ và cây hạt trần rất phổ biến. Cây hạt kín đã xuất hiện trong các quần thể trên cạn ôn đới và nhiệt đới trong một thời gian tương đối ngắn.

Ở thời gian cây hạt kín trở nên thịnh vượng trong hoá thạch, phấn hoa, lá, hoa và quả của một số họ vẫn sống bắt đầu xuất hiện. Thí dụ, các đại diện của cây mộc lan, cây sồi và các họ cây họ đậu đang tồn tại trước cuối của kỷ Phấn trắng (65 triệu năm trước đây) thì vẫn đang sống và thịnh vượng ngày nay.

Một số bộ côn trùng đặc biệt có quan hệ với hoa như bộ cánh vảy (*Lepidoptera*) như bướm ngày và bướm đêm, bộ côn trùng hai cánh (*Diptera*) như ruồi đã xuất hiện và trở nên phong phú hơn trong quá trình thích nghi của cây hạt kín. Thực vật và côn trùng đã đóng một vai trò chủ yếu trong mỗi phương thức tiến hoá khác nhau và các tương tác của chúng vẫn có tầm quan trọng cơ bản.

**Khoảng 80 - 90 triệu năm trước, cây hạt kín chiếm ưu thế trong các môi trường sống trên cạn trên khắp thế giới.**

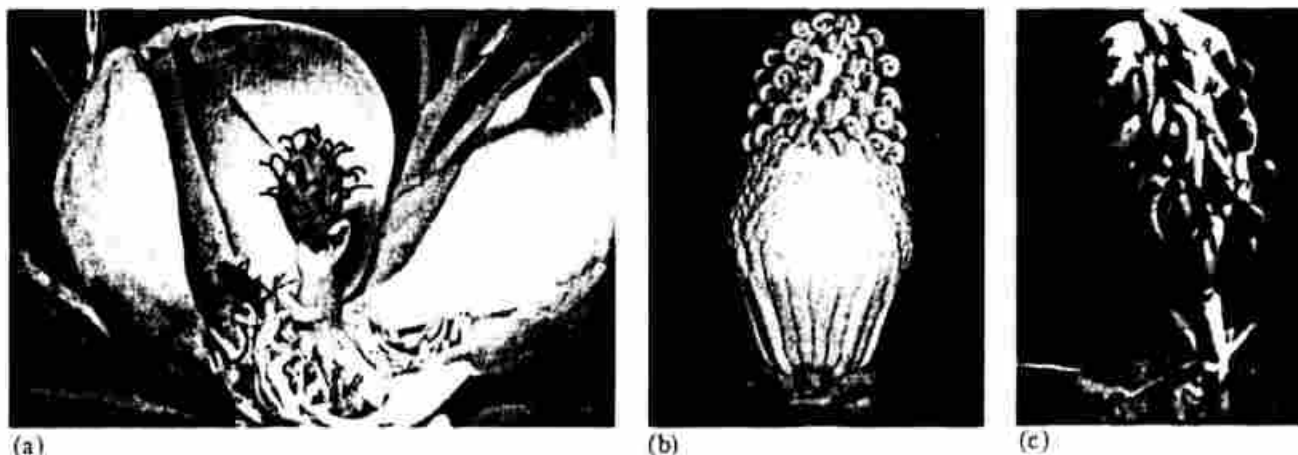
### **5.2.2. Sự tiến hoá của hoa**

Sự thụ phấn trong cây hạt kín không kéo theo sự tiếp xúc trực tiếp giữa hạt phấn và noãn. Hạt phấn trưởng thành bên trong bao phấn và được truyền đi thường nhờ côn trùng, chim hoặc các động vật khác đến núm nhụy của hoa khác. Khi hạt phấn đến núm nhụy, nó nảy mầm và mọc ra một ống phấn mang nhân tinh trùng đến túi phôi. Sau khi xảy ra thụ tinh kép, bắt đầu sự phát triển của phôi và nội nhũ. Hạt trưởng thành bên trong quả chín, sự nảy mầm của hạt khởi đầu chu trình sống.

Sự thụ phấn thành công trong nhiều cây hạt kín phụ thuộc vào sự hấp dẫn hài hoà của vật giao phấn như côn trùng, chim và động vật khác sao cho hạt phấn được truyền giữa các cây cùng loài. Khi động vật phát tán hạt phấn, chúng thực hiện chức năng cho cây có hoa giống như việc chúng chủ động đi tìm vật giao phối.

### 5.2.2.1. Đặc điểm tiến hoá của hoa

Nhờ nghiên cứu đặc tính hoá thạch của cây hạt kín và liên hệ các đặc điểm hoa với đặc tính nguyên thủy đã có như đặc điểm về gỗ và hạt phấn, các nhà khoa học đã đi đến sự thừa nhận chung về nhóm cây hạt kín nào là nguyên thủy và nhóm nào là tiến bộ. So sánh giữa trình tự các bazơ trong các vùng nào đó của ADN đã bổ sung thêm thông tin về mối quan hệ bên trong ngành này. Chất lắng hoá thạch của cây hạt kín tìm thấy chủ yếu trong lòng chảo vùng đất thấp với điều kiện thích hợp cho việc bảo tồn hoá thạch. Các nhà thực vật học cổ sinh (nhà thực vật học chuyên nghiên cứu cây hoá thạch) cho rằng sự tiến hoá ban đầu của cây hạt kín có thể xảy ra ở vùng cao nhiệt đới vì ở đó rất có thể tạo hoá thạch ít hơn nhiều. Về sau, khoảng 125 triệu năm trước, khi cây hạt kín xâm chiếm vùng đất thấp trong kỷ Phấn trắng, cây có hoa đã rất đa dạng. Một nhóm cây hạt kín kỷ Phấn trắng rất giống cây mộc lan (Hình 64) và nhóm khác giống hoa của họ hồ tiêu (*Piperaceae*) và họ tiêu huyền (*Platanaceae*) có một vài bộ phận hoa. Hoá thạch của cả hai nhóm thể hiện nhiều biến dị về số lượng và cách sắp xếp các bộ phận hoa. Điều này là mâu thuẫn với một số họ cây hạt kín hiện đại có hoa chuyên hoá cao như cây kim ngân (*Caprifoliaceae*) và cây thạch nam (*Ericaceae*) mà các thành viên của cả hai họ này ít biến dị về số lượng và cách sắp xếp các bộ phận hoa.



Hình 64. Hoa nguyên thủy. Loài của cây mộc lan có hoa lớn, tương đối nguyên thủy

(a) Hoa từ *Magnolia virginiana* có vỏ số nhụy và nhị xếp xoắn, tự do, cánh tràng xếp vòng

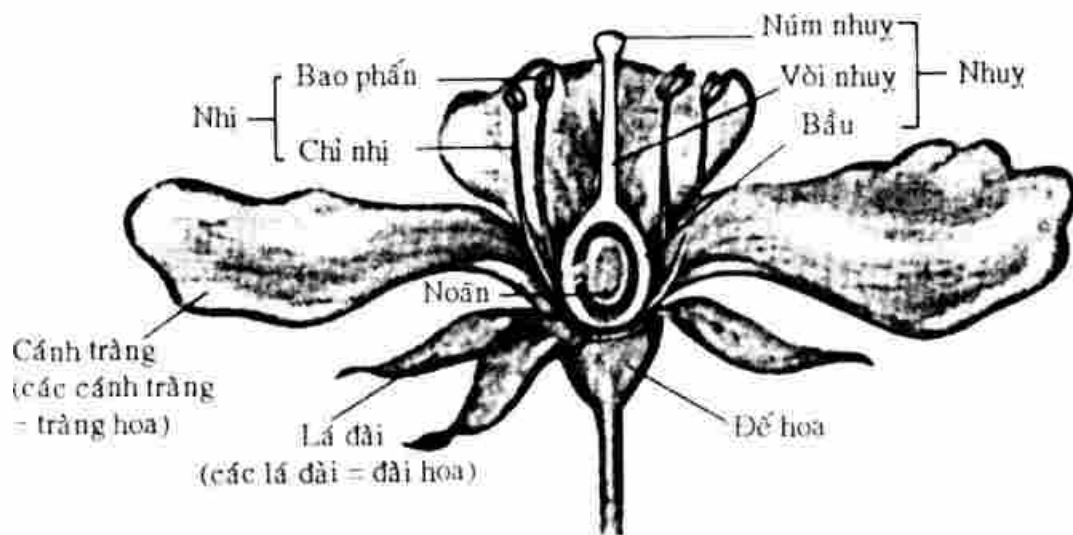
(b) Lá dài và cánh tràng bị loại bỏ khỏi hoa non này từ *M. grandiflora*, cây mộc lan thường xanh, thể hiện nhụy xếp xoắn

(c) Trục ra quả của *M. grandiflora* có vỏ số bầu trưởng thành xếp xoắn. Hạt có màu đỏ sáng nằm trong quả đơn treo bằng sợi chỉ mỏng mảnh, hấp dẫn và được chim phát tán do chim ăn quả mang hạt đó

Dựa vào các dòng bằng chứng khác nhau, các nhà thực vật học thường suy ra rằng hoa cây hạt kín đầu tiên có thể có vô số lá dài, cánh tràng, nhị và lá noãn xếp xoắn. Lá dài và cánh tràng có thể có màu sắc và hình dạng giống nhau, màu sắc và hình dạng sắp xếp theo mức độ tăng với nhau xuyên suốt cách sắp xếp xoắn. Tất cả các bộ phận của hoa nguyên thủy có khuynh hướng tự do (không dung hợp nhau

hoặc với bộ phận của hoa khác). Ở các hoa tiến bộ hơn, các bộ phận không xếp xoắn mà xếp theo vòng xác định (dính nhau theo một vòng). Nhưng theo các số liệu cổ thực vật gần đây, các nghiên cứu về dạng hoa và sự phát triển hiện nay, người ta nghi ngờ quan điểm cho rằng hoa đầu tiên giống với hoa của cây mộc lan và hoa đầu tiên có thể giống hơn với hoa của họ hồ tiêu và họ tiêu huyền có một vài bộ phận hoa (có ít bộ phận hoa).

Giống với lá nhưng không giống thân, hoa có kiểu sinh trưởng xác định (*determinate growth*) do tế bào mới không được mô phân sinh đỉnh (mô hoạt động có chức năng tạo tế bào mới ở đỉnh của thân và rễ) bổ sung. Ngược lại, phần lớn chồi có lá sinh trưởng không xác định (*indeterminate growth*), khi điều kiện thuận lợi, chúng giữ khả năng sinh trưởng, bổ sung lá mới và sinh trưởng tiếp tục.



Hình 65. Cấu trúc của hoa cây hạt kín

- Đài hoa (*calyx*)

Hoa đủ (*complete flower*) có bốn vòng gồm các phần: đài, tràng, bộ nhị và bộ nhụy trong khi hoa thiếu (*incomplete flower*) thiếu một hoặc nhiều vòng. Trong cả hai loại hoa đủ và hoa thiếu, đài thường cấu thành vòng ngoài cùng. Nó gồm các phần phụ đẹp gọi là lá đài (*sepal*) có chức năng bảo vệ hoa trong chồi (Hình 65). Lá và lá đài có thể có một nguồn gốc tiến hoá chung do chúng có kiểu phân bố gân lá như nhau và thường giống nhau về màu sắc và hình dạng. Các gen nào đó không ảnh hưởng lên tính chất của cánh tràng lại có tác động lên cả lá đài và lá. Trong nhiều cây một lá mầm, lá đài có thể biến thành dạng cánh tràng và chấp nhận hình dạng và màu sắc của cánh tràng.

- Tràng hoa (*corolla*)

Sự tiến hoá của cánh tràng cấu thành tràng hoa phức tạp hơn và khó giải thích hơn so với lá đài. Rõ ràng cánh tràng có hai nguồn gốc tiến hoá khác nhau. Trong phần lớn thực vật, cánh tràng và nhị có giải phẫu cơ bản giống nhau và có thể là

các cấu trúc tương đồng và trong lịch trình tiến hoá thì cánh tràng có kiểu dẹp giống lá. Cánh tràng cũng chịu ảnh hưởng bởi gen mà không tác động lên lá noãn hoặc lá đài. Xem xét mối quan hệ này, cánh tràng và nhị của phần lớn cây có hoa có thể là các cấu trúc tương đồng và có một nguồn gốc tiến hoá chung. Trong các thực vật khác như cây sừng, cánh tràng có nguồn gốc như là lá đài biến thái với kích cỡ lớn hơn, có màu sắc và hấp dẫn đối với côn trùng trong lịch trình tiến hoá của chúng. Trong các thực vật đó, thường có các cấu trúc thể hiện sự chuyển tiếp giữa lá đài và cánh tràng.

- Bộ nhị (*androecium*)

Bộ nhị là thuật ngữ chung cho tất cả các nhị đực (cấu trúc đực) (*stamen*) của hoa. Nhị là cấu trúc chuyên hoá mang túi tiểu bào tử hay túi bào tử đực của cây hạt kín. Có các cấu trúc tương tự mang túi bào tử đực trong các nón hạt phấn (*pollen cone*) của cây hạt trần. Trong cả hai trường hợp, các cấu trúc có thể tiến hoá từ lá mà đã mang túi bào tử đực. Các cấu trúc này dần dần bị tiêu giảm và biến đổi trên tiến trình của lịch sử tiến hoá. Phần lớn cây hạt kín đang sống có nhị mà chỉ nhị (*filament*) của nó mỏng mảnh và thường có dạng sợi và bốn túi bào tử đực nằm ở đỉnh trong phần trướng lên gọi là bao phấn (*anther*). Một số cây hạt kín nguyên thủy hơn có nhị dẹp, dạng lá với túi bào tử tạo ra từ bề mặt trên hoặc bề mặt dưới.

- Bộ nhụy (*gynoecium*)

Bộ nhụy là thuật ngữ chung cho tất cả phần cái của hoa. Trong phần lớn hoa ở cây hạt kín, bộ nhụy là duy nhất, gồm nhụy (*pistil*) đơn hoặc kép (phức) (gồm hai hay nhiều lá noãn dung hợp lại). Phần lớn hoa mà chúng ta biết, thí dụ hoa của cà chua và cam có một nhụy phức đơn (*single compound pistil*). Trong phần lớn hoa nguyên thủy khác, thí dụ cây mao lương có thể có một số đến nhiều nhụy rời nhau (*separate pistil*) và mỗi nhụy được hình thành từ lá noãn đơn. Noãn (*ovule*) (phát triển thành hạt) được tạo ra trong phần dưới trướng lên của nhụy. Bầu (*ovary*) thường hẹp ở đỉnh dính vào vòi nhụy (*style*) mảnh, dạng cổ chai với một núm nhụy (*stigma*) nhận hạt phấn nằm ở đỉnh của vòi nhụy. Đôi khi núm nhụy phân chia theo số núm nhụy phân nhánh, chứng tỏ có nhiều lá noãn trong nhụy riêng biệt.

Lá noãn là lá hoa cuộn chặt với noãn dọc theo biên. Khi nghiên cứu về sự tiến hoá của hoa, người ta cho rằng lá noãn đầu tiên là phiến lá gập lại theo chiều dọc, còn biên có lông thực sự không dung hợp cho đến khi quả phát triển, nhưng lông cài khớp vào nhau và nhận hạt phấn. Trong quá trình tiến hoá, có bằng chứng cho rằng lông dính vào núm nhụy, vòi nhụy được hình thành và sự dung hợp của các biên lá noãn (*carpel margin*) cuối cùng tạo ra một nhụy. Trong nhiều cây có hoa hiện đại, lá noãn bị biến đổi nhiều và thực sự không thể phân biệt được với nhụy khác trừ khi nhụy bị cắt rời.



### 5.2.2.2. Các khuynh hướng chuyên hoá của hoa

Hai khuynh hướng tiến hoá chủ yếu đã dẫn đến sự đa dạng của cây có hoa hiện đại: (1) Các phần hoa riêng biệt tập hợp lại hoặc dung hợp và (2) có sự tiêu giảm hoặc mất các bộ phận hoa (Hình 66). Trong cây hạt kín tiến bộ hơn, số lượng các bộ phận trong mỗi vòng thường bị tiêu giảm từ nhiều đến một vài. Kiểu đính xoắn của tất cả các phần hoa trong cây hạt



(a)



(b)

Hình 66. Các khuynh hướng trong sự chuyên hoá của hoa

(a) Cây bao báp *Adansonia digitata* ở hoa dạng treo của loài này, vỏ số nhị kết hợp thành một ống xung quanh vòi nhụy

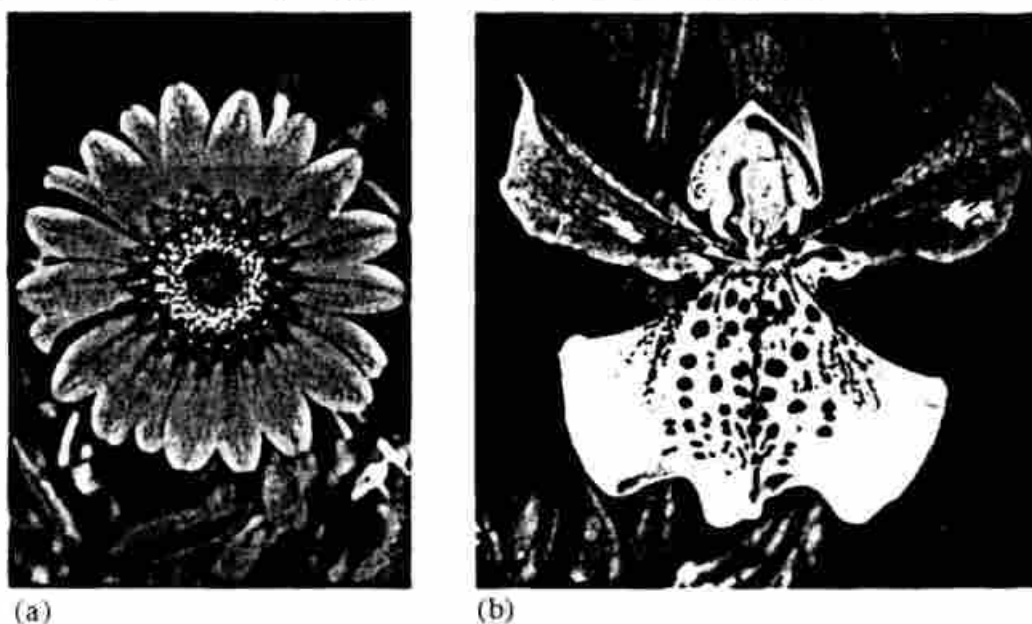
(b) Cây phong lữ hoang dại *Garanium maculatum*. Cánh tràng bị tiêu giảm thành vòng năm, nhị thành vòng mười

kín nguyên thuỷ xảy ra trong lịch trình tiến hoá ở mỗi mức độ đều dẫn đến một vòng đơn. Trục trung tâm của nhiều hoa được rút ngắn lại và các vòng hoa sát nhau. Ở một số dòng tiến hoá, các thành phần của một hoặc nhiều vòng đã dung hợp với nhau, đôi khi kết thành một ống. Ở các loại cây có hoa khác, các vòng khác nhau có thể dung hợp nhau. Toàn bộ vòng có thể thậm chí mất đi khỏi hoa. Do đó hoa có thể mất lá đài, cánh tràng, nhị, lá noãn hoặc các tổ hợp khác gồm các cấu trúc này.

### 5.2.2.3. Các khuynh hướng trong tình đối xứng hoa

Các khuynh hướng khác trong tiến hoá của hoa đã tác động lên tính đối xứng của chúng (Hình 67). Các hoa nguyên thuỷ như hoa của cây mao lương thì đối xứng toả tia (*radical symmetrical*) nghĩa là có thể kéo một đường bất kỳ qua trung tâm thì ta có hai nửa gần bằng nhau. Hoa của nhiều nhóm tiến bộ là đối xứng hai bên (*bilaterally symmetrical*), nghĩa là có thể chia chúng thành hai phần bằng nhau chỉ dọc theo mặt phẳng đơn. Thí dụ: hoa mồm chó, cây bạc hà và hoa lan. Hoa đối xứng

hai bên này cũng phổ biến ở hoa violet và đậu ăn hạt (đỗ). Trong các nhóm này hoa thường phối hợp với các hệ thụ phần tiền bộ và rất chính xác.



**Hình 67.** Các khuynh hướng trong tính đối xứng hoa  
 (a) Ở phần lớn chi của họ hoa hướng dương hoặc họ cúc uyên minh rất lớn (Asteraceae), hoa có khuynh hướng xúm lại nhau ở đầu hoa đối xứng toả tia: phần tràng hoa của mỗi hoa toả tia mở rộng đáng kể và vươn ra thành tia dạng tràng hoa  
 (b) Trong các chi của họ hoa lan (Orchidaceae) hoa có đối xứng hai bên

**Cây hạt kín đầu tiên rất có thể có vô số bộ phận hoa tự do, xếp xoắn. Các đài hoa là lá biến thái. Tràng hoa của phần lớn loại cây hầu như tương đồng với nhị. Ở cây khác, tràng hoa đã tiến hoá dưới dạng đài hoa mở rộng, có màu sắc.**

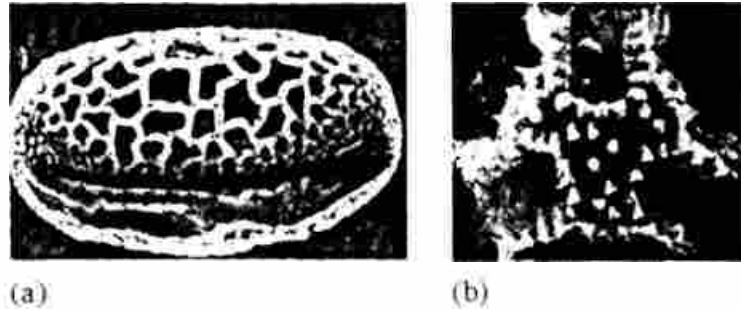
### 5.2.3. Sự hình thành các giao tử của cây hạt kín

Chu trình sống hữu tính của cây được đặc trưng bằng sự xen kẽ thế hệ, trong đó thế hệ thể bào tử lưỡng bội dẫn đến thế hệ giao tử đơn bội. Ở thực vật hạt kín, thế hệ giao tử rất nhỏ và hoàn toàn được bao bọc bên trong mô của thể bào tử bố mẹ. Thể giao tử đực (*microgametophyte*) là hạt phấn (*pollen grain*), thể giao tử cái (*megagametophyte*) là túi phôi (*embryo sac*). Hạt phấn và túi phôi đều được tạo ra trong các cấu trúc chuyên hoá riêng của hoa cây hạt kín.

Giống như động vật, cây hạt kín có cấu trúc riêng để tạo giao tử đực và giao tử cái, nhưng cơ quan sinh sản của cây hạt kín khác với cơ quan sinh sản của động vật ở hai cách. Thứ nhất, cả cấu trúc đực và cái thường cùng tồn tại trong cùng hoa cá thể. Thứ hai, cấu trúc sinh sản của cây hạt kín không phải là bộ phận thường xuyên của cá thể trưởng thành. Hoa cây hạt kín và cơ quan sinh sản phát triển theo mùa trong năm ở thời gian thuận lợi nhất cho sự thụ phấn.

### 5.2.3.1. Sự hình thành hạt phấn

Hai túi hạt phấn nằm trong bao phấn. Mỗi túi hạt phấn chứa buồng chuyên hoá trong đó tế bào mẹ tiểu bào tử (*microspore mother cell*) được bao bọc và được bảo vệ. Tế bào mẹ tiểu bào tử trải qua giảm phân tạo bốn tiểu bào tử đơn bội. Tiếp theo, thông qua phân chia nguyên phân tạo bốn hạt phấn.



Hình 68. Hạt phấn

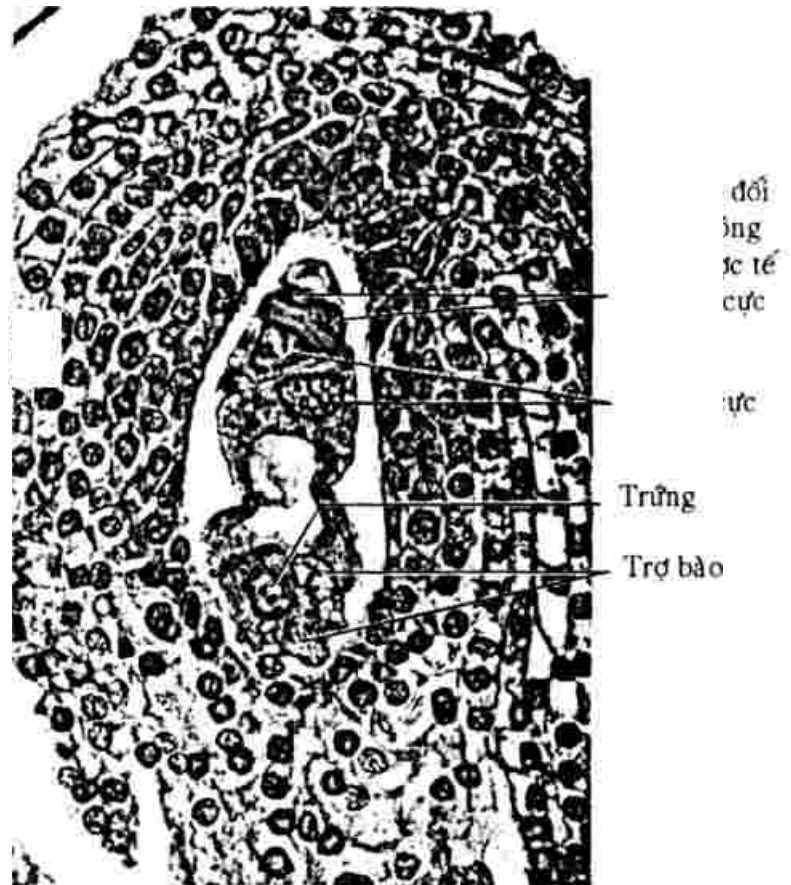
(a) Ở cây sùng (*Lilium candidum*) ống phấn mọc ra từ hạt phấn thông qua rãnh nằm trên một phía của hạt phấn

(b) Ở cây của họ hướng dương *Hyoseris longiloba*, ba lỗ nằm ẩn giữa vật trang trí của hạt phấn, ống phấn có thể mọc xuyên qua bất kỳ một trong ba lỗ này

Dạng của hạt phấn được chuyên hoá cho loài hoa riêng (loài hoa chuyên hoá: *specific flower species*). Sự thụ tinh đòi hỏi hạt phấn mọc ra một ống thâm nhập vào cuống nhụy cho đến khi nó gặp bầu nhụy. Phần lớn hạt lớn có một khía rãnh mà từ đó ống phấn này xuất hiện, một số hạt phấn có ba khía rãnh (Hình 68).

### 5.2.3.2. Sự hình thành trứng

Trứng phát triển trong noãn của hoa cây hạt kín. Bên trong mỗi noãn là tế bào mẹ đại bào tử. Mỗi tế bào mẹ đại bào tử trải qua giảm phân tạo ra bốn đại bào tử đơn bội. Song trong phần lớn thực vật, chỉ một trong bốn đại bào tử này sống sót, các đại bào tử còn lại bị noãn hấp thụ. Đại bào tử duy nhất còn lại trải qua phân chia nguyên phân lặp lại tạo ra tám nhân đơn bội được bao bọc trong túi phôi có bảy tế bào. Tám nhân được sắp xếp theo vị trí chính xác bên trong



Hình 69. Túi phôi trưởng thành của cây hoa loa kèn. Tám nhân đơn bội do phân chia nguyên phân tạo ra của đại bào tử đơn bội

túi phôi. Một nhân nằm gần lỗ của túi phôi trong tế bào trứng. Hai nhân nằm trong tế bào đơn ở giữa túi phôi và được gọi là nhân cực. Hai nhân nằm trong tế bào gọi là trợ bào ở hai bên sườn tế bào trứng và ba nhân khác định vị trong tế bào gọi là tế bào đối cực nằm ở cuối túi phôi đối diện tế bào trứng (Hình 69).

**Cả hai cấu trúc đực và cái trong cây hạt kín thường tồn tại cùng nhau trong cùng hoa cá thể. Các cấu trúc sinh sản này không phải là bộ phận thường xuyên của cá thể trưởng thành.**

### **5.3. Thực vật có hoa nhờ động vật hoặc gió để truyền hạt phấn giữa các hoa**

#### **5.3.1. Sự thụ phấn (sự giao phấn)**

Thụ phấn là quá trình nhờ đó hạt phấn được đặt trên núm nhụy. Hạt phấn có thể được mang đến hoa nhờ gió hoặc nhờ động vật hoặc hạt phấn có thể phát sinh ngay bên trong hoa cá thể. Khi hạt phấn từ bao phấn của hoa thụ phấn trên núm nhụy cùng hoa, gọi là quá trình tự thụ phấn (*self-pollination*).

##### **5.3.1.1. Sự thụ phấn trong cây có hạt đầu tiên**

Cây có hạt đầu tiên thụ phấn một cách bị động nhờ gió. Như cây lá kim ngày nay, phần lớn hạt phấn bị rơi hoặc bị gió cuốn đi, ít khi đến được gần nõn cùng loài. Cây cá thể của bất kỳ loài nào đó phải sinh sống tương đối gần nhau để kiểu giao phấn như vậy hoạt động một cách hiệu quả. Nói khác đi, cơ hội cho bất kỳ hạt phấn nào đến được điểm thích hợp là rất nhỏ. Phần lớn hạt phấn bị gió mang đi xa chưa đầy 100 mét. Khoảng cách ngắn này có ý nghĩa so với hạt phấn chuyển theo khoảng cách dài thường do côn trùng, chim và động vật khác mang đi.

Một vài loại cây hạt trần đang sống (một số thuộc ngành *Gnetophyta* và cây tuế) thì thụ phấn nhờ côn trùng. Do đó, có thể cho rằng sự thụ phấn nhờ côn trùng được xác lập trong tổ tiên của cây hạt kín.

##### **5.3.1.2. Sự thụ phấn nhờ động vật**

Nhờ vật giao phấn tìm mật hoa mà sự phát tán của hạt phấn từ cây này đến cây khác ở thực vật hạt kín chuyên hoá đóng vai trò quan trọng trong sự thành công về mặt tiến hoá của nhóm. Hiện nay, người ta cho rằng cây hạt kín nguyên thủy nhất và có lẽ cũng gồm cả tổ tiên của chúng thụ phấn nhờ côn trùng và sự đồng tiến hoá (*co-evolution*) của côn trùng và thực vật là quan trọng (có ý nghĩa) cho cả hai nhóm trong hơn 100 triệu năm. Sự tương tác đó cũng có ý nghĩa trong việc dẫn đến sự tăng tính chuyên hoá của hoa. Khi hoa ngày càng chuyên hoá, tạo nên mối quan hệ của chúng với các nhóm riêng biệt của côn trùng và các động vật khác.

- Ong: Trong số cây hạt kín thụ phấn nhờ côn trùng, nhóm hạt kín lớn nhất là nhóm thụ phấn nhờ ong. Giống như phần lớn côn trùng, lúc đầu ong định vị nguồn thức ăn nhờ mùi thơm, rồi tự định hướng hoa hoặc nhóm hoa nhờ dạng hoa, màu sắc và kết cấu hoa. Hoa mà ong đặc biệt quan tâm thường là hoa màu xanh hoặc màu vàng. Nhiều hoa có các vạch hoặc đường chấm chỉ rõ vị trí của tuyến mật thường tồn tại bên trong cổ tràng hợp của hoa chuyên hoá (*in the throat of specified flowers*). Một số ong thu nhập mật hoa làm nguồn thức ăn cho ong trưởng thành và đôi khi cho ấu trùng. Phần lớn trong số gần 20.000 loài ong nhận hạt phấn hoa. Hạt phấn được dùng để cung cấp thức ăn trong tế bào mà ở đó ấu trùng ong hoàn thành sự phát triển của chúng.

Chỉ một vài trăm loài ong có đời sống bầy đàn hoặc bán bầy đàn ở nơi làm tổ. Loại ong này sống thành tập đoàn như ong nghệ quen thuộc. Hàng năm ong tạo vài thế hệ và phải chuyển sự chú ý đến các loại hoa khác khi chuyển mùa. Để duy trì các tập đoàn lớn, chúng cũng phải dùng nhiều hơn một loại hoa như là nguồn thức ăn ở bất kỳ thời gian nào.

Không kể ong sống bầy đàn và bán bầy đàn, còn khoảng 1000 loài sống ký sinh trong tổ của ong khác, có khoảng 18.000 loài sống đơn độc. Ong sống đơn độc trong các vùng ôn đới đặc biệt chỉ có một đơn thế hệ trong khoảng một năm. Chúng thường hoạt động dưới dạng cá thể trưởng thành ít nhất là một vài tuần trong một năm.

Ong sống đơn độc thường dùng hoa của một nhóm cây nào đấy là nguồn thức ăn cho ấu trùng của chúng. Mỗi quan hệ khá ổn định của ong với loại hoa này có thể dẫn đến những biến đổi dần dần ở cả hoa và ong. Thí dụ, ban ngày khi hoa nở có thể liên quan với thời gian khi ong xuất hiện. Gai hút (*mouth part*) của ong có thể được kéo dài liên quan với hoa có dạng hình ống, hoặc bộ thu hạt phấn của ong có thể đã thích nghi với hạt phấn của cây chúng thường bay đến tìm kiếm. Khi mỗi quan hệ như vậy được xác lập, chúng bổ sung cả cơ chế thụ phấn hiệu quả cho hoa và một nguồn thức ăn ổn định cho ong mà "chuyên tâm" về chúng.

- Các côn trùng khác ngoài ong: Trong số côn trùng tìm hoa ngoài ong ra còn một vài nhóm rất đáng chú ý. Hoa ở cây giáp trúc đào (*phlox*) được bướm tìm kiếm, thường có "chỗ hạ cánh"



**Hình 70.** Chim ruồi và hoa. Chim ruồi có đuôi dài hút mật từ hoa *Heliconia imbricata* ở rừng. Lưu ý phần hoa trên mỏ của chim. Chim ruồi của nhóm này nhận mật chủ yếu từ hoa dài, uốn cong mà ít nhiều thích hợp với chiều dài và hình dạng của mỏ chim

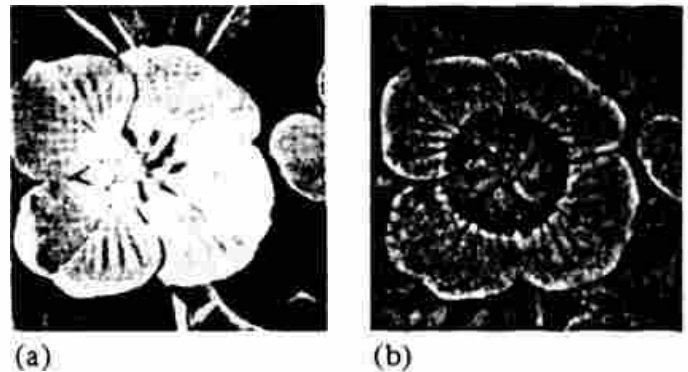
bằng phẳng để bướm đậu. Loại hoa này cũng có ống hoa dài, mảnh, đựng đầy mật ong mà có thể tiếp cận với vòi xoắn dài đặc trưng của bộ côn trùng cánh vảy, bộ côn trùng bao gồm bướm ngày (*butterfly*) và bướm đêm (*moth*). Hoa của cà độc dược, cây anh thảo buổi tối (*evening primrose*) và cây khác được bướm đêm chú ý thường có màu trắng, vàng hoặc một số màu khác. Chúng cũng có khuynh hướng tỏa hương thơm mạnh, do đó làm cho hoa dễ được xác định vị trí khi về đêm.

• Chim: Một số nhóm cây đáng chú ý thường được chim giao phấn, đặc biệt chim ruồi và chim hút mật (Hình 70). Những thực vật này phải tạo ra lượng mật lớn bởi vì nếu chim không nhận đủ thức ăn để duy trì bản thân, chúng sẽ không tìm đến hoa của cây đó. Các loại hoa tạo lượng lớn mật không có thể lợi để côn trùng tìm kiếm do một côn trùng có thể nhận đủ yêu cầu năng lượng ở một hoa đơn và sẽ không giao phấn cho hoa. Vậy áp lực chọn lọc khác nhau này được cân bằng như thế nào trong hoa "được chuyên hoá" cho chim ruồi và chim hút mật?

Ánh sáng cực tím dễ nhìn đối với côn trùng. Carotenoid là sắc tố vàng hoặc da cam thường có trong cây, phản ánh cho màu sắc của nhiều hoa như hoa hướng dương và mù tạt. Các sắc tố carotenoid phản xạ cả trong tầm nhìn thấy màu vàng và tầm nhìn thấy ánh sáng cực tím, nên hỗn hợp tạo nên một màu sắc riêng gọi là "màu tía của ong". Các hoa có màu vàng đỏ cũng có thể được đánh dấu theo cách riêng, ta không thể thấy được nhưng rất dễ thấy đối với ong và các côn trùng khác (Hình 71).

Màu đỏ không tương phản nổi bật như một màu riêng biệt đối với phần lớn côn trùng, nhưng nó là một màu rất dễ thấy đối với chim. Với phần lớn côn trùng, lá màu đỏ ở phía trên của cây trồng làm cảnh (*poinsettia*) trông giống như lá loài cây khác. Bởi vậy, mặc dù hoa tạo nhiều mật và hấp dẫn chim ruồi, nhưng côn trùng có khuynh hướng bỏ qua chúng. Do đó, màu đỏ truyền tín hiệu cho chim về sự có mặt nhiều mật và mật cũng khó thấy như thế với côn trùng.

Mỗi mùa hè khi chim ruồi di cư về hướng Bắc, qua Bắc Mỹ, chúng gặp phải sự tiến triển của hoa màu đỏ, loài hoa này cung cấp một lượng thức ăn phong phú cho chúng dọc theo các đường di cư. Thậm chí nếu chim không quen với loại hoa này, màu đỏ của hoa truyền tín hiệu cho chim biết rằng chúng là nguồn thức ăn thích hợp. Hoa được chim ruồi quan tâm (như hoa xương rồng) cũng được chuyên hoá



Hình 71. Ong thấy hoa như thế nào?  
 (a) Hoa màu vàng của *Ludwigia peruviana* (Onagraceae) được chụp trong ánh sáng bình thường  
 (b) Hoa được chụp với phim lọc, dẫn truyền chọn lọc ánh sáng cực tím. Phần ngoài của cánh trắng phản xạ cả màu vàng và tử ngoại, hỗn hợp của màu gọi là "màu tía của ong". Phần trong của cánh trắng chỉ phản xạ màu vàng và do đó xuất hiện tối sẫm trong bức ảnh và nhấn mạnh sự phản xạ của tia tử ngoại. Đối với ong, hoa này hiện ra như thể nó có mắt của điểm đen nổi bật ở trung tâm

theo cách khác tương ứng. Những hoa đó thường không mùi, vì hệ khứu giác của chim thường không phát triển tốt. Mật trong hoa mà chim ruồi tìm kiếm thường được lưu giữ bên trong các ống vũng chắc hoặc được bảo vệ ở đâu đó và có thể nhận được chỉ nhờ mỏ của chim, nói chung không nhờ côn trùng.

### 5.3.1.3. Cây hạt kín được gió thụ phấn

Nhiều cây hạt kín, đại diện một số nhóm khác nhau được gió thụ phấn - một đặc điểm của cây có hạt đầu tiên. Trong số chúng là những cây quen biết như cây sồi, cây phong (cây huê), cây dương, các cây thân cỏ, cỏ lác và cây tầm ma. Hoa của những cây này bé, màu xanh lục và không mùi, tràng hoa bị tiêu giảm hoặc mất đi (Hình 72 và 73). Các hoa này thường tập hợp lại thành nhóm theo số lượng khá lớn và có thể rủ xuống trong các cờ (*tassel*) bay phất phơ trong gió và hạt phấn rơi tự do. Nhiều cây thụ phấn nhờ gió có hoa mang nhị và nhụy riêng biệt giữa các cá thể hoặc trên một cá thể đơn. Nếu hoa tạo hạt phấn và mang noãn tách riêng, thì chắc chắn hạt phấn được phóng thích vào gió rồi đến một hoa khác và đậu vào núm nhụy hoa đó, một phương thức kích thích mạnh quá trình thụ phấn chéo. Một số cây thụ phấn nhờ gió, đặc biệt cây gỗ và cây bụi, nở hoa trong mùa xuân trước khi phát triển lá có thể cản trở gió mang hạt phấn bay đi.

**Ong là vật giao phấn đặc trưng và phổ biến nhất của hoa. Côn trùng thường được hấp dẫn nhờ mùi hương của hoa. Hoa thụ phấn nhờ chim đặc trưng không mùi hương, còn màu đỏ cùng với mật không được côn trùng sẵn sàng tiếp cận.**

### 5.3.2. Tự thụ phấn đối đầu với lai chéo

#### 5.3.2.1. Tự thụ phấn

Mọi kiểu thụ phấn chúng ta quan tâm đều có khuynh hướng dẫn đến lai chéo - thế lợi lớn cho cây và nói chung cho sinh vật nhân thực. Tuy nhiên, tự thụ phấn cũng tồn tại trong cây hạt kín đặc biệt ở vùng ôn đới. Phần lớn cây tự thụ phấn có hoa bé, tương đối không nổi bật (khó nhận thấy) và hạt phấn rơi trực tiếp vào núm nhụy, thậm chí đôi khi trước khi chổi nảy lộc. Từ đó ta có thể nêu câu hỏi theo logic là tại sao có nhiều loài cây tự thụ phấn nếu lai chéo là quan trọng về di truyền cho cây cũng như cho cả động vật. Có hai lý do cơ bản cho sự tồn tại thường xuyên của cây hạt kín tự thụ phấn:

1. Tự thụ phấn rõ ràng có lợi về sinh thái dưới điều kiện môi trường nào đó bởi vì tự thụ phấn không cần động vật đến thụ phấn để tạo hạt. Kết quả là, cây tự thụ phấn tiêu thụ ít năng lượng hơn để tạo ra các chất dẫn dụ vật giao phấn và có thể sinh trưởng ở vùng vắng mặt hoặc rất hiếm các loại côn trùng hoặc động vật khác đến tìm kiếm hoa như ở vùng cực Bắc hoặc vùng núi cao.

2. Theo nghĩa di truyền, tự thụ phấn tạo ra các thế hệ đồng dạng hơn thế hệ bắt nguồn từ lai chéo (thụ phấn chéo). Các thế hệ đó có thể chứa tỷ lệ cao các cá thể thích nghi tốt với môi trường sống riêng biệt. Sự tự thụ phấn trong loài thụ phấn chéo bình thường có khuynh hướng tạo ra số lượng lớn các cá thể mang mầm bệnh (*ill-adapted individual*) bởi vì nó mang các gen lặn có hại (*deleterious recessive genes*), nhưng một số các tổ hợp này có thể rất có ưu thế trong nơi sống riêng. Ở nơi sống đó, tổ hợp có thể có lợi cho cây để tiếp tục bình thường hoá sự tự thụ phấn. Đó là lý do chính nhiều loài cây tự thụ phấn là cỏ dại (*weeds*) và con người không chỉ tạo ra môi trường cỏ dại mà còn phát tán cỏ dại ra toàn thế giới.

### 5.3.2.2. Các nhân tố kích thích sự lai chéo

Lai chéo có tầm quan trọng quyết định cho sự thích nghi và tiến hoá của mọi sinh vật nhân thực. Khác với phần lớn động vật, trong đó cá thể đực và cái là riêng biệt, hoa của phần lớn loại cây có cả nhị, một hoặc nhiều nhụy và sự tự thụ tinh là có thể. Trong một số loại cây, hoa nào đó có thể thiếu nhị hoặc nhụy và cơ quan bị thiếu này đã bị mất đi trong quá trình tiến hoá. Hoa thiếu nhị và chỉ có một nhụy hoặc một số nhụy được gọi là hoa có nhụy (*pistillate flower*).

Trong các loài khác của cây có hoa, ví dụ cây liễu và một số cây dâu tằm, hoa có nhị và hoa có nhụy có thể tồn tại trên cây riêng biệt. Cây chỉ tạo noãn hoặc chỉ tạo phấn gọi là cây phân tính (*dioecious*). Rõ ràng, cây phân tính không thể tự thụ phấn và phải dựa vào lai chéo (thụ phấn chéo). Ở loại cây khác như cây sồi, cây phong (cây huê), ngô và bí ngô, hoa đực và hoa cái riêng có thể được tạo ra trên cùng cây và được gọi là cây lưỡng tính hay cây có hoa phân tính cùng gốc (*monoecious*) (Hình 72). Ở cây lưỡng tính, sự tách riêng hoa có nhị và hoa có nhụy mà có thể trưởng thành ở thời gian khác nhau làm tăng cường đáng kể xác suất của thụ phấn chéo.



Hình 72. Hoa có nhị và có nhụy của cây phong Betula. Cây phong là cây lưỡng tính. Hoa có nhị treo lơ lửng trong cỏ (cụm hoa đực) dài, màu vàng, trong khi hoa cái chín thành cụm (chùm) gồm các cấu trúc nhỏ, màu nâu, dạng nón



Cũng có trường hợp nhị và nhụy đều có mặt trong mỗi hoa của một loài cây riêng biệt nhưng các cơ quan này có thể chín ở thời gian khác nhau. Cây mà trong đó có quá trình này xảy ra được gọi là cây có nhị nhụy chín khác lúc hay biệt giao (*dichogamous*). Nếu nhị chín trước, làm rụng hạt phấn trước khi núm nhụy tiếp nhận, thì lúc này hoa là có nhị một cách hiệu quả. Mỗi khi nhị hoàn thành việc làm rụng hạt phấn thì về sau núm nhụy có thể tiếp nhận và hoa có thể thực sự là có nhụy (Hình 73 và 74). Điều này có tác động như nhau như thể hoa hoàn toàn thiếu hoặc nhị hoặc nhụy, nhờ đó tốc độ lai chéo tăng đáng kể.

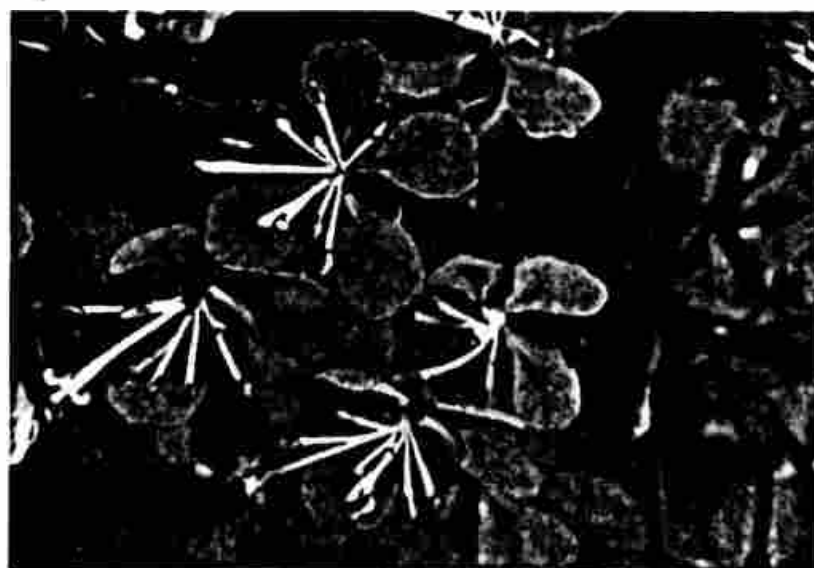
Nhiều hoa được cấu trúc sao cho nhị và nhụy không tiếp xúc với nhau. Với cách sắp xếp đó, có một khuynh hướng tự nhiên để hạt phấn được truyền đến núm nhụy của hoa khác hơn là đến núm nhụy trên hoa riêng của nó, nhờ đó kích thích sự thụ phấn chéo.



**Hình 73.** Hoa thụ phấn nhờ gió. Nhiều bộ phận của hoa cây thảo và cây thụ phấn nhờ gió khác có màu xanh lục, do vậy chúng không đặc biệt hấp dẫn côn trùng. Ở giai đoạn này, bao phấn lớn màu vàng đong đưa trên chỉ nhị rất mỏng mảnh treo lỏng thong làm rơi hạt phấn theo gió. Về sau, hoa này trở thành có nhụy với núm nhụy dài có lông chim và vì vậy rất thích hợp để bắt hạt phấn bay theo gió rồi dính chặt hạt phấn. Nhiều cây thân thảo như cây này là cây có nhị nhụy chín khác lúc

Tính không tự tương hợp di truyền (tính tự tương kỵ di truyền: *genetic self-incompatibility*) là phổ biến trong cây có hoa làm tăng sự lai chéo thậm chí khi nhị đực của hoa và núm nhụy chín cùng lúc. Ở cây không tự tương hợp, phấn của hoa nào đó có thể nảy mầm trên núm nhụy riêng của nó nhưng sự sinh trưởng của ống phấn bị ngừng lại hoặc cuối cùng sự nảy mầm có thể không xảy ra. Ở cây không thể tự tương hợp khác, phôi bắt nguồn từ quá trình thụ tinh bị thui ngay sau khi xảy ra thụ tinh.

Cây hạt kín tự thụ phấn thường gặp ở nơi nào có áp lực chọn lọc mạnh mẽ để tạo ra lượng lớn các cá thể đồng dạng về mặt di truyền thích nghi với nơi sống riêng, tương đối đồng dạng. Sự lai chéo trong cây có thể được kích thích thông qua hiện tượng phân tính (dioecism), hiện tượng hoa phân tính cùng gốc (monoecism), tính không tự tương hợp hoặc sự phân ly vật lý hoặc thời gian chín khác nhau của nhị và nhụy.



(a)



(b)

Hình 74. Tính chín khác lúc (tính biệt giao: *dichogamy*) được minh họa theo hoa của cây liễu diệp (*Epilobium angustifolium*). Hơn 200 năm trước (vào khoảng những năm 1790), cây liễu diệp là cây thụ phấn chéo - là một trong những cây đầu tiên có quá trình thụ phấn được mô tả. Đầu tiên, bao phấn làm rụng hạt phấn và tiếp đó vòi nhụy kéo dài phía trên nhị trong khi bốn thùy của núm nhụy xoắn lại và nhận hạt phấn. Do đó, hoa có nhị hoạt động đầu tiên và bắt đầu có nhụy khoảng hai ngày sau. Hoa dần dần nở ra cuống khiến cho phần thấp nhất thấy được đầu tiên. Cuống lên dần, ong gặp phải hoa của pha có nhị làm rụng hạt phấn và được bao phủ với hạt phấn và về sau ong mang hạt phấn đến hoa thấp hơn có nhụy hoạt động của cây khác. Minh họa ở đây là hoa trong:

(a) pha có nhị

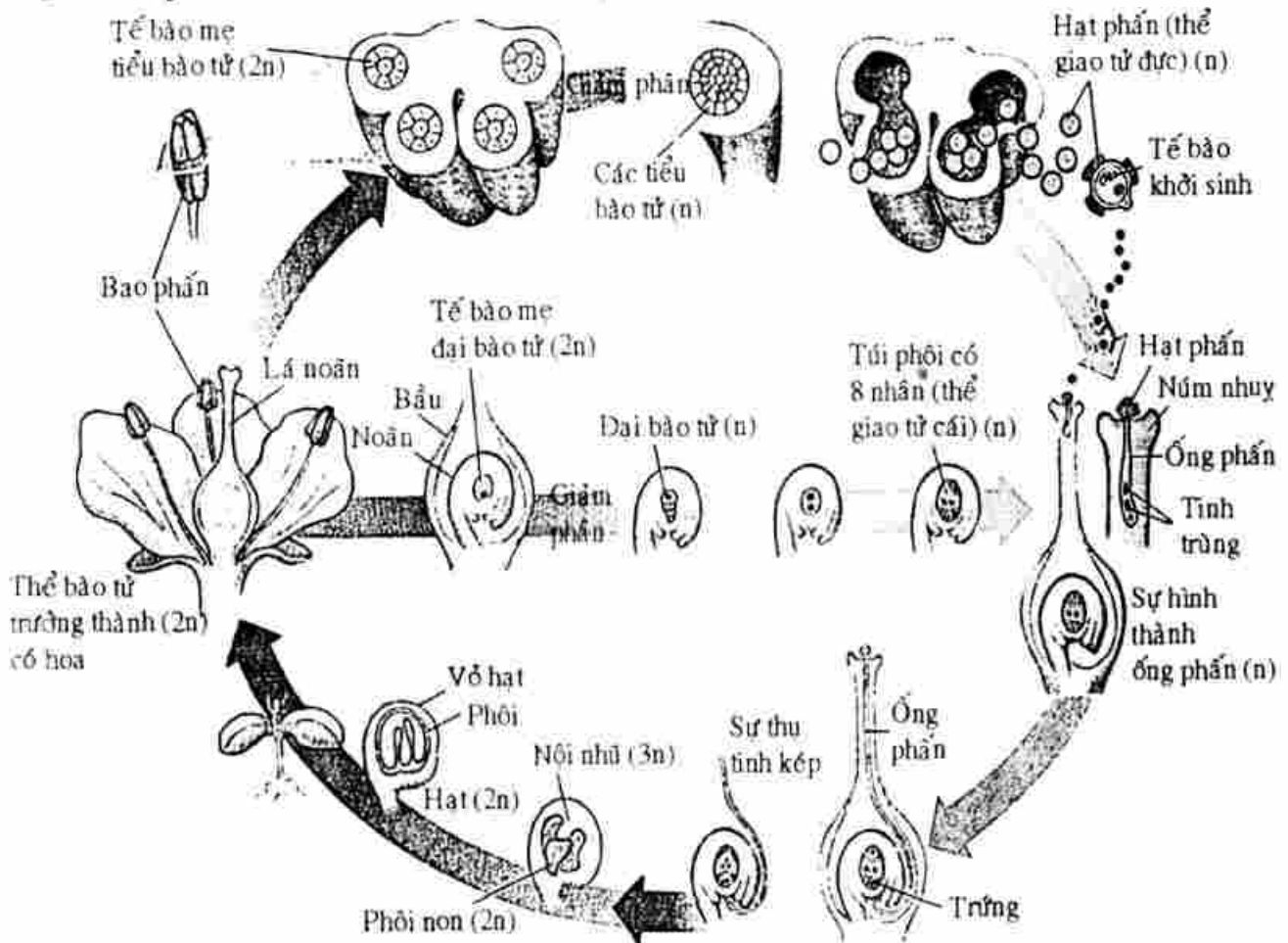
(b) pha có nhụy

## 5.4. Sự phát tán trong cây hạt kín được trợ giúp nhờ hạt và quả

### 5.4.1. Sự thụ tinh

Thụ tinh trong thực vật hạt kín là một quá trình phức tạp, hơi đặc biệt, trong đó hai tế bào tinh trùng được sử dụng trong một quá trình duy nhất gọi là thụ tinh kép (*double fertilization*) (Hình 75). Thụ tinh kép dẫn đến hai quá trình phát triển chủ yếu (1) sự thụ tinh của trứng và (2) sự hình thành chất dinh dưỡng gọi là nội nhũ có tác dụng nuôi sống phôi. Mỗi khi sự thụ tinh hoàn thành, phôi phát triển nhờ vô số lần phân chia. Trong khi đó, mô bảo vệ bao lấy phôi, dẫn đến hình thành hạt. Đến lượt mình, hạt được bao bọc trong cấu trúc khác gọi là quả. Các cấu trúc điển hình này của cây có hạt đã phát triển, đáp ứng với yêu cầu để hạt được phát tán trên khoảng cách dài, đảm bảo tính biến dị di truyền.

Khi hạt phấn phát tán nhờ gió, nhờ động vật hoặc thông qua tự thụ phấn, nó bám vào một chất dính, cổ đường phủ trên bề mặt núp nhụy và bắt đầu mọc ra một ống phấn (*pollen tube*) và đâm xuyên qua vòi nhụy. Chất dính có đường trên núp



**Hình 75.** Chu trình sống của cây hạt kín. Trứng được hình thành bên trong túi phôi ở bên trong noãn. Noãn được bao bọc trong các lá noãn. Hạt phấn được tạo bên trong túi bào tử của bao phấn và rụng xuống. Thụ tinh là một quá trình kép. Một tinh trùng và một trứng đến hợp nhau tạo hợp tử, đồng thời, tinh trùng khác dung hợp với các nhân cực tạo ra nội nhũ. Nội nhũ là mô duy nhất ở cây hạt kín có chức năng nuôi dưỡng phôi và cây non.

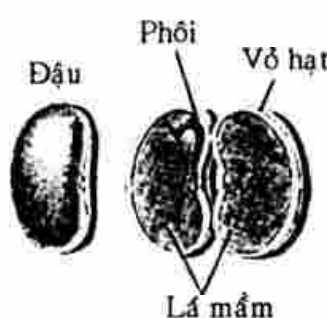
nhụy nuôi dưỡng ống phấn và nó mọc dài ra cho đến khi tiếp cận noãn trong bầu. Khi đó, một trong các tế bào bên trong hạt phấn của ống phấn phân chia để tạo hai tế bào tinh trùng.

Cuối cùng, ống phấn đến túi phôi trong noãn. Ở cửa vào túi phôi, đầu của ống phấn mở tung và phóng thích hai tế bào tinh trùng. Đồng thời hai nhân nằm hai bên tế bào trứng bị phân giải và một trong hai tế bào tinh trùng thụ tinh tế bào trứng để tạo hợp tử. Tế bào tinh trùng thứ hai dung hợp với hai nhân cực nằm ở trung tâm của túi phôi tạo nhân nội nhũ sơ cấp tam bội (3n). Cuối cùng, nhân nội nhũ sơ cấp phát triển thành nội nhũ.

**Trong thụ tinh kép, thực vật hạt kín sử dụng hai tế bào tinh trùng. Một tinh trùng thụ tinh với trứng, còn tinh trùng kia hỗ trợ để tạo chất gọi là nội nhũ có tác dụng nuôi dưỡng phôi.**

#### 5.4.2. Hạt

Hạt là túi đặc, chặt, chịu khô hạn gồm phôi - thể bào tử non. Sự phát triển của phôi tạm thời ngừng lại. Hạt mang thức ăn dự trữ và thường có lớp bao cứng bảo vệ gọi là vỏ hạt (*seed coat*) (Hình 76). Hạt tạo phương thức để phát tán thể hệ con đến nơi ở mới, cây trưởng thành được neo giữ trong đất. Sự phát tán của hạt thường nhờ gió, động vật hoặc nước (Hình 77). Thí dụ, hạt thông có cánh, quả cây thích, cây du và cây tần bì, quả con (quả nhỏ) của cây bồ công anh có lông chim làm cho gió phát tán nhanh hơn. Chim mang hạt đến miền đất mới. Hạt có móc bám vào bộ lông động vật để phát tán. Quả dừa được chuyển đến nơi rất xa nhờ dòng hải lưu; túi khí trong quả của cây cỏ lác cho phép chúng trôi nổi theo dòng nước. Ngoài ra, hạt có thể giữ ở trạng thái nghỉ dưới điều kiện bất lợi như khô hạn và chúng nảy mầm khi gặp điều kiện thuận lợi.



**Hình 76.** Sơ đồ hạt. Vỏ hạt cứng được hình thành từ mô noãn gọi là vỏ noãn, bảo vệ phôi. Phôi là cây non ở trạng thái nghỉ của thể hệ thể bào tử kế tiếp ở bên trong. Lá đầu tiên được chuyên hoá trong hạt đậu có chức năng dự trữ thức ăn là lá mầm. Phần lớn hạt chịu khô hạn và dễ phát tán

Hạt quyết định khả năng sống trên cạn của cây vì nó bảo vệ cây ở trạng thái phôi khỏi bị khô trong giai đoạn dễ bị tổn thương nhất. Vỏ hạt cũng tạo khả năng bảo vệ cho phôi và giữ thức ăn dự trữ khỏi vật ăn thịt, chống lại sự tấn công của nấm hoặc bị phá hoại theo cách khác. Phần lớn các loại hạt có thức ăn phong phú dự trữ hoặc bên trong phôi hoặc trong mô dự trữ chuyên hoá. Thức ăn dự trữ đóng vai trò tương tự như noãn hoàng (lòng đỏ trứng) được sử dụng như là nguồn năng lượng trực tiếp cho cây non đang sinh trưởng nhanh.