

LỜI NÓI ĐẦU

Từ khi học thuyết tế bào ra đời (1838 - 1839), sinh học đã chuyển sang một giai đoạn mới. Tế bào học đã trở thành môn khoa học cơ sở cho các ngành sinh học khác. Những thành tựu về tế bào học đã góp phần đẩy mạnh sự phát triển các ngành sinh học.

Là môn khoa học cơ sở, Tế bào học trở thành môn học bắt buộc trong chương trình đào tạo ở khoa Sinh các trường Đại học Sư phạm, Đại học Khoa học tự nhiên cũng như một số trường trong khối Nông - Lâm - Ngư - Y.

*Để phục vụ cho việc học tập, nghiên cứu về tế bào học của cán bộ, sinh viên, chúng tôi đã tiến hành biên soạn giáo trình **Tế bào học** này.*

Để hoàn thành giáo trình này, chúng tôi đã nhận được sự góp ý quý báu của nhiều đồng nghiệp, đặc biệt là PGS. TS. Nguyễn Như Hiền - Đại học Quốc gia Hà Nội. Chúng tôi chân thành cảm ơn những ý kiến đóng góp quý báu đó.

Vì còn hạn chế về nguồn tư liệu cũng như trình độ nên giáo trình không tránh khỏi những sai sót. Chúng tôi rất mong nhận được ý kiến đóng góp để lần tái bản sau giáo trình được hoàn thiện hơn.

CÁC TÁC GIẢ

Mở đầu

1. Đối tượng và nhiệm vụ của môn Tế bào học

Tế bào học là một môn khoa học nghiên cứu tế bào. Tế bào là đơn vị tổ chức cơ sở của vật chất sống về hình thái, sinh lí sinh hóa và di truyền.

Tế bào tồn tại ở tất cả các mức độ của tổ chức sống ở cơ thể vi sinh vật, thực vật và động vật. Vì vậy, vi sinh vật, động vật và thực vật đều là đối tượng nghiên cứu của tế bào học.

Cấu trúc của siêu vi khuẩn (virus) không có những đặc điểm chung với cấu trúc tế bào, chúng thiếu hệ thống enzyme nên thiếu sự trao đổi chất riêng của mình, do đó siêu vi khuẩn không thuộc phạm vi và đối tượng nghiên cứu của tế bào học.

Các cơ thể vi sinh vật có thể xem là các cơ thể có tổ chức ở mức độ tế bào mà nhân của chúng ở hệ phân tán. Chúng là đối tượng nghiên cứu của tế bào học.

Các cơ thể đơn bào như nguyên sinh động vật là những cơ thể có cấu trúc chỉ gồm một tế bào. Mặc dầu cơ thể đơn bào có tính đa dạng, nhưng chúng vẫn giữ cấu trúc chung của tế bào. Như vậy, cơ thể đơn bào vừa là tế bào vừa là cơ thể toàn vẹn.

Trong cơ thể đa bào có nhiều loại tế bào phân hoá khác nhau trên cơ sở phân hóa chức năng. Ví dụ: tế bào bạch cầu vẫn giữ nguyên tính chất nguyên thủy, trái lại với những tế bào phân hoá cao như tế bào thần kinh. Tuy được phân hoá cao, nhưng tế bào trong cơ thể đa bào vẫn giữ được những nét đặc trưng của một tế bào riêng rẽ. Như vậy, tế bào của cơ thể đa bào không chỉ là một thành phần của cơ thể toàn vẹn mà còn là một đơn vị sống toàn vẹn.

Nghiên cứu tất cả các đặc tính cấu trúc, di truyền các quá trình sinh lý, sinh hoá, nguồn gốc và tiến hóa của tế bào ở tất cả các dạng tồn tại là đối tượng của môn tế bào học đại cương.

Nhưng, trước kia, tế bào học chỉ nghiên cứu bó hẹp trong lĩnh vực hình thái học, một số quá trình sinh lí, còn quá trình sinh hoá, lí sinh, di truyền tế bào chưa được nghiên cứu. Mãi đến những năm 30 của thế kỉ XX, do sự xâm nhập của các môn khoa học khác như toán, lí, hóa vào sinh học và do ứng dụng các phương tiện nghiên cứu mới trong sinh học như kĩ thuật hiển vi điện tử, hóa tế bào, lí tâm siêu tốc, nguyên tử, đánh dấu, phân tích cấu trúc bằng tia Ronghen... thì trong tế bào học có một cuộc cách mạng lớn, đã đi sâu vào nghiên cứu các hiện tượng lý sinh, các quá trình sinh hoá - nghiên cứu ở mức độ siêu hiển vi và cả mức độ phân tử, và đã đạt được những thành tựu to lớn, đặt môn tế bào học vào vị trí mũi nhọn của nền khoa học sinh học hiện đại.

Nhiệm vụ của môn tế bào học hiện nay là nghiên cứu và giải quyết 3 vấn đề lớn: vấn đề tiến hóa; vấn đề tự điều khiển; vấn đề tự sinh sản của tế bào.

** Vấn đề tiến hoá của tế bào gồm:*

- Làm sáng tỏ con đường xuất hiện phức hệ tổ chức tế bào trong quá trình hình thành sự sống.

- Nghiên cứu các định luật tiến hóa của tế bào ở các dạng tồn tại (là vấn đề chủng loại phát sinh của tế bào).

- Nghiên cứu các vấn đề có liên quan đến quá trình cá thể phát sinh của tế bào ở cơ thể đơn bào và cơ thể đa bào.

** Vấn đề tự điều khiển bao gồm:*

- Nghiên cứu các quá trình bảo đảm cho sự sống của tế bào.

- Nghiên cứu cơ chế, quá trình đưa đến trạng thái bất bình thường của tế bào.

- Định tính, thích nghi của tế bào với môi trường sống.

- Nghiên cứu các cơ chế điều hòa các quá trình nội bào theo không gian và thời gian.

- Nghiên cứu phương thức tồn tại của chức phận và quan hệ tương hỗ giữa các tế bào trong cơ thể đa bào dưới hệ thống điều khiển chung của cơ thể.

** Vấn đề sinh sản bao gồm:*

- Nghiên cứu các quá trình sinh sản và sinh trưởng của tế bào và các cấu trúc của tế bào.

- Làm sáng tỏ cơ chế tổng hợp protein trong tế bào, cơ chế, chức năng di truyền của tế bào: tích thông tin di truyền, chuyển thông tin di truyền cho thế hệ các tế bào con.

- Tế bào được xem là đơn vị sống cơ bản cả về cấu trúc, chức phận cũng như di truyền của tất cả các dạng tồn tại của các tổ chức sống, do đó tế bào học được xem là trung tâm của hệ thống khoa học sinh học. Chính ở đây cũng là nơi gặp gỡ của các kiến thức toán, lí, hóa. Thành tựu của tế bào học là cơ sở để giải quyết các vấn đề cơ bản như: nguồn gốc sự sống, vấn đề sinh tổng hợp protein, vấn đề di truyền học... các vấn đề trong y học và nông nghiệp... Đồng thời cũng là cơ sở vững chắc cho khoa học triết học duy vật macxit.

2. Sơ lược lịch sử môn Tế bào học

Danh từ tế bào bắt nguồn từ chữ Latinh "*Cela*" có nghĩa là xoang rỗng, được Robert Hooke dùng lần đầu tiên vào năm 1665 khi ông miêu tả cấu trúc của nút bần dưới kính hiển vi phóng đại 30 lần do ông chế tạo.

Khoảng 10 năm sau (1674), Leewenhook với kính hiển vi phóng đại 270 lần, lần đầu tiên đã quan sát thấy các tế bào tự do, các cấu trúc chứa bên trong tế bào và đã phát hiện ra nhân của tế bào hồng cầu. Tuy nhiên, thời bấy giờ người ta chưa có khái niệm rõ ràng về cấu trúc chứa bên trong tế bào. Những hiểu biết đầu tiên như vậy kéo dài 100 năm. Mãi đến thế kỉ XIX, nhờ sự hoàn thiện dần của kính hiển vi mà đã có nhiều công trình nghiên cứu tế bào ra đời. Từ đó, người ta đã khám phá ra hàng loạt các cấu trúc quan trọng trong tế bào.

Đáng chú ý hơn cả là công trình nghiên cứu và tổng kết của nhà thực vật học Schleiden (1838) và nhà động vật học Schwann (1839). Trên cơ sở công trình nghiên cứu của mình và dựa vào kết quả của nhiều công trình trước đó, hai ông đã tổng kết nâng lên thành lý luận. Và học thuyết tế bào ra đời. Học thuyết tế bào đã xác nhận rằng: "Tất cả sinh vật từ động vật, thực vật và cả cơ thể đơn bào đều có cấu tạo gồm các tế bào và các

sản phẩm của tế bào”. Học thuyết tế bào là một trong những tổng kết vĩ đại về sinh học. Học thuyết tế bào ra đời đã có ảnh hưởng lớn đến tất cả các hướng nghiên cứu sinh học. Sinh học và tế bào học bắt đầu phát triển mạnh mẽ từ đây. Tuy nhiên, trong suốt thế kỉ XIX, tế bào học chỉ tập trung nghiên cứu về cấu trúc và hiện tượng sinh sản của tế bào và hình thái... Đó là thời kì nghiên cứu tế bào có tính chất cổ điển.

Trong những năm của thế kỉ XX, tế bào học phát triển rất mạnh, nhanh chóng đạt được nhiều thành tựu lớn. Thành công đó nhờ vào hai nguyên nhân sau:

- Sự tiến bộ của kĩ thuật, của phương pháp nghiên cứu, trước hết là kĩ thuật hiển vi điện tử và phân tích cấu trúc bằng tia Ronghen.

- Sự phối hợp chặt chẽ với các môn khoa học khác như di truyền, sinh lý, sinh hoá và lí sinh.

Nhờ vậy mà các nhà tế bào học đi sâu nghiên cứu cấu trúc siêu hiển vi, cấu trúc phân tử của tế bào và các quá trình sinh lí, sinh hoá, lý sinh trong tế bào học.

Sau đây đề cập đến một số thành tựu đã đạt được

Những thành tựu khoa học của ngành sinh lí tế bào:

Từ chỗ nghiên cứu tế bào trên mẫu vật đã được xử lí và nhuộm màu ở thế kỉ XIX, bước sang thế kỉ XX, các nhà sinh lí học tập trung nghiên cứu các tế bào sống. Từ chỗ chỉ nghiên cứu các dạng vận động của tế bào như cử động amip, tự cử động của tiêm mao..., người ta đã sáng tạo và áp dụng các phương pháp nghiên cứu mới như phương pháp nuôi cấy tế bào của Harison (1909) và của Caren (1912). Nhờ phương pháp này mà các nhà nghiên cứu đã có thể tách được các dòng tế bào thuần và nghiên cứu được cấu trúc và chức năng của tế bào sống một cách tốt nhất.

Năm 1911, Caren đã áp dụng phương pháp phẫu thuật vào tế bào. Nhờ đó, người ta đã nghiên cứu thành công hàng loạt vấn đề như: xác định độ nhớt, ý nghĩa của pH, quá trình oxy hóa khử, quan hệ giữa nhân và tế bào chất...

Để nghiên cứu quá trình sinh lí và tính chất lí hóa, các nhà tế bào học đã tập trung nghiên cứu bản chất của màng tế bào làm mô hình màng; nghiên cứu sự vận chuyển và cơ chế vận chuyển các chất qua màng; nghiên cứu sự cảm ứng và co rút của tế bào, cùng các hoạt động khác của tế bào. Người ta đã thành công trong nghiên cứu điện sinh học của tế bào và đã có những kết quả đem ra áp dụng phục vụ sức khoẻ con người. Gần đây, người ta đã chú ý đến quá trình tự điều khiển và tự điều hòa trong tế bào và đã thu được những kết quả đáng kể.

Những nghiên cứu của hóa tế bào:

Công trình nghiên cứu có ý nghĩa đầu tiên của hóa tế bào là phát hiện và tách được acid nucleic từ tế bào bạch cầu, từ tinh trùng, từ hồng cầu chim của Mise (1869) và của Cotsen (1891). Và sau công trình của Watson và Crick thì vai trò quan trọng của acid đó đối với sinh tổng hợp protein, di truyền tế bào mới được làm sáng tỏ. Người ta đã khám phá ra những phân tử đặc hiệu (enzyme) trong tế bào và vai trò xúc tác cho quá trình biến đổi năng lượng cần thiết cho hoạt động sống của tế bào (Vilan 1903, Vacbua 1908-1913). Đặc biệt, sau khi Bensli (1934) dùng phương pháp lí tâm tách được một lượng ty thể đủ để thực hành phân tích hoá học và vật lí học thì vai trò của ty thể và enzyme hô hấp cư trú trong ty thể mới xác định được rõ ràng, và cơ chế quá trình oxy hoá khử trong tế bào

mới được khám phá một cách tường tận. Từ đó, các nhà tế bào học lần lượt tách được các cấu thành khác của tế bào để nghiên cứu vai trò của chúng.

Phương pháp nghiên cứu đánh dấu ra đời cho các nhà tế bào học một khả năng nghiên cứu mới: khả năng nghiên cứu tế bào động của quá trình trao đổi chất trong tế bào.

Sự phát triển của hoá tế bào hiện nay đã cho phép ta sử dụng các phương pháp phân tích vi hoá và siêu vi để nghiên cứu các lượng vô cùng nhỏ của các chất, của từng tế bào và cả cấu thành của tế bào. Ngày nay, áp dụng phương pháp sắc ký, phương pháp quang phổ, phương pháp huỳnh quang hấp thụ tia ronghen đã cho phép ta nghiên cứu thành phần hóa học của màng, các chất quan trọng của tế bào như phân tử acid nucleic, protein... trong từng phần khác nhau của tế bào.

Những thành tựu khoa học của ngành di truyền học tế bào:

Khoảng giữa thế kỉ XIX, tính chất phổ biến của tế bào là phân bào được xem là quá trình trung tâm và cơ sở cho sinh sản tế bào. Nhà tế bào học và di truyền học nổi tiếng Wilson (1925) đã phát biểu: “Đặc tính di truyền chính là sự liên tục di truyền bảo đảm bởi sự phân chia tế bào”. Các định luật cơ bản của di truyền được Enzimedel phát minh từ năm 1865. Nhưng thời kỳ ấy, các thành tựu và hiểu biết về tế bào còn quá nghèo nàn chưa đủ cơ sở vật chất và lí luận để giải thích được và vì vậy công trình vĩ đại này bị lãng quên.

Vào đầu thế kỉ XX, sự phát triển của tế bào học đạt được ở mức cao, do đó, cơ chế phân ly tính trạng di truyền do Enzimedel tìm ra có thể hiểu và giải thích được. Người ta đã biết rằng các tế bào sinh dục nguyên thủy (noãn nguyên bào, tinh nguyên bào) là lưỡng bội khác với các tế bào sinh dục đã chín là đơn bội và chu trình biến đổi của nhiễm sắc thể trong phân bào giảm nhiễm liên quan chặt chẽ với hiện tượng di truyền. Và chỉ sau khi Morgan và các cộng tác của ông đã xác định được đơn vị di truyền gọi là gen và xác định được các locus bên trong nhiễm sắc thể thì các nghiên cứu thực nghiệm, các định luật di truyền tiến hoá mới có cơ sở và mới có thể trở thành một lĩnh vực sinh học gọi là di truyền học. Những năm gần đây đã phát triển hướng nghiên cứu mới: di truyền phân tử và di truyền sinh hoá. Người ta đã đi sâu nghiên cứu hiện tượng di truyền không chỉ ở mức độ tế bào mà còn ở mức độ phân tử. Người ta đã xác định được mã di truyền, nghiên cứu sự đóng mở gen, thay đổi gen hay ghép gen. Đã có nhiều thành công lớn trong lí luận và thực tiễn.

Những thành tựu khoa học về các cấu trúc siêu vi của tế bào và sinh học phân tử:

Nhài sự phối hợp chặt chẽ giữa tế bào học và các môn: sinh hoá, hóa lí, hóa cao phân tử, đồng thời áp dụng các phương pháp nghiên cứu hóa lí vào sinh học mà những năm gần đây đã xuất hiện những nghiên cứu mới trong sinh học như: hình thái siêu vi và sinh học phân tử.

Nghiên cứu tổ chức hay còn gọi là siêu cấu trúc của tế bào có ý nghĩa quan trọng bậc nhất, bởi vì tất cả các quá trình sinh lí và sinh hoá đặc trưng cho vật chất sống đều được thể hiện trong cấu trúc phân tử của tế bào và ở mức độ phân tử.

Những thành tựu của sinh học phân tử có ảnh hưởng lớn đến sự phát triển của sinh học hiện đại.

Sự xác lập lên mối tương quan rất chặt chẽ giữa trình tự sắp xếp các acid amin trong mạch polypeptid với hình thù của phân tử protein và với các đặc tính sinh học xác định của chúng.

Làm sáng tỏ cơ chế hoạt động của các enzyme khác nhau

Sáng tạo ra mô hình phân tử ADN và làm sáng tỏ vai trò của chúng trong hiện tượng di truyền và cuối cùng hình thành quan niệm hiện đại về hoá học lập thể về các đại phân tử.

Như vậy, thành tựu của sinh học phân tử đã cho phép ta đi sâu vào bản chất của sự sống. Tất cả các đặc tính lý hóa của các phân tử tham gia vào hoạt động sống, cũng như mối tương quan giữa các phân tử đều có liên hệ đến tổ chức tế bào. Hay nói cách khác, sinh học phân tử có cơ sở tế bào học của nó. Vì vậy mà ngày nay đã hình thành nên chuyên ngành: sinh học phân tử tế bào.

Cần phải chú ý rằng, dù cho vai trò của các đại phân tử (acid nucleic, protein...) có quan trọng đến bao nhiêu đi nữa đối với sự sống thì ở mức độ phân tử riêng rẽ chưa thể hiện được sự sống mà tổ chức tế bào vẫn là tổ chức cơ sở nhất, nhỏ nhất thể hiện tính chất sống của vật chất sống.

3. Các phương pháp nghiên cứu Tế bào học

3.1. Phương pháp hiển vi

3.1.1. Kính hiển vi thường (kính hiển vi quang học)

Độ phóng đại kính hiển vi quang học phụ thuộc vào hệ thống ống kính: vật kính và thị kính.

Khoảng cách của tiêu bản có thể quan sát được đối với kính hiển vi thường phụ thuộc vào bước sóng ánh sáng.

Độ phóng đại mạnh nhất của vật kính hiện nay là 120 lần và độ phóng đại tối đa của thị kính là 30 lần. Như vậy, độ phóng đại tối đa của kính hiển vi quang học là $120 \times 30 = 3600$ lần.

Vật nhỏ bao nhiêu thì kính hiển vi quang học có thể quan sát được?

Ta biết khoảng cách (d_0) cho phép tối thiểu đối với ánh sáng thường được biểu diễn bằng công thức:

$$d_0 = 1/3 \lambda \quad (\lambda \text{ là độ dài bước sóng ánh sáng})$$

Độ dài trung bình của bước sóng ánh sáng thường là $0,6 \mu$ (1 micron: $\mu = 0,001$ mm).

$$\text{Như vậy, } d_0 = 1/3 \times 0,6 = 0,2 \mu$$

Nghĩa là đối với kính hiển vi thường chỉ có thể quan sát thấy những chi tiết của tiêu bản có khoảng cách lớn hơn $0,2 \mu$.

Vậy, muốn tăng khả năng phóng đại của kính hiển vi thường cần sử dụng các tia sáng khác có độ dài bước sóng ngắn hơn.

3.1.2. Kính hiển vi tử ngoại

Kính hiển vi tử ngoại dùng tia tử ngoại có độ dài bước sóng ngắn để tăng khả năng cho phép của kính hiển vi thường.

Người ta thường dùng các tia với độ dài bước sóng từ 275 - 210 nm ($1\text{nm} = 0,001\mu\text{m}$).

Khả năng cho phép tốt nhất có thể đạt tới $0,1\mu$. Ánh sáng tử ngoại không nhìn thấy được bằng mắt thường nên muốn thu ảnh người ta phải mắc vào kính một bộ phận chụp hình hoặc dùng màn ảnh huỳnh quang để ảnh hiện lên màn ảnh.

Dùng kính hiển vi tử ngoại, ngoài khả năng làm tăng độ phóng đại còn cho phép ta nghiên cứu thành phần hoá học của các cấu trúc sinh học mà không cần thiết phải qua quá trình định hình và nhuộm màu. Vì vậy, dùng kính hiển vi tử ngoại có thể nghiên cứu các đối tượng sinh học ở trạng thái sống.

3.1.3. Kính hiển vi huỳnh quang

Hiện tượng huỳnh quang là hiện tượng phát sáng của các chất khi bị kích thích bởi năng lượng và hấp thụ năng lượng đó. Nguồn năng lượng cung cấp cho vật có thể khác nhau.

Huỳnh quang quang học: sự phát sáng do ánh sáng thường.

Huỳnh quang Ronghen: sự phát sáng dưới tác dụng của tia Ronghen.

Huỳnh quang phóng xạ: do các chất phóng xạ.

Huỳnh quang sinh vật: quan sát thấy ở các cơ thể sinh vật.

Trong kĩ thuật tế bào và mô học, người ta sử dụng ánh sáng thường để làm phát quang các đối tượng nghiên cứu, vì khi các chất đã hấp thụ được tia sáng thì phát sáng.

Đối tượng nghiên cứu dưới kính hiển vi huỳnh quang thường có hai loại:

- Các đối tượng tự bản thân phát ra huỳnh quang không cần nhuộm màu. Loại này gọi là huỳnh quang nguyên sinh. Ví dụ: vitamin A, B₂...

- Huỳnh quang thứ sinh: được xuất hiện khi các đối tượng nhuộm màu bằng các chất huỳnh quang đặc biệt. Ví dụ: acridin, orange,...

Phương pháp thu huỳnh quang cho phép ta nghiên cứu các hoạt động sinh vật sống, quan sát sự xâm nhập và phân tán số phận của các chất huỳnh quang diễn ra trong cơ thể sống trong quá trình trao đổi chất bình thường và bệnh lí cũng như các chất tiêm vào tế bào và mô. Dùng huỳnh quang có thể nghiên cứu cấu trúc và thành phần hóa học của các chất như ADN, ARN trong tế bào.

3.1.4. Kính hiển vi đối pha

Phương pháp này cho phép ta thu được các ảnh rõ nét của cấu trúc tế bào sống mà kính hiển vi thường không thấy được. Phương pháp đối pha dựa vào nguyên tắc các cấu thành riêng biệt các cấu trúc của các tiêu bản trong suốt khác với môi trường xung quanh bởi chỉ số chiết quang.

Phương pháp hiển vi đối pha cho phép không những nghiên cứu được đối tượng sống hiển vi không qua tiêu bản nhuộm màu mà còn phân biệt được các cấu trúc trong tế bào sống, nghiên cứu được các quá trình sống diễn ra trong tế bào sống như quá trình

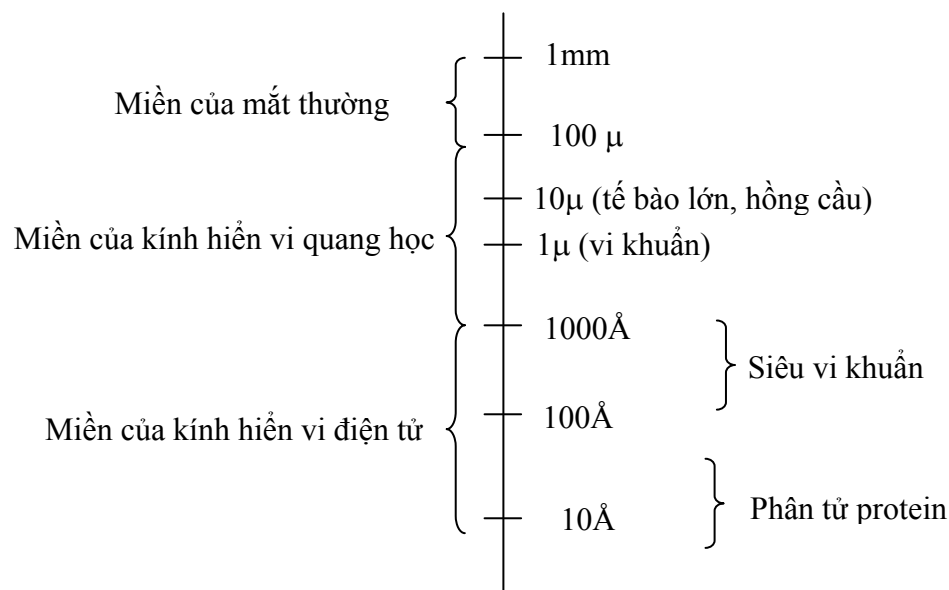
thực bào, các thay đổi của nhân và tế bào chất trong thời kì phân chia; sự chuyển động của ty thể.

Ngoài ra, để nghiên cứu tế bào sống, người ta còn dùng hiển vi giao thoa, hiển vi nền đen và kĩ thuật hiển vi phân cực.

3.1.5. Kính hiển vi điện tử

Điểm khác nhau cơ bản giữa kính hiển vi thường và kính hiển vi điện tử là các tia sáng được thay thế bằng các chùm tia điện tử có bước sóng ngắn hơn nhiều lần, do đó tăng khả năng phóng đại lên nhiều lần.

Sơ đồ biểu diễn kích thước của đối tượng nghiên cứu của các phương pháp nghiên cứu:



Về khả năng lí thuyết, khoảng cách cho phép tối thiểu của kính hiển vi điện tử khoảng 100.000 lần bé hơn kính hiển vi thường. Điều đó cho chúng ta khả năng rộng lớn để tăng độ phóng đại đến hàng triệu lần.

Hệ thống kính hiển vi điện tử, về nguyên tắc chung, giống như hệ thống kính hiển vi thường, chỉ khác nguồn sáng tới (chùm tia điện tử).

Kĩ thuật hiển vi điện tử mở ra chân trời mới trong nghiên cứu thế giới siêu vi của tế bào. Kĩ thuật hiển vi điện tử cho phép ta khám phá ra rất nhiều điều mới lạ trong cấu trúc siêu vi của tế bào. Ví dụ: mạng lưới nội bào, thể ribo, lizo... phát hiện ra cấu trúc của màng tế bào, màng nhân, cấu trúc nhân...

3.2. Phương pháp Ronghen

Phương pháp phân tích cấu trúc bằng tia Ronghen cho phép chúng ta phân biệt được các cấu trúc từ 10 Å trở xuống. Phương pháp này dựa trên cơ sở hiện tượng nhiễu xạ của tia Ronghen, xuất hiện khi các tia phóng xạ Ronghen đập vào nguyên tử và phân tử tạo mạng không gian trong vật chất. Khi các chùm song song của tia Ronghen xuyên

qua đối tượng nghiên cứu thì ảnh nhiễu xạ sẽ được ghi lên phim ảnh đặt sau đối tượng nghiên cứu.

Nhờ phương pháp này người ta đã phân biệt được cấu trúc không gian phức tạp của hàng loạt protein và nhờ nó mà Watson và Crick đã xây dựng được mô hình cấu trúc không gian của ADN.

Đây là một trong những phương pháp hiện đại tốt nhất của các nhà sinh học phân tử, đã mở ra con đường vô cùng rộng lớn cho sự phát triển của sinh học phân tử.

3.3. Phương pháp tế bào

Nhiệm vụ của tế bào học không chỉ xác định bằng sinh hoá của tế bào mà chủ yếu là xác định cấu trúc sinh hóa phức tạp định khu trong tế bào cả về số lượng cũng như chất lượng.

3.3.1. Phương pháp tách các cấu thành của tế bào

Người ta thường nghiền tế bào trong môi trường nước, sau đó li tâm để tách các phần khác nhau của tế bào dựa trên sự khác nhau về hằng số lắng của các cấu thành.

Ngày nay, với các máy li tâm siêu tốc chiết phân và li tâm siêu tốc phân tích có tốc độ khoảng 60.000 - 70.000 vòng/phút và dùng các dung môi khác nhau thích hợp, người ta không chỉ phân tích được các cấu thành của tế bào như: nhân, hạch nhân, ti thể, lạp thể, nhiễm sắc thể.... mà còn phân tích được cấu thành đại phân tử trong tế bào và xác định được trọng lượng phân tử của chúng. Ví dụ: các đại phân tử protein, acid nucleic hoặc virus, tách mạch xoắn ADN...

3.3.2. Phương pháp nhuộm màu hóa tế bào

Người ta dựa vào đặc tính các cấu thành khác nhau trong tế bào sẽ bị nhuộm màu khác nhau khi dùng những chất màu đặc trưng để làm xuất hiện các cấu thành khác nhau của tế bào ở đúng vị trí của chúng. Để xác định được các chất hoặc các nhóm chất khác nhau, người ta sử dụng phương pháp đặc trưng cho từng chất:

- Dùng phương pháp (phản ứng) hóa học giống các phản ứng dùng trong hóa học phân tích nhưng thích hợp để nghiên cứu các mô.

- Dùng các phản ứng đặc trưng cho một số chất.

- Dùng các phương pháp lí hoá.

Ngày nay, người ta đã dùng các phương pháp khác nhau để làm xuất hiện các hydratcarbon, các lipid, các protide, các enzyme, acid nucleic trong tế bào và các cấu thành của tế bào đúng vị trí thật của chúng. Phương pháp này chỉ cho kết quả định tính.

3.3.3. Phương pháp nghiên cứu tế bào sống

Có nhiều phương pháp nghiên cứu tế bào sống như:

- Phương pháp vi phẫu thuật.

- Phương pháp nuôi cấy tế bào - mô italic.

Ví dụ: ngày nay, nhờ vào sự hoàn thiện của phương pháp nuôi cấy mô tế bào, người ta không những nuôi cấy thành công các tế bào riêng biệt mà còn có thể nuôi cấy *in vitro* các bào quan và thậm chí cả các phần tử sống nữa. Và đã đóng góp đáng kể trong việc nghiên cứu tìm hiểu cơ chế phân hóa tế bào, cơ chế hoạt động của gen...

3.3.4. Phương pháp quang phổ

Ta biết rằng các cấu thành khác nhau trong tế bào hấp thụ chọn lọc các tia hồng ngoại, các tia tử ngoại và các tia sáng thường. Nhờ vậy, người ta có thể dùng quang phổ kế để đo lường sự hấp thụ ánh sáng của các cấu thành tế bào. Cường độ hấp thụ ánh sáng của các chất phụ thuộc vào nồng độ của chất đó. Như vậy, ta có thể dựa vào các dẫn liệu quang học để tính toán và đưa ra thành phần hóa học của tế bào và định hướng các chất đó.

Ngày nay, với phương pháp này, người ta xác định được các chất trong tế bào với lượng 10^{-12} - 10^{-14} g trong diện tích $1 \mu\text{m}^2$. Kết hợp với các phương pháp khác như kính hiển vi huỳnh quang đã cho phép ta nghiên cứu sự phân bố trong tế bào các chất protide các lipid, các micropolysaccharide cũng như acid nucleic.

3.3.5. Phương pháp nghiên cứu tự đánh dấu và tự chụp hình

Phương pháp này dựa trên nguyên tắc sử dụng các chất đồng vị phóng xạ phóng ra các tia α , β và các tia này tự nhũ tương giấy ảnh. Người ta đưa ra các đồng vị phóng xạ (C^{14} , P^{32} và tritium H^3 ...) vào tế bào, tiêu bản tế bào tự nhũ tương giấy ảnh (tự chụp hình), sau đó, đem rửa ảnh bằng cách thông thường. Dựa vào ảnh chụp, người ta xác định chính xác vị trí, mật độ các phần có chất phóng xạ.

Phương pháp này không những cho phép chúng ta biết được sự phân bố các chất trong tế bào mà còn cho phép chúng ta theo dõi được số phận và tính chất động học của các chất trong tế bào. Ví dụ: nhờ H^3 timidin cho phép ta theo dõi được cơ chế tự tái bản của ADN, nghiên cứu sự tổng hợp protein trên các thể ribosome.

3.3.6. Các phương pháp thông dụng trong sinh học phân tử

Phương pháp tách chiết acid nucleic.

Phương pháp phân tích định tính và định lượng acid nucleic.

Phương pháp lai phân tử.

Phương pháp PCR.

Phương pháp xác định trình tự acid nucleic.

Phương pháp điện di.

Phương pháp sắc ký.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học Quốc gia Hà Nội.
2. Phạm Thành Hồ (2002), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Nxb Đại học Quốc gia Tp. Hồ Chí Minh.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

3. Bruce Alberts, Dennis Bray, Julian Lewis Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson (1983), *Molecular biology of the cell* Garland Publishing, Inc, New York & London.
4. W.D. Phipps and T. J. Chilton (1991), *A - Level Biology*, Oxford

mục lục

Trang

MỞ ĐẦU	5
1. Đối tượng và nhiệm vụ của môn Tế bào học	5
2. Sơ lược lịch sử môn Tế bào học	7
3. Các phương pháp nghiên cứu Tế bào học	10
Tài liệu tham khảo	16
Phần I: Thành phần hoá học của tế bào	17
Chương 1	
CÁC LIÊN KẾT HOÁ HỌC	17
1.1. Thành phần nguyên tố của tế bào	17
1.2. Các liên kết hoá học trong tế bào	17
Chương 2	
CÁC CHẤT VÔ CƠ	20
2.1. Nước trong tế bào	20
2.2. Các chất khoáng	20
2.3. Các chất khí	21
Chương 3	
CÁC CHẤT HỮU CƠ	22
3.1. Gluxit	22
3.2. Lipid	26
3.3. Protein	28
3.4. Acid nucleic	33
Tài liệu tham khảo	40
Phần II: Cấu tạo và chức năng của tế bào	41
Chương 4	
ĐẠI CƯƠNG VỀ TẾ BÀO	41
4.1. Hình thái của tế bào	41
4.2. Các dạng tế bào và cấu trúc đại cương	42
Tài liệu tham khảo	48
Chương 5	49
MÀNG SINH CHẤT (PLASMA MEMBRANE)	
5.1. Khái niệm về hệ thống màng sinh học	49
5.2. Cấu tạo màng sinh chất	49
5.3. Chức năng của màng tế bào	60
Tài liệu tham khảo	61
Chương 6	
TẾ BÀO CHẤT VÀ MẠNG LƯỚI NỘI CHẤT	62
6.1. Tế bào chất (Cytoplasm)	62

6.2. Mạng lưới nội sinh chất (Endoplasma reticulum)	63
Tài liệu tham khảo	65
Chương 7 TY THỂ (MYTOCHONDRIA)	66
7.1. Cấu tạo hình thái	66
7.2. Thành phần hoá học	68
7.3. Chức năng	69
7.4. Nguồn gốc phát sinh	69
Tài liệu tham khảo	70
Chương 8 LẠP THỂ (PLASTIDE)	71
8.1. Bạch lạc	71
8.2. Sắc lạc	73
Chương 9 CÁC BÀO QUAN KHÁC	77
9.1. Phức hệ Golgi (Golgi complex)	77
9.2. Ribosome	79
9.3. Lysosome	81
9.4. Peroxysome	83
9.5. Glyoxysome	84
9.6. Không bào (vacuole)	84
9.7. Vi ống (microtubule)	85
9.8. Tơ cơ (miofibrin)	86
9.9. Tơ nâng đỡ (tonofibrin)	87
9.10. Tiên mao (flagella) và tiêm mao (cillia)	87
9.11. Thành và vỏ tế bào	88
9.12. Trung thể (centrosome)	91
Tài liệu tham khảo	93
Chương 10 NHÂN TẾ BÀO (NUCLEUS)	94
10.1. Cấu tạo của nhân	94
10.2. Thành phần hoá học của nhân	96
10.3. Cấu trúc hiển vi và siêu hiển vi	97
10.4. Chức năng của nhân	100
Tài liệu tham khảo	101
Chương 11 DI TRUYỀN TẾ BÀO	102
11.1. Nhiễm sắc thể	102
11.2. Sự phân bào	116

Tài liệu tham khảo	125
Chương 12 CƠ SỞ PHÂN TỬ CỦA DI TRUYỀN	126
12.1. ADN và mã di truyền	126
12.2. Quá trình tái bản ADN	128
12.3. Phiên mã	131
12.4. Dịch mã - tổng hợp protein	136
Tài liệu tham khảo	144
Chương 13 TRAO ĐỔI CHẤT QUA MÀNG	146
13.1. Sự vận chuyển thụ động	146
13.2. Sự vận chuyển tích cực (hoạt tải qua màng)	152
Tài liệu tham khảo	159
Chương 14 HÔ HẤP TẾ BÀO	160
14.1. Đại cương về hô hấp tế bào	160
14.2. Các con đường biến đổi cơ chất hô hấp	160
14.3. Trao đổi năng lượng trong hô hấp	165
Tài liệu tham khảo	171
Chương 15 QUANG HỢP	172
15.1. Những khái niệm chung về quang hợp	172
15.2. Cơ chế quang hợp	173
Tài liệu tham khảo	182

Chịu trách nhiệm xuất bản:

Giám đốc: NGUYỄN XUÂN KHOÁT

Tổng biên tập: HOÀNG HỮU HÒA

Người phản biện:

GS.TS. Nguyễn Như Hiền

Biên tập kỹ, mỹ thuật:

Lê Tài Thuận

Trình bày bìa:

Bùi Quang Tiến

Chế bản vi tính:

Thái Thị Luận - Văn Bá Thọ

TẾ BÀO HỌC

In 500 bản, khổ 16x24 cm, tại Công ty in Thống kê và Sản xuất Bao bì Huế - 36 Phạm Hồng Thái - Tp.Huế. Số đăng ký KHXB 78 - 2006/CXB/65 - 01/ĐHH của Cục xuất bản cấp ngày 28/02/2006. In xong và nộp lưu chiểu tháng 9 năm 2006.

Phần I

THÀNH PHẦN HOÁ HỌC CỦA TẾ BÀO

Chương 1

CÁC LIÊN KẾT HÓA HỌC

1.1. Thành phần nguyên tố của tế bào

Mọi cơ thể sống từ đơn giản đến phức tạp đều được cấu tạo từ tế bào. Tế bào được cấu tạo nên từ các chất hóa học. Thành phần hoá học trong tế bào rất phức tạp, đa dạng. Trong tế bào chứa nhiều nguyên tố khác nhau với hàm lượng rất khác nhau. Trong hơn 100 nguyên tố hóa học có trong tự nhiên, trong tế bào có mặt hơn 70 nguyên tố khác nhau.

Trong các nguyên tố có mặt trong tế bào, 16 nguyên tố (C, H, O, N, S, P, K, Mg, Ca, Fe, Cl, Na, Mn, Zn, I) là những nguyên tố có vai trò quan trọng trong việc cấu tạo nên các thành phần của tế bào, thực hiện các chức năng sống của tế bào.

Sáu nguyên tố C, H, O, N, S, P được gọi là các nguyên tố phát sinh sinh vật vì vai trò quan trọng của chúng. Các nguyên tố này chiếm trên 97% khối lượng tế bào. Từ 6 nguyên tố này, cấu tạo nên tất cả các hợp chất hữu cơ của tế bào nên có vai trò quyết định sự tồn tại của sự sống.

Ngoài 16 nguyên tố chủ yếu trên, trong tế bào còn có nhiều nguyên tố khác với hàm lượng và vai trò khác nhau.

Trong tế bào của các nhóm sinh vật khác nhau, hàm lượng các nguyên tố cũng không giống nhau. Hàm lượng các nguyên tố trong tế bào còn thay đổi tùy thuộc điều kiện môi trường (thực vật, VSV), chế độ dinh dưỡng (động vật).

1.2. Các liên kết hoá học trong tế bào

1.2.1. Liên kết cộng hoá trị

Liên kết cộng hoá trị là loại liên kết phổ biến và có vai trò quan trọng trong các hợp chất hoá học của cơ thể sống.

Trong liên kết cộng hoá trị, hai nguyên tử cùng bỏ ra các điện tử để dùng chung cho cả hai nguyên tử. Nếu mỗi nguyên tử bỏ ra một điện tử dùng chung sẽ tạo nên liên kết đơn (-), nếu bỏ ra 2 điện tử dùng chung sẽ tạo ra liên kết đôi (=) và nếu bỏ ra 3 điện tử dùng chung sẽ tạo ra liên kết ba (\equiv).

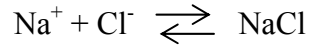
Một nguyên tử có thể đồng thời bỏ ra các điện tử dùng chung với một số nguyên tử khác. Nguyên tử có thể liên kết với nguyên tử khác cùng nguyên tố hay khác nguyên tố.

Liên kết cộng hoá trị là loại liên kết quan trọng, là liên kết để các nguyên tử gắn lại với nhau tạo nên hầu hết các loại hợp chất trong cơ thể.

1.2.2. Liên kết ion

Liên kết ion hay còn gọi liên kết tĩnh điện là liên kết được tạo ra bởi lực hút tĩnh điện giữa 2 ion trái dấu hay giữa 2 nguyên tử khác nhau lớn về độ âm điện.

Giữa 2 nguyên tử khác nhau lớn về độ âm điện như Na và Cl thì Cl là nguyên tử có độ âm điện lớn nên có khả năng hút hẳn 1 điện tử của Na sang quỹ đạo của nó, làm cho nguyên tử thừa 1 điện tử và tích điện Cl⁻. Ngược lại, Na có độ âm điện rất bé nên dễ nhường hẳn điện tử cho Cl để trở thành Na⁺. Hai ion Na⁺ và Cl⁻ liên kết với nhau bằng lực hút tĩnh điện tạo ra phân tử NaCl:



Liên kết ion tạo nên nhiều hợp chất vô cơ như NaCl, KCl... Liên kết ion cũng có mặt trong nhiều hợp chất hữu cơ như trong cấu trúc bậc III của protein.

1.2.3. Liên kết hydro

Liên kết hydro được tạo ra giữa các nhóm có H (NH, OH, ..) với các nguyên tử có độ âm điện lớn như O, N. Do độ âm điện lớn nên các nguyên tử O, N tạo lực hút nguyên tử H của các nhóm NH, OH ... dịch gần về phía nó, làm cho nguyên tử H trở thành cầu nối giữa 2 nhóm và 2 nhóm liên kết lại với nhau nhờ "sợi dây nối H₂".

Các liên kết H₂ có chiều dài xác định và hướng xác định nên tạo thành hình dạng ổn định của phân tử. Liên kết H₂ là liên kết yếu dễ dàng bị phân huỷ bởi năng lượng nhỏ.

Liên kết hydro là loại liên kết rất quan trọng trong các đại phân tử như protein, acid nucleic .. Trong protein, liên kết hydro tạo nên cấu trúc bậc II của phân tử. Trong acid nucleic, các nucleotide ở 2 chuỗi của ADN hay 2 phần khác nhau của chuỗi ARN liên kết với nhau bằng liên kết hydro theo nguyên lý bổ sung để tạo nên phân tử ADN và ARN.

1.2.4. Liên kết kỵ nước

Trong các phân tử phân cực thường chứa các gốc mang điện tích trái dấu và có khả năng liên kết với các phân tử nước, đó là gốc ưa nước. Trái lại, ở các phân tử không phân cực, hay các phần không phân cực của 1 phân tử do không tích điện nên không có khả năng liên kết với các phân tử nước, đó là gốc kỵ nước, như gốc -CH₃. Khi các gốc kỵ nước ở gần nhau, giữa chúng hình thành lực hút, đó là lực hút kỵ nước tạo nên liên kết kỵ nước.

Liên kết kỵ nước có mặt trong cấu trúc của protein, lipid...

1.2.5. Liên kết hấp dẫn

Khi 2 phân tử ở gần nhau với khoảng cách ngắn $d < 5\text{Å}$ thì giữa chúng xuất hiện lực hút hấp dẫn (lực van der Waals) làm cho chúng hút dính vào nhau.

Loại liên kết này là cơ sở hình thành cấu trúc bậc IV từ cấu trúc bậc III của protein.

Chương 3

CÁC CHẤT HỮU CƠ

3.1. Gluxit

3.1.1. Monosaccharide (đường đơn)

Từ các polyalcol có từ 3C đến 7C bị khử hydro sẽ tạo ra các phân tử đường đơn tương ứng. Tùy theo vị trí khử H₂ sẽ tạo ra 2 dạng đường:

- Nếu khử H₂ tại C₁ sẽ cho đường dạng aldose.
- Nếu khử H₂ tại C₂ sẽ cho đường dạng catose.

Trong nguyên tử đường đơn có chứa các nguyên tử C bất đối nên có các dạng đồng phân lập thể. Số lượng đồng phân lập thể được tính bằng công thức $A = 2^n$. Trong đó: A là số đồng phân, n là số lượng nguyên tử C bất đối có trong phân tử.

Người ta qui định lấy vị trí nhóm OH của nguyên tử C bất đối ở xa nhóm định chức nhất để phân thành 2 nhóm đồng phân:

- Nếu tại C bất đối đó nhóm OH quay phía phải thì phân tử đó thuộc đồng phân D.
- Nếu tại C bất đối đó nhóm OH quay phía trái thì phân tử đó thuộc đồng phân L.

Đa số các phân tử đường có 5C trở lên ở trong dung dịch đều có cấu trúc dạng vòng. Có 2 loại vòng: vòng 5 cạnh và vòng 6 cạnh.

Khi hình thành cấu trúc dạng vòng làm xuất hiện thêm một nguyên tử C bất đối mới sẽ xuất hiện dạng đồng phân mới. Nhóm OH tạo ra này gọi là nhóm OH - glucozid. Nếu nhóm OH - glucozid quay lên trên thì có dạng đồng phân β, nếu nhóm OH - glucozid quay xuống dưới thì tạo ra dạng đồng phân α.

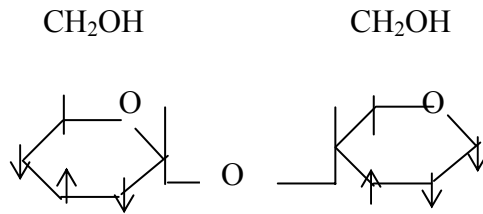
Trong tế bào có nhiều loại monosaccharide khác nhau, trong đó có một số loại khá phổ biến:

- Triose: aldehyl - glyceric, dioxiaceton.
- Tetraose: erytrose...
- Pentose: ribose, ribulose, xilulose ...
- Cetose: cedoheptulose.

3.1.2. Disaccharide

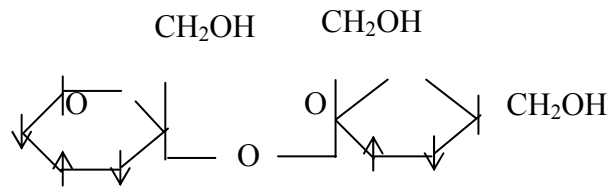
Disaccharide là đường đôi do 2 đơn vị monosaccharide liên kết với nhau tạo thành. Liên kết giữa 2 monosaccharide là liên kết glucozid. Có nhiều loại disaccharide tồn tại trong tế bào. Trong đó, phổ biến nhất là maltose, saccharose, lactore.

- Maltose là loại đường đôi do 2 phân tử α.D.glucose liên kết với nhau bằng liên kết (1 - 4) glucozid.



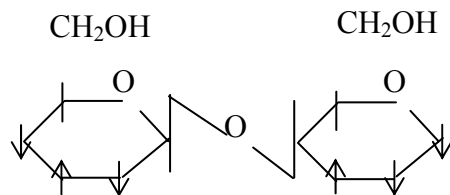
Maltose là thành phần trung gian cấu trúc nên tinh bột và cũng là sản phẩm phân huỷ tinh bột hay glycogen không hoàn toàn.

- Saccharose là loại đường đôi do phân tử α .D.glucose ngưng tụ với phân tử β .D.fructose tạo nên. Hai monosaccharide này liên kết với nhau bằng liên kết (1 α - 2 β) glucozid tạo nên:



Saccharose là đường đơn phổ biến ở thực vật, có nhiều trong mô dự trữ của nhiều nhóm cây như mía, củ cải đường.

- Lactose là loại đường đôi do phân tử β .D.galactose ngưng tụ với phân tử α .D.glucose tạo nên. Liên kết giữa 2 monosaccharide này là liên kết (1- 4) glucozid:



Lactose có nhiều trong cơ thể động vật nhất là trong sữa.

3.1.3. Polysaccharide

Polysaccharide là các gluxit phức với phân tử rất lớn gồm nhiều đơn vị monosaccharide liên kết với nhau tạo nên.

Polysaccharide không có vị ngọt như monosaccharide hay disaccharide, không tan trong nước mà chỉ tạo dung dịch keo. Đây là nhóm chất hữu cơ phổ biến và có khối lượng lớn nhất trên trái đất. Polysaccharid rất đa dạng về chủng loại. Trong cơ thể sinh vật có rất nhiều loại polysaccharide khác nhau, trong đó phổ biến nhất là tinh bột, glycogen, cellulose.

3.1.3.1. Tinh bột

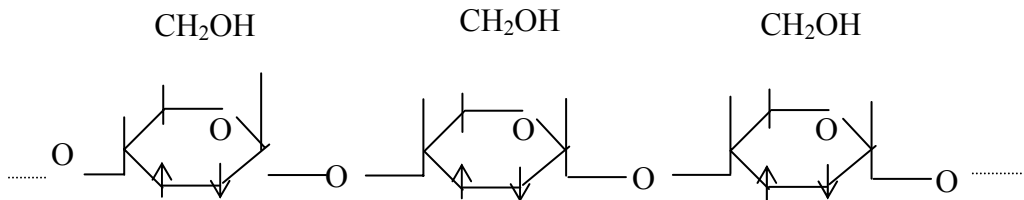
Tinh bột là chất dự trữ rất phổ biến ở thực vật. Có nhiều trong các mô dự trữ như hạt, củ. Tinh bột không phải là đơn chất mà là hỗn hợp các chuỗi thẳng các phân tử amylose và chuỗi phân nhánh là amylopectin. Tỷ lệ 2 nhóm chất này trong tinh bột quyết định các tính chất lý - hoá của chúng, quyết định chất lượng của chúng (độ dẻo, độ nở ...)

* *Amylose*. Amylose là polysaccharide được tạo nên từ các phân tử α .D.glucose. Các α .D.glucose liên kết với nhau bằng liên kết (1 α - 4) glucozid tạo nên chuỗi polysaccharide. Mỗi liên kết glucozid được tạo ra sẽ loại một phân tử H₂O. Do chỉ có loại liên kết (1 α - 4) glucozid cấu tạo nên amylose nên phân tử amylose có cấu trúc mạch thẳng.

Amylose được tạo ra từ 5000 - 1000 phân tử α .D.glucose (có khi chỉ khoảng 250 - 300 phân tử). Chuỗi phân tử glucose xoắn lại với nhau theo hình xoắn lò xo. Sự hình thành dạng xoắn do hình thành các liên kết hydro giữa các glucose tạo ra. Mỗi vòng xoắn có 6 đơn vị glucose và được duy trì bởi liên kết hydro với các vòng xoắn kề bên.

Khoảng không gian giữa các xoắn có kích thước phù hợp cho một số phân tử khác liên kết vào, ví dụ như iod. Khi phân tử iod liên kết vào vòng xoắn sẽ làm cho các phân tử glucose thay đổi vị trí chút ít và tạo nên phức màu xanh đặc trưng.

Dạng xoắn của amylose chỉ tạo thành trong dung dịch và ở nhiệt độ thường. Khi ở nhiệt độ cao chuỗi xoắn sẽ bị duỗi thẳng ra và không có khả năng liên kết với các phân tử khác.



1 đoạn amylose

* *Amylopectin*. Amylopectin có cấu tạo phức tạp hơn. Tham gia cấu tạo amylopectin có khoảng 500.000 đến 1 triệu phân tử α .D.glucose liên kết với nhau. Trong amylopectin có 2 loại liên kết:

- Liên kết (1 α - 4) glucozid tạo mạch thẳng.
- Liên kết (1 α - 6) glucozid tạo mạch nhánh.

Cứ khoảng 24 - 30 đơn vị glucose trên mạch sẽ có một liên kết (1 α - 6) glucozid để tạo mạch nhánh. Trên mạch nhánh cấp 1 lại hình thành mạch nhánh cấp 2, cứ như vậy phân tử amylopectin phân nhánh nhiều cấp rất phức tạp.

Trong tinh bột tỷ lệ amylopectin chiếm khoảng 80%, còn amylose chiếm 20%. Tỷ lệ này thay đổi ở các nhóm sinh vật khác nhau.

Tinh bột là nguyên liệu dự trữ trong thực vật. Đây là dạng dự trữ thích hợp nhất vì tinh bột không có khả năng thấm qua màng tế bào nên không thể thất thoát ra khỏi tế bào.

3.1.3.2. Glycogen

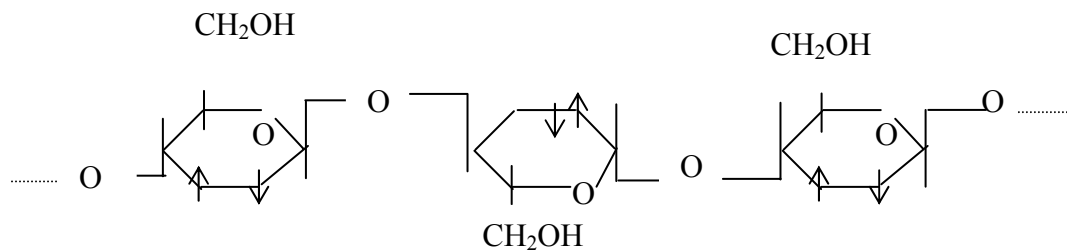
Glycogen là polysaccharide dự trữ ở động vật, đó là tinh bột ở động vật. Cấu trúc của glycogen giống tinh bột nhưng mức độ phân nhánh nhiều hơn ở tinh bột, cứ khoảng 8 - 12 đơn vị glucose đã có một liên kết (1 α - 6) glucozid để tạo nhánh mới.

Ở động vật và người, glucogen được dự trữ chủ yếu ở gan. Sự phân huỷ và tổng hợp glycogen được hệ thống các hormone điều khiển một cách chặt chẽ để điều hoà sự ổn định lượng glucose trong máu luôn là hằng số 1%.

3.1.3.3. Cellulose

Trong các hợp chất hữu cơ có trong cơ thể sinh vật thì cellulose có tỷ lệ cao hơn cả. Nó là thành phần chính của thành tế bào thực vật.

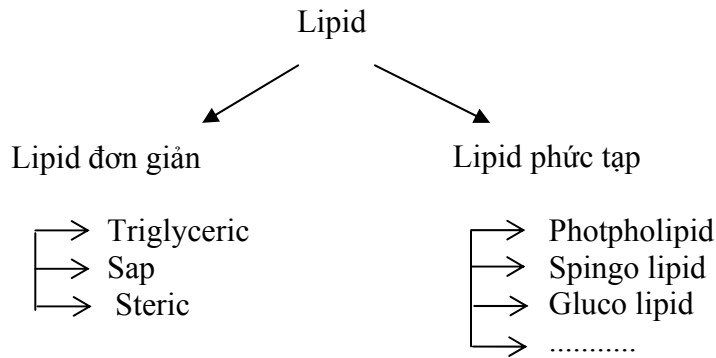
Cũng như amylose, amylopectin, cellulose là chất trùng hợp từ nhiều đơn phân. Thành phần đơn phân của cellulose là β .D.glucose. Các phân tử β .D.glucose liên kết với nhau bằng liên kết (1 β - 4) glucozid thay nhau 1 "sấp" và 1 "ngửa". Sự thay đổi về thành phần và cấu tạo này dẫn đến sự khác biệt về tính chất giữa cellulose và amylose. Phân tử cellulose không cuộn xoắn như amylose mà chỉ có cấu trúc dạng mạch thẳng. Cấu trúc này tạo điều kiện hình thành các liên kết hydro giữa các phân tử cellulose nằm song song với nhau, tạo nên cấu trúc màng cellulose và vi sợi (micro fibrin) trong cấu trúc màng cellulose của tế bào thực vật. Các sợi này không tan trong nước, rất bền về cơ học nên tạo nên lớp màng cellulose bền chắc.



3.2. Lipid

So với glucit, lipid là hợp chất phức tạp hơn và có nhiều chức năng trong cơ thể sống. Một đặc trưng chung của nhóm chất này là chứa nhiều nhóm CH₃ nên chúng ít hay không hoà tan trong nước mà chỉ hoà tan tốt trong các dung môi hữu cơ không phân cực như etanol, clorofooc, etc ...

Lipid có nhiều loại khác nhau:

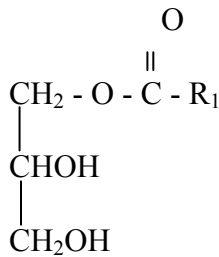


3.2.1. Lipid đơn giản

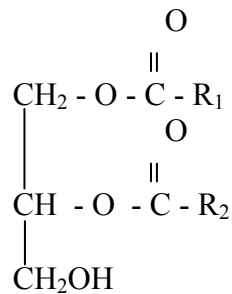
Lipid đơn giản là nhóm lipid chứa 2 thành phần là alcol và acid béo. Tùy theo thành phần alcol mà tạo ra 3 loại lipid đơn giản khác nhau:

3.2.1.1. Triglyceric (chất béo)

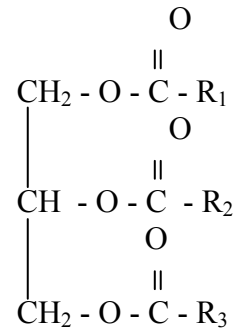
Triglyceric (chất béo) có trong thực vật là dầu, trong động vật là mỡ. Thành phần chất béo gồm glycerin và acid béo. Các acid béo liên kết với glycerin bằng liên kết ester. Glycerin có thể liên kết với 1 acid béo tạo ra monoglyceric, với 2 acid béo tạo ra diglyceric và với 3 acid béo tạo ra triglyceric. Thành phần dầu, mỡ chứa cả monoglyceric, diglyceric, triglyceric và một ít acid béo tự do, glycerin tự do.



Mono - glyceric



Di - glyceric



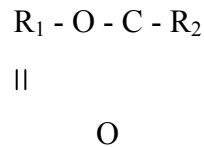
Tri - glyceric

Mỡ động vật và dầu thực vật về bản chất hoá học giống nhau, chúng chỉ khác nhau về thành phần acid béo. Ở động vật chứa acid béo no và có mạch C dài nên nhiệt nóng chảy cao, còn ở dầu thực vật chứa acid béo không no và có mạch C ngắn nên nhiệt nóng chảy thấp.

Dầu và mỡ là những chất dự trữ trong cơ thể thực vật và động vật. Dầu và mỡ là những chất có năng lượng lớn nên chúng là chất cung cấp nguồn năng lượng đáng kể cho cơ thể hoạt động. Lớp mỡ động vật còn có tác dụng chống rét, điều hoà nhiệt độ. Mỡ, dầu còn là môi trường hoà tan cho một số chất có hoạt tính sinh học cao như vitamin, hoocmon nên có vai trò rất quan trọng trong cơ thể.

3.2.1.2. Sáp

Thành phần của sáp gồm 1 phân tử acid béo no và một alcol mạch thẳng bậc 1 liên kết với nhau bằng liên kết ester:



Có nhiều loại alcol và nhiều loại acid béo khác nhau tạo nên nhiều loại sáp khác nhau.

Sáp thành thành chính của chất bảo vệ trên bề mặt lá, trên mặt ngoài của một số côn trùng ...

3.2.1.3. Sterit

Sterit được tạo ra từ 1 phân tử alcol mạch vòng bậc 1 và một acid béo. Alcol của sterit là sterol. Sterol là một chất rất quan trọng trong tế bào động vật và người. Từ sterol hình thành nên nhiều hoocmon quan trọng của cơ thể. Ngoài ra cholesterol là một loại lipid cùng với phospholipid cấu tạo nên màng tế bào.

3.2.2. Lipid phức tạp

Lipid phức tạp là nhóm lipid mà trong thành phần ngoài alcol và acid béo còn có các chất khác. Tùy thành phần nhóm chất này mà tạo ra nhiều nhóm lipid phức tạp khác nhau trong đó quan trọng nhất là nhóm phospholipid.

3.2.2.1. Phospholipid

Phospholipid là nhóm lipid phức tạp mà trong thành phần, ngoài glycerin, acid béo còn có H_3PO_4 và một số nhóm chất khác. Trong 3 nhóm OH của glycerin, 2 nhóm tạo liên kết ester với H_3PO_4 để tạo nên acid phosphatic. Qua H_3PO_4 của acid phosphatic liên kết thêm với các chất khác sẽ tạo nên các loại phospholipid khác nhau.

Trong các loại phospholipid trên thì phosphatidyl - colin (leucitin) có vai trò quan trọng hơn cả. Nó là thành phần của màng tế bào. Trong cấu trúc của leucitin, 2 phân tử acid béo hấp dẫn nhau nên chúng cùng xếp trên cùng một hướng. Đầu cuối của acid béo chứa gốc kỵ nước (CH_3) nên hình thành nên đầu kỵ nước của leucitin. Liên kết giữa C_2 và C_3 của glycerin có thể bị quay vặn đi 1 góc 180° làm cho nhóm P phân cực nằm về chiều ngược lại với 2 chuỗi acid béo và hình thành đầu ưa nước của leucitin. Do cấu trúc đặc biệt đó mà leucitin là một phân tử vừa kỵ nước vừa ưa nước.

Khi phospholipid trộn với nước, chúng có thể làm thành lớp bề mặt hay tạo mixen. Một dạng cấu trúc quan trọng nhất là cấu trúc lớp kép phospholipid. Cấu trúc này gồm 2 lớp lipid quay vào nhau, các đầu ưa nước quay ra ngoài tạo liên kết hydro với các phân tử nước xung quanh, còn các đầu kỵ nước quay vào trong với nhau. Từng phân tử có thể chuyển động từ phía này sang phía kia một cách tuần hoàn tự do bên trong các lớp của chính bản thân nó ... Sự phân bố theo dạng lớp lipid kép này khá bền vững, đây là cơ sở cấu trúc cho tất cả màng tế bào.

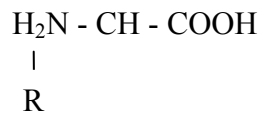
3.2.2.2. Spingolipid

Là lipid phức tạp. Thành phần gồm spingorin, alcol, acid béo, H_3PO_4 .

3.3. Protein

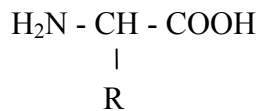
3.3.1. Acid amin - đơn vị cấu trúc protein

Thành phần cấu tạo nên protein là các acid amin. Acid amin là hợp chất hữu cơ chứa 2 nhóm cơ bản: amin (NH_2) và cacboxyl ($COOH$) với công thức cấu tạo tổng quát là:

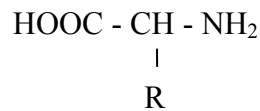


Các Aa được phân biệt nhau bởi gốc R. Trong protein có 20 loại acid amin khác nhau.

Do trong phân tử Aa có chứa nguyên tử C_α bất đối nên tồn tại 2 dạng đồng phân lập thể:



L.acid amin



D.acid amin

Trong 2 dạng trên chỉ có dạng L.acid amin mới tham gia cấu tạo protein còn dạng D.acid amin chỉ tồn tại tự do trong tế bào.

3.3.2. Cấu tạo protein

3.3.2.1. Cấu tạo protein bậc I

Từ các acid amin, nhờ liên kết peptid nối chúng lại với nhau tạo nên chuỗi polypeptid:

Chuỗi polypeptid là cơ sở cấu trúc bậc I của protein. Tuy nhiên, không phải mọi chuỗi polypeptid đều là protein bậc I. Nhiều chuỗi polypeptid chỉ tồn tại ở dạng tự do trong tế bào mà không tạo nên phân tử protein. Những chuỗi polypeptid có trật tự acid amin xác định thì mới hình thành phân tử protein. Người ta xem cấu tạo bậc I của protein là trật tự các acid amin có trong chuỗi polypeptid. Thứ tự các acid amin trong chuỗi có vai trò quan trọng vì là cơ sở cho việc hình thành cấu trúc không gian của protein và từ đó qui định đặc tính của protein.

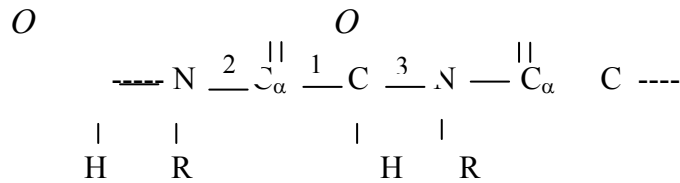
Phân tử protein ở bậc I chưa có hoạt tính sinh học vì chưa hình thành nên các trung tâm hoạt động. Phân tử protein ở cấu trúc bậc I chỉ mang tính đặc thù về thành phần acid amin, trật tự các acid amin trong chuỗi.

Trong tế bào protein thường tồn tại ở các bậc cấu trúc không gian. Sau khi chuỗi polypeptid - protein bậc I được tổng hợp tại ribosome, nó rời khỏi ribosome và hình thành cấu trúc không gian (bậc II, III, IV) rồi mới di chuyển đến nơi sử dụng thực hiện chức năng của nó.

3.3.2.2. Cấu tạo protein bậc II

Từ cấu trúc mạch thẳng của protein (cấu trúc bậc I), hình thành các liên kết nội phân tử, đó là liên kết hydro làm cho chuỗi mạch thẳng cuộn xoắn lại tạo nên cấu trúc bậc II của protein. Cấu trúc bậc II của protein là kiểu cấu trúc không gian ba chiều.

Sở dĩ chuỗi polypeptid có thể cuộn xoắn lại được là do trong các liên kết trên chuỗi polypeptid thì liên kết peptid (C - N) là liên kết bền vững, còn các liên kết xung quanh nó (C_{α} - C) (C_{α} - N) là liên kết yếu có thể quay quanh trục của liên kết peptid:



Liên kết 1: liên kết peptid là liên kết bền vững.

Liên kết 2: liên kết C_{α} - C là liên kết yếu.

Liên kết 3: liên kết C_{α} - N là liên kết yếu.

Do các liên kết (C_{α} - C) (C_{α} - N) có thể quay quanh liên kết peptid (C - N) nên chuỗi polypeptid có thể cuộn xoắn lại tạo cấu trúc bậc II của protein.

Có nhiều kiểu cấu trúc protein bậc II khác nhau, phổ biến nhất là xoắn α , gấp nếp β , xoắn collagen.

* *Xoắn α* . Trong kiểu xoắn này, chuỗi polypeptid xoắn lại theo kiểu xoắn ốc. Mỗi vòng xoắn có 3,6Aa, khoảng cách giữa 2 Aa là 1,5 Å. Vậy chiều dài một vòng xoắn là 5,4 Å. Các Aa liên kết với nhau bằng liên kết hydro để tạo sự xoắn.

Cấu trúc protein bậc II dạng xoắn lò xo do nhiều liên kết hydro tạo nên, nhưng năng lượng của mỗi liên kết rất nhỏ nên xoắn α có thể được kéo dài ra hay co ngắn lại như 1 chiếc lò xo. Tính chất này cho phép giải thích khả năng đàn hồi cao của các protein hình sợi dạng lò xo.

Cấu trúc bậc II dạng xoắn α là cơ sở hình thành cấu trúc protein hình cầu hay hình sợi xoắn.

* *Gấp nếp β* . Từ 2 đến nhiều chuỗi polypeptid có thể hình thành cấu trúc bậc II theo dạng gấp nếp β . Trước hết, từng chuỗi tự gấp nếp theo dạng cấu trúc lượn sóng nhờ sự linh động của các liên kết (C_{α} - C) và (C_{α} - N) trong chuỗi polypeptid. Sau đó, giữa 2

chuỗi gần nhau hình thành liên kết hydro: nhóm CO của chuỗi này liên kết với nhóm NH của chuỗi kia tạo nên một thể thống nhất.

Cấu trúc protein theo dạng gấp nếp β cho phép phân tử có thể gấp lại ở bất kỳ vị trí nào trong chuỗi, nhưng nếu kéo căng ra dễ dàng bị đứt. protein bậc II theo dạng gấp nếp β là cơ sở tạo nên phân tử protein dạng sợi như fibrin.

* *Xoắn collagen*. Cấu trúc bậc II theo dạng xoắn collagen chỉ có ở loại protein collagen. Đây là dạng xoắn α đặc biệt. Từ 3 chuỗi polypeptid ở dạng xoắn α , chúng lại xoắn vào với nhau tạo nên sợi siêu xoắn - xoắn cấp 2.

Cấu trúc bậc II của protein là sự chuyển giao giữa cấu trúc mạch thẳng (bậc I) sang cấu trúc không gian. Protein ở dạng cấu trúc bậc II chưa hình thành các tâm hoạt động nên chưa có hoạt tính sinh học. Bởi vậy, các protein chức năng (protein enzyme, protein vận chuyển...) không tồn tại ở dạng bậc II này. Chỉ có một số protein cấu trúc mới tồn tại ở cấu trúc bậc II như protein vắt qua màng, protein trong sợi cơ ...

3.3.2.3. Cấu tạo protein bậc III

Từ cấu trúc bậc II, nhờ các loại liên kết khác nhau như liên kết disunfit, liên kết ion, liên kết kỵ nước nối các Aa ở các vị trí khác nhau lại với nhau làm cho phân tử protein cuộn xoắn lại chặt hơn, chuyển từ cấu trúc dạng sợi sang cấu trúc dạng khối (cầu, bầu dục ..).

Cấu trúc bậc III của protein tạo ra phụ thuộc sự có mặt các gốc R chứ không còn liên quan đến liên kết hydro như trong cấu trúc bậc II.

Mức độ cuộn xoắn, mức độ cấu trúc bậc III của phân tử protein phụ thuộc sự có mặt và vị trí của các Aa có khả năng tạo nên các loại liên kết ion, disunfit, kỵ nước. Bởi vậy, thành phần Aa khác nhau sẽ tạo nên cấu trúc bậc III không giống nhau.

Ở cấu trúc bậc III, phân tử protein đã hình thành các trung tâm hoạt động do có điều kiện để tập hợp các Aa thích hợp lại gần nhau để tạo tâm hoạt động. Đã có tâm hoạt động nên protein bậc III có hoạt tính sinh học và tham gia thực hiện các chức năng sinh học của chúng như chức năng xúc tác (enzyme), chức năng điều tiết (nguyên sinh chất), chức năng vận chuyển ...

3.3.2.4. Cấu tạo protein bậc IV

Ở một số phân tử protein còn có cấu trúc phức tạp hơn. Trong các phân tử này, có một số phân tử protein bậc III có cùng chức năng liên kết lại với nhau nhờ liên kết hấp dẫn để tạo nên phân tử protein lớn hơn, phức tạp hơn - protein bậc IV.

Ví dụ phân tử hemoglobin (Hb) gồm 4 phân tử protein bậc III kết hợp lại: 2 tiểu thể β và 2 tiểu thể α . Mỗi tiểu thể là một phân tử protein bậc III. Hai phân tử dạng α và dạng β có cấu trúc khác nhau làm cho chúng có thể ăn khớp vào nhau nhờ lực hút tĩnh điện. Giữa các tiểu thể không hình thành liên kết cộng hoá trị nên chúng dễ tách rời ra thành các protein độc lập ở cấu trúc bậc III.

3.3.3. Tính chất, vai trò protein

3.3.3.1. Tính chất protein

* *Tính chất lưỡng tính.* Do thành phần protein là các phân tử acid amin, mà acid amin là chất lưỡng tính nên protein cũng là phân tử lưỡng tính. Ngoài ra, do trong thành phần Aa của protein có 2 nhóm:

- Các Aa acid: trong cấu tạo có 2 nhóm COOH, trong đó 1 nhóm dùng để tạo liên kết peptid còn một nhóm hình thành ion COO⁻.

- Các Aa kiềm: trong cấu trúc có 2 nhóm NH₂, trong đó một nhóm tạo liên kết peptid còn một nhóm hình thành NH₃⁺.

Như vậy, phân tử protein vừa có khả năng phân ly như 1 acid tạo COO⁻ vừa có khả năng phân ly như một chất kiềm tạo NH₃⁺ nên mang tính lưỡng tính.

Sự phân ly của protein phụ thuộc pH môi trường.

Nếu protein tích điện thì các phân tử nước sẽ liên kết chung quanh phân tử, bởi liên kết ion tạo nên lớp màng bao bọc bảo vệ cho protein. Ở điểm đẳng điện, do protein trung hoà về điện nên không có màng nước bao bọc, các phân tử bị kết vón vào nhau gây hiện tượng kết tủa.

* *Kết tủa và biến tính.* Khi dung dịch protein có pH bằng điểm đẳng điện, lớp màng nước không được tạo thành sẽ làm cho các phân tử protein không tích điện kết vón lại với nhau. Hoặc do một tác nhân nào đó làm mất màng nước như nhiệt độ cao, acid đặc.... các phân tử protein không được bảo vệ bởi màng nước cũng bị kết vón lại - đó chính là sự kết tủa của protein.

Có nhiều tác nhân gây nên hiện tượng kết tủa của phân tử protein như pH, các muối vô cơ, các acid hữu cơ, acid vô cơ, nhiệt độ

Sự kết tủa có thể thuận nghịch, có thể không thuận nghịch. Sự kết tủa thuận nghịch là sự kết tủa mà khi không còn tác nhân gây kết tủa nữa thì protein lại trở lại trạng thái hoà tan bình thường. Kết tủa không thuận nghịch là dạng kết tủa mà khi không còn tác nhân gây kết tủa, phân tử protein vẫn không hoà tan trở lại. Ví dụ protein kết tủa do muối (NH₄)₂SO₄ khi không còn tác nhân muối thì protein trở lại trạng thái hoà tan. Còn khi kết tủa bởi nhiệt độ cao thì dù có làm nguội dung dịch protein trở lại, protein cũng không hoà tan được.

Khi phân tử protein bị kết tủa, cấu trúc không gian của phân tử bị thay đổi do các liên kết hydro, các liên kết ion, liên kết kỵ nước bị ảnh hưởng.

Mạch polypeptid bị tháo gỡ để hình thành các vùng cuộn thừa ngẫu nhiên. Cấu trúc không gian bị phá vỡ, tâm hoạt động bị biến dạng không còn hoạt động bình thường hay mất khả năng hoạt động Kết quả là tính chất của protein bị biến đổi - đó là sự biến tính của protein.

Sự biến tính cũng có khả năng thuận nghịch và bất thuận nghịch liên quan đến sự kết tủa thuận nghịch và bất thuận nghịch. Các phân tử enzyme khi biến tính không còn khả năng xúc tác. Các protein chức năng không còn hoạt tính để thực hiện chức năng.

3.3.3.2. Vai trò protein

Protein là chất hữu cơ có vai trò đặc biệt trong cơ thể sống. Protein gắn liền với sự sống, tồn tại cùng sự tồn tại của sự sống. Có thể tóm tắt các chức năng chủ yếu của protein như sau:

- Protein là thành phần chủ yếu cấu tạo nên tế bào, đặc biệt là cấu trúc nên màng tế bào.
 - Protein - enzyme là chất xúc tác sinh học, xúc tác các phản ứng hoá sinh xảy ra trong tế bào nên có vai trò quyết định quá trình trao đổi chất-năng lượng của cơ thể.
 - Protein của nguyên sinh chất có vai trò điều tiết các hoạt động sống xảy ra trong cơ thể. Nó quyết định các tính chất của nguyên sinh chất.
 - Nhiều loại protein có chức năng vận chuyển như hemoglobin vận chuyển O_2 trong máu, các chất làm nhiệm vụ vận chuyển qua màng
 - Protein trong cơ có vai trò vận động.
 - Nhiều loại protein là các loại kháng thể được tạo ra trong cơ thể để kháng lại các kháng nguyên gây bệnh giúp cho cơ thể miễn dịch với bệnh tật.
 - Một số protein là hoocmon như insulin có vai trò quan trọng trong điều tiết hoạt động sinh lý của cơ thể (như insulin điều chỉnh lượng glucose trong máu ổn định ở 1%).
- Ngoài ra, tùy cơ thể mà protein còn một số vai trò đặc trưng khác.

3.4. Acid nucleic

3.4.1. Cấu tạo nucleotide

3.4.1.1. Thành phần nucleotide

Nucleotide có 3 nhóm thành phần:

- H_3PO_4 .
- Bazơ nito.
- Đường pentose.

Có 2 loại nucleotide: ribo nucleotide và dezoxi - ribo nucleotide. Thành phần của 2 loại nucleotide có phần giống nhau và cũng có phần khác nhau:

Thành phần	Ribo nucleotide	Dezoxi - ribo nucleotide
H_3PO_4	H_3PO_4	H_3PO_4
Pentose	Ribose	Dezoxi ribose
Bazơ N	A, G, C, U	A, G, C, T

3.4.1.2. Cấu tạo nucleotide

Từ 3 nhóm thành phần trên liên kết với nhau tạo ra nucleotide.

Từ đường pentose liên kết với bazơ nito tạo nên nucleozid - liên kết nối giữa C_1 của pentose với N_3 (nếu là bazơ pirimidin) hay với N_9 (nếu là bazơ nito purin) là liên kết glucosid (N - C) và loại đi 1 phân tử H_2O .

Từ nucleozide, nhóm OH của C₅ của pentose liên kết ester với H₃PO₄ tạo nên nucleotide. Có 2 nhóm nucleotide: ribonucleotide và deoxiribo nucleotide. Mỗi nhóm có 4 loại nucleotide chính và nhiều nucleotide hiếm (nucleotide chính biến đổi thành)

Bazơ nitơ	Ribo nucleotide	Dezoxiribo nucleotide
A	Adenozin.5' - monoP	Dezoxi adenozin5' - mono P
G	Guanozin 5' - monoP	Dezoxi guanozin 5' - mono P
C	Cytidin 5' - monoP	Dezoxi cytidin 5' - mono P
T		Dezoxi timidin 5' - mono P
U	Uridin 5' - mono P	

Từ các nucleotide mono P có thể liên kết thêm 1 H₃PO₄ tạo ra nucleotide - Di P hay liên kết thêm với 2 H₃PO₄ tạo nên nucleotide - Tri P. nucleotide - Tri P là nhóm nucleotide có vai trò rất quan trọng trong cơ thể, đặc biệt là ATP. Trong cấu tạo của nucleotide - Tri P có 2 liên kết giàu năng lượng - gọi là liên kết cao năng tạo ra ở 2 nguyên tử P ngoài cùng.

Ngoài các nucleotide thường trên, trong phân tử acid nucleic, đặc biệt trong ARN còn có nhiều nucleotide hiếm do các nucleotide thường biến đổi bằng nhiều cách:

- Biến đổi bazơ nitơ (metyl hoá hay tio hoá...).
- Biến đổi pentose (metyl hoá).
- Thay đổi cấu trúc bazơ N.
- Thay đổi kiểu cấu trúc nucleotide.

3.4.2. Cấu tạo acid nucleic

3.4.2.1. Cấu tạo chuỗi poly nucleotide

Từ các đơn phân nucleotide liên kết lại bằng liên kết photphodiester tạo nên chuỗi poly nucleotide. Các ribonucleotide nối với nhau cho chuỗi polyribonucleotide, còn các deoxiribonucleotide nối với nhau sẽ tạo nên chuỗi poly deoxiribonucleotide.

Liên kết ester được tạo ra từ nhóm C₃-OH của nucleotide trước với nhóm OH còn lại của H₃PO₄ ở đầu 5' của nucleotide sau. Hai nhóm OH loại 1 phân tử nước và nối lại với nhau bằng liên kết ester. Như vậy, phân tử H₃PO₄ đã tạo ra 1 liên kết ester trong nucleotide và 1 liên kết ester nối 2 nucleotide lại với nhau, do đó gọi là liên kết photphodiester.

Chuỗi polynucleotide mang tính phân cực. Đầu trái luôn có nhóm P là đầu 5', đầu phải luôn luôn có nhóm OH tự do tại C₃ nên gọi là đầu 3'. Chuỗi polynucleotide chỉ nối dài theo chiều 5'-3', tức là nucleotide mới vào liên kết để kéo dài chuỗi chỉ được nối thêm vào đầu 3'.

Từ 4 loại nucleotide (trong ADN là dAMP, dGMP, dCMP và dTMP; trong ARN là AMP, GMP, CMP, UMP) sẽ tạo nên vô số các chuỗi polynucleotide khác nhau. Các chuỗi polynucleotide được phân biệt nhau bởi 3 yếu tố:

- Thành phần các nucleotide.
- Số lượng các nucleotide.
- Trật tự sắp xếp các nucleotide.

Từ polyribonucleotide tạo ra ARN, còn từ polydeoxiribonucleotide sẽ tạo ra ADN.

3.4.2.2. Cấu tạo ADN (aciddeoxiribonucleic)

* *Đặc điểm cấu tạo ADN.* Phân tử ADN được tạo ra từ hai chuỗi polynucleotide - hai chuỗi này xếp song song và ngược chiều nhau. Sự đối song của phân tử ADN bảo đảm có sự liên kết bổ sung giữa hai chuỗi qua các bazơ nitơ. Bazơ nitơ quay vào phía giữa hai chuỗi nên hai chuỗi phải ngược chiều nhau.

Sự đối song cũng đảm bảo sự ổn định cho cấu trúc phân tử ADN. Để có các liên kết bổ sung giữa hai chuỗi thì hai chuỗi phải song song.

Các bazơ nitơ của hai polynucleotide liên kết với nhau bằng liên kết hydro theo nguyên lý bổ sung: A chuỗi này liên kết với T chuỗi kia bằng 2 liên kết hydro và ngược lại G chuỗi này liên kết với C chuỗi kia bằng 3 liên kết hydro.

Tính chất bổ sung trên bảo đảm cho hai chuỗi luôn song song và khoảng cách giữa hai chuỗi không đổi do trong cặp bazơ bổ sung bao giờ cũng có một bazơ purin có kích thước lớn đi kèm một bazơ pirimidin có kích thước bé.

ADN có nhiều kiểu cấu trúc khác nhau. Mỗi kiểu cấu trúc tồn tại trong điều kiện riêng và chúng có thể chuyển đổi lẫn nhau khi thay đổi các điều kiện tương ứng. Hiện nay, người ta tìm thấy trong tế bào ADN tồn tại ở dạng B, A, C, D, Z, E... trong đó, dạng B phổ biến hơn và có vai trò trong cơ chế truyền đạt thông tin di truyền.

Thành phần của ADN cũng rất đa dạng. Sự đa dạng của chuỗi polynucleotide đã phân tích ở trên tạo nên sự đa dạng của ADN.

Hình thái ADN trong tế bào cũng rất đa dạng. Có loại ADN sợi đơn thẳng, sợi đơn dạng vòng, sợi kép thẳng, sợi kép dạng vòng ...

Kích thước ADN cũng rất đa dạng, từ vài trăm cặp bazơ đến hàng triệu cặp bazơ.

* *Cấu trúc không gian ADN dạng B (theo Watson - Crick).* Kết hợp nhiều công trình nghiên cứu về ADN trước đó, đặc biệt là nghiên cứu của Sachgaff cùng những nghiên cứu của mình, năm 1953, Watson và Crick đã công bố mô hình cấu trúc không gian của ADN.

Mặc dù đến nay người ta đã phát hiện thêm nhiều dạng cấu trúc khác của ADN, cũng như xác định được cấu trúc thực của ADN có khác so với mô hình lý thuyết của Watson - Crick, nhưng sự ra đời mô hình của Watson - Crick đã trở thành bước ngoặt trong sinh học, báo hiệu sự ra đời của sinh học phân tử.

Cấu trúc không gian của ADN, theo Watson - Crick, có những đặc điểm cơ bản sau:

- Hai chuỗi polynucleotide đối song, xoắn theo chiều phải.
- Khung dizoxiriboza và H_3PO_4 nằm ngoài bề mặt phân tử.
- Các bazơ nitơ hướng vào phía trong chuỗi xoắn. Mặt phẳng các bazơ

nitơ song song với nhau và thẳng góc với trục phân tử. Hai bazơ nitơ của hai chuỗi liên kết với nhau bằng liên kết hydro theo nguyên tắc bổ sung ($A = T, G \equiv C$). Hai cặp bazơ nitơ gần nhau xếp lệch góc $36^\circ C$.

Đường kính chuỗi xoắn 2 nm. Mặt phẳng hai cặp bazơ nitơ liền nhau cách nhau 0,34 nm. Mỗi vòng xoắn có 10 cặp bazơ nitơ với chiều dài 3,4nm. Kích thước trên là theo tính toán của Watson - Crick, là kích thước gốc. Gần đây, qua xác định bằng thực nghiệm, người ta thấy ADN dạng B (dạng của Watson - Crick) có trung bình 10,5 cặp bazơ nitơ trên một vòng xoắn và chiều dài vòng xoắn là 3,6nm (thay vì 10 cặp và 3,4nm ở mô hình Watson - Crick).

Các dạng cấu trúc của ADN

Đặc tính	Dạng cấu trúc			
	B	A	C	Z
Chiều xoắn	Phải	Phải	Phải	Trái
Số cặp N của 1 vòng	10,0	10,9	$9^{1/3}$	12,0
Đường kính vòng xoắn	$20A^\circ$	$23A^\circ$	$19A^\circ$	$18A^\circ$
Khoảng cách 2n	$3,4A^\circ$	$2,9A^\circ$	$3,3A^\circ$	$3,4A^\circ$
Chiều dài vòng xoắn	$34A^\circ$	$32A^\circ$	$31A^\circ$	$45A^\circ$
Góc của bazơ nitơ với trục	90°	20°	18°	
Góc giữa hai bazơ	36°	$32,7^\circ$	$38,6^\circ$	$- 30^\circ$

3.4.2.3. Cấu tạo ARN

ARN là loại acid nucleic có những đặc điểm về thành phần, cấu tạo giống ADN nhưng cũng có những đặc trưng riêng.

Thành phần ARN chứa riboza thay vì dezoxiribo ở ADN. Bazơ nitơ của ARN, ngoài những thành phần giống ADN, còn có U đặc trưng riêng của ARN, T cũng có trong thành phần của ARN.

Đơn phân của ARN là ribonucleotide. Từ ribonucleotide liên kết với nhau tạo thành chuỗi polyribonucleotide. ARN cấu tạo từ 1 chuỗi polyribonucleotide nhưng cũng có những đoạn tạo liên kết bổ sung giữa hai phần khác nhau của chuỗi, trong đó, A liên kết với U thay cho T.

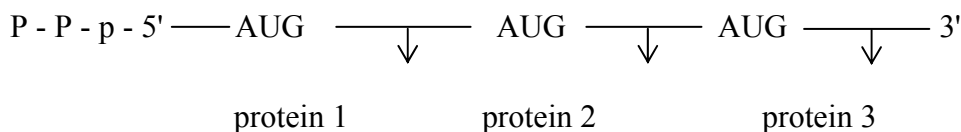
Có nhiều loại ARN với cấu tạo và chức năng khác nhau, ARN thông tin (ARN_m), ARN vận chuyển (ARN_t), ARN ribosome (ARN_r), tiền ARN (proARN), ARN phân tử nhỏ của nhân (Nh s,ng ARN), ARN mồi (primer ADN)...

* ARN_m . ARN_m được tổng hợp ở trong dịch nhân từ ADN. ARN_m có đời sống rất ngắn: ở procariote ARN_m chỉ tồn tại trong vài sau phút khi thực hiện xong quá trình dịch mã, còn ở eucariote có thể kéo dài từ vài phút đến vài ngày. ARN_m được tái tạo rất nhanh và nó chỉ tồn tại trong thời gian của một thông tin. Một ARN_m có thể được đọc nhiều lần nếu tiến hành dịch mã trên polyribosome.

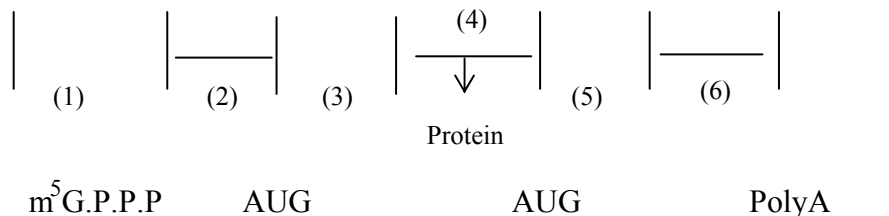
Kích thước ARN_m tùy thuộc kích thước phân tử protein do nó phụ trách tổng hợp. Số lượng ARN_m ở các tế bào khác nhau không giống nhau. Ở tế bào người có khoảng 80.000 - 100.000 ARN_m khác nhau trong một tế bào.

ARN_m có cấu tạo tổng quát như sau:

- Ở procariote:



- Ở eucariote:



ARN_m ở eucariote có các phần:

- (1) Mũ.
- (2) Phần không mã hoá.
- (3) Mã mở đầu.
- (4) Phần mã hoá acid amin.
- (5) Mã kết thúc (một trong ba mã: UAG, UAA, UGA).
- (6) Đuôi (gồm cả đoạn polyA - có khoảng 150 - 200A).

* ARN_t . ARN_t được tổng hợp từ dịch nhân. ARN_t là loại có kích thước bé chỉ có khoảng 75 - 90 nucleotide với hằng số lắng là 4,5s (M = 25000 - 30.000). Trong thành phần của ARN_t có khoảng 30 loại nucleotide hiếm, chiếm 10% tổng số nucleotide của phân tử.

Nhiệm vụ của ARN_t là vận chuyển acid amin từ tế bào chất đến ribosome để tổng hợp protein ở đó, cho nên với mỗi acid amin phải có ít nhất một ARN_t tương ứng. Nhưng trong tế bào, do một Aa có thể mã hoá bởi nhiều bộ ba, cho nên cũng sẽ có nhiều ARN_t cùng vận chuyển một loại acid amin.

ARN_t có cấu trúc không gian đặc trưng. Phân tử ARN_t có cấu trúc chia nhiều thùy như dạng lá chẻ ba, trong đó, có đoạn dạng vòng không có liên kết bổ sung, có đoạn hình thành liên kết bổ sung. Người ta chia ARN_t ra làm 5 vùng có thành phần chức năng khác nhau.

* *ARN_r*. ARN_r được tổng hợp trong nhân con và ngay sau đó liên kết với protein để tạo nên các phân tử ribonucleoprotein là các tiền ribosome. Qua quá trình trưởng thành, các ribonucleoprotein này chuyển từ nhân con ra tế bào chất và tạo thành ribosome ở đó.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Phạm Thị Trân Châu, Trần Thị Áng (1992), *Hoá Sinh học*, Nxb Giáo dục Hà Nội.
2. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học Quốc gia Hà Nội.
3. Nguyễn Bá Lộc (2000), *Hoá sinh*, Nxb Giáo dục Hà Nội.

Phần II

CẤU TẠO VÀ CHỨC NĂNG CỦA TẾ BÀO

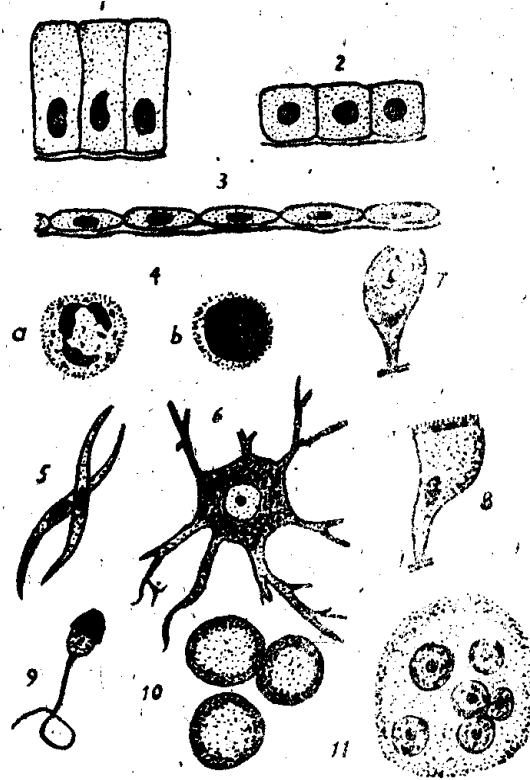
Chương 4

ĐẠI CƯƠNG VỀ TẾ BÀO

4.1. Hình thái của tế bào

4.1.1. Hình dạng

Tế bào thường có hình dạng tương đối cố định và đặc trưng cho mỗi loại tế bào. Ví dụ: tinh trùng, tế bào trứng, tế bào thần kinh, tế bào hồng cầu, các loại tế bào biểu mô... Tuy vậy, có một số tế bào luôn luôn thay đổi hình dạng như: amíp, bạch cầu... Trong môi trường lỏng, tế bào có dạng hình cầu như bạch cầu trong máu. Đa số tế bào động vật và thực vật có dạng hình khối đa giác, có loại phân nhánh (hình 4.1).



Hình 4.1. Hình dạng tế bào

1. Tế bào hình lăng trụ; 2. Tế bào hình khối vuông; 3. Tế bào dẹt; 4a. Bạch cầu nhân hình củ lạc; 4b. Tế bào lim phô; 5. Tế bào cơ trơn;
6. Tế bào thần kinh đa cực; 7. Tế bào hình lăng trụ tiết nhầy; 8. Tế bào mầm khứa;
9. Tinh trùng; 10. Hồng cầu; 11. Tế bào đa nhân.

4.1.2. Kích thước

Kích thước của tế bào rất khác nhau đối với các loài khác nhau. Nói chung, tế bào có độ lớn trung bình vào khoảng 3 - 30 μ m. Nhưng có những tế bào rất lớn có thể nhìn

thấy, sờ mó được như trứng gà, trứng vịt... Tế bào có kích thước lớn nhất là trứng đà điểu, đường kính đạt tới 17,5cm. Trái lại, đa số tế bào vi khuẩn có kích thước từ 1 - 3 μ m.

Ngày nay, người ta đã khám phá ra một loại tế bào có thể xem là nhỏ nhất, đó là tế bào microplasma laidlawii có đường kính 0,1 μ m, chỉ lớn hơn nguyên tử hydro 1.000 lần và gần bằng kích thước của siêu vi khuẩn. Trong nó chỉ chứa khoảng 1.000 hoặc chục nghìn các đại phân tử sinh học và tổng hợp vài chục các enzyme khác nhau.

Thể tích của tế bào cũng rất thay đổi ở các dạng khác nhau. Tế bào vi khuẩn có thể tích vào khoảng 2,5 μ m³. Đối với các tế bào của các mô ở người (trừ một số tế bào thần kinh) có thể tích vào khoảng từ 200 đến 15.000 μ m³. Thường thể tích của các loại tế bào là cố định và không phụ thuộc vào thể tích chung của cơ thể. Ví dụ: tế bào thận, gan của bò, ngựa, chuột... đều có thể tích như nhau. Sự sai khác về kích thước của cơ quan là do số lượng tế bào chứ không phải là do kích thước của tế bào.

4.1.3. Số lượng tế bào

Số lượng tế bào trong các cơ thể khác nhau thì rất khác nhau. Sinh vật đơn bào, cơ thể chỉ có một tế bào. Các sinh vật đa bào, trong cơ thể có từ vài trăm tế bào (như nhóm trùng bánh xe có 400 tế bào) đến hàng tỉ tế bào. Ví dụ: cơ thể người có 6.10¹⁴ tế bào chỉ tính riêng hồng cầu trong máu người cũng đã đạt tới 23 nghìn tỉ.

Tuy nhiên, cơ thể đa bào dù có số lượng tế bào lớn đến bao nhiêu cũng được phát triển từ 1 tế bào khởi nguyên: hợp tử.

4.2. Các dạng tế bào và cấu trúc đại cương

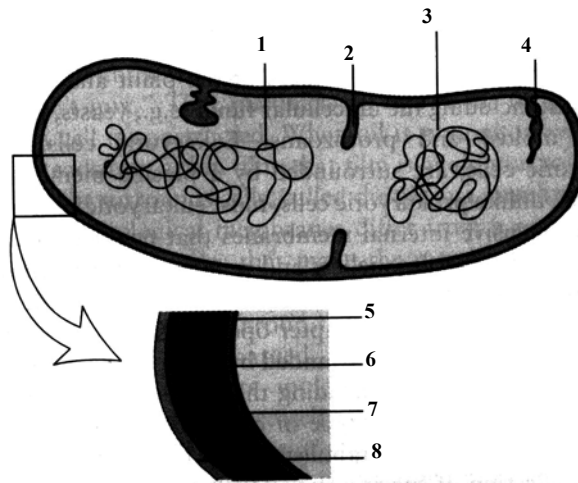
Trong thực tế, không tồn tại một dạng tế bào chung nhất cho tất cả các cơ thể sinh vật, mà tế bào phân hoá ở nhiều dạng khác nhau trong quá trình tiến hoá của sinh vật. Ngày nay, nhờ kỹ thuật kính hiển vi điện tử, người ta đã xác lập được hai dạng tế bào:

- Dạng có nhân nguyên thủy (procaryota) có tổ chức còn nguyên thủy, chưa có màng nhân.
- Dạng tế bào có nhân chính thức (eucaryota).

4.2.1. Tế bào nhân nguyên thủy (procaryote)

Thuộc loại tế bào nhân nguyên thủy có vi khuẩn (bacteria) và vi khuẩn lam (cyanobactena). Tế bào của chúng có kích thước từ 0,5 - 3 μ m, thiếu màng nhân, thiếu các bào quan chính thức như: lục lạp, thể lyzom, phức hệ Golgi... Ở bọn này, thông tin di truyền được tích trong nhiễm sắc thể gồm mạch xoắn kép ADN dạng vòng, nhiễm sắc thể này không chứa các protide kiềm, thiếu bộ máy phân bào và hạch nhân.

Ví dụ: tế bào vi khuẩn *escherichia coli* (hình 4.2).



Hình 4.2. Sơ đồ tế bào của sinh vật có nhân nguyên thủy (theo Lodish)

1. Sợi ADN; 2 Vách tế bào; 3. Plasmic; 4. Metosome; 5. Màng sinh chất; 6. Vách tế bào; 7. Khoảng trống màng bao; 8. Màng ngoài.

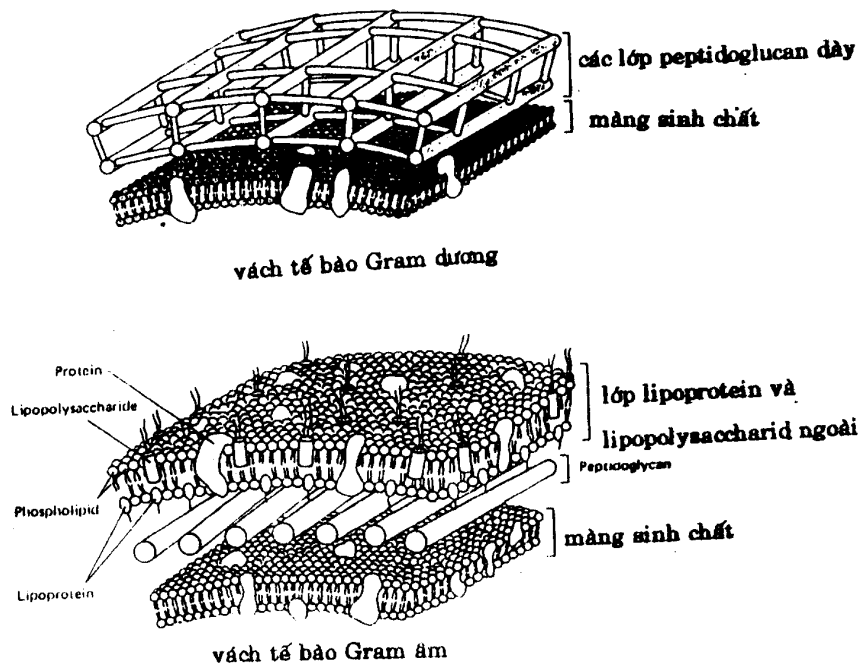
Vách tế bào bao phía ngoài màng sinh chất tạo nên khung cứng vững chắc cho tế bào; có nhiệm vụ bảo vệ sự tác động cơ học, giữ và cố định hình dạng của tế bào, quan trọng hơn cả là chống chịu các tác nhân bất lợi, nhất là áp suất thẩm thấu của môi trường bên ngoài. Độ vững chắc của vách tế bào có được là nhờ các tính chất của peptidoglucan (còn gọi là murein) chỉ có ở procaryote. Peptidoglucan được cấu tạo từ hai loại đường gắn với một peptid ngắn gồm hai acid amin, chỉ có ở vách tế bào vi khuẩn. Các đường và các peptid kết nối với nhau thành một đại phân tử bao bọc toàn bộ màng tế bào.

Do phản ứng nhuộm màu violet mà người ta phân biệt được hai loại vi khuẩn: Gram dương hấp thụ và giữ lại màu và Gram âm không nhuộm màu.

Vách tế bào của các vi khuẩn Gram dương như *streptococcus* rất dày, gồm peptidoglucan.

Vách của tế bào Gram âm như *E.coli* gồm 3 lớp: màng tế bào trong cùng, peptidoglucan và lớp dày ngoài cùng gồm lipoprotein và liposaccharide tạo phức hợp lipopolysaccharide.

Dưới vách tế bào là màng sinh chất bao bọc tế bào chất (hình 4.3).



Hình 4.3. Vách tế bào vi khuẩn (theo Phạm Thành Hồ)

Mesosome là cấu trúc do màng tế bào xếp thành nhiều nếp nhăn, lõm sâu vào khối tế bào chất. Có thể đây là nơi gắn ADN vào màng.

Trong nguyên sinh chất có vùng tương tự nhân gọi là nucleotide. Bộ gen chứa một phân tử ADN lớn, vòng tròn, trơn (nghĩa là không gắn thêm protein). Sợi ADN của tế bào procaryota cũng mang bộ gen xếp theo đường thẳng, các gen này xác định các đặc tính di truyền của tế bào và các hoạt tính thông thường nên cũng được gọi là nhiễm sắc thể. Ngoài ra, tế bào procaryote còn có thể có các phân tử ADN nhỏ độc lập gọi là plasmid. plasmid thường cũng có dạng vòng tròn.

Các ribosome nằm rải rác trong tế bào chất, chúng sẽ gắn lên mRNA để tổng hợp protein.

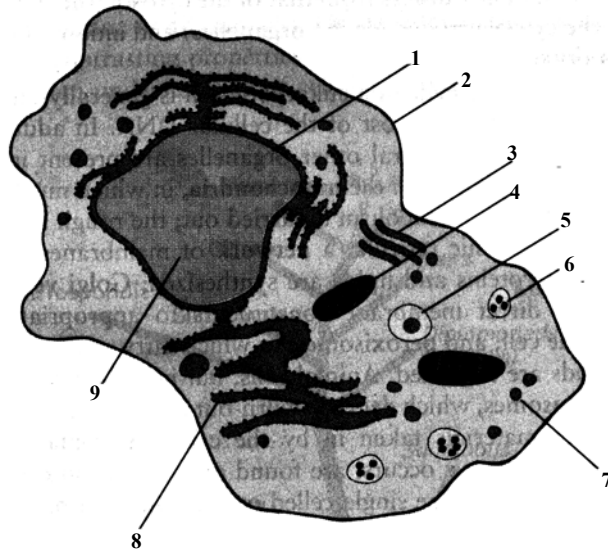
Phần lớn vi khuẩn quang hợp chứa chlorophyll gắn với màng hay các phiến mỏng (tấm).

Một số vi khuẩn có các cấu trúc lông nhỏ gọi là tiêm mao (flagella) dùng để bơi.

Tế bào procaryota phân bố khắp nơi trên quả đất. Chúng sinh trưởng rất nhanh, chu kỳ một thế hệ ngắn, đa dạng về sinh hoá và rất mềm dẻo về di truyền.

4.2.2. Tế bào nhân thực (eucaryota)

Tế bào của tất cả các cơ thể còn lại như: tảo, nấm, động vật đơn bào, tế bào thực vật và động vật thuộc loại tế bào có nhân chính thức. Nhóm sinh vật này nhận được bọc trong màng nhân. Trong tế bào chất, hệ thống màng rất phát triển như: mạng lưới nội sinh chất, phức hệ Golgi, cùng các bào quan có màng như ty thể, lạp thể, lysosom. Nhân chứa hạch nhân và nhiễm sắc thể. Nhiễm sắc thể gồm ADN và histon. Quá trình phân bào rất phức tạp nên cần có bộ máy phân bào (hình 4.4).



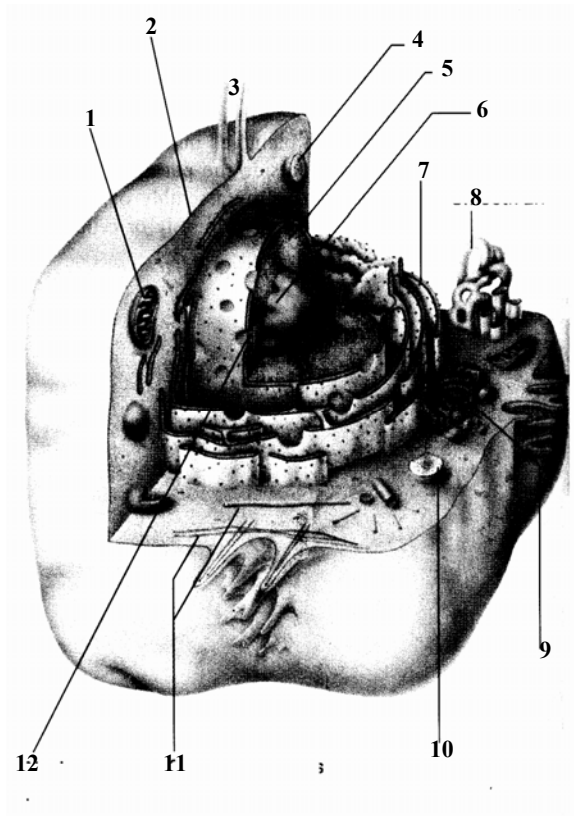
Hình 4.4. Sơ đồ cấu tạo tế bào của sinh vật nhân thật (theo Lodish)

1. Màng nhân; 2. Màng tế bào; 3. Thể Golgi; 4. Ty thể; 5. Peroxisome;
6. Lysosome; 7. Túi tiết; 8. Lưới nội chất hạt; 9. Nhân.

4.2.3. Tế bào thực vật và động vật

4.2.3.1. Tế bào thực vật

Tế bào thực vật có lớp vỏ bao ngoài: polysaccharide (cellulose), trong tế bào chất có chứa các không bào. Bộ máy phân bào thường thiếu trung tử. Đa số tế bào thực vật có lục lạp là cơ quan chuyển hoá quang năng thành hoá năng. Sự phân chia tế bào chất thực hiện nhờ sự phát triển một vách ngăn mới chia tế bào thành hai phần bằng nhau (hình 4.5).



Hình 4.5. Mô hình cấu tạo tế bào thực vật (theo Lodish)

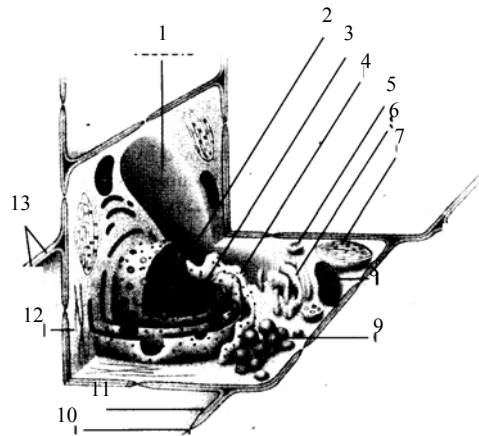
1. Ty thể; 2. Màng nguyên sinh chất; 3. Tơ ngoài; 4. Peroxisom; 5. Nhân; 6. Hạch nhân; 7. Lưới nội chất hạt; 8. Lưới nội chất nhẵn; 9. Phức hệ Golgi; 10. Lvsosom; 11. Vi sợi ; 12. Lỗ nhân.

4.2.3.2. Tế bào động vật

Tế bào động vật thường không có vỏ bao ngoài, không có lục lạp, phân bào bằng sự hình thành eo thắt (hình 4.6).

Trong cơ thể động vật, các tế bào phân hoá khác nhau phụ thuộc vào chức năng riêng của chúng. Ở các động vật đơn bào, cơ thể chỉ gồm một tế bào, nhưng có nhiều cơ quan nhỏ (bào quan đảm nhận chức năng khác nhau, giống như động vật đa bào).

Tất cả các dạng tế bào khác nhau phản ánh tính chất tiến hoá đa dạng của vật chất sống, cho phép tế bào thích nghi với những chức năng khác nhau, thích nghi với những điều kiện sống khác nhau (bảng 4.1).



Hình 4.6. Mô hình cấu tạo tế bào động vật (theo Lodish)

1. Không bào; 2. Hạch nhân; 3. Nhân; 4. Nội chất hạt;
 5. Peroxisom; 6. Lưới nội chất nhẵn; 7. Lục lạp; 8. Ty thể; 9. Thể Golgi;
 10. Sợi liên bào; 11. Màng sinh chất; 12. Vi sợi đỡ tế bào; 13. Vách tế bào.

Bảng 4.1. So sánh giữa các tế bào procaryote và eucaryota

TT	Các điểm so sánh	Nhóm sinh vật	
		Procaryota (vi khuẩn, vi khuẩn lam)	Eucaryota (nấm, thực, động vật)
1	Kích thước	1 - 10 μ m	10 - 100 μ m
2	Màng nhân	Không	Có
3	Các nhiễm sắc thể	Một vòng tròn, không có protein histon	Nhiều, thẳng, có protein histon
4	Bộ Golgi	Không	Có
5	Lưới nội sinh chất	Không	Có
6	Lyzosom	Không	Có
7	Ty thể	Không	Có
8	Chlorophyll	Không có trong lục lạp	Trong lục lạp
9	Ribosome	Tương đối nhỏ	Tương đối to
10	Vi ống, vi sợi	Không	Có
11	Lông	Không có cấu trúc 9 + 2	Có cấu trúc 9 + 2

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.
2. Phạm Thành Hồ (1995), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Tủ sách Đại học tổng hợp Tp. Hồ Chí Minh.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

3. Bruce Alberts, Dennis Bray, Julian Lewis Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson (1983), *Molecular biology of The Cell*, Garland Publishing, Inc, New York & London.
4. Lodish, Berk, Zipursky, Matsudaira, Baltimore, Darnell (1999), *Molecular Cell Biology, Media Connected*, W.H. Freeman and Company.
5. W.D. Phillips and T. J. Chilton (1991), *A - Level Biology*, Oxford University Press.

Chương 5

MÀNG SINH CHẤT (Plasma membrane)

5.1. Khái niệm về hệ thống màng sinh học

Tất cả các loại tế bào, không có ngoại lệ, kể cả những tế bào được xem là “trần” khi xem dưới kính hiển vi thường đều được bao bởi cái màng gọi là màng sinh chất có cấu trúc hiển vi và phân tử giống nhau.

Màng sinh chất là màng lipoproteide bao phủ khối tế bào chất của tế bào. Màng sinh chất cách ly tế bào với môi trường ngoại bào, thực hiện sự trao đổi vật chất và thông tin giữa tế bào và môi trường.

Màng sinh chất tồn tại ở tất cả các dạng tế bào procaryota cũng như eucaryota. Người ta đã tìm thấy ở nhiều loại virus có lớp màng lipoproteide bao bọc xung quanh lõi nucleocapside. Ở *Togavirus*, *Rabdovirus* và *Mixcovirus*, lớp màng bao gồm lớp lipid kép liên kết với glycoproteide ở phía ngoài. Màng sinh chất ở các dạng tế bào khác nhau có cấu tạo khác nhau về hàm lượng các chất về sự phân bố của các phân tử trong màng, có thể biến đổi về siêu cấu trúc để thực hiện các chức năng riêng biệt, nhưng đều có diện cấu tạo chung và thành phần sinh hoá điển hình.

5.2. Cấu tạo màng sinh chất

5.2.1. Thành phần hoá học của màng

5.2.1.1. Lipid

Lipid trong màng chủ yếu có hai dạng:

- Dạng lipid phân cực (ưa nước)
- Dạng lipid trung tính (ky nước)

Đối với tế bào động vật (hồng cầu, mô...), lipid chiếm 40 - 50% trọng lượng khô. Trong đó, dạng phân cực gồm có phospholipid chiếm 80% tổng số lipid, sphingolipid. Trong các loại lipid trung tính có cholesterol và acid béo tự do là quan trọng hơn cả.

5.2.1.2. Protein

Ngày nay, người ta đã xác định được hai loại protide có trong cấu trúc màng, đó là:

- Dạng hình cầu hấp thụ trên bề mặt ranh giới của hai pha lipid và protein, hoạt tính enzyme của màng chủ yếu phụ thuộc vào protein này.

- Dạng sợi, chúng cùng với phospholipid giữ vai trò chủ yếu cấu tạo nên màng, làm cho nó có tính đàn hồi cao và mềm dẻo về mặt cơ học.

Hàm lượng protein thay đổi tùy theo từng loại màng, ví dụ màng tế bào cơ có 65%, màng tế bào gan có 85%.

5.2.1.3. Gluxit

Các glucit thường gặp trong màng tế bào gồm:

- Polysaccharide có ở màng tế bào động vật. Người ta cho rằng chúng có vai trò quan trọng trong việc xác định tính kháng nguyên của bề mặt tế bào.

- Olygosaccharide mọc trên các đảo protein. Có giả thiết cho rằng nó có nhiệm vụ giữ sự ổn định của cấu trúc màng.

Ngoài ra, các glucit còn kết hợp với lipid và pritein để tạo nên glycoprotein và glycolipid.

5.2.1.4. Các chất khác

- Dạng các ion liên kết cố định với cấu trúc màng, quan trọng nhất là Ca^{++} , ngoài ra còn có Mg^{++} , K^+ , Na^+ .

- Dạng các ion tự do di chuyển qua màng, hoặc tham gia vào các quá trình trao đổi chất xảy ra trong thành phần cấu trúc màng.

- Nước: nước trong tế bào tồn tại dưới hai dạng tự do và liên kết. Nước liên kết quan trọng nhất là nước liên kết với lipoprotein. Phần nước này không bị mất đi ngay cả khi ta sấy khô tế bào.

5.2.2. Cấu trúc phân tử của màng sinh chất

Thành phần chủ yếu của màng sinh chất là lipid và protein, vì vậy, để có thể tìm hiểu được cấu trúc phân tử của màng sinh chất, trước hết xét mối quan hệ giữa lipid và protein.

Tất cả các thuyết về cấu trúc màng sinh học đều tập trung vào việc mô hình hoá sự tương tác và phân bố trong không gian của lipid và protein.

5.2.2.1. Mô hình cấu trúc màng của Davson - Danielli

Từ lâu, người ta đã biết rằng lipid và nhiều chất hoà tan trong lipid di chuyển dễ dàng giữa tế bào và môi trường xung quanh. Từ đó cho rằng màng tế bào có chứa lipid.

Năm 1925, E.Gorter và F.Grendel đã chiết xuất lipid từ màng hồng cầu và hoà tan chúng vào benzen rồi nhỏ dung dịch lên trên bề mặt nước chứa trong một cái khay nhỏ. Khi benzen bay hơi, trên bề mặt nước còn lại một lớp màng gồm các phân tử lipid phân cực. Đo diện tích của lớp màng

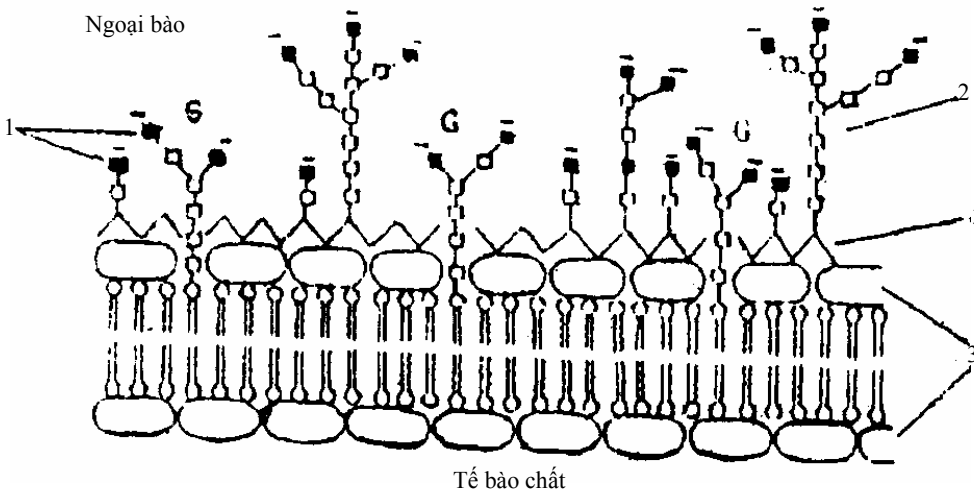
đơn phân tử này, hai ông thấy nó gấp đôi diện tích bề mặt của tất cả các tế bào hồng cầu ban đầu dùng để chiết xuất lipid. Trên cơ sở đó, hai ông kết luận: "Thành phần cấu trúc màng bao gồm hai lớp phân tử lipid".

Dựa vào tính thấm của màng, các kết luận của Gorter và Grendel, đồng thời dựa vào kết quả nghiên cứu của mình năm 1935, J.Danielli ở trường Đại học Princenton và H. Davson ở trường Đại học Luân Đôn đã xây dựng mô hình cấu trúc màng đầu tiên.

Theo mô hình của hai ông thì cơ sở cấu trúc của màng bao gồm hai lớp phân tử phospholipid nằm thẳng góc với bề mặt tế bào. Các nhóm phân cực (ưa nước) quay ra ngoài, hướng về nước. Các nhóm không phân cực (ky nước) thì quay lại với nhau. Phía

ngoài và phía trong lớp phospholipid có một lớp phân tử protein hình cầu. Trong đó, các nhóm phân cực của protein cũng hướng ra ngoài và các nhóm không phân cực hướng về phía lipid. Các phân tử protein tạo nên lỗ cực của màng.

Theo tính toán của các tác giả thì chiều dày của màng khoảng 80µm và lực tác dụng giữa 2 màng là lực tĩnh điện (hình 5.1).



Hình 5.1. Mô hình cấu trúc màng của Davson - Danielli (theo Robertis)

1. Gốc acid sialic; 2. Mạch bên của oligosaccharide;
3. Glycoprotein; 4. Protein cấu trúc.

Mô hình cấu trúc màng của Davson - Danielli đã giải thích được tính bền vững, đàn hồi, tính thấm có chọn lọc của màng đối với lipid và các chất hoà tan trong lipid, giải thích được mối quan hệ của protein với các lỗ cực. Hai ông cho rằng ở hai phía của màng được bao bọc bằng protein, trong khi các lỗ mang điện tích được bao bọc bởi protein sẽ cho phép các phân tử nhỏ và một số ion đi qua màng.

5.2.2.2. Mô hình khảm lỏng của Singer - Nicolson

Năm 1972, S.J. Singer ở trường Đại học tổng hợp California và G. L. Nicolson ở viện Salk đã đưa ra mô hình khảm lỏng (fluid mosaic model).

Mô hình khảm lỏng đã chấp nhận quan điểm của Davson - Danielli về lớp kép phospholipid định hướng: đuôi kỵ nước vào trong và đầu ưa nước hướng ra môi trường ngoài chứa nước. Nhưng sự sắp xếp của protein hoàn toàn khác mô hình của Davson - Danielli. Thay vì bao bọc lấy phía ngoài màng thì hàng loạt protein đặc hiệu thâm nhập sâu vào trong màng để làm cầu nối cho hàng loạt các chức năng cơ bản của màng.

- Các protein nằm ở mặt ngoài (protein ngoại biên) thì khác với protein nằm ở mặt trong, một số màng hoàn toàn không có protein ngoại biên.

- Các protein định vị một phần hoặc hoàn toàn nằm trong lớp kép phospholipid (nội protein), có những vị trí như sau:

- + Một số nằm hoàn toàn trong lớp kép phospholipid.
- + Một số khác có một phần đi qua bề mặt màng.
- + Một số khác có một nửa nằm ngoài lớp kép phospholipid, nửa khác nằm ở nửa trong lớp kép phospholipid.
- Các protein sợi nằm một phần trong màng hoặc xuyên qua màng.

Một số xuyên qua toàn bộ lớp kép phospholipid, nối với môi trường nước ở cả hai mặt.

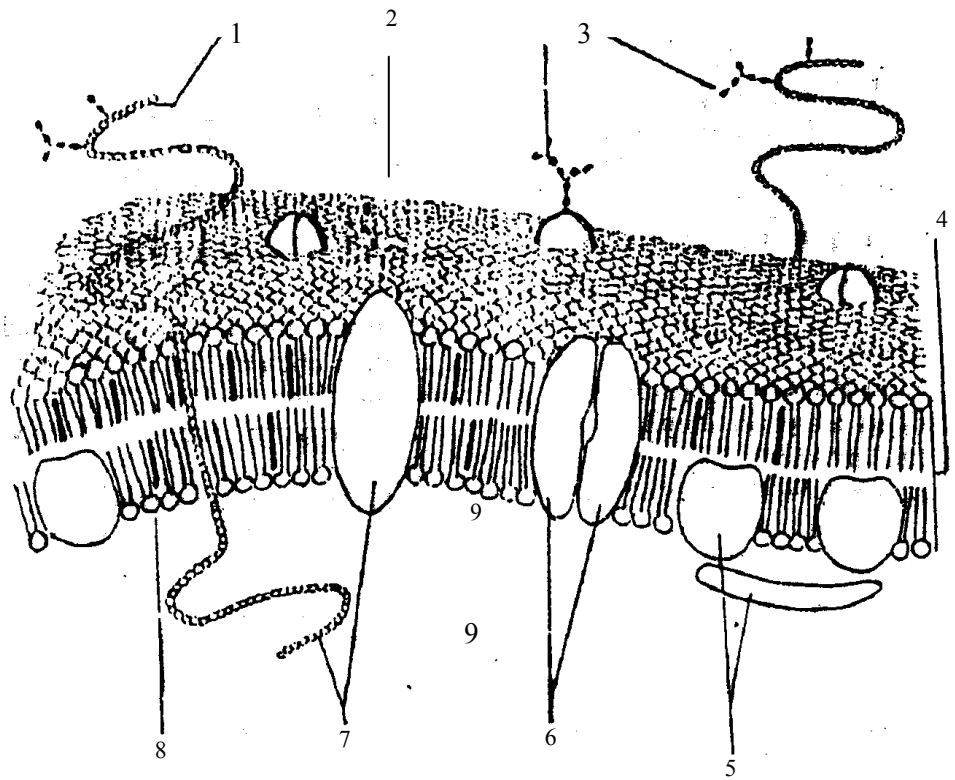
Lớp kép phospholipid tạo nên phần chính của màng. Trong màng nguyên sinh chất ở các cơ thể bậc cao, ngoài phospholipid, còn có cholesterol.

Điểm đặc biệt đáng chú ý là: cấu trúc của màng không có tính ổn định. Các phân tử lipid có thể di chuyển dọc theo màng. Tính linh hoạt lớn nhất của phospholipid là ở những màng có hàm lượng phospholipid không no cao và ở những màng không chứa cholesterol. Khi có cholesterol, nó sẽ gắn với phospholipid bên cạnh và liên kết chúng lại với nhau làm giảm tính linh hoạt của chúng.

Các protein cũng có thể chuyển động, nhưng chậm hơn nhiều so với phospholipid. Có một số loại protein của màng bị gắn chặt vào một chỗ, do đó sẽ làm hạn chế tính linh hoạt của màng

Trong mô hình khảm lỏng, các lỗ trên màng được thể hiện như các đường ống xuyên qua một hoặc một nhóm phân tử protein. Khả năng của

các protein không bị cố định mà trôi trong lớp kép của phospholipid đã giải thích tính linh hoạt của nhiều lỗ trên màng. Tính chất đặc biệt của một số nhóm R của acid amin đã tạo cho các lỗ màng có tính chọn lọc cao, nghĩa là không phải tất cả các ion hoặc các phân tử nhỏ đều có thể dễ dàng đi qua, mà một số khác không qua được (hình 5.2).



Hình 5.2. Mô hình khảm lỏng về cấu trúc màng sinh chất (theo Philips)

1. Protein sợi; 2. Mặt ngoài của màng; 3. Các nhóm hydrat bám vào protein hình cầu; 4. Lớp kép lipid; 5. Các protein bám màng; 6. Protein tạo lỗ; 7. Protein xuyên màng; 8. Cholesterol làm ổn định cấu trúc màng. 9. Bên trong tế bào.

5.2.2.3. Quan điểm hiện nay về cấu trúc màng

Mặc dù mô hình khảm lỏng của Singer và Nicolson đã thuyết phục nhiều người, nhưng hiện nay, nhờ có phương pháp nghiên cứu hiện đại, các nhà khoa học đã làm sáng tỏ thêm cấu trúc của màng. Theo quan điểm hiện đại, màng sinh chất cũng được cấu tạo bởi lớp kép lipid và protein, cũng có thể là sợi, hình cầu và phân bố linh động ở các vị trí khác nhau.

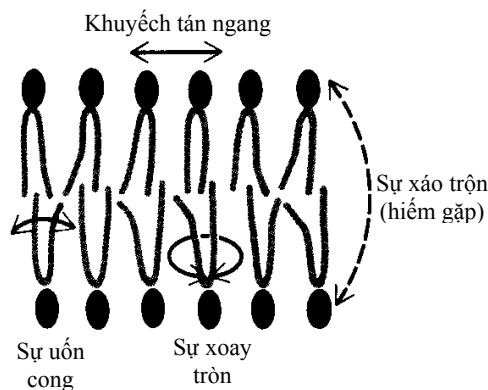
- **Lớp phân tử kép lipid:** gọi là lớp phân tử kép lipid vì lớp này gồm hai lớp phân tử lipid áp sát nhau, làm nên cấu trúc cơ bản hình vỏ cầu bao bọc quanh tế bào, chính vì vậy mà lớp phân tử lipid kép được gọi là phần màng cơ bản của màng sinh chất.

Màng lipid có thành phần cấu tạo và đặc tính cơ bản như sau: về thành phần hoá học, màng lipid gồm có hai loại: phospholipid và cholesterol. Tính chất chung của hai loại này là mỗi phân tử đều có một đầu ưa nước và một đầu kỵ nước. Đầu ưa nước quay ra ngoài tế bào hoặc vào trong tế bào chất để tiếp xúc với nước của môi trường hoặc của tế bào chất; đầu kỵ nước thì quay vào giữa, nơi tiếp giáp của hai lớp lipid. Tính chất đầu đầu kỵ nước này đã làm cho màng luôn luôn có xu hướng kết dính các phân tử lipid với nhau để cho

đầu kỵ nước khỏi tiếp xúc với nước, lớp phân tử kép lipid còn khép kín lại tạo thành một túi kín để cho tất cả các đầu kỵ nước đều được giấu kín, tách khỏi nước. Nhờ tính chất này mà màng lipid có khả năng tự khép kín, tái tổ hợp nhanh mỗi khi bị mở ra, xé ra hoặc tiếp thu một bộ phận màng lipid mới vào màng.

Các phospholipid: các phospholipid, nói chung, rất ít tan trong nước. Có rất nhiều loại phospholipid, chúng chiếm khoảng 55% trong thành phần lipid của màng. Bốn loại chính theo thứ tự từ nhiều đến ít là: phosphatidylcholin, sphingomyelin, phosphatidylethanolamin, phosphatidylserin. Ngoài ra còn có phosphatidylinositol với tỷ lệ ít hơn.

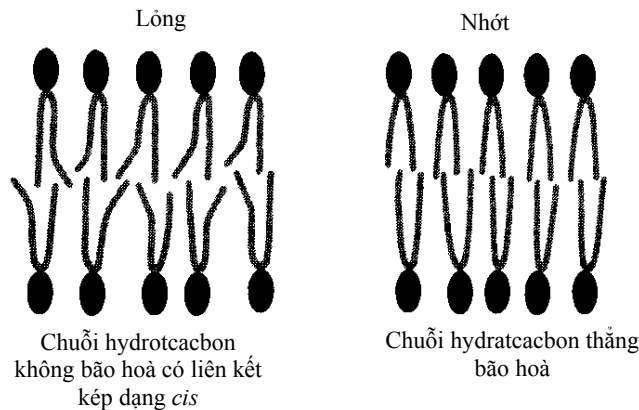
Các loại phân tử này xếp xen kẽ với nhau, từng phân tử có thể quay xung quanh chính trục của mình và đổi chỗ cho các phân tử bên cạnh hoặc cùng một lớp phân tử theo chiều ngang. Sự đổi chỗ này là thường xuyên. Chúng còn có thể đổi chỗ cho nhau tại hai lớp phân tử đối diện nhau, nhưng trường hợp này rất hiếm xảy ra so với sự đổi chỗ theo chiều ngang. Khi đổi chỗ sang lớp màng đối diện, các phospholipid phải cho phần đầu ưa nước vượt qua lớp tiếp giáp kỵ nước giữa hai lá màng, cho nên có sự can thiệp của một hoặc một số protein màng (hình 5.3).



Hình 5.3. Các dạng chuyển động của phân tử lipid trong lớp

phospholipid kép (theo Bruce Alberts)
 Chính sự vận động liên tục này tạo nên tính linh động của màng tế bào. Hai lớp màng thường chứa nội dung phospholipid khác nhau.

Ngoài chức năng là thành phần chính tạo nên lớp màng cơ bản của tế bào và là thành phần chính phụ trách sự vận chuyển thụ động vật chất qua màng, các phospholipid được coi như là cơ sở để dung nạp các phân tử protein màng, các nhánh glucit trên bề mặt màng, làm cho màng có thêm nhiều chức năng có tính đặc hiệu (hình 5.4).

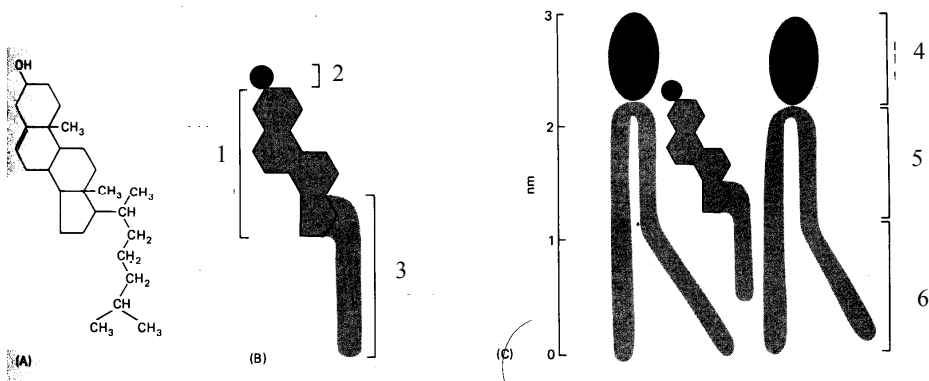


Hình 5.4. Liên kết đôi của chuỗi hydrocacbon không bão hoà làm tăng trạng thái lỏng của màng kép phospholipid và làm cản trở sự tập hợp các chuỗi phân tử khác (theo Bruce Alberts)

Cholesterol: là loại phân tử lipid nằm xen kẽ các phospholipid và rải rác trong hai lớp màng. Cholesterol chiếm từ 20 - 30% thành phần lipid của màng và màng tế bào là loại màng sinh chất có tỉ lệ cholesterol cao nhất. Tỉ lệ cholesterol càng cao thì màng càng cứng và bớt tính lỏng linh động. Cholesterol làm cho màng thêm vững chắc (những dòng tế bào đột biến không có khả năng tổng hợp cholesterol nên bị tan đi nhanh do màng lipid không tồn tại được). Thành phần còn lại của lipid là glycolipid (khoảng 18%) và acid béo kỵ nước (khoảng 2%) (hình 5.5).

- **Các phân tử protein màng tế bào**: màng lipid đảm nhận phần cấu trúc cơ bản, còn các chức năng đặc hiệu của màng thì phần lớn do các phân tử protein đảm nhiệm. Cho đến nay, người ta đã phát hiện trên 50 loại protein màng (cùng có trên một màng duy nhất). Tỉ lệ protein trên lipid là xấp xỉ 1 ở màng tế bào hồng cầu.

Căn cứ vào cách liên kết với màng lipid, người ta chia protein màng ra 2 loại: protein xuyên màng và protein ngoại vi.



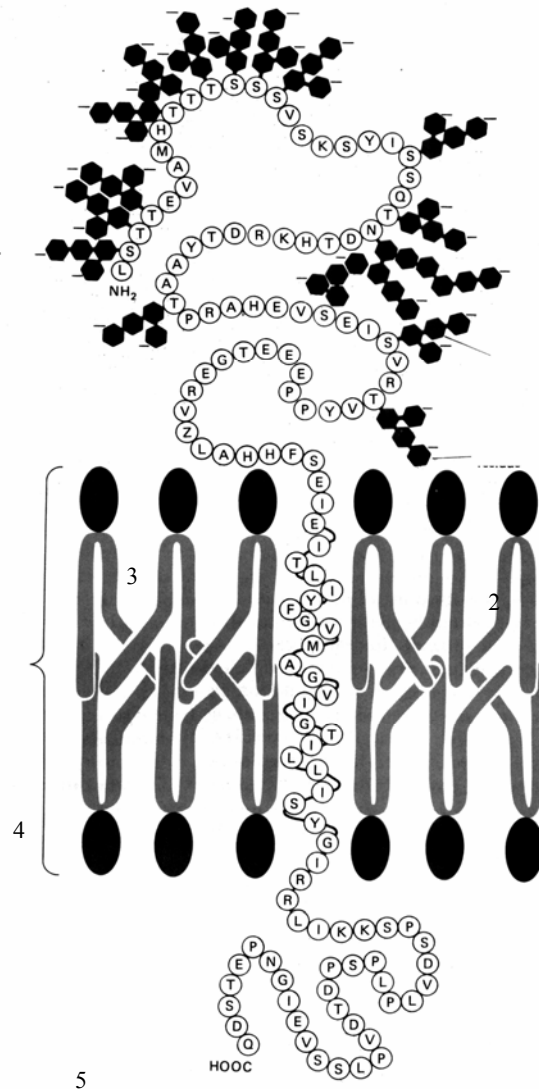
Hình 5.5. Cholesterol (theo Bruce Alberts)

- A. Cấu trúc phân tử; B. Mô hình cấu trúc; C. Mô tả cùng với 2 phân tử phospholipid trong một lớp; 1. Các vòng steroid; 2. Đầu phân cực; 3. Đuôi hydrocarbon không phân cực; 4. Nhóm phía lỗ đầu; 5. Vùng cholesterol cứng; 6. Vùng chất lỏng bổ sung.

Protein xuyên màng: gọi là xuyên màng vì phân tử protein có một phần nằm xuyên suốt màng lipid và 2 phần đầu của phân tử thì thò ra hai phía bề mặt của màng. Phần xuyên suốt của màng, tức là phần đầu trong màng lipid là phần kỵ nước, vẫn là hình sợi nhưng có thể chỉ xuyên qua màng một lần, nhưng cũng có loại lộn vào lộn ra để xuyên qua màng nhiều lần, có khi tới 6, 7 lần. Các phần thò ra hai phía bề mặt màng đều ưa nước và nhiều loại phân tử protein màng đều có đầu thò vào phía tế bào chất, đó là nhóm cacboxyl (COO⁻) mang điện tích âm nên chúng đẩy nhau và cũng vì vậy mà các phân tử protein xuyên màng, tuy có di động nhưng vẫn phân bố đồng đều trong toàn bộ màng tế bào (tính chất này có thay đổi khi độ pH thay đổi). Protein xuyên màng cũng có khả năng di động kiểu tịnh tiến trong màng lipid. Protein xuyên màng chiếm 70% protein màng tế bào.

Protein xuyên màng có các loại sau:

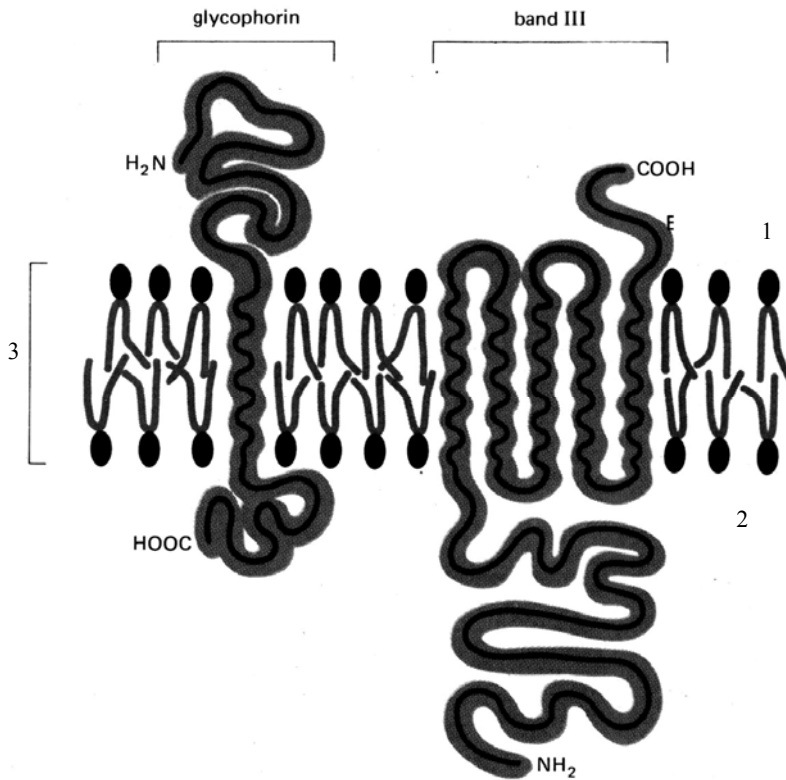
+ Glycophorin: một loại protein xuyên màng có phân kỵ nước xuyên màng ngắn, chuỗi polypeptid ưa nước thò ra ngoài màng có mang những nhánh oligosaccharide và cả những nhánh polysaccharide giàu acid sialic. Glycophorin chiếm phần lớn các protein xuyên màng và là thành phần chính mang các nhánh oligosaccharide. Các oligosaccharide này tạo thành phần lớn các cacbonhydrat của bề mặt tế bào. Các glycophorin có thể mang các tên khác nhau. Chức năng của chúng cũng đa dạng như chức năng của lớp áo tế bào. Sơ đồ xuyên màng của glycophorin (hình 5.6).



Hình 5.6. Sơ đồ phân tử glycophorin của màng tế bào hồng cầu người (theo Bruce Alberts)

1. Đường trung tính; 2. Acid sialic; 3. Khoảng trống ngoại bào; 4. Lớp lipid kép;
5. Tế bào chất.

+ Protein Band₃ xuyên màng: loại này được nghiên cứu đầu tiên ở màng hồng cầu. Đó là 1 phân tử protein dài, phần kỵ nước xuyên trong màng rất dài, lộn vào lộn ra đến 6 lần. Phần thò ra trên bề mặt ngoài màng tế bào cũng liên kết với các oligosaccharide. Phần xuyên màng có nhiệm vụ vận chuyển một số anion qua màng. Phần ở trong tế bào chất gồm 2 vùng: vùng gắn với ankyrin, một trong các loại protein thành viên của hệ lưới protein lát trong màng, vùng gắn với enzyme phân ly glucose và gắn với hemoglobin. Vai trò vận chuyển anion Band₃ được xem như là một phân tử độc lập. Khi gắn với ankyrin để nối hệ lưới vào màng lipid thì Band₃ như là có đôi (hình 5.7).



Hình 5.7. Sơ đồ hai phân tử protein xuyên màng Band₃ (theo Bruce Alberts)

1. Khoảng trống ngoại bào; 2. Tế bào chất; 3. Lớp phospholipid kép.

Protein xuyên màng này còn có thêm các protein enzyme vận tải hay gập. Tên của chúng phụ thuộc vào vật chất mà chúng vận chuyển qua màng.

Protein màng ngoại vi: loại này chiếm khoảng 30% thành phần protein màng, gập ở mặt ngoài hay mặt trong màng tế bào. Chúng liên kết với đầu thò ra 2 bên màng của các protein xuyên màng. Kiểu liên kết này được gọi là hấp phụ, không phải là liên kết cộng hoá trị mà bằng lực hút tĩnh điện hay bằng các liên kết kỵ nước. Ví dụ ở hồng cầu: fibronectin là protein ngoại vi; ở phía ngoài màng còn có actin, spectrin, ankyrin; Band_{4.1} thì ở phía trong màng. Tất cả 4 loại protein ngoại vi này làm thành một mạng lưới protein lát bên trong màng hồng cầu, bảo đảm tính bền vững và hình lõm hai mặt cho màng hồng cầu. Spectrin là những phân tử hình sợi xoắn và là phần sợi của lưới. Lưới gồm các mắt lưới, mỗi mắt lưới là một hình 6 cạnh. Cạnh là spectrin. Đỉnh góc có 21 loại xen kẽ nhau: loại thứ nhất gồm actin và Band_{4.1}, loại thứ hai gồm 2 phân tử ankyrin. Mỗi phân tử ankyrin liên kết với vùng gắn với ankyrin của phân tử protein xuyên màng band₃ (Band₃ liên kết trực tiếp với ankyrin, chỉ chiếm 20% tổng số Band₃). Và như vậy, lưới protein làm bằng protein ngoại vi và nối vào màng bằng protein xuyên màng.

Nhiều protein màng ngoại vi khác cũng đã được phát hiện ở phía ngoài màng, chúng tham gia cùng các oligosaccharide có mặt trong lớp áo tế bào và thực hiện các chức năng khác.

Fibronectin là một protein màng ngoại vi bám ở mặt ngoài màng tế bào. Protein này gặp ở hầu hết động vật, từ san hô đến người, ở các tế bào sợi, tế bào cơ trơn, tế bào nội mô...

Tế bào ung thư có tiết ra protein này nhưng không giữ được nó trên bề mặt của màng tế bào. Sự mất khả năng bám dính này tạo điều kiện cho tế bào ung thư di cư.

- **Cacbohydrat màng tế bào:** cacbohydrat có mặt ở màng tế bào dưới dạng các oligosaccharide. Các oligosaccharide gắn vào các đầu ưa nước của các protein thò ra ngoài màng. Đầu ưa nước của khoảng 1/10 các phân tử lipid màng (lớp phân tử ngoài) cũng liên kết với các oligosaccharide. Sự liên kết với các oligosaccharide được gọi là sự glycosyl hoá - biến protein thành glycoprotein và lipid thành glycolipid.

Các chuỗi cacbohydrat thường rất quan trọng đối với sự gấp khúc protein để tạo thành cấu trúc bậc 3 và do đó, chúng làm cho protein được bền và có vị trí chính xác trong tế bào. Khi liên kết với mặt ngoài màng tế bào tại phần acid sialic của protein, phần acid này tích điện làm cho bề mặt glycoprotein của tế bào mang điện tích âm. Các phân tử glycoprotein đều mang điện tích âm nên đẩy nhau làm cho chúng không bị hoà tan với nhau.

Glycolipid cũng vậy, có phần cacbohydrat quay ra phía ngoài tế bào liên kết với một acid gọi là ganglyoside - cũng mang điện tích âm và cùng với các glycoprotein làm cho mặt ngoài của hầu hết tế bào động vật có điện tích âm.

- **Áo tế bào (cell coat):** cả ba thành phần: lipid màng, protein xuyên màng và protein ngoại vi cùng với cacbohydrat glycosyl hoá tạo nên một lớp bao phủ tế bào gọi là áo tế bào.

Tính chất chung là như vậy, nhưng từng vùng, từng điểm khác nhau thì thành phần và cấu trúc rất khác nhau tạo nên các trung tâm, các ổ khác nhau phụ trách các chức năng khác nhau như: nhận diện, đề kháng, truyền tin, vận tải... Điều đáng chú ý là protein tế bào chất không thấy có glycosyl hoá. Ở vi khuẩn eubacteria hầu như không có glycosyl hoá.

5.3. Chức năng của màng tế bào

5.3.1. Chức năng bảo vệ

5.3.1.1. Bảo vệ cơ học

Màng tế bào đóng vai trò là bức tường kiên cố ngăn cách tế bào với môi trường ngoài, bảo vệ các vật chất chứa trong tế bào được ổn định, bảo vệ tế bào khỏi những tác động cơ học của môi trường ngoài. Tất nhiên, bức tường này không cố định, cứng rắn mà rất mềm dẻo, linh hoạt có thể thay đổi hình dạng, có thể chuyển động, có thể đổi mới thành phần sinh hóa của mình.

5.3.1.2. Bảo vệ về mặt sinh lý

Màng đóng vai trò điều hòa dòng trao đổi từ ngoài vào và trong ra. Nhờ đó mà nó ngăn cản không cho các vật lạ, các kẻ thù xâm nhập vào tế bào.

Khi kẻ thù đã xâm nhập vào cơ thể, nó có nhiệm vụ bắt giữ và đào thải chúng ra. Ví dụ lymphocyte có nhiệm vụ tiêu diệt kẻ thù của cơ thể.

5.3.2. Chức năng thông tin - miễn dịch

Theo Minhina (1978) thì chính các loại đường như oligosaccharide, ganglyoside có trong màng có khả năng tiếp nhận những thông tin đa dạng và phức tạp từ môi trường ngoài. Các thông tin mà tế bào nhận được là các chất hóa học, hormone, virus... và ngay cả các yếu tố gây bệnh cũng tương tác với oligosaccharide. Cũng nhờ các đường này mà cơ thể nhận biết được những tế bào của mình và phân biệt được tế bào lạ. Chính điều này đã giải thích được sự không dung nạp miễn dịch trong nuôi cấy mô.

5.3.3. Chức năng trao đổi chất

Màng tế bào là nơi thực hiện sự trao đổi chất của tế bào. Hoạt tính trao đổi chất của màng thể hiện rõ nhất ở màng ty thể, màng mạng lưới nội sinh chất, màng của phức hệ Golgi.

5.3.4. Chức năng vận chuyển các chất qua màng

Chức năng quan trọng hàng đầu của màng tế bào là điều hòa sự qua lại của các chất giữa bên trong và bên ngoài tế bào. Tất cả các chất di chuyển vào hoặc ra khỏi tế bào đều phải qua vật cản là màng và màng của mỗi loại tế bào có chức năng chuyên biệt để cho chất nào đi qua, với tốc độ nào và theo hướng nào. Tế bào thực hiện việc vận chuyển các chất qua màng bằng các quá trình tự nhiên như: khuếch tán, thẩm thấu, sự vận chuyển tích cực, quá trình thực bào (phagocytosis) và quá trình uống bào (pinocytosis).

Nội dung chi tiết về chức năng vận chuyển các chất qua màng sẽ trình bày kỹ ở phần III (Sinh lý tế bào).

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.
2. Phạm Thành Hồ (1999), *Di truyền học*, Nxb Giáo dục Tp. Hồ Chí Minh.
3. Phạm Thành Hồ (2002), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Nxb Đại học quốc gia Tp. Hồ Chí Minh.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

4. Bruce Alberts, Dennis Bray, Julian Lewis Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson (1983), *Molecular biology of The Cell*, Garland Publishing, Inc, New York & London.
5. Lodish, Berk, Zipursky, Matsudaira, Baltimore, Darnell (1999), *Molecular Cell Biology. Media Connected*, W.H. Freeman and Company.
6. W.D. Phipps and T. J. Chilton (1991) *A - Level Biology*, Oxford University Press.
7. Roberts et al (1975), *Cell Biology*, Philadelphia - London - Toronto.

Chương 6

TẾ BÀO CHẤT VÀ MẠNG LƯỚI NỘI CHẤT

6.1. Tế bào chất (cytoplasma)

Tế bào chất là khối nguyên sinh chất (protoplasma) nằm trong màng tế bào và bao quanh lấy nhân. Tế bào chất của một số tế bào có sự phân hóa thành 2 lớp:

- Lớp ngoại chất (exoplasma) ở ngoại vi, mỏng hơn và có độ nhớt cao hơn.
- Lớp nội chất (endoplasma) ở bên trong và bao quanh lấy nhân, chứa các bào quan như: mạng lưới nội sinh chất, phức hệ Golgi, ribosome, ty thể, lục lạp, thể lido...

Nếu loại bỏ các bào quan thì còn lại khối tế bào chất không có cấu trúc - gọi là chất nền hay thể trong suốt (cytosol).

Thể trong suốt chiếm gần một nửa khối lượng của tế bào. Thể trong suốt có nhiều nước, có thể đến 85%. Sau nước, protein là thành phần chủ yếu. Thể trong suốt chứa đựng một số lượng protein sợi xếp lại thành bộ khung của tế bào. Trong thể trong suốt có hàng nghìn enzyme và chứa đầy ribosome để tổng hợp protein. Gần một nửa enzyme được tổng hợp nên trên các ribosome là các protein của thể trong suốt. Do đó, nên xem thể trong suốt là một khối gel có tổ chức cao hơn là một dung dịch chứa enzyme.

Ngoài protein ra, trong thể trong suốt còn có các loại ARN như mARN, tARN chiếm 10% ARN của tế bào. Trong thể trong suốt còn có các chất như: lipid, glucit, acid amin, nucleoside, nucleotide và các ion. Tinh thoàng có các hạt dầu và hạt glycogen với số lượng thay đổi và có thể mang từ vùng này qua vùng khác tùy hoạt tính của tế bào.

Thể trong suốt giữ nhiều chức năng quan trọng như:

- Là nơi thực hiện các phản ứng trao đổi chất của tế bào, là nơi gặp nhau của chuỗi phản ứng trao đổi chất. Sự biến đổi trạng thái vật lý của thể trong suốt có thể ảnh hưởng đến hoạt động của tế bào.
- Nơi thực hiện một số quá trình điều hòa hoạt động của các chất.
- Nơi chứa các vật liệu dùng cho các phản ứng tổng hợp các đại phân tử sinh học như các glucit, lipid, glycogen.

Mọi hoạt động sống của tế bào đều xảy ra trong tế bào chất và do các bào quan riêng biệt phụ trách và được phối hợp điều hòa một cách nhịp nhàng.

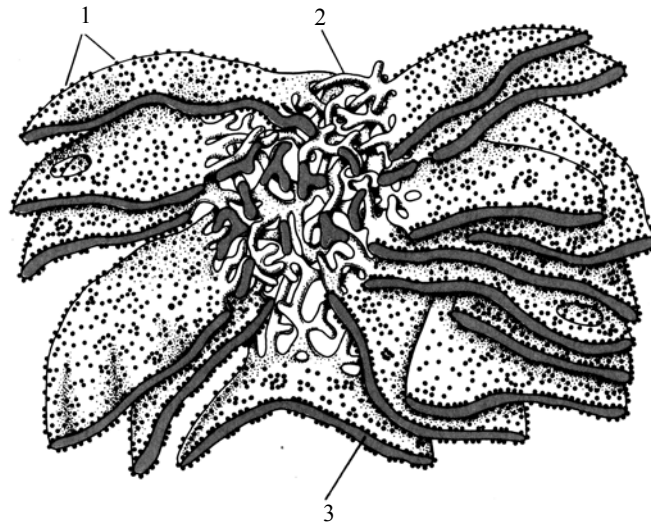
6.2. Mạng lưới nội sinh chất (endoplasma reticulum)

Mạng lưới nội sinh chất được phát hiện bằng kính hiển vi điện tử. Mạng lưới nội sinh chất có ở mọi loại tế bào động vật và thực vật, gần đây, người ta cho rằng những cấu trúc tương tự như mạng lưới nội sinh chất được nhận thấy cả ở vi khuẩn.

6.2.1. Cấu tạo hình thái

Mạng lưới nội sinh chất chỉ được mô tả sau khi có kính hiển vi điện tử. Nó là một hệ thống các túi nhỏ, hoặc túi dẹt song song và nối thông nhau hình thành một mạng lưới 3 chiều. Mỗi ống hoặc túi đều được bọc bởi một cái màng lipoproteide có độ dày khoảng 75Å (tương tự màng tế bào). Về phía ngoài mạng lưới nội sinh chất thông với môi trường ngoài, và về phía trong nó thông với khoảng quanh nhân. Lòng mạng lưới nội sinh chất thường hẹp có đường kính từ 250Å - 500Å.

Mặt ngoài có thể có ribosome bám vào, hoặc có thể nhẵn không có ribosome bám. Vì vậy, người ta phân biệt 2 loại: mạng lưới nội sinh chất có hạt và mạng lưới nội sinh chất không hạt hay mạng lưới nội sinh chất nhẵn (hình 6.1).



Hình 6.1. Lưới nội chất của tế bào gan (theo Krstie)

1. Lưới nội chất nhẵn; 2. Lưới nội chất hạt; 3. Lưới nội chất xoang.

Mức độ phát triển của mạng lưới nội sinh chất tùy thuộc vào từng loại tế bào và giai đoạn hoạt động của tế bào. Ở tế bào có hoạt động chế tiết mạnh thì mạng lưới nội sinh chất phát triển.

6.2.2. Thành phần hóa học

Mạng lưới nội sinh chất chứa:

- Phospholipid (35% trọng lượng khô)
- Protein (60% trọng lượng khô). Protein ở mạng lưới nội sinh chất bao gồm cả các enzyme, ví dụ như phosphatase.

6.2.3. Chức năng

Mạng lưới nội sinh chất có các chức năng sau:

- Tập trung và cô đặc một số chất từ ngoài tế bào vào hay ở trong tế bào. Những protein do ribosome bám ở ngoài màng tổng hợp được đưa vào lòng ống.
- Tham gia tổng hợp các chất: mạng lưới nội sinh chất có hạt tổng hợp protein, còn glucit và lipid do mạng lưới nội sinh chất không hạt tổng hợp.

- Vận chuyển và phân phối các chất. Những giọt lipid trong lòng ruột lọt vào trong tế bào biểu mô ruột (bằng cơ chế ẩm bào) được chuyển qua mạng lưới nội sinh chất để đưa vào khoảng gian bào.

- Màng của mạng lưới nội sinh chất cũng góp phần quan trọng vào sự hình thành các màng của ty thể và peroxysome bằng cách tạo ra phần lớn các lipid của các bào quan này.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Phạm Phan Địch, Nguyễn Văn Ngọc, Đỗ Kính (1984), *Tế bào học, Mô học, Phôi sinh học*, Nxb Y học, Hà Nội.

2. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.

3. Phạm Thành Hồ (2002), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Nxb Đại học quốc gia Tp. Hồ Chí Minh.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

4. Bruce Alberts, Dennis Bray, Julian Lewis Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson (1983), *Molecular biology of The Cell*, Garland Publishing, Inc, New York & London.

5. Lodish, Berk, Zipursky, Matsudaira, Baltimore, Darnell (1999), *Molecular Cell Biology*, Media Connected, W.H. Freeman and Company.

6. W.D. Phipps and T. J. Chilton (1991), *A - Level Biology*, Oxford University Press.

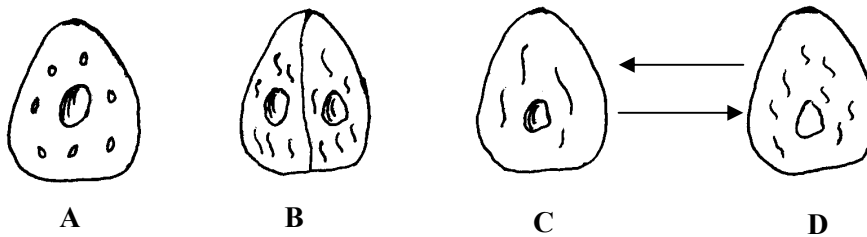
Chương 7

TY THỂ (Mitochondria)

Ty thể được phát hiện và mô tả đầu tiên bởi Altman từ năm 1894 và đến năm 1897 Benda đặt tên là mitochondria. Cấu trúc siêu hiển vi của ty thể được Palad nghiên cứu bằng kính hiển vi điện tử vào năm 1952 và Sjostand vào năm 1953.

7.1. Cấu tạo hình thái

Hình dạng chung của ty thể trong các loại tế bào khác nhau thì rất khác nhau và thường có dạng sợi, hạt hoặc cả sợi và hạt trong một tế bào. Ví dụ: trong tế bào gan, ty thể có thể thay đổi từ dạng hạt sang sợi và ngược lại; còn trong tế bào biểu bì ruột, dạng sợi nằm ở phần ngoài, dạng hạt nằm ở phần trong (hình 7.1).



Hình 7.1. Các dạng ty thể khác nhau

- A. Dạng hạt trong tế bào chuột; B. Dạng sợi trong tế bào thận thú;
C - D. Dạng sợi - hạt trong tế bào gan.

Kích thước của chúng cũng rất thay đổi, ở đa số tế bào ty thể có chiều dày tương đối cố định, khoảng $0,5\mu\text{m}$, chiều dài thì thay đổi và tối đa là $7\mu\text{m}$.

Số lượng ty thể trong các loại tế bào khác nhau thì khác nhau và ở các trạng thái sinh lý khác nhau cũng khác nhau. Ví dụ: trong tế bào gan chuột có đến 2.500, còn trong tinh trùng một số sâu bọ chỉ có 5 - 7 ty thể.

Ty thể được cấu tạo bởi 2 lớp màng giống màng tế bào.

- Màng ngoài: dày 60\AA , bảo đảm tính thấm của ty thể.

- Màng trong: dày 60\AA . Từ màng trong hình thành nên các mấu lồi ăn sâu vào trong xoang ty thể gọi là tấm hình răng lược (crista). Màng trong chia xoang ty thể thành 2 xoang.

+ Xoang ngoài nằm giữa màng trong mà màng ngoài rộng khoảng 60 - 80\AA và thông với xoang của các vách răng lược.

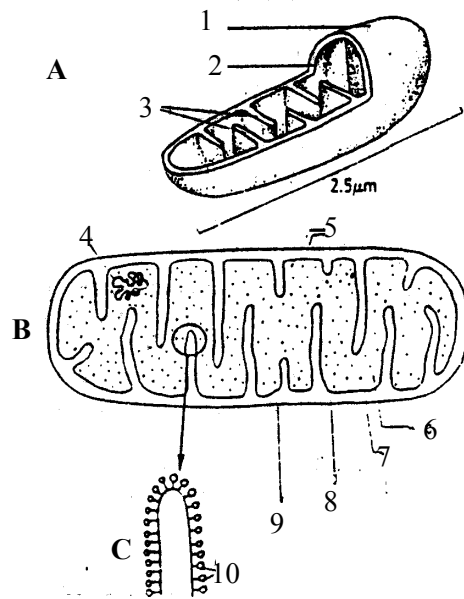
+ Xoang trong được giới hạn bởi màng trong và chứa đầy chất nền của ty thể gọi là matrix.

Chất nền thường là đồng nhất, nhưng đôi khi quan sát thấy có các sợi mỏng hoặc các hạt nhỏ có mật độ điện tử cao, các hạt này là nơi đính các cation hai hoá trị, đặc biệt là Mg^{+2} và Ca^{+2} .

Các tấm hình răng lược là những vách ngăn không hoàn toàn. Số lượng các tấm răng lược không giống nhau ở những tế bào khác nhau và ở các loài khác nhau.

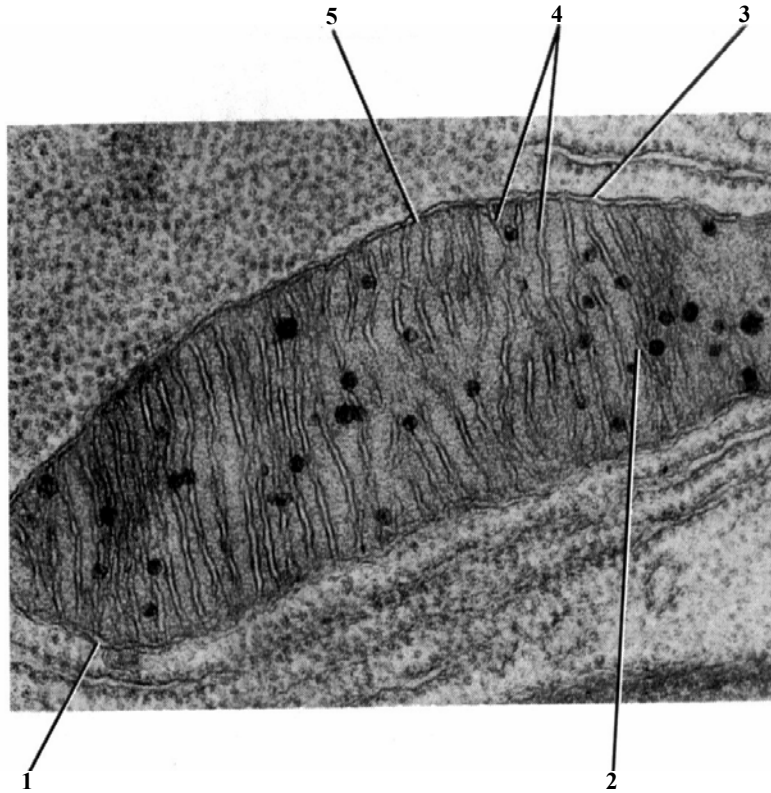
Mặt trong của màng trong có những khối hình cầu đường kính 80 -100Å đính vào bề mặt của tấm hình răng lược nhờ một cái cuống dài 30 -50Å - gọi là hạt cơ bản. Trong một ty thể có tới 10^4 - 10^5 hạt cơ bản (Vermander - Moran 1963). Hạt cơ bản có 3 chức năng:

- Thực hiện phản ứng oxy hoá khử, giải phóng e^-
- Vận chuyển e^- đến để tổng hợp ATP.
- Thực hiện phản ứng phân giải ATP và cung cấp năng lượng cho các hoạt động của tế bào (hình 7.1 và 7.2).



Hình 7.1. Sơ đồ cấu trúc chung của ty thể

- A. Cắt bỏ một phần; B. Cắt dọc toàn bộ; C. Phóng đại một crista; 1. Màng ngoài; 2. Màng trong; 3. Các vách ngăn; 4. Vòng ADN; 5. Ribosom ty thể; 6. Chất nền; 7. Màng trong; 8. Xoang chứa dịch; 9. Màng ngoài; 10. Các hạt hình nấm (đường kính 0,8nm).



Hình 7.2. Ty thể cắt dọc ở tế bào tụy dơi (Ảnh HVDT - theo Fawcett)
 1. Khoảng trống trong màng; 2. Cơ chất; 3. Màng ngoài; 4. Tấm lược; 5. Màng trong.

7.2. Thành phần hoá học

Thành phần hoá học của ty thể chủ yếu gồm:

- Protein chiếm khoảng 60 - 70% trọng lượng khô và tồn tại dưới 2 dạng khác nhau: một phần tham gia vào thành phần siêu cấu trúc của ty thể, phần khác hoà tan trong matrix.

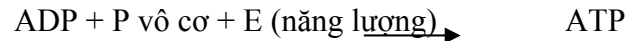
- Lipid chiếm khoảng 25 - 30% trọng lượng khô, chủ yếu là các phospholipid và một phần ít cholesterol.

Ngoài ra, trong ty thể có chứa một lượng không lớn ARN (khoảng 0,5 - 3%) và ADN (khoảng 0,024 - 0,34%). Nass (1963, 1964), Lin và Pei (1965) cũng đã tìm thấy glycogen trong ty thể.

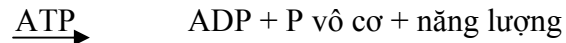
Ty thể chứa một số lượng lớn các hệ enzyme tham gia vào quá trình hô hấp của tế bào như: các enzyme citocromoxydase, succinatdehydrogentase; các enzyme của dây chuyền điện tử: NADP và NADcitocromreductase,... Ngoài ra, trong chất nền còn có chứa các enzyme tham gia chu trình acid béo, các enzyme nucleotide khác nhau, các cofecenzyme và các ion vô cơ K^+ , HPO_4^- , Mg^{++} , C^- , SO_4^{--} ...

7.3. Chức năng

Chức năng quan trọng của ty thể là nơi tổng hợp năng lượng dưới dạng hợp chất cao năng ATP. Nhờ chứa hệ thống enzyme chuyên điện tử, enzyme của chu trình Creb và phosphoryll hoá mà ty thể đã thực hiện các quá trình oxy hoá các hydratcacbon, acid béo, các acid amin và một số chất khác như cholin. Năng lượng được giải phóng ra trong các quá trình đó được tích vào liên kết phosphat cao năng của ATP theo phản ứng:



Đồng thời ty thể cũng là nơi cung cấp năng lượng chủ yếu cho mọi hoạt động của tế bào. Quá trình cung cấp năng lượng thực hiện theo phản ứng:



Ngoài ra, ty thể còn có khả năng tổng hợp các chất chủ yếu, cần thiết cho hoạt động của ty thể như các enzyme hô hấp, protein...

7.4. Nguồn gốc phát sinh

Giả thuyết trước đây cho rằng, trong quá trình tiến hoá của tế bào thì ty thể có nguồn gốc từ sự phân hoá của màng sinh chất ăn sâu vào tế bào, sau đó tách ra và phức tạp hoá dần hệ thống các rãnh lược để hình thành một bào quan độc lập. Dẫn chứng cho giả thuyết này là ở nhiều vi khuẩn có cấu trúc mezoxom (là các nếp gấp của màng sinh chất ăn sâu vào tế bào) có chứa enzyme và nhân tố của sự hô hấp hiếu khí. Đây được xem là hình ảnh ty thể nguyên thủy.

Ngày nay, người ta công nhận giả thuyết "cộng sinh" về nguồn gốc chủng loại của ty thể. Sự xuất hiện của ty thể trong tế bào eucaryota là kết quả cộng sinh của vi khuẩn hiếu khí với tế bào. Dẫn chứng thuyết phục nhất là trong ty thể có chứa ADN giống với ADN của vi khuẩn, ribosome của ty thể về kích thước giống với ribosome vi khuẩn. Đặc biệt cơ chế và hoạt động tổng hợp protein trong ty thể có nhiều đặc điểm giống với vi khuẩn (acid amin khởi động; là N. focmylmethionin, sự tổng hợp bị ức chế bởi cholomphenicol v.v...).

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.

2. Phạm Thành Hồ (2002), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Nxb Đại học quốc gia Tp. Hồ Chí Minh.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

3. Bruce Alberts, Dennis Bray, Julian Lewis Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson (1983), *Molecular biology of The Cell*, Garland Publishing, Inc, New York & London.

4. Lodish, Berk, Zipursky, Matsudaira, Baltimore, Darnell (1999), *Molecular Cell Biology*, Media Connected, W.H. Freeman and Company.

5. W.D. Philipps_ and T. J. Chilton (1991) *A - Level Biology*, Oxford University Press.

Chương 8

LẠP THỂ (Plastide)

Lạp thể là những bào quan đặc trưng cho tế bào thực vật, có liên quan đến quá trình sinh tổng hợp các hydratcacbon đặc trưng cho sự trao đổi chất của thực vật.

Người ta thường phân biệt hai nhóm lạp thể lớn:

- Nhóm thứ nhất: bạch lạp - là lạp thể không có màu, gồm:

+ Lạp bột (amiloplast) là nơi tổng hợp tinh bột.

+ Lạp dầu (oleoplast) là nơi tổng hợp dầu.

+ Lạp đạm (proteinoplast) là nơi tập trung protein.

- Nhóm thứ 2: sắc lạp - là lạp thể có chứa sắc tố gồm:

+ Lục lạp là lạp thể màu lục có chứa sắc tố chlorophyll.

+ Lạp cà rốt (carotinoridoplast) là lạp thể có chứa sắc tố màu vàng.

Trong điều kiện sinh lý phát triển cá thể của thực vật, các lạp thể có thể chuyên hoá cho nhau. Ví dụ: bạch lạp biến thành lục lạp, như sự hoá xanh của mầm cây từ chỗ tối ra chỗ sáng, lục lạp biến thành sắc lạp như khi quả chín thì màu xanh biến thành màu vàng, đỏ,...

Sự phân hoá thành nhiều loại lạp thể như trên chỉ đặc trưng cho thực vật xanh bậc cao.

Ở tảo, lạp thể chỉ có 1 loại chromatophora.

Ở vi khuẩn lam và vi khuẩn quang hợp không có lục lạp ở dạng phân hoá mà do sắc chất (chromatoplasma) thực hiện.

Ở nấm và nấm nhầy không có lạp thể vì cơ thể dị dưỡng.

8.1. Bạch lạp

Bạch lạp là loại lạp thể không màu có hình dạng không xác định và có trong các bộ phận không màu của cây. Như đã nói ở trên, có nhiều loại bạch lạp: lạp bột, lạp dầu và lạp đạm, nhưng phổ biến nhất là lạp bột (amiloplast) có vai trò tổng hợp các tinh bột thứ cấp từ các mono và disacarit. Tinh bột do lạp bột tổng hợp được giữ lại ở dạng dự trữ để sử dụng lâu dài cho các giai đoạn phát triển cá thể về sau của cây. Các hạt tinh bột này có kích thước lớn và được gọi là tinh bột dự trữ. Thực ra, các loại lạp thể khác như lục lạp đều có khả năng tổng hợp tinh bột, nhưng các hạt tinh bột kiểu này có kích thước bé và được gọi là tinh bột cấp một hay tinh bột chuyển tiếp. Ví dụ trong lục lạp, tinh bột chỉ được hình thành trong thời gian lục lạp còn đồng hóa CO₂, sau đó, chúng biến mất và được chuyển vận cho các nơi sử dụng hoặc cho cơ quan dự trữ. Người ta có thể dễ dàng tách các hạt tinh bột từ dịch nghiền của mô thực vật nhờ trọng lượng riêng rất lớn của tinh bột (lớn hơn 1,6) cao hơn trọng lượng riêng của các cấu thành khác của tế bào. Cũng vì vậy mà ta có thể chế biến bột bằng cách đơn giản là để lắng tinh bột do tác dụng của

trọng lượng mà không cần phải ly tâm. Trong nội nhũ của hạt lúa chứa đầy tinh bột nên người ta thu được bột gạo đơn giản bằng cách chỉ cần xay nghiền chúng là được. Tuy nhiên, loại bột như vậy còn chứa rất nhiều cấu thành khác của tế bào, cho nên, để nghiên cứu tính chất hóa lý các hạt tinh bột thì còn phải tách chúng khỏi hỗn hợp bột đó.

Chúng ta đều biết tinh bột gồm 2 thành phần amilo và amilopectin, trong đó hàm lượng amilo chiếm từ 1/5 - 1/4. Trong tinh bột của một số hạt có thể không có amilo (ví dụ trong ngô nếp). Trong các hạt loại khác thì amilo có thể chiếm đến 1/3 hoặc tới 1/2. Sự sai khác về thành phần hóa học đó không hề ảnh hưởng đến đặc tính hình thái của các hạt tinh bột. Tinh bột ngô nếp khi nhuộm bằng iod có màu đỏ nhạt cũng có cấu tạo hiển vi giống như tinh bột ngô tẻ là loại tinh bột khi nhuộm bằng iod sẽ bắt màu đen. Như vậy, đặc tính đa dạng về hình thái của các hạt tinh bột ở các loài và họ thực vật khác nhau là do các nhân tố điều chỉnh sự tổng hợp tinh bột. Trong các dạng tinh bột hạt hòa thảo và tinh bột củ được nghiên cứu nhiều nhất, chúng khác nhau về ronghen đồ, về hình dạng: tinh bột hòa thảo có dạng hình cầu (ví dụ lúa mì), còn tinh bột củ có dạng hình trứng (ví dụ khoai tây). Ngoài ra, tinh bột dạng hình trứng ở củ có cấu trúc lớp đồng tâm thấy rất rõ dưới kính hiển vi, còn đặc tính cấu trúc lớp tinh bột hòa thảo thường thì không thấy dưới kính hiển vi mà người ta chỉ quan sát được chúng sau khi ngâm mủn. Sự hình thành và phát triển các hạt tinh bột ở thảo và củ đều tương tự như nhau. Trong chất nền của lớp bột có chứa các ống nhỏ và túi nhỏ, lúc đầu xuất hiện phần tử tinh bột có kích thước hiển vi điện tử. Có trường hợp phần tử tinh bột xuất hiện ở trung tâm lớp bột, các ống nhỏ và túi bao quanh thành vòng kín có cấu trúc tương tự như không bào. Tinh bột mới được hình thành trong chất nền bao quanh hạt tinh bột nguyên thủy đó và kết quả là xuất hiện trung tâm tạo tinh bột có kích thước thấy được dưới kính hiển vi quang học có tên gọi là hilum. Hilum phát triển to lên do sự hình thành tinh bột mới và cuối cùng trong lớp bột chứa đầy tinh bột. Trong khi tinh bột hình thành và lớn lên, các ống và túi trong chất nền lớp bột bị ép ra ngoài biên, cuối cùng kích thước hạt tinh bột phát triển lớn hơn kích thước ban đầu của lớp bột, kết quả là hạt tinh bột được bao bởi màng (nó gồm màng kép của lớp bột và chất nền còn lại). Màng này càng ngày càng to và biến thành càng khô. Ở nội nhũ hạt lúa trong các lớp bột xuất hiện nhiều trung tâm tạo bột nguyên thủy. Các chất tinh bột nguyên thủy này lớn lên, tiếp xúc

đánh với nhau hình thành hạt phức tạp hơn. Giữa các hạt tinh bột bé tạo thành hạt lớn phức tạp vẫn còn di tích chất nền của lớp bột, vì vậy, dễ dàng tách các hạt tinh bột bé khỏi hạt lớn. Ở hạt gạo, các hạt tinh bột bé này có kích thước rất bé, do đó, người ta thường dùng bột gạo để chế tạo phân bón mặt. Ở trong lớp bột của nội nhũ lúa mì, lúa mạch thì chỉ xuất hiện một trung tâm tạo bột và quá trình phát triển có thể hình thành hạt tinh bột lớn có kích thước tới 20 - 30µm. Đặc tính cấu tạo lớp trong hạt tinh bột của hạt hòa thảo phản ánh chu kỳ ngày, nghĩa là phụ thuộc vào chu kỳ ngày, của sự trao đổi chất của cây, phụ thuộc vào các nhân tố ngoại cảnh như chiếu sáng, nhiệt độ, cường độ tổng hợp đường. Cũng vì vậy mà gọi lớp vỏ ở hạt tinh bột là vòng ngày giống như vòng năm ở thân cây (nếu ta đem chiếu sáng liên tục, ổn định và nhiệt độ ổn định thì trong các hạt tinh bột hạt hòa thảo không quan sát thấy cấu trúc lớp). Còn cấu trúc lớp của hạt tinh bột củ khoai tây không mang tính chất chu kỳ ngày, mà phụ thuộc vào các nội nhân tố, có lẽ chủ yếu là phụ thuộc vào sự vận chuyển của đường là nguyên liệu để tổng hợp tinh bột.

8.2. Sắc lạp

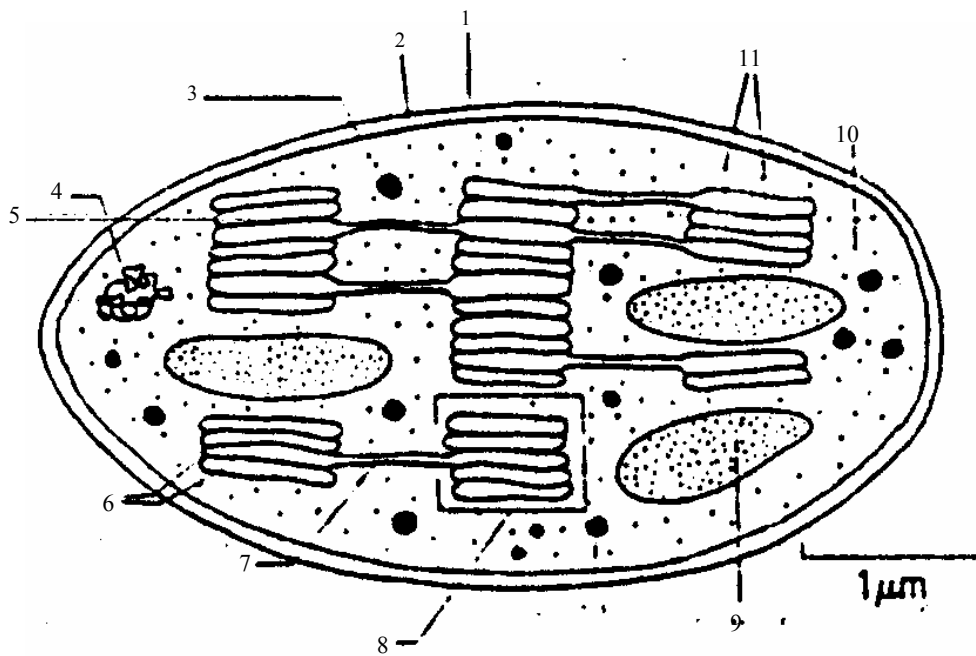
8.2.1. Lục lạp (chloroplast)

Lục lạp là bào quan phổ biến và đóng vai trò quan trọng trong thế giới thực vật, vì nó thực hiện chức năng quang hợp biến năng lượng của ánh sáng mặt trời thành năng lượng hoá học để cung cấp cho toàn bộ thế giới sinh vật.

8.2.1.1. Cấu tạo hình thái

Lục lạp cũng có cấu trúc màng hai lớp. Màng ngoài rất dễ thấm, màng trong rất ít thấm, giữa màng ngoài và màng trong có một khoang giữa màng. Màng trong bao bọc một vùng không có màu xanh lục được gọi là stroma tương tự như chất nền matrix của ty thể. Stroma chứa các enzyme, các ribosome, ARN và ADN.

Khác với ty thể, màng trong của lục lạp không xếp lại thành crista và không chứa chuỗi chuyền điện tử. Ngược lại, hệ thống quang hợp hấp thu ánh sáng, chuỗi chuyền điện tử và ATP synthetase, tất cả đều được chứa trong màng thứ 3 tách biệt. Màng này hình thành một tập hợp các túi dẹt hình đĩa gọi là thylakoid (bản mỏng). Màng của thylakoid tạo nên một khoảng trong thylakoid (thylakoid interspace) tách biệt với stroma. Các thylakoid có xu hướng xếp chồng lên nhau tạo thành phức hợp gọi là grana. Diệp lục tố (chlorophylle) nằm trên màng thylakoid nên grana có màu lục (hình 8.1 và 8.2).



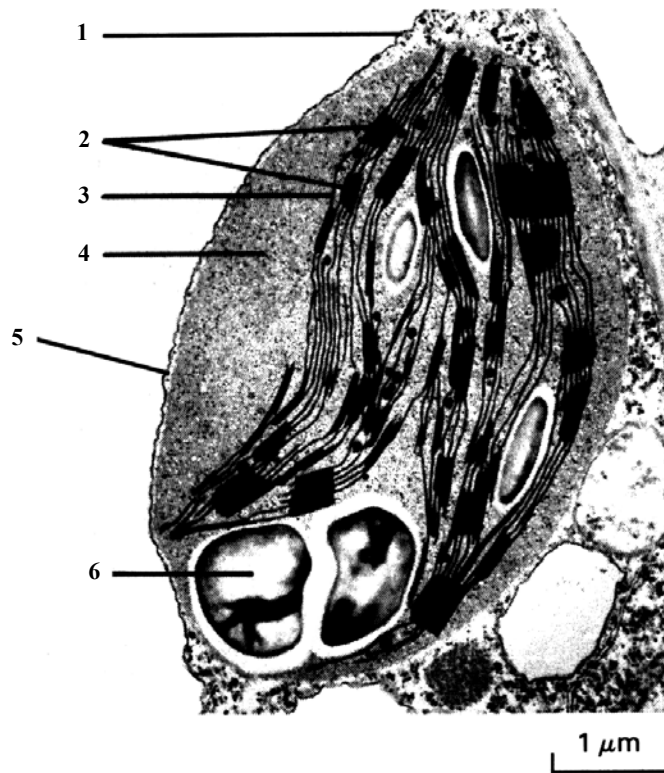
Hình 8.1. Cấu trúc lục lạp (theo Philips)

1. Màng ngoài; 2. Màng trong; 3. Xoang chứa dịch; 4. Vòng ADN; 5. Thylacoid;
6. Phiến; 7. Grana; 8. Giọt mỡ; 9. Hạt tinh bột; 10. Stroma; 11. Ribosome lục lạp.

8.2.1.2. Thành phần hoá học

Thành phần hoá học của lục lạp chủ yếu gồm:

- Protein chiếm khoảng 35 - 55%, trong đó có khoảng 80% dạng không hoà tan và liên kết với lipid thành lipoproteide, dạng hoà tan có thể là các enzyme.
- Lipid chiếm khoảng 20 - 30% gồm mỡ trung tính, steroid, hospholipid.
- Chlorophille, các carotinoid như carotin và xantophin.
- Gluxit như tinh bột, đường.
- Các acid nucleic: ARN từ 2 - 4%, ADN từ 0,2 - 0,5%.
- Thành phần vô cơ: Fe, Cu, Mn, Zn, ngoài ra còn có cytocrom, vitamin K, E...
- ATP, NAD.

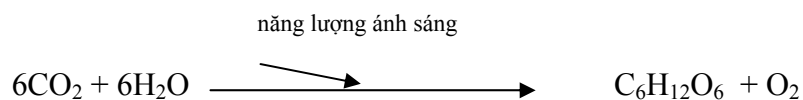


Hình 8.2. Lục lạp bổ dọc của tế bào thực vật (ảnh HVDTq - theo Ledbetter)

1. Màng plasma; 2. Hạt; 3. Màng thylakoid; 4. Cơ chất; 5. Màng lục lạp (ngoài và trong); 6. Hạt tinh bột.

8.2.1.3. Chức năng

Lục lạp thực hiện quá trình quang hợp. Nhờ chlorophille chứa trong lục lạp mà cây xanh hấp thụ năng lượng ánh sáng mặt trời và biến chúng thành năng lượng hoá học trong ATP để tổng hợp các chất hữu cơ. Quá trình quang hợp được tổng quát bằng sơ đồ sau:



Chlorophille

8.2.1.4. Sự phát sinh của lục lạp

Theo dõi quá trình phát sinh chủng loại, người ta quan sát thấy sự phức tạp hóa dần dần trong cấu trúc lục lạp. Ở vi khuẩn, cấu trúc dùng để hấp thụ và chuyển hóa năng lượng ánh sáng mặt trời chính là màng sinh chất bao quanh tế bào. Ở vi khuẩn lam, hệ thống màng có chức năng quang hợp đã được tách khỏi màng bởi 1 lớp tế bào chất. Lục tảo đã có lục lạp phân hóa nhưng có cấu trúc đơn giản, nghĩa là chưa có hệ thống cột. Từ rêu, dương xỉ, lục lạp đã có dạng điển hình giống lục lạp thực vật bậc cao.

Qua các thể hệ tế bào tính liên tục của lục thể là do lục lạc có khả năng tự sinh sản bằng cách phân chia, và người ta cũng đã chứng minh rằng lục lạc được hình thành chỉ bằng cách phân chia từ lục lạc có trước. Khả năng tự phân chia của lục lạc là do lục lạc có hệ thống di truyền tự lập riêng (có ADN) và hệ tổng hợp protein tự lập (có chứa ribosome, các loại ARN). Ribosome của lục lạc giống ribosome của procaryota, có hằng số lắng 70S gồm 2 đơn vị nhỏ là 50S và 30S. Đơn vị nhỏ 50S chứa rARN 5S và 23 S và 26 - 84 protein. Đơn vị nhỏ 30S chứa rARN 16S và 19 - 25 protein. ADN của lục lạc cũng có cấu tạo giống ADN của procaryota (vi khuẩn và tảo lam) có cấu trúc vòng, không chứa histon có chiều dài tối đa 150 μ m với hàm lượng 10^{-16} - 10^{-16} g. ADN của lục lạc chứa thông tin mã hóa cho một số protein mà lục lạc tự tổng hợp trên ribosome của mình. Còn các protein khác do tế bào cung cấp. ADN lục lạc là nhân tố di truyền ngoài nhiễm sắc thể. Người ta cho rằng trong quá trình chủng loại, lục lạc được hình thành là kết quả của sự cộng sinh của một loài vi khuẩn lam trong tế bào.

8.2.2. Lạc carot (carotinoplast)

Lạc carot có thành phần sinh hóa khác với lục lạc, lipid chiếm đến 58%, protein 22%. Nếu như trong lục lạc, lipid chỉ chiếm 1/3 và protein chiếm 1/2 trọng lượng chung thì đối với lạc carot, lipid chiếm quá 1/2 và protein chỉ chiếm 1/5 trọng lượng chung. Về acidnucleic thì trong lạc carot người ta chỉ tìm thấy ARN.

Trong các sắc tố nếu β - carotin là thành phần sinh hoá quan trọng trong lục lạc thì trong lạc carot chúng biến thành epoxit, do đó, hàm lượng β - carotin trong sắc lạc hầu như không có. Thay thế cho β - carotin, trong lạc carot có các carotinoit khác. Ví dụ trong củ cà rốt có α - carotm, trong quả cà chua cũng như quả họ Solanaceae có sắc tố lycopin. Về mùa thu, khi lá xanh hóa vàng thì chlorophill đã bị phá hủy, các chất carotinoit còn lại trong lạc thể và giữ ở dạng oxy hóa hoặc ở dạng các este phức tạp hòa tan trong tế bào.

Lạc carot có thể được hình thành từ lục lạc hoặc từ bạch lạc (ví dụ ở củ cà rốt). Theo dõi quá trình màu hóa của lá hay sự chín của quả, ta có thể thấy rõ sự hình thành sắc lạc từ lục lạc. Trong quá trình hình thành sắc lạc, chlorophill và tinh bột trong lục lạc dần dần biến mất, đồng thời sắc tố vàng tăng dần hàm lượng và hòa tan trong lipid ở dạng các thể cầu bé. Cấu trúc tấm của lục lạc bị phá hủy và chất nền của lục lạc cũng bị thoái hóa. Như vậy ta có thể xem lạc carot là giai đoạn già cỗi và thoái hoá của lạc thể. Tuy nhiên, cũng không nên xem lạc carot không đóng vai trò gì trong đời sống của cây. Màu của hoa và quả cũng có tác dụng lôi kéo côn trùng, chim và đó cũng là một phương thức thụ phấn và phát tán hạt.

Chương 9

CÁC BÀO QUAN KHÁC

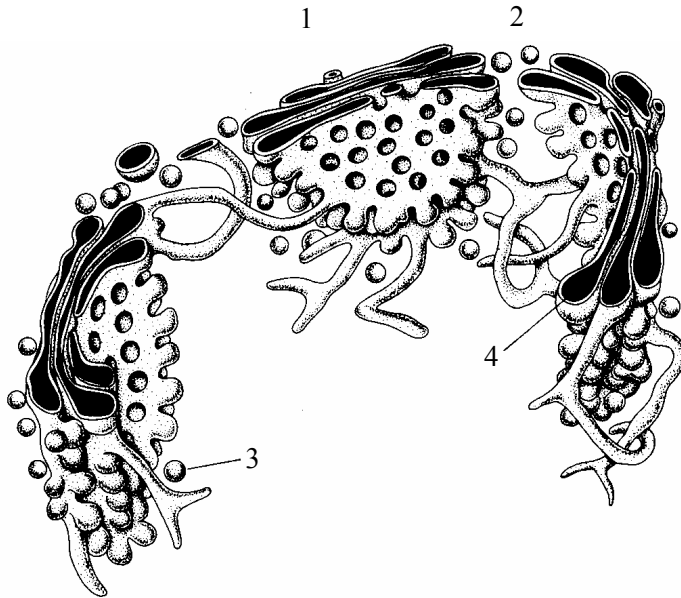
9.1. Phức hệ Golgi (Golgi complex)

Phức hệ Golgi hay bộ Golgi được phát hiện vào năm 1898 bởi Golgi.

9.1.1. Cấu tạo hình thái

Bộ Golgi thường nằm gần nhân tế bào, ở tế bào động vật nó thường ở cạnh trung thể (centrosome) hay ở trung tâm tế bào. Bộ Golgi được tạo thành bởi các thành phần sau:

- Những bao dẹt xếp song song thành chồng như chồng đĩa. Mỗi bao dẹt có hình một cái đĩa cong đường kính từ 1 - 3 μ m. Đường kính của lòng bao từ 100 - 200 \AA .
- Những túi nhỏ hình cầu, đường kính 300 - 1000 \AA , nằm ở vùng ngoại vi của những bao dẹt.
- Những không bào lớn hình cầu đường kính khoảng 5000 \AA , có khi tới 30.000 \AA . Chúng thường nằm ở đầu các bao dẹt, hoặc chen vào giữa các chồng bao dẹt (hình 9.1).



Hình 9.1. Bộ Golgi (theo Bruce Alberts)

1. Phía nhân; 2. Các túi đi vào; 3. Golgi dạng túi; 4. Golgi dạng bao dẹt.

Cả 3 thành phần nói trên đều được bao bọc bởi màng giống với màng tế bào, có chiều dày 75Å, nhân không có ribosome bám ở mặt ngoài. Bộ Golgi phát triển ở các tế bào tiết mạnh (tế bào tuyến) (hình 9.2).

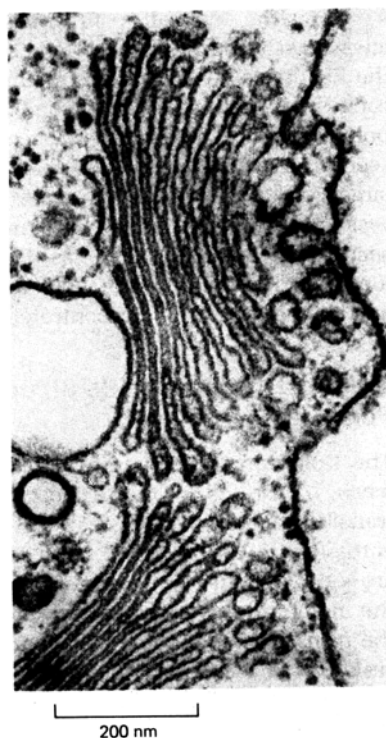
9.1.2. Thành phần hóa học

Cho đến nay chưa được biết đầy đủ vì việc tách bộ Golgi ra khỏi tế bào để nghiên cứu còn gặp khó khăn. Tuy nhiên, bằng phương pháp hóa tế bào người ta thấy bộ Golgi có protein, phospholipide, một số loại men như phosphatase acid, phosphatase kiềm.

9.1.3. Chức năng

- Trước đây, H. Hacoob (1924) và Bowen (1929) cho rằng vai trò của bộ Golgi có liên quan đến sự hình thành chất tiết của tế bào.

- Ngày nay, nhờ các phương pháp nghiên cứu hiện đại đã cho phép các nhà nghiên cứu đưa ra quan niệm về dây chuyền sản xuất nội bào và bộ

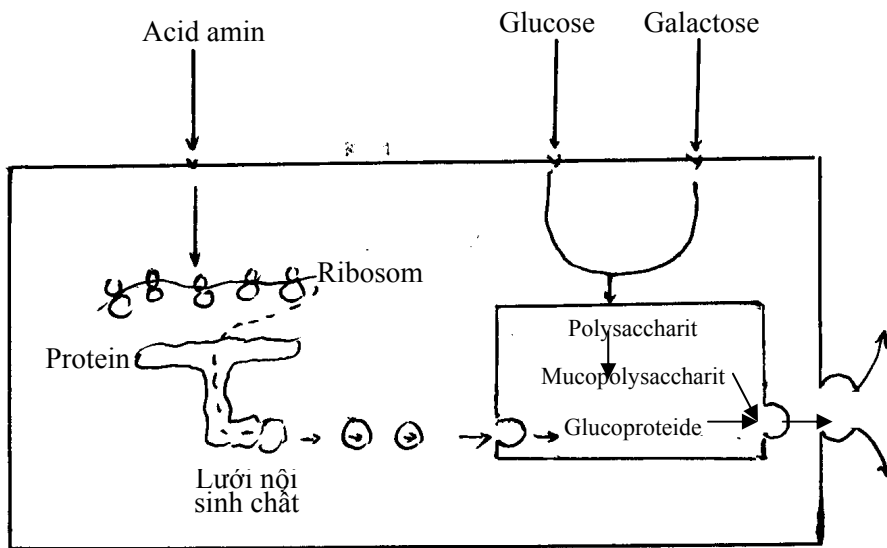


Hình 9.2. Siêu cấu trúc của bộ Golgi của tế bào thực vật - tảo *Chlamydomonas* (ảnh HVĐT - theo George Palade)

Golgi tham gia với tư cách là một khâu trong dây chuyền đó. Bộ Golgi là nơi tập trung, sắp xếp, đóng gói và cô đặc những sản phẩm chế tiết đã được sản xuất bởi mạng lưới nội sinh chất và chế biến thành các hạt chất tiết. Sản phẩm tập trung vào bộ Golgi thường là protein, các hạt noãn hoàng (Kessel, 1966), các hoocmon thuộc loại steroid (Duffaire, 1970), các hoocmon insulin và glucagon (Kawanishi, 1966).

- Bộ Golgi tham gia tạo ra tiền lysosome. Ở tế bào dòng tinh, bộ Golgi tạo ra cực đầu của tinh trùng. Ngày nay, có rất nhiều dẫn liệu chứng minh vai trò của bộ Golgi không những chỉ tập trung, sắp xếp mà còn tham gia vào sự tổng hợp các polysaccharide, các glucoprotein. Vai trò này thể hiện ở cả tế bào động vật và tế bào thực vật (Raugier, 1966, Heban, 1969).

Tóm lại, khi sản xuất protein thì ribosome là nơi tổng hợp, còn bộ Golgi chỉ là nơi tập trung chế biến và khi sản xuất polysaccharide thì bộ Golgi chính là nơi tổng hợp (mô hình của Favard, 1969 - hình 9.3).



Hình 9.3. Mô hình chức năng của phức hệ Golgi (theo Favard)

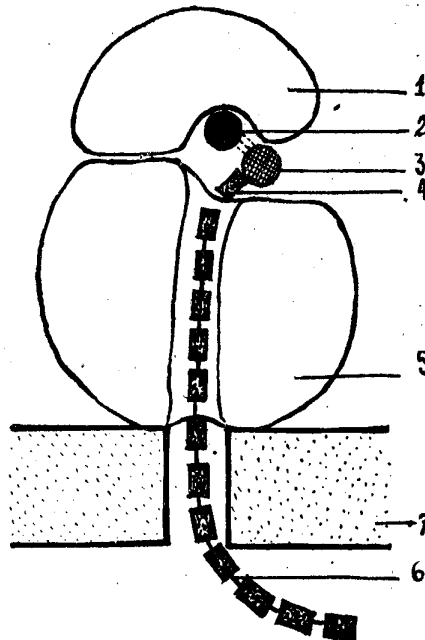
9.2. Ribosome

Ribosome còn gọi là hạt palad, được Palade mô tả lần đầu tiên vào năm 1953. ribosome có trong tất cả tế bào từ vi khuẩn đến động vật bậc cao.

9.2.1. Cấu tạo hình thái

Ribosome là những khối hình cầu hay hình trứng có đường kính 150Å. Sự phân bố của ribosome trong tế bào thay đổi tùy vùng. Chúng có thể ở dạng tự do rải rác trong tế bào chất, hay dính vào mặt ngoài của màng mạng lưới nội sinh chất hoặc mặt ngoài của màng nhân (hình 9.4).

Ribosome có thể đứng riêng lẻ hoặc liên kết với nhau thành chuỗi bởi một sợi mảnh có đường kính 15Å. Ngày nay, người ta đã biết đó là sợi mARN. Mỗi chuỗi có từ 5 - 70 ribosome (theo Rich, 1963-1964). Khoảng cách giữa các ribosome là 50 - 150Å. Mỗi chuỗi như vậy gọi là polysom.

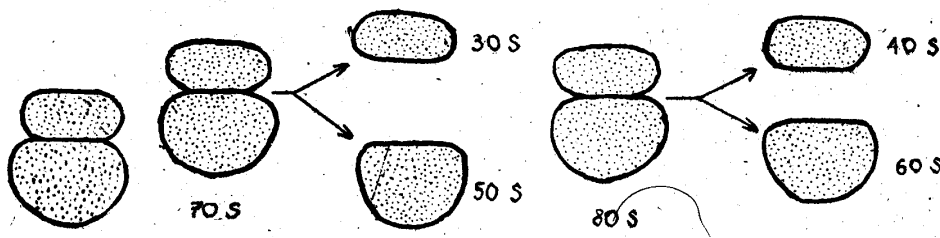


Hình 9.4. Cấu trúc ribosome (theo Phạm Phan Địch)

1. Tiểu phần nhỏ; 2. mARN; 3. tARN;
4. Acid amin; 5. Tiểu phần lớn; 6. Chuỗi polypeptide; 7. Màng của lưới nội chất.

Mỗi ribosome được tạo thành bởi 2 đơn vị nhỏ gọi là hai tiểu phần có độ lằng và kích thước khác nhau. Hai tiểu phần gắn vào nhau nhờ ion Mg^{++} . Khi nồng độ Mg^{++} thấp hơn 0,001M, ribosome tách thành 2 tiểu phần có độ lằng khác nhau (hình 9.5).

Ribosome vi khuẩn có độ lắng là 70S; ribosome của thực vật và động vật là 80S thì tiểu phần lớn có độ lắng là 60S, còn tiểu phần nhỏ là 40S. Ở ribosome 70S thì tiểu phần lớn có độ lắng 50S và tiểu phần nhỏ là 30S.



Hình 9.5. Ribosome tách thành các tiểu phần (theo Phạm Phan Địch)

Trên tiểu phần lớn có 3 vùng liên kết với ARN:

- Vùng liên kết với mRNA.
- Vùng liên kết peptid - tARN (vùng P) để cố định tARN khi đang lắp ráp acid amin vào mạch polypeptid.
- Vùng liên kết amino - acyl - tARN (vùng A) để cố định tARN đang mang acid amin chuyển vào ribosome.

Khi ribosome dính vào lưới nội bào thì nó thường được dính ở phần của tiểu phần lớn.

9.2.2. Cấu tạo hoá học

Bằng phương pháp phân tích hoá học người ta xác định được thành phần hoá học của ribosome. Mỗi ribosome chứa: rARN, các enzyme, và các protein cấu trúc và nước.

Ribosome 70S chứa 50% nước; rARN bằng 63% trọng lượng khô, protein bằng 37% trọng lượng khô.

Ribosome 80S chứa 80% nước; rARN bằng 50% trọng lượng khô và protein chiếm 50% trọng lượng khô.

Ngoài những thành phần nói ở trên, trong ribosome còn có ion Mg^{++} , Ca^{++} , các enzyme như ribonuclease, deoxyribonuclease ở dạng không hoạt tính, leuxinaminopeptidase, β - galactoridase, các enzyme phosphatase base và acid.

9.2.3. Chức năng

Chức năng chủ yếu của ribosome là nơi tổng hợp protein. Chính trên ribosome các acid amin đã được hoạt hoá tập hợp lại và được lắp ráp đúng vị trí vào mạch polypeptid theo đúng mật mã di truyền ở trong mạch mRNA (xem ở phần tổng hợp protein).

9.3. Lysosome (tiêu thể)

Lysosome được De Duve (Bi) nghiên cứu, mô tả đầu tiên vào năm 1949 và đặt tên vào năm 1955. Lysosome là bào quan có trong hầu hết các tế bào động vật và cả động vật đơn bào. Đặc biệt thể lysosome có nhiều và có kích thước lớn trong các đại thực bào và bạch cầu.

9.3.1. Cấu tạo hình thái

Kích thước, hình dạng của lysosome rất đa dạng và tùy thuộc vào các chất khác nhau mà thể lysosome thu thập vào để phân giải.

Lysosome là những khối hình cầu đường kính từ $0,2 - 0,4\mu$, có khi lớn đến $1 - 2\mu$. Lysosome được bao bởi một màng lipoproteide (màng tế bào).

- Tùy thuộc vào sự hình thành, thành phần cũng như hoạt tính chức năng của các chất chứa trong lysosome mà người ta phân thành 4 dạng, trong đó chỉ có một dạng là nguyên phát còn 3 dạng kia là lysosome thứ phát.

+ Thể lysosome cấp I: là dạng lysosome nguyên phát. Là khối hình cầu nhỏ, chứa những enzyme thủy phân. Những enzyme này sẽ hoạt động khi xung quanh trở thành acid ($pH < 7$).

+ Không bào tiêu hoá: được tạo ra do sự gắn kết của không bào chứa dị vật với lysosome nguyên phát. Trong không bào tiêu hoá, dị vật dần dần bị phân huỷ nhờ sự hoạt động của các enzyme chứa trong lysosome nguyên phát.

+ Thể cận bã: khi các dị vật không bị phân huỷ hoàn toàn, những cận bã còn tồn tại trong lysosome tạo thành thể cận bã. Thể cận bã sẽ bị tổng ra khỏi tế bào.

+ Các không bào tự tiêu (còn được gọi là xitolysosome) là một dạng của lysosome chứa những cấu trúc của bản thân tế bào (ví dụ: các ty thể, ribosome, các mảnh của mạng lưới nội sinh chất,...) đang trong quá trình bị tiêu hoá. Vì vậy, nhiều tác giả gọi không bào tự tiêu là xitolysosome hoặc otolysosome. Không bào tự tiêu được hình thành trong các quá trình sinh lý hoặc bệnh lý.

- Dựa vào quá trình tiêu hoá nội bào người ta còn phân biệt ra 3 kiểu lysosome như sau:

+ Các yếu tố tiền lysosome, đó là các fagosome hay otofagosome.

+ Các lysosome cấp I và cấp II (các fagolysosome, otolysosome hoặc xitolysosome) (hình 9.6).

+ Các yếu tố hậu lysosome, tương đương với các thể còn lại.

Các yếu tố tiền lysosome chỉ chứa các dị vật - là các đối tượng để phân giải mà không chứa enzyme.

Các thể lysosome cấp I có chứa enzyme hydrolase-acid, nhưng chưa tham gia vào quá trình tiêu hoá.

Các lysosome cấp II chứa các enzyme hydrolase, chứa cả các chất chưa bị tiêu hoá hoặc đang bị tiêu hoá.

9.3.2. Cấu tạo hoá học

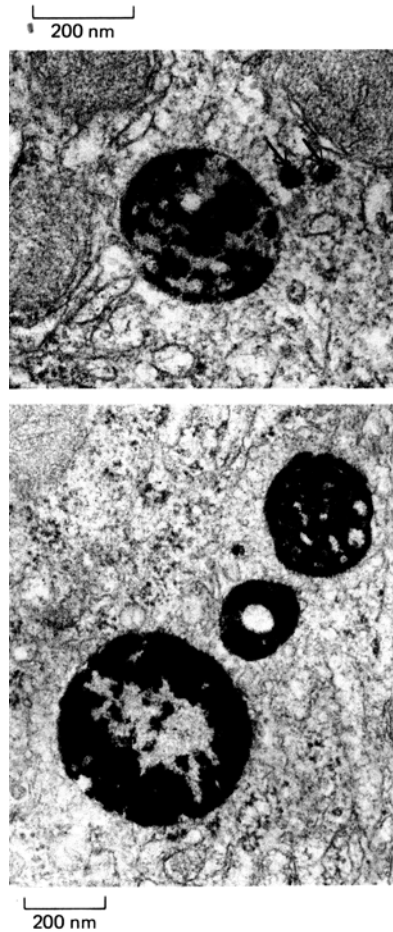
Màng lysosom là màng sinh chất (màng tế bào) được cấu tạo từ protein và lipid. Hệ thống màng có nguồn gốc từ màng Golgi hoặc màng tế bào (Smith, 1969). Trong lysosom có chứa nhiều men thuỷ phân như: phosphatase acid, ADNase, ARNase, protease, lipase, glucosidase, collagenase, cathepsin,... Hiện nay, người ta đã biết chính xác 40 loại men khác nhau có trong lysosom.

Những men này chỉ hoạt động ở trong môi trường acid (pH = 5) và chỉ được giải phóng ra khỏi lysosom bị phá huỷ.

9.3.3. Chức năng

Lysosom tham gia vào quá trình tiêu hoá nội bào. Lysosom tiêu huỷ các dị vật xâm nhập vào tế bào, tiêu hoá các bào quan già không còn hoạt động được nữa. Đôi khi lysosom còn tiêu huỷ ngay bản thân tế bào (sự tự tiêu), men cathepsin đóng vai trò quan trọng trong sự tự tiêu. Theo De Duve, quá trình tiêu hoá nội bào diễn ra theo sơ đồ sau (hình 9.7).

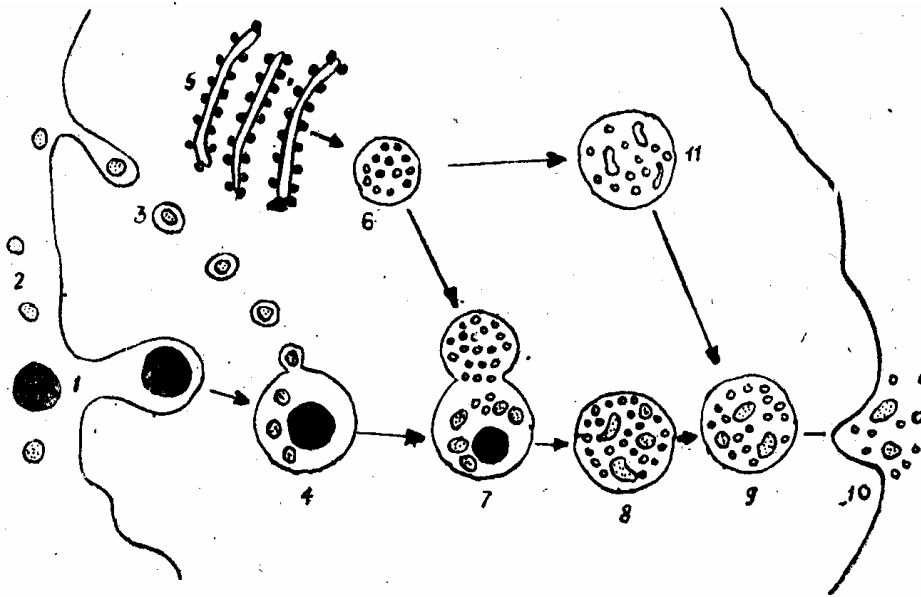
Các sản phẩm do enzyme của lysosome phân giải một phần có thể được tế bào sử dụng, còn các chất có hại cho tế bào hoặc bị thải ra khỏi tế bào hoặc được tích lũy trong lysosome ở dạng các hạt lipofuscin.



Hình 9.6. Lysosom (ảnh HVĐT - theo Daniel)

Phần trên là lysosom cấp I

Phần dưới là lysosom cấp II



Hình 9.7. Hoạt động chức năng của lysosom (theo De Duve)

1. Dị vật; 2. Đại phân tử; 3. Không bào ẩm bào; 4. Thể thực bào; 5. Lưới nội chất hạt; 6. Lysosom nguyên phát; 7. Không bào tiêu hoá; 8-9. Thể căn bã; 10. Căn bã bài xuất ra ngoài; 11. Không bào tự tiêu.

9.4. Peroxysome

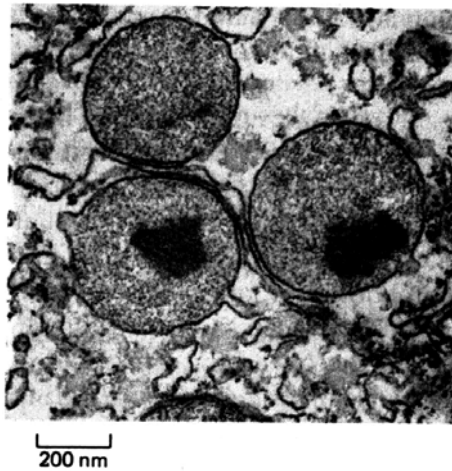
9.4.1. Cấu tạo

Peroxysome là bào quan được bao bọc bởi một màng đơn mỏng, thường nằm gần lưới nội sinh chất không hạt hoặc phần nhẵn của lưới nội sinh chất có hạt.

Nhiều tác giả cho rằng peroxysome được hình thành từ lưới nội sinh chất. Các protein của màng peroxysom được tổng hợp từ lưới nội sinh chất có hạt rồi chuyển tới phần không hạt, từ đó hình thành túi của peroxysome. Các enzyme trong túi được tổng hợp ở trong tế bào chất rồi đưa vào bên trong túi (hình 9.8). Peroxysome chứa catalase và một số enzyme oxy hoá như urat oxydase, D. aminoacid oxydase.

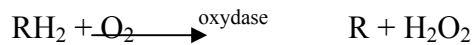
**Hình 9.8 Peroxysome (ảnh HVDT-
theo Daniel)**

3 peroxysome trong tế bào gan. Cả 3 thể vùi và màng lưới nội chất đều thể hiện rõ.

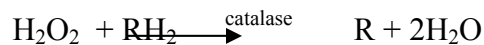


9.4.2. Chức năng

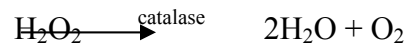
- Peroxysome dùng enzyme oxydase để thực hiện phản ứng oxy hoá tách nguyên tử hydrogen từ các cơ chất đặc hiệu và tạo H₂O₂ (hydroperoxid):



- Enzyme catalase sử dụng H₂O₂ từ phản ứng trên để oxy hoá nhiều cơ chất khác bao gồm: phenol, acid formic, formaldehyd và alcol:



Catalase có thể chuyển H₂O₂ thành H₂O:



- Peroxysome trong tế bào gan và thận tham gia giải độc một số chất như etanol thành acetaldehyd.

- Peroxysome xúc tác cho phản ứng phân tách các acid béo thành acetyl CoA, chất này được đưa đến ty thể tham gia vào hô hấp của tế bào.

Như vậy, peroxysome là bào quan chuyên biệt để thực hiện các phản ứng tạo H₂O₂, rồi lại sử dụng H₂O₂ để oxy hoá một số chất khác trong tế bào.

9.5. Glyoxysome

Là một vi thể chứa các enzyme dùng phân huỷ lipid thực vật thành đường để nuôi cây con. Tế bào động vật không có bào quan này.

9.6. Không bào (vacuole)

Không bào được hiện ra trong tế bào chất như những túi chứa nước và

các chất tan hoặc tích nước do tế bào chất thải ra. Túi được bao quanh bởi một màng gọi là tonoplast, có thể xem như màng trong của tế bào chất.

Có nhiều loại không bào tương ứng với các chức năng khác nhau:

Ở một số nguyên sinh động vật có không bào “co bóp” (contractive vacuole) giữ vai trò quan trọng trong việc thải các chất và nước dư ra khỏi tế bào. Nhiều nguyên sinh động vật còn có không bào “dinh dưỡng” (food vacuole) chứa các hạt thức ăn.

Các tế bào thực vật chưa trưởng thành chứa nhiều không bào nhỏ. Trong quá trình lớn lên, các tế bào hút thêm nước to ra và nhập lại với nhau thành một không bào lớn chiếm hầu hết thể tích của tế bào trưởng thành. Không bào lớn đẩy tế bào chất ra vách tế bào thành một lớp mỏng. Không bào thực vật chứa một dung dịch lỏng có các chất hoà tan, đây là dung dịch ưu trương nên hút nước do áp suất thẩm thấu. Do đó, không bào tạo một áp lực căng lên vách tế bào thực vật. Nhiều chất quan trọng cho đời sống của tế bào thực vật được chứa ở không bào như các chất hữu cơ chứa nitrogen hoà tan, có cả acid amin, các đường và cả một số protein.

Không bào còn có chức năng chứa một số chất thải, các enzyme được tiết vào không bào để phân cắt các chất thải thành các chất đơn giản hơn để được đưa trở lại thể trong suốt (cytosol) và tái sử dụng.

Một số chất khác như anthocyanin hay nhóm các sắc tố đỏ có trong dung dịch của không bào giữ vai trò tạo các màu của hoa, quả và lá mùa thu.

9.7. Vi ống (microtubule)

Vi ống phổ biến ở các loại tế bào khác nhau, vì vậy, người ta xem chúng là cấu trúc cố định của tế bào. Số lượng, vị trí và hướng sắp xếp của chúng trong các tế bào khác nhau rất khác nhau.

Vi ống có cấu trúc hình ống rỗng ở giữa, chiều dài có khi đạt tới $2,5\mu\text{m}$, đường kính từ $150 - 300\text{Å}$, lòng ống rộng từ $100 - 200\text{Å}$, thành ống dày $40 - 60\text{Å}$.

Vi ống thường nằm ở lớp ngoài của tế bào chất, sát với tơ cơ (tế bào cơ vân), hoặc theo trục dọc của tế bào (tế bào biểu bì), hoặc theo kiểu phóng xạ. Vi ống liên quan chặt chẽ với ty thể, trung tử, mạng lưới nội sinh chất và với màng nhân.

Vi ống có vai trò như bộ xương của tế bào, có nhiệm vụ nâng đỡ tế bào, đồng thời có vai trò là hàng rào để định khu các bào quan trong tế bào, ngoài ra còn có vai trò chuyên chở và vận động tế bào chất.

Rosh (1970) cho rằng tính chất đa chức năng của vi ống là do khả năng biến đổi hình thù không gian của ống protein của vi ống.

9.8. Tơ cơ (miofibrin)

Có thể xem tơ cơ là cấu trúc của tế bào được phân hoá làm chức năng co rút. Có hai dạng tơ cơ: tơ cơ trơn và tơ cơ vân. Tơ cơ trơn tạo nên cơ trơn, tơ cơ vân có cấu trúc vân ngang tạo nên cơ vân. Hai loại này phổ biến ở động vật đa bào.

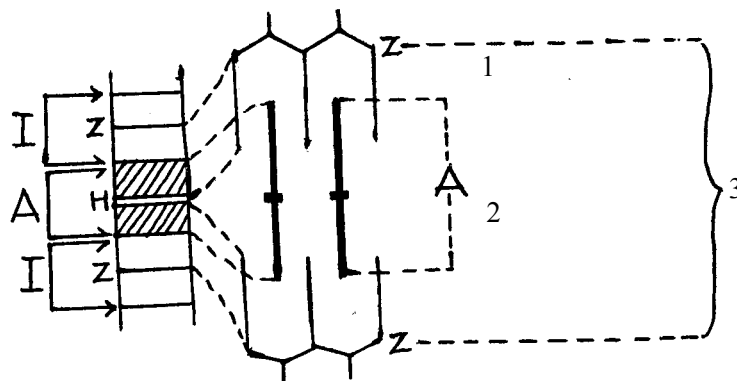
Tơ cơ tron đặc trưng cho các nội quan ở động vật có xương sống và cơ thể của nhiều động vật không xương sống bậc thấp. Tơ cơ vân tạo nên cơ của cơ thể cũng như cơ tim của động vật có xương sống và động vật chân khớp.

- Tơ cơ vân có cấu trúc sợi, trên chiều dọc có xếp xen kẽ nhiều giải ngang hay là đĩa. Một số đĩa rộng và tối, còn các đĩa khác hẹp và sáng.

- Dưới kính hiển vi phân cực, các đĩa tối thể hiện tính lưỡng chiết quang, vì vậy có tên gọi là đĩa A (Anisotropie). Các đĩa sáng thì không thể hiện tính lưỡng chiết quang nên có tên gọi là đĩa I (Isotrope). Các đĩa A và I lần lượt nằm xen kẽ nhau suốt chiều dài tơ cơ.

Tơ cơ thường có đường kính vào khoảng 1 - 2 μ m và dài khoảng 10 - 20 μ m cho đến vài mm hoặc vài cm.

Mỗi đĩa A lại được chia làm đôi bởi 1 giải ngang được gọi là giải H, các đĩa I ở chính giữa cũng được chia làm đôi bởi một giải có tên là tấm Z. Đoạn tơ cơ được giới hạn bởi hai đầu tấm Z được gọi là 1 tiết cơ (sarcomere). Như vậy, có thể xem tiết cơ là đơn vị cấu trúc tuyến tính của tơ cơ (hình 9.9).



Hình 9.9. Cấu tạo một tiết cơ

1. Actin; 2. Mvosin; 3. Một tiết cơ.

Các tơ cơ nằm trong tế bào chất của tế bào cơ, lớp tế bào này được gọi là cơ chất (sarcolemma), trong đó có nhân tế bào, các ty thể và các bào quan khác.

Dưới kính hiển vi điện tử cấu trúc siêu hiển vi của tơ cơ vân ở tất cả các động vật thuộc các bậc phân loại khác nhau nói chung đều giống nhau. Mỗi một tơ cơ gồm rất nhiều sợi bé hơn gọi là tiểu tơ cơ (protofibrin). Tiểu tơ cơ chia làm hai loại:

- + Tiểu tơ cơ dày có cấu trúc protein miozin.
- + Tiểu tơ cơ mảnh gồm protein actin.

Chính các tiểu tơ cơ quyết định cấu trúc các đĩa và giải của tơ cơ vân. Tiểu tơ cơ dày chỉ có ở đĩa A đi qua giải H; tiểu tơ cơ mảnh thì chạy suốt đĩa I và xuyên qua đĩa A xen kẽ với tiểu tơ cơ dày cho đến giải H. Như vậy, giải H là vùng chỉ có tiểu tơ cơ dày, đĩa I là vùng chỉ có tiểu tơ cơ mảnh và đĩa A là vùng có chứa cả tiểu tơ cơ dày và tiểu tơ cơ mảnh.

- Tơ cơ trơn: khác với tơ cơ vân, các tơ cơ trơn chỉ gồm có một loại tiểu tơ cơ, có đường kính vào khoảng 1000Å và có chiều dài bằng chiều dài cơ trơn.

- Chức năng: sự vận động của hai tiểu tơ cơ (actin và miozim) là tương đối với nhau. Đó là cơ sở của nhiều kiểu vận động như: sự co cơ, sự di chuyển kiểu amip, sự thắt lại giữa tế bào khi phân chia, cũng như sự vận chuyển các túi nhỏ trong tế bào.

- Các vi sợi chỉ gồm có actin đóng vai trò cấu trúc. Chúng tạo nên sườn nội bào (cytoskeleton) là một hệ thống các rãnh phức tạp giúp duy trì hình dạng tế bào.

9.9. Tơ nâng đỡ (tonofibrin)

Tơ nâng đỡ thường gặp ở nhiều tế bào của cơ thể đa bào, ví dụ ở tế bào thượng bì, ở tế bào sinh vật đơn bào.

Tơ nâng đỡ có cấu trúc sợi và thường gồm những bó sợi có kích thước siêu hiển vi xếp song song; mỗi sợi có đường kính từ 60 - 150Å. Mỗi bó sợi có hàng trăm sợi siêu hiển vi.

Ở tế bào thượng bì, tơ nâng đỡ xếp thẳng góc với màng tế bào và không xuyên qua màng sang tế bào bên cạnh.

Tơ nâng đỡ có chức năng nâng đỡ (ví dụ ở tế bào đơn bào) hoặc có vai trò tăng cường mối liên hệ giữa các tế bào (đối với tế bào thượng bì).

9.10. Tiên mao (flagella) và tiêm mao (cilia)

Tiên mao và tiêm mao thường nằm trên bề mặt của tế bào, đó là cơ quan vận động của tế bào, đặc biệt là sinh vật đơn bào.

Về cấu trúc giữa tiên mao và tiêm mao không khác nhau, chúng chỉ khác nhau về kích thước và số lượng. Khi trên bề mặt tế bào có số lượng nhiều nhưng ngắn thì gọi là tiêm mao, khi có số lượng ít và dài thì gọi là tiên mao.

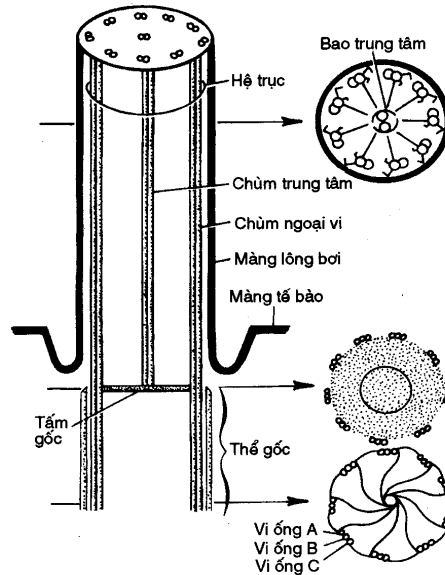
Tiêm mao có ở thảo trùng, ở tế bào sinh vật đa bào, ví dụ như ở tế bào biểu mô có lông tơ lót ống tiêu hoá, lót ống hô hấp, ống sinh dục... Tiên mao có nhiều ở sinh vật đơn bào, tinh trùng.

Tiên mao và tiêm mao đều được bao bởi 1 lớp màng có cấu trúc 3 lớp - chính là do sự kéo dài của màng tế bào mà thành. Bên trong có cấu trúc sợi. Các sợi sắp xếp theo sơ đồ được trình bày trong hình 9.10.

Sơ đồ cho thấy phía trong màng có 9 cặp vi ống nằm ngoài dày 300Å. Ở chính giữa có 2 sợi trung tâm được bọc trong một bao trung tâm dày 150Å. Ở giữa sợi ngoại vi và sợi trung tâm có 9 sợi thứ cấp nhỏ hơn.

Thành phần hoá học chủ yếu của tiên mao và tiêm mao là protein, ngoài ra còn có lipid. Protein và lipid là 2 thành phần chủ yếu tạo nên sợi microfibrin và sợi falagelin. Falagelin tương ứng với myosin của sợi cơ (ở đây không có actin). Tiên mao và tiêm mao có thể rụng đi, mất đi và loại mới sẽ được phát triển từ chất nền. Thể nền có nguồn gốc từ trung tử.

Chức năng: là cơ quan vận động của tế bào. Năng lượng cần cho hoạt động của chúng cũng là ATP.



Hình 9.10. Cấu trúc hiển vi của lông bơi và sơ đồ cắt ngang ở 3 vùng (ngọn roi, gần gốc roi và trong gốc roi) (theo Pechenik)

9.11. Thành và vỏ tế bào

Tế bào thực vật được bao bọc bởi những thành tế bào, các thành này nằm ngoài màng sinh chất và là tổ hợp đơn giản của glucit. Đã từ lâu, các nhà sinh học biết tế bào thực vật, nấm và phần lớn các vi khuẩn có thành dày và chất giàu glucit.

Nhưng chỉ những năm gần đây người ta mới nhận thấy rằng tế bào động vật cũng có glucit ở mặt ngoài của chúng. Các glucit ở tế bào động vật không tạo nên thành của tế bào, tuy nhiên chúng hoạt động như những nhóm phía ngoài không phụ thuộc vào một số lipid và ptotein màng. Mặc dầu không liên hệ với nhau, các nhóm glucit này thường được mô tả là “vỏ” tế bào và “vỏ” này đóng vai trò quan trọng trong việc xác định một số đặc tính của tế bào. Sự có mặt của glucit trên bề mặt ngoài của các tế bào làm xuất hiện các đặc tính chung của chúng.

Tuy nhiên, cũng cần phân biệt: một bên là thành tế bào dễ nhận thấy, dày và tương đối cứng của thực vật, nấm và vi khuẩn. Bên kia là lớp “vỏ” khó thấy, mỏng và mềm của tế bào động vật.

- Thành tế bào thực vật, nấm và vi khuẩn: thành tế bào thực vật, nói chung, không được coi là một phần của màng sinh chất, mặc dầu nó là sản phẩm của tế bào. Thành phần cấu trúc cơ bản của thành tế bào là loại polysaccharide tổng hợp - cellulose - có cấu trúc dạng sợi. Sợi cellulose gắn với nhau nhờ khuôn của các dẫn xuất glucit khác, trong đó, có pectin và hemicellulose. Khuôn này không hoàn toàn lấp đầy các khoảng trống giữa các sợi và chúng cho phép nước, không khí, các chất hoà tan đi qua thành tế bào một cách tự do.

Phần đầu tiên của thành tế bào do tế bào trẻ đang phát triển tạo ra gọi là thành sơ cấp. Nơi thành của 2 tế bào chạm nhau, lớp giữa chúng được gọi là tấm trung gian sẽ gắn chúng với nhau. Pectin một polysaccharide tổng hợp trong dạng pectatecanxi là cấu trúc cơ bản của tấm trung gian. Nếu pectin bị hoà tan, tế bào sẽ kém liên kết chặt chẽ với nhau. Ví dụ: khi quả chín, pectatecanxi chuyển hoá một phần thành dạng khác dễ hoà tan hơn, các tế bào trở nên mềm hơn.

Tế bào của các mô mềm ở thực vật chỉ có thành sơ cấp và tấm trung gian giữa các tế bào. Sau khi ngừng phát triển, các tế bào tạo phần gỗ cứng hơn và các lớp tiếp tục phát triển để hình thành nên thành thứ cấp.

Thành thứ cấp thường dày hơn thành sơ cấp và được cấu tạo từ các lớp rất chặt hoặc tấm. Sợi cellulose của mỗi sợi tấm nằm song song với nhau và có góc $60 - 90^{\circ}$ với sợi của tấm bên cạnh. Ngoài cellulose, thành thứ cấp còn chứa các chất khác như lignin làm cho chúng chắc hơn.

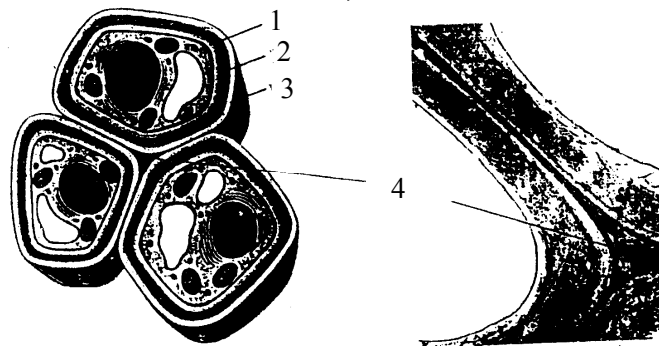
Trên thành tế bào có những cầu nối, qua đó, các tế bào cạnh nhau liên hệ với nhau gọi là, cầu sinh chất (plasmodesmata). Có 2 dạng:

- + Dạng thứ nhất là các đường ống qua màng, qua đó nguyên sinh chất của từng tế bào riêng biệt trong một cơ thể thực vật đa bào liên kết và trao đổi với nguyên sinh chất của tế bào khác. Các nguyên sinh chất liên kết với nhau thành một hệ thống gọi là hợp bào (symplaste). Phần lớn sự trao đổi chất giữa các tế bào như trao đổi đường và acid amino thường xảy ra qua cầu sinh chất của hợp bào.

- + Dạng thứ 2 gọi là lỗm, đó là vật cản có tính thẩm chọn lọc do thành sơ cấp tạo nên.

Thành tế bào của nấm và các vi khuẩn được cấu tạo từ chitin (thực vật từ cellulose) là dẫn xuất của amino glucosamine. Ở vi khuẩn, thành tế bào có chứa vài dạng cơ chất hữu cơ thay đổi theo từng nhóm. Phản ứng đặc biệt của các cơ chất hữu cơ này đối với các chất nhuộm màu là dấu hiệu để phân loại vi khuẩn trong phòng thí nghiệm.

Nhờ có thành tế bào mà tế bào thực vật, nấm và vi khuẩn không bị vỡ ở môi trường ngoài rất loãng (nhược trương). Ở môi trường này tế bào phồng lên do áp lực trương và sẽ ép vào thành tế bào. Áp lực trương trên thực tế còn làm cho cấu trúc cơ học của cây xanh mạnh hơn (hình 9.11).



Hình 9.11. Vách tế bào (theo Phạm Thành Hồ)

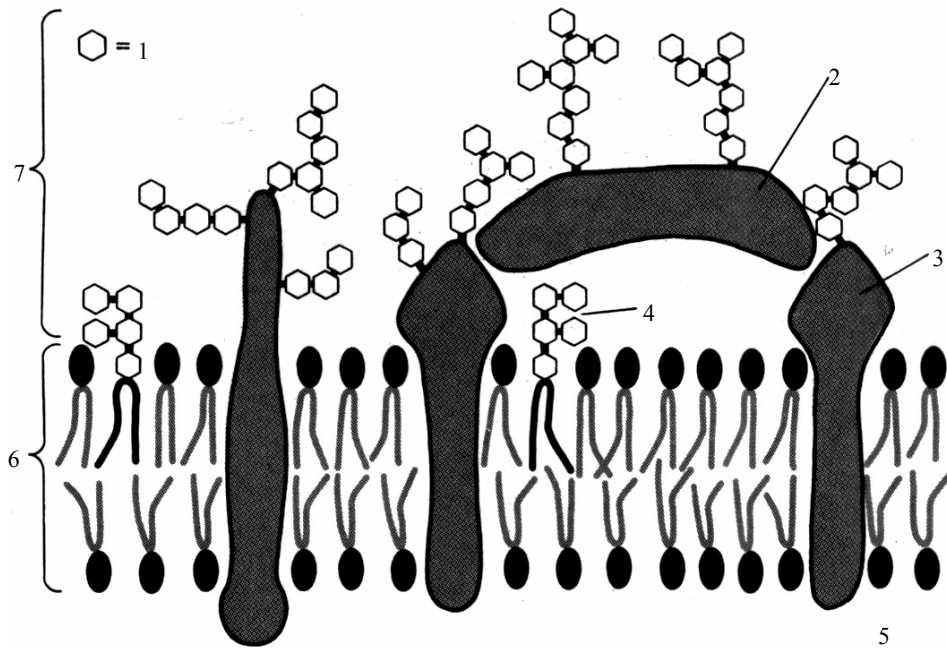
1. Vách thứ cấp; 2. Phiên giữa; 3. Vách sơ cấp; 4. Giữa tế bào.

- Glucocalix: ở tế bào động vật, glucit (chính là oligosaccharide) đã gắn vào protein hoặc lipid ở mặt ngoài tế bào tạo thành glycoprotein và glucolipid. Sự liên kết giữa oligosaccharide với protein và lipid ở mặt ngoài tế bào động vật như vậy được gọi là glucocalix (hình 9.12).

Theo những nghiên cứu mới nhất thì glycolcalix chính là điểm nhận biết trên bề mặt tế bào, tạo cho nó khả năng tương tác với các tế bào khác. Ví dụ: khi trộn tế bào gan và thận riêng rẽ trong môi trường nuôi cấy, các tế bào gan sẽ nhận biết nhau và sẽ tái kết hợp, các tế bào thận cũng sẽ tách ra và tái kết hợp.

Sự nhận biết của các tế bào trong quá trình phát triển phôi và cả sự kiểm soát quá trình phát triển của tế bào cũng phụ thuộc vào glycolcalyx.

Ngày nay, người ta còn cho rằng sự nhận biết của tế bào vật chủ ở vi rút có lẽ cũng phụ thuộc vào glucocalix. Và glucocalix của tế bào ngoại lai chính là dấu hiệu để phân tử kháng thể của hệ miễn dịch dùng để nhận biết vật gây bệnh.



Hình 9.12. Sơ đồ lớp thành và vỏ tế bào (glycocalyx) (theo Bruce Alberts)

1. Đường dư; 2. Glycoprotein hấp thụ; 3. Glycoprotein vận chuyển qua màng;
4. Glycolipide; 5. Tế bào chất; 6. Lớp lipid kép; 7. Thành tế bào (glycocalyx).

Glucocalyse được tạo nên từ oligosaccharit ở phía ngoài của gluco, lipid và glucoprotein và của adsobedglycoprotein và proteoglycans.

9.12. Trung thể (centrosome)

9.12.1. Cấu tạo

Trung thể còn gọi là trung tâm tế bào (cytocentrom), là bào quan có trong tất cả tế bào động vật đa bào, đơn bào và trong tế bào một số thực vật (tảo, nấm, rêu, dương xỉ và một số hạt trần). Trong tế bào của thực vật hạt kín, người ta chưa quan sát thấy trung thể, tuy rằng, có một số tác giả có mô tả các cấu trúc tương tự.

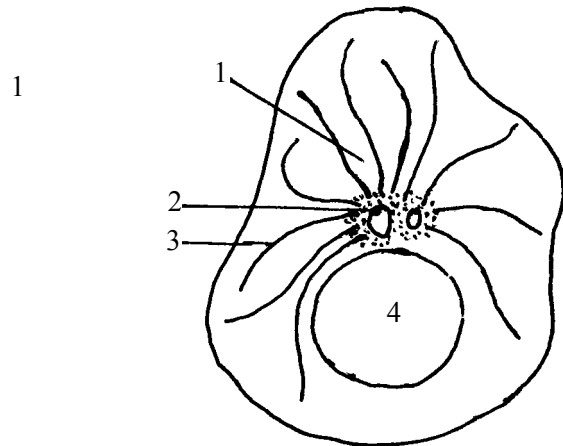
Trung thể tồn tại trong tế bào chất ngay cả trong thời gian tế bào không phân chia, và xuất hiện rõ khi phân chia nguyên nhiễm (mitose).

Trong tế bào không phân chia thì trung thể có trong tế bào chất, nằm cạnh nhân và ở giữa có 2 hạt bắt màu sáng nằm vuông góc với nhau gọi là trung tử (9.13).

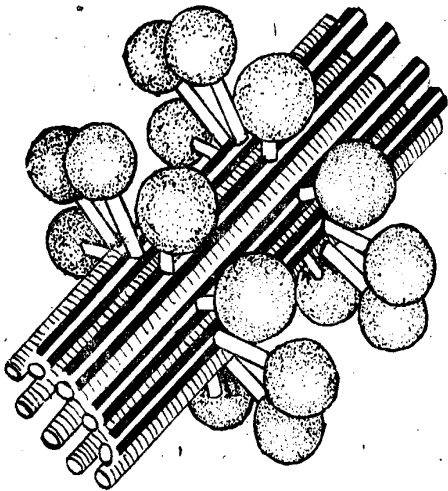
Trung tử (centriole) có kích thước từ 0,2 - 0,3 μ m. Dưới kính hiển vi điện tử, trung tử xuất hiện như cái ống trụ tròn, dài 0,3 - 0,6 μ m và đường kính 1000 - 2000 Å . Thành ống được cấu tạo bởi 9 nhóm ống nhỏ, mỗi nhóm có 3 ống nhỏ. Trong 3 ống có 1 ống hoàn chỉnh (A) dính với 2 ống không hoàn chỉnh (B,C) (hình 9.14 và 9.15).

9.12.2. Chức năng

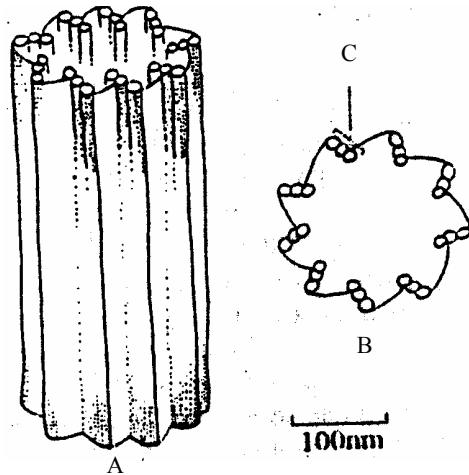
Trung tử đóng vai trò quan trọng trong quá trình phân bào. Trong quá trình phân bào, trung tử phân chia và di chuyển về 2 cực đối lập của tế bào và hoạt động như tâm điểm cho thoi vô sắc và hình thành nhân của tế bào con. Tuy nhiên, những tế bào không có trung tử thoi vô sắc cũng được hình thành.



Hình 9.13. Vị trí của trung thể ở trong tế bào
1. Trung tâm tế bào; 2. Trung tử; 3. Ống vi thể; 4. Nhân.



Hình 9.15. Trung thể có vệ tinh gắn vào (theo Phạm)



Hình 9.14. Cấu tạo trung tử (theo Phillips)

A. Nhìn từ bên; B. Lát cắt ngang; C. Bộ ba các ống siêu vi.

Chương 10

NHÂN TẾ BÀO (NUCLEUS)

10.1. Cấu tạo của nhân

10.1.1. Cấu trúc đại cương

Nhân (nucleus) được Brawn phát hiện vào năm 1831 và được xem là thành phần bắt buộc của tất cả tế bào động vật và thực vật. Cơ thể một số vi sinh vật không quan sát thấy nhân, nhưng tìm thấy trong tế bào vi khuẩn và cả siêu vi khuẩn những chất tương đồng đối với chất của nhân: protide nhân (nucleoprotide) phân tán trong tế bào chất.

Những công trình nghiên cứu hiển vi điện tử và di truyền vi sinh vật đã chứng minh các “chất nhân” của cơ thể vi sinh vật có chức năng giống như nhân của cơ thể đa bào. Như vậy, nhân hoặc chất nhân là tổ chức cố định và bắt buộc của tế bào ở bất kỳ mức độ tổ chức nào của sinh vật.

Trong đời sống của tế bào có thể chia làm hai thời kỳ:

- Thời kỳ trao đổi chất.
- Thời kỳ phân chia nhân.

Mỗi thời kỳ nhân có cấu trúc riêng. Thời kỳ trao đổi chất nhân ở trạng thái không phân chia - trạng thái tĩnh. Thời kỳ phân chia nhân thay đổi để tiến tới sự phân chia nhân và phân chia tế bào.

Ở đây ta xét nhân ở thời kỳ trao đổi chất - thời kỳ nhân ở gian kỳ (interphase)

10.1.2. Số lượng

Tuyệt đại đa số tế bào có một nhân. Có nhiều tế bào có 2 hoặc 3 nhân (tế bào gan, tế bào tuyến nước bọt động vật có vú,...). Có những tế bào đa nhân, có khi hàng chục như tế bào đa nhân (megacaryocyte) trong tuỷ xương. Trái lại, cũng có những tế bào không có nhân như tế bào hồng cầu động vật có vú. Nhưng hồng cầu không nhân chỉ ở giai đoạn trưởng thành, giai đoạn non hồng cầu có nhân.

10.1.3. Hình dạng

Hình dạng của nhân phụ thuộc vào hình dạng của tế bào. Tế bào hình cầu, hình khối,... nhân thường có dạng hình cầu (tế bào limpho). Tế bào hình trụ (như tế bào cơ) thì nhân có dạng dài hình bầu dục. Tuy vậy, trong nhiều loại tế bào nhân có hình dạng phức tạp. Ví dụ: tế bào bạch cầu có hạt nhân phân khúc hình thùy.

Hình dạng của nhân có thể thay đổi tùy chức năng của tế bào. Ví dụ: nhân của bạch cầu có hạt phân thùy phức tạp là để tăng bề mặt tiếp xúc của nhân với tế bào chất.

10.1.4. Kích thước và vị trí

Kích thước của nhân là đặc trưng đối với từng loại tế bào nhất định. Nói chung, tế bào dạng trẻ có nhân lớn hơn tế bào dạng già. Kích thước của nhân có liên quan đến kích

thước của toàn tế bào. Nói cách khác là liên quan đến kích thước của tế bào chất. Tỷ lệ của nhân và tế bào chất có thể biểu hiện bằng chỉ số của Hertwig (1908) như sau:

$$\frac{N}{P} = \frac{V_n}{V_c - V_n}$$

Trong đó:

$\frac{N}{P}$: tỷ số giữa nhân và tế bào chất.

V_n : thể tích nhân.

V_c : thể tích tế bào chất.

Tỷ số này cho thấy khi thể tích tế bào chất tăng thì thể tích nhân cũng tăng. Và khi cân bằng này bị phá vỡ là nguyên nhân kích thích sự phân chia tế bào.

Vị trí của nhân thay đổi theo trạng thái của tế bào, nhưng nói chung, vị trí của nhân là đặc trưng cho từng loại tế bào. Trong tế bào phôi, nhân thường nằm ở trung tâm; trong tế bào đã phân hóa nhân thay đổi vị trí tùy theo sự hình thành các chất dự trữ trong tế bào chất. Ví dụ: trong tế bào trứng giàu noãn hoàng, nhân thường nằm ở phần nền. Tuy nhiên, trong tế bào đã phân hóa thì dù cho nhân ở vị trí nào cũng đều được bao bởi tế bào chất.

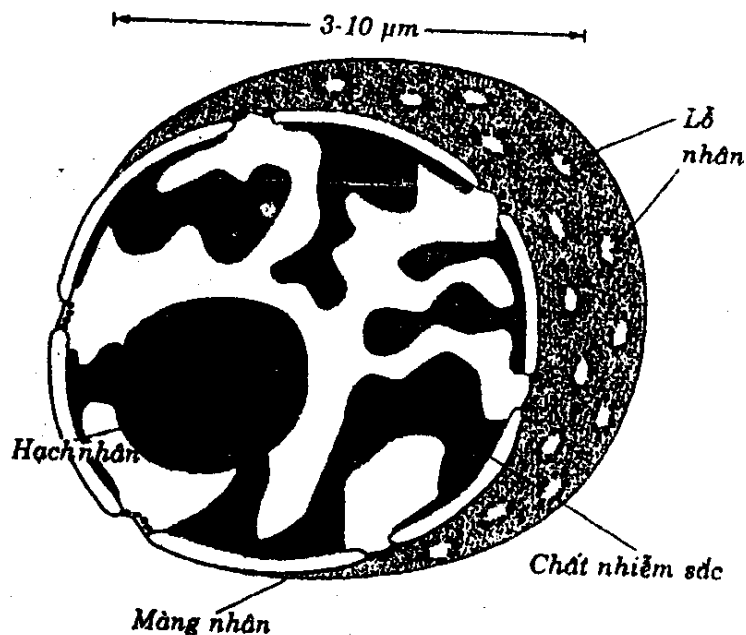
10.1.5. Cấu trúc nhân trong tế bào sống và trong tế bào tiêu bản

Trong đa số tế bào sống, nhân có đặc tính đồng nhất quang học. Người ta chỉ phân biệt được màng nhân, chứa bên trong các thể hình cầu (1 hoặc vài thể) có tính chiết quang mạnh, đó là hạch nhân. Một số tế bào ở gian kỳ có thể quan sát được nhiễm sắc thể và còn có thể quan sát được các hạch và các búi khác nhau nằm trong dịch nhân (hình 10.1).

Trong tế bào tiêu bản (đã nhuộm màu), nhân có cấu trúc rất phức tạp. Cấu trúc hiển vi của nhân tùy thuộc rất nhiều vào phương pháp định hình và phương pháp nhuộm màu.

Trong tiêu bản ta có thể quan sát thấy:

- Màng nhân (nuclear membrane) phân cách rõ giới hạn nhân và tế bào chất.
- Hạch nhân (nucleolus) là các thể hình cầu, có đặc tính nhuộm màu kiềm; và đặc tính này tập trung cao ở hạch chất ribonucleoprotide.
- Chất nhiễm sắc (chromatin) là những cấu trúc sợi hoặc búi được đặc trưng bởi chất acid deoxyribonucleotide (ADN) của nhiễm sắc thể (chromosome) ở dạng tháo xoắn.
- Dịch nhân (nucleoplasma) là chất không nhuộm màu hoặc bắt màu hơi acid chứa đầy trong nhân.



Hình 10.1. Cấu tạo nhân tế bào (theo Phạm Thành Hồ)

10.2. Thành phần hoá học của nhân

Thành phần hoá học của nhân rất phức tạp, trong đó, nucleoprotide đóng vai trò quan trọng nhất. Đối với một số tế bào, nucleoprotide là thành phần chính của cấu trúc nhân (tinh trùng cá hồi 96%; 100% trong nhân một số hồng cầu).

Chất protein nhân có thành phần khá phức tạp, gồm 2 loại:

- Protein đơn giản có tính kiềm như: protamin, histon.
- Protein phi histon có tính acid.

Acid deoxyribonucleic (ADN) tập trung chủ yếu ở nhiễm sắc thể.

Acid ribonucleic có trong hạch nhân và trong dịch nhân.

10.3. Cấu trúc hiển vi và siêu hiển vi

10.3.1. Cấu trúc màng nhân

Màng nhân ngăn cách nhân với tế bào chất bọc xung quanh nhân. Nhiều kết quả nghiên cứu đã cho thấy mối tương quan giữa nhân và tế bào chất phần lớn phụ thuộc vào hoạt tính của màng nhân.

- Về tính chất, màng nhân khác với màng tế bào chất. Ví dụ: màng nhân khi bị phá huỷ không có khả năng hàn gắn lại. Màng nhân khi bị thương làm cho nhân chết và toàn bộ tế bào chết. Trái lại, màng tế bào khi bị tổn thương có khả năng phục hồi, hàn gắn lại.

- Về tính thấm, màng nhân cũng khác với màng tế bào. Ví dụ: có một số protein có thể thấm qua màng tế bào mà không thể thấm qua màng nhân được.

- Về thành phần hoá học, màng nhân có cấu trúc từ các protein không hoà tan liên kết với lipid.

- Về cấu trúc, các nghiên cứu màng nhân dưới kính hiển vi điện đã chứng minh rằng màng nhân gồm 2 lớp màng (và đó là những túi, những tế bào chứa). Một màng hướng vào nhân gọi là màng trong, một màng hướng vào tế bào chất gọi là màng ngoài. Giữa hai màng giới hạn bởi 1 xoang, gọi là xoang quanh nhân.

Độ dày chung của màng vào khoảng 100Å, của xoang từ 100 - 300Å. Các kết quả nghiên cứu đã chứng minh rằng mỗi một màng của màng nhân cũng gồm 3 lớp như màng tế bào chất (Yamamoto, 1963).

Màng ngoài có thể nối với mạng lưới nội sinh chất bằng các vi ống và hình thành một hệ thống ống thông với nhau. Qua hệ thống ống này, nhân có thể liên hệ trực tiếp với môi trường.

Màng nhân có cấu trúc không liên tục, nó có nhiều lỗ hình trụ, qua đó mà tế bào chất thông với nhân. Các lỗ có dạng hình phễu, đường kính mặt trong và mặt ngoài khác nhau - vào khoảng 50 - 100Å. Các lỗ phân bố đều với khoảng cách từ 500 - 1000Å.

Hệ thống lỗ có vai trò rất quan trọng trong quá trình trao đổi chất giữa nhân và tế bào chất. Vì các chất thấm qua lỗ là kết quả hoạt động tích cực của các chất chứa trong lỗ. Ngoài ra, hệ thống lỗ còn có chức năng nâng đỡ và cố định màng nhân.

Xoang quanh nhân có ý nghĩa đặc biệt trong quá trình tổng hợp protid đối với các tế bào có mạng lưới nội sinh chất kém phát triển.

Chức năng: màng nhân tham gia vào quá trình tổng hợp và chuyên chở các chất, tham gia vào quá trình sinh tổng hợp protein vì mặt ngoài của màng nhân có đính các thể ribosome.

10.3.2. Cấu trúc của chất nhiễm sắc (chromatine)

Khi quan sát tế bào đã được nhuộm màu, người ta thấy các cấu trúc chứa chất nhiễm sắc, đó là những chất có tính bắt màu đặc biệt đối với một số thuốc nhuộm. Ta có thể quan sát thấy từng sợi hay búi nằm trong nhân và làm thành mạng lưới. Các búi chất nhiễm sắc được gọi là tâm nhiễm sắc (chromocentre hoặc caryosome). Cấu trúc của chất nhiễm sắc có thể thay đổi ở các tế bào khác nhau của cùng 1 cơ thể, hoặc ở tế bào cùng loại của các cơ thể khác nhau.

Bản chất của chất nhiễm sắc là các ADN của nhiễm sắc thể (chromosome) ở dạng tháo xoắn.

Nhiễm sắc thể có hình dáng và kích thước đặc trưng chỉ ở kỳ giữa (metaphase) của sự phân bào. Nhiễm sắc thể gồm có ADN, các protein histone và các protein không histone của nhiễm sắc thể. Cả 3 thành phần gộp lại là chất nhiễm sắc.

Như vậy, cấu trúc chất nhiễm sắc của nhân ở gian kỳ chính là nhiễm sắc thể ở kỳ phân chia, nhưng ở trạng thái ẩn.

10.3.3. Hạch nhân

Trong thời kỳ tế bào không phân chia (gian kỳ), bao giờ chúng ta cũng quan sát thấy hạch nhân. Ở tiền kỳ, hạch nhân hoà tan vào trong nhân và biến mất; đến đầu mạt kỳ, hạch

nhân lại xuất hiện ở dạng các thể dính với nhiễm sắc thể và đến gian kỳ tiếp theo, hạch nhân được hình thành trở lại.

Hạch nhân thường có dạng hình cầu, nhưng cũng có thể biến đổi. Độ lớn của hạch nhân thay đổi tùy theo trạng thái sinh lý của tế bào, chủ yếu là tùy thuộc vào cường độ tổng hợp protein. Ở tế bào mà cường độ tổng hợp protein mạnh thường hạch nhân lớn hoặc nhiều hạch nhân và ở tế bào cường độ tổng hợp protein yếu thì ngược lại.

10.3.3.1. Cấu trúc hiển vi của hạch nhân

- Cấu trúc: trên tiêu bản dưới kính hiển vi thường, hạch nhân thường có cấu trúc đồng dạng. Hạch nhân có cấu trúc sợi và các sợi tập hợp thành mạng lưới. Giữa các sợi có phân bố các chất đồng dạng (Zsinvagorg, 1948). Cấu trúc siêu hiển vi của hạch nhân gồm 2 pha xen kẽ:

- + Cấu trúc sợi gồm các nucleonem.
- + Và các hạt nằm trên nucleonem.

Cấu trúc sợi và hạt này nằm trong chất đồng dạng.

Các chất nucleonem tương đối ổn định đối với từng loại tế bào và tạo thành các bó sợi có đường kính 1200Å. Các hạt nằm trên nucleonem có đường kính vào khoảng 150 - 200Å. Ở một chừng mực nào đó, tỷ lệ giữa sợi và hạt tương ứng với cường độ tổng hợp ARN trong tế bào. Ở tế bào tổng hợp protein mạnh thì hạt nhiều và ngược lại.

Dẫn liệu về kính hiển vi điện tử cũng đã cho biết hạch nhân không có màng bao bọc, nghĩa là hạch nhân nằm trần trong dịch nhân.

10.3.3.2. Thành phần hoá học của hạch nhân

- Quan trọng nhất là ARN. ARN của hạch nhân thay đổi tùy từng loại tế bào và tùy trạng thái sinh lý của tế bào. ARN của nhân tế bào chủ yếu nằm trong hạch nhân.

- Protein: hàm lượng lớn, chiếm từ 80 - 90%. Chủ yếu là phosphoprotein. Ngoài ra, protein liên kết với ARN để hình thành ribonucleoproteide có trong thể ribosome của nhân.

- Lipid: chủ yếu là phospholipid.

- Các enzyme: có nucleosid - diphosphorilase, enzyme tham gia tổng hợp ADN, ATPase,...

- ADN: chứa các gen mã hoá cho rARN của ribosome.

10.3.3.3. Chức năng của hạch nhân

Hạch nhân tham gia vào quá trình sinh tổng hợp protein của nhân. Hạch nhân cũng là nơi tổng hợp rARN của tế bào. rARN được tổng hợp trên các locut của nhiễm sắc thể “miền tạo hạch nhân” trên khuôn ADN, sau đó, được tích trữ trong hạch nhân trước khi đi ra tế bào chất.

10.3.4. Dịch nhân

Thành phần của dịch nhân gồm có các loại protide khác nhau và các enzyme.

- Các protide như: glucoprotide, nucleoprotide, chủ yếu là ribonucleoprotein, trong đó, ARN chiếm 40 - 50%.

- Các enzyme: enzyme trong dịch nhân gồm 3 nhóm:

+ Các enzyme đường phân như aldolase, enolase và dehydrogenase glyceraldehyd 3 phosphatase.

+ Các enzyme tham gia vào quá trình trao đổi acid nucleotide như: ADN - polymerase tham gia tổng hợp ADN và ARN - polymerase tham gia tổng hợp ARN, đặc trưng là mARN-+.

- Các enzyme tham gia quá trình trao đổi nucleosid như: ademozin dezaminase, nucleosid phosphorilase và guanase các enzyme này có trong nhân với hàm lượng đặc biệt cao. Một số enzyme khác như arginase... chỉ có trong một số tế bào.

10.4. Chức năng của nhân

Chức năng của nhân được thể hiện ở 2 mặt:

- Truyền và tích thông tin di truyền từ thế hệ này sang thế hệ khác (bảo đảm tính liên tục di truyền).

- Điều hoà và điều khiển mọi hoạt động sống của tế bào (đảm bảo sự thực hiện thông tin di truyền trong đời sống tế bào).

Truyền và tích thông tin di truyền ở đây muốn nói sự nhân đôi ADN nhân đôi nhiễm sắc thể với sự phân phối bộ nhiễm sắc thể (đã được nhân đôi) về hai tế bào con.

Điều hoà và điều khiển hoạt động sống của tế bào chính là điều hoà và điều khiển các quá trình tổng hợp protein, trong đó có nhiều enzyme xảy ra trong tế bào chất, vì nhân chứa ADN và các loại ARN cần thiết để tổng hợp protein. Các tARN, rARN và mARN đều được tổng hợp trong nhân trên khuôn ADN và được chuyển ra tế bào chất để tổng hợp protein.

Các protein xây dựng nên các cấu trúc của tế bào cũng như điều hoà các phản ứng sinh hoá, qua đó, thể hiện các hoạt động sống của tế bào cũng như tính đặc trưng của cơ thể.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Phạm Phan Địch, Nguyễn Văn Ngọc, Đỗ Kính (1984), *Tế bào học, Mô học, Phôi sinh học*, Nxb Y học, Hà Nội.
2. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.
3. Phạm Thành Hồ (1995), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Tủ sách Đại học tổng hợp Tp. Hồ Chí Minh.
4. Phạm Thành Hồ (1999), *Di truyền học*, Nxb Giáo dục Tp. Hồ Chí Minh.
5. Phạm Thành Hồ (2002), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Nxb Đại học quốc gia Tp. Hồ Chí Minh.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

6. Bruce Alberts, Dennis Bray, Julian Lewis Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson (1983), *Molecular biology of The Cell*, Garland Publishing, Inc, New York & London.

Chương 11

DI TRUYỀN TẾ BÀO

11.1. Nhiễm sắc thể

Nhiễm sắc thể (NST) được Flemming phát hiện từ cuối thế kỷ XIX (1882). Trong các tế bào đang phân chia nguyên nhiễm, chúng bắt màu thuốc nhuộm rất mạnh.

Ngay từ năm 1883, Roux đã quan sát được sự chẻ dọc của NST trong quá trình phân bào và ông đã cho rằng: trong NST có chứa các yếu tố đóng vai trò sinh học quan trọng đối với tế bào. Các yếu tố đó sắp xếp theo dãy dọc trong NST. Các yếu tố nằm trong NST theo dãy dọc có tính chất đứt đoạn đó, về sau này, được gọi là gen (Johansen, 1909). Ngày nay, NST được hiểu: NST được cấu trúc và hoạt động như một thể toàn vẹn thống nhất, trong đó, các đơn vị di truyền (các gen - ADN) được tập hợp lại theo một quy luật tổ chức xác định và phối hợp hoạt động một cách nhịp nhàng (theo kiểu “đóng”, “mở” gen) để đảm bảo đặc tính di truyền và biến dị cho cơ thể.

11.1.1. Nhiễm sắc thể virus

Virus vô cùng đa dạng, nhưng NST của đa số là những phân tử ADN (một số ít là ARN). Ở các virus khác nhau các phân tử ADN có thể khác nhau về kích thước, về số mạch trong phân tử và một vài đặc tính khác.

Ví dụ 1: nhiễm sắc thể là phân tử ADN. Nhiễm sắc thể của thực khuẩn thể là một phân tử ADN đơn độc, dày 20Å, dài 17μm, có trọng lượng phân tử lớn hơn 30.000.000 và số lượng gen chứa trong nó khoảng 30 - 40.

Về thành phần hoá học thì nó chỉ chứa polynucleotide, không chứa các vật liệu phi polynucleotide. Tùy theo phương pháp làm xuất hiện NST mà nó có thể có dạng vòng hoặc dạng đuôi thẳng; nó đồng nhất về mặt hình thái, không tạo thành hạch nhân. Trên NST, không phân biệt được tâm động. Về phương diện di truyền, chúng hoạt động theo cấu trúc đuôi thẳng, và như thế, bản đồ di truyền của chúng có điểm khởi đầu điểm tận cùng.

Ví dụ 2: nhiễm sắc thể chỉ có ARN. Nhiễm sắc thể của virus khảm thuốc lá chỉ có ARN, không có ADN. Xoắn ARN xếp trong lớp protide và toàn bộ virus có dạng hình trụ tròn, dạng 1 mạch polynucleotide hoặc dạng xoắn kép. Có thể tách rời ARN của virus khảm thuốc lá khỏi vỏ protide và bằng cách tập hợp ARN và protide có thể tái tạo thành virus italic.

11.1.2. Nhiễm sắc thể vi khuẩn và vi khuẩn lam

Tế bào vi khuẩn và thanh tảo có nhân nguyên thủy (procaryota) phân tán không có màng nhân. Tuy tế bào vi khuẩn và thanh tảo chưa có nhân chính thức nhưng người ta đã làm xuất hiện được các sợi NST trong miền nhân và quan sát chúng trên các ảnh chụp hiển vi điện tử. Trong miền nhân, người ta quan sát thấy nhiều sợi chất nhiễm sắc mảnh có kích thước gần bằng kích thước của ADN, nhưng không thể theo dõi được sự liên tục

của các sợi đó. Tuy nhiên, có thể tách rời và đo được chiều dài của NST. Trong mỗi miền nhân chỉ có 1 NST như thế, mặc dầu có một số vi khuẩn được xem là đa nhân.

NST vi khuẩn là những phân tử ADN trần, chuỗi kép, mạch vòng, ADN thường dính với màng tế bào ở một điểm hoặc một số điểm. Dưới kính hiển vi điện tử, ADN có dạng siêu xoắn. Tính siêu xoắn chịu sự kiểm soát của enzyme topoisomerase. NST dạng xoắn có chứa các chuỗi ARN mới tổng hợp, polymerase ARN, nhưng không có ribosome. Ngoài NST chính, ở vi khuẩn còn thấy có một loại ADN khác ở dạng vòng kép nhỏ gọi là các plasmid. Chúng được sao chép (tổng hợp) không phụ thuộc vào NST chính. Trong quần thể vi khuẩn tự nhiên, ADN plasmid có thể chiếm tới 1 - 2% tổng số ADN có trong tế bào.

11.1.3. Nhiễm sắc thể ở cơ thể bậc cao (eucaryote)

Ở cơ thể bậc cao có dạng NST chính thức có thể quan sát rõ hình dạng của chúng ở giai đoạn trung kỳ.

11.1.3.1. Hình thái - cấu trúc

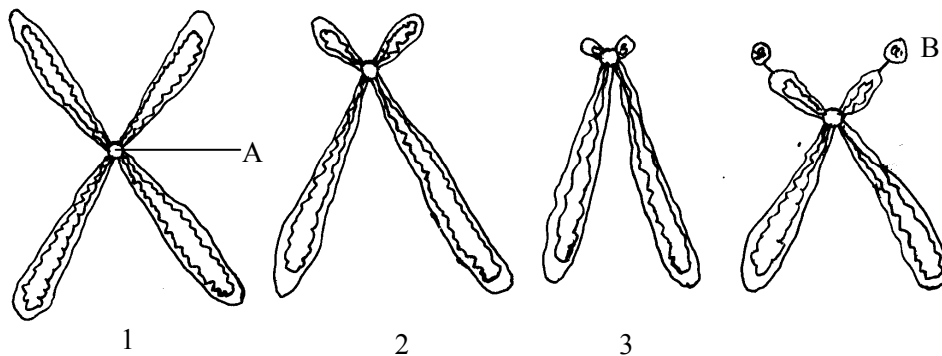
Đối với tất cả tế bào của một cơ thể thì NST thường có dạng không đổi và có thể là cố định đối với loài và cả giống.

Các NST ở trung kỳ: gồm 2 sợi nhiễm sắc tử (chromatide) phân biệt nhau và chỉ dính với nhau ở tâm động. Mỗi chromatide có bao ngoài, trong chứa sợi nhiễm sắc (chromonema) đường kính khoảng 20Å. Có thể xem sợi nhiễm sắc là cấu trúc đơn vị bé của NST. Hiện nay, người ta cho rằng sợi nhiễm sắc là những sợi nucleoprotein có cấu tạo xoắn tạo thành tổ chức sợi nhiều cấp, có đường kính khác nhau, số lượng sợi, tùy theo đối tượng cũng như các kỳ phân bào, có thể là 2, 4, 8 sợi.

Tâm động hay là eo thắt sơ cấp: vị trí tâm động trên NST có thể ảnh hưởng đến hình dạng của NST trong quá trình phân bào. Tùy theo vị trí của tâm động và độ dài của vai do nó quy định mà các thể nhiễm sắc có các kiểu sau:

- + Kiểu tâm giữa: tâm động ở chính giữa NST, 2 vai thể nhiễm sắc bằng nhau.
- + Kiểu tâm lệch: tâm động ở gần một đầu mút thể nhiễm sắc, có dạng móc, các vai của nhiễm sắc thể có độ dài khác nhau.
- + Kiểu tâm mút: tâm động ở cuối NST. NST có hình gậy.

Eo thắt thứ cấp - thể kèm (vệ tinh): trên NST còn thấy có các eo thắt thứ cấp. Nếu eo thắt thứ cấp đủ sâu và dài thì bộ phận do eo thắt đó tách biệt ra được gọi là thể kèm hay vệ tinh (hình 11.1).



Hình 10.1. Vị trí của tâm động trên nhiễm sắc thể

A. Tâm động; B. Thế kèm; 1. Tâm giữa; 2. Tâm lệch; 3. Tâm mút.

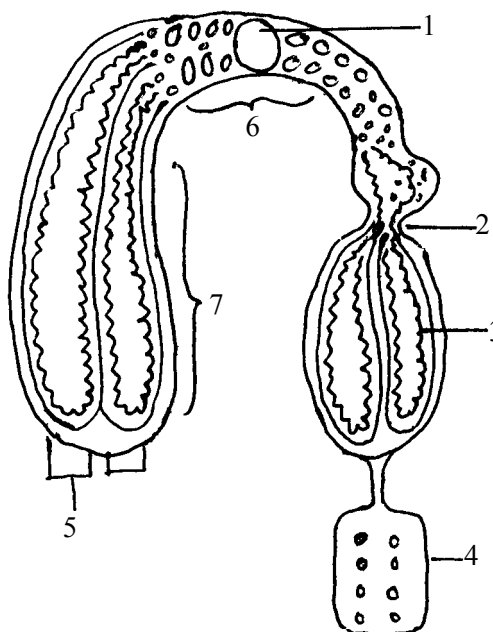
Hạt nhiễm sắc: ở nhiều loài sinh vật, dọc theo chiều dài của NST được chia thành từng đĩa màu hay hạt nhiễm sắc (chromomere). Hạt nhiễm sắc chính là phần xoắn của sợi nhiễm sắc. Nghĩa là sợi nhiễm sắc và hạt nhiễm sắc là một sợi nucleoproteid đồng nhất. Cấu trúc hạt là để tăng chiều dài của sợi nucleoproteid, tăng khả năng mang vật liệu di truyền của NST.

Hạt mút (telomere): ở phần cuối tự do của NST thường có một cấu trúc đặc biệt gọi là hạt mút (telomere), trong thành phần có 8 hạt nhiễm sắc. Cấu trúc hạt mút là một phần phân hoá của NST (hình 11.2) có chức năng quan trọng là ngăn cản không cho các NST trong một bộ dính với nhau và điều đó bảo đảm cho tính cá thể của NST cũng như định hướng cho chúng khi chuyển động trong thời kỳ phân bào.

Miền dị nhiễm sắc và miền nhiễm sắc thực: mỗi một NST thường được phân hoá thành 2 miền khác nhau là miền dị nhiễm sắc (heterochromatine) và miền nhiễm sắc thực (eurochromatine).

Miền nhiễm sắc thực hay miền hoạt động chứa tất cả các phức hệ gen cơ bản của tế bào. Trong thời kỳ nghỉ, sợi nhiễm sắc của miền này ở trạng thái mở xoắn.

Về mặt sinh hoá thì miền nhiễm sắc thực phân hoá rất cao, nếu như một phần rất nhỏ của miền nhiễm sắc thực bị tổn thương, hay bị phá huỷ sẽ dẫn tới sự chết của tế bào.



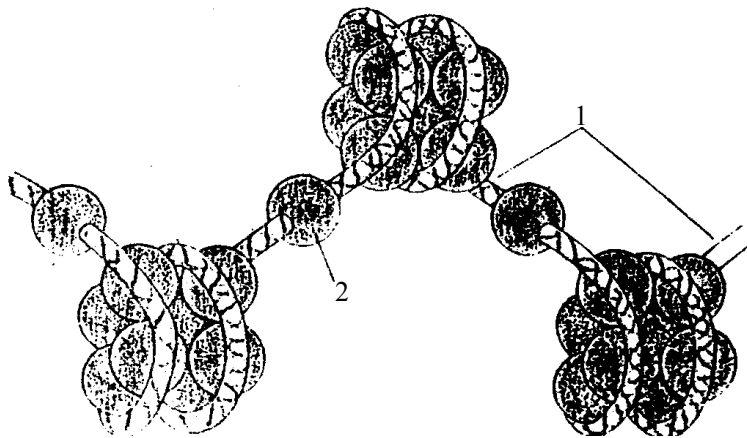
Hình 11.2. Sơ đồ cấu tạo nhiễm sắc thể

1. Tâm động; 2. Eo thứ cấp. 3. Sợi nhiễm sắc; 4. Telomere; 5. Chromatid; 6. Vùng dị nhiễm sắc; 7. Vùng nhiễm sắc thực.

Miền dị nhiễm sắc nằm ngay tâm động. Nó là thành phần chủ yếu của nhiễm sắc giới tính. Khác với miền nhiễm sắc thực là suốt trong phần lớn chu kỳ tế bào chúng vẫn ở trạng thái xoắn lại. Sự mất đi hay tổn thương một phần lớn miền dị nhiễm sắc cũng không làm cho tế bào chết được.

Theo quan điểm hiện nay thì miền dị nhiễm sắc của NST là một nhân tố quan trọng trong hệ thống kiểm tra sự tổng hợp ARN ribosome (Ritossa, Spilgeman, 1965).

- Các NST của eucaryote có tổ chức phức tạp gồm ADN và nhiều loại protein gắn vào. Trong số đó, histone là protein giữ vai trò cốt lõi trong việc cuộn xoắn của ADN. Các histone là những protein nhỏ chứa nhiều acid amin mang điện tích dương (lyzin và arginin) nên gắn chặt với ADN tích điện âm. Sợi ADN dài quấn quanh các protein histone tạo nên nucleosome là đơn vị cấu trúc của NST. Đơn vị này là phức hợp gồm 140 cặp base của ADN quấn quanh tám phân tử histone (4 loại x 2 phân tử). Các nucleosome kề nhau được nối qua một phân tử histone trung gian (hình 11.3).



Hình 11.3. Cấu trúc một nucleosome (theo Phạm Thành Hồ)

1. Nucleosome; 2. Histon.

icteoprotein. Sợi chromatine sau nhiều lần xoắn uốn khúc gắn với những protein không histone tạo ra NST (hình 11.4).

11.1.3.2. Số lượng nhiễm sắc thể

Số lượng NST là cố định ở mỗi loài. Ở hành là 16, ngô là 20, ruồi dấm 8, người 46... Số lượng NST không phụ thuộc vào kích thước cơ thể và độ phức tạp của cơ thể (hình 11.5).

Trong mỗi tế bào của một cơ thể, các NST giống nhau từng đôi một. Hai NST giống nhau gọi là cặp NST tương đồng, một của cha và một của mẹ. Như vậy, NST được chia làm hai bộ giống nhau gọi là $2n$ (hay lưỡng bội). Ví dụ ở ruồi dấm có 8 NST chia làm 4 cặp: cặp AA, cặp BB, cặp CC, và cặp XX hợp thành 2 bộ ABCX, ABCX. Ở người có 23 cặp hợp thành 2 bộ: $2n = 46$ NST. Do sự ổn định về hình thái của mỗi NST và sự cố định về số lượng nên bộ NST được gọi là kiểu nhân (carystipe) đặc trưng cho mỗi loài.

11.2. Sự phân bào

Phân bào là một quá trình phức tạp, về mặt di truyền có thể xem phân bào là phương thức mà qua đó tế bào bố mẹ truyền thông tin di truyền cho các thế hệ con cháu. Qua phân bào, các NST đã được phân đôi trong chu kỳ tế bào sẽ được phân ly đồng đều về 2 tế bào con.

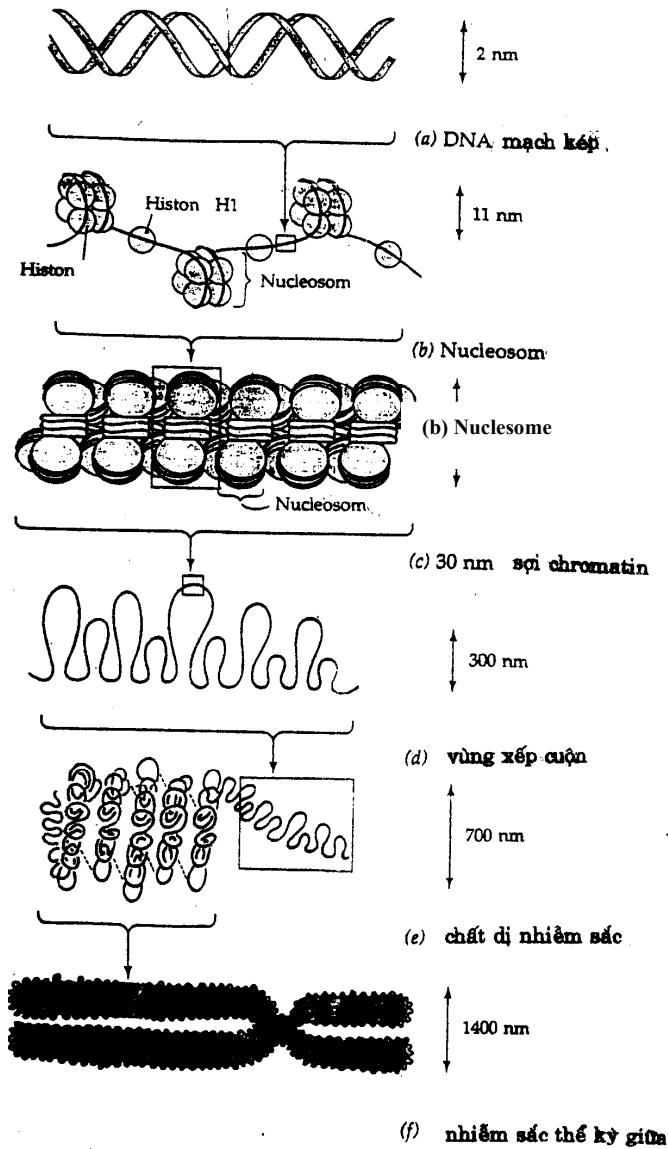
Người ta thường phân biệt các kiểu phân bào sau đây:

- Phân bào nguyên nhiễm (mitosis) (còn gọi là nguyên phân): là phương thức phân bào phổ biến nhất, thường đặc trưng cho các tế bào soma và tế bào sinh dục khi còn non.

- Phân bào giảm nhiễm - giảm phân (meiosis): là phương thức phân bào để hình thành các giao tử ở các cơ thể sinh sản hữu tính.

- Phân bào tăng nhiễm - nội phân (endomitosis) đặc trưng cho tế bào đa bội.

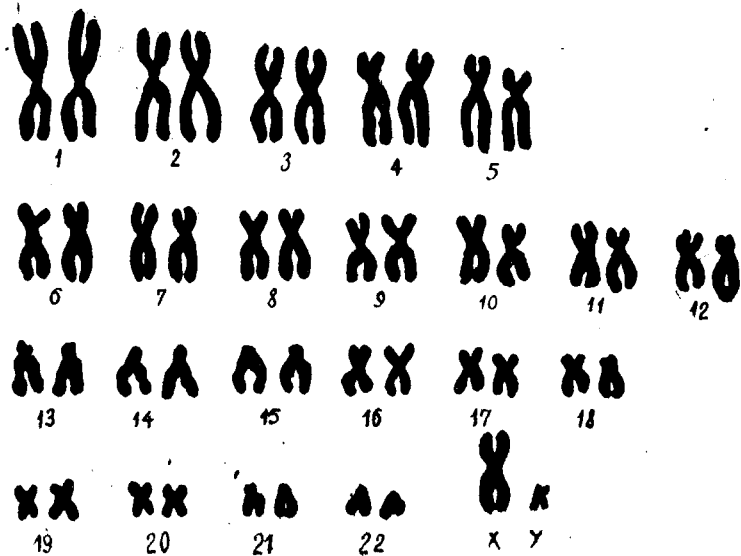
- Trục phân - phân bào không tơ (amitosis), đặc trưng cho các tế bào bệnh lý hoặc tế bào đã biệt hoá.



Hình 11.4. Sự cuộn xoắn của chromatine (theo Phạm Thành Hồ)

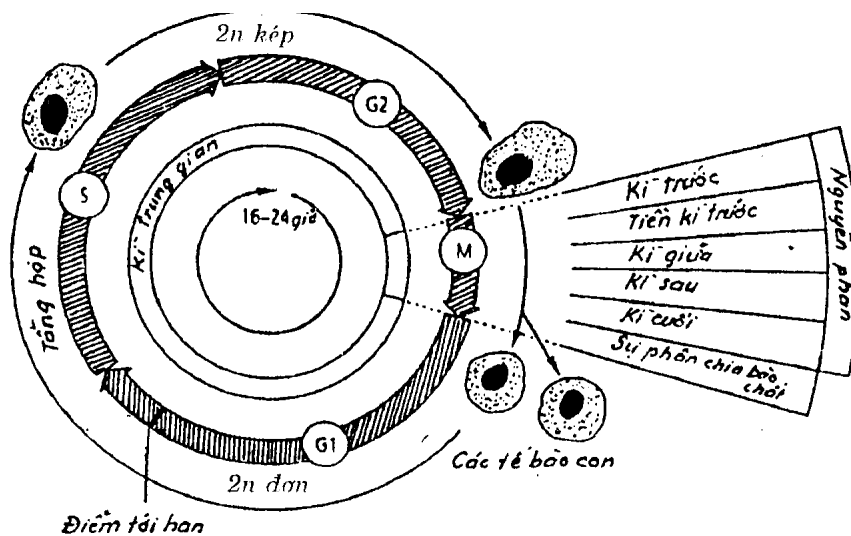
11.2.1. Chu trình tế bào (cell cycle)

Các tế bào của sinh vật eukaryote trải qua nhiều giai đoạn nối tiếp nhau và kết thúc bằng sự phân chia tạo ra tế bào mới. Toàn bộ quá trình từ tế bào đến tế bào thế hệ kế tiếp được gọi là chu trình tế bào, gồm 4 giai đoạn: M, G₁, S, G₂. Sự phân chia tế bào chỉ chiếm một phần của chu trình tế bào.



Hình 11.5. Bộ nhiễm sắc thể của tế bào thường ở nam giới (theo Phạm Phan Địch)

- M (mitosis) là giai đoạn nguyên phân.
- Giai đoạn G₁ (Gap) kéo dài từ sau khi tế bào phân chia đến bắt đầu sao chép vật chất di truyền. Sự tích lũy vật chất nội bào đến một lúc nào đó đạt điểm tới hạn (restriction) thì tế bào bắt đầu tổng hợp ADN (hình 11.6).



Hình 11.6. Chu trình tế bào (theo Phạm Thành Hồ)

- Giai đoạn S (synthesis) là giai đoạn tổng hợp ADN. Cuối giai đoạn này, số lượng ADN tăng gấp đôi và chuyển sang giai đoạn G₂.

- Giai đoạn G_2 là giai đoạn được nối tiếp sau S đến bắt đầu phân chia tế bào. Trong suốt giai đoạn này, số lượng ADN gấp đôi cho đến khi tế bào phân chia.

Khoảng thời gian gồm G_1 , S, G_2 , tế bào không phân chia và được gọi chung là gian kỳ hay kỳ trung gian (interphase). Chính ở kỳ trung gian này, tế bào thực hiện các hoạt động sống chủ yếu khác và sao chép bộ máy di truyền.

11.2.2. Sự phân bào nguyên nhiễm

Quá trình nguyên nhiễm là quá trình phức tạp, gồm nhiều thời kỳ nối tiếp nhau: tiền kỳ, trung kỳ, hậu kỳ, và mạt kỳ. Mỗi kỳ có đặc trưng về cấu trúc và tập tính về NST, bộ máy phân bào.

Trong chu kỳ sống của tế bào thì thời kỳ phân bào là thời kỳ có nhiều biến đổi sâu sắc trong cấu trúc và tập tính của NST. Qua đó, các NST đã được phân đôi trong gian kỳ sẽ phân bố đồng đều cho 2 tế bào con.

11.2.2.1. Tiền kỳ (prophase)

Trong thời gian tiền kỳ, nhờ sự tăng cao sức ép của bào chất mà tế bào có đường nét tròn hơn, tế bào chất nhớt hơn, tăng thêm sức căng bề mặt và chiết quang mạnh hơn.

NST xuất hiện ở dạng các sợi xoắn dọc, mảnh, sắp xếp trong nhân. Về sau, NST thấy rõ hơn, nó gồm 2 sợi xoắn kép có tên là nhiễm sắc tử (chromatide). 2 nhiễm sắc tử trong 1 NST được dính lại với nhau bởi tâm động chung. Số nhiễm sắc tử trong một NST là gấp đôi số $2n$ ($2n \times 2$). Đây là kết quả của sự nhân đôi NST qua giai đoạn S. Dần dần các NST xoắn lại và co ngắn lại, dày lên. Ở đầu tiền kỳ, NST chuyển ra phía ngoài màng nhân và màng nhân dần bị biến mất. Bộ máy phân bào xuất hiện gồm có 2 sao và thoi phân bào.

11.2.2.2. Trung kỳ (metaphase)

Các NST tập trung vào giữa tế bào, các tâm động cùng nằm trên một mặt phẳng xích đạo. Thoi vô sắc được hình thành đầy đủ và có thể thấy 2 dạng sợi của nó. Một dạng sợi kéo dài qua suốt tế bào, nối với 2 cực của tế bào. Dạng sợi thứ 2 dính một đầu nút vào cực của tế bào và đầu nút kia vào tâm động của thoi nhiễm sắc. Ở cuối trung kỳ, các nhiễm sắc tử phân tách nhau ra ở vùng giữa của nó.

11.2.2.3. Hậu kỳ (anaphase)

Hậu kỳ bắt đầu từ lúc các NST phân tách nhau ra và di chuyển về các cực khác nhau. Bắt đầu tâm động phân đôi, các tâm động con tách nhau ra mang theo các nhiễm sắc tử. Như vậy 2 nhiễm sắc tử trong 1 NST tách nhau ra và nhờ tâm động sẽ di chuyển về hai cực của tế bào theo sợi của thoi phân bào. Các nhiễm sắc tử đã trở thành NST con.

Ở thời kỳ này bắt đầu hình thành nhân con, các màng nhân xuất hiện màng ngăn cách các tế bào chị em, các bào quan từ phân phối đều giữa các tế bào mới.

11.2.2.4. Mạt kỳ (telophase)

Ở giai đoạn này, các NST con đã chuyển đến 2 cực, chúng dần mở xoắn và ẩn vào dịch tế bào giống như lúc bắt đầu tiền kỳ. Mạng nhân được tái tạo hoàn toàn, hạch nhân xuất hiện. Đồng thời xảy ra quá trình phân chia tế bào chất. Quá trình phân chia tế bào chất xảy ra ở động vật và thực vật khác nhau.

+ Ở động vật: ở phân xích đạo tế bào hình thành eo thắt ngày càng phát triển và cuối cùng phân thành 2 tế bào con.

+ Ở thực vật: khác với động vật là ở xích đạo hình thành một vách ngăn và phân tế bào thành 2 tế bào con.

Người ta cho rằng sự hình thành vách ngăn ở thực vật là do sự hoạt động di chuyển tích cực của mạng lưới nội chất, phức hệ Golgi và các cấu thành màng khác về miền xích đạo của tế bào thừa và tạo nên vách phân cắt.

Tính chất lý hoá của tế bào trong thời kỳ phân bào: trong quá trình phân bào, nhiều tính chất lý hoá của tế bào thay đổi như độ nhớt tăng cao ở tiền kỳ và trung kỳ, giảm ở mặt kỳ.

Độ chiết quang tăng cao, pH, tính thẩm thấu thay đổi, các quá trình tổng hợp bị ức chế.

Về mặt thời gian cũng khác nhau: dài nhất là tiền kỳ và mặt kỳ, trung kỳ và hậu kỳ ngắn.

Bộ máy phân bào: trong kiểu phân bào nguyên phân, trong nhân xuất hiện bộ máy phân bào gồm:

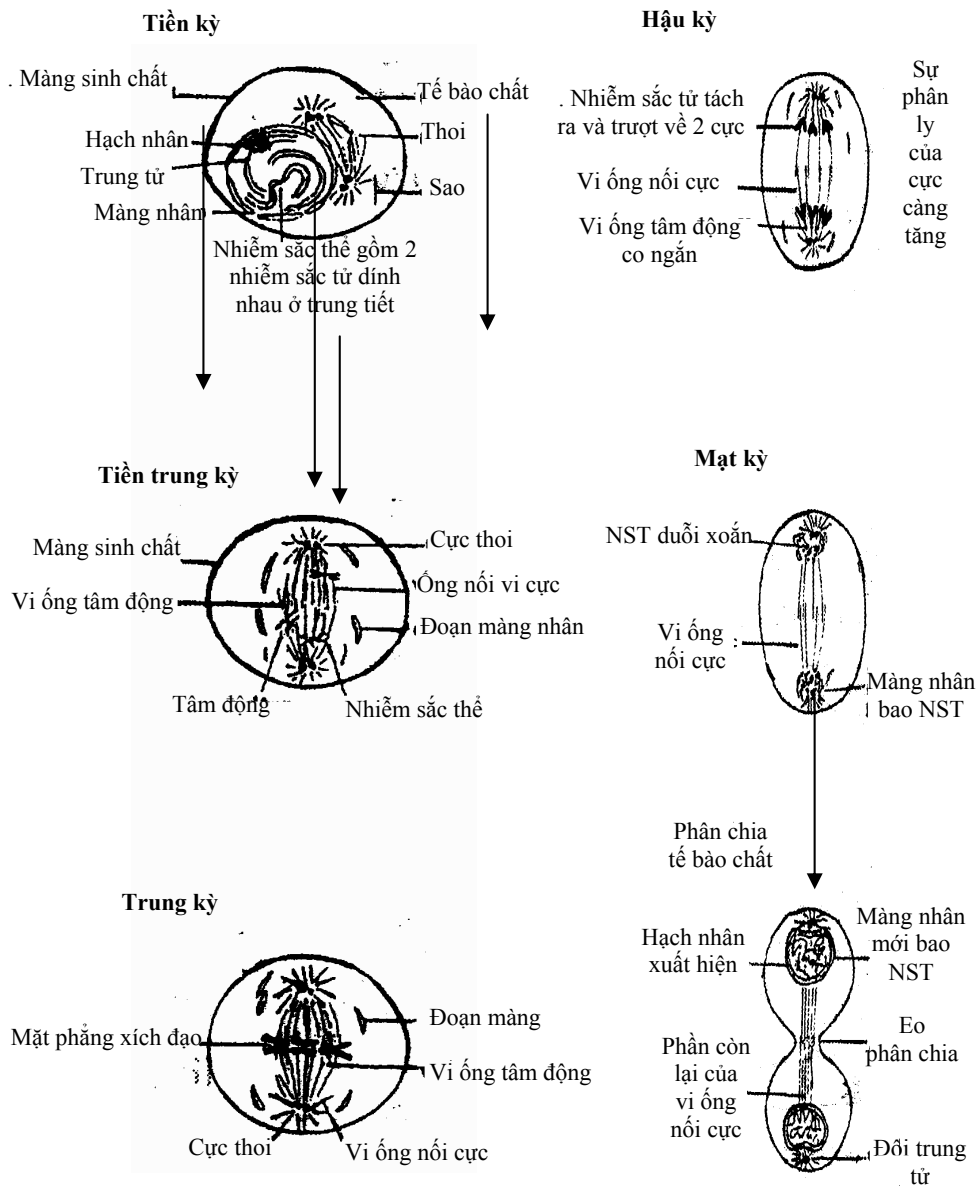
- 2 sao tạo nên 2 cực của tế bào.
- Thoi phân bào.

Sao được tạo thành do trung tử và trung cầu, nó tạo nên 2 cực của phân bào. Sao có nhiệm vụ định hướng cho sự phân ly của NST.

Thoi được tạo thành bởi các sợi nối 2 cực. Số lượng các sợi thay đổi từ hàng chục đến hàng ngàn. Sợi thường được cấu tạo từ các vi ống có kích thước từ 140 - 230Å .

Quan sát kỹ người ta thấy có hai loại sợi:

- Loại sợi nối 2 sao lại với nhau.
- Loại thứ 2 xuất phát từ tâm động dần nối với sao. Loại sợi này lôi kéo nhiễm sắc tử về 2 cực (hình 11.7).



Hình 11.7. Sơ đồ phân bào nguyên nhiễm (theo Bruce Alberts)
 Điều kiện cần phải có của quá trình phân bào. Quá trình phân bào là một quá trình phức tạp, tất nhiên phải có cơ chế tự điều hòa và điều khiển chung. Nhưng đến nay, người ta chưa biết thật rõ cơ chế này của sự phân bào.

Tuy nhiên, người ta khẳng định: điều kiện cần thiết cho sự phân bào là tế bào phải trải qua giai đoạn S. Nghĩa là phải có sự tái bản ADN và nhân đôi NST. Lượng ADN được tăng lên gấp đôi vào gian kỳ và giữ nguyên cho đến hậu kỳ, ở mạt kỳ tế bào phân đôi thì ADN mới trở lại mức ban đầu.

Có hàng loạt yếu tố nội bào và ngoại bào có ảnh hưởng đến sự phân bào. Ví dụ chất dinh dưỡng, hormone, các độc tố, các tác nhân vật lý (nhiệt độ, tia tử ngoại, tia phóng xạ) các yếu tố sinh thái (nhịp) độ ngày đêm.

Trong cơ thể đa bào, có 1 số tế bào có hoạt động phân chia cao như tế bào tuỷ xương, có tế bào phân chia thấp như tế bào gan và cũng có những tế bào hoàn toàn không phân chia như các neuron thần kinh. Các mô ung thư có hoạt tính phân bào cao.

11.2.3. Sự phân bào giảm nhiễm (meiosis)

11.2.3.1. Đặc điểm của phân bào giảm nhiễm

Như ta đã biết, nhờ phân bào nguyên nhiễm mà có sự phân bố đồng đều NST về các tế bào con, và các tế bào con dù ở thể hệ thứ bao nhiêu đi nữa vẫn mang bộ NST lưỡng bội. Đối với cơ thể sinh sản vô tính thì không có vấn đề gì xảy ra. Nhưng đối với cơ thể sinh sản hữu tính là những cơ thể được phát triển từ hợp tử thì có vấn đề, vì hợp tử là tế bào lưỡng bội ($2n$) được hình thành do thụ tinh là quá trình kết hợp các bộ NST của giao tử đực và giao tử cái. Nếu như giao tử là lưỡng bội $2n$ thì hợp tử ở thể hệ 1 là $4n$, thể hệ 2 là $8n$, v.v. Nhưng số lượng NST con cái và bố mẹ theo đúng quy luật là không thay đổi. Vì vậy, trong tự nhiên, thực tế không xảy ra như trên vì cơ thể hữu tính có một cơ chế phân chia tế bào đặc biệt: sự phân bào giảm nhiễm - đặc trưng cho sự phân chia của các tế bào sinh dục. Do phân bào giảm nhiễm mà các giao tử có bộ NST đơn bội $1n$ và qua quá trình thụ tinh hợp tử lại có bộ NST lưỡng bội $2n$. Cơ thể mang tế bào lưỡng bội được gọi là pha lưỡng bội (diplophase). Ví dụ ở thực vật bậc cao, pha lưỡng bội chính là cây mang lá, trên các cây này sẽ tạo thành cơ quan sinh sản. Các cây như thế được gọi là cây mang bào tử - thể bào tử, bởi vì các bào tử được tạo thành ở cây (tiểu bào tử trong các bao phấn, đại bào tử trong phôi tâm của noãn). Các bào tử được hình thành do kết quả phân bào giảm nhiễm đánh dấu sự kết thúc pha lưỡng bội và tiến sang giai đoạn đơn bội.

Ở động vật phân bào giảm nhiễm xảy ra ở giai đoạn chín (giai đoạn tạo thành noãn và tinh trùng). Như vậy, ở các cơ thể sinh sản hữu tính, trong quá trình hình thành các giao tử và thụ tinh có khác sự thay thế các pha bội thể (lưỡng bội - đơn bội - lưỡng bội). Sự thay thế các pha này ở các nhóm cơ thể khác nhau mang đặc tính tiến hoá rõ rệt.

Người ta thường phân biệt 3 kiểu phân bào giảm nhiễm: khởi đầu, trung gian, tận cùng.

11.2.3.1.1. Phân bào giảm nhiễm khởi đầu

Còn gọi là phân bào giảm nhiễm hợp tử là kiểu mà, trong đó, sự phân bào giảm nhiễm xảy ra ngay sau sự thụ tinh, tức là ngay bước đầu phân chia hợp tử (thấy ở tảo và nguyên sinh động vật).

11.2.3.1.2. Phân bào giảm nhiễm trung gian

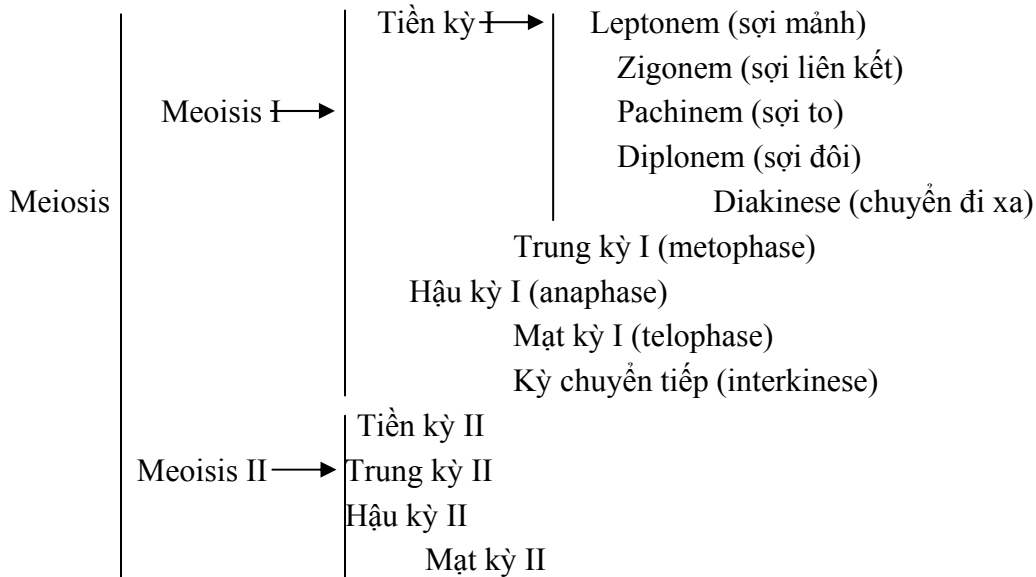
Còn gọi là phân bào giảm nhiễm bào tử xảy ra trong quá trình hình thành bào tử. Thời kỳ nằm giữa 2 giai đoạn thể bào tử và thể giao tử. Kiểu phân chia giảm nhiễm này đặc trưng cho phần lớn thực vật.

11.2.3.1.3. Phân bào giảm nhiễm cuối cùng

Còn gọi là phân bào giảm nhiễm giao tử, đặc trưng cho bọn động vật đa bào, một số đơn bào và thực vật bậc thấp (ví dụ tảo nâu).

11.2.3.2. Quá trình phân bào giảm nhiễm

Sau đây trình bày sự phân bào để hình thành giao tử ở động vật làm ví dụ. Các kỳ của phân bào giảm nhiễm được biểu thị bằng sơ đồ sau đây:



Quá trình phân bào giảm nhiễm gồm hai lần phân chia tiếp nhau được gọi là

phân chia I và phân chia II. Lần phân chia I là lần phân chia giảm nhiễm lần, phân chia II là phân chia cân bằng - giống phân bào nguyên nhiễm.

11.2.3.2.1. Phân chia I

- Tiền kỳ I: tiền kỳ I có thể kéo dài vài giờ, vài ngày hoặc vài tuần lễ, có khi kéo dài hàng năm như quá trình sinh trứng ở động vật có vú. Sở dĩ kéo dài như vậy vì trong thời gian này là giai đoạn sinh trưởng của tế bào sinh dục, dài hay ngắn tùy theo các nhóm động vật khác nhau.

Mặt khác, chính trong thời kỳ này xảy ra những quá trình phức tạp có liên quan đến sự tiếp hợp và trao đổi chéo của các NST tương đồng nên cần có thời gian.

+ Giai đoạn leptonem: ở giai đoạn này, trong nhân xuất hiện nhiều sợi nhiễm sắc dài, có hạt nhiễm sắc và có vân ngang. Số lượng sợi nhiễm sắc tương ứng với số lượng NST $2n$. Các sợi này có cấu trúc xoắn đôi và rất khó nhận biết các NST trong giai đoạn này.

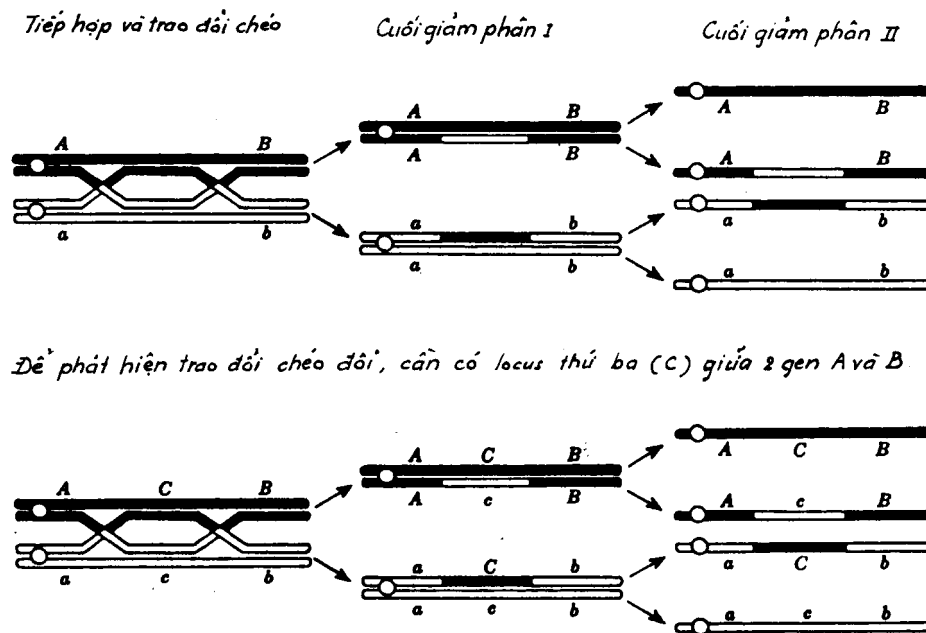
+ Giai đoạn zigonem: giai đoạn này bắt đầu khi các NST tương đồng liên kết với nhau từng đôi một. Một chiếc trong cặp NST tương đồng có nguồn gốc từ bố, chiếc kia có nguồn gốc từ mẹ (từ giao tử đực và giao tử cái). Sự tiếp hợp của các NST tương đồng xảy ra một cách chính xác. Có thể dính với nhau từ đầu mút, sau đó, kéo dài dọc NST, cũng có thể dính với nhau ở nhiều đoạn cùng một lúc. Nhờ sự tiếp hợp mà các hạt nhiễm sắc, các điểm của sợi nhiễm sắc tương đồng này có thể tiếp cận với các hạt, các điểm của

sợi tương đồng kia. Trong suốt quá trình tiếp hợp, NST vẫn giữ nguyên là một thể toàn vẹn.

Điểm đặc trưng để nhận biết giai đoạn zigonem là sự tiếp hợp của các cặp NST tương đồng.

+ Giai đoạn pachinem: giai đoạn này tương đối dài, trong giai đoạn này sự tiếp hợp của các NST tương đồng kết thúc. Các NST tương đồng vẫn nằm tiếp cận nhau, chúng dày lên và co ngắn lại. Các NST ở đây đều là sợi đôi do 2 NST tương đồng dính sát vào nhau theo chiều dọc và được gọi là thể lưỡng trị (bivalent) gồm 2 đơn trị (mỗi NST tương đồng). Chúng có cặp tâm động riêng. Mỗi lưỡng trị có hai tâm động và gồm 4 sợi NST (chromatid). Trong giai đoạn này xảy ra hiện tượng trao đổi chéo giữa các cặp NST tương đồng. Sự trao đổi chéo biểu hiện 2 NST tương đồng trao đổi các cấu thành có chứa gen cho nhau. Hiện tượng trao đổi chéo có ý nghĩa hết sức quan trọng về mặt di truyền, vì nó dẫn đến sự tái tổ hợp của gen (hình 11.8).

+ Giai đoạn diplonem: ở giai đoạn này, các NST tiếp tục co ngắn lại.



Hình 11.8. Sự trao đổi chéo (theo Phạm Thành Hồ)

Đặc trưng của diplonem là xuất hiện các lực đẩy giữa các thành viên tiếp hợp mà bắt đầu là từ tâm động, kết quả là các NST tương đồng tách nhau ra (các đơn vị tách ra). Nhưng sự tách ra không xảy ra toàn bộ chiều dọc, mà chúng vẫn dính với nhau ở điểm trao đổi chéo, điểm đó gọi là hình chéo. Thường người ta xem hình chéo là dẫn chứng tế bào của hiện tượng trao đổi chéo đã xảy ra ở diplonem. Ở diplonem xảy ra hiện tượng chuyển dịch hình chéo dọc theo NST từ tâm động về đầu nút. Sự chuyển dịch này gọi là nút hóa. Đồng thời có 1 dạng chuyển động nữa

là sự quay của NST. Kết quả khi có 1 chéo NST sẽ quay một vòng 180^0 và hình thành dạng +, khi có hai chéo thì NST sẽ quay một vòng 360^0 và hình thành dạng 0. Do sự quay mà những NST lưỡng trị có thể có dạng V,8,X,0,+ . Các giai đoạn này thường quan sát thấy ở cuối giai đoạn diplonem và ở diakinese (hình 11.8).

+ Giai đoạn diakinese: ở giai đoạn này, NST càng co ngắn lại. Các đơn trị tách nhau ra và thường nằm ở ngoại vi của nhân. Quá trình mút hóa của hình chéo tiếp tục, số hình chéo giữa NST mất dần vào đầu trung kỳ I, các NST chỉ dính với nhau ở chéo tận cùng.

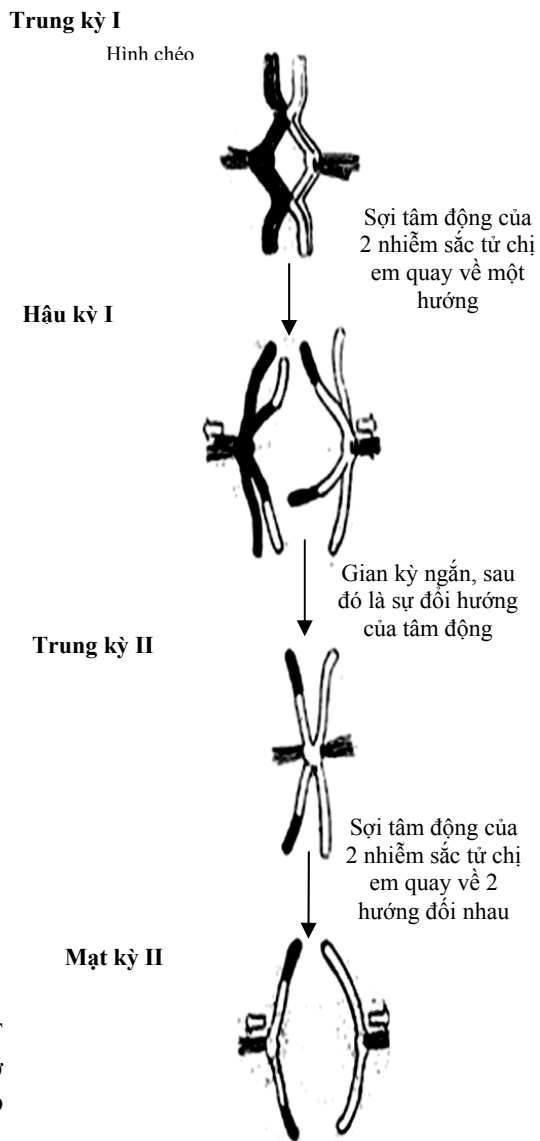
- Trung kỳ I: bắt đầu khi màng nhân bị phá hủy, các lưỡng trị xếp ở xích đạo và thoi phân chia được hình thành. Các lưỡng trị xếp ở xích đạo theo kiểu cả 2 nhiễm sắc tử của mỗi cặp tương đồng đều hướng tâm động của mình về các cực đối diện. Các tâm động càng đẩy nhau mạnh hơn và các nhiễm sắc tử chuẩn bị để phân ly về 2 cực (hình 11.9).

- Hậu kỳ I: trong bộ 4 (lưỡng trị), mỗi đôi nhiễm sắc tử (đơn trị) vẫn dính với nhau ở tâm động tách khỏi đôi kia và lập thành 2 bộ 2, và mỗi bộ 2 đi về 1 cực của tế bào.

- Mạt kỳ: ở mạt kỳ, các đơn vị (bộ 2) gồm 2 nhiễm sắc tử đã đến các cực. Màng nhân, hạch nhân được tái tạo và vào cuối mạt kỳ thì tế bào chất phân chia để hình thành nên hai tế bào con.

Hình 11.9. So sánh cách sắp xếp NST (theo Bruce Alberts)

(trung kỳ I và II) và sự phân ly NST (hậu kỳ I và II). Cơ chế xảy ra ở phân bào nhiễm như trong phân bào nguyên nhiễm bình thường.



Như vậy, các tế bào con có nhân chứa bộ nhiễm sắc thể đơn bội nên người ta gọi lần phân chia I là phân chia giảm nhiễm. Nghĩa là từ bộ NST lưỡng bội thành bộ NST đơn bội.

Kì trung gian (interkinez): kì trung gian là kì nằm giữa lần phân chia I và II của giảm phân. Kỳ trung gian không xảy ra hiện tượng nhân đôi nhiễm sắc thể cũng như không có nhân đôi ADN như ở gian kì, kì trung gian nói chung rất ngắn.

11.2.3.2.2. Phân chia II

Lần phân chia II của giảm phân xảy ra giống như nguyên phân:

- Tiền kì II: nói chung rất ngắn, có khi không có, các bộ hai vẫn còn dính với nhau ở tâm động, nhưng các vai đã bắt đầu đẩy nhau ra.

- Trung kì II: các NST xếp ở mặt xích đạo.

- Hậu kì II: tâm động của mỗi bộ hai chia đôi, các NST con (nhiễm sắc tử) trượt trên thoi, phân ly về hai cực và mỗi nhiễm sắc tử = 1 NST.

- Mạt kì II: ở mạt kì II xảy ra sự phân chia tế bào chất.

Ở lần phân chia hai, yếu tố phân chia về hai cực là các NST con (nhiễm sắc tử) nên được gọi là phân chia cân bằng. Kết quả ta có các tế bào con với bộ NST đơn bội (hình 11.10).

11.2.3.2.3. Ý nghĩa của giảm phân

- Nhờ có giảm phân mà các giao tử được hình thành mang bộ NST đơn bội và qua thụ tinh, số NST được khôi phục lại thành lưỡng bội ở hợp tử. Giảm phân đóng vai trò quan trọng bảo đảm cho cơ thể sinh sản hữu tính.

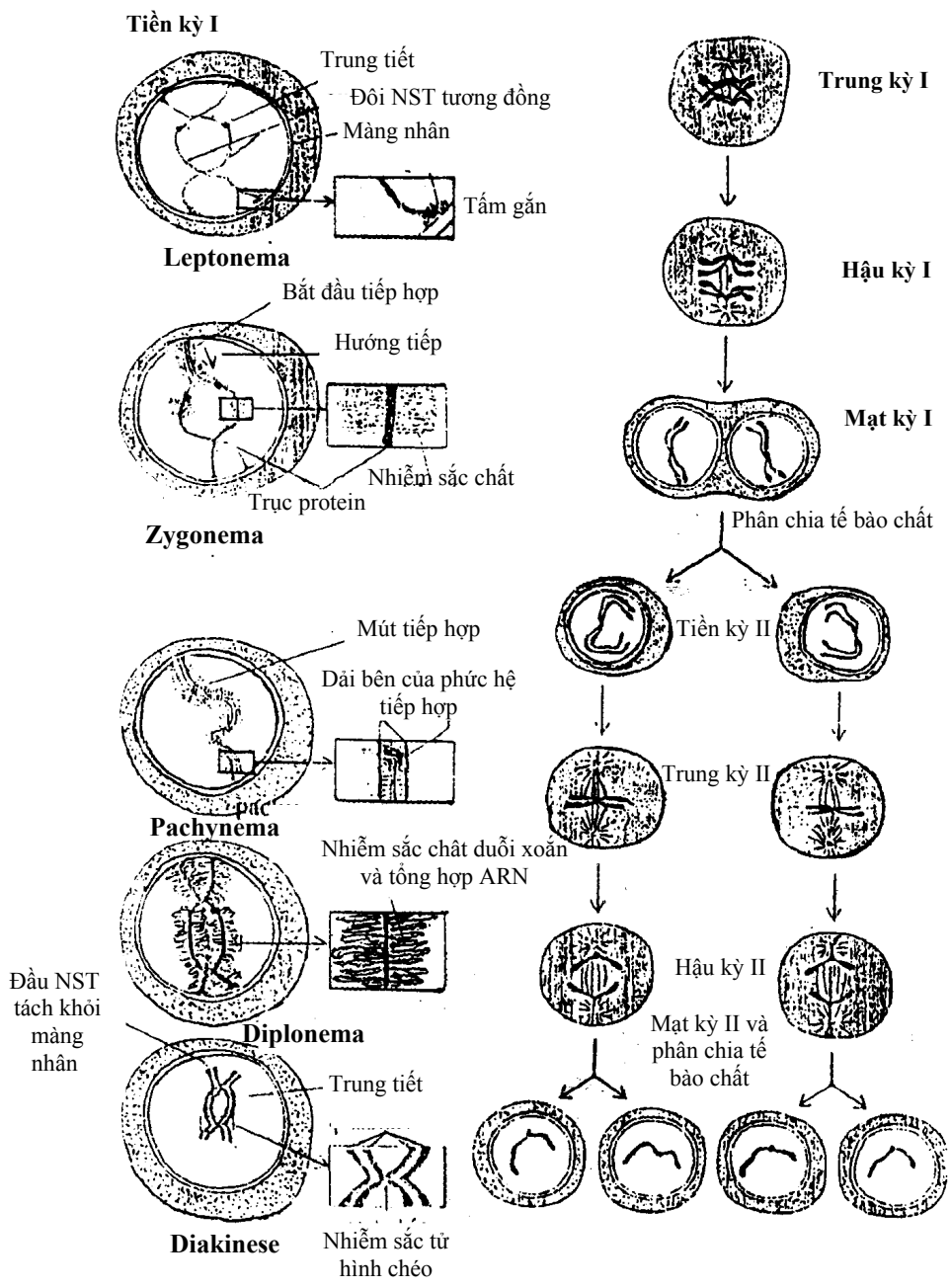
- Do sự tiếp hợp và trao đổi gen của các cặp NST tương đồng nên các giao tử được hình thành không chỉ chứa các gen gốc, nghĩa là chỉ có bố hoặc chỉ có mẹ, mà chứa cả gen bố lẫn gen mẹ. Như vậy, sự trao đổi chéo đã tái tạo lại thành phần gen của NST và đó là cơ chế quan trọng bảo đảm cho sự tổ hợp đa dạng của vật chất di truyền.

- Giảm phân bảo đảm sự phân bố lại các NST ở các tế bào con. Ta thấy sự phân ly các thành viên của cặp lưỡng trị (các NST tương đồng) xảy ra một cách ngẫu nhiên và phân bố về các cực với xác suất như nhau. Do đó, qua giảm phân, các NST có thể được sắp xếp lại. Nghĩa là sẽ tăng tần số tổ hợp đa dạng của NST bố và mẹ trong đơn bội của tế bào sinh dục.

Số lượng các tổ hợp đối với bất kỳ bộ NST lưỡng bội ($2n$) là 2^n (n là số NST đơn bội). Ví dụ người $2n = 46$ thì tổ hợp có thể có trong khi phân bố của các NST tương đồng là 2^{23} . Như vậy, qua giảm phân, một cơ thể sẽ hình thành nên nhiều tế bào sinh dục khác nhau và do đó sẽ xuất hiện các thể hệ con cái rất đa dạng.

11.2.3.3. Sự phát sinh giao tử của động vật có xương sống

Ở động vật có xương sống, đặc biệt là động vật có vú, các giao tử được hình thành trong các cơ quan sinh dục, ở con đực là tinh hoàn (testis), ở con cái là buồng trứng (ovary). Sự phát sinh giao tử đực gọi là sự sinh tinh (spermatogenesis), còn sự phát sinh giao tử cái gọi là sinh trứng (oogenesis).



Hình 11.10. Phân bào giảm nhiễm (theo Bruce Alberts)

So sánh nguyên phân và giảm phân được trình bày ở bảng 11.1 và hình 11.11.

Bảng 11.1. So sánh nguyên phân và giảm phân

Nguyên phân (mitosis)	Giảm phân (meiosis)
1. Xảy ra ở tế bào soma và tế bào sinh dục khi còn non	1. Xảy ra ở tế bào sinh dục khi chín
2. Một lần phân bào tạo ra 2 tế bào con	2. Hai lần phân bào tạo 4 tế bào con
3. Số NST giữ nguyên: 1 tế bào 2n cho 2 tế bào 2n	3. Số NST giảm một nửa: 1 tế bào 2n cho 4 tế bào n
4. Một lần sao chép ADN, 1 lần chia	4. Một lần sao chép ADN, hai lần chia
5. Các nhiễm sắc thể tương đồng không bắt cặp	5. Các nhiễm sắc thể tương đồng bắt cặp ở kỳ trước I.
6. Không trao đổi chéo	6. Ít nhất 1 trao đổi chéo cho 1 cặp tương đồng
7. Tâm động chia ở kỳ giữa	7. Tâm động không chia ở kỳ giữa I, nhưng chia ở kỳ giữa II
8. Duy trì sự giống nhau: tế bào con có kiểu gen giống kiểu gen tế bào mẹ	8. Tạo sự đa dạng trong các sản phẩm của giảm phân.
9. Tế bào chia nguyên phân có thể là lưỡng bội (2n) hay đơn bội (n)	9. Giảm phân luôn luôn xảy ra ở tế bào lưỡng bội (2n) hoặc đa bội (> 2n)

11.2.3.3.1. Sự sinh tinh

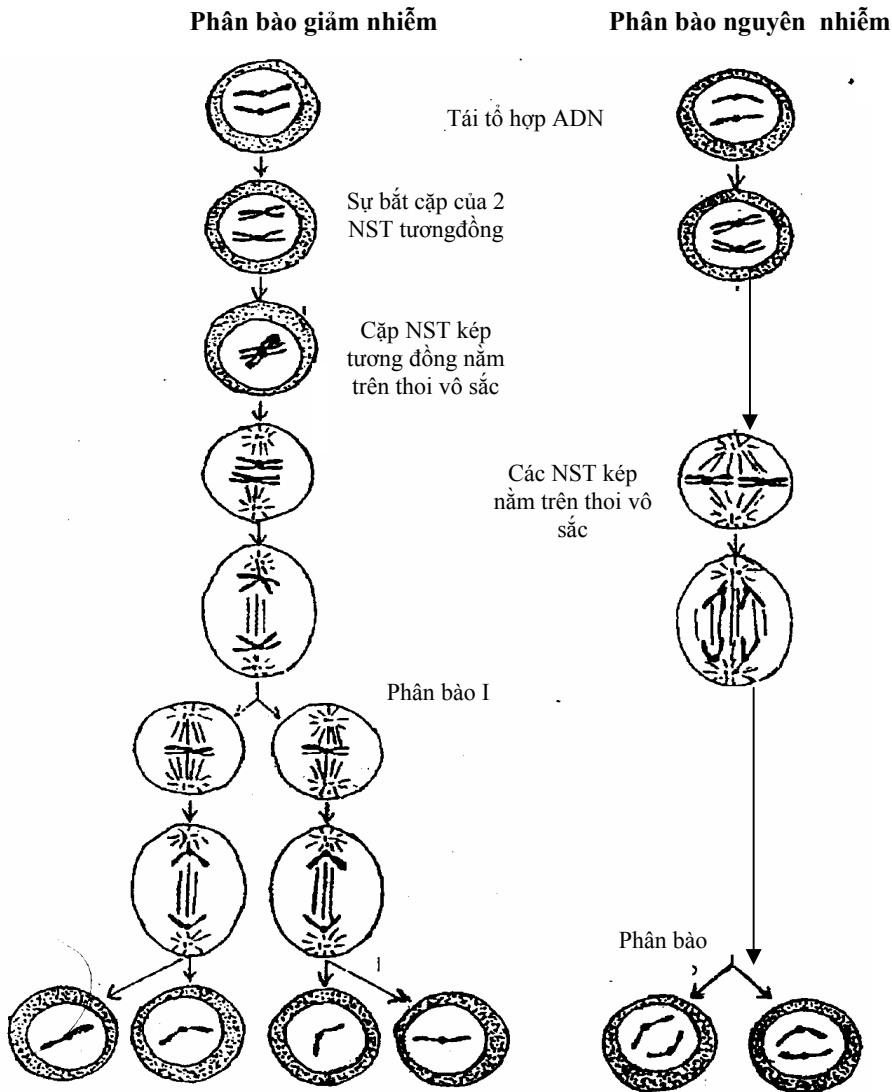
Các tế bào sinh dục trong tinh hoàn được gọi là tinh nguyên bào sẽ phân chia nguyên nhiễm để cho ra nhiều tinh nguyên bào khác (spermatogonie). Một số tinh nguyên bào ngừng phân chia nguyên nhiễm sau khi đã qua S và G₂ trở thành các tinh bào cấp I (spermatocyte I) để đi vào phân chia giảm nhiễm. Sau phân chia giảm nhiễm I sẽ cho ra 2 tế bào đơn bội được gọi là tinh bào cấp II (spermatocyte 2). Tinh bào cấp II sau khi phân chia giảm nhiễm II sẽ cho ra các tinh tử đơn bội (spermatide). Các tinh tử sẽ trải qua quá trình biến thái để hình thành tinh trùng (spermatozoide) là tế bào có đầu chứa nhân và đuôi để vận động.

Như vậy, tinh nguyên bào sau khi trải qua pha S có nhân chứa 2n x 2 sẽ giảm nhiễm cho ra bốn tinh trùng chứa n nhiễm sắc thể (hình 11.11).

11.2.3.3.2. Sự sinh trứng

Các tế bào sinh dục trong buồng trứng, được gọi là các noãn nguyên bào (oogonie), sẽ phân chia nguyên nhiễm để cho ra nhiều noãn nguyên bào khác. Một số noãn nguyên bào sau khi đã qua pha S và G₂ sẽ trở thành noãn bào 1 (oocyte I) và sẽ đi vào phân chia giảm nhiễm I. Trong tiền kỳ I, các noãn bào 1 sẽ lớn lên vì trong tế bào chất tổng hợp nhiều chất dinh dưỡng chuẩn bị cho sự phát triển của trứng về sau. Sau phân chia giảm nhiễm I, noãn bào 1 phân thành hai tế bào, một noãn bào cấp 2 (oocyte II) với nhân đơn bội n có tế bào chất lớn và một thể cực I bé. Noãn bào cấp 2 sẽ đi vào phân giảm nhiễm II và sẽ cho ra hai tế bào, một noãn tử (ootide) với nhân đơn bội có tế bào chất lớn và một thể cực II. Noãn tử sẽ phân hoá thành tế bào trứng (oovum). Như vậy, từ một noãn nguyên bào sẽ cho ra chỉ một tế bào trứng chín đơn bội mà thôi. Các thể cực sẽ bị thoái hóa.

Đối với một số động vật có vú, tiền kỳ I kéo dài có khi đến hàng tháng hoặc nhiều năm (ví dụ ở người có thể kéo dài đến trên chục năm). Trong thai bé gái từ khi còn trong bụng mẹ các noãn bào 1 đã đi vào tiền kỳ I và kéo dài đến khi dậy thì mới kết thúc và khi trứng rụng vào ống dẫn trứng nếu có thụ tinh với tinh trùng thì noãn bào 2 mới hoàn thành phân chia giảm nhiễm II (hình 11.11).



Hình 11.11. So sánh nguyên phân và giảm phân (theo Phạm Thành Hồ)

11.2.3.3.3. Sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính

Sinh sản vô tính là sinh sản với sự sao chép nguyên bản bộ gen và không kèm theo tái tổ hợp di truyền, nghĩa là không có sự tham gia của tế bào sinh dục đực và cái.

Sinh sản vô tính phổ biến ở các sinh vật bậc thấp như vi khuẩn, sinh vật đơn bào và các sinh vật đa bào bậc thấp, nhất là trong giới thực vật.

Cơ sở tế bào học của sinh sản vô tính là phân bào nguyên nhiễm, là sự sao nguyên bản bộ gen. Nghĩa là ADN tái bản theo nguyên tắc bổ sung và phân tử ADN tái bản giống hệt như phân tử ADN mẹ.

Các hình thức sinh sản vô tính: phân bào đơn giản, nảy chồi, sinh sản dinh dưỡng (sinh sản kiểu bào tử, có ý nghĩa trong việc phát tán nòi giống).

Ở vi khuẩn, chúng phân chia theo kiểu trực phân.

Ở sinh vật đa bào, sinh sản vô tính là sự phát triển một cơ thể con mới từ một bộ phận của cơ thể mẹ. Bộ phận này có thể là một tế bào, một cụm tế bào hoặc một cơ quan như một cái chồi, một miếng củ, một đoạn thân... Bộ phận này càng nhỏ thì quá trình hình thành cơ thể càng phức tạp.

Thường thì tất cả cơ thể thực vật đều có khả năng sinh sản vô tính. Ví dụ một miếng khoai, một mảnh lá sống đời... Thực vật còn có khả năng tạo bào tử. Bào tử là một tế bào của cơ thể, mang bộ gen giống như tất cả các tế bào khác của cơ thể.

Ở động vật bậc thấp cũng phổ biến hiện tượng sinh sản vô tính. Một số loài sán lông (planaria), mỗi mảnh thân đều có thể hình thành một con planaria khác. Cắt đôi con giun đất thì mỗi nửa sẽ cho một con giun nguyên vẹn.

Các động vật bậc cao thường chỉ có khả năng tái sinh. Ví dụ ở thạch sùng, thằn lằn khi bị rụng đuôi có thể tái sinh được đuôi mới.

Ở người cũng có thể thấy hiện tượng sinh sản vô tính. Ví dụ, ở giai đoạn phát triển phôi sớm, từ một phôi có thể tách ra thành 2, 3 phôi và mỗi phôi sẽ phát triển thành một cơ thể. Trong trường hợp này là các em sinh đôi, sinh ba cùng trứng, tức là cùng một hợp tử. Cơ chế của sinh sản vô tính ở đây là phân bào nguyên nhiễm, là sự sao nguyên bản bộ gen nên các trẻ song sinh, sinh ba có cùng giới tính và rất giống nhau.

Trong sinh sản hữu tính luôn có sự tham gia của 2 cá thể, luôn có sự trao đổi, tái tổ hợp giữa hai bộ gen của tinh trùng và trứng.

Sinh sản hữu tính thường gặp các kiểu sau:

+ Luân phiên sinh sản vô tính và hữu tính. Cả hai thế hệ đều là lưỡng bội, ví dụ ở xoang tràng.

+ Sinh sản hữu tính bằng cách tiếp hợp. Ví dụ ở một số đơn bào như tiêm mao trùng. Ở bọt này, hai cá thể lưỡng bội liên kết với nhau, tiếp hợp và trao đổi các chất cho nhau. Nhân nhỏ khởi nguyên của mỗi cá thể phân bào giảm nhiễm và vận chuyển theo cầu tế bào chất sang cá thể bên cạnh. Ở đây chúng liên kết với nhân đơn bội của cá thể này. Như vậy, có hai lần thụ tinh xảy ra và hai nhân mới được hình thành giống nhau. Sau đó, hai cá thể mao trùng tách khỏi nhau, nhân cùng với tế bào chất lại phân chia một lần nữa để tạo thành 4 cá thể, mỗi cá thể có một nhân nhỏ và một nhân lớn.

Sinh sản hữu tính có trứng và tinh trùng nhưng chưa có tuyến sinh dục riêng biệt, ví dụ ở hải miên.

Hiện tượng lưỡng tính: xảy ra ở động vật bậc thấp. Lưỡng tính nghĩa là ở cùng một cơ thể có cả buồng trứng và tinh hoàn để sản sinh ra trứng và tinh trùng. Ví dụ ở sán dây, giun đất.

- Một số trường hợp sinh sản đặc biệt:

+ Hiện tượng trinh sản: trinh sản là sự phát triển cá thể trưởng thành từ trứng không thụ tinh, nghĩa là không có sự tham gia của tinh trùng, chỉ có nhân nguyên cái tham gia vào sự phát triển. Ở một số loài, trinh sản là hiện tượng bình thường trong toàn bộ hoặc một số khâu của vòng đời, đó là trường hợp trinh sản tự nhiên. Trong thực nghiệm có thể làm trứng phát triển không qua thụ tinh gọi là trinh sản nhân tạo bằng cách sử dụng nhiều tác nhân khác nhau như thay đổi nhiệt độ, pH, độ muối, tác nhân hóa học hay cơ học. Trinh sản tự nhiên thường gặp ở giáp xác, trùng bánh xe và một số loài côn trùng như rệp cây, ong và kiến. Ví dụ ở ong, sau khi giao phối, tinh trùng được chứa trong buồng chứa tinh mở vào đường sinh dục của ong chúa, ong chúa có thể điều khiển sự đóng mở buồng chứa tinh và đẻ ra trứng hoặc có hoặc không thụ tinh. Trứng thụ tinh phát triển thành ong thợ và ong chúa, trứng không thụ tinh sẽ phát triển trinh sản thành các con ong đực đơn bội. Trinh sản tự nhiên cũng thấy ở loài thằn lằn núi *Lacerta sacicola* vùng Arenzimeia. Quần thể trinh sản gồm toàn thể các cá thể nữ tính. Nhà khoa học Miolsen chọn được giống gà tây có sinh sản trinh sản.

+ Mẫu sinh: mẫu sinh là sự phát triển trứng có qua thụ tinh, nhưng nhân tinh trùng bị mất hoạt tính và bị loại bỏ, do đó, cũng như trinh sản, chỉ có nhân nguyên cái tham gia vào sự phát triển, tinh trùng ở đây có tác dụng thuần túy chỉ làm hoạt hóa trứng phát

triển. Mẫu sinh tự nhiên thấy ở một số loài cá, tiêu biểu là cá diếc bạc. Quần thể cá diếc bạc mẫu sinh chỉ gồm toàn con cái. Để sinh sản, nó phải qua giao phối với cá đực của cá chép, cá diếc vàng hoặc một số cá khác. Tuy nhiên, không bao giờ xảy ra sự lai giống, vì sau khi xâm nhập vào trong trứng cá diếc, nhân tinh trùng đều bị thoái hóa và tiêu biến, chỉ nhân nguyên cái của cá diếc tham gia vào phát triển. Cá diếc mẫu sinh là những cá tam bội. Trong tạo noãn không xảy ra giảm phân và bộ tam bội giữ nguyên qua các thế hệ.

Mẫu sinh nhân tạo có thể thực hiện bằng cách chiếu xạ tinh trùng. Sau khi thụ tinh, nhân tinh trùng bị chiếu xạ tự thoái hóa và tiêu biến. Một nhân nguyên cái sẽ điều khiển phát triển thành một cơ thể đơn bội. Cơ thể đơn bội thường có sức sống thấp và ít có giá trị. Có thể thu được các cơ thể mẫu sinh lưỡng bội bằng cách tác động choáng nhiệt (nóng hoặc lạnh) lên trứng, làm thay đổi sự phân chia của nó để nó trưởng thành lưỡng bội. Cá mẫu sinh lưỡng bội có một ý nghĩa lớn trong các nghiên cứu di truyền và công tác chọn giống.

+ Phụ sinh: phụ sinh là sự phát triển trứng có qua thụ tinh, nhưng sau đó nhân nguyên cái bị thoái hóa và chỉ có nhân nguyên đực tham gia vào phát triển.

Có thể thực hiện phụ sinh nhân tạo bằng cách phá hủy nhân của trứng bởi các tác nhân khác nhau như chiếu xạ, hóa học hay cơ học. Phụ sinh nhân tạo ở tầm vừa có ý nghĩa lý luận vừa có giá trị thực tiễn lớn trong việc tạo nên những giống tầm cao sản.

11.2.4. Sự phân bào tăng nhiễm (nội phân)

Như ta đã biết, để có sự phân bào xảy ra, tế bào phải trải qua giai đoạn S của interphase. Nghĩa là phải có sự tái bản ADN và tăng đôi số lượng NST. Tuy thế đây là điều kiện cần nhưng chưa đủ, vì sau giai đoạn S còn có giai đoạn G₂ và chính ở G₂ hàng loạt chất protein được hình thành có tác động thúc đẩy hoặc kìm hãm sự nguyên phân. Trong thực tế có nhiều trường hợp sau khi ADN được tái bản, NST đã được nhân đôi, nhưng tế bào không phân chia. Đây cũng là một phương thức phân bào bảo đảm cho sự tăng trưởng của mô và cơ quan mà không tăng cao số lượng tế bào, do kết quả của sự tăng lên số lượng NST trong nhân mà toàn bộ tế bào to thêm và thành đa bội. Ngày nay, người ta gọi tất cả các trường hợp trong đó có sự nhân đôi NST và ADN nhưng không có phân bào là nội phân.

Hiện tượng nội phân rất phổ biến trong tế bào gan. Tế bào gan chuột cống mới sinh là lưỡng bội có thể phân chia cho tế bào con là lưỡng bội (2n), nhưng một số tế bào sau khi ADN và NST tăng đôi mà không xảy ra sự phân bào và trở thành đa bội. Kết quả trong tế bào gan chuột cống trưởng thành có cả tế bào lưỡng bội (2n) và đa số là 4n, 8n, 16n. Hiện tượng nội phân thường gặp ở động vật không xương sống, động vật có xương sống và cả thực vật.

Thường người ta phân biệt 2 kiểu nội phân là nội nguyên phân (endomitose) và đa sợi hóa (polytenia)

Nội nguyên phân là trường hợp có sự nhân đôi NST, nhưng màng nhân không bị phá hỏng và tế bào không chia đôi. Nếu hiện tượng nội nguyên phân tiếp tục sẽ hình thành các nhân khổng lồ và đa bội rất lớn. Hiện tượng nội nguyên phân rất phổ biến trong giới sinh vật.

Đa sợi hóa là khi các sợi nhiễm sắc thể trong NST được nhân đôi, nhưng không tách ra khỏi NST, do đó, số lượng sợi trong mỗi NST tăng lên mà NST không tăng và không có sự phân chia tế bào. Hiện tượng đa sợi cũng sẽ dẫn đến đa bội hóa và khối lượng nhân cũng như khối lượng tế bào chất đều tăng ứng với mức đa bội.

Hiện tượng đa sợi hóa thường gặp ở ấu trùng côn trùng hai cánh. NST khổng lồ ở tuyến nước bọt bọt này chính là do hiện tượng đa sợi hóa.

11.2.5. Sự phân bào trực phân (amitose)

Phân bào trực phân là trường hợp phân bào mà không hình thành các cấu trúc sợi như NST, thoi phân bào. Khi tế bào trực phân thì nhân kéo dài rồi thắt lại thành hai nửa. Hai nửa nhân này có thể đều hoặc không đều nhau hoặc có thể phân thành nhiều mảnh không đều nhau. Sau khi nhân đã phân chia thì tế bào chất có thể phân chia để cho ra các tế bào con, nhưng trong nhiều trường hợp tế bào không phân chia và hình thành tế bào nhiều nhân.

Nghiên cứu hiện tượng trực phân hiện nay còn gặp nhiều khó khăn. Vì cho đến nay, con người chưa xác định được sự tương ứng giữa hiện tượng sự phân đôi ADN và NST với hiện tượng trực phân. Theo ý kiến của đại đa số các nhà di truyền tế bào cho rằng: trực phân không phải là phương thức sinh sản chính của tế bào và ý nghĩa sinh học của chúng không lớn.

Hiện tượng trực phân thường xảy ra ở các mô đã chuyên hóa, hoặc bị bệnh. Ví dụ như bệnh ung thư.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Phạm Phan Địch, Nguyễn Văn Ngọc, Đỗ Kính (1984), *Tế bào học, Mô học, Phôi sinh học*, Nxb Y học, Hà Nội.
2. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.
3. Phạm Thành Hồ (1995), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Tủ sách Đại học tổng hợp Tp Hồ Chí Minh.
4. Phạm Thành Hồ (1999), *Di truyền học*, Nxb Giáo dục Tp Hồ Chí Minh.
5. Phạm Thành Hồ (2002), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Nxb Đại học quốc gia Tp Hồ Chí Minh.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

6. Bruce Alberts, Dennis Bray, Julian Lewis Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson (1983), *Molecular biology of The Cell*, Garland Publishing, Inc, New York & London.
7. Lodish, Berk, Zipursky, Matsudaira, Baltimore, Darnell (1999), *Molecular Cell Biology*, Media Connected, W.H. Freeman and Company.
8. W.D. Philipps and T. J. Chilton (1991), *A - Level Biology*, Oxford University Press.

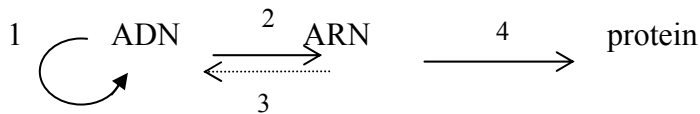
Chương 12

CƠ SỞ PHÂN TỬ CỦA DI TRUYỀN

12.1. ADN và mã di truyền

Quá trình truyền đạt thông tin di truyền được thực hiện trên cơ sở vận động của vật chất di truyền qua quá trình phân bào và thụ tinh.

Vật chất di truyền là acid nucleic. Cơ chế truyền đạt thông tin di truyền ở mức phân tử thực hiện qua 3 quá trình: tái sinh ADN, phiên mã, dịch mã. Luận thuyết trung tâm đã nêu lên mối quan hệ của ba quá trình này trong cơ chế truyền đạt thông tin di truyền:



1. Tái sinh ADN.
2. Phiên mã - tổng hợp ARN từ ADN.
3. Phiên mã ngược tổng hợp ADN từ ARN.
4. Dịch mã - tổng hợp protein.

12.1.1. Vật chất di truyền ADN

Phân tử ADN dài gồm nhiều đoạn ngắn là các gen, mỗi gen mã hoá một phân tử protein. Phân tử protein gồm nhiều phân tử aa liên kết lại. Có 20 loại acid amin tạo nên protein. Các Aa kết hợp với nhau theo trật tự xác định, chính xác. Do đó, bản mật mã của gen phải xác định cho toàn bộ chuỗi Aa trên phân tử protein đó. Bản mật mã đó chỉ nằm trên 1 chuỗi của ADN, đó là chuỗi làm khuôn để phiên mã ra ARN_m.

Mỗi gen được bắt đầu bằng một đoạn ngắn gọi là đoạn khởi động-promotor, đó là tín hiệu bắt đầu quá trình phiên mã. Cuối mỗi gen lại có đoạn mang tín hiệu kết thúc. Giữa 2 đoạn khởi động và kết thúc là phần tham gia của mã hoá các Aa. Ở tế bào procariote, hầu hết các nucleotide trong đoạn này đều tham gia mã hoá Aa, nhưng ở tế bào eucariote, ở đoạn này có những vùng tham gia mã hoá (exon) nằm xen kẽ với những vùng không tham gia mã hoá Aa (intron).

12.1.2. Mã di truyền

12.1.2.1. Khái niệm mã di truyền

Trên cơ sở mối liên hệ AND - ARN_m- protein, người ta nêu lên lý thuyết về mã di truyền. Mã di truyền thể hiện qua trình tự các nucleotide trong ADN qui định trình tự các acid tương ứng. Các acid amin trong protein phân bố theo một trình tự nối tiếp ứng với các codon phân bố trong gen. Vậy mối quan hệ giữa acid amin và các nucleotide như thế nào về mặt số lượng.

Trong phân tử protein có 20 acid amin, còn trong ADN có 4 loại nucleotide để mã hoá 20 acid amin đó. Nếu cứ 1 nucleotide mã hoá 1 acid amin thì chỉ mã hoá được 4 acid amin. Nếu 2 nucleotide mã hoá 1 acid amin thì cũng chỉ mã hoá được 16 acid amin. Cả hai khả năng này đều không thoả mãn. Chỉ có thể 3 nucleotide mã hoá 1 acid amin sẽ tạo ra được 64 bộ ba mã hoá đủ điều kiện mã hoá 20 acid amin. Vậy mã di truyền là mã bộ ba, cứ 3 nucleotide trên ADN mã hoá 1 acid amin trên protein.

12.1.2.2. Đặc điểm của mã di truyền

Mã di truyền là mã bộ ba. Mã được đọc trên ARN_m theo chiều 5' → 3'.

Trong 3 nucleotide của một bộ ba thì 2 nucleotide đầu là yếu tố ổn định di truyền. Nucleotide thứ 3 có tính đặc hiệu kém hơn.

Mã di truyền có tính toàn năng, tức là mã di truyền đúng cho mọi sinh vật, ví dụ bộ ba UAU dù ở cơ thể sinh vật nào cũng mã hoá cho tyrosin

Tuy nhiên, gần đây Sanger (1980) đã chứng minh được mã di truyền không toàn năng tuyệt đối mà có một số trường hợp ngoại lệ. Người ta đã xác định được có một số bộ ba ở ADN của ty thể người mã hoá các acid amin khác với mã chung:

Mã	Mã chung	Mã ở ty thể người
UGA	Stop	Trip
AUA	Ile	Met
AGA	Arg	Stop
AGG	Arg	Stop

Mã di truyền có tính chất thoái hoá. Trong trường hợp một acid amin có nhiều mã, các mã này gọi là mã thoái hoá. Trong nhiều trường hợp các mã cùng mã hoá 1 acid amin chỉ khác nhau bởi nucleotide thứ 3 do đó nucleotide thứ 3 có tính đặc hiệu kém.

Mã di truyền được dịch mã nhờ đối mã của ARN_t có sự đối song giữa mã di truyền trên ARN_m với đối mã trên ARN_t. Sự bổ sung lỏng lẻo giữa vị trí thứ ba của mã với vị trí thứ nhất của đối mã là hiện tượng mã trôi nổi (Wobble). Một nucleotide đối mã trên ARN_t có thể đọc được nhiều nucleotide trên ARN_m không tuân theo qui luật bổ sung. Vị trí thứ nhất đầu 5' của đối mã gọi là vị trí trôi nổi (Wobble).

Có nhiều loại mã Wobble khác nhau:

+ Wobble I/UCA: đây là loại Wobble mà khi I ở vị trí Wobble trên đối mã thì có khả năng liên kết bổ sung với 3 loại nucleotide U, C hay A của mã.

+ Wobble U/G: đây là loại Wobble mà U ở vị trí Wobble sẽ có thể kết hợp với A theo nguyên lý bổ sung hay kết hợp với G của mã.

+ Wobble G/U: khi G ở vị trí Wobble thì có thể kết hợp với C theo nguyên lý bổ sung và cả với U không theo nguyên lý bổ sung.

Mã di truyền không gối lên nhau, mã được đọc liên tục hết bộ ba này đến bộ ba khác.

Mã di truyền chỉ đọc theo 1 chiều 5' - 3'.

Trong 64 bộ ba có một bộ ba làm nhiệm vụ mở đầu (AUG), ba bộ ba không mã hoá acid amin mà làm nhiệm vụ kết thúc (UGA, UAG, UAA). Bộ ba làm nhiệm vụ mở đầu đồng thời cũng làm nhiệm vụ mã hoá metionin. 61 bộ ba khác mã hoá 19 acid amin còn lại. Có những acid amin được mã hoá đến 6 bộ ba khác nhau.

12.2. Quá trình tái bản ADN

Một trong những chức năng quan trọng của ADN là lưu trữ và truyền đạt thông tin di truyền từ tế bào này sang tế bào khác, từ thế hệ này sang thế hệ khác. Thực hiện được chức năng đó là nhờ vào khả năng tái sinh của ADN. Tái sinh ADN là quá trình tổng hợp ra 2 phân tử ADN con từ 1 phân tử ADN mẹ. Hai phân tử ADN được tạo ra giống nhau và giống phân tử ADN mẹ.

Có 3 hình thức tái sinh ADN khác nhau:

- Tái sinh bảo thủ: đây là hình thức tái sinh mà từ 1 phân tử ADN mẹ tạo ra 2 phân tử ADN con, trong đó 1 phân tử chính là ADN mẹ còn một phân tử được tổng hợp mới. Hình thức này ít phổ biến.

- Tái sinh bán bảo thủ: là hình thức tái sinh mà từ 1 phân tử ADN mẹ tổng hợp ra 2 phân tử ADN con, trong mỗi ADN con có một mạch lấy từ ADN mẹ và một mạch mới tổng hợp. Đây là hình thức tái sinh phổ biến của ADN.

- Tái sinh gián đoạn: là quá trình tái sinh ADN mà kết quả là từ 1 phân tử ADN mẹ tạo ra 2 phân tử ADN con, trong mỗi phân tử ADN con có sự xen kẽ đoạn lấy từ ADN mẹ, có đoạn mới được tổng hợp. Hình thức tái sinh này ít phổ biến.

Trong 3 hình thức trên, do sự phổ biến của nó nên hình thức tái sinh bán bảo thủ đã được nghiên cứu kỹ.

Bằng phương pháp dùng đồng vị phóng xạ N^{15} trong NH_4Cl dùng để nuôi cấy vi khuẩn làm nguồn cung cấp nguyên liệu cho sự tái sinh ADN sau khi vi khuẩn nuôi trong môi trường chứa N thường (N^{14}).

Dùng phương pháp ly tâm phân đoạn với $CsCl$ để so sánh tỷ trọng của các thế hệ ADN được tạo ra trong quá trình tái sinh Frank và Matheu Meselson đã xác định được hình thức tái sinh bán bảo thủ của ADN.

12.2.1. Các thành phần tham gia tái sinh ADN

Tham gia vào quá trình tái sinh ADN có các thành phần:

- ADN mẹ dùng làm khuôn.

- Nguyên liệu: các nucleotide - Tri - photphat (dATP, dGTP, cDTP và dTTP). Các nucleotide - Tri P vừa có chức năng làm nguyên liệu vừa làm chức năng cung cấp năng lượng. Khi tiến hành gắn nucleotide vào chuỗi, liên kết cao năng được giải phóng để cung cấp năng lượng cho phản ứng tạo liên kết ester kéo dài chuỗi:



$$\Delta G' = - 7,3 \text{ Kcalo/M}$$

- Enzyme tham gia tái sinh ADN có nhiều loại:

+ AND - polymerase làm nhiệm vụ xúc tác quá trình kéo dài chuỗi poly nucleotide theo chiều $5' \rightarrow 3'$. Có 3 loại AND - polymerase khác nhau.

+ Topoizomerase làm nhiệm vụ mở xoắn của ADN làm cho phân tử ADN duỗi thẳng ra.

+ Helicase làm nhiệm vụ phân huỷ các liên kết hydro để tách 2 chuỗi polynucleotide rời nhau ra.

+ AND - ligase làm nhiệm vụ nối các đoạn AND - okasaki lại.

+ ARN - polymerase (primase) xúc tác tổng hợp đoạn ARN mới.

- Các loại protein: tham gia tái sinh ADN có nhiều loại protein đặc hiệu như protein SSB, protein Dna

12.2.2. Cơ chế tái sinh ADN

Quá trình tái sinh ADN ở procariote xảy ra qua ba giai đoạn: mở đầu, kéo dài, kết thúc.

* *Giai đoạn mở đầu*: topoizomerase tháo xoắn làm duỗi thẳng phân tử ADN. Helicase phân huỷ các liên kết hydro tách 2 chuỗi đơn của ADN, các phân tử protein SSB đến gắn vào chạc tái sinh. Primase xúc tác sự tạo đoạn ARN mới bổ sung vào mạch khuôn 3' - 5' của ADN.

* *Giai đoạn kéo dài*: giai đoạn kéo trên mạch dài diễn ra trên 2 chuỗi có khác nhau:

- Tổng hợp chuỗi sớm: khuôn 3' - 5' của ADN, sau khi tạo đoạn ARN mới, các nucleotide tự do tiếp tục đến gắn vào đầu 3' - OH của chuỗi theo nguyên tắc bổ sung với chuỗi làm khuôn nhờ AND - polymerase III.

- Tổng hợp chuỗi muộn: trên mạch khuôn 5' - 3' của ADN, do chiều tháo xoắn và chiều tổng hợp chuỗi polynucleotide ngược nhau cho nên quá trình tổng hợp không diễn ra liên tục mà tạo ra các đoạn okaseki ngược chiều với chiều phát triển của chạc tái sinh.

Mỗi đoạn okasaki có ARN mới riêng được tổng hợp nhờ primase. Tháo xoắn 1 đoạn vài trăm nucleotide nhờ primase xúc tác sẽ tổng hợp đoạn ARN mới với chiều kéo dài chuỗi ngược chiều tháo xoắn. Sau đó, nhờ AND - polymerase tổng hợp bổ sung đoạn còn lại tạo nên đoạn AND -okasaki. Nhờ đoạn okasaki mới được hoàn chỉnh ARN mới được tách ra nhờ AND - polymerase I sau đó thay vào bởi đoạn ADN tương ứng. Quá trình lại cứ tiếp diễn theo chu kỳ như vậy cho các đoạn okasaki tiếp theo.

Có trường hợp ở E.coli xảy ra quá trình tổng hợp 2 chuỗi xảy ra đồng thời và cùng chiều nhờ sự xoắn của chuỗi 5' - 3' vào enzyme làm đổi chiều của chuỗi.

* *Giai đoạn kết thúc*: quá trình kéo dài cứ tiếp diễn cho đến hết phân tử ADN. Kết quả các ARN mới được cắt bỏ nhờ ARN - polymerase I và được thay thế bằng các đoạn ADN tương ứng. Từ 1 phân tử ADN tạo ra 2 phân tử ADN hoàn toàn giống ADN mẹ.

Ở tế bào eucariote, quá trình tái sinh ADN cơ bản giống cơ chế tái sinh ở procariote, nhưng cũng có một số sai khác ở procariote. Cơ chế tái sinh diễn ra đồng thời ở nhiều điểm, thực hiện trên từng đơn vị sao chép. Mỗi đơn vị sao chép có điểm mở đầu, điểm kết thúc riêng. Tại mỗi điểm khởi đầu, quá trình tái sinh diễn ra theo 2 hướng tạo ra 2 chạc tái bản đối diện nhau. Các đơn vị tái bản phát triển theo hai hướng cho đến khi gặp nhau tạo thành hai phân tử ADN con.

Quá trình tái sinh có vai trò rất quan trọng trong việc thực hiện quá trình truyền đạt thông tin di truyền ở cấp độ phân tử. Nhờ tái sinh ADN tạo ra 2 ADN con hoàn toàn giống ADN mẹ giúp cho cơ chế truyền thông tin di truyền từ tế bào này sang tế bào khác, từ thế hệ này sang thế hệ khác.

12.3. Phiên mã

Phiên mã là quá trình tổng hợp ARN_m. Mã di truyền chứa đựng trong phân tử ADN được chuyển sang cho ARN_m để ARN_m trực tiếp thực hiện chức năng truyền đạt thông tin di truyền đến cấu trúc phân tử protein trong quá trình giải mã. Phiên mã là quá trình sao bản mã gốc trên gen sang bản mã hoá trên ARN_m. Quá trình phiên mã ở procariote và encariote cơ bản giống nhau nhưng cũng có một số đặc trưng riêng.

12.3.1. Phiên mã ở procariote

12.3.1.1. Các yếu tố tham gia phiên mã

* *Khuôn*. Để tổng hợp ARN cần có khuôn. Khuôn cho phiên mã có thể là ADN hay cũng có thể là ARN (với các virus chứa ARN làm vật chất mang thông tin di truyền) khác với trong tái sinh ADN, trong phiên mã khuôn là 1 đoạn ADN tương ứng 1 gen chứ không phải toàn bộ phân tử ADN. Đồng thời trên phân tử ADN chỉ sử dụng 1 chuỗi làm khuôn cho tổng hợp ARN - đó là chuỗi có chiều 3' - 5'. Mạch làm khuôn chỉ thuần tuý làm khuôn chứ không tham gia trong thành phần sản phẩm như trong tái sinh ADN.

Ở các virus loại ARN trong tế bào chỉ chứa ARN nên ARN được phiên mã từ ARN gốc, đó là quá trình phiên mã ngược.

* *Nguyên liệu*. Để phiên mã cần có các nguyên liệu ribonucleotide – Tri - P (ATP, GTP, UTP) vừa làm nguyên liệu vừa làm nguồn cung cấp năng lượng. Các nucleotide hiếm không phải là nguyên liệu cho phiên mã mà sau khi phiên mã xong các nucleotide mới bị biến đổi thành thành các nucleotide hiếm.

* *Enzyme*. Có nhiều loại enzyme tham gia vào quá trình phiên mã:

- ARN - polymerase phụ thuộc ADN xúc tác quá trình phiên mã từ ADN khuôn.
- ARN - polymerase phụ thuộc ARN xúc tác quá trình phiên mã từ ADN khuôn.
- Yếu tố Rho (ρ) xúc tác quá trình kết thúc chuỗi.

12.3.1.2. Giai đoạn mở đầu

Bước vào giai đoạn mở đầu, ARN-polymerase tách yếu tố δ ra khỏi lõi enzyme.

- Lõi enzyme tiến hành mở xoắn ADN.
- Yếu tố δ nhận biết chuỗi làm khuôn và điểm mở đầu nhờ tín hiệu mở đầu trên promotor của ADN.

- Hai chuỗi ADN được tách ra 1 đoạn khoảng 30 nucleotide tạo nên vùng phiên mã.

Chuỗi đơn của ADN làm khuôn (chuỗi 3' - 5') nhận một ribonucleotide gắn bổ sung vào nucleotide mở đầu trên chuỗi làm khuôn. Tiếp theo một nucleotide thứ hai tương ứng bổ sung với nucleotide đứng sau nucleotide mở đầu trên chuỗi đến gắn với nucleotide đầu

bằng liên kết photphodiester và tạo liên kết hydro với nucleotide bổ sung với nó trên chuỗi khuôn.

Sau khi liên kết photphodiester đầu trên này được tạo ra, yếu tố δ tách khỏi phức hệ phiên mã để cho lõi enzyme làm nhiệm vụ kéo dài chuỗi. Trên vùng phiên mã hình thành dạng cấu trúc 3 sợi: 1 sợi của chuỗi ADN còn lại và 2 sợi của phân tử lai AND - ARN.

12.3.1.3. Giai đoạn kéo dài chuỗi

Quá trình kéo dài chuỗi được thực hiện tại bóng phiên mã. Nhờ lõi enzyme, các nucleotide trong môi trường tế bào đến tạo liên kết photphodiester với nucleotide của chuỗi ARN đang kéo dài về đầu 3' và tạo liên kết bổ sung với nucleotide trên chuỗi ADN khuôn tạo nên đoạn phân tử lai. Đoạn phân tử lai có chiều dài 12 cặp nucleotide.

Quá trình kéo dài chuỗi khá phức tạp, xảy ra nhiều phản ứng theo chu kỳ tạo nên sự ổn định của vùng mở xoắn (vùng phiên mã). Vùng phiên mã có chiều dài 30 cặp nucleotide, trong đó chứa đoạn phân tử lai AND - ARN dài 12 cặp nucleotide và chiều dài vùng hoạt động phiên mã dài 17 cặp nucleotide. Quá trình đó xảy ra các phản ứng theo tuần tự sau:

- Tháo xoắn của ADN. Cắt liên kết hydro của cặp nucleotide sát đầu tháo xoắn để mở rộng vòng phiên mã thành 31 cặp nucleotide.

- Đóng xoắn trở lại. Tạo liên kết bổ sung của cặp nucleotide phía cuối cùng phiên mã để vùng phiên mã phục hồi lại chiều dài 30 cặp nucleotide.

- Kéo dài thêm một nucleotide của chuỗi ARN đang được tổng hợp theo nguyên lý bổ sung với nucleotide trên mạch khuôn của ADN. Chiều dài đoạn phân tử lai AND - ARN tăng thêm 1 cặp nucleotide.

- Phân cắt liên kết hydro tạm thời giữa nucleotide trên mạch ARN với nucleotide trên mạch khuôn ADN ở cuối đoạn phân tử lai, tách 2 chuỗi AND - ARN ra bớt 1 cặp nucleotide để khôi phục lại chiều dài đoạn phân tử lai 12 cặp nucleotide.

Quá trình cứ tiếp diễn theo chu kỳ như vậy nhờ sự xúc tác của lõi enzyme cho đến khi gặp tín hiệu kết thúc thì dừng lại.

12.3.1.4. Giai đoạn kết thúc chuỗi

Có 2 cách kết thúc chuỗi: kết thúc nhờ yếu tố ρ và kết thúc không cần yếu tố ρ .

* *Kết thúc nhờ yếu tố ρ* . Trên bề mặt của một số vị trí kết thúc quá trình phiên mã có mặt protein Rho (yếu tố ρ). Yếu tố ρ di chuyển trên ARN mới được tổng hợp và đi tới vùng phiên mã, ở đó, yếu tố ρ tách xoắn AND - ARN lai và giải phóng ARN kết thúc quá trình phiên mã.

* *Kết thúc không nhờ yếu tố ρ* . Trên ARN có tín hiệu kết thúc với đặc trưng:

- Có một vùng cấu trúc dạng ngược chiều (palindrome) không hoàn toàn và giàu GC.

- Có một vùng khác giàu AU.

Vùng giàu GC nối tiếp ngay vùng giàu AU. Vùng giàu GC liên kết bổ sung chặt chẽ hơn vì có 3 liên kết hydro cho 1 cặp nucleotide, còn vùng giàu AU liên kết yếu hơn do chỉ có 2 liên kết hydro cho 1 cặp nucleotide. Do vậy, vùng giàu AU dễ bị tách mạch

ARN ra khỏi phân tử lai AND - ARN nhờ ARN - polymerase. Phiên mã vùng palindroma tạo ra trình tự ARN tự bổ sung và chúng sẽ tạo nên cấu trúc dạng cái trâm cài tóc bên vững làm kết thúc quá trình tổng hợp ARN.

Quá trình kết thúc tổng hợp ARN diễn ra các hoạt động:

- Tách liên kết bổ sung của đoạn phân tử lai AND - ARN để tháo rời ARN ra khỏi phân tử lai.

- Giải phóng ARN ra khỏi vùng phiên mã tạo nên proARN (tiền ARN).

- Lõi enzyme tách khỏi phức hợp và đến liên kết trở lại với yếu tố σ để phục hồi enzyme ARN - poly.

12.3.2. Phiên mã ở eucariote

Quá trình phiên mã ở eucariote cơ bản giống ở procariote. Tuy nhiên do đặc điểm cấu tạo ADN của eucariote khác với ADN của procariote nên trong quá trình tổng hợp có một số khác nhau:

- ADN của procariote phần lớn đều chứa các nucleotide tham gia mã hoá protein nên sau khi tổng hợp proARN, từ proARN biến đổi thành ARN_m không qua nhiều khâu phức tạp.

- ADN của eucariote có chứa các vùng mã hoá protein (vùng exon - E) xen kẽ các vùng không mã hoá protein (vùng intron - I). Do vậy, sau khi tổng hợp proARN, từ proARN phải qua quá trình cắt bỏ các intron và ghép các exon lại rất phức tạp.

- Vùng khởi động promotor của ADN ở eucariote cũng có cấu trúc khác promotor của procariote.

12.3.2.1. Tổng hợp proARN

Cũng như ở procariote, sự phiên mã ở eucariote được xúc tác bởi ARN - polymerase. Sự phiên mã tiến hành trên suốt đoạn gen bao gồm cả những exon và intron để tạo nên proARN dài tương ứng chiều dài của gen.

Cơ chế phiên mã cũng xảy ra tương tự ở procariote.

Quá trình phiên mã kết thúc khi gặp tín hiệu kết thúc. Đầu 3' của proARN sẽ kết thúc bằng một trình tự đuôi. Sản phẩm của quá trình này là phân tử proARN có trình tự nucleotide bổ sung với chuỗi làm khuôn của ADN, trong đó, G tương ứng dC, A tương ứng dT, U tương ứng dA và C tương ứng dG. ProARN mã hoá cả các đoạn exon và intron nhưng chưa có đầu mũ và đuôi.

12.3.2.2. Quá trình trưởng thành của ARN_m

Từ proARN qua những biến đổi phức tạp mới tạo ra được ARN_m trưởng thành tham gia vào dịch mã.

- Thêm mũ vào đầu 5': proARN chưa có phần mũ cho nên giai đoạn đầu của quá trình trưởng thành ARN_m là gắn thêm mũ vào đầu 5'. Mũ được tổng hợp riêng trong

nhân, sau đó, gắn vào với proARN ở phía 5' bởi liên kết anhydric acid. Vì nucleotide đầu tiên trên phía 5' bắt đầu bằng gốc triphosphat nên GMP của mũ liên kết với nhóm triphosphat này bằng liên kết anhydric acid chứ không tạo liên kết ester với nhóm 3' - OH. Kết quả phản ứng này tạo ra cấu trúc G - P.P.P.A, có đầu 3' - OH của G tự do.

Như vậy, ARN_m của eucariote không có gốc photpho tự do ở đầu 5' mà đã bị mũ bảo vệ, do đó không bị các ribonuclease phân huỷ.

Mũ còn có chức năng nhận biết cho tiểu đơn vị ribosome gắn vào đầu 5' của ARN_m.

- Thêm đuôi vào đầu 3': cũng như mũ đuôi không được mã hoá trong ADN nên trong phân tử pro ARN chưa có phần đuôi. Đuôi poly A được nối vào đầu 3' của pro ARN nhờ enzyme poly A - polymerase.

- Cắt bỏ các đoạn intron: vì trên pro ARN có các đoạn không mã hoá acid amin (intron) cho nên để tạo ra ARN_m cần cắt bỏ các đoạn intron.

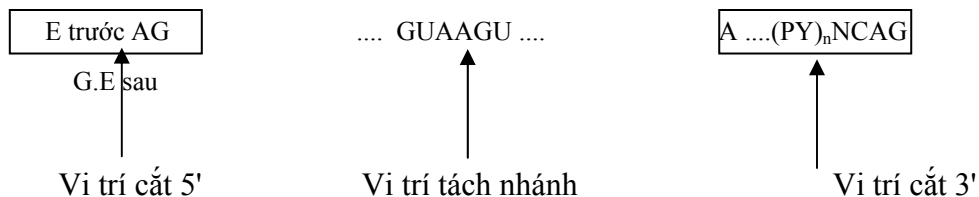
Để tín hiệu di truyền được truyền đạt chính xác, sự cắt nối đòi hỏi có độ chính xác cao. Vì chỉ cần cắt lệch một nucleotide thì toàn bộ mã di truyền phía sau vị trí cắt bị thay đổi và phân tử protein do ARN_m đó tổng hợp có sự thay đổi lớn về thành phần acid amin.

Các trình tự cắt nối thường gặp

Vùng của gen	E trước	I	E sau
Ovalbumin (I ₂)	UAAG	GUGAGC UUACAG	GUUG
Ovalbumin (I ₃)	UCAG	GUACAG AUUCAG	UCUG
β. Globin (I ₁)	GCAG	GUUGGU.... CCUAG	GCUG
β. Globin (I ₂)	CAGG	GUUGGU.... CCACAG	UCUC
Immunoglobulin λ(I ₁)	UGAG	GUCAGC.... UUGCAG	GGGC

Những trình tự trên khác nhau nhưng có điểm chung là đầu 5' của intron luôn là GU còn đầu 3' luôn là AG, đầu 3' của exon trước phần lớn là AG còn đầu 5' của exon sau thường là G.

Ở động vật có xương sống có trình tự chung là:



Trong đoạn intron có vị trí quan trọng tham gia cơ chế cắt nối của proARN. Vị trí này nằm ở vùng khoảng 20 - 50 nucleotide phía trước vị trí cắt nối của đầu 3', vị trí này gọi là vị trí tách nhánh, trong vị trí này có chứa A.

Quá trình cắt nối xảy ra khá phức tạp.

+ Bước 1: cắt liên kết photphodiester ở vị trí cắt đầu 5', tức là vị trí giữa đầu 3' của exon. Gốc tác động bởi enzyme trong phản ứng này là 3' -OH của A ở vị trí tách nhánh. Liên kết 2' - 5' photphodiester tạo thành giữa A và đầu 5' của I hình thành cấu trúc dạng vòng thông lọng và đầu 3' của exon trước ở trạng thái tự do (3' - OH).

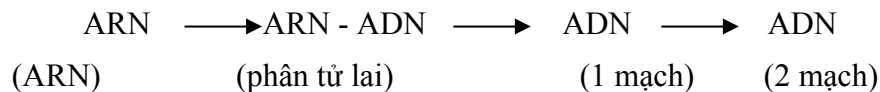
+ Bước 2: tạo vết cắt thứ 2 tại vị trí cắt 3', exon trước và exon sau nối lại với nhau. Thông lọng được giải phóng, tức là intron tách ra khỏi proARN.

ARN_m trưởng thành chỉ còn lại chiều dài khoảng 1/10 của proARN do các intron bị cắt bỏ.

Kết quả của quá trình lắp ghép mũ, đuôi và cắt nối đã tạo nên phân tử ARN_m trưởng thành.

12.3.3. Phiên mã ngược

Đây là quá trình tổng hợp ADN trên khuôn ARN. Quá trình này xảy ra ở các virus chứa ARN. Khi tế bào bị nhiễm virus, ARN của virus xâm nhập vào tế bào nhận cùng với enzyme phiên mã ngược (ARN - polymerase - phụ thuộc ARN). Quá trình tổng hợp chuỗi ADN mới bổ sung với chuỗi ARN khuôn xảy ra tạo nên phân tử lai AND - ARN. Sau đó, enzyme làm thoái hoá ARN và thay vào đó bằng chuỗi ADN:



Quá trình phiên mã đã truyền đạt thông tin cấu trúc phân tử protein được mã hoá trong gen (ADN) bằng các bộ mã gốc (mã bộ ba) sang phân tử ARN_m. Từ ARN_m được giải mã qua quá trình tổng hợp protein sẽ tạo nên phân tử protein.

12.4. Dịch mã - Tổng hợp protein

Tổng hợp protein là chặng cuối của quá trình truyền đạt thông tin di truyền để từ đó biểu hiện ra tính trạng. Đây là quá trình rất phức tạp và cũng vô cùng quan trọng nên đã được nhiều nhà khoa học tập trung nghiên cứu.

Quá trình tổng hợp protein diễn ra tại ribosome với sự tham gia của nhiều thành phần khác nhau.

12.4.1. Các thành phần tham gia quá trình dịch mã

Có nhiều yếu tố tham gia quá trình tổng hợp protein. Mỗi yếu tố có cấu trúc và chức năng riêng tham gia vào một vài khâu của quá trình, nhưng tất cả các yếu tố đó đều cùng phối hợp nhịp nhàng, ăn khớp nhau chặt chẽ bảo đảm cho quá trình tổng hợp protein xảy ra nhanh chóng, chính xác.

* *AND*. Phân tử ADN chứa đựng thông tin cấu trúc của phân tử protein ở dạng mã hoá bởi mã bộ ba. Thành phần nucleotide của ADN quyết định thành phần acid amin của protein do nó mã hoá.

- ADN của procariote gồm các nucleotide tham gia mã hoá acid amin. Bởi vậy, ở procariote, thành phần trật tự các nucleotide trên ADN (trong 1 gen) qui định thành phần trật tự của phân tử protein được gen đó mã hoá.

- ADN của eucariote gồm có các đoạn chứa các nucleotide mã hoá các acid amin (exon) xen kẽ các nucleotide không mã hoá acid amin (intron). Bởi vậy, không phải tất cả các nucleotide trên ADN mã hoá phân tử protein mà chỉ có các nucleotide trong các đoạn exon mới tham gia mã hoá protein.

* ARN_m . Thông tin cấu trúc của phân tử protein được mã hoá trên gen (một đoạn của ADN) được phiên mã sang phân tử ARN_m . Thường một phân tử ADN chứa đựng thông tin cấu trúc cho nhiều phân tử protein. Một gen mã hoá một phân tử protein. Bởi vậy, khi 1 phân tử ADN phiên mã sẽ cho nhiều ARN_m . Mỗi gen cấu trúc phiên mã ra một ARN_m và thực hiện việc tổng hợp một phân tử protein.

Trên ARN_m chứa đựng các mã bộ ba, đó là bộ ba mã hoá, chúng được sao từ bộ ba mã gốc của ADN.

* ARN_t . Làm nhiệm vụ vận chuyển acid amin từ tế bào chất đến ribosome, đồng thời nhận biết vị trí của bộ ba mã hoá trên ARN_m nhờ bộ ba đối mã trên ARN_t để đặt đúng vị trí acid amin trên chuỗi polypeptid. ARN_t là cầu nối trung gian giữa ARN_m với polypeptid, là chìa khoá để giải mã. Mỗi acid amin có vài loại ARN_t , đó là các izoacceptor ARN_t .

* ARN_r . Tham gia cấu trúc ribosome. Trong ribosome có nhiều loại ARN_r khác nhau để cùng với protein cấu trúc nên các phần của ribosome, đặc biệt là tạo nên 2 vị trí A và P trong tiểu thể lớn của ribosome để thực hiện cơ chế giải mã ở đó. Trong tiểu thể bé của ribosome có loại ARN_r (như ARN_r - 16S ở procariote, ARN_r - 28S ở eucariote) - loại ARN_r này có 1 đoạn ngắn có cấu trúc bổ sung với đoạn không mã hoá nằm trước mã mở đầu của ARN_m . Nhờ tính chất bổ sung của 2 loại ARN đó mà đặt đúng vị trí ARN_m ở giai đoạn mở đầu sao cho bộ ba mở đầu của ARN_m nằm vào đúng vị trí P của ribosome.

* *Các enzyme tham gia dịch mã:*

- Aminoacyl - ARN_t - sintetase là loại enzyme xúc tác quá trình hoạt hóa acid amin, gắn acid amin vào với ARN_t tạo phức aminoacyl - ARN_t để đi đến ribosome. Mỗi acid amin có loại enzyme tương ứng xúc tác.

- Peptidyl - transferase là enzyme xúc tác phản ứng cắt liên kết ester giữa chuỗi polypeptid đang được tổng hợp với ARN_t ở vị trí P của ribosome, đồng thời vận chuyển chuỗi polypeptid đó từ vị trí P sang vị trí A và tổng hợp lại liên kết peptid giữa chuỗi polypeptid với acid amin đang có ở vị trí A.

- Translocase là enzyme xúc tác sự di chuyển của ribosome trên ARN_m theo chiều 5' - 3'. Mỗi lần di chuyển ribosome đi được 3 nucleotide. Sau khi ribosome di chuyển, phức hệ ARN_t mang chuỗi polypeptid từ vị trí A được chuyển sang vị trí P, còn vị trí A không có acid amin nào nên sẵn sàng tiếp nhận phức hệ ARN_t mang acid amin mới vào để tiếp tục quá trình tổng hợp.

* Các yếu tố tham gia dịch mã:

Trong quá trình tổng hợp protein có nhiều yếu tố tham gia vào cơ chế dịch mã như vai trò của chất kích thích, chất hỗ trợ.

- Yếu tố mở đầu: Tham gia vào giai đoạn mở đầu quá trình tổng hợp chuỗi polypeptid, có nhiều loại yếu tố mở đầu:

+ Ở procariote có IF₁, IF₂, IF₃.

+ Ở eucariote có eIF₁, eIF₂, eIF₃, eIF₄

- Yếu tố kéo dài: tham gia vào giai đoạn kéo dài chuỗi polypeptid ở ribosome có nhiều yếu tố kéo dài với chức năng khác nhau.

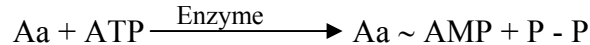
- Yếu tố kết thúc hay yếu tố giải phóng tham gia vào giai đoạn kết thúc tổng hợp chuỗi polypeptid và giải phóng chuỗi polypeptid khỏi ribosome.

12.4.2. Cơ chế dịch mã

12.4.2.1. Hoạt hóa acid amin

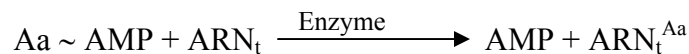
Tự acid amin không di chuyển được đến ribosome mà phải nhờ ARN_t. Để gắn vào ARN_t, acid amin phải được hoạt hoá. Sự hoạt hoá acid amin nhờ có ATP cung cấp năng lượng, enzyme aminoacyl - ARN_t - sintetase xúc tác. Quá trình diễn ra qua 2 giai đoạn:

- Hoạt hoá acid amin, tạo aminoacyl - adenilat:



Aa ~ AMP là phức linh động nhờ có liên kết cao năng giữa Aa với AMP làm cho Aa có hoạt tính cao để thực hiện tiếp phản ứng sau:

- Tạo aminocyl - ARN_t (ARN_t^{Aa}):



Phức hệ ARN_t^{Aa} di chuyển đến ribosome tham gia vào quá trình tổng hợp chuỗi polypeptid tại đó.

12.4.2.2. Giai đoạn mở đầu

Giai đoạn mở đầu xảy ra qua nhiều bước:

- Bước 1. Tiểu đơn vị ribosome 30S kết hợp với yếu tố khởi đầu IF - 3. Sau đó, tiểu đơn vị 30S lại liên kết với ARN_m: mã mở đầu trên ARN_m nằm đúng vị trí P nhờ đoạn không mã hoá của ARN_m nhận biết đoạn bổ sung trên ARN_{16S} của tiểu đơn vị và liên kết với nhau để đặt đúng mã mở đầu của ARN_m vào vị trí P.

- Bước 2. ARN_m kết hợp với yếu tố mở đầu IF₂. Qua yếu tố mở đầu, phức hệ ARN_t^{f.Met} đến gắn vào mã mở đầu ở vị trí P. ARN_t^{f.Met} là phức hợp gồm ARN_t mà có bộ ba đối mã tương ứng bổ sung với bộ ba mở đầu trên ARN_m - đó là ARN_t mở đầu. ARN_t

mở đầu này được gắn f.Met vào. f.Met là acid amin mở đầu. Nó là loại acid amin được tạo ra từ metionin.

- Bước 3. Phức hợp trên kết hợp với tiểu thể lớn của ribosome (tiểu thể 50S). GTP thủy phân tạo GDP + H₃PO₄ để cung cấp năng lượng và tách GDP H₃PO₄ ra khỏi phức hệ. IF cũng được giải phóng. Phức hợp mở đầu được hình thành, phức hợp mở đầu gồm:

- + Ribosome, gồm cả 2 tiểu thể.
- + ARN_m có mã mở đầu nằm ở vị trí P của ribosome.
- + Phức hợp ARN_t^{f.Met} gắn với mã mở đầu.

12.4.2.3. Giai đoạn kéo dài chuỗi polypeptid

Giai đoạn kéo dài chuỗi xảy ra theo chu kỳ, mỗi chu kỳ nối dài thêm một acid amin vào chuỗi polypeptid. Một chu kỳ xảy ra qua 3 bước:

- Bước 1. ARN_t^{Aa} mang acid amin mới vào vị trí A đang trống của ribosome, bộ ba đối mã của ARN_t^{Aa} liên kết bổ sung với bộ ba mã hoá acid amin đang được nối vào và đặt phức hệ ARN_t^{Aa} vào vị trí A của ribosome. Tùy theo bộ ba mã hoá của ARN_m nằm ở vị trí A mã hoá cho acid amin nào mà phức hệ ARN_t^{Aa} tương ứng tham gia vào quá trình này.

- Bước 2. Tạo liên kết peptid nhờ enzyme peptidyl - transferase xúc tác phân huỷ liên kết giữa acid amin với ARN_t nằm ở vị trí P. Sau đó vận chuyển chuỗi polypeptid đang tổng hợp này sang vị trí A của ribosome. Tại vị trí A, liên kết peptid được hình thành giữa acid amin ở vị trí A (Aa nằm trên phức hệ ARN_t^{Aa} mới chuyển vào) với acid amin cuối cùng của chuỗi polypeptid đang được tổng hợp.

- Bước 3. Dịch chuyển ribosome nhờ transferase, ribosome dịch chuyển, trên ARN_m theo chiều 5' - 3'. Mỗi lần di chuyển ribosome chuyển sang phía 3' của ARN_m một đoạn dài 3 nucleotide - vừa trọn một bộ ba. Năng lượng cung cấp cho sự di chuyển này là GTP. Sau khi dịch chuyển, ARN_t nằm vùng P không mang acid amin sẽ được giải phóng ra tế bào chất để tiếp tục thực hiện vận chuyển acid amin tiếp theo. Phức hợp ARN_t mang chuỗi polypeptid chuyển sang vị trí P, vị trí A bỏ trống.

Đến đây kết thúc một chu kỳ kéo dài thêm một acid amin vào chuỗi polypeptid đang tổng hợp. Tùy vị trí A của ribosome đang có bộ ba mã hoá nào của ARN_m mà phức hệ ARN_t^{Aa} mang acid amin tương ứng vào tiếp tục chu kỳ tiếp theo.

12.4.2.4. Giai đoạn kết thúc tổng hợp chuỗi polypeptid

Quá trình kéo dài chuỗi cứ tiếp diễn đến khi có một trong ba bộ ba kết thúc (UAG, UGA hoặc UAA) nằm ở vị trí A của ribosome thì kết thúc quá trình tổng hợp chuỗi polypeptid ở ribosome. Đó là vì các bộ ba này không mã hoá acid amin, nên không có phức hợp ARN_t mang acid amin vào kéo dài chuỗi, quá trình bị gián đoạn nên chuỗi polypeptid được phóng thích ra khỏi ribosome và kết thúc quá trình tổng hợp.

Quá trình kết thúc xảy ra nhờ yếu tố kết thúc RF và diễn ra các hoạt động:

- Thủy phân liên kết giữa chuỗi polypeptid với ARN_t để giải phóng chuỗi polypeptid ra tế bào chất.

- ARN_m rời khỏi ribosome. Nếu quá trình tổng hợp protein diễn ra trên polyxom (poly ribosome) thì trên mỗi ribosome tiến hành tổng hợp một chuỗi polypeptid. Các chuỗi polypeptid được tổng hợp từ một polyxom có thành phần, trật tự các acid amin giống nhau, tức là tạo ra cùng một protein bậc I như nhau vì cùng được tổng hợp từ một bản phiên mã: ARN_m

12.4.2.5. Quá trình hoàn thiện phân tử protein

Sau khi rời khỏi ribosome, chuỗi polypeptid phải trải qua một số biến đổi để trở nên phân tử protein trưởng thành đi vào các bộ phận của tế bào để thực hiện chức năng của nó.

Ở procariote, do acid amin mở đầu là formin - metionin (f.Met) nên trước hết acid amin này được loại bỏ khỏi chuỗi polypeptid nhờ peptidase. Ở eucariote, nếu acid amin mở đầu là metionin thì phản ứng này có thể không xảy ra.

Sau khi loại bỏ acid amin mở đầu, chuỗi polypeptid trở nên phân tử protein bậc I. Từ đó trở thành liên kết hydro để tạo nên cấu trúc bậc II, hình thành các liên kết disunfit, liên kết ion, liên kết kỵ nước... để tạo cấu trúc bậc III theo nhu cầu của tế bào.

Phân tử protein hoàn thiện sẽ được vận chuyển đến nơi sử dụng. Để đưa các protein đến đúng địa chỉ sử dụng nhờ hoạt động của một đoạn ngắn polypeptid (dài khoảng 15 - 20 acid amin) ở đầu amin của chuỗi polypeptid, đó là trình tự tín hiệu. Khi protein đã đến nơi sử dụng, đoạn trình tự tín hiệu vận chuyển protein đến đích này sẽ bị cắt bỏ, lúc đó, protein mới trở nên protein trưởng thành để thực hiện chức năng của nó do tế bào phân công.

12.4.3. Điều hoà tổng hợp protein

Sự điều hoà tổng hợp protein đảm bảo cho sự cung cấp protein đúng theo yêu cầu của tế bào. Sự điều hoà tổng hợp protein ở procariote và ở eucariote có những nét khác nhau nhưng đều diễn ra ở cả ba giai đoạn

- Điều hoà phiên mã.
- Điều hoà dịch mã.
- Điều hoà bài tiết protein.

Trong đó quan trọng nhất là điều hoà phiên mã.

12.4.3.1. Điều hoà phiên mã

Điều hoà tổng hợp protein ở giai đoạn phiên mã thực hiện qua operon. Điều hoà qua operon được Monod.J và Jacob.E phát hiện ra năm 1965.

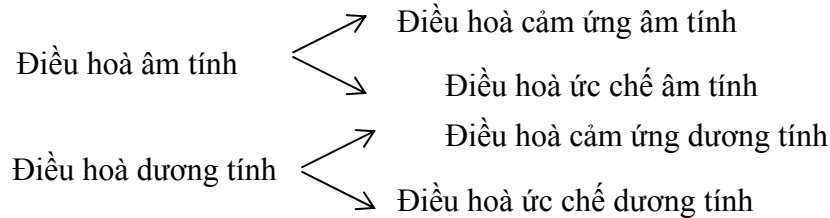
* *Khái niệm operon.* Năm 1965, J.Monod và E.Jacob đưa ra khái niệm operon: operon là một đoạn ADN, trên đó có một nhóm gen hoạt động phối hợp với nhau để điều hoà sự tổng hợp một nhóm protein.

Thành phần operon gồm có:

- Một gen khởi động - promotor (P).
- Một gen tác động - operator (O).

- Một số gen cấu trúc - Sistor (Z). Mỗi gen cấu trúc mã hoá một protein. Ví dụ operon - lac có 3 gen cấu trúc là X, Y, Z, trong operon-Trip có 4 gen cấu trúc là Trip E, Trip D, Trip C, Trip B và Trip A.

Sự điều hoà tổng hợp protein theo operon xảy ra nhiều hình thức khác nhau:



Trong các hình thức trên thì điều hoà âm tính phổ biến hơn.

* *Điều hoà cảm ứng âm tính.* Ví dụ operon - lac trong môi trường chứa glucose thì E.coli phát triển tự nhiên. Nếu thay glucose bằng lactose thì trực khuẩn E.coli không mọc. Lúc này trực khuẩn E.coli sử dụng được lactose để phát triển là nhờ enzyme β - galactozidase phân huỷ lactose đã tạo ra glucose cung cấp nguồn dinh dưỡng cho E.coli. Trong quá trình sử dụng lactose còn có 3 enzyme xúc tác.

- Permease: giúp lactose vận chuyển qua màng vi khuẩn. Permease được mã hoá bởi gen Y.

- Acetylase: chưa rõ vai trò. Được mã hoá bởi gen A.

- β galactozidase: phân huỷ lactose tạo glucose và galactose. Được mã hoá bởi gen B.

Những enzyme này chỉ được tổng hợp khi có nhu cầu phân huỷ lactose và khi đó trong tế bào có lactose, còn khi không có lactose thì không cần các enzyme trên. Vậy lactose là chất cảm ứng của operon - lac.

Cơ chế hoạt động của operon - lac: hoạt động của operon phụ thuộc vào gen O. Khi gen O liên kết với chất ức chế sẽ làm ngừng tổng hợp ARN_m và tổng hợp protein cũng bị ngừng. Còn nếu chất cảm ứng, đó là lactose, liên kết với gen O sẽ kích thích sự khởi động của promotor và quá trình phiên mã xảy ra.

Khi trong môi trường không có lactose mà chỉ có glucose thì tế bào không cần tổng hợp ra các enzyme phân huỷ lactose lúc đó operon đóng. Tổng hợp ARN_m ngừng hoạt động và không có ARN_m nên quá trình tổng hợp các enzyme cũng không xảy ra. Sở dĩ có cơ chế đó là do gen điều hoà tổng hợp protein ức chế. Khi không có lactose là chất cảm ứng nên chất ức chế bám vào operon làm đóng operon lại.

Khi môi trường có lactose, tế bào cần tổng hợp các enzyme phân huỷ lactose. Do vậy, operon mở ra để phiên mã ARN_m. Từ các ARN_m được tổng hợp đó sẽ tiến hành quá trình giải mã tạo các enzyme phân huỷ lactose. Cơ chế quá trình mở operon là khi có lactose, lactose liên kết với chất ức chế do gen điều hoà tạo ra làm mất hoạt tính ức chế của gen này. Phức chất cảm ứng - chất ức chế không có ái lực với operon không bám vào operon, operon mở.

* *Điều hoà ức chế âm tính.* Ví dụ operon - Trip.

- Ví dụ: để tổng hợp triptophan cần 5 enzyme xúc tác 5 phản ứng kế tiếp nhau. Quá trình điều hoà cơ chế tổng hợp nhóm gen này là operon - Trip. Nếu tế bào thiếu triptophan thì quá trình tổng hợp 5 enzyme tham gia tổng hợp triptophan được thực hiện, operon mở. Ngược lại, khi tế bào có đủ triptophan thì operon đóng để ngừng tổng hợp enzyme xúc tác các phản ứng tổng hợp ra triptophan vì lúc đó tế bào đã có đủ triptophan không cần tổng hợp thêm.

- Cơ chế hoạt động của operon - Trip:

Cũng như operon - lac, ở operon - Trip có gen điều hoà tổng hợp protein ức chế. Chất này không có ái lực với operon nên không bám vào operon khi không có yếu tố trợ lực. Khi tế bào không có triptophan, chất ức chế không bám vào operon được, operon mở, các ARN_m được tổng hợp và cuối cùng các enzyme cũng được tạo ra để thực hiện quá trình tổng hợp triptophan thoả mãn nhu cầu của tế bào.

Khi tế bào có đủ triptophan, triptophan trở thành chất đồng ức chế, bám vào chất ức chế do gen điều hoà tổng hợp ra làm tăng ái lực của nó với operon nên không bám được vào operon, operon đóng.

Các gen cấu trúc không phiên mã ra ARN_m nên không có ARN_m để tổng hợp protein, quá trình tổng hợp protein ngừng lại.

Bằng cách điều hoà trên mà operon đã thực hiện quá trình tổng hợp protein theo nhu cầu của tế bào: tế bào cần thì tổng hợp (operon mở), tế bào không cần thì không tổng hợp (operon đóng).

** Điều hoà cảm ứng dương tính*

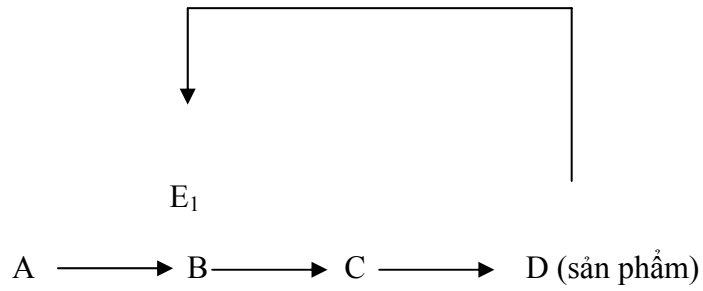
Trường hợp operon - lac ngoài điều hoà cảm ứng âm tính còn cơ chế điều hoà cảm ứng dương tính. Đó là khi môi trường nuôi cấy *italic* có cả lactose và glucose.

Khi có mặt cả glucose và lactose thì *E. coli* chọn glucose để làm nguồn dinh dưỡng trước. Khi glucose hết, *E. coli* chuyển sang sử dụng lactose. Như vậy, khi có glucose việc sử dụng lactose bị kìm hãm - operon - lac đóng. Đó là cơ chế điều hoà cảm ứng dương tính.

12.4.3.2. Điều hoà dịch mã

Điều hoà tổng hợp protein ở giai đoạn dịch mã là quá trình điều hoà xảy ra ngay trong lúc tổng hợp protein. Cơ chế điều hoà chủ yếu là do các protein được tổng hợp ra thừa, tế bào không cần đến sẽ ức chế quá trình tiếp tục tổng hợp ra loại protein đó.

Có nhiều hình thức điều hoà dịch mã. Một hình thức điều hoà khá phổ biến là điều hoà dị không gian. Giữa sản phẩm của phản ứng với enzyme đầu xúc tác cho chuỗi phản ứng tạo nên sản phẩm đó có cấu trúc không ăn khớp nhau. Khi thừa sản phẩm, nó sẽ kết hợp với enzyme của phản ứng đầu E₁ tạo phức. Phức này thay đổi cấu trúc enzyme làm cho enzyme mất hoạt tính xúc tác, chuỗi phản ứng ngừng lại. Khi tế bào sử dụng hết sản phẩm, phức hệ enzyme - sản phẩm được giải ức chế, tức là sản phẩm tách ra khỏi phức và enzyme được giải phóng tự do, thực hiện xúc tác phản ứng 1 và chuỗi phản ứng tiếp tục xảy ra.



TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.
2. Phạm Thành Hồ (2000), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.
3. Phan Cự Nhân, Nguyễn Minh Công, Đặng Hữu Lanh (2001), *Di truyền học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.

Chương 13

TRAO ĐỔI CHẤT QUA MÀNG

Nghiên cứu quá trình trao đổi chất giữa tế bào và môi trường chính là nghiên cứu quá trình trao đổi chất qua màng tế bào, nói cách khác nghiên cứu tính thấm và sự vận chuyển các chất qua màng,

Màng tế bào có thể cho nhiều chất thấm qua theo cả hai hướng: đi vào và đi ra. Như đã biết, tính thấm của màng tế bào là có chọn lọc. Bản chất màng tế bào là một màng bán thấm.

Các chất đi qua màng có thể là thụ động do các tác nhân lý hoá mà không cần đến năng lượng, hoặc có thể là tích cực nghĩa là cần có năng lượng; ngoài ra còn có kiểu vận chuyển thực bào và uống bào.

13.1. Sự vận chuyển thụ động

13.1.1. Tính thấm của màng - áp suất thẩm thấu

Màng tế bào để cho nước qua màng: vào hoặc ra và luôn luôn giữ thể cân bằng đối với môi trường. Nghĩa là màng giữ cho tế bào có áp suất thẩm thấu cố định. Tính chất thẩm thấu đó của màng gọi là tính thấm (osmos). Như vậy, chính gradien áp suất thẩm thấu là một trong những động lực vận chuyển chất qua màng một cách thụ động.

Độ lớn của áp suất thẩm thấu phụ thuộc vào nồng độ các phân tử bé và ion.

Đứng về quan điểm sinh học, người ta chia các dung dịch thành 3 nhóm:

a) Dung dịch đẳng trương (isotonic): có áp suất thẩm thấu bằng áp suất thẩm thấu của tế bào.

Ví dụ: nếu ta cho tế bào thực vật vào dung dịch đẳng trương thì tế bào chất không thay đổi.

b) Dung dịch nhược trương (hypotonic): có áp suất thẩm thấu thấp hơn áp suất thẩm thấu của tế bào.

Ví dụ: nếu cho tế bào thực vật vào dung dịch này thì nước sẽ đi vào tế bào, tế bào trương lên.

c) Dung dịch ưu trương (hypertonic): có áp suất thẩm thấu cao hơn áp suất thẩm thấu của tế bào.

Ví dụ: nếu cho tế bào thực vật vào dung dịch này thì nước từ tế bào đi ra và làm cho tế bào teo lại, tế bào chất tách khỏi màng cellulose.

Như vậy áp suất thẩm thấu đóng vai trò quan trọng đối với hoạt động sống của tế bào.

Trong thực nghiệm sinh lý, người ta dùng các dung dịch sinh lý có áp suất thẩm thấu bằng áp suất thẩm thấu của máu động vật, ví dụ như dung dịch ringe.

Màng tế bào có tính thấm chọn lọc, nghĩa là màng để cho nước và các chất hoà tan trong nước đi qua nhiều hơn so với các chất khác. Vì vậy mà áp suất thẩm thấu được giữ ổn định nhờ có cơ chế điều hoà nồng độ các chất hoà tan trong nước ở trong tế bào.

Để so sánh tính thấm tương đối của các tế bào khác nhau đối với nước, người ta thường dùng hằng số thẩm thấu tính bằng thể tích nước đi qua một đơn vị diện tích của màng trong 1 đơn vị thời gian với sự sai khác áp suất thẩm thấu nội bào và ngoại bào bằng 1. Hằng số thẩm thấu có thể tính bằng công thức:

$$\frac{dv}{dt} = KA (\Pi_{tb} - \Pi_{mt})$$

Trong đó: v: thể tích tế bào.

t: thời gian.

A: diện tích bề mặt tế bào.

Π_{tb} : áp suất thẩm thấu nội bào.

Π_{mt} : áp suất thẩm thấu môi trường ngoại bào.

Hằng số thẩm thấu thường được biểu diễn bằng số μm^3 nước chui qua μm^2 màng tế bào trong thời gian 1 phút dưới tác dụng của hiệu số áp suất 1 atm.

Các loại tế bào khác nhau có tính thấm khác nhau phụ thuộc vào tính chất của môi trường mà chúng thích nghi. Ví dụ: hằng số thẩm thấu của amip là 0,026; của hồng cầu là 3,0. Như vậy, tính thấm của hồng cầu đối với nước gấp 100 lần đối với amip. Qua đây cho ta thấy rõ ý nghĩa của sinh vật thích nghi với môi trường. Các sinh vật sống trong nước ngọt có sự khác biệt rất lớn giữa nồng độ của môi trường bên trong và bên ngoài tế bào. Vì vậy, chúng phải hạn chế sự xâm nhập của nước vào bên trong tế bào, bằng cách có hằng số thẩm thấu rất nhỏ. Nếu không, chúng phải tiêu phí năng lượng dùng để tống nước ra khỏi tế bào, hoặc thể tích tế bào phải thay đổi phụ thuộc vào sự thay đổi áp suất thẩm thấu của môi trường. Ví dụ như trứng cầu gai hoạt động giống như một thẩm thấu kế, nghĩa là thể tích trứng cầu gai thay đổi tùy theo sự thay đổi của áp suất thẩm thấu của môi trường.

Tính thẩm thấu còn thay đổi tùy theo trạng thái sinh lý của tế bào. Ta trở lại ví dụ trứng cầu gai: khi thụ tinh tính thẩm thấu tăng lên từ 2,3 - 4 lần và sau khi đã hoàn thành sự phân chia tế bào tính thẩm thấu trở lại mức cũ.

- Đối với động vật bậc cao, áp suất thẩm thấu trong cơ thể được điều hoà chủ yếu do thận và áp suất thẩm thấu của dịch mô gần bằng áp suất thẩm thấu của dịch nội bào.

- Đối với thực vật, áp suất thẩm thấu của dịch nội bào cao hơn so với môi trường ngoài, nhưng tế bào không bị vỡ tung vì tế bào có màng cellulose bao bọc; nhờ áp suất thẩm thấu nội bào tăng mà làm cho sức trương của tế bào thực vật ổn định.

13.1.2. Sự khuếch tán - gradien nồng độ

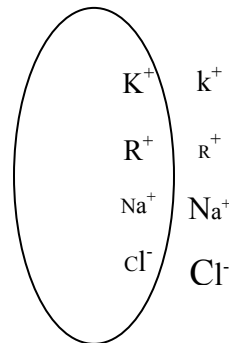
Như ta đã biết, ngoài nước ra có rất nhiều chất khác nhau có thể chui qua màng, vào hoặc ra theo hiện tượng khuếch tán dưới tác dụng của gradien nồng độ.

Khi trộn lẫn hai dung dịch có nồng độ khác nhau sẽ xảy ra quá trình vận chuyển của các phân tử từ nồng độ cao xuống nồng độ thấp, gọi là khuếch tán. Nếu sai khác nồng độ giữa hai dung dịch càng lớn (gradient nồng độ) thì khuếch tán xảy ra càng nhanh.

Màng tế bào - màng lipoprotide - có ảnh hưởng lớn đến quá trình khuếch tán các chất qua màng. Theo quan điểm hiện đại về cấu trúc phân tử của màng tế bào (lớp lipid ở giữa, hai lớp protein ở ngoài và trong) thì sự khác nhau về tính thấm của màng đối với các phân tử là phụ thuộc vào tính ưa nước và ưa lipid của các phân tử. Tốc độ vận chuyển của các chất phụ thuộc vào tính hòa tan của chúng trong lipid và phụ thuộc vào phân tử chất đó. Chất có độ hòa tan càng cao chui qua màng càng nhanh và khi hai chất có độ hoà tan bằng nhau thì chất có phân tử lớn hơn thấm qua chậm hơn. Ngày nay, người ta thấy rằng tốc độ vận chuyển của các chất qua màng lipoprotein là tùy thuộc vào bản chất của các phân tử đó. Các phân tử ưa lipid sau khi đi qua lớp protein ngoài sẽ hòa tan vào lớp lipid và đi qua màng dễ dàng. Đối với các phân tử ưa nước thì ngược lại, chúng sẽ bị “lôi cuốn” bởi các nhóm phân cực của lớp lipid và chui qua lớp đó, nhưng lại vấp phải sức cản của lớp lipid không phân cực. Giả thuyết này giúp ta giải thích được tại sao các chất ưa lipid lại dễ dàng xâm nhập vào tế bào, còn các chất ưa nước, phân cực lại khó đi qua màng tế bào.

13.1.3. Nồng độ các ion và điện thế màng

Trong dịch nội bào cũng như ngoại bào, các phân tử tồn tại dưới dạng các ion. Đặc tính của màng là thấm có chọn lọc, nên nồng độ ion ở trong và ngoài màng khác nhau. Đa số tế bào nồng độ K^+ ở nội bào cao hơn ngoại bào, trái lại Na^+ và Cl^- thì ở ngoại bào có nồng độ cao hơn nội bào. Do sự chênh lệch nồng độ các ion mà bảo tồn một hiệu số điện thế giữa bề mặt bên trong và bên ngoài của màng - gọi là điện thế màng hay còn gọi là cân bằng Donan (hình 13.1).

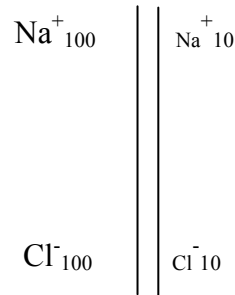


Hình 13.1. Sơ đồ biểu thị sự chênh lệch về nồng độ các ion trong và ngoài màng tế bào

Như vậy, điện thế màng phụ thuộc chủ yếu vào tính chất và độ thẩm thấu chọn lọc của màng, vào kích thước, điện tích và tính hoạt động của các ion trong hệ. Để hiểu rõ hơn, ta xét các trường hợp xảy ra khi ta nhúng 1 màng xốp vào dung dịch có nồng độ khác nhau.

- Trường hợp 1: giả sử các lỗ trong màng rất nhỏ, chỉ thấm các phân tử nước, ngoài ra không thấm bất kỳ một loại ion chất hòa tan nào trong hệ (hình 13.2).

Như vậy, trong trường hợp này không có khả năng di chuyển qua màng và trong hệ sẽ không xuất hiện điện thế khuếch tán. Nếu nồng độ muối ở hai phía của màng khác nhau thì nước sẽ thấm từ nơi có nồng độ thấp sang nơi có nồng độ muối cao hơn.

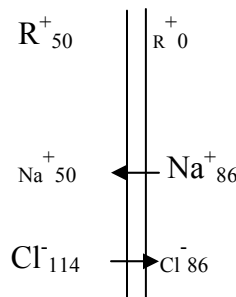


Hình 13.2. Sơ đồ màng bán thấm chỉ cho nước thấm qua

Dòng nước thấm này có thể tạo nên thế hiệu điện động. Thế hiệu điện động sẽ phụ thuộc vào điện tích tĩnh trên thành các lỗ của màng và vào tốc độ của dòng nước.

- Trường hợp 2: cho rằng các lỗ trong màng bán thấm có kích thước lớn hơn, nên có khả năng thấm tất cả các ion có kích thước vừa phải, nhưng không cho các hạt keo loại, phân tử hữu cơ (protein) R^+ xuyên qua.

Như vậy, trong hệ sẽ xuất hiện điện thế khuếch tán và giá trị điện thế sẽ phụ thuộc vào tính hoạt động của các ion trong lỗ và nồng độ ion ở hai phía của màng. Hệ thống này không nằm ở trạng thái dừng, mà chỉ dần dần tiến đến trạng thái đó, nếu nồng độ các ion không được duy trì bởi một quá trình tích cực nào. Sự có mặt của các hạt keo (R^+) ở một phía của màng sẽ ảnh hưởng đến sự phân bố cuối cùng của các ion nhỏ; ở điều kiện nhất định hệ sẽ đạt được trạng thái gọi là trạng thái cân bằng Donan. Trong ví dụ trên, ban đầu sự phân bố các ion ở hai phía màng không đều nhau, Na^+ khuếch tán từ phải sang trái và do lực tĩnh điện, nó kéo luôn cả Cl^-



Hình 13.3. Sơ đồ màng bán thấm chỉ cho các ion kích thước vừa thấm qua

sang, trong khi đó, Cl^- chuyển động ngược chiều gradien, nồng độ ngày càng lớn. Quá trình này sẽ tiến triển cho tới khi gradien nồng độ được cân bằng bởi lực ngược

chiều - lực bắt Cl^- quay trở lại từ trái sang phải. Hai hệ này sẽ cân bằng với nhau và tỷ số nồng độ Na^+ và Cl^- ở hai phía của màng đạt giá trị:

$$\frac{[\text{Na}^+] \text{ trái}}{[\text{Na}^+] \text{ phải}} = \frac{[\text{Cl}^-] \text{ phải}}{[\text{Cl}^-] \text{ trái}}$$

hoặc $[\text{Na}^+] \text{ trái} \times [\text{Cl}^-] \text{ trái} = [\text{Na}^+] \text{ phải} \times [\text{Cl}^-] \text{ phải}$

Trong điều kiện này hệ ở trạng thái cân bằng (cân bằng Donan). Tuy vậy, áp suất thẩm thấu chung bây giờ ở phía trái cao hơn phía phải và các phân tử nước có xu hướng chuyển từ phải sang trái theo gradien. Song, gradien này lại được cân bằng bởi áp suất thủy tinh trong bình trái. Áp suất này bằng sự chênh lệch áp suất thẩm thấu ở hai phía của màng. Khi hệ ở trạng thái cân bằng, các ion Na^+ vẫn có xu hướng chuyển từ phải sang trái, nhưng chiều hướng đó lại được cân bằng bởi chiều hướng ngược lại của ion Cl^- (từ trái sang phải). Sự di chuyển này sẽ không xảy ra vì chúng bị ngăn cản bởi thế hiệu điện tĩnh ở hai phía của màng (gọi là điện thế màng). Điện thế màng được hình thành chính là do sự phân bố không đồng đều của các ion ở trạng thái cân bằng và có giá trị là:

$$E_m = \frac{RT}{F} \ln \frac{Na}{Na} = \frac{RT}{F} \ln \frac{Cl}{Cl}$$

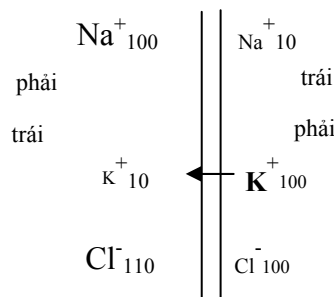
E_m : điện thế màng.

R : hằng số khí = 8,31cc/molđộ.

T : nhiệt độ tuyệt đối.

F : hằng số Faraday = 96500 Culông.

- Trường hợp 3: khi màng có tính thấm chọn lọc. Giả sử màng có các lỗ nhỏ và chỉ có khả năng thấm hạt lớn nhất là K^+ đã được hydrat hóa và không có khả năng thấm Na^+ cũng đã được hydrat hóa (có kích thước gấp rưỡi K^+). Ngoài ra, thành của các lỗ trên màng có điện tích âm cố định cho nên chỉ các ion + mới có khả năng xuyên qua (hình 13.4).



Hình 13.4. Sơ đồ màng bán thấm chỉ thấm hạt lớn nhất là K^+ mà không cho Na^+ đi qua

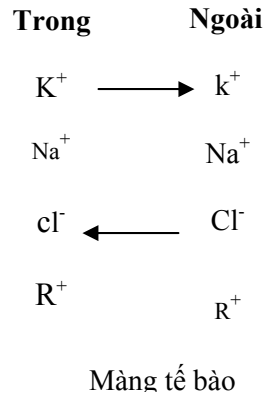
Nếu hai phía màng chứa hỗn hợp muối khác nhau thì K^+ có khả năng xuyên qua màng. Song, K^+ trên thực tế không di chuyển được qua màng. Vì nếu K^+ chuyển từ phải sang trái thì lập tức sẽ xuất hiện lực điện tĩnh ngăn cản quá trình đó. Muối NaCl ở đây giữ vai trò duy trì áp suất thẩm thấu. Trạng thái cân bằng của hệ sẽ đặc trưng bởi giá trị điện thế màng:

$$E_m = \frac{RT}{F} \ln \frac{aK_{\text{trái}}}{aK_{\text{phải}}} = 58\text{mV}$$

Trong tế bào hoạt động của màng giống màng chọn lọc ở trên. Nghĩa là chỉ cho K^+ đi qua mà không cho Na^+ đi qua (hình 13.5). Thực tế người ta đo được nồng độ của K^+ ở bên trong tế bào cơ hoặc tế bào thần kinh cao hơn $[K^+]$ dịch tế bào từ 20 đến 30 lần. Ở điều kiện cân bằng, Donan đo được điện thế màng từ 70 - 90mV. Thay đổi tùy nhiệt độ môi trường, tùy $[Cl^-]$ trong hệ.

Ý nghĩa sinh lý của sự khác nhau của các ion giữa tế bào và môi trường là nhờ có điều kiện cân bằng Donan mà tế bào có thể duy trì cho sự trao đổi các anion hữu cơ quan trọng (ví dụ: ATP, phosphoryl hóa đường...) mà không cần tăng áp suất thẩm thấu của tế bào; điều đó sẽ đưa đến sự phá vỡ cân bằng thẩm thấu giữa tế bào và môi trường, nếu như có một ion tồn tại mãi ở trong thì phải có một ion khác thường xuyên giữ bên ngoài.

Trong tế bào thì ion Na^+ làm nhiệm vụ đó. Tại sao? Vì kích thước của Na^+ lớn không qua được lỗ của màng. Nó chỉ được chuyển qua màng nhờ năng lượng và thực hiện bằng cách bơm.



Hình 13.5. Nồng độ ion trong và ngoài màng tế bào

13.2. Sự vận chuyển tích cực (hoạt tải qua màng)

Cả 3 lực tham gia vào quá trình vận chuyển thụ động các chất qua màng có thể hoạt động riêng rẽ hoặc cùng phối hợp với nhau theo gradien áp suất thẩm thấu, gradien điện thế và gradien nồng độ. Tuy nhiên, sự vận chuyển đó luôn luôn theo hướng “đi xuống” và màng tế bào là vật ngăn cách mà không hề phụ thuộc vào lực nào là động lực chính gây nên chuyển động đó. Nhưng trong thực tế tế bào học, người ta còn được biết không ít hiện tượng quan trọng mà không thể dùng một trong ba lực trên để giải thích sự vận chuyển của các chất qua màng. Trong các trường hợp này sự vận chuyển lại theo hướng “đi lên”, tức là chống lại các lực gây nên sự vận chuyển thụ động và đòi hỏi cần có năng lượng. Quá trình như vậy gọi là sự vận chuyển tích cực hay hoạt tải. Nghĩa là muốn cho các phân tử hay ion đi qua màng thì cần phải tốn công, cần năng lượng. Nguồn năng lượng cần thiết đó chính là ATP mà phần lớn được hình thành do quá trình oxy-phosphoryl hóa ở trong ty thể. Cũng chính vì vậy mà sự vận chuyển tích cực có liên quan đến sự hô hấp tế bào.

Trong quá trình vận chuyển tích cực các phân tử phải chống lại gradien nồng độ, còn vận chuyển tích cực các ion thì phải chống lại gradien điện hoá. Ví dụ: để giữ cho $[Na^+]$ ở bên trong tế bào luôn luôn thấp thì tế bào phải thải bỏ Na^+ ngược với gradien nồng độ, ngoài ra sự thải bỏ Na^+ này cũng cần phải chống lại cả gradien điện hóa vì bên trong màng tích điện âm, ngoài màng tích điện dương.

13.2.1. Sự vận chuyển tích cực các ion

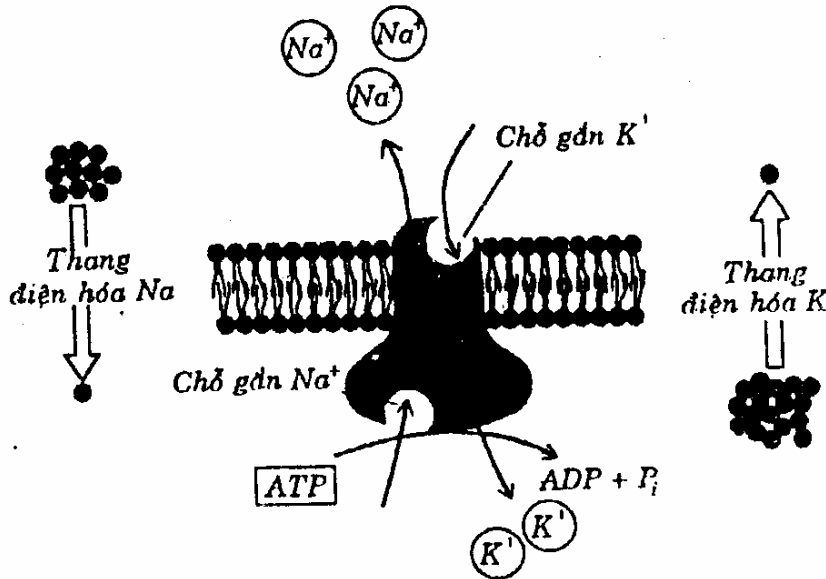
13.2.1.1. Các bơm của màng (membrane pumps)

Sự vận chuyển tích cực các ion đóng vai trò rất quan trọng trong việc giữ nồng độ tương ứng của các anion và các cation, cũng như các ion khác cần cho sự hoạt động sống của tế bào. Các ion còn cần thiết để thực hiện hàng loạt các phản ứng enzyme, cũng như để điều hòa sự trao đổi nước giữa tế bào và môi trường ngoại bào. Như vậy, tế bào luôn luôn ở trạng thái áp suất thẩm thấu cố định, mặc dầu có nhiều phân tử lớn trong thành phần tế bào chất và chúng đều không có khả năng đi ra khỏi tế bào vào môi trường chung quanh hoặc ngược lại.

Các K^+ tích lũy trong tế bào được vận chuyển qua màng chống lại gradien nồng độ. Người ta cho rằng quá trình đó xảy ra nhờ cơ chế “bơm” hoạt động với sự tiêu phí năng lượng. Sự vận chuyển Na^+ cũng do “bơm Na^+ ”. Nói chung, nguyên tắc vận chuyển ion bằng “cơ chế bơm” là nguyên tắc chung cho tất cả các ion khác nhau. Thực ra, khái niệm “bơm ion” chưa giải thích được cơ chế hoạt tải của các chất qua màng có thể thực hiện được là nhờ có năng lượng tiêu phí để chống lại gradien điện hóa. Người ta đã tính được rằng 10% năng lượng của quá trình trao đổi chất của cơ ếch ở trạng thái tĩnh bị tiêu phí cho sự vận chuyển Na^+ và khi có kích thích để tăng cường vận chuyển Na^+ thì chỉ số đó đạt tới 50%.

Người ta có thể quan sát được sự vận chuyển các ion Na^+ ở da ếch in vivo và in vitro, các bóng đài cóc, các tế bào tiết, trong tế bào tuyến nước bọt, tuyến mồ hôi và đặc biệt trong tế bào tiết của tuyến dạ dày...

Sự vận chuyển tích cực các ion cũng có vai trò quan trọng đối với màng của các tế bào có chức năng cảm ứng (tế bào cơ, neuron...), ở đây điện thế hoạt động, sản sinh ra các xung điện trực tiếp có liên quan đến sự vận chuyển các ion Na^+ , K^+ và Cl^- (hình 13.6).

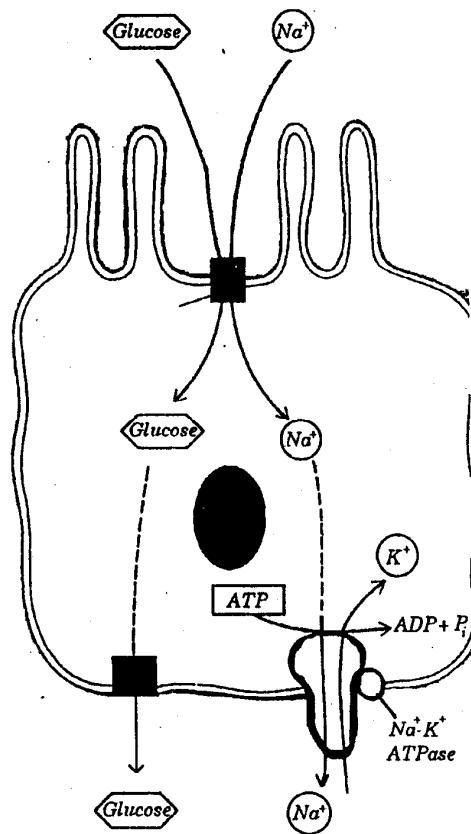


Hình 13.6. Bơm natri - kali

Hệ thống vận chuyển tích cực nhờ ATP. Mỗi phân tử ATP dùng cho sự di chuyển của 3 ion Na^+ ra ngoài màng và 2 ion K^+ được bơm vào trong.

13.2.1.2. Sự đồng chuyển (cotransport)

Trong tế bào luôn có sự phối hợp vận chuyển cùng một lúc 2 chất, trong đó, quan trọng nhất là đưa glucose vào tế bào. Nồng độ Na^+ bên ngoài cao gấp 11 lần, tạo thuận lợi về áp suất để một số chất có thể đi vào bên trong, nhờ đó, chúng kéo theo glucose cùng qua kênh để vào tế bào. Như vậy năng lượng tự do của Na^+ được sử dụng để khắc phục nồng độ nhỏ bất lợi của glucose. Tốc độ vận chuyển của Na^+ và glucose quá lớn so với sự giải thích về chênh lệch nồng độ. Ngoài ra, bên trong và bên ngoài tế bào còn có thang điện hoá học (electrochemical gradient) xuất hiện do bên trong có nhiều ion điện âm còn bên ngoài có nhiều ion điện dương (hình 13.7).



Hình 13.7. Sự đồng chuyển Na^+ , K^+ và glucose
(theo Phạm Thành Hồ)

Còn có một kiểu điều hoà sự đi vào của các chất là sự hình thành các chất phức hợp của tế bào. Ví dụ khi glucose vào nhanh thì chúng sẽ kết hợp với một số chất để hình thành phức chất mới. Lúc đó nồng độ glucose tự do sẽ giảm để khỏi cản trở sự xâm nhập tiếp tục của glucose.

13.2.2. Cơ chế của vận chuyển ion và giả thuyết về cấu trúc lỗ của màng tế bào

13.2.2.1. Cơ chế của vận chuyển ion

Ngày nay, người ta cho rằng cơ chế phân tử tham gia vào sự vận chuyển các ion là có ở chính trong màng của tế bào. Điều đó được chứng minh bằng các dẫn liệu sau:

Các hồng cầu bị tiêu huyết hoàn toàn mất hết dịch chứa ở trong cơ thể hấp thụ lại được các dung dịch tương ứng có chứa các ion và ATP và sự vận chuyển Na^+ và K^+ xảy ra giống như trong hồng cầu lúc đầu.

Từ sợi trục (axon) khổng lồ của mực ($\phi = 0,5\text{mm}$), người ta tách hết các chất chứa ở trong và bơm đầy vào sợi các dung dịch có các chất điện ly khác nhau. Trong mô hình này chỉ còn lớp màng cảm ứng còn chất chứa đã lấy hết, ta vẫn quan sát thấy hiện tượng

vận chuyển ion chống lại gradien nồng độ và có thể ghi được điện thế tĩnh và cả điện thế động với sự dẫn truyền xung động. Qua đây, chúng tỏ rằng yếu tố vận chuyển ion qua màng phải có trong cấu trúc màng.

13.2.2.2. Giả thiết về cấu trúc lỗ của màng tế bào

Nhờ phương pháp nguyên tử đánh dấu, người ta đã chứng minh được rằng sự xâm nhập của các ion vào tế bào không phải luôn luôn có kèm theo hiện tượng thẩm thấu. Do đó mà có giả thiết cho rằng màng tế bào tồn tại các lỗ có tích điện và nhờ các lỗ này mà sự trao đổi ion có thể thực hiện được. Theo giả thuyết này thì trong màng tế bào, bên cạnh các lỗ không tích điện, còn có thể có các lỗ mang điện âm hoặc điện dương. Có lẽ các lỗ này được tạo thành chính là do các phân tử protein và một phần là các lipid ưa nước, trong đó, chúng có thể liên kết với Na^+ và các phân tử phân cực.

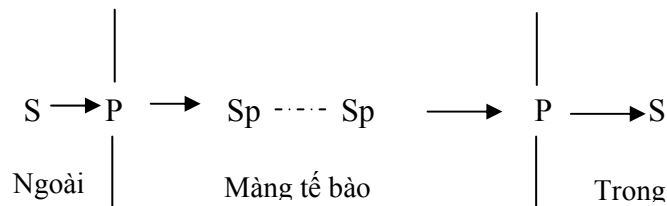
Dấu điện tích của các lỗ chứa đầy nước này được xác định bằng tỷ lệ số điện tích dương (ví dụ nhóm anion) và tích điện âm (ví dụ nhóm cacboxin).

Thời gian gần đây, giả thuyết về cấu trúc lỗ của màng tế bào đã được xác minh bởi nhiều thí nghiệm với các phân tử không tích điện, không hòa tan trong pha lipid (ure, focmanit, glyxerin...). Tốc độ vận chuyển của các chất đó tùy thuộc vào kích thước phân tử và vào điện tích chứa các lỗ trên bề mặt màng. Người ta đã xác định đường kính của lỗ ở các màng sinh học khác nhau, kích thước của lỗ thay đổi từ 3,5 - 8Å.

Diện tích chung quanh của lỗ ở hồng cầu chiếm chừng 0,06% bề mặt tế bào. Điều đó chứng tỏ rằng chỉ có một phần nhỏ bề mặt tham gia vào sự trao đổi ion mà thôi.

13.2.3. Sự vận chuyển chất nhờ hệ thống permease

Kích thước bé của các lỗ trên màng chỉ cho các phân tử bé đi qua, còn các phân tử lớn rất cần thiết cho hoạt động sống của tế bào không đi qua được. Như vậy, đối với phân tử lớn phải có cơ chế vận chuyển khác cơ chế vận chuyển hóa học. Trên thí nghiệm đối với tế bào của E.coli cho thấy galactose được chuyển vào tế bào nhờ hệ thống β - galactose - permease. Hệ thống này được xác định bởi các gen trong tế bào và đó là hệ thống enzyme đã được phân hóa để vận chuyển chất qua màng tế bào và chứa trong thành phần của màng. Sự xâm nhập của các acid amin vào tế bào chắc chắn cũng do các permease đặc biệt điều chỉnh (permease về bản chất không phải là enzyme, mà là loại protein có khả năng vận chuyển các chất vào tế bào) (hình 13.8).



Hình 13.8. Sơ đồ vận chuyển chất nhờ hệ thống permease

13.2.4. Sự vận chuyển các chất bằng hình thức thực bào, uống bào và xuất bào

Trong những điều kiện xác định, các chất có phân tử lớn như một số protein, các tiểu thể, các khối chất rắn và lỏng đều có thể xâm nhập vào tế bào... Sự vận chuyển các phân tử lớn, các phân tử chất rắn và lỏng có liên quan đến hoạt tính của màng - liên quan đó là hiện tượng thực bào, uống bào và xuất bào. Đây cũng là phương thức vận chuyển tích cực đối với các chất rắn và lỏng qua màng. Hình thức vận chuyển này trong nhiều trường hợp xảy ra thường xuyên hơn và có ý nghĩa không kém phần quan trọng so với các hình thức đã trình bày. Chúng được quan sát thấy trong các loại tế bào xác định hoặc chỉ trong thời kỳ xác định của đời sống tế bào.

13.2.4.1. Hiện tượng thực bào (phagocytosis)

Trong thực tế đời sống của tế bào, chúng ta thấy một số trường hợp tế bào có khả năng hấp thụ được những phân tử chất rắn lớn mà ta có thể quan sát được dưới kính hiển vi thường do sự thay đổi về hình dạng của màng tạo nên. Quá trình đó được gọi là sự thực bào, được I.Mestnhicov mô tả lần đầu tiên.

Quá trình thực bào diễn ra như sau: hiện tượng thực bào thường được quan sát thấy phổ biến ở động vật nguyên sinh như amip, trùng roi... và tế bào động vật có vú. Ở động vật đa bào bậc cao, chức năng thực bào là do các tế bào bạch cầu, các tế bào khác có nguồn gốc trung bì như mô bào của mô liên kết, tế bào liên vùng của cơ quan tạo máu, các tế bào nội mô của gan, của tuyến trên thận và tuyến yên đảm nhiệm.

Về chức năng của quá trình thực bào biểu hiện khá đa dạng:

- Quá trình thực bào không chỉ là phương thức dinh dưỡng mà còn đóng vai trò quan trọng trong sự miễn dịch của cơ thể, nghĩa là bảo vệ cơ thể chống lại các vật lạ, vi khuẩn, các tế bào keo loại... xâm nhập vào tế bào (phổ biến ở động vật có vú và người).

- Hiện tượng thực bào còn đóng vai trò quan trọng trong quá trình tiết các chất của tế bào. Ví dụ như tế bào tiết, người ta quan sát thấy hiện tượng “thực bào lộn ngược” là phương thức vận chuyển chất tiết đi qua màng ra khỏi tế bào, đây được gọi là hiện tượng xuất bào (exocytosis).

- Hiện tượng thực bào có vai trò quan trọng trong sự tiêu hủy các mô hoặc các phần cơ quan, ví dụ như sự rụng đuôi của nòng nọc, sự tiêu hủy hồng cầu trong tỳ.

- Hiện tượng thực bào còn có ý nghĩa đặc biệt trong các trạng thái bệnh lý và đó là cơ chế bảo vệ chung của tế bào đối với cơ thể.

13.2.4.2. Hiện tượng uống bào (pinocytosis)

Các chất lỏng cũng có thể xâm nhập vào tế bào ở dạng bong bóng. Hiện tượng này được gọi là hiện tượng uống bào, được Lewis nghiên cứu đầu tiên. Hiện tượng uống bào được quan sát thấy ở hầu hết tế bào thực vật và động vật.

Trong quá trình hình thành các bóng uống bào có sự tham gia tích cực của màng tế bào và sự hình thành bao bóng uống bào là do màng tế bào hình thành nên. Những nghiên cứu bằng kỹ thuật hiển vi điện tử đã chứng minh rằng các giọt chất lỏng được hấp thụ bởi tế bào có bao một lớp thành ở ngoài là do 1 phần của màng tế bào tạo nên.

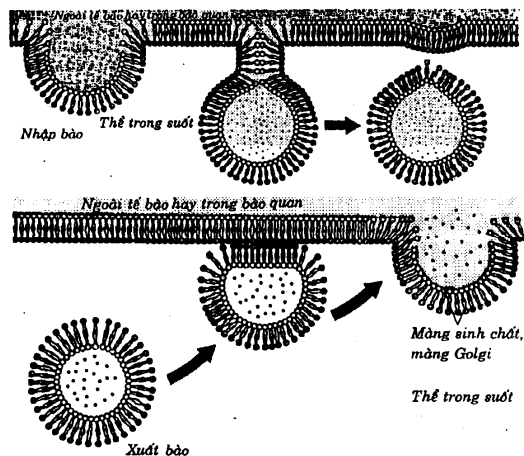
Hiện tượng uống bào xảy ra giống mô hình thực bào: đầu tiên các giọt chất lỏng được hấp thụ vào bề mặt màng tế bào. Ở phần màng tế bào đó xảy ra sự thay đổi về sức

căng bề mặt và hình thành nên chỗ lõm hình chén vào sâu trong tế bào chất và như vậy bóng uống bào được hình thành. Sau đó, vách màng tế bào của bóng uống bào khép kín và tách khỏi màng tế bào. Trong tế bào, các bóng uống bào có thể thải bớt nước, các bóng uống bào bé có thể dính lại với nhau hình thành bóng lớn. Các chất chứa trong bóng uống bào được tế bào sử dụng bằng cách các bóng uống bào liên kết với thể lisosome, các chất chứa được enzyme của thể lisosom phân hủy...

Nhờ hiện tượng uống bào mà tế bào hấp thụ được các protein, acid nucleic, các nucleoprotide là những chất có phân tử lớn không thể đi qua màng tế bào bằng cách trực tiếp được.

13.2.4.3. Hiện tượng xuất bào (exocytosis)

Là hiện tượng tạo thành các bóng xuất bào (exosome) trong tế bào chất từ mạng lưới nội sinh chất và phức hệ Golgi. Bóng xuất bào được bao bởi màng và chứa các chất tiết (nội tiết và ngoại tiết) như các chất mucigen, zymogen, các hormon v.v... hoặc các chất thừa mà tế bào không dùng đến cần bài xuất ra khỏi tế bào. Như vậy, sự xuất bào là một phương thức vận chuyển chất ra khỏi tế bào qua màng sinh chất. Các bóng xuất bào sẽ được di chuyển đến màng sinh chất và gắn vào mặt trong màng sinh chất, nhờ dòng chảy tế bào chất tạo nên do sự hoạt động của các vi sợi, vi ống và tiêu phí năng lượng từ ATP. Khi màng bóng xuất bào gắn vào màng sinh chất thì hai màng hòa hợp tạo nên vùng hòa hợp là vùng mà ở đó các protein màng di chuyển làm cho lớp lipid đứt ra thành các mixen và do đó, bóng xuất bào được mở ra và các chất chứa được giải phóng ra ngoài tế bào. Sự hoà hợp và hoà tan của màng là tùy thuộc vào một loại protein đặc trưng (protein hoà hợp màng) (hình 13.9).



Hình 13.9. Các hiện tượng nhập bào và xuất bào

Ở đa số tế bào, sự chế tiết của tế bào bằng phương thức xuất bào có thể xảy ra liên tục, tức là tế bào chế tiết thường xuyên đưa các chất tiết ra ngoài tế bào mà không cần sự kích thích đặc biệt nào cả. Đối với một số tế bào thì sự chế tiết cần có sự kích thích của một tín hiệu ngoại bào, ví dụ sự chế tiết insulin (thông qua bóng xuất bào) từ tụy vào máu chỉ xảy ra khi có nồng độ glucose cao ở trong máu. Sự chế tiết của nhiều tế bào tuyến nội

tiết và ngoại tiết xảy ra chỉ khi có điều kiện nhất định đóng vai trò nhân tố kích thích (tuyến nước bọt, tuyến tụy, miền tủy tuyến trên thận v.v...).

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TÀI LIỆU TIẾNG VIỆT

1. Phạm Phan Địch, Nguyễn Văn Ngọc, Đỗ Kính (1984) *Tế bào học, Mô học, Phôi sinh học*, Nxb Y học, Hà Nội.
2. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.
3. Phạm Thành Hồ (1999), *Di truyền học*, Nxb Giáo dục Tp Hồ Chí Minh.
4. Phạm Thành Hồ (2002), *Sinh học đại cương - Tế bào học, Di truyền học, Học thuyết tiến hoá*, Nxb Đại học quốc gia Tp Hồ Chí Minh.

II. TÀI LIỆU TIẾNG ANH

5. Bruce Alberts, Dennis Bray, Julian Lewis Martin Raff, Keith Roberts, James D. Watson (1983), *Molecular biology of The Cell*, Garland Publishing, Inc. New York & London.
6. Lodish, Berk, Zipursky, Matsudaira, Baltimore, Darnell (1999), *Molecular Cell Biology, Media Connected*, W.H. Freeman and Company.

Chương 14

HÔ HẤP TẾ BÀO

14.1. Đại cương về hô hấp tế bào

Hô hấp là quá trình phân huỷ các chất hữu cơ để giải phóng năng lượng cung cấp cho cơ thể hoạt động. Từ năng lượng giải phóng do phân huỷ các chất hữu cơ sẽ được tích lại trong phân tử ATP để cung cấp cho các hoạt động sống cần năng lượng của cơ thể.

Ở sinh vật có 2 dạng hô hấp tùy thuộc sự có mặt O_2 hay không, đó là hô hấp hiếu khí và hô hấp kỵ khí. Hô hấp hiếu khí là sự phân huỷ chất hữu cơ, trước hết là glucoza, trong điều kiện có O_2 để tạo CO_2 và H_2O . Hô hấp kỵ khí là sự phân huỷ glucose trong điều kiện không có O_2 . Sự phân huỷ này không hoàn toàn mà tạo ra sản phẩm là những chất hữu cơ như acid lactic, rượu ... Trong sinh giới, phần lớn thuộc nhóm sinh vật hiếu khí nên hô hấp kỵ khí chỉ xảy ra một giai đoạn ngắn, tạm thời, còn hô hấp hiếu khí là quá trình chính. Cũng có một số sinh vật, chủ yếu là vi sinh vật, chỉ có thể sống được trong môi trường kỵ khí nên chỉ tiến hành hô hấp kỵ khí.

Hô hấp đồng thời tiến hành 2 quá trình phân huỷ cơ chất (trao đổi chất) và tổng hợp ATP (trao đổi năng lượng). Hai quá trình này gắn liền với nhau cùng đồng thời xảy ra trong hô hấp.

Trước hết các chất hữu cơ, đặc trưng là glucose bị phân giải tạo nên các chất trung gian và các sản phẩm cuối cùng là CO_2 . Trong quá trình phân huỷ đó hình thành một số chất trung gian có thể khử cao - làm cơ chất khử của chuỗi hô hấp ở giai đoạn sau.

Từ các chất có thể khử cao do giai đoạn 1 tạo ra thực hiện chuỗi hô hấp. Trong quá trình thực hiện chuỗi hô hấp ATP được tổng hợp.

Như vậy, thực chất hô hấp là hệ thống oxy hoá khử phức tạp, trong đó diễn ra các phản ứng oxy hoá - khử tách H_2 từ cơ chất hô hấp, chuyển H_2 đó đến cho O_2 tạo nước. Năng lượng giải phóng từ các phản ứng oxy hoá - khử đó được dùng để tổng hợp ATP.

14.2. Các con đường biến đổi cơ chất hô hấp

14.2.1. Hô hấp hiếu khí

Hô hấp hiếu khí là quá trình hô hấp xảy ra trong môi trường có O_2 , với sự tham gia của O_2 trong hô hấp. Hô hấp hiếu khí xảy ra với nhiều con đường khác nhau:

- Đường phân - chu trình Crebs.
- Chu trình Pentozo photphat.
- Đường phân - chu trình Glioxilic (ở thực vật).
- Oxy hoá trực tiếp (ở VSV).

14.2.1.1. Đường phân - chu trình Crebs

Hô hấp hiếu khí theo con đường đường phân - chu trình Crebs là con đường chính của hô hấp tế bào xảy ra phổ biến ở mọi sinh vật, ở mọi tế bào.

Hô hấp hiếu khí theo con đường này xảy ra qua 3 giai đoạn:

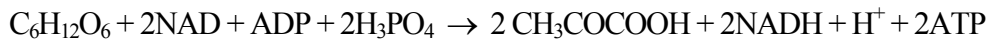
- Đường phân tiến hành trong tế bào chất.
- Chu trình Crebs tiến hành trong cơ chất ty thể.
- Chuỗi hô hấp tiến hành trên màng trong ty thể.

* *Đường phân*: đường phân là quá trình phân huỷ phân tử glucose tạo acid pyruvic và NADH. Điểm đặc biệt của đường phân là không phải phân tử đường tự do phân giải mà phân tử đường đã được hoạt hoá bởi việc gắn gốc P vào mới bị phân huỷ. Ở dạng đường - photphat phân tử trở nên hoạt động hơn nên dễ biến đổi hơn.

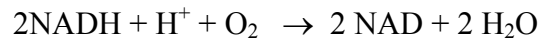
Đường phân được chia làm 2 giai đoạn:

- Phân cắt phân tử glucose thành 2 phân tử trioza: AIPG và PDA.
- Biến đổi AIPG và PDA thành acid pyruvic.

Kết quả đường phân có thể tóm tắt là:



Trong hô hấp hiếu khí, acid pyruvic tiếp tục phân huỷ qua chu trình Crebs, còn 2 NADH + H⁺ thực hiện chuỗi hô hấp để tạo H₂O:



Vậy kết quả của đường phân trong hô hấp hiếu khí là:

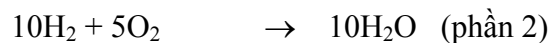
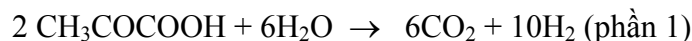


* *Chu trình Crebs*: sản phẩm của đường phân là acid pyruvic sẽ tiếp tục phân huỷ qua chu trình Crebs (chu trình do Crebs và SZ.Gyogy phát hiện ra năm 1937).

Quá trình phân huỷ acid pyruvic qua chu trình Crebs được thực hiện tại cơ chất ty thể do nhiều hệ enzyme xúc tác. Phần lớn các phản ứng trong chu trình là decacboxyl hoá và dehydro hoá acid pyruvic. Chu trình xảy ra qua 2 phần:

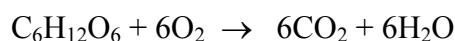
- Phân huỷ acid pyruvic tạo CO₂ và các coenzyme khử (NADH - H⁺, FADH₂).
- Các coenzyme khử thực hiện chuỗi hô hấp.

Kết quả của chu trình là:



Kết quả chung là: $2 CH_3COCOOH + 5O_2 \rightarrow 6CO_2 + 4H_2O$

Nếu kết hợp giai đoạn đường phân ta có phương trình tổng quát của hô hấp là:



14.2.1.2. Chu trình Pentozo photphat

Phân huỷ glucose qua đường phân không phải là con đường duy nhất mà còn có nhiều con đường khác, trong đó, chu trình Pentozo P là con đường phổ biến hơn cả. Con

đường Pentozo P được phát hiện đầu tiên ở nấm enzyme, sau đó ở động vật và cuối cùng ở thực vật (Warburg, Cristian, 1930; Grise, 1935; Diken, 1936 ...).

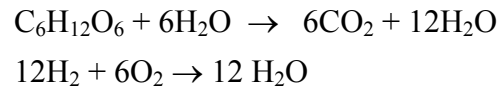
Khác với đường phân, con đường Pentozo - P không phân huỷ glucose thành 2 triose mà glucose bị oxy hoá và decacboxyl hoá để tạo ra các Pentozo - P. Từ các Pentozo P tái tạo lại glucozo P. Con đường Pentozo - P xảy ra trong tế bào chất cùng với đường phân, vì vậy, có sự cạnh tranh với đường phân.

Từ glucozo - P, nếu được enzyme glucozo - 6P - izomerase xúc tác sẽ biến thành fructozo 6P và đường phân sẽ xảy ra. Còn nếu enzyme glucozo 6P -dehydrogenase hoạt động nó sẽ oxy hoá glucozo 6P thành acid 6P - gluconic và con đường pentozo P xảy ra.

Cũng như chu trình Crebs, con đường phân huỷ glucose theo chu trình Pentozo P cũng xảy ra theo 2 phần:

- Phân huỷ glucose tạo CO₂ và NADPH₂.
- NADPH₂ thực hiện chuỗi hô hấp tạo H₂O.

Quá trình đó xảy ra một cách tổng quát là:



Kết quả chung là: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$

14.2.2. Hô hấp kỵ khí

Hô hấp kỵ khí là quá trình phân huỷ glucose trong điều kiện không có O₂ tham gia. Giai đoạn đầu của hô hấp kỵ khí là đường phân. Tuy nhiên trong hô hấp kỵ khí, đường phân chỉ xảy ra giai đoạn phân huỷ glucose thành acid pyruvic và NADH - H⁺, còn giai đoạn NADH - H⁺ thực hiện chuỗi hô hấp không xảy ra vì không có O₂. Bởi vậy, kết quả đường phân trong hô hấp kỵ khí là:



Giai đoạn hai của hô hấp kỵ khí là biến đổi acid pyruvic thành các sản phẩm như etanol, acid lactic... Giai đoạn này còn được gọi là lên enzyme. Có nhiều quá trình lên enzyme khác nhau, phổ biến nhất là lên enzyme rượu, lên enzyme lactic ...

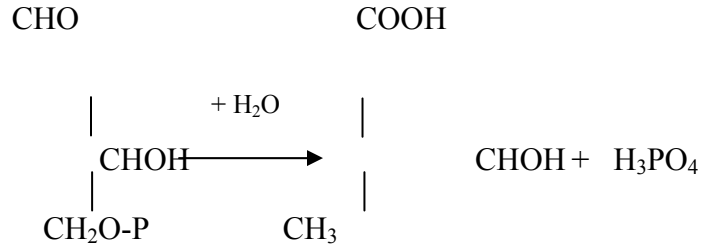
14.2.2.1. Lên enzyme lactic

Lên enzyme lactic là quá trình hô hấp kỵ khí phổ biến ở nhiều vi sinh vật và cũng xảy ra ở một số mô thực vật khi gặp điều kiện thiếu O₂.

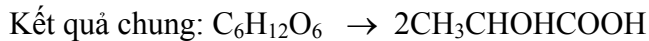
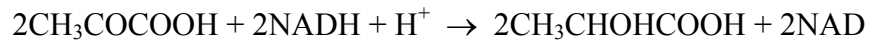
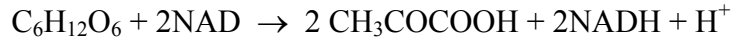
Quá trình lên enzyme lactic xảy ra theo 2 con đường khác nhau:

- Trong giai đoạn đường phân, sau khi tạo ra ALPG thì ALPG không bị oxy hoá thành A₁₃PG như trong đường phân mà biến đổi trực tiếp thành acid lactic:

-



- Đường phân tạo ra $2\text{CH}_3\text{COCOOH}$ và $2\text{NADH} + \text{H}^+$. $\text{NADH} + \text{H}^+$ sẽ khử a.pyrruvic thành acid lactic



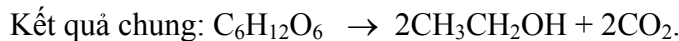
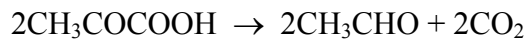
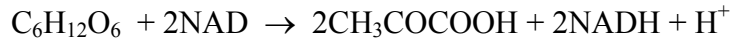
14.2.2.2. Lên enzyme rượu

Lên enzyme rượu cũng là hình thức hô hấp kỵ khí phổ biến ở một số nhóm vi sinh vật và ở một số mô thực vật.

Quá trình lên enzyme rượu xảy ra qua 2 giai đoạn:

- Đường phân phân huỷ glucose thành acid pyruvic và $\text{NADH} - \text{H}^+$.

- Lên enzyme rượu:



14.2.3. Quang hô hấp

Ngoài hình thức hô hấp phổ biến trên, ở thực vật còn có hình thức hô hấp đặc biệt, hô hấp chịu ảnh hưởng trực tiếp của ánh sáng. Đó là hô hấp sáng hay quang hô hấp.

Có thể phân biệt quang hô hấp với hô hấp tối nhờ tính nhạy cảm của quang hô hấp với các yếu tố môi trường.

- Quang hô hấp luôn đồng biến với ánh sáng, còn hô hấp tối hầu như không chịu ảnh hưởng của ánh sáng.

- Quang hô hấp giảm khi nồng độ oxy thấp (< 2%), nồng độ oxy càng cao, quang hô hấp càng mạnh và đạt cực đại ở nồng độ O_2 100%.

- Tăng hàm lượng CO_2 gây ức chế quang hô hấp, còn hàm lượng CO_2 cao ít ảnh hưởng đến hô hấp tối.

- Quang hô hấp nhạy cảm với nhiệt độ hơn hô hấp tối.

14.2.3.1. Cơ chế quang hô hấp

Quang hô hấp xảy ra tại 3 bào quan khác nhau của tế bào thực vật: lục lạp, peroxisome và ty thể. Tế bào chất là môi trường để các chất đi qua từ bào quan này sang bào quan khác.

- Lục lạp: tại lục lạp diễn ra quá trình oxy hoá ribulozo 1,5 d.P do enzyme ribulozo 1,5 d.P oxydase xúc tác. Sản phẩm của quá trình oxy hoá đó là P.glyceric và P.glicolic. Đồng thời acid glicolic bị khử P tạo acid glicolic và chuyển sang peroxyxom.

- Peroxisome: tại peroxyxom acid glicolic bị oxy hoá bởi O_2 thành acid glioxilic nhờ enzyme glicolat - oxidase. H_2O_2 là sản phẩm thứ hai của phản ứng oxy hoá này sẽ bị phân huỷ bởi catalase thành H_2O và O_2 . Tiếp theo là phản ứng amin hoá hay chuyển vị amin để tạo glyxin từ a.glioxilic, glyxin được chuyển và ty thể.

- Ty thể: tại ty thể 2 glyxin tạo ra xerin nhờ xúc tác của enzyme kép - glycin decacboxylaza và serin hydroxylmetyl transferase. Serin lại biến đổi thành a.glyoxilic để chuyển sang lục lạp.

14.2.3.2. Vai trò quang hô hấp

Quang hô hấp chỉ hiện diện ở một số nhóm cây, đó là thực vật C_3 . Ở cây C_3 có quang hô hấp mạnh. Cây C_4 không có quang hô hấp hay quang hô hấp rất yếu. Cây CAM có quang hô hấp yếu và thay đổi nên khó xác định.

Quang hô hấp là quá trình có hại cho quang hợp, nó làm giảm quang hợp 20 - 30%, trường hợp đặc biệt có thể làm giảm quang hợp đến 90% -100%. Sở dĩ như vậy vì quang hô hấp phân huỷ nguyên liệu của quang hợp (ribulozo 1,5 d.P), cạnh tranh ánh sáng với quang hợp, tạo chất độc cho quang hợp (H_2O_2) ...

Hiện nay, chưa có chứng minh nào về vai trò có lợi của quang hô hấp đối với thực vật. Có thể vẫn tồn tại quang hô hấp là do quang hô hấp tham gia duy trì tỷ lệ O_2 nội sinh của lục lạp dưới ngưỡng giới hạn giúp cho quang hợp xảy ra thuận lợi. Cũng có thể quang hô hấp giúp cho cây tồn tại trong điều kiện có cường độ ánh sáng quá mạnh, mà nồng độ CO_2 lại quá thấp.

14.3. Trao đổi năng lượng trong hô hấp

Hô hấp là nguồn cung cấp năng lượng cho các hoạt động sống của cơ thể. Qua hô hấp, năng lượng được chuyển từ dạng năng lượng hoá học tích trữ trong các hợp chất hữu cơ khó sử dụng sang dạng năng lượng chứa đựng trong phân tử ATP dễ sử dụng.

Trong quá trình hô hấp, glucose bị phân huỷ hoàn toàn sẽ giải phóng năng lượng 674Kcalo/M. Khi đốt cháy glucose cũng giải phóng năng lượng tương ứng. Tuy nhiên, bản chất hai quá trình hô hấp và đốt cháy khác nhau.

Trước hết, trong hô hấp chỉ một phần năng lượng thải ra mất đi ở dạng nhiệt, còn phần lớn được tích lũy lại trong các liên kết cao năng của ATP để cơ thể sử dụng dần.

Điểm khác biệt thứ hai là năng lượng giải phóng ra do hô hấp phân huỷ glucose không ò ạt, đồng thời một lúc, mà thải ra từ từ qua nhiều chặng, mỗi chặng năng lượng thải ra một ít giúp cơ thể kyp thời tích lại ở dạng ATP.

Thứ ba, quá trình hô hấp được thực hiện một cách chặt chẽ có hiệu quả cao nhờ sự tham gia của hệ enzyme phân huỷ cơ chất hô hấp và hệ enzyme thực hiện việc tích năng lượng thải ra vào ATP. Đồng thời hô hấp xảy ra trong các bào quan, bộ phận của tế bào có cấu trúc chặt chẽ, hợp lý nên hiệu quả năng lượng cao.

14.3.1. Oxy hoá khử sinh học

Oxy hoá khử là quá trình có ý nghĩa quyết định đến trao đổi năng lượng của cơ thể. Trong tế bào có nhiều hình thức oxy hoá - khử khác nhau, các hình thức đó liên quan chặt chẽ với nhau tạo nên chuỗi hô hấp.

- Khử H_2 của cơ chất do hệ enzyme dehydrogenase xúc tác. Đây là những phản ứng của giai đoạn đầu của chuỗi hô hấp.

- Trao đổi điện tử giữa các hệ oxy hoá khử. Sự trao đổi này xảy ra chủ yếu là giữa các ion kim loại của các enzyme như Fe^{+3}/Fe^{+2} ; Cu^{+2}/Cu^{+1} .

Những phản ứng này thực hiện quá trình chuyển đổi giữa chuỗi hô hấp. Các phản ứng này nhờ oxidase xúc tác.

- Kết hợp với O_2 nhờ oxidase xúc tác. Đây là phản ứng cuối cùng của chuỗi hô hấp.

Phản ứng oxy hoá khử xảy ra bao giờ cũng kèm theo sự biến đổi năng lượng. Biến đổi năng lượng tự do trong các phản ứng oxy hoá - khử được thể hiện bằng phương trình:

$$\Delta G' = - nF \cdot \Delta E^{\circ} \text{ (Kcalo/M)}$$

Trong đó:

$\Delta G'$: mức biến đổi năng lượng tự do của phản ứng.

n: số e^- tham gia trao đổi trong phản ứng.

F: hằng số Fara.

ΔE° : chênh lệch điện thế oxy hoá - khử giữa 2 hệ tham gia phản ứng.

Phản ứng oxy hoá khử sinh học là cơ sở chuyển đổi năng lượng trong tế bào. Có 2 loại oxy hoá liên quan đến năng lượng:

- Oxy hoá tự do: là phản ứng oxy hoá mà năng lượng thải ra từ phản ứng chỉ ở dạng nhiệt. Đây là phản ứng oxy hoá không có ý nghĩa sinh học, nó xảy ra khi tế bào ở trong điều kiện không thuận lợi.

- Oxy hoá liên kết: là phản ứng oxy hoá mà năng lượng thải ra của nó được dùng để tổng hợp các liên kết cao năng trong ATP. Đây là loại phản ứng oxy hoá có ý nghĩa quyết định trong việc chuyển hoá năng lượng hoá học chứa trong các chất hữu cơ sang năng lượng tích trữ trong ATP.

14.3.2. Chuỗi hô hấp

Chuỗi vận chuyển hô hấp hay chuỗi hô hấp là hệ thống các chất tham gia vận chuyển từ cơ chất đến O_2 xảy ra trên màng ty thể. Thành phần chuỗi hô hấp gồm 4 tổ hợp:

- *Tổ hợp I*: các điện tử từ cơ chất khử như a.pyruvic, a.Izoxitric... trước hết được oxy hoá bởi tổ hợp I. Tổ hợp I chứa NAD - H dehydrogenase xúc tác sự vận chuyển giữa NADH và ubiquinon.

- *Tổ hợp II*: tổ hợp II chứa succinat - dehydrogenase xúc tác sự chuyển đổi giữa các acid succinic và ubiquinon.

- *Tổ hợp III*: tổ hợp III gồm các xytocrom B và phức hợp xytocrom C - oxidoreductase. Chức năng của tổ hợp này là oxy hoá UQH (ubiquinon khử) và chuyển đến cho xytocrom C.

- *Tổ hợp IV*: tổ hợp IV hoạt động như xytocrom - oxidaza. Thành phần tổ hợp IV gồm xytocrom a, a₃ phức hợp Cu - Fe - protein, xytocrom a₃ -oxidaza. Tổ hợp này làm nhiệm vụ cuối cùng của chuỗi hô hấp, xúc tác sự vận chuyển từ xytocrom C đến O₂ để tạo O⁻ ...

Các tổ hợp trên được gắn trên màng ty thể theo vị trí xác định tạo nên chuỗi hô hấp. Vị trí các tổ hợp trong chuỗi do thế oxy hoá của chúng quyết định. Tổ hợp có thế khử thấp đứng sau làm vai trò chất oxy hoá.

	Tổ hợp I	A.succinic	Tổ hợp III	Tổ hợp IV	
		↓ FADH ₂ ↓			
	AH ₂ → NADH	→ UQ →	xyt b → xyt c	→ xyt a → xyt a ₃	→ O ₂
		Tổ hợp II			
E ^o	- 0,32v	- 0,06v	+ 0,04v + 0,26v	+ 0,29v 0,55	+ 0,815

Sự vận chuyển e⁻ (H⁺) trong chuỗi là nhờ sự oxy hoá - khử thuận nghịch của các thành phần trong chuỗi. Hệ trước khử hệ sau, hệ sau bị khử sẽ trở thành chất khử để khử tiếp hệ sau đó. Quá trình oxy hoá khử thuận nghịch của các thành phần trong chuỗi làm cho e⁻ và H⁺ tách ra từ cơ chất được chuyển đến để khử O₂ tạo nước.

Các phản ứng trong chuỗi đều là phản ứng thải năng lượng. Tùy theo chênh lệch điện thế oxy hoá khử của các phản ứng trong chuỗi (ΔE^o) mà có năng lượng thải ra (ΔG^o) tương ứng. Năng lượng thải ra có thể ở dạng nhiệt nhưng cũng có thể được dùng để tổng hợp ATP.

14.3.3. Photphoryl hoá

14.3.3.1. Liên kết giàu năng lượng và ATP

Trong tế bào các chất hữu cơ đều chứa năng lượng, khi phân huỷ năng lượng đó sẽ được giải phóng. Năng lượng của các phân tử được cố định trên các liên kết. Các liên kết thường có năng lượng khoảng 0,3 - 3,0 Kcalo/M. Ngoài các liên kết bình thường, một số

phân tử còn chứa các liên kết có năng lượng lớn hơn, đó là liên kết cao năng. Những liên kết có năng lượng dự trữ ≥ 6 Kcalo/M thuộc dạng liên kết cao năng, được ký hiệu bằng dấu ~. Có 3 dạng liên kết cao năng phổ biến:

- Liên kết O ~ P: đây là dạng liên kết cao năng phổ biến và có vai trò quan trọng nhất trong tế bào. Liên kết cao năng dạng này có trong các phân tử đường - photphat (A 1,3 PG, APEP ...), cacbonyl - P, đặc biệt là trong các nucleotid di, tri - photphat (ADP, ATP, GDP, GTP...). Trong đó quan trọng nhất là ATP.

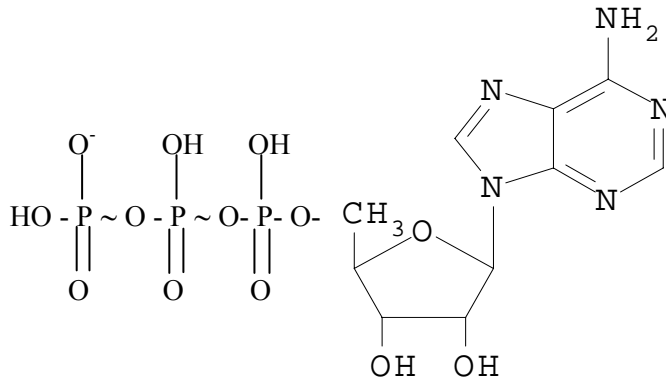
- Liên kết C ~ S: là dạng liên kết cao năng có trong các acyl - CoA(acetyl - CoA, succinyl - CoA...)

- Liên kết N ~ P: là liên kết cao năng có trong phân tử creatin - photphat.

Trong các phân tử chứa liên kết cao năng, ATP là phân tử có vai trò rất quan trọng trong tế bào, nó được xem là pin năng lượng của tế bào.

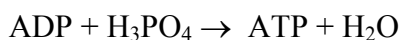
Trong phân tử ATP chứa 2 liên kết cao năng. Trong điều kiện chuẩn năng lượng của liên kết cao năng ngoài cùng là 7,3Kcalo/M, còn liên kết cao năng thứ 2 là 9,6Kcalo/M. Năng lượng này thay đổi tùy điều kiện pH, nhiệt độ, nồng độ ATP, áp suất... Biến động của năng lượng trong liên kết cao năng của ATP ở khoảng 8 - 12Kcalo/M.

ATP vừa có năng lượng lớn đủ thoả mãn cho mọi quá trình xảy ra trong tế bào vừa rất linh động nên năng lượng dễ được huy động cho cơ thể hoạt động:



14.3.3.2. Photphoryl hoá

Photphoryl hoá là quá trình tổng hợp ATP theo phương trình:



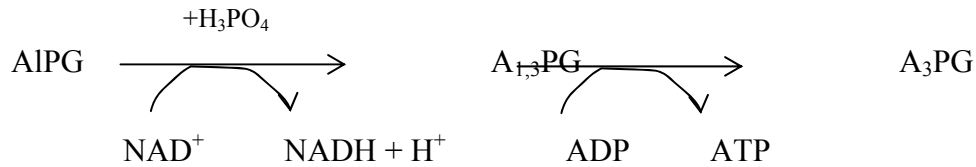
Để phản ứng này xảy ra cần có năng lượng và enzyme ATP - sintetaza xúc tác. Năng lượng cần thiết cho phản ứng được cung cấp bằng năng lượng chứa đựng trong liên kết cao năng 1 ($\approx 7,3$ Kcalo/M). Tùy nguồn năng lượng cung cấp mà có 2 dạng photphoryl hoá.

Trong hô hấp photphoryl hoá oxy hoá xảy ra theo 2 loại có bản chất khác nhau: photphoryl hoá mức cơ chất và photphoryl hoá mức coenzyme.

* *Photphoryl hoá mức cơ chất.* Photphoryl hoá mức cơ chất là quá trình tổng hợp ATP nhờ năng lượng thải ra của phản ứng oxy hoá trực tiếp cơ chất. Trên toàn bộ con

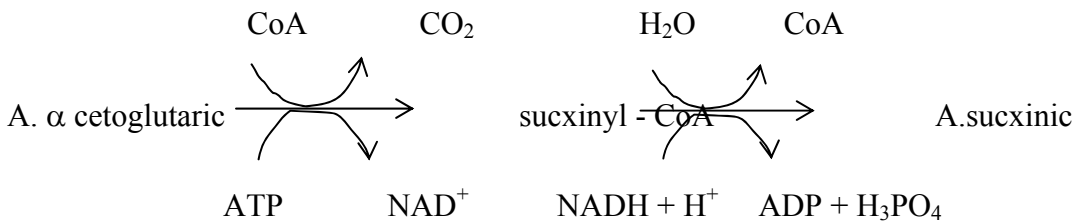
đường biến đổi oxy hoá phân tử glucose theo con đường đường phân - chu trình Crebs, có 2 phản ứng oxy hoá liên kết với photphoryl hoá ở mức cơ chất.

- Trong giai đoạn đường phân:



Phản ứng tổng hợp ATP ở đây xảy ra nhờ năng lượng thải ra từ phản ứng oxy hoá A1PG nhờ NAD^+ .

- Trong chu trình Crebs



Phản ứng tổng hợp xảy ra trong trường hợp này nhờ năng lượng thải ra từ phản ứng oxy hoá cơ chất A. α cetoglutaric.

Quá trình oxy photphoryl hoá mức cơ chất tích lũy không quá 10% toàn bộ ATP được tạo ra trong hô hấp nên ý nghĩa không lớn lắm. 90% năng lượng ATP còn lại được tích lũy qua quá trình photphoryl hoá mức coenzyme hay qua chuỗi hô hấp.

* *Photphoryl hoá mức coenzyme*. Khi vận chuyển H_2 từ cơ chất đến O_2 , chuỗi hô hấp thực hiện nhiều phản ứng oxy hoá khử. Các phản ứng đó làm cho năng lượng giải phóng từ từ. Nếu giai đoạn nào trên chuỗi hô hấp có đủ điều kiện về năng lượng có enzyme xúc tác thì quá trình tổng hợp ATP xảy ra. Các phản ứng tổng hợp ATP, đó là photphoryl hoá mức coenzyme hay photphoryl hoá qua chuỗi hô hấp.

Về cơ chế quá trình photphoryl hoá qua chuỗi hô hấp đã được nhiều tác giả nghiên cứu trong thời gian dài. Thuyết do Mitchell đưa ra năm 1962 gọi là thuyết hoá thẩm, đã giải thích cơ chế photphoryl hoá một cách hợp lý và được quan tâm nhiều hơn cả. Thuyết hoá thẩm nêu lên cơ sở cho sự liên kết dòng điện tử trong chuỗi hô hấp với sự photphoryl hoá ở ty thể của màng ty thể. Sự chênh lệch này được tạo ra do sự vận chuyển e^- và H^+ qua màng làm cho sự tích lũy e^- và H^+ ở 2 phía của màng trong ty thể chênh lệch nhau tạo nên thế năng điện hoá. Thế năng điện hoá này được giải phóng nhờ các hệ thống bơm proton sẽ cung cấp năng lượng cho phản ứng tổng hợp ATP.

Trong quá trình hô hấp, các e^- tách ra từ cơ chất ty thể được chuyển theo chuỗi hô hấp trên màng ty thể. Các điện tử được chuyển vào mặt trong của màng trong ty thể, tức là vào cơ chất ty thể, làm cho phía này của màng trong ty thể tích điện âm. Ngược lại, H^+ được vận chuyển qua chuỗi hô hấp để đẩy ra mặt ngoài của màng trong ty thể, tức là vào khoảng không gian giữa 2 lớp màng của ty thể, làm cho phía này tích điện dương. Kết quả sự vận chuyển

đồng thời e^- và H^+ tạo nên sự chênh lệch điện thế giữa 2 mặt của màng trong ty thể, đó là “thế năng điện hoá” hay còn gọi là “thế năng màng” hay “gradien điện thế”. Sự chênh lệch H^+ ở 2 phía của màng trong tạo nên “gradien proton”. Các gradien điện thế cùng với gradien proton tạo nên động lực proton. Giá trị thế năng proton này được coi như năng lượng tự do của proton, tương đương 7,3 Kcalo đủ để thực hiện phản ứng tổng hợp ATP.

Việc chuyển thế năng proton thành năng lượng để tổng hợp ATP thực hiện nhờ các bơm proton, đó là các ATP sintetase. Bơm proton làm nhiệm vụ bơm H^+ từ lớp đệm giữa 2 màng ty thể đi qua lớp màng trong ty thể để vào cơ chất ty thể. Như vậy, bơm proton đã làm cho H^+ đi ngược chiều con đường vận chuyển H^+ trong chuỗi hô hấp. Hoạt động của bơm proton đã giải phóng năng lượng hoá thẳm, năng lượng đó dùng để tổng hợp ATP, có nghĩa là bơm proton đã chuyển năng lượng dự trữ trong thế năng proton (gradien proton) thành động năng để thực hiện phản ứng tổng hợp ATP.

Khi vận chuyển H_2 từ cơ chất đến O_2 , chuỗi hô hấp đã tổng hợp được 3 ATP.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- 1. Phạm Thị Trân Châu, Trần Thị Áng (1992), Hoá sinh học, Nxb Giáo dục Hà Nội.*
- 2. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), Tế bào học, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.*
- 3. Nguyễn Bá Lộc (2000), Hô hấp thực vật, Nxb Giáo dục Hà Nội.*
- 4. Vũ Văn Vụ, Vũ Thanh Tâm, Hoàng Minh Tấn (1999), Sinh lý học thực vật, Nxb Giáo dục Hà Nội.*

Chương 15

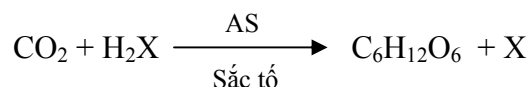
QUANG HỢP

15.1. Những khái niệm chung về quang hợp

15.1.1. Khái niệm quang hợp

Quang hợp là một khái niệm tổng quát về quá trình sử dụng năng lượng ánh sáng để tổng hợp chất hữu cơ từ CO₂ xảy ra trong cơ thể thực vật.

Phương trình tổng quát của quang hợp là:



Trong đó: X là S đối với sinh vật quang khử.

X là O₂ đối với sinh vật quang hợp.

Dựa vào bản chất của quá trình, người ta chia quang hợp ra hai giai đoạn:

- Giai đoạn xảy ra cần ánh sáng → pha sáng.
- Giai đoạn xảy không cần ánh sáng → pha tối.

15.1.2. Các hình thức tiến hoá của quang hợp

Quang hợp là hình thức dinh dưỡng cao nhất của sinh vật tự dưỡng. Để có quang hợp ngày nay, sinh vật tự dưỡng đã trải qua nhiều giai đoạn tiến hoá.

- Hoá năng hợp: đây là nhóm sinh vật tự dưỡng tiến hoá thấp nhất. Nhóm sinh vật này (vi khuẩn) sử dụng năng lượng của các phản ứng hoá học xảy ra trong cơ thể để tổng hợp chất hữu cơ từ CO₂ và H₂S.

- Quang khử: nhóm sinh vật quang khử có mức tiến hoá cao hơn nhóm hoá năng hợp. Nhóm sinh vật này (các nhóm tảo, vi khuẩn) có khả năng tổng hợp chất hữu cơ từ CO₂ và H₂S nhờ năng lượng ánh sáng.

- Quang hợp xảy ra ở thực vật bậc cao là hình thức tiến hoá cao nhất của sinh vật tự dưỡng.

15.1.3. Ý nghĩa quang hợp

Quang hợp là quá trình sinh lý trung tâm của thực vật, có ý nghĩa quan trọng về nhiều mặt.

- Trước hết, quang hợp có vai trò quan trọng đến các hoạt động sống của thực vật. Quang hợp chuyển hoá năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học dự trữ trong cơ thể. Nhờ hô hấp, năng lượng hoá học được chuyển hoá thành ATP cung cấp cho mọi hoạt động sống của cơ thể. Quang hợp tổng hợp các chất hữu cơ để xây dựng nên cơ thể và làm nguyên liệu cho các hoạt động sống.

Quang hợp còn có ý nghĩa quyết định sự tồn tại của sinh giới. Nhờ có quang hợp, thực vật mới đóng vai trò của sinh vật sản xuất, làm nhiệm vụ cung cấp nguồn vật chất và năng lượng cho các nhóm sinh vật khác.

Đối với con người, quang hợp còn có ý nghĩa quan trọng đặc biệt. Quang hợp cung cấp nguyên liệu, nhiên liệu, lương thực, thực phẩm, dược phẩm.... cho nhu cầu của con người.

Quang hợp còn có ý nghĩa lớn lao với môi trường. Nhờ có quang hợp mà tỷ lệ CO₂/O₂ trong không khí ổn định, nhờ đó sự sống được duy trì. Nếu không có quang hợp sử dụng CO₂ thì lượng CO₂ khổng lồ được thải ra hàng ngày qua các hoạt động sống của sinh vật (hô hấp, thối rữa) do hoạt động của các ngành công nghiệp, do đốt cháy ... sẽ làm cho lượng CO₂ trong khí quyển tăng, gây nên hiện tượng hiệu ứng lồng kính có thể dẫn đến thảm họa về môi trường.

15.2. Cơ chế quang hợp

15.2.1. Pha sáng quang hợp

15.2.1.1. Đặc tính quang hoá của ánh sáng

Ánh sáng mặt trời là nguồn năng lượng vô tận cung cấp cho nhu cầu của quang hợp.

Một đặc tính quan trọng của ánh sáng là mang năng lượng. Năng lượng của ánh sáng được tính theo phương trình của Einstein:

$$E = h\gamma = hc/\lambda$$

Trong đó:

E: năng lượng của Photon (eV) hay của Einstein (Kcalo).

h: hằng số Planck ($6,625 \cdot 10^{-34}$ J.s).

γ : tần số ánh sáng.

λ : bước sóng ánh sáng (nm).

C: tốc độ ánh sáng ($3 \cdot 10^{10}$ cm/s).

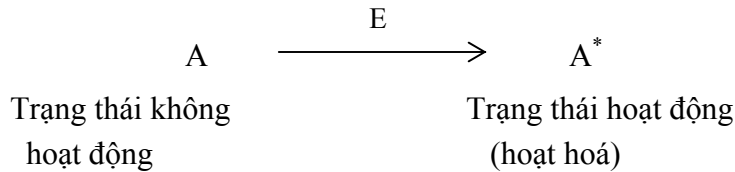
Từ công thức trên, chúng ta có thể tính được năng lượng của các tia sáng khác nhau. Năng lượng được tính theo đơn vị eV hay Kcalo.

Các trị số năng lượng của ánh sáng

TT	λ (nm)	γ	E/Photon (eV)	E/Einstein (Kcalo)	Photon /Kcalo
1	400	760	3,12	71	$0,83 \cdot 10^{23}$
2	500	600	2,50	57	$1,05 \cdot 10^{23}$
3	600	500	2,08	48	$1,25 \cdot 10^{23}$
4	700	428	1,78	42	$1,44 \cdot 10^{23}$

Qua các trị số cho thấy năng lượng của ánh sáng tỷ lệ với λ . Trong vùng ánh sáng sinh lý (380 - 800 nm), tia đỏ có năng lượng bé nhất, ngược lại số Photon/Kcalo lại lớn nhất.

Một tính chất rất quan trọng khác của ánh sáng là nhờ mang năng lượng nên ánh sáng có tính chất quang hoá. Đó là khả năng gây ra những biến đổi lý hoá của các chất khi các phân tử hấp thụ được các Photon. Các phân tử khi nhận năng lượng từ Photon truyền cho sẽ chuyển sang trạng thái giàu năng lượng hơn - đó là trạng thái hoạt hoá hay trạng thái kích động điện tử. Từ trạng thái hoạt hoá các phân tử mới thực hiện các biến đổi tiếp theo



Nhờ tính chất này mà ánh sáng trực tiếp tham gia vào quang hợp bằng cách hoạt hoá phân tử chlorophyll, khi chlorophyll hấp thụ ánh sáng, phân tử chlorophyll chuyển sang trạng thái hoạt động để tham gia vào các phản ứng quang hoá tiếp theo.

15.2.1.2. Giai đoạn quang lý

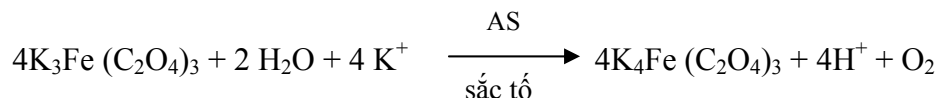
Quang lý là giai đoạn đầu tiên của pha sáng quang hợp. Trong giai đoạn này xảy ra những biến đổi về tính chất vật lý của phân tử sắc tố khi hấp thụ năng lượng ánh sáng. Giai đoạn này có hai hoạt động chính xảy ra là sự hấp thụ năng lượng của sắc tố và sự truyền năng lượng do các sắc tố hấp thụ được đến hai tâm quang hợp (P_{700} và P_{680}). Kết quả của giai đoạn này là hai tâm quang hợp tiếp nhận được năng lượng ánh sáng do các hệ sắc tố chuyển đến và trở thành trạng thái hoạt động. Điện tử của hai tâm quang hợp giàu năng lượng sẽ tham gia vào các phản ứng quang hoá của giai đoạn quang hoá tiếp sau đó.

15.2.1.3. Giai đoạn quang hoá

Quang hoá là giai đoạn chuyển hoá năng lượng của các điện tử ở hai tâm quang hợp đã được làm giàu bởi năng lượng ánh sáng thành năng lượng của các hợp chất giàu năng lượng là ATP và NADPH₂.

Quang hoá được thực hiện tại hai tâm quang hợp với sự tham gia của hai hệ thống quang hoá I và II. Hoạt động chính của giai đoạn quang hoá là quá trình quang phân ly nước và quá trình phosphoryl hoá.

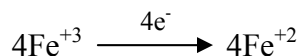
* *Quang phân ly nước.* Quang phân ly nước là một quá trình rất quan trọng trong quang hợp đã được Hill và cộng sự nghiên cứu từ năm 1937. Trong môi trường vô bào tác giả cho H₂O, lục lạp ngoại bào, các chất oxy hoá như K₃Fe (C₂O₄)₃... vào bình thí nghiệm rồi chiếu sáng vào hỗn hợp đó, kết quả nước bị phân huỷ theo phương trình sau (phương trình được gọi là phản ứng Hill).



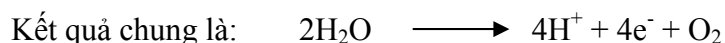
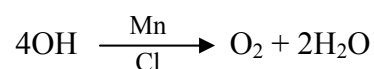
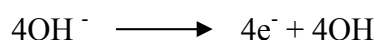
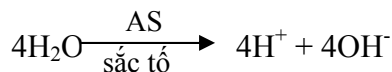
Như vậy, nhờ năng lượng ánh sáng, với sự tham gia của sắc tố, các chất oxy hoá mà nước đã bị phân huỷ:



Trong đó: 4e^- được dùng để khử:



Quá trình phân huỷ nước nhờ năng lượng ánh sáng xảy ra trong quang hợp gọi là quang phân ly nước. Quá trình này xảy ra qua 3 giai đoạn cơ bản:



Trong các sản phẩm do quang phân ly nước tạo ra, O_2 thải ra môi trường, e^- thực hiện chuỗi vận chuyển điện tử quang hợp để tổng hợp ATP - quá trình photphoryl hoá, H^+ kết hợp với NADP^- để tạo sản phẩm quan trọng thứ hai của pha sáng NADPH_2 .

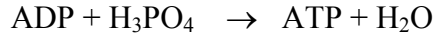
** Photphoryl hoá quang hoá*

Trong pha sáng quang hợp, sau khi năng lượng ánh sáng được chuyển thành năng lượng điện tử của hai tâm quang hợp trong giai đoạn quang lý, năng lượng điện tử này được biến đổi thành năng lượng của ATP. Quá trình này được thực hiện qua photphoryl hoá quang hoá.

Năm 1954, Arnon phát hiện ra hai hình thức photphoryl hoá quang hoá là photphoryl hoá vòng và photphoryl hoá không vòng. Đến năm 1969, ông lại phát hiện thêm một hình thức photphoryl hoá đặc biệt ở cây mọng nước là photphoryl hoá vòng giả.

** Photphoryl hoá vòng.* Photphoryl hoá vòng xảy ra ở hệ quang hoá I với sự tham gia của hệ ánh sáng I ($\lambda < 730 \text{ nm}$), hệ sắc tố I, hệ quang hoá I. Quá trình này xảy ra trong điều kiện kỵ khí với sự tham gia của các chất oxy hoá như NADP, vitamin K, ferredoxin ...

Ánh sáng hệ I tác động vào hệ sắc tố I, điện tử giàu năng lượng do nhận thêm năng lượng ánh sáng được chuyển đến tâm quang hợp I (P_{700}). Qua hệ thống vận chuyển điện tử của hệ quang hoá I, điện tử được di chuyển theo con đường vòng: xuất phát từ P_{700} , khi e^- của P_{700} nhận thêm năng lượng ánh sáng nó trở nên giàu năng lượng hơn. Ở trạng thái giàu năng lượng này (trạng thái kích động điện tử của sắc tố) không bền nên điện tử mất dần năng lượng qua chuỗi phản ứng oxy hoá khử thuận nghịch. Đến khi điện tử trở lại trạng thái bình thường thì nó quay trở lại P_{700} , hoàn thành một chu kỳ hoạt động. Trong quá trình mất dần năng lượng qua chuỗi phản ứng oxy hoá khử, nếu giai đoạn nào đủ điều kiện sẽ thực hiện phản ứng tổng hợp ATP:



Giai đoạn thực hiện tổng hợp ATP xảy ra khi e^- di chuyển từ hệ xytocrom b_6 sang xytocrom F. Như vậy, cứ $2e^-$ di chuyển theo con đường vòng sẽ tổng hợp được 1ATP với hiệu quả năng lượng đạt 6 - 9%.

* *Photphoryl hoá không vòng.* Trong pha tối quang hợp để khử CO_2 thành phân tử glucose ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) không chỉ đòi hỏi năng lượng do ATP cung cấp mà còn cần chất khử mạnh NADPH_2 . Photphoryl hoá vòng mới cung cấp một phần ATP cho nên cần có có quá trình cung cấp thêm ATP và đặc biệt là NADPH_2 cho pha tối. Nhu cầu đó đã được quá trình photphoryl hoá không vòng thoả mãn.

Photphoryl hoá không vòng thực hiện qua cả hai hệ quang hoá:

- Hệ quang hoá I có hệ ánh sáng I, hệ sắc tố I, tâm quang hợp I và hệ quang hoá I.
- Hệ quang hoá II có hệ ánh sáng II, hệ sắc tố II, tâm quang hợp II (P_{680}) và hệ quang hoá II.

Đặc biệt trong photphoryl hoá không vòng có sự tham gia của nước. Qua quang phân ly, nước đã cung cấp e^- cho quá trình photphoryl hoá không vòng.

Dưới tác động của năng lượng ánh sáng với sự tham gia của các chất oxy hoá và P_{680} , nước bị oxy hoá. Sau khi hấp thụ năng lượng ánh sáng hệ II, hệ sắc tố II truyền năng lượng đó cho P_{680} . P_{680} trở nên trạng thái kích động điện tử với thể oxy hoá cao sẽ oxy hoá H_2O . Phân tử nước bị P_{680} oxy hoá cướp e^- nên phân ly thành $\text{H}^+ + \text{O}_2$. Điện tử tách ra từ P_{680} được vận chuyển qua hệ quang hoá II để đến P_{700} . Từ P_{700} , nhờ năng lượng ánh sáng cung cấp qua hệ sắc tố I, e^- lại giàu năng lượng để chuyển đến cho ferredoxin. ferredoxin khử NADP tạo ra NADP^- và NADP^- kết hợp với 2H^+ do nước tách ra để tạo NADPH_2 - sản phẩm quan trọng thứ hai của pha sáng.

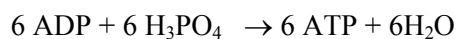
Trong quá trình di chuyển e^- từ hệ quang hoá II sang hệ quang hoá I, năng lượng e^- giảm dần. Năng lượng thải ra qua các phản ứng oxy hoá khử đó nếu đủ điều kiện sẽ được dùng tổng hợp ATP, đó là giai đoạn từ xytocrom b_{559} sang xytocrom F. Như vậy, sản phẩm của photphoryl hoá không vòng ngoài ATP còn NADPH_2 , đó là nhờ có sự tham gia của quang phân ly nước xảy ra đồng thời với quá trình photphoryl hoá không vòng này.

Phương trình tổng quát của photphoryl hoá không vòng là:



Để khử 6CO_2 tạo $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ cần 18 ATP và 12 NADPH_2 , vậy pha sáng phải thoả mãn nhu cầu này, tức là photphoryl hoá vòng và photphoryl hoá không vòng phối hợp để tạo ra đủ 18ATP và 12 NADPH_2 , cụ thể là:

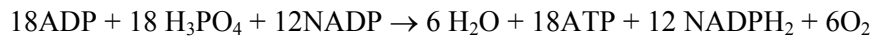
- Photphoryl hoá vòng:



- Photphoryl hoá không vòng:



Kết quả chung của pha sáng:



15.2.2. Pha tối quang hợp

Sau khi pha sáng tạo ra ATP và NADPH₂, giai đoạn tiếp theo của quang hợp là sử dụng ATP, NADPH₂ để khử CO₂, tạo nên các sản phẩm của quang hợp. Quá trình này xảy ra không cần sử dụng năng lượng ánh sáng mà chỉ dùng sản phẩm của pha sáng là ATP, NADPH₂ nên được gọi là pha tối quang hợp. Pha tối là một chuỗi phản ứng hoá sinh được thực hiện nhờ hệ enzyme xúc tác.

Sản phẩm đầu tiên của quá trình đồng hoá CO₂ là glucose. Từ glucose, qua nhiều con đường biến đổi khác nhau sẽ tạo nên tất cả các hợp chất hữu cơ khác có trong lá.

Giai đoạn đầu của pha tối là quá trình tạo C₆H₁₂O₆, quá trình này xảy ra theo nhiều con đường khác nhau, mỗi con đường đặc trưng cho một nhóm thực vật. Cho đến nay, người ta đã xác định có 3 con đường đồng hoá CO₂ tạo glucoza trong quang hợp: chu trình Calvin, chu trình Hatch - Slack, chu trình CAM.

15.2.2.1. Chu trình Calvin

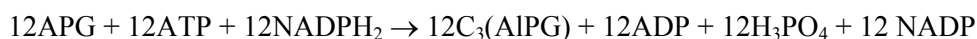
Vào những năm 1948 - 1954, hai nhà khoa học là Calvin và Benson đã dùng đồng vị phóng xạ C¹⁴ gắn vào CO₂ để tiến hành nghiên cứu con đường đồng hoá CO₂ trong pha tối quang hợp. Bằng cách cho chlorella quang hợp với ¹⁴CO₂, sau những thời gian quang hợp xác định (sau 1'', 2''...), tiến hành cố định mẫu để không cho chlorella tiếp tục quang hợp. Chiết rút các sản phẩm của quá trình đồng hoá ¹⁴CO₂, theo dõi sự xuất hiện của ¹⁴C trong các sản phẩm theo thời gian sau khi cho chlorella quang hợp với ¹⁴CO₂. Qua phân tích, các tác giả xác định được sản phẩm đầu tiên tạo ra trong quá trình đồng hoá CO₂ là một hợp chất có 3 nguyên tử cacbon - APG (acid - photpho - glyceric). Vì vậy, chu trình này còn được gọi là chu trình C₃. Để tạo C₃ từ CO₂ cần chất tiếp nhận CO₂. Qua thực nghiệm, người ta đã xác định được chất nhận CO₂ là hợp chất có 5 nguyên tử C - đó là Ribulozo 1,5 diphotphat. Quá trình biến đổi CO₂ thực hiện theo chu trình khép kín, gọi là chu trình Calvin (hay chu trình C₃).

Kết quả chu trình C₃: chu trình xảy ra qua 3 giai đoạn:

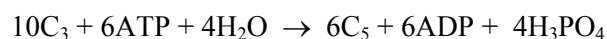
- Giai đoạn tiếp nhận CO₂:

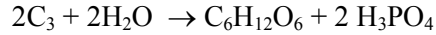


- Giai đoạn khử APG:



- Giai đoạn tái tạo C₅:

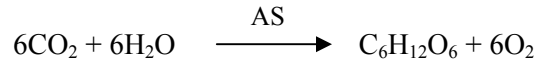
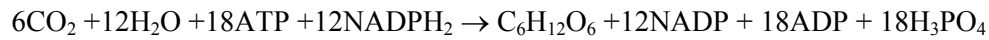
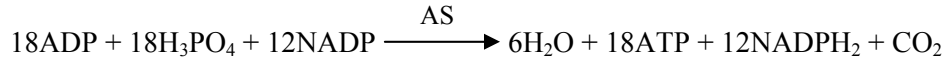




Kết quả chung của chu trình:



Kết hợp với pha sáng ta có:



Sản phẩm chu trình Calvin là $C_6H_{12}O_6$, từ $C_6H_{12}O_6$ sẽ tạo nên tinh bột, các hợp chất hữu cơ khác. Có thể nói mọi chất hữu cơ có trong cây đều được tạo ra từ quang hợp.

15.2.2.2. Chu trình Hatch - Slack

Năm 1943, Cacvanho nghiên cứu lục lạp của mía thấy cấu trúc của nó không đồng đều như lục lạp của nhiều cây khác. Năm 1963, Tacchepski và Cacpilop cũng phát hiện lại điều đó, đồng thời tìm thấy sản phẩm đầu tiên của pha tối quang hợp ở cây này không phải là APG như chu trình C_3 mà là hợp chất có 4 nguyên tử cacbon là acid malic. Đến năm 1966, Hatch và Slack tiếp tục nghiên cứu vấn đề này một cách hoàn chỉnh hơn và đã xác định được cơ chế đồng hoá CO_2 đặc trưng ở một số cây một lá mầm như mía, ngô, kê... xảy ra theo chu trình khác với chu trình C_3 . Đó là chu trình Hatch-Slack hay chu trình C_4 .

Chu trình C_4 xảy ra ở nhóm thực vật một lá mầm. Ở nhóm thực vật này có cấu tạo lá và một số hoạt động sinh lý đặc trưng.

Về hình thái giải phẫu lá của nhóm thực vật này có hai loại tế bào cùng tiến hành quang hợp, nhưng với chức năng khác nhau. Tế bào thịt lá (mezophyll) nằm ngay sát dưới lớp biểu bì. Lục lạp dạng hạt. Tế bào bao bó mạch nằm sâu trong lá, sát các bó mạch. kích thước tế bào lớn hơn, lục lạp dạng bản.

Do vị trí các loại tế bào trong lá khác nhau nên chức năng tham gia trong quang hợp cũng khác nhau. Tế bào mezophyll nằm sát biểu bì nên có thể tiếp nhận trực tiếp CO_2 từ không khí cung cấp theo con đường khuếch tán qua khí khổng. Những sản phẩm quang hợp tạo ra ở đây lại khó đưa đến bó mạch để vận chuyển đi nuôi các bộ phận khác của cây. Ngược lại, tế bào bao bó mạch nằm sâu trong lá nên không thể tiếp nhận CO_2 từ không khí cung cấp, những sản phẩm tạo ra ở đây lại dễ dàng chuyển vào hệ mạch để vận chuyển đi các nơi khác của cây.

Về đặc điểm sinh lý, sinh thái, nhóm thực vật C_4 cũng có những đặc điểm riêng khác với thực vật C_3 và thực vật CAM. Nhu cầu nhiệt độ cho quang hợp cao hơn thực vật C_3 . Điểm no ánh sáng cao hơn nhiều so với thực vật C_3 . Ngược lại, nhu cầu nước, điểm bù CO_2 lại thấp hơn thực vật C_3 . Một đặc điểm rất quan trọng là thực vật C_4 không có quang hô hấp cho nên cường độ quang hợp cao hơn, năng suất sinh học cao hơn nhiều so với thực vật C_3 .

Do đặc điểm cấu tạo lá của nhóm thực vật một lá mầm thực hiện quá trình đồng hoá CO_2 theo chu trình C_4 mà chu trình C_4 cũng có những đặc trưng khác hẳn chu trình C_3 . Chu trình C_4 xảy ra qua hai giai đoạn tách biệt nhau. Hai giai đoạn được thực hiện ở hai loại tế bào khác nhau.

- Ở tế bào thịt lá, xảy ra giai đoạn cacboxyl hoá APEP (acid photpho enol pyruvic) tạo nên acid oxalo acetic, sau đó bị khử thành acid malic. Acid malic rất linh động, có tính thấm cao với màng tế bào nên dễ dàng chuyển từ tế bào mezophyll vào tế bào bao bó mạch để tiếp tục biến đổi trong giai đoạn hai.

- Ở tế bào bao bó mạch, sau khi tiếp nhận acid malic từ tế bào thịt lá chuyển vào, acid malic bị decacboxyl hoá để tạo acid pyruvic và CO_2 . CO_2 được tạo ra ngay trong tế bào này (CO_2 nội bào) sẽ được ribuloso 1,5 diphotphat tiếp nhận để thực hiện chu trình Calvin. Qua chu trình Calvin, $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ được tạo ra.

15.2.2.3. Chu trình CAM (Casulaceae Acids Metabolism)

Trong điều kiện khí hậu khô nóng kéo dài, nhất là ở vùng sa mạc, núi đá vôi ... tồn tại nhóm thực vật có kiểu đồng hoá CO_2 rất đặc biệt thích nghi với điều kiện khô nóng, hạn hán kéo dài. Trong điều kiện khô nóng, để tiết kiệm nước, ở nhóm cây này chỉ mở khí khổng vào ban đêm còn ban ngày khí khổng đóng. Do vậy, ban đêm lá mới nhận được CO_2 từ không khí cung cấp cho quang hợp, còn ban ngày khí khổng đóng, CO_2 trong không khí không khuếch tán vào tế bào lá được nên không diễn ra quá trình cacboxyl hoá. Bởi vậy nên ở nhóm thực vật này quá trình đồng hoá CO_2 cũng xảy ra qua hai giai đoạn:

- Giai đoạn 1: cacboxyl hoá APEP để tạo acid oxalo acetic, sau đó, acid oxalo acetic bị khử thành acid malic. Quá trình này xảy ra vào ban đêm khi khí khổng mở, CO_2 của không khí khuếch tán qua khí khổng cung cấp cho tế bào lá thực hiện quá trình cacboxyl hoá.

- Giai đoạn 2: decacboxyl hoá acid malic. Acid malic tích lũy vào ban đêm, đến ban ngày sẽ bị decacboxyl hoá để tạo CO_2 và acid pyruvic. CO_2 này tham gia vào chu trình Calvin để tạo ra $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$.

Tóm lại, quá trình đồng hoá CO_2 là quá trình phức tạp, xảy ra theo nhiều con đường khác nhau. Trong các con đường đó, chu trình Calvin là con đường cơ bản vì qua đó sẽ tạo sản phẩm sơ cấp của quang hợp là $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu (2000), *Tế bào học*, Nxb Đại học quốc gia Hà Nội.
2. Nguyễn Bá Lộc (2000) *Quang hợp*, Nxb Giáo dục Hà Nội.
3. Nguyễn Duy Minh (1987), *Quang Hợp*, Nxb Giáo dục Hà Nội.
4. Vũ Văn Vụ, Vũ Thanh Tâm, Hoàng Minh Tấn (1999). *Sinh lý học thực vật*, Nxb Giáo dục Hà Nội.