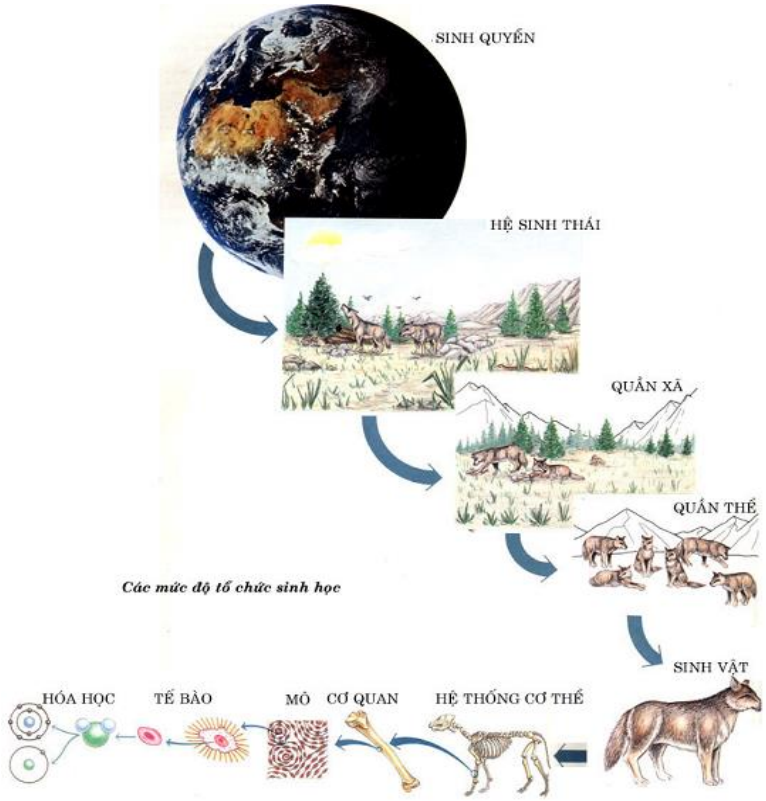
ĐẠI HỌC HUẾ
TRƯỜNG ĐẠI HỌC NÔNG LÂM HUẾ
----o0o----

BÀI GIẢNG

SINH HỌC (BIOLOGY)

TÀI LIỆU LƯU HÀNH NỘI BỘ



Huế, năm 2023

Chương 1
MỞ ĐẦU

1.1. Đối tượng, nhiệm vụ, các lĩnh vực và phương pháp nghiên cứu sinh học.

Sinh học (Biology) là khoa học về sự sống. Đối tượng nghiên cứu của Sinh học là vật chất sống (gồm các mức độ từ phân tử đến tế bào, cơ thể, quần thể, quần xã, hệ sinh thái và sinh cầu...).

Nhiệm vụ của Sinh học là nghiên cứu thành phần hóa học của sự sống, các mức độ tổ chức của sự sống, mối quan hệ giữa các mức độ tổ chức của sự sống và các đặc trưng cơ bản của chúng như sự trao đổi chất, sinh sản, sinh trưởng, phát triển, cảm ứng, thích nghi...

Các lĩnh vực và các mức độ nghiên cứu của Sinh học hết sức đa dạng, gồm sinh học phân tử (molecular biology), sinh học tế bào (cytology), mô học (histology), sinh học phát triển (develomental biology), hệ thống học (systematics), giải phẫu học (anatomy), sinh thái học (ecology), sinh lí học (physiology), lí sinh học (biophysics), hóa sinh học (biochemistry), di truyền học (genetics)...

Mặc dù mỗi ngành khoa học, trong đó có Sinh học, có những nét riêng biệt nhưng về phương pháp nghiên cứu đều gồm những bước cơ bản như sau:

- *Quan sát, thu thập sự kiện và tìm cách phân tích, chắp nối các sự kiện:* Ví dụ, khi phát hiện một thửa ruộng thí nghiệm không tốt bằng những thửa ruộng khác. Để có kết luận chính xác thì trước hết là người ta phải quan sát, thu thập số liệu, mô tả và so sánh với các thửa ruộng khác kề cận.

- *Đặt giả thuyết:* để giải thích các dấu hiệu sẵn có và dự đoán một số sự kiện có thể xảy ra rồi tìm nguyên nhân. Ví dụ, ruộng lúa thí nghiệm không tốt so với ruộng lúa đối chứng, có phải do thiếu nước, do cày bừa không kỹ hoặc do giống bị thoái hóa... Nhưng, cùng một nền đất, cùng làm đất như nhau, cùng chế độ nước và cùng một giống lúa thì không thể do các nguyên nhân nói trên. Vậy là do nguyên nhân khác, có thể đặt giả thuyết thiếu một loại phân bón nào đó (chẳng hạn thiếu đạm). Một sự kiện có thể có nhiều giả thuyết khác nhau là do nhiều tác giả nghiên cứu khác nhau...

- *Kiểm tra giả thuyết*: tức là thu thập thêm dẫn liệu qua quan sát thực nghiệm, phân tích sự kiện để kiểm tra. Với ví dụ về ruộng thí nghiệm nói trên, người ta có thể cho bón thêm đạm vào ruộng thí nghiệm, nhưng để biết bón bao nhiêu là vừa thì lại phải chia ruộng thí nghiệm làm nhiều ô và bón đạm với các liều lượng khác nhau. Có những giả thuyết có thể bị bác bỏ nếu các dữ kiện thu thập được cho thấy những giả thuyết đó trái với thực tiễn.

- *Kết luận về giá trị giả thuyết:* Ở ví dụ nói trên, giả thuyết đúng khi bón thêm đạm, sản lượng lúa tăng. Nhưng phải kiểm chứng nhiều lần để chuyển từ giá trị phỏng đoán sang giá trị thực. Giả thuyết đúng với thực tiễn thì đứng vững và được nhiều người ủng hộ.

- *Khái quát giả thuyết thành nguyên lí (học thuyết).* Làm một loạt thí nghiệm bón đạm và một lô đối chứng không bón đạm (sau khi loại trừ các yếu tố khác đã kiểm nghiệm). Qua kết quả thí nghiệm và đối chứng mới có cơ sở vững chắc là ruộng thí nghiệm thiếu đạm. Từ đó khái quát giả thuyết thành nguyên lí.

Giả thuyết chỉ dừng lại ở thửa ruộng thí nghiệm và một số vụ trồng cụ thể. Còn nguyên lí phải áp dụng chung cho nhiều thửa ruộng và nhiều vụ trồng trọt khác.

1.2. Sơ lược về lịch sử nghiên cứu và phát triển ngành sinh học

Sinh học là ngành khoa học hình thành sớm nhất, phát triển mạnh mẽ cùng với nền văn minh cổ Hy Lạp, cổ La Mã, cổ Ai Cập và Trung Quốc cổ, nhưng bị kìm hãm ở thời kỳ Trung cổ (thế kỷ XI - XV) do sự chuyên chính của tôn giáo.

Ở thời kỳ Phục hưng (thế kỷ XVII – XVIII) sinh học phát triển nhảy vọt. Đây là thời kỳ cách mạng kỹ thuật lần thứ nhất, sinh học có điều kiện phát triển mạnh mẽ, hàng loạt ngành sinh học mới ra đời (giải phẫu so sánh, cổ sinh học, mô học, tế bào học, phôi sinh học, di truyền học...). Đặc biệt ngành sinh học phân tử mở đầu là những nghiên cứu về protein với sự đóng góp của nhiều phương pháp, thiết bị hiện đại như sự phát minh kính hiển vi ở thế kỷ XVII, sự sử dụng đồng vị phóng xạ, điện di, máy siêu li tâm... tiếp theo là sự nghiên cứu axit nucleic nhờ những thành tựu trong vi khuẩn học của Stanley, trong di truyền học của Miller...

Thế kỷ XIX được coi là thế kỷ của những phát minh lớn trong sinh học. Năm 1838 – 1839, Sleyden (Schleiden) và Svan (Schwan) đã đưa ra học thuyết tế bào, là một trong những khái quát rộng lớn nhất và cơ bản nhất trong sinh học.

Cuốn sách "Nguồn gốc các loài" do Đacuyn (Charles Darwin) xuất bản năm 1859 có giá trị to lớn như là một phát minh về về quy luật tiến hóa của sinh giới. Với cuốn sách này, có người đã so sánh với công trình của Cacmac và Ăngghen (K. Marx và F. Engels) trong cuốn "Tuyên ngôn đảng cộng sản" viết năm1848: Cacmac và Anghen đã tìm ra quy luật phát triển tất yếu của xã hội loài người còn Đacuyn đã phát hiện ra quy luật phát triển tất yếu của sinh giới.

Năm 1865 là năm của các định luật di truyền do Menden (Gr. Mendel) phát hiện, làm cơ sở cho các phát minh về các quy luật di truyền về sau.

Cuộc cách mạng sinh học trong nửa sau của thế kỷ XX đã trở thành trung tâm của cuộc cách mạng khoa học và kỹ thuật lần thứ hai. Đó là, giữa thế kỷ XX, mẫu phân tử ADN của Watson và Crick ra đời đã mở đầu cho việc tìm hiểu mật mã di truyền. Đó là sự hình thành học thuyết về nguồn gốc sự sống của Arhenius, Very, Miller, Oparin... và sự du hành trong vũ trụ của con người. Tất cả những sự kiện của cuộc cách mạng khoa học kỹ thuật lần thứ hai nói trên là nội dung của cuộc cách mạng sinh học hiện đại.

Hiệu quả của cuộc cách mạng sinh học tới đây là nhằm cải thiện đời sống vật chất và tinh thần của con người. Sinh học đã và đang góp phần nâng cao năng suất nông, lâm, ngư nghiệp, đang giúp tăng nhanh nguồn lương thực, thực phẩm đáp ứng nhu cầu ngày càng tăng của nhân loại. Cách mạng xanh thực chất là sự ứng dụng các thành tựu di truyền học trong chọn giống cây trồng.

Cách mạng xanh lần thứ nhất diễn ra vào những thập niên 50 và 60 của thế kỷ XX, đầu tiên ở Mehicô với nội dung chủ yếu là tạo ra các giống cây ngũ cốc (trước hết là lúa mì và ngô) có năng suất cao. Cách mạng xanh lần thứ hai diễn ra vào cuối thế kỷ XX và đầu thế kỷ XXI nhằm tạo ra các giống cây trồng có năng suất cao đồng thời có khả năng chống chịu tốt, đòi hỏi ít đầu tư về kỹ thuật (thủy lợi, phân bón...).

Từ những năm đầu thập niên 70 của thế kỷ XX, Kỹ thuật di truyền (Gentech.) ra đời, kéo theo là sự bùng nổ ngành Công nghệ sinh học (Biotechnology) là sự tích hợp của nhiều bộ môn sinh học, hóa học và vật lí học. Một cuộc cách mạng mới trong sinh học đã bắt đầu và cho đến nay con người chưa lường hết được những thành tựu mà nó đang và sẽ đem lại.

1.3. Một số ứng dụng của các nghiên cứu sinh học

Nghiên cứu sinh học đã và đang đem lại nhiều nhiều ứng dụng to lớn cho con người.

- Trước hết, sinh học là ngành khoa học có nhiều ứng dụng trong sản xuất và đời sống con người. Sinh học đã và đang góp phần nâng cao năng suất cây trồng và vật nuôi trong nông, lâm, ngư nghiệp, giúp tăng nhanh nguồn lương thực, thực phẩm, đáp ứng nhu cầu đời sống ngày càng tăng của nhân loại.

- Y học được coi là lĩnh vực ứng dụng nhiều nhất các thành tựu của những nghiên cứu sinh học. Thậm chí có nhiều phát minh lớn trong sinh học đã góp phần tạo nên những cuộc cách

mạng trong y học. Ví dụ: việc tìm ra vacxin, tìm ra cơ chế gây viêm nhiễm của các vi sinh vật đã giúp ngăn ngừa nhiều bệnh dịch hiểm nghèo; các thuốc chữa bệnh có nguồn gốc từ sinh vật như các dược thảo, các chất chiết xuất từ các cơ thể sinh vật, các thuốc kháng sinh...

- Kiến thức sinh học cũng rất cần cho giáo dục. Việc hiểu biết tâm sinh lí của từng lứa tuổi, các nghiên cứu về cơ chế của trí nhớ và tìm ra các gen, các chất làm tăng trí nhớ hứa hẹn sự tiến bộ vượt bậc của xã hội loài người.

- Cơ sở sinh học của các hoạt động xã hội là vấn đề quan trọng. Luật hôn nhân gia đình quy định cấm kết hôn giữa những người có họ hàng trực hệ 3 đời, dựa trên cơ sở giao phối cận huyết dễ sinh các bệnh di truyền.

- Kỹ thuật di truyền ra đời, đang tạo sự bùng nổ về công nghệ sinh học mới, mở ra triển vọng vô cùng to lớn để hiểu biết và cải tạo thế giới sinh vật:

+ Nhân nhanh giống cây trồng

+ Thu nhận các hợp chất hóa học quý bằng nuôi cấy tế bào

+ Giải mã bộ gen người

+ Thụ tinh trong ống nghiệm

+ Điều trị bằng liệu pháp gen ...

1.4. Mối quan hệ của học phần Sinh học với các học phần khác

Sinh học (Biology) là học phần nhập môn, giúp cho sinh viên thấy được toàn cảnh những kiến thức liên quan đến sinh học mà họ sẽ được đào tạo ở các chuyên ngành khoa học nông lâm và y dược. Có thể ví về học phần Sinh học như là sự giới thiệu cho sinh viên thấy và biết "toàn bộ rừng" để rồi sau đó họ sẽ bước vào các chuyên ngành, tìm hiểu "từng cây của rừng".

Sinh học cung cấp cho sinh viên các chuyên ngành nông lâm ngư nghiệp và y dược những kiến thức cơ bản và hiện đại về bản chất và các đặc trưng của sự sống, làm cơ sở cho việc tiếp thu các học phần cơ sở và chuyên ngành, đồng thời giúp cho sinh viên thấy được mối liên hệ hữu cơ giữa các bộ môn và những kiến thức cần thiết cho từng học phần. Sinh học cho thấy mối tương quan giữa các chuyên ngành giải phẫu tổ chức học, tế bào học, sinh lí học, sinh hóa học, di truyền học, sinh thái học và bảo vệ môi trường...

Sinh học còn là cơ sở giúp sinh viên tiếp thu các lĩnh vực sinh học khác (sinh thái, hệ thống học thực vật, hệ thống học động vật, sinh lí, sinh hóa, di truyền...).

Một yêu cầu hết sức quan trọng đối với giảng viên giảng dạy học phần Sinh học là phải cung cấp cho sinh viên một khối lượng liến thức rộng lớn về sinh học, đặc biệt là cung cấp cho họ các thuật ngữ khoa học sinh học chính xác, làm cơ sở để học tiếp các học phần tiếp theo.

MỤC LỤC

Chương 1. MỞ ĐẦU 1
1.1. Sinh học – khoa học về sự sống 1
1.2. Sơ lược lịch sử phát triển 1
1.3. Một số ứng dụng của các nghiên cứu sinh học 2
1.4. Mối liên quan giữa sinh học và các ngành khoa học khác 2
Phần thứ nhất. SINH HỌC PHÂN TỬ 3
Chương 2. THÀNH PHẦN HÓA HỌC CỦA SỰ SỐNG 3
2.1. Các nguyên tố và liên kết hoá học trong cơ thể sống 3
2.2. Các chất vô cơ 5
2.3. Các chất hữu cơ 7
Chương 3. TÁI BẢN ADN (NHÂN ĐÔI ADN, SAO CHÉP ADN) 17
3.1. Cơ chế sao chép bán bảo lưu 17
3.2. Cơ chế sao chép ngược 20
Chương 4. PHIÊN MÃ (SAO MÃ, TỔNG HỢP ARN) 22
4.1. Thời điểm 22
4.2. Các yếu tố tham gia tổng hợp mARN 22
4.4. Các giai đoạn 22
Chương 5. DỊCH MÃ (GIẢI MÃ THÔNG TIN DI TRUYỀN, TỔNG HỢP PROTEIN) 24
5.1. Gen và mã thông tin di truyền 24
5.2. Các thành phần tham gia giải mã thông tin di truyền. 25
5.3. Các giai đoạn giải mã thông tin di truyền. 26
5.4. Điều hoà sinh tổng hợp protein (điều hoà hoạt động gen). 28
Phần thứ hai. SINH HỌC TẾ BÀO. 33
Chương 6. CẤU TRÚC TẾ BÀO 33
6.1. Đại cương về tế bào. 33
6.2. Cấu trúc tế bào Nhân thực (Eucaryota). 35
6.3. Cấu trúc tế bào Tiền nhân (Procaryota). 43
Chương 7. SỰ PHÂN CHIA TẾ BÀO 44
7.1. Chu kỳ tế bào và sự nguyên phân. 44
7.2. Nguyên nhân của sự nguyên phân. 46
7.3. Giảm phân và sự phát triển của tế bào sinh sản ở động vật. 47
7.4. Sự phân bào trực tiếp (phân bào không có tơ – amitose). 50
Chương 8. SINH LÍ SINH HÓA TẾ BÀO 50
8.1. Sự vận chuyển các chất qua màng tế bào. 50
8.2. Trao đổi chất tế bào. 58

Phần thứ ba. SINH HỌC CƠ THỂ. 78
Chương 9. SINH SẢN, SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN 78
9.1. Sự sinh sản. 78
9.2. Sự phát triển phôi. 80
9.3. Sự sinh trưởng (phát triển hậu phôi). 80
9.4. Sự điều hòa quá trình sinh trưởng và phát triển. 80
Phần thứ tư. ĐA DẠNG SINH HỌC. 83
Chương 10. ĐA DẠNG LOÀI. 83
10.1. Loài và các bậc phân loại. 83
10.2. Đa dạng loài trên thế giới. 83
10.3. Đa dạng loài ở Việt Nam. 86
Chương 11. ĐA DẠNG SINH THÁI 86
11.1. Khái niệm về hệ sinh thái. 86
11.2. Cấu trúc và chức năng của hệ sinh thái. 86
11.3. Khái quát về các hệ sinh thái trên mặt đất. 88
11.4. Đa dạng sinh thái ở Việt Nam. 90
Chương 12. ĐA DẠNG DI TRUYỀN. 92
12.1. Khái niệm về gen và chức năng của gen. 92
12.2. Đa dạng gen trên thế giới và ở Việt Nam. 92
12.3. Các quy luật di truyền liên quan đến đa dạng gen. 93
12.4. Các quy luật biến dị liên quan đến đa dạng gen – Biến dị tổ hợp và đột biến. 93
MỤC LỤC 94
TÀI LIỆU THAM KHẢO 96

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Lê Huy Bá (Chủ biên).
Tài nguyên môi trường và Phát triển bền vững.
NXB Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội, 2002.

2. Phan Trọng Cung.
Sinh học I - Sinh học cơ sở.
NXB Đại học và giáo dục chuyên nghiệp, Hà Nội, 1990.

3. Lê Trọng Cúc.
Đa dạng sinh học và bảo tồn thiên nhiên.
NXB ĐHQG Hà Nội, 2002.

4. Hoàng Đức Cự.
Sinh học đại cương (tập I, II).
NXB ĐHQG Hà Nội, 1998.

5. Nguyễn Đình Giậu.
Sinh học đại cương (Sinh học thực vật, Sinh học động vật).
NXB ĐHQG TP Hồ Chí Minh, 2000.

6. Phạm Thành Hổ.
Sinh học đại cương - Tế bào học, di truyền học và học thuyết tiến hoá.
NXB ĐHQG TP Hồ Chí Minh, 2004.

7. Phan Cự Nhân (chủ biên).
Sinh học đại cương (tập I, II).
NXB ĐH Sư Phạm, Hà Nội, 2004 - 2005.

8. W. D. Phillips and T.J. Chilton,1991.
Sinh học Tập I (bản dịch của Nguyễn Bá, Nguyễn Mộng Hùng, Trịnh Hữu Hằng..., 1999).
NXB Giáo dục, Hà Nội.

9. John H. Postlethwait, Janet L. Hopson.
Modern biology.
Holt, Rinehart and Winston, 2006.

Phần thứ nhất. SINH HỌC PHÂN TỬ

Chương 2. THÀNH PHẦN HÓA HỌC CỦA SỰ SỐNG

2.1. Các nguyên tố và liên kết hóa học trong cơ thể sống

2. 1. 1. Các nguyên tố hóa học

Trong 109 nguyên tố có trong tự nhiên thì có 60 nguyên tố có trong các sinh vật và 16 nguyên tố được sử dụng trong tất cả các sinh vật để cấu tạo nên cơ thể sống. Những nguyên tố này được gọi là nguyên tố sinh học.

Các nguyên tố sinh học chia làm 3 nhóm:

* Các nguyên tố tham gia cấu tạo chất hữu cơ như: C, N, H, O, P, S.

* Các ion : K^+, Na^+, Cl^-, Mg^{++}, Ca^{++},

* Các nguyên tố chỉ có dấu vết: Fe, Cu, Zn, Mn, Co, (Al, Mo, Si, I, B, Ni)

Trong cơ thể sinh vật C, H, O, N chiếm tới hơn 96% khối lượng của cơ thể, chúng được gọi là nguyên tố đa lượng, có vai trò quan trọng cho sự sống. Các nguyên tố khác có rất ít (dạng vết) được gọi là vi lượng hay vi tố.

Các nguyên tố sinh học tham gia vào cấu tạo cơ thể sống với một tỷ lệ khác nhau và có vai trò đặc trưng riêng. Ví dụ:

* Oxy (O) chiếm tỷ lệ 65%, tham gia vào quá trình hô hấp, có trong nước và hầu hết các chất hữu cơ.

* Carbon (C) chiếm tỷ lệ 18%, có thể tạo liên kết với 4 nguyên tử khác, tạo khung chất hữu cơ.

* Hydro (H) chiếm tỷ lệ 10%, là thành phần của nước và hầu hết các chất hữu cơ.

* Nitơ (N) chiếm tỷ lệ 3%, thành phần của các protein, axít nucleic.

* Phospho (P) chiếm tỷ lệ 1%, thành phần của axít nucleic, màng sinh học, xương…, giữ vai trò quan trọng trong chuyển hóa năng lượng

* Lưu huỳnh (S) chiếm tỷ lệ 0,3%, có mặt trong thành phần của phần lớn protein.

* Natri (Na) (Sodium), chiếm tỷ lệ 0,2% là cation chủ yếu trong dịch của mô, giữ vai trò quan trọng trong cân bằng chất dịch, trong dẫn truyền xung thần kinh.

* Clo (Cl) khoảng 0,1%, là anion chủ yếu của dịch cơ thể, có vai trò trong cân bằng nội dịch

* Sắt (Fe) (Ferrum) vết, là thành phần của hemoglobin, myoglobin và một số enzyme.

* Iot (I) vết là thành phần của hormon tuyến giáp

2. 1. 2. Các liên kết hóa học

Các tính chất hóa học của một nguyên tố trước tiên được xác định bởi số lượng và sự sắp xếp của các điện tử lớp năng lượng ngoài cùng. Liên kết hóa học là lực hút gắn 2 nguyên tử với nhau. Mỗi liên kết chứa một thế năng hóa học nhất định. Hai liên kết hóa học chủ yếu là liên kết cộng hóa trị và liên kết ion. Nhưng các liên kết có vai trò quan trọng trong các hoạt động sống là liên kết Hydro, liên kết Van der Waals, liên kết kỵ nước.

* *Liên kết cộng hóa trị* được tạo ra do góp chung điện tử giữa các nguyên tử. Liên kết cộng hóa trị rất bền vững, sự hình thành hay phá vỡ liên kết này đòi hỏi một năng lượng lớn.

Ví dụ: Trong phân tử nước có 2 nguyên tử H liên kết cộng hóa trị với 1 nguyên tử Oxy.

* *Liên kết ion* là tương tác tĩnh điện do hai nhóm có điện tích trái dấu. Những nguyên tử có 1, 2, 3 điện tử ở lớp ngoài cùng có xu hướng mất điện tử trở thành các ion mang điện dương (cation). Các nguyên tử có 5 hay 6, 7 điện tử ở lớp ngoài cùng có xu hướng nhận điện tử trở thành ion mang điện âm (anion). Liên kết ion khác với liên kết cộng hóa trị là không góp chung điện tử. Ví dụ : $Na^+ + Cl^- = NaCl$

* *Liên kết Hydro* có xu hướng hình thành giữa nguyên tử có điện âm như Oxy hay Nitơ với nguyên tử Hydro. Các liên kết Hydro có thể được tạo giữa các phần của một phân tử hay giữa các phân tử. Các liên kết Hydro yếu hơn liên kết cộng hóa trị 20 lần nhưng giữ vai trò rất quan trọng trong các hoạt động sống.

Ví dụ: Sự hình thành các liên kết Hydro của các phân tử nước.

* *Liên kết Van der Waals* xảy ra khi các phân tử gần kề nhau do tương tác giữa các đám mây điện tử. Liên kết này rất yếu do đó để có ý nghĩa, nó phải tồn tại với số lượng lớn, bề mặt tiếp xúc của hai phân tử cực đại.

Ví dụ: Cấu trúc bổ sung giữa kháng nguyên và kháng thể cho phép hình thành một số lượng lớn liên kết Van der Waals (Watson và cs 1989).

* *Tương tác kỵ nước* xảy ra giữa các nhóm của những phân tử không phân cực. Chúng có xu hướng xếp kề nhau và không tan trong nước như trường hợp các giọt dầu nhỏ tự kết nhau.

Các liên kết Hydro, ion, lực Van der Waals yếu hơn liên kết cộng hóa trị nhiều nhưng chúng xác định tổ chức của các phân tử khác nhau trong tế bào, nhờ chúng các nguyên tử dù đã có liên kết cộng hóa trị trong cùng phân tử vẫn có thể tương tác lẫn nhau.

Các tương tác yếu giữ vai trò quan trọng vì chúng xác định vị trí tương đối giữa các phân tử và định hình những phân tử mềm dẻo như protein và axít nucleic.

2. 2. Các chất vô cơ

Trong thành phần chất sống, các chất vô cơ chiếm tỉ lệ nhiều hơn các chất hữu cơ. Chúng gồm có nước các axít, base, muối và các chất khí hòa tan. Trong số này nước chiếm tỷ lệ cao nhất và quan trọng nhất cho sự sống.

2. 2. 1. Nước (H_2O)

Nước chiếm ưu thế trong thành phần của tế bào (70-80%), cá biệt như con sứa nước chiếm 98%, ở động vật có vú nước chiếm 2/3 trọng lượng cơ thể. Nước là chất vô cơ đơn giản, có những tính chất lý hóa đặc biệt nên chiếm phần lớn chất sống và sự sống bắt nguồn từ môi trường nước.

Nước có mặt trong tế bào ở hai dạng: dạng tự do và liên kết.

* Nước tự do chiếm đến 95% tổng số nước của tế bào và chủ yếu được dùng làm chất dung môi và môi trường khuếch tán của hệ keo nguyên sinh chất.

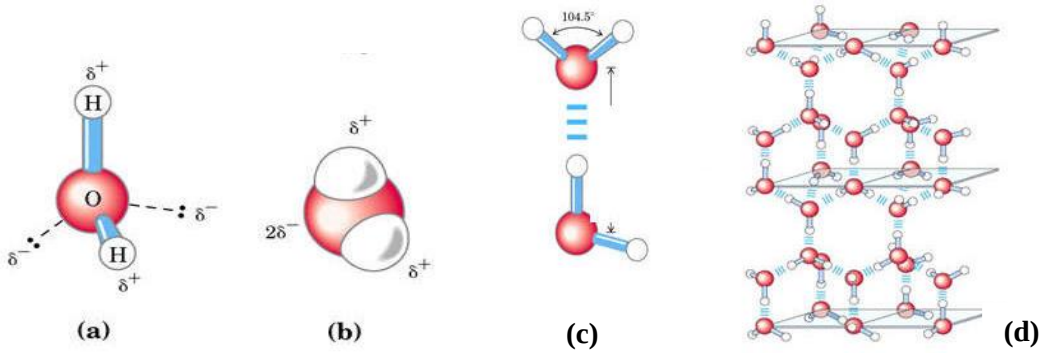
* Nước liên kết chỉ chiếm 4-5% tổng số nước của tế bào và liên kết lỏng lẻo với protein bởi các liên kết hydro và liên kết khác; là thành phần cấu trúc sợi của các đại phân tử.

Về mặt hóa học phân tử nước có một nguyên tử oxy và hai nguyên tử hydro. Điện tích chung của phân tử nước trung hòa, nhưng các điện tử phân bố không đối xứng nên làm phân tử nước phân cực. Nhân của nguyên tử oxy kéo một phần các điện tử của hydro làm cho vùng nhân trở nên hơi có điện tích âm ở hai góc, còn nhân của các nguyên tử hydro trở nên hơi điện dương. Do sự phân cực, hai phân tử nước ở kề nhau có thể tạo thành liên kết hydro và tập hợp lại thành mạng lưới

Do bản chất phân cực, các phân tử nước tập hợp xung quanh các ion và các phân tử khác phân cực. Các chất tham gia với các liên kết hydro của nước gọi là ưa nước và dễ hòa tan trong nước. Các phân tử không phân cực làm đứt mạng lưới liên kết hydro của nước. Chúng là các phân tử kỵ nước. Các phân tử kỵ nước có thể đẩy các phân tử nước để đứng kề nhau.

* Vai trò: Nước là dung môi để các chất hòa tan thực hiện phản ứng và ổn định cấu trúc tế bào. Nước còn tham gia vào nhiều phản ứng khác nhau và cần thiết cho các quá trình bài tiết các chất ra khỏi tế bào. Ngoài ra nước còn tham gia vào xây dựng cấu trúc tế bào, điều hòa thân nhiệt cho cơ thể.

Hàm lượng nước trong cơ thể thay đổi theo tuổi và hoạt tính trao đổi chất, phôi chứa hàm lượng nước cao nhất 90-95%. Hàm lượng nước ở các mô khác nhau tuỳ vào thuộc tính trao đổi chất của mô. Ví dụ: Ở chất xám nước chiếm 85%, chất trắng 75%, ở xương 20% và men răng chỉ có 10%.



Hình 2. 1. Cấu trúc không gian của nước (a,b), liên kết hydro (c), các phân tử nước tạo mạng lưới (d)

Như vậy, nước không những là thành phần chủ yếu cấu tạo trực tiếp tế bào mà còn là môi trường sống của tế bào, mọi quá trình sống của tế bào đều xảy ra trong môi trường nước.

Lượng nước trong cơ thể luôn thay đổi. Nước trong tế bào được hình thành do kết quả của quá trình trao đổi chất, nhưng chủ yếu được bổ sung thường xuyên từ ngoài vào.

2. 2. 2. Muối khoáng

Trong cơ thể ngoài nước ra còn có các chất vô cơ khác như axít, base, muối vô cơ và các nguyên tố kim loại. Có 2 dạng muối khoáng là dạng phân ly và dạng cấu trúc ít tan và không tan. Ở động vật có xương, bộ xương chứa nhiều chất vô cơ nhất (khoảng 1/10 trọng lượng cơ thể, chủ yếu là Ca). Các chất vô cơ thường gặp là NaCl, KCl, $NaHCO_3$, $CaCl_2$, $CaCO_3$, $MgSO_4$, NaH_2PO_4, các ion kim loại muối như I, Zn, Fe, Co, ...

Đặc điểm quan trọng của chúng là tính chất điện phân cho ra các cation (+) và các anion (-) từ đó chúng kết hợp với ion H^+ và OH^- để làm thay đổi pH môi trường. Các cation và anion có thể kết hợp với nhau tạo thành axít, base hay trung tính:

$H^+ + HCO_3^- \rightarrow H_2CO_3$ có tính axít

$NH_4^+ + OH^- \rightarrow NH_4OH$ có tính base

* Vai trò: Tuy nồng độ thấp, nhưng muối có vai trò đáng kể trong tế bào và cơ thể. Sự cân bằng các muối giúp cho hoạt động sinh lí xảy ra bình thường.

Nhiều ion muối khoáng tham gia cấu tạo enzyme. Muối phosphats có vai trò quan trọng đối với trao đổi chất và trao đổi năng lượng.

Ví dụ: - Hoạt động tim rối loạn khi nồng độ K^+,Na^+, Ca^{2+} mất cân bằng.

- NaCl duy trì áp suất thẩm thấu, giữ nước trong mô, khi muối trong mô tăng, áp suất thẩm thấu tăng do đó mô phải giữ nước để giảm áp suất thẩm thấu.

2. 2. 3. Các khí hòa tan

Dịch cơ thể chứa các khí hòa tan:

* Khí Cacbonic CO_2 chỉ chiếm 0,03% trong không khí. Trong cơ thể sinh vật lượng CO_2 có thể nhiều hơn do quá trình oxy hóa chất hữu cơ sinh ra. Ở thực vật khí CO_2 được sử dụng để làm nguồn nguyên liệu tổng hợp các chất hữu cơ.

* Oxy có nhiều trong không khí (20-21%) hòa tan khá nhiều trong tế bào, tham gia vào các phản ứng oxy hóa để tạo ra năng lượng cần thiết cho hoạt động của sinh vật.

* Nitrogen (nitơ) có nhiều trong không khí (79%) nhưng là khí trơ, chỉ có một số vi sinh vật có khả năng cố định nitơ trong không khí. Các sinh vật khác sử dụng nitrogen ở dạng hợp chất mà không sử dụng ở dạng khí.

2. 3. Các chất hữu cơ

Các chất hữu cơ là những chất đặc trưng cho cơ thể sinh vật. Chúng có số lượng rất lớn, đa dạng nhưng được tạo nên theo những nguyên tắc chung cho cả thế giới sinh vật. Chúng có thể chia làm 4 nhóm chính: gluxit, lipit, protein và axít nucleic. Có thể phân biệt chúng làm hai loại chất: các chất hữu cơ phân tử nhỏ và đại phân tử sinh học.

Các chất hữu cơ phân tử nhỏ như carbohydrate, lipit và các đơn phân cấu tạo nên protein và axít nucleic là axít amin và nucleotit.

Các đại phân tử sinh học như protein, axít nucleic. Đó là những polymer được cấu tạo từ các đơn phân (monomer) xếp theo trình tự đặc trưng nên còn gọi là các đại phân tử thông tin.

2. 3. 1. Gluxit (Carbohydrat)

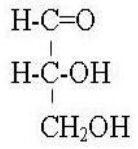
Gluxit là hợp chất hữu cơ chứa C, H, O theo tỷ lệ 1C: 2H: 1O. Gluxit được chia làm 3 nhóm: monosaccarit, oligosaccarit và polysaccarit.

2. 3. 1. 1. Monosaccarit

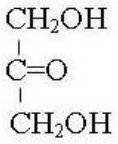
Monosaccarit là những đường đơn giản có công thức cấu tạo $C_n(H_2O)_n$, số n từ 3-7. Các đường đơn là các aldehyde (nhóm -CO ở vị trí C1) hay ketone (nhóm -CO ở vị trí C2) có thêm 2 hay nhiều nhóm hydroxyl. Đường đơn thường phân loại theo số cacbon có trong chúng.

Một số đường đơn quan trọng với sinh vật:

* Đường 3C (triose): glyceraldehyde, dihydroxyacetone, tham gia trong quá trình đường phân, trao đổi chất.



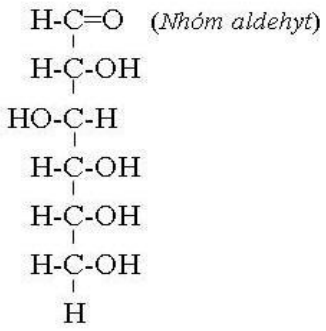
Glyceraldehyde



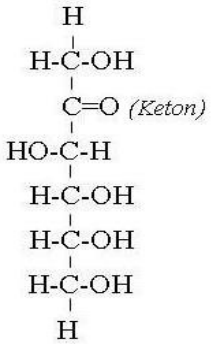
Dihydroxyacetone

* Đường 5C (pentose): Ribose $C_5H_{10}O_5$ và Deoxyribose $C_5H_{10}O_4$,tham gia cấu tạo axít nucleic và các phản ứng trao đổi chất.

* Đường 6 C (hexose): glucose, fructose $C_6H_{12}O_6$. Glucose là nguyên liệu tổng hợp các chất hữu cơ khác và nguyên liệu của quá trình hô hấp.



Glucose



Fructose

Monnosaccarit có đồng phân cấu trúc. Ví dụ như glucose và fructose là monosaccarit có n>4, (đường pentose và hexose) có thể tồn tại dưới *dạng vòng*, cùng với dạng chính có mạch thẳng, do sự phản ứng của nhóm alđehyde hay keton với nhóm hydroxyl. Đó là đặc tính hóa học rất quan trọng của gluxit vì cấu trúc mạch vòng là các đơn phân cần thiết cho việc tạo các đường phức.

Các nguyên tử carbon được đánh số thứ tự 1, 2, 3…từ đầu gần nhất với nhóm aldehyde hay ketone. Và ở dạng vòng chúng có các đồng phân không gian α (nhóm OH ở C1 bên dưới H) và β (nhóm C1 ở bên trên H)

Monosaccarit có đồng phân quang học dạng D và L (hình của cái dạng này chính là dạng khác qua mặt phẳng gương). Dạng D có khả năng quay mặt phẳng ánh sáng phân cực về phía trái và L có khả năng quay mặt phẳng phân cực ánh sáng về bên trái. Phần lớn monosaccarit trong tự nhiên thuộc nhóm D.

2. 3. 1. 2. Oligosaccarit

Oligosaccarit bao gồm từ 2-10 monosaccarit cấu tạon nên.Disaccarit là một oligosaccarit quan trọng, được tạo thành do sự trùng hợp của 2 monosaccarit (do carbon mang nhóm aldehyde hay ketone có khả năng liên kết với nhóm hydroxyl trên phân tử đường thứ hai) và mất một phân tử nước. Công thức $C_{12}H_{22}O_{11}$. Liên kết tạo thành gọi là liên kết glycosic.

Ví dụ một số disaccarit thông dụng thường có trong cơ thể sinh vật.

* Saccarose (Saccharose - đường ăn thông dụng, đường mía, củ cải): liên kết glucose α 1,2 fructose.

* Mantose (Maltose - đường mạch nha): liên kết glucose α 1,4 glucose

* Lactose (đường sữa): liên kết galactose β 1,4 glucose.

Trong trao đổi chất đường đôi sẽ bị bẻ gãy thành đường đơn để chuyển hóa thành năng lượng dự trữ trong ATP cung cấp cho mọi hoạt động sống của tế bào.

2. 3. 1. 3. Polysaccarit

Polysaccarit là đường đa có cấu tạo từ 11 monosaccarit trở lên. Có hai dạng polysaccarit thuần và polysaccarit hỗn hợp.

* Polysacharide thuần được tạo thành do phản ứng trùng hợp nhiều monomer (glucose) và mất các phân tử nước tương ứng. Các glucose tạo mạch thẳng nhờ liên kết C1-C4 (1, 4), hay ghép nhánh do liên kết ở C1-C6 (1, 6).

Một số polysaccarit quan trọng đối với sinh vật như:

- *Tinh bột* gồm hàng ngàn phân tử glucose cấu tạo, thành phần 10-20% amylose tan trong nước, 80-90% amylopectin không tan trong nước. Tinh bột là chất dự trữ của tế bào thực vật.
- G*lycogen* là chất dự trữ của tế bào động vật. Nó có cấu trúc phân tử rất giống amylopectin nhưng phân nhánh nhiều, tan trong nước.
- *Xenllulose (Cellulose)* với số đơn vị glucose là 300-15000, không xoắn cuộn, mạch thẳng không phân nhánh, tạo vi sợi và vách tế bào thực vật.
- *Dextran* là chất dự trữ của vi khuẩn, có độ nhớt cao. Dextran có cấu tạo 500 phân tử glucose, mạch thẳng không phân nhánh.

* Polysaccarit hỗn hợp là ngoài thành phần đường có liên kết với các thành phần hay nguyên tố khác.

Polysaccarit hỗn hợp như acetyl-glucosamin là thành phần cấu tạo nên *Chitin* vỏ của các loài giáp xác và côn trùng.

Có những polysaccarit phức tạp trong cấu trúc có chứa axít phosphoric hay sulfuric. Chúng có thể ở trạng thái tự do hoặc liên kết với protid, đóng vai trò đặc biệt làm chất gian bào.

Gluxit có thể gắn với protein tạo nên *glycoprotein* hay gắn với lipit tạo nên *glycolipit*. Các phân tử này thường nằm ở màng tế bào và có vai trò đặc biệt trong việc thu nhận thông tin.

* Vai trò của gluxit:

- Gluxit có vai trò rất quan trọng tham gia vào các quá trình trao đổi chất, là nguồn cung cấp năng lượng chủ yếu của sinh vật, đảm bảo 60% năng lượng mà quan trọng là glucose.

- Gluxit là nguồn dự trữ năng lượng của sinh vật. Thực vật tổng hợp nên các đường đơn, đường đôi và tinh bột. Động vật dự trữ ở dạng glycogen, glycogen khi cần thì biến đổi thành glucose.

- Gluxit còn là nguồn nguyên liệu tổng hợp nên các chất khác, quan trọng là axít nucleic.

- Gluxit tham gia vào thành phần cấu trúc của tế bào như cellulose, chitin, glycoprotein…

2. 3. 2. Lipit

Lipit là những hợp chất hữu cơ có trong tế bào sống không tan trong nước, tan trong các dung môi hữu cơ không phân cực như ether, benzen, cholorophorm, rượu nóng.

Lipit chia thành hai nhóm :

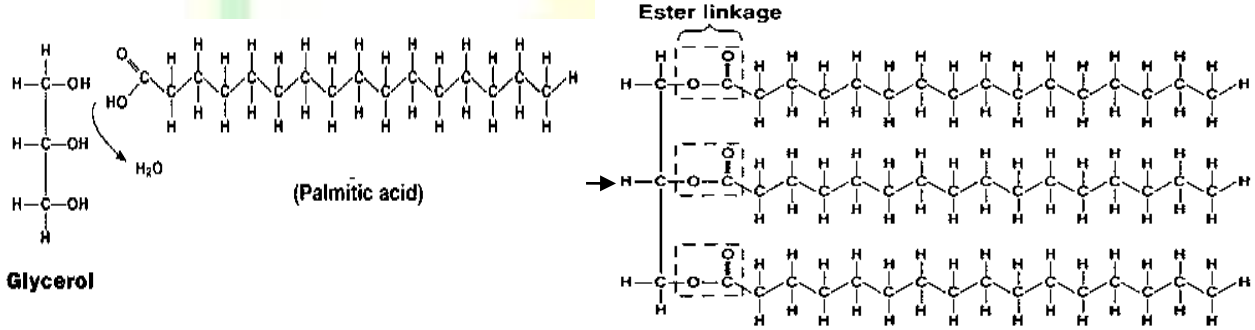
* Lipit đơn giản: là este của axít béo và rượu. Lipit nhóm này gồm triglyceride (mỡ, dầu), sáp và steroid.

* Lipit phức tạp: trong phân tử của chúng ngoài thành phần axít béo và rượu còn có các thành phần khác như gốc axít phosphoric, saccarit, colin. Phospholipit, glycolipit là những loại lipit phức tạp.

2. 3. 2. 1. Lipit đơn giản

* Mỡ và dầu được cấu tạo từ hai đơn vị cơ bản là các axít béo và glycerol.

Tất cả các axít béo đều gồm một nhóm carboxyl –COOH gắn vào đầu chuỗi hydrocacbon. Chuỗi thường có từ 4-24 gốc carbon, thường là mạch thẳng không phân nhánh mặc dù chúng có thể no (mỡ) hoặc chưa no (dầu). Axít hữu cơ có mạch hydrocacbon no như *axít palmitic* CH_3-$(CH_2)_{14}$-COOH, *axít stearic* CH_3-$(CH_2)_{16}$-COOH, hoặc không no (có nối đôi –CH=CH-) như *axít oleic* CH_3-$(CH_2)_7$-CH=CH-$(CH_2)_7$-COOH.



Hình 2. 2. Cấu trúc triglycerit

* Sáp là este của axít béo với rượu mạch dài (trừ glycerol), ví dụ sáp ong. Sáp ở trạng thái rắn ở nhiệt độ phòng và có nhiệt độ nóng chảy cao hơn so với mỡ. Sáp được phủ trên bề mặt lá, hoa, quả để chống nước, vi sinh vật xâm nhập.

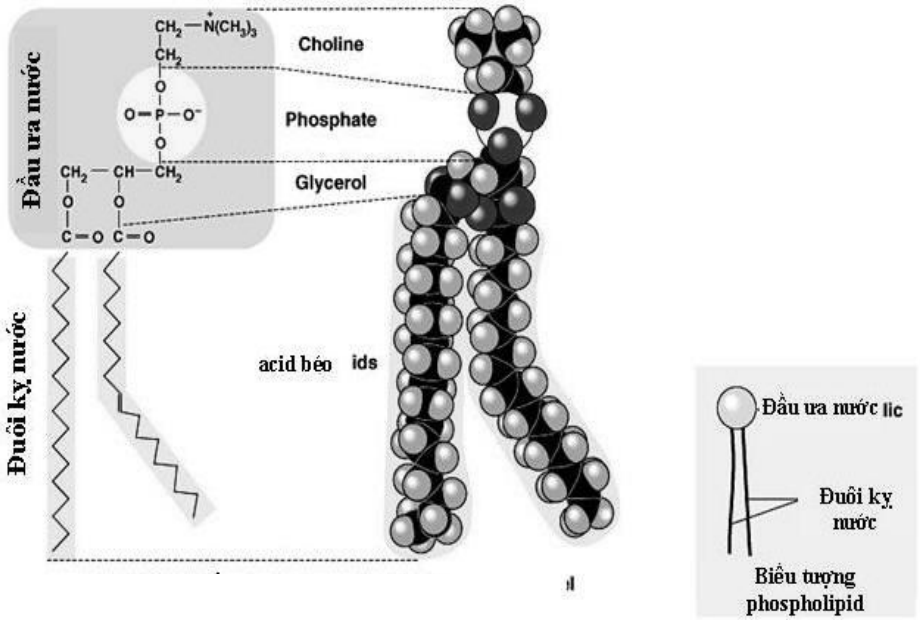
* Steroid là este của axít béo và rượu mạch vòng sterol. Steroid có rất nhiều loại, thường gặp là cholesterol trong cấu trúc màng tế bào và testosterol hormon sinh dục đực ở động vật có vú. Corticosteroid hormon của vỏ tuyến thượng thận.

2. 3. 2. 2. Lipit phức tạp

* Phospholipit: là loại lipit quan trọng nhất vì cùng với protein là thành phần chủ yếu của tất cả các màng tế bào. Các phospholipit và glycolipit tạo nên lớp màng lipit đôi là cơ sở của tất cả màng tế bào.

Về cấu trúc, phospholipit có mang hai nhóm -OH của một phân tử glycerol với 2 phân tử axít béo, còn nhóm -OH thứ ba gắn với 1 phân tử H_3PO_4. Tiếp theo phosphate lại gắn với các nhóm nhỏ khác phân cực (alcol phức). Lecitin là một phospholipit rất hay gặp ở thực vật và động vật, nhất là trong lòng đỏ trứng, tế bào thần kinh, hồng cầu.

Phospholipit có 1 đầu ưa nước và đuôi kỵ nước. Đầu ưa nước phân cực chứa axít phosphoric. Đuôi kỵ nước không phân cực gồm các chuỗi bên của các axít béo. Các phospholipit tham gia vào cấu tạo màng tế bào.



Hình 2. 3. Phospholipit

* Glycolipit: ví dụ monogalactozilglyceride, sulfuoglucozilglyceride có trong tế bào và các thành phần khác của lá. Các lipit này có vai trò quan trọng trong quá trình trao đổi chất. Ngoài ra, nhóm này còn có Spingoglycolipit, điển hình như cerebrozid có nhiều trong mô thần kinh, hồng cầu, bạch cầu, tinh trùng…

* Vai trò của Lipit:

- Các lipit tham gia vào cấu trúc của các màng tế bào ví dụ phospholipit và cholesterol.

- Các lipit giữ vai trò quan trọng trong tế bào, là nguồn dự trữ dài hạn của sinh vật Oxi hóa hoàn toàn 1g mỡ giải phóng 9,3 kcal cao hơn khi oxi hóa 1g glucose là 4,3 kcal.

- Các lipit bảo vệ các nội quan, như lớp mỡ dưới da, quanh phủ tạng, có khả năng chống mất nhiệt và cách nhiệt và các chấn động.

- Lipit là thành phần và dung môi của một số vitamin (A, D, E, K, ...), đảm bảo sự vận chuyển và hấp thu các chất hòa tan trong chất béo.

2. 3. 3. Protein

Protein chiếm một nửa các hợp chất C có trong cơ thể sống. Protein là phân tử polymer lớn cấu tạo bao gồm các đơn phân là các L-axít amin kết hợp với nhau bằng liên kết peptit. Các protein có cấu trúc rất đa dạng và có các chức năng chuyên hóa rất khác nhau như: enzyme, vận chuyển, các thụ thể, hormone, vận động, bảo vệ, cấu trúc, dự trữ...

Dựa vào hình dạng, protein có hai loại:

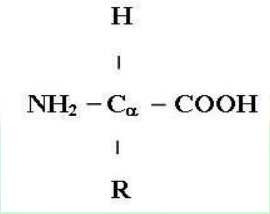
* Protein dạng sợi không tan và bền vững với nhiệt độ, pH. Protein dạng sợi là nguyên liệu cấu trúc cấu tạo các cơ quan, ví dụ như keratin (tóc, móng, sừng), collagen (trong da và mô liên kết).

* Protein hình cầu dễ tan và nhạy cảm với nhiệt độ, pH. Protein hình cầu có vai trò quan trọng đối với sinh vật, thực hiện nhiều chức năng chuyên hóa như enzyme xúc tác, vận chuyển, hormon, chất điều hòa ; ví dụ globulin huyết thanh, hemoglobin, albumin.

Dựa vào thành phần cấu tạo, protein phân thành protein đơn giản (chỉ có các amino axit) và protein phức tạp (trong thành phần có gắn thêm các nhóm không phải amino axit như kim loại, phospho, lipit,...)

2. 3. 3. 1. Axít amin (amino acid))

Axit amin là đơn vị cơ sở (monomer) cấu thành protein. Tất cả 20 axít amin (L-α-axit amin) có mặt trong protein đều có công thức tổng quát:



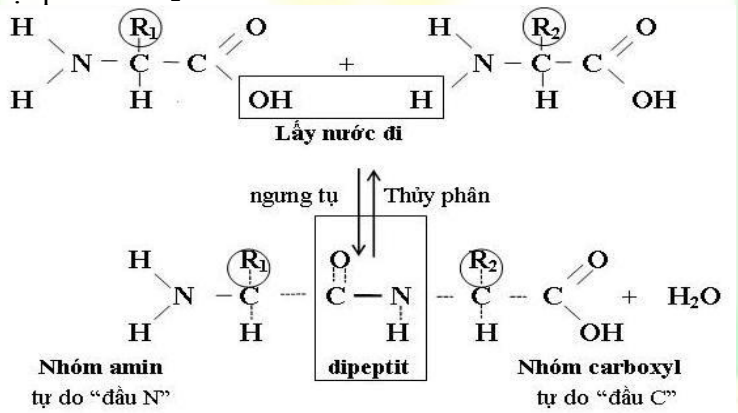
Trong đó, gốc R (mạch bên) cũng là phần khác duy nhất giữa 20 loại axit amin, quy định tính chất của từng loại. Nguyên tử C trung tâm (gọi là Cα), nối với các nhóm H, -NH2 (nhóm amine mang tính kiềm), -COOH (nhóm carboxyl mang tính axít).

Các axit amin tồn tại chủ yếu trong tự nhiên có nhóm amine đứng ở bên trái trục, được gọi là axit amin dạng L. Dạng D-axit amin chỉ tồn tại riêng biệt, ví dụ trong thành tế bào vi khuẩn.

Phần gốc R của axit amin có ý nghĩa quyết định đối với đặc tính của protein mà chúng tạo nên. Điều này không những có ý nghĩa đối với tính chất hóa học mà cả cấu trúc của protein. Dựa vào gốc R, các axít amin chia làm 4 loại

* Các axit amin với nhóm -R không phân cực: glycine, alanine, valine,...
* Các axit amin với nhóm -R phân cực (không tích điện): serine, asparagine, glutamine,...
* Các axit amin với nhóm -R kiềm (tích điện dương): lyzine, arginine, histidine...
* Các axit amin với nhóm -R axít (tích điện âm): aspartic axít, glutamic axít...

Các axit amin được nối với nhau bởi các liên kết peptit, liên kết này được hình thành do sự kết hợp nhóm amine của một axit amin với nhóm carboxyl của axit amin kế tiếp. Phản ứng kết hợp giải phóng một phân tử H_2O.



2. 3. 3. 2. Cấu trúc các phân tử protein

Peptit là một chuỗi nối tiếp nhiều axit amin (số lượng ít hơn 30). Với số lượng axit amin lớn hơn, chuỗi được gọi là polypeptit. Mỗi polypeptit có hai đầu tận cùng, một đầu mang nhóm amine tự do (đầu N), đầu kia mang nhóm carboxyl tự do (đầu C).

Protein được dùng để chỉ đơn vị chức năng, nghĩa là một cấu trúc phức tạp trong không gian chứ không phải đơn thuần là một trình tự axit amin. Chuỗi polypeptit có thể uốn thành cấu trúc hình gậy như trong các protein hình sợi hay cấu trúc khối cầu như trong các protein dạng

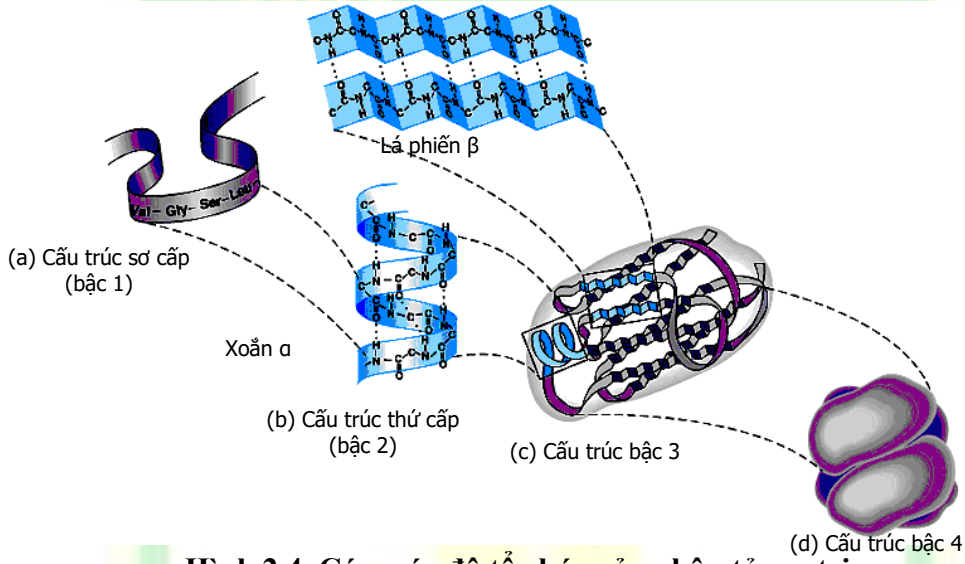
cầu hay một cấu trúc gồm cả hai dạng trên. Một protein có thể được hình thành từ nhiều chuỗi polypeptit.

Người ta thường phân biệt cấu trúc của phân tử protein thành bốn bậc:

*** Cấu trúc bậc 1**. Là trình tự sắp xếp các gốc axit amin trong chuỗi polypeptit. Cấu trúc này được giữ vững nhờ liên kết peptit (liên kết cộng hóa trị).

Tầm quan trọng của cấu trúc bậc một:

- Là cơ sở phân tử xác định tính chất hóa lý và hoạt tính của phân tử protein.
- Là cơ sở xác định cấu trúc không gian của phân tử protein từ đó quy định chức năng sinh học.
- Là yếu tố góp phần nghiên cứu bệnh lý phân tử.
- Do cấu trúc bậc một là bản phiên dịch mã di truyền nên cấu trúc này nói lên mối quan hệ họ hàng và lịch sử tiến hóa của sinh vật.



Hình 2.4. Các mức độ tổ chức của phân tử protein.

* **Cấu trúc bậc 2.** Là tương tác không gian giữa các gốc axit amin ở gần nhau trong chuỗi polypeptit. Cấu trúc được bền vững chủ yếu nhờ *liên kết hydro* hình thành giữa các liên kết peptit ở kề gần nhau, cách nhau những khoảng xác định. Nhóm biến đổi R không tham gia vào sự hình thành cấu trúc bậc 2.

Cấu trúc bậc 2 của phân tử protein: xoắn α (α-helix), lá phiến β và xoắn collagen. Loại α-helix là sợi ở dạng xoắn ốc, cuộn xung quanh một trục, mỗi vòng xoắn có 3,6 gốc axit amin.

Phiến gấp nếp β : Là chuỗi polypeptit được gấp nếp nhiều lần và được ổn định nhờ các liên kết hydro giữa các nguyên tử của các liên kết peptit trong đoạn kế nhau của chuỗi. Trong liên kết này các mạch đã được kéo căng ra dễ gấp nếp nhưng rất dễ bị đứt khi kéo căng thêm.

Ví dụ : Chuỗi a và β trong cấu trúc Hb trong hồng cầu.

Collagen là protein sợi gồm 3 chuỗi kết hợp với nhau rất bền vững, Collagen cấu tạo trong dây chằng, gân, sừng và các mô nối.

*** Cấu trúc bậc 3:** *Là tương tác không gian giữa các gốc axit amin ở xa nhau trong chuỗi polypeptit*, là dạng cuộn lại trong không gian của toàn chuỗi polypeptit.

Trong nhiều protein hình cầu có chứa các gốc cysteine, sự tạo thành các *liên kết disulfite* giữa các gốc cysteine ở xa nhau trong chuỗi polypeptit sẽ làm cho chuỗi bị cuộn lại đáng kể. Các liên kết khác, *như liên kết Van der Waals, liên kết tĩnh điện, phân cực, kỵ nước và hydrogen* giữa các mạch bên của các gốc axit amin đều tham gia làm bền vững cấu trúc bậc 3. Cấu trúc hình cầu của protein được gọi là cấu trúc bậc ba, đó chính là cấu trúc của enzyme.

Khi một chuỗi polypeptit tách ra khỏi ribosome sau khi tổng hợp và được đưa vào trong tế bào chất như là môi trường tạo hình thì nó sẽ hình thành nên cấu trúc tự nhiên rất nhanh, đặc biệt đối với cấu trúc hình cầu, đem lại cho protein những đặc tính sinh lý quan trọng.

* **Cấu trúc bậc 4:** *Là tương tác không gian giữa các chuỗi của các phân tử protein* gồm hai hay nhiều chuỗi polypeptit hình cầu. Mỗi chuỗi polypeptit này được gọi là một tiểu đơn vị (subunit). Sự kết hợp giữa các phân tử này lỏng lẽo và chủ yếu là do *liên kết hydrogen và kỵ nước*. Bằng cách này hai phân tử xác định có thể kết hợp với nhau tạo thành một dimer.

Chẳng hạn hemoglobin được tạo nên từ hai chuỗi α với mỗi chuỗi có 141 gốc axit amin và hai chuỗi β với mỗi chuỗi là 146 gốc axit amin.

Cấu trúc của một hoặc nhiều chuỗi polypeptit có ý nghĩa quan trọng đối với độ hòa tan và chức năng của chúng. Cấu trúc protein được hiểu là sự sắp xếp của những chuỗi riêng lẽ hoặc nhiều chuỗi, phụ thuộc nhiều vào độ pH của môi trường. Vì vậy, việc thường xuyên duy trì giá trị pH trong tế bào chất rất quan trọng, vì chỉ có như vậy chức năng hoạt động của các enzyme trong tế bào chất mới được đảm bảo.

Với những đặc điểm về cấu trúc và thành phần cấu tạo protein có chức năng sinh học đa dạng trong các cơ thể sống:

* Các chất xúc tác: Các enzyme là nhóm protein quan trọng nhất và lớn nhất. Có rất nhiều protein enzyme tham gia vào các chuỗi phản ứng trong quá trình trao đổi chất.

Các phân tử protein enzyme thường có cấu trúc hình khối cuộn và có trung tâm hoạt động.

Ví dụ: Ribonuclease thuỷ phân ARN, Cytocrom C tham gia vào dây chuyền điện tử.

* Các protein cấu trúc: Protein là yếu tố cấu trúc cơ bản của tế bào và mô như protein ở màng, chất nguyên sinh; collagen và elastin là protein chủ yếu của da và mô liên kết; keratin có trong tóc, sừng, móng và lông...

* Protein vận chuyển: Làm nhiệm vụ vận chuyển chất đặc hiệu từ vị trí này sang vị trí khác. Các nhóm protein trên màng tế bào thực hiện vận chuyển các chất xuyên màng cần thiết cho hoạt động sống, như vận chuyển glucose, axít amin.

Ví dụ hemoglobin vận chuyển O_2 từ phổi đến các mô, serum albumin vận chuyển axít béo từ mô dự trữ đến các cơ quan khác.

* Protein vận động: Một số protein đưa lại cho tế bào khả năng vận động, tế bào phân chia và co cơ. Các protein này ở dạng sợi hoặc dạng polymer hóa để tạo sợi. Ví dụ actin, myosin là protein vận động cơ. Tubolin là thành phần cơ bản của thoi vô sắc, có vai trò vận động lông, roi.

* Protein bảo vệ: Protein bảo vệ có một vai trò lớn trong sinh học miễn dịch. Đó là những kháng thể có khả năng chống lại sự xâm nhập của các kháng nguyên từ sinh vật gây bệnh. Những kháng thể này được gọi là globulin miễn dịch. Chúng chiếm khoảng 20% protein tổng số trong máu.

Một nhóm protein bảo vệ khác là protein làm đông máu thrombin và fibrinogen, ngăn cản sự mất máu của cơ thể khi bị thương.

* Protein dự trữ: Các protein là nguồn cung cấp các chất cần thiết được gọi là protein dự trữ.

Ví dụ, ovalbumin là protein dự trữ trong lòng trắng trứng cung cấp đủ nitơ cho phôi phát triển. Casein là protein sữa cung cấp nitơ cho động vật có vú còn non. Hạt ở thực vật bậc cao cũng chứa một lượng protein dự trữ lớn (khoảng 60%), cung cấp đủ nitơ cho quá trình hạt nảy mầm.

* Protein điều hòa quá trình trao đổi chất: Các protein có hoạt tính sinh học như hormon. Insulin điều hòa lượng đường trong máu, hormon tăng trưởng điều hòa quá trình trao đổi chất.

2. 3. 4. Axit nucleic

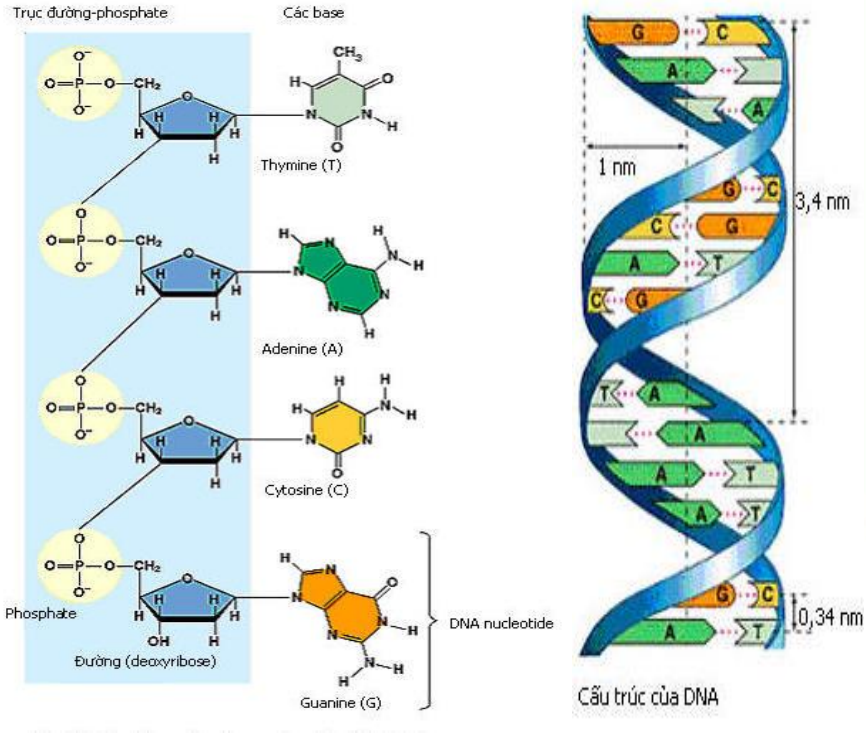
Nucleic axít, vật chất mang thông tin di truyền của các hệ thống sống, là một polymer hình thành từ các monomer là nucleotit. Các nucleotit được nối với nhau bằng liên kết phosphodiester tạo thành chuỗi dài. Nucleic acid gồm hai loại phân tử là axit deoxyribonucleic (ADN) và axit ribonucleic (ARN).

Mỗi *nucleotit* gồm ba thành phần: nhóm phosphate, đường pentose (đường 5 carbon) và một nitrogen base. Các nitrogen base thuộc hai nhóm: các purine gồm adenine (A) và guanine (G), các pyrimidine gồm thymine (T), cytosine (C) và uracil (U).

2. 3. 4. 1. Axít Deoxyribonucleic (ADN)

Việc xác định cấu trúc không gian của một phân tử sinh học phức tạp và quan trọng như ADN có vai trò quyết định trong việc giải thích chức năng của chúng. Đó là chứa thông tin di truyền cho quá trình sao chép và kiểm soát các hoạt động trong tế bào. Có nhiều nhà khoa học nghiên cứu về phân tử ADN như Schargaff, Franklin, Wilkins… Đặc biệt quan trọng vào năm 1953, Waltson và Crick đưa ra mô hình xoắn kép của ADN.

Phân tử ADN là một chuỗi xoắn kép gồm hai sợi đơn. Mỗi sợi đơn là một chuỗi nucleotit. Mỗi nucleotit gồm ba thành phần: nhóm phosphate, đường 2'-desoxyribose và một trong bốn base (adenine, cytosine, guanine và thymine). Khoảng cách giữa hai nucleotit là 3,4A^o. Phân tử ADN làm thành các vòng xoắn mỗi vòng có chiều cao 34A^o. Hai sợi đơn kết hợp với nhau nhờ các liên kết hydrogen hình thành giữa các base bổ sung nằm trên hai sợi: A bổ sung cho T (bằng 2 liên kết Hydro) và C bổ sung cho G (bằng 3 liên kết Hydrro). Mỗi sợi đơn có một trình tự định hướng với một đầu 5'phosphate tự do, đầu kia là 3' hydroxyl tự do (quy ước là 5' → 3'). Hướng của hai sợi đơn trong chuỗi xoắn kép ngược nhau, nên được gọi là hai sợi đối song.



Hình 2.5. Cấu tạo và cấu trúc phân tử ADN

Những phân tích cấu trúc hiện đại đã cho thấy cấu trúc của ADN không phải luôn luôn tương ứng với dạng được gọi là B mà Watson và Crick đã đưa ra. Do sự tác động của các hợp chất có trọng lượng nhỏ hoặc protein dạng B có thể chuyển sang dạng A (nén nhiều hơn) hoặc là dạng Z (xoắn trái).

Phân tử ADN trong nhiễm sắc thể của sinh vật Eucaryote ở dạng thẳng, còn ở phần lớn tế bào procaryote (vi khuẩn) phân tử ADN có dạng vòng. Dù ở dạng nào thì các phân tử ADN đều tồn tại dưới dạng cuộn chặt.

ADN Eucaryote có kích thước rất lớn (ví dụ ADN ở người có thể dài đến 1 m) nên phải có cấu trúc thích nghi với thể tích rất hạn chế của nhân. ADN phải cuộn xoắn ở nhiều mức độ, mức độ thấp nhất là nucleosome và mức độ cao nhất là cấu trúc nhiễm sắc chất. Trong nhân tế bào, các sợi vừa kể trên kết hợp chặt chẽ với nhiều protein khác nhau và cả với các ARN tạo thành nhiễm sắc chất, mức độ tổ chức cao nhất của ADN.

Các ADN ở Eucaryote có đặc điểm khác với ADN Procaryote. Toàn bộ phân tử ADN Procaryote đều mang thông tin mã hóa cho các protein trong khi đó ADN Eucaryote bao gồm những trình tự mã hóa (exon) xen kẽ với những trình tự không mã hóa (intron).

ADN có khả năng biến tính và hồi tính, có ý nghĩa rất quan trọng trong phương pháp lai phân tử. Biến tính là hiện tượng hai sợi đơn của phân tử ADN tách rời nhau khi các liên kết hydrogen giữa các base bổ sung nằm trên hai sợi bị đứt do các tác nhân hóa học (dung dịch kiềm, formamide, urea) hay do tác nhân vật lý (nhiệt). Sau đó, nếu điều chỉnh nhiệt độ và nồng độ muối thích hợp, các sợi đơn có thể bắt cặp trở lại theo nguyên tắc bổ sung, để hình thành phân tử ADN ban đầu, đó là sự hồi tính.

ADN là một đại phân tử sinh học có những tính chất và chức năng quan trọng:

- ADN có tính đặc trưng bởi số lượng thành phần, trật tự và cách xắp xếp của các nucleotit trong cấu trúc.

- Hàm lượng ADN đặc trưng cho mỗi loài, tỷ lệ A + G/T+ X cũng đặc trưng cho loài.

- Tính đặc trưng và ổn định: Sự nhân đôi và phân ly của nhiễm sắc thể và ADN trong giảm phân thành giao tử đơn bội sau đó nhờ thụ tinh để khôi phục bộ nhiễm sắc thể lưỡng bội duy trì được tính đặc trưng và ổn định của ADN qua các thế hệ của loài sinh sản hữu tính.

* Chức năng của ADN

- ADN là nơi lưu giữ các thông tin di truyền, là cơ sở di truyền ở mức phân tử. Là thành phần không thể thiếu được trong bất kỳ mọi cấu trúc tế bào và cơ thể sinh vật nào.

- Truyền đạt thông tin di truyền cho các thế hệ thông qua sự sao chép (tái bản) phân tử ADN mẹ thành 2 phân tử ADN con giống nhau và qua sự phân bào nguyên nhiễm.

- Truyền đạt thông tin từ trong nhân ra ngoài nhân, quy định tính trạng của cơ thể qua quá trình phiên mã cho ra các ARN và dịch mã để tổng hợp nên protein đặc thù tạo nên tính trạng đa dạng của sinh vật.

2. 3. 4. 2. Axít Ribonucleic (ARN)

Phân tử ARN có cấu tạo tương tự ADN nhưng có điểm khác biệt sau:

- Phân tử ARN là chuỗi đơn.

- Đường pentose của phân tử ADN là ribose ($C_5H_{10}O_5$) thay vì deoxyribose ($C_5H_{10}O_4$).

- Thymine (T), một trong bốn loại base hình thành nên phân tử ADN, được thay thế bằng uracil (U) trong phân tử ARN.

- Trong tế bào có ba loại ARN: ARN thông tin (mARN), ARN vận chuyển (tARN), ARN ribosome (rARN), mỗi loại đều có cấu trúc đặc thù riêng.

** ARN thông tin (mARN):* là bản sao của những trình tự nhất định trên phân tử ADN, có vai trò là chuyển thông tin mã hóa trên phân tử ADN đến bộ máy giải mã thành phân tử protein tương ứng. Có cấu trúc mạch đơn gồm một chuỗi polypeptit, chiếm 3-5% tổng số ARN.

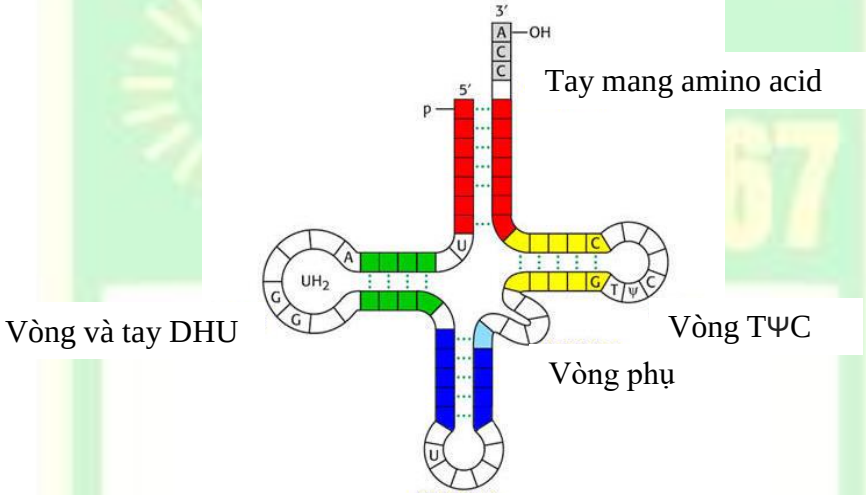
Trong tế bào Eukaryota mARN tính từ lúc sao mã xong phải trải qua một số biến đổi để trở thành mARN trưởng thành, cắt các đoạn intron và nối các đoạn exon với nhau.

Ngoài ra, khi sao mã, đầu 5’ được gắn với 7-methylguanosine và ba nhóm phosphat. (GPPP) giúp làm tăng khả năng tiếp hợp giữa mARN với ribosome và tránh sự phân cắt của enzyme. Sau đó đầu 3’ được gắn thêm 100 - 200 A (polyA), gắn polyA làm bền phân tử và có vai trò giúp RNA ra khỏi nhân.

** ARN vận chuyển (tARN):* Là các RNA nhỏ, có nhiệm vụ mang axit amin đặc hiệu đã được hoạt hóa đến Ribosome và cùng với mRNA đặt axit amin vào vị trí thích hợp trên chuỗi polypeptit trong quá trình giải mã; chiếm 10-15%.

Sự kết hợp giữa axit amin với tRNA nhờ enzyme đặc hiệu là amynoacyl-tARN synthetase (AAS) cũng đặc hiệu cho từng axit amin.

tARN có cấu trúc không gian hình chĩa ba với một số vòng tạo xoắn theo nguyên tắc bổ sung và một số vòng không tạo xoắn. Trên tARN có các vị trí đặc biệt sau:



Hình 2. 6. Cấu trúc của ARN vận chuyển

- Vị trí gắn axit amin: là dãy ACC ở đầu 3’
- Vị trí bộ ba đối mã (anticodon): gồm 3 nucleotit bổ sung cho codon mã hóa trên mARN, giúp cho tARN nhận biết chính xác đơn vị mã tương ứng trên mARN.
- Nhánh TΨC nhánh nhận diện Ribosome giúp tARN định vị trong Ribosom.
- Vòng DHU (chứa hydrouridine) là nhánh nhận diện enzyme, giúp tARN chịu tác dụng của enzyme AAS.
- Vòng phụ: Có trên 60 loại tARN khác nhau mà chỉ có 20 loại axit amin. Như vậy một loại axit amin có thể được liên kết và vận tải bởi vài loại tARN khác nhau. ARN vận chuyển được tổng hợp từ các gen chuyên trách, 40 - 80 gen ở Prokaryota, 520 - 1450 gen ở Eukaryota.

** ARN ribosome (rARN)*: là loại ARN chiếm cao nhất 80% tổng số RNA tế bào, tham gia vào việc cấu tạo nên các tiểu phần của ribosome. Các rARN được tổng hợp từ các gen có tần số lặp cao trong hạch nhân. Trong ribosome, ngoài thành phần là các protein các ARN ribosome chiếm đến 65% khối lượng.

Các tiểu phần của Ribosome được hình thành trong hạch nhân sau đó đi ra ngoài bào tương và chỉ kết hợp lại khi tham gia trong quá trình dịch mã.

Ở Eucaryote tiểu phần lớn của ribosome 60S có 3 rRNA (28S, 5S, 5,8S); tiểu phần bé 40S có rARN 18S. Ở Procaryote tiểu phần lớn 50S có 2 rARN (23S và 5S); tiểu phần bé 30S có rARN 16S.

Phần thứ nhất. SINH HỌC PHÂN TỬ

Chương 3. TÁI BẢN ADN (NHÂN ĐÔI ADN, SAO CHÉP ADN)

3.1. Cơ chế sao chép bán bảo lưu

3.1.1. Thời điểm

ADN nhân đôi ở pha S (Synthesis) trong giai đoạn sinh trưởng của chu kỳ tế bào, trước khi tế bào bước vào phân chia.

3.1.2. Nguyên tắc sao chép và các yếu tố tham gia quá trình sao chép ADN

Các yếu tố tham gia sao chép :

- Khuôn mẫu ADN mẹ. Cả 2 mạch đơn của ADN mẹ đều được sử dụng làm khuôn.
- Mồi (primer). Được tổng hợp bởi enzyme primase. Mồi thường là một đoạn ARN (một số trường hợp là ADN)
- Enzyme: Có sự xúc tác của nhiều loại enzyme trong đó quan trọng nhất là ADN - polymerase III chịu trách nhiệm chính trong quá trình sao chép ADN trên cả hai sợi.
- Các nucleozit triphosphat (gọi tắt là dNTP) có 4 loại là ATP, GTP, CTP và TTP. Đây là các nucleotit tự do ở dạng năng lượng cao làm nguyên liệu tổng hợp ADN.
- Các nhân tố môi trường khác có liên quan : vd như ion Mg^{2+} có vai trò là co-factor của enzyme ADN polymerase.

Nguyên tắc của quá trình sao chép ADN: 3 nguyên tắc

- Sao chép theo nguyên tắc bán bảo lưu : từ một ADN mẹ sao chép để tạo ra hai ADN con có một sợi là từ ADN mẹ và sợi còn lại là sợi ADN mới được tổng hợp
- Sao chép luôn luôn diễn ra theo chiều 5' → 3' do ADN polymerase III luôn gắn các nucleotit vào đầu 3'-OH của sợi ADN đang được tổng hợp.
- Lắp ghép các nucleotit theo nguyên tắc bổ sung : A = T, G ≡ X

3.1.3. Phương trình tổng quát

Các nucleotit được gắn vào bằng liên kết phosphodieste giữa nhóm 5'-OH của nó với nhóm 3'-OH của nucleotit trước đó ($C_{3'}$-O-P-O-$C_{5'}$). Chỉ những nucleotit có trình tự bổ sung với trình tự nucleotit trong khuôn mẫu mới được gắn vào.

Phương trình tổng quát :

$$(DNA)_n + dNTP \xrightleftharpoons[\text{DNA polymerase}]{Mg^{2+}} (DNA)_{n+1} + PP_i$$

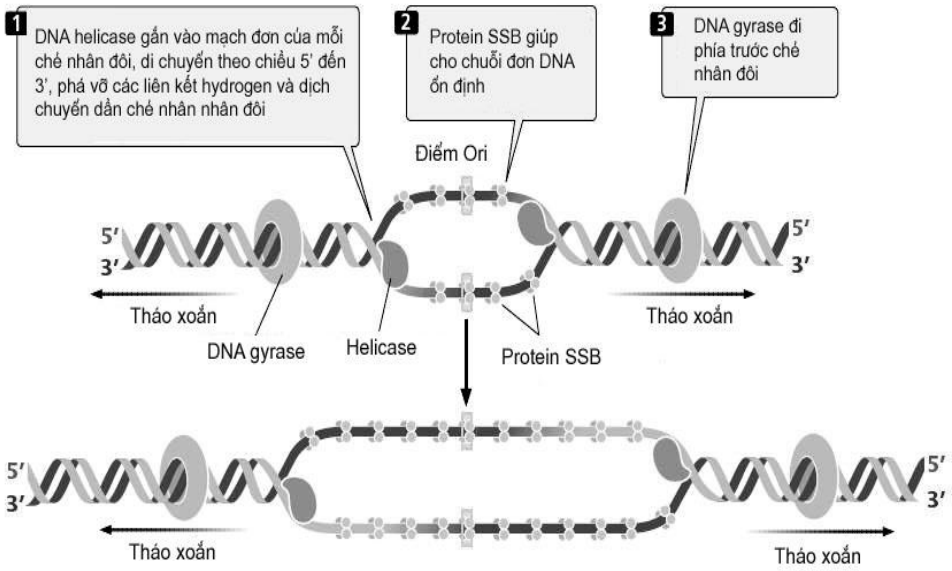
3.1.4. Các giai đoạn

Sự nhân đôi ADN theo cơ chế bản bảo lưu, gồm các giai đoạn cơ bản sau:

❖ ***Giai đoạn khởi sự sao chép (tách mạch và tổng hợp mồi):***

+ *Tách mạch ADN:* Trước hết, nhờ protein dnaA nhận biết điểm khởi đầu sao chép (Ori) và bám vào vị trí đó khiến cho một đoạn ADN ngắn (khoảng 14 nucleotit) bị tách mạch. Tiếp theo, quá trình tháo xoắn tách mạch trên suốt chiều dài ADN khuôn mẫu được thực hiện bởi enzyme chuyên dụng là enzyme helicase. Helicase phá vỡ các liên kết hydro để tách mạch ADN. Trong khi 2 phân tử helicase bám vào 2 sợi đơn khuôn mẫu và chạy ngược chiều nhau để tách mạch ADN, enzyme gyrase gắn vào phía trước chẻ ba sao chép (replication fork) ở nơi ADN mẹ vẫn chưa tách mạch để gỡ bỏ cấu trúc siêu xoắn. Sau khi tách mạch, các sợi đơn khuôn mẫu sẽ được làm căng và ổn định nhờ các protein SSB (single strand binding protein) bám vào, không cho 2 mạch đơn gắn trở lại với nhau.

+ *Tổng hợp mồi (primer):* Mồi là một đoạn ARN (một số trường hợp là ADN), gồm khoảng 9 – 10 ribonucleotit có trình tự bổ sung với mạch khuôn. Việc tổng hợp mồi nhờ enzyme primase (thực chất là một ARN-polymerase). Tổng hợp mồi nhằm mục đích tạo ra nhóm 3'-OH để từ đó bắt đầu tổng hợp sợi đơn ADN mới.

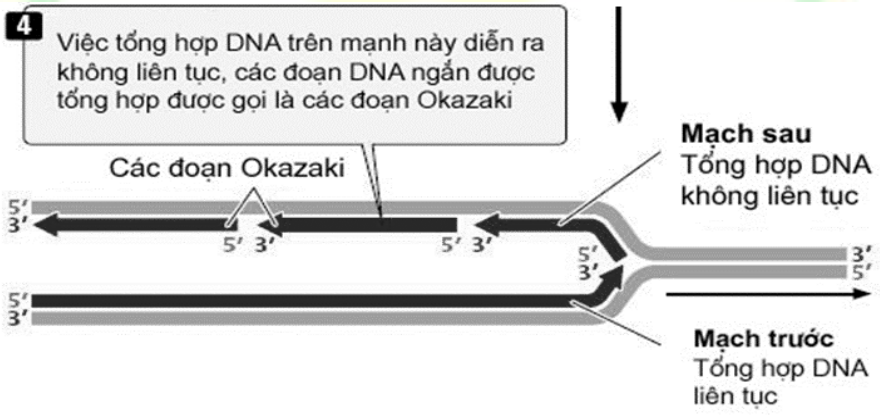


Hình 3.1. Sự tháo xoắn ADN về 2 phía

❖ ***Giai đoạn kéo dài chuỗi (tổng hợp sợi mới):***

Sự tổng hợp sợi đơn mới nhờ xúc tác của enzyme ADN-polymerase III (viết tắt là ADN pol-III)) và xảy ra khác nhau trên 2 sợi khuôn của ADN mẹ.

Trên mạch khuôn có đầu 3' đã mở xoắn, quá trình sao chép diễn ra liên tục theo chiều 5'→ 3' nhờ xúc tác của enzyme ADN-polymerase III do chiều sao chép (5'→3') trùng với chiều tháo xoắn (hay chiều phát triển của chẻ ba sao chép). Kết quả tạo thành mạch trước hay mạch dẫn đầu (leading stand).



Hình 3.2. Sự nhân đôi ADN diễn ra khác nhau trên 2 sợi đơn của ADN mẹ

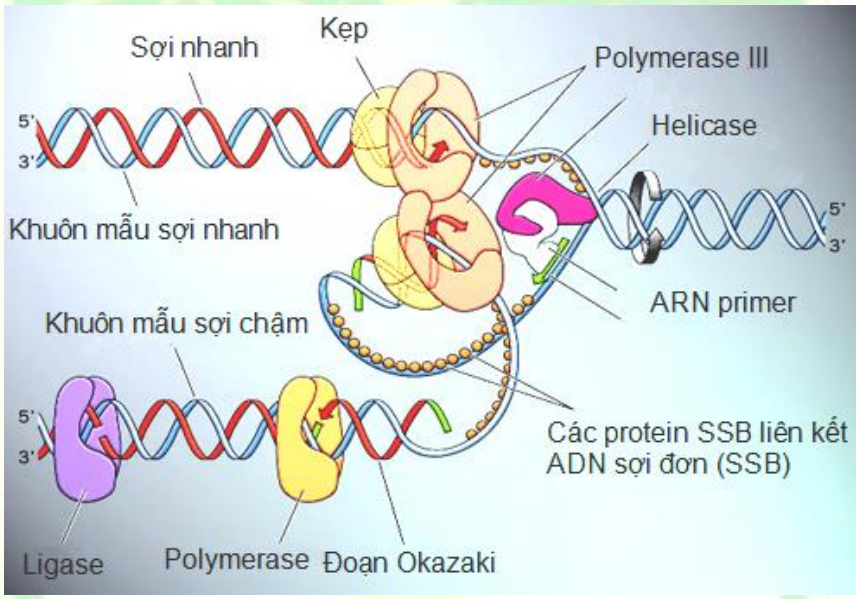
Trên mạch khuôn có đầu 5'đã mở xoắn, việc tổng hợp sợi đơn mới được thực hiện ngược với chiều tháo xoắn và tuân thủ đúng hướng 5' → 3' theo nguyên tắc sao chép. Do đó, ở mạch này, khi mạch khuôn ADN mở xoắn được 1 đoạn thì primase xúc tác tổng hợp mồi ARN khoảng 10 ribonucleotit có trình tự bổ sung với mạch khuôn. Tiếp đó ADN-polymerase III lắp ráp các nucleotit từ đầu 3'-OH của mồi ARN và theo nguyên tắc bổ sung với mạch khuôn, theo chiều 5'→ 3'. ADN khuôn sau khi mở xoắn thêm một đoạn cách đoạn, một mồi mới sẽ lại được tổng hợp cách mồi cũ 1000-2000 nucleotit và ADN polymerase III lại đến và tiếp tục tổng hợp ADN từ mồi này cho đến khi gặp mồi trước thì dừng lại. Kết quả là tạo thành các đoạn oligonucleotit

được gọi là các đoạn Okazaki. Việc tổng hợp ADN không liên tục dẫn đến mạch đơn mới này gọi là mạch sau hay mạch muộn (lagging strand).

Cuối cùng ADN-polymerase I (pol-I) nhờ hoạt tính exonuclease sẽ cắt bỏ các đoạn mồi và cũng chính enzyme này tổng hợp lại đoạn mới thay mồi nhưng lần này có bản chất là ADN. Các đoạn Okazaki sẽ được nối liền nhờ enzyme ligase để tạo sợi ADN liên tục trên mạch sau.

Giai đoạn kết thúc chuỗi.

Khi phân tử ADN mở xoắn xong thì việc tổng hợp 2 sợi đơn mới đồng thời cũng hoàn thành và quá trình nhân đôi ADN kết thúc. Đối với vi khuẩn *E. coli*, ở điểm đối diện với điểm khởi sự tái bản Ori chính là điểm kết thúc tái bản Ter. Sự kết thúc nhờ sự nhận biết của protein Tus có chức năng xác định điểm Ter, bám vào đó và giúp kết thúc quá trình nhân đôi ADN. Kết quả tạo ra 2 phân tử ADN con giống nhau và giống hoàn toàn với ADN mẹ về số lượng, thành phần và thứ tự sắp xếp các nucleotit. Mỗi phân tử ADN tạo thành có 1 sợi đơn của ADN mẹ còn 1 chuỗi được tổng hợp mới từ các nguyên liệu (nucleotit) của môi trường.



Hình 3.3. Sự sao chép ADN

- Sai sót trong quá trình nhân đôi ADN là rất nhỏ, chỉ sai 1 nucleotit trên 10^{-9} nucleotit và những sai sót này được sửa chữa bằng nhiều cơ chế khác nhau, đảm bảo cho kết quả nhân đôi ADN gần như tuyệt đối chính xác.

- Ý nghĩa: Sự nhân đôi ADN giúp cho sự truyền đạt chính xác thông tin di truyền qua các thế hệ tế bào trong một cơ thể và các thế hệ cơ thể của loài.

3.1.5. Một số điểm khác nhau trong quá trình nhân đôi ADN giữa Procaryote và Eucaryote

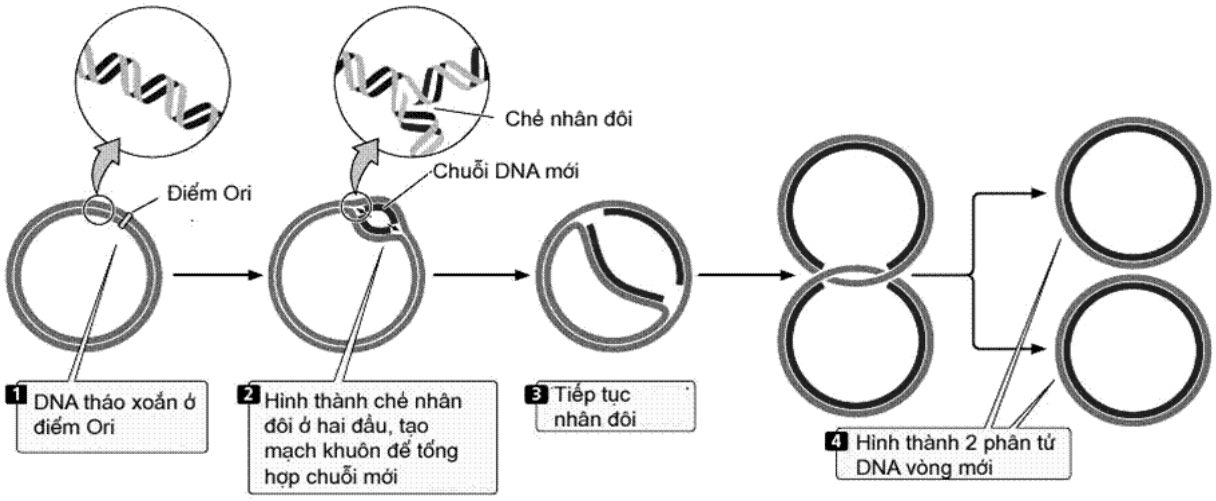
+ Phân tử ADN của tế bào Procaryote chỉ có 1 replicon (1 đơn vị sao chép) trong đó chỉ chứa một ori (1 điểm sao chép), cho nên sự sao chép ADN chỉ diễn ra tại 1 điểm.

Sợi ADN trong tế bào Procaryote là phân tử ADN trần (không liên kết với protein histon) cho nên sự sao chép diễn ra đơn giản và tốc độ sao chép ADN ở Procaryote rất nhanh, chẳng hạn ở tế bào *E. coli* có thể đạt tới 500 nucleotide/giây.

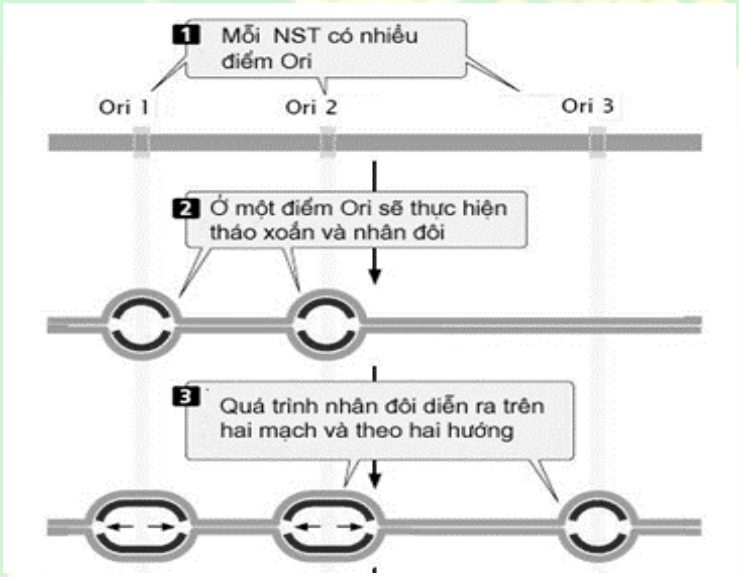
+ Phân tử ADN của tế bào Eucaryote có nhiều replicon (nhiều đơn vị sao chép), nghĩa là có nhiều ori (nhiều điểm sao chép). Ví dụ sợi ADN của tế bào nấm men Saccharomyces cerevisiae có tới 500 replicon tức có 500 điểm sao chép, cho nên sự sao chép diễn ra trên nhiều điểm.

Tế bào Eucaryote có số lượng phân tử ADN lớn hơn so với tế bào Procaryote, tạo nên nhiều nhiễm sắc thể (NST) trong đó mỗi NST gồm một sợi ADN kết hợp với protein. Do đó sự

sao chép ADN của tế bào Eucaryote phức tạp và tốc độ chậm hơn (chỉ đạt khoảng 50 nucleotide/giây).

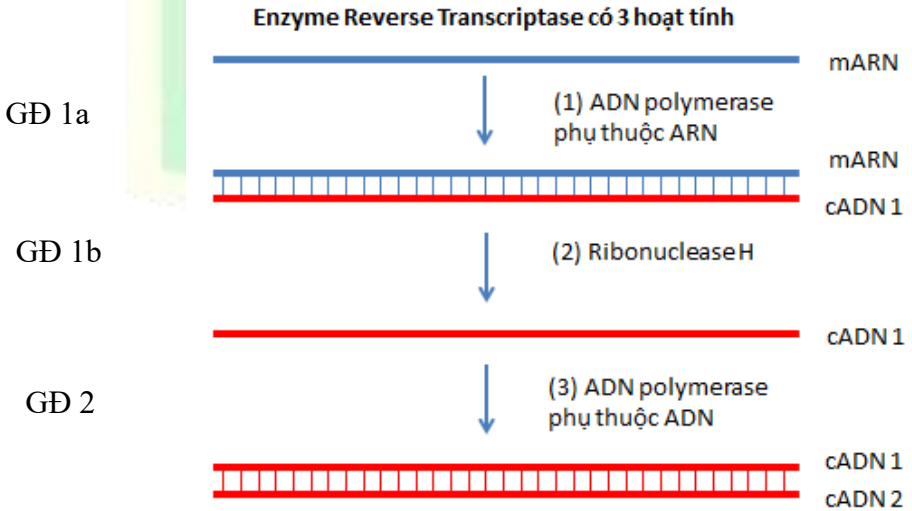


Hình 3.4. Sự nhân đôi ADN ở Procaryote được thực hiện bởi 1 replicon



Hình 3.5. Sự nhân đôi ADN ở Eucaryote được thực hiện bởi nhiều replicon

3.2. Cơ chế sao chép ngược (còn gọi là phiên mã ngược)



Hình 3.6. Cơ chế sao chép ngược

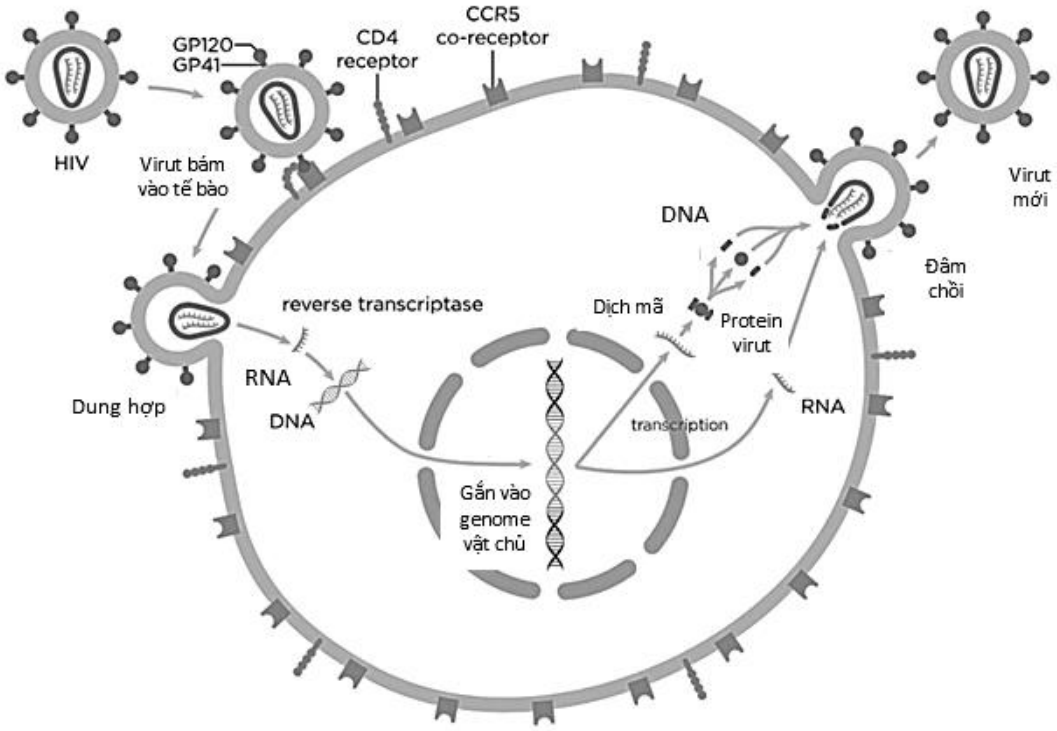
Nhiều virut có vật chất di truyền là ARN thay vì ADN, một số trong chúng thì quá trình sao chép di truyền đòi hỏi ARN phải tổng hợp ngược trở lại thành ADN sợi đôi và chúng được gọi là Retrovirut. Cơ chế tổng hợp ADN sợi đôi từ ARN được gọi là cơ chế sao chép ngược (hay còn gọi là phiên mã ngược). Hiện tượng sao chép ngược do Baltimor độc lập với nhóm nghiên cứu của Temin và Micutani phát hiện năm 1970.

Quá trình này gồm 2 giai đoạn, được tóm tắt như sau:

- Giai đoạn 1: từ ARN khuôn mẫu tổng hợp cADN thứ nhất, tạo chuỗi lai ARN – cADN1 nhờ xúc tác của enzyme Reverse-transcriptase (hoạt tính ADN-polymerase phụ thuộc ARN). Sau đó enzyme Reverse-transcriptase nàycắt bỏ ARN khuôn mẫu trong chuỗi lai nhờ hoạt tính Ribonuclease H.

- Giai đoạn 2: Sử dụng sợi cADN1 làm khuôn để tổng hợp sợi cADN thứ hai, tạo ra phân tử sợi đôi cADN1-cADN2 nhờ xúc tác của enzyme Reverse-transcriptase (hoạt tính ADN polymerase phụ thuộc ADN).

Ở người và động vật, thực vật, nhiều virut gây bệnh thực hiện sao chép bằng cơ chế sao chép ngược. Ở người có 2 loại virut là retrovirut như virut HIV gây bệnh AIDS và virut HTLV-1 gây ung thư bạch cầu lympho.



Hình 3.7. Quá trình sao chép ngược

Cơ chế gây bệnh của các virut này như sau: các virut này có lõi vật chất di truyền là sợi đơn ARN. Trên sợi ARN lõi của virus này có enzyme phiên mã ngược (reverse-transcriptase) bám vào đó. Khi xâm nhập vào tế bào chủ (tế bào máu lympho T), enzyme này sử dụng ARN của virus làm khuôn để tổng hợp sợi ADN bổ sung (cADN - complementary ADN). Sau đó, sợi ARN khuôn mẫu được phá hủy nhờ hoạt tính Ribonuclease H của enzyme phiên mã ngược. Tiếp theo, sợi cADN thứ nhất này được dùng làm khuôn để tổng hợp sợi ADN thứ hai bổ sung, tạo cấu trúc cADN sợi kép. Phân tử cADN có thể đóng vòng để tránh bị phân hủy bởi nuclease trong tế bào chất. Sợi cADN vòng kép này cuối cùng được vận chuyển vào trong nhân tế bào vật chủ và được gắn xen vào ADN của vật chủ trở thành trạng thái tiền virus (provirus). Ở trạng thái này gọi là trạng thái tiềm tan (lysogenic cycle). Provirus sẽ được truyền lại cho các tế bào con

thông qua sự tái bản của ADN vật chủ, các tế bào con này của vật chủ đều mang mầm bệnh. Đối với virut HTLV-1, virut này mang các gen tác động đến chu kỳ sinh trưởng của tế bào, từ đó làm gia tăng số lượng các tế bào bạch cầu lympho T và dẫn đến bệnh ung thư bạch cầu lympho cho người. Ngược lại, đối với virut HIV, cơ chế gây bệnh liên quan đến chu trình tan của virút (lytic cycle). Lúc này, nhờ bộ máy của tế bào chủ, virut phiên mã tạo ra một số lượng lớn ARN virut là vật chất di truyền của nó, đồng thời phiên mã dịch mã tạo ra các protein của virut. Sau đó các protein này đóng gói các ARN virut và chồi ra khỏi tế bào vật chủ, phá vỡ tế bào vật chủ và sau đó tiếp tục xâm nhiễm các tế bào khác. Sự phá vỡ các tế bào lympho T gây suy giảm miễn dịch nghiêm trọng ở bệnh nhân nhiễm HIV, gọi là hội chứng suy giảm miễn dịch AIDS.

CHƯƠNG 4.
PHIÊN MÃ (SAO MÃ, TỔNG HỢP ARN)

4.1. Thời điểm

Sự phiên mã tổng hợp phân tử ARN được tiến hành khi tế bào cần tổng hợp protein đó. Tùy theo loại ARN mà sự phiên mã được tiến hành ở các thời điểm khác nhau, liên tục hoặc không liên tục, tuân theo sự kiểm soát chặt chẽ của tế bào.

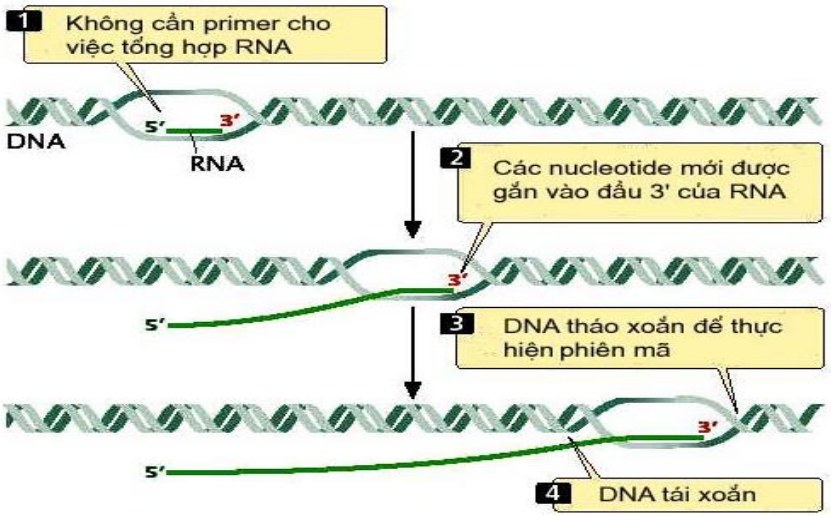
4.2. Các yếu tố tham gia phiên mã

- Gen làm khuôn mẫu. Một trong 2 mạch đơn của gen làm khuôn.
- Enzyme xúc tác ARN-polymerase.
- Nguyên liệu là các ribonucleotide triphosphat (ATP, GTP, CTP, UTP): gọi chung là rNTP
- Các yếu tố mở đầu (σ - xichma), yếu tố kết thúc (ρ - rô).
- Các nhân tố môi trường có liên quan.

4.3. Các giai đoạn phiên mã

Chúng ta cùng xét đến các giai đoạn phiên mã diễn ra ở Prokaryote:

- *Giai đoạn mở đầu:* Yếu tố mở đầu σ gắn với ARN polymerase và giúp nhận biết vùng khởi động (promotor) của gen. Yếu tố mở đầu xác định đúng điểm mở đầu gen, tạo điều kiện cho enzyme ARN-polymerase nhận biết sợi làm khuôn trên ADN và bám lên đó. ARN polymerase bắt đầu tiến hành tổng hợp được khoảng 10 ribonucleotit thì yếu tố mở đầu tách khỏi hệ thống phiên mã.



Hình 4.1. Sự tổng hợp phân tử ARN

- *Giai đoạn kéo dài chuỗi:* Enzyme ARN-polymerase trượt theo chiều dài sợi khuôn từ đầu 3' đến đầu 5', xúc tác cho việc tạo liên kết phosphodieste giữa các ribonucleotit theo chiều 5'-3' trên sợi ARN. Các ribonucleotide môi trường sẽ lần lượt liên kết với nucleotide mạch khuôn theo nguyên tắc bổ sung, tạo ra cấu trúc lai ADN - ARN. ARN polymerase hoạt động không cần mồi, không cần enzyme tháo xoắn ..., tự bản thân nó tháo xoắn ADN khuôn mẫu phía trước, tổng hợp ARN trực tiếp không cần mồi và đóng xoắn ADN khuôn mẫu lại ở phía sau.

- *Giai đoạn kết thúc:*

Khi quá trình kéo dài chuỗi đến điểm kết thúc của gen thì quá trình kết thúc phiên mã diễn ra có thể theo một trong 2 kiểu sau:

Kiểu 1: Kết thúc không phụ thuộc Yếu tố kết thúc Rho (rô), hình thành cấu trúc kẹp tóc trên ARN.

Cấu trúc kẹp tóc là một cấu trúc đặc biệt gồm hai trình tự đối xứng bổ sung nhau giàu GC, tiếp theo là một loạt 8 Uraxin (được phiên mã từ một loạt Adenine). Khi đoạn này được phiên mã ra, các trình tự đối xứng bổ sung trên ARN sẽ bắt cặp với nhau và tạo nên cấu trúc hình chiếc kẹp tóc. Cấu trúc này phá vỡ phức hợp kéo dài và giải phóng ARN, kết thúc phiên mã.

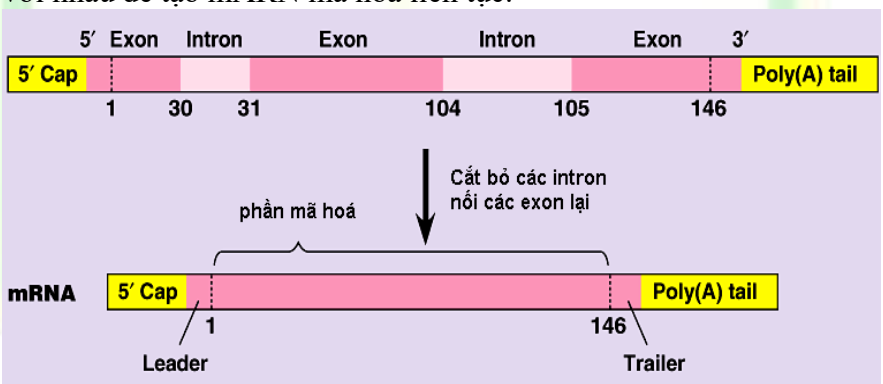
Kiểu 2: Kết thúc phụ thuộc Yếu tố kết thúc Rho (rô)

Ở những sợi khuôn không có cấu trúc kẹp tóc, quá trình phiên mã kết thúc nhờ vào yếu tố kết thúc Rho. Yếu tố kết thúc Rho sẽ nhận biết điểm sử dụng Rho gọi là điểm Rut trên ARN sợi đơn để bám vào đó. Nó là một enzyme hình nhẫn gồm 6 tiểu đơn vị có hoạt tính ATPase, khi gắn vào sản phẩm phiên mã nó sẽ sử dụng năng lượng thủy phân ATP để kéo ARN ra khỏi khuôn mẫu và ARN polymerase.

Quá trình dịch mã ở Prokaryote diễn ra trong khi quá trình phiên mã tạo mARN đang diễn ra do tế bào không có màng nhân.

Đối với phiên mã ở Eukaryote, sau khi tổng hợp ra mARN, đây mới chỉ là mARN chưa trưởng thành (hay tiền-mARN, hay pro-ARN) do đó phải được biến đổi thành mARN hoàn chỉnh (mARN trưởng thành). Quá trình này bao gồm:

+ Do 90% mARN của Eukaryote có cấu trúc mã hóa không liên tục (gồm các đoạn không mã hóa xen kẽ đoạn mã hóa) nên phải trải qua quá trình cắt các intron (không mã hóa) và nối các exon (mã hóa) lại với nhau để tạo mARN mã hóa liên tục.



+ Tiếp đó là quá trình gắn mũ 7-methyl Guanidin-triphosphat (m^7Gppp) vào đầu 5' và gắn đuôi polyAdenine (polyA) vào đầu 3' để tạo mARN hoàn chỉnh. Mũ và đuôi có vai trò bảo vệ thân thông tin mARN hoàn chỉnh này sau đó được vận chuyển ra khỏi nhân tế bào Eukaryote và tới tế bào chất để tiến hành quá trình dịch mã bởi ribosome.

CHƯƠNG 5
DỊCH MÃ (GIẢI MÃ THÔNG TIN DI TRUYỀN, TỔNG HỢP PROTEIN)

5.1. Gen và mã thông tin di truyền

Thông tin cấu trúc phân tử protein được ghi trong cấu trúc của một đoạn ADN có chức năng (gen) dưới hình thức mật mã (mã di truyền - codon).

5.1.1. Gen

Gen là một đơn vị di truyền chiếm một locus nhất định trên bộ gen, là một đoạn trình tự ADN mã hóa cho một sản phẩm nhất định, thực hiện chức năng và cần thiết cho tế bào. Sản phẩm này có thể là mARN (từ đó tổng hợp ra protein), tARN hay rARN…

Có hai loại gen là gen cấu trúc và gen điều hòa.

- Gen điều hòa là các gen điều khiển sự hoạt động của các gen cấu trúc.
- Gen cấu trúc (gen sản xuất - cistron) là gen phiên mã tổng hợp phân tử mARN từ đó điều khiển việc tổng hợp một loại protein.

Trong cơ thể sinh vật Eucaryote, gen cấu trúc được chia làm 2 nhóm: nhóm các gen với cấu trúc thông tin mã hóa liên tục chiếm khoảng 10% tổng số gen trong tế bào. Nhóm gen có cấu trúc gián đoạn (thông tin mã hóa không liên tục) chiếm khoảng 90% tổng số gen trong tế bào.

Gen có cấu trúc gián đoạn, nghĩa là trong gen có các đoạn thông tin E (exon) xen kẽ với những đoạn không thông tin I (intron). Ví dụ: gen CF (cystic fibrosis) gây bệnh tạo chất nhầy màng phổi ở người có cấu tạo gồm 250.000 cặp nucleotide, trong đó gồm 26 đoạn E và 25 đoạn I; gen MD (myopathy duchenne) gây bệnh teo cơ ở người có cấu tạo tới 2.300.000 cặp nucleotide, là gen lớn nhất được biết hiện nay, gồm 73 đoạn E và 72 đoạn I. Thông thường tổng cộng các exon chỉ chiếm khoảng 1/200 tổng số nucleotide của gen.

Sự biến đổi của gen về mặt cấu trúc (đột biến gen) dẫn đến làm biến đổi tính trạng trên cơ thể sinh vật. Những biến đổi này có thể di truyền cho thế hệ sau - biến dị di truyền.

5.1.2. Mã di truyền (codon)

Mã di truyền (codon) là mã bộ ba, nghĩa là cứ 3 nucleotide nối tiếp nhau theo chiều từ đầu 5’ đến 3’ trên gen được gọi là 1 bộ ba (1 codon), có tác dụng mã hoá cho 1 acide amin trong cấu trúc phân tử protein. Với 4 loại nucleotide cơ bản có thể tạo ra $4^3 = 64$ bộ ba khác nhau.

+ Tính chất của mã di truyền:

- Mã di truyền được đọc liên tục từ đầu 5’ đến 3’ trên gen (từ đầu 5’ tới đầu 3’ trên phân tử mARN). Nếu một bộ ba bị đột biến mất hoặc thêm nucleotide thì sẽ gây ra hiệu ứng dịch khung kể từ bộ ba bị đột biến đó.

- Mã di truyền không gối lên nhau, nghĩa là mỗi nucleotide chỉ tham gia vào thành phần cấu tạo của 1 codon trên gen mà thôi.

- Mã di truyền là đặc hiệu, nghĩa là một codon chỉ mã hóa cho 1 loại acide amin.

- Mã di truyền là thoái hoá, nghĩa là có nhiều codon khác nhau có thể thay thế được cho nhau để mã hoá cho 1 loại acide amin. Thực tế chứng minh rằng có những acide amin có thể có tới 6 codon mã hoá (leusin, serin, arginin), đa số các acide amin đều có từ 2 - 4 codon mã hoá, có 2 acide amin là metionin và triptophan chỉ có 1 bộ ba mã hoá.

- Mã di truyền là vạn năng, nghĩa là không thay đổi trong quá trình tiến hoá. Người ta có thể tìm thấy các codon mã hoá cho 1 acide amin giống nhau ở tất cả các loài sinh vật khác nhau, từ vi khuẩn đến con người.

Từ gen (bản mã gốc) phiên mã thành phân tử mARN (bản mã sao). Từ các codon mã gốc trên gen phiên mã thành các codon mã sao trên phân tử mARN.

Trong số 64 codon cấu tạo các phân tử mARN có 1 codon mở đầu (AUG mã hóa cho metionin) và 3 codon kết thúc (vô nghĩa, không mã hóa) là UAA, UGA và UAG báo hiệu chấm dứt việc tổng hợp chuỗi polypeptide.

VỊ TRÍ 1	VỊ TRÍ 2				VỊ TRÍ 3
(Đầu 5')	U	C	A	G	(Đầu 3')
U	Phe	Ser	Tir	Cis	U
U	Phe	Ser	Tir	Cis	C
U	Leu	Ser	Kết thúc	Kết thúc	A
U	Leu	Ser	Kết thúc	Trip	G
C	Leu	Pro	His	Arg	U
C	Leu	Pro	His	Arg	C
C	Leu	Pro	Gln	Arg	A
C	Leu	Pro	Gln	Arg	G
A	Ileu	Tre	Asn	Ser	U
A	Ileu	Tre	Asn	Ser	C
A	Ileu	Tre	Lis	Arg	A
A	Met	Tre	Lis	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gli	U
G	Val	Ala	Asp	Gli	C
G	Val	Ala	Glu	Gli	A
G	Val	Ala	Glu	Gli	G

Ala: Alanin
Arg: arginin
Asn: asparagin
Asp: aspartic
Cis: cistein
Gln: glutamin
Glu: glutamic
Gli: glicin
His: histidin
Ileu: isoleusin
Leu: leusin
Lis: lisin
Met: methionin
Phe: phenylalanin
Pro: prolin
Ser: serine
Tre: treonin
Trip: triptophan
Tir: tyrosin
Val: valin

Hình 5.1. Các codon mã hóa trên mARN với các acid amin tương ứng

5.2. Các thành phần tham gia giải mã thông tin di truyền

- Phân tử mARN (ARN thông tin) là bản mã sao thông tin di truyền, là trung gian chuyển thông tin di truyền từ gen tới bộ máy giải mã tổng hợp protein.

- Phân tử tARN (ARN vận chuyển) với chức năng vận chuyển acid amin đã hoạt hóa tới ribosome để giải mã di truyền. Trên phân tử tARN có vị trí đặc hiệu gắn acid amin (đó là nhóm 3'-OH hoặc 2'-OH ở tay mang acid amin) và có bộ ba đối mã (anticodon) đối diện với tay mang acide amin. Nhờ có bộ ba đối mã mà phân tử tARN được gắn với một amino acid thích hợp với mã di truyền trên mARN để giải mã tại ribosome.

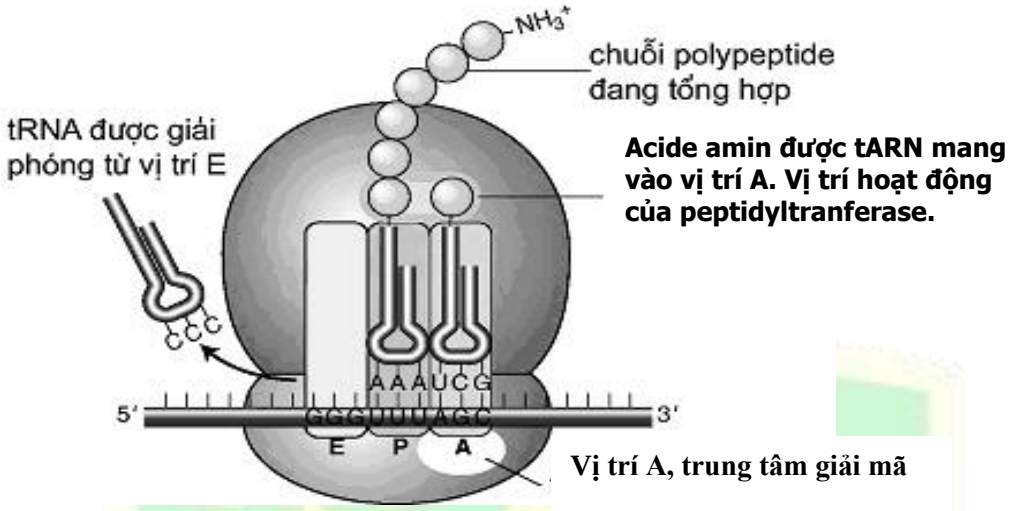
- Ribosom là bộ máy tổng hợp protein. Trong cấu tạo ribosom có các kênh vận chuyển, cho phép ribosom trượt trên mARN theo chiều 5'→3' và có các kênh bám vào của các tARN thực hiện việc giải mã thông tin di truyền. Đặc biệt, trong cấu tạo ribosom có 3 vị trí đặc hiệu (A là vị trí gắn aminoacyl-tARN, là trung tâm giải mã; P là vị trí gắn polypeptidyl-tARN; E là vị trí thoát ra của tARN tự do, sau khi chuyển chuỗi polypeptide sang aminoacyl-tARN phía trước).

- Enzyme xúc tác

- Các acid amin là nguyên liệu được gắn trên tARN

- ATP và GTP là nguồn năng lượng.

- Các yếu tố mở đầu IF (initiation factor), kéo dài chuỗi EF (elongation factor), kết thúc RF (release factor) và các yếu tố môi trường có liên quan (Mg^{++}, Mn^{++}...)



Hình 5.2. Các vị trí chức năng của ribosom

5.3. Các giai đoạn giải mã thông tin di truyền

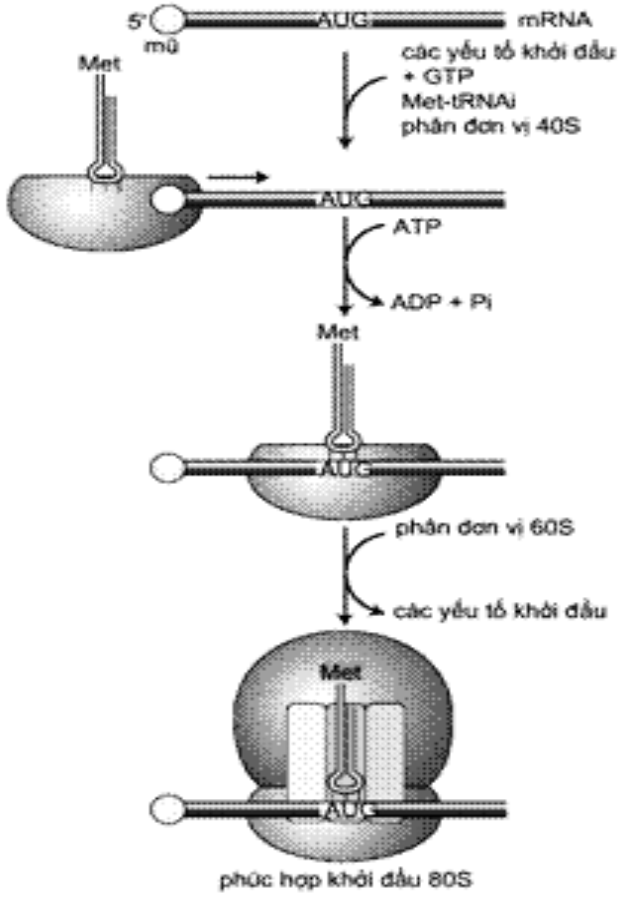
5.3.1. Giai đoạn hoạt hóa axít amin

Trước khi được vận chuyển đến ribosom, các acide amin được hoạt hoá năng lượng ATP nhờ enzyme syntetase xúc tác tạo thành phức hợp aminoacyl-tARN. Quá trình hoạt hoá acide amin được tóm tắt gồm 2 phản ứng sau:

Acide amin + ATP → aminoacyl-AMP + P-P (pirophosphats)

Aminoacyl-AMP + tARN → aminoacyl-tARN + AMP.

5.3.2. Giai đoạn khởi đầu



Hình 5.3. Giai đoạn khởi đầu giải mã

Giai đoạn khởi đầu gồm 3 bước:

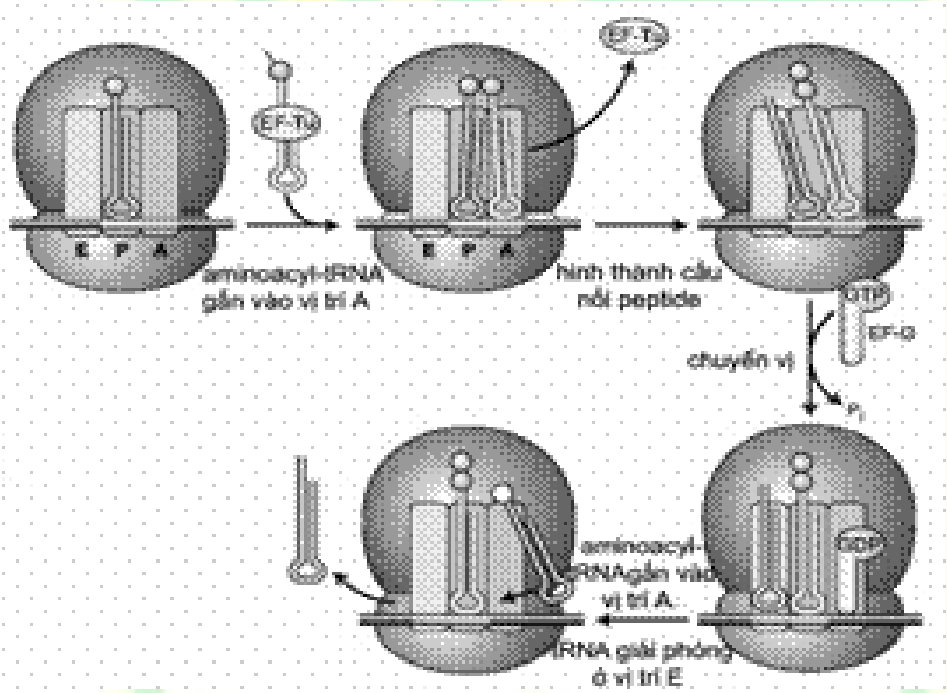
- Bước 1: Nhờ có nhân tố khởi đầu IF (initiation factor) mà tiểu đơn vị nhỏ ribosom gắn được vào codon khởi đầu trên mARN tại đầu 5'. Codon mở đầu (AUG) trên mARN đặt đúng vị trí P trong ribosom .

- Bước 2: tARN đầu tiên mang formyl-methionin (fMet-tARN) đến gắn trực tiếp với tiểu đơn vị nhỏ, tại vị trí P. Anticodon (UAC) của tARN bổ sung với codon mở đầu (AUG) trên mARN, xác định đúng formyl-methionin là acid amin mở đầu của quá trình giải mã.

- Bước 3: Gắn tiểu đơn vị lớn với tiểu đơn vị nhỏ để hoàn chỉnh đơn vị giải mã thông tin di truyền, tạo ribosome hoàn chỉnh.

Khi codon mở đầu và anticodon của fMet-tARN bắt cặp với nhau, tiểu đơn vị nhỏ thay đổi hình dạng cho phép tiểu đơn vị lớn gắn vào tiểu đơn vị nhỏ và hoàn chỉnh đơn vị giải mã thông tin di truyền.

5.3.3. Giai đoạn kéo dài chuỗi



Hình 5.4. Giai đoạn kéo dài chuỗi

Giai đoạn kéo dài chuỗi gồm 3 bước:

- Bước 1: Sự tham gia của yếu tố kéo dài chuỗi EF (elongation factor)

Nhờ có nhân tố kéo dài chuỗi, một phân tử tARN mang acid amin tiếp theo (dưới dạng aminoacyl-tARN) được mang đến vị trí A trong ribosom (nằm ngay trước vị trí P). Phân tử tARN này có anticondon bổ sung với codon trên mARN (ở vị trí A của ribosom).

- Bước 2: Hình thành liên kết peptide

fMet ở trong phức hợp gắn với tARN (fMet-tARN) ở vị trí P hình thành liên kết peptide với acid amin thứ hai đang được gắn với tARN (aminoacyl-tARN) Phản ứng này được xúc tác bởi hoạt tính peptidyl transferase của rARN và nguồn năng lượng GTP.

- Bước 3: Sự dịch chuyển của ribosom

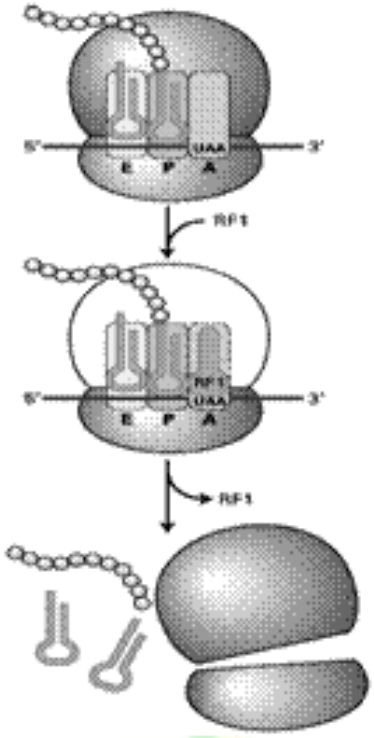
Đồng thời với sự tạo thành liên kết peptide thì ribosom sẽ dịch chuyển sang codon tiếp theo, theo chiều 5'→ 3' trên mARN, cắt đứt liên kết giữa formyl-methionin và tARN ở vị trí P.

Ribosom dịch chuyển về phía trước một codon trên mARN đồng nghĩa với việc đưa tổ hợp peptidyl-tARN từ vị trí A sang vị trí P. Phân tử tARN đang ở vị trí P được chuyển sang vị trí E và phóng thích ra ngoài. Vị trí A được giải phóng, sẵn sàng tiếp nhận một aminoacyl-tARN mới.

5.3.4. Giai đoạn kết thúc

Quá trình giải mã (sự vận chuyển các aminoacyl-tARN, sự hình thành các liên kết peptide và sự chuyển dịch của ribosom) diễn ra liên tục trên phân tử mARN cho đến khi gặp codon mã kết thúc (UAA, UAG hoặc UGA - một trong ba codon kết thúc ở vị trí A). Codon này được nhận diện bởi các yếu tố phóng thích RF (release factor), lập tức phức hợp peptidyl-tRNA tách thành phân tử tRNA tự do và giải phóng chuỗi polypeptide. Ribosom sẽ tách thành hai tiểu đơn vị, giải phóng vào môi trường nội bào để chuẩn bị cho chu kỳ dịch mã tiếp theo.

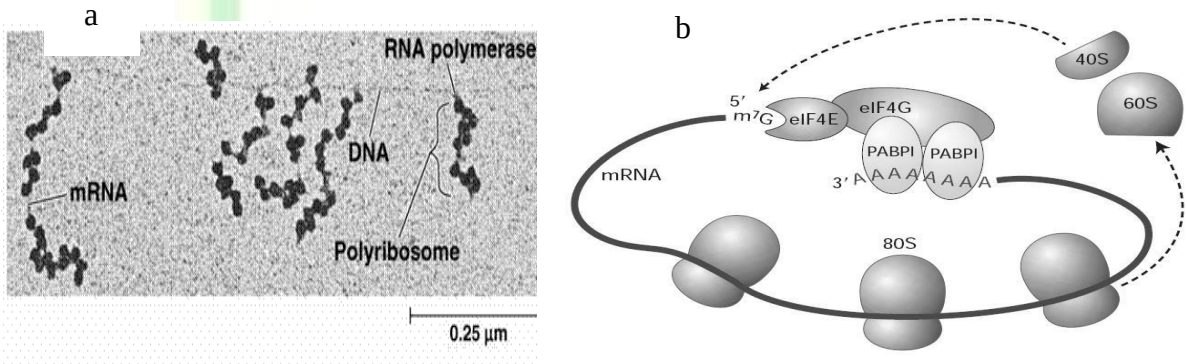
Sau khi giải mã xong, các polypeptide còn phải trải qua quá trình biến đổi để hình thành các bậc cấu trúc khác nhau. Quá trình biến đổi của chuỗi polypeptide bao gồm sự cắt bỏ acide amin đầu tiên (Met.), sự hình thành các dạng cấu trúc không gian bậc 2, bậc 3 và bậc 4, tạo thành phân tử protein hoàn chỉnh rồi được vận chuyển đến nơi cần thiết trong tế bào.



Hình 5.5. Giai đoạn kết thúc giải mã.

5.3.5. Chuỗi polysom

Trong quá trình tổng hợp protein, trên 1 phân tử mARN, cùng lúc có thể có nhiều ribosom cùng hoạt động giải mã làm thành chuỗi polysom (polyribosom). Trong chuỗi polysom, mỗi ribosom hoạt động độc lập, kết quả tạo ra nhiều chuỗi polypeptide giống nhau.



Hình 5.6. Chuỗi polysom trên kính hiển vi điện tử (a) và mô hình (b)

5.4. Điều hoà sinh tổng hợp protein (điều hoà hoạt động gen)

Tại sao cùng một cơ thể sinh vật nhưng ở giai đoạn sinh trưởng này thì một số gen này hoạt động còn các gen kia không hoạt động. Ở giai đoạn kia thì ngược lại, một số gen hoạt động còn các gen khác lại không hoạt động? Đây là vấn đề hết sức phức tạp, liên quan đến các sự kiểm soát biểu hiện gen chặt chẽ của tế bào để đáp ứng với sự thay đổi của nhu cầu tế bào, điều kiện sinh lý của tế bào và đáp ứng với các điều kiện môi trường đa dạng khác nhau bên ngoài tế

bào. Sự kiểm soát này giúp tế bào sản sinh loại protein cần thiết ở thời điểm cần thiết, tránh lãng phí năng lượng của tế bào.

5.4.1. Điều hòa hoạt động gen ở Procaryota

5.4.1.1. Hiện tượng cảm ứng và ức chế sinh tổng hợp protein ở vi khuẩn

Thí nghiệm về hiện tượng cảm ứng và ức chế sinh tổng hợp protein trên trực khuẩn Escherichia coli (E. coli).

5.4.1.1.1. Cảm ứng sinh tổng hợp protein

Tế bào *E. coli* sinh trưởng trên môi trường glucose thì kết quả phân tích trong tế bào thấy có rất ít enzym β-galactozidase.

Nếu dùng lactose làm nguồn cacbon thay thế glucose thì kết quả phân tích trong tế bào thấy xuất hiện rất nhiều enzym β-galactozidase (1000 lần nhiều hơn so với trên môi trường glucose). Ta nói lactose đã cảm ứng cho quá trình tổng hợp enzym β-galactozidase.

Những chất (tương tự như lactose) gây nên sự gia tăng 1 lượng protein nào đó (ở thí nghiệm nói trên là enzym β-galactozidase) được gọi là *chất cảm ứng*, còn protein gia tăng đó được gọi là protein *được cảm ứng*.

5.4.1.1.2. Ức chế sinh tổng hợp protein

E. coli sinh trưởng trên môi trường không có axit amin thì trong tế bào thấy có đầy đủ các enzym xúc tác cho sự tổng hợp các axit amin cần cho sự sống của E. coli.

Nếu cho vào môi trường dinh dưỡng 1 vài axit amin (chẳng hạn cho triptophan vào môi trường) thì kết quả là trong tế bào E.coli giảm hẳn lượng enzym cần thiết để sinh tổng hợp axit amin ấy (triptophan). Ta nói, axit amin (triptophan) đã ức chế sự tổng hợp các enzym xúc tác cho quá trình sinh tổng hợp chính các axit amin (triptophan) đó.

Protein (ở thì nghiệm này là các enzym) mà số lượng của chúng bị giảm dưới tác dụng của sản phẩm cuối cùng của 1 chuỗi phản ứng sinh tổng hợp nào đó (ở thì nghiệm này là axit amin) được gọi là *protein bị ức chế*, còn chất gây ra sự ức chế đó (axit amin) được gọi là *chất đồng kìm hãm.*

Hiện tượng cảm ứng cũng như ức chế sinh tổng hợp protein là những hiện tượng thích nghi và có ý nghĩa tồn tại của vi khuẩn.

5.4.1.2. Giả thuyết Operon của Zacop và Mono (1961)

Theo Zacop và Mono thì 1 nhóm gen sản xuất (cistron) chịu sự kiểm soát chung của chất kìm hãm (reperson) được gọi là Operon.

- Gen cấu trúc (cistron): Gen cấu trúc là các gen trực tiếp điều khiển việc tổng hợp protein cấu trúc hoặc protein enzym của tế bào. Trên NST có nhiều gen cấu trúc phân bố thành từng nhóm.

- Gen khởi động (promotor): Gen khởi động là một đoạn ADN gồm khoảng 100 nucleotit nằm trước gen cấu trúc, là nơi bắt đầu của sự sao chép (điểm mở đầu của gen).

- Gen chỉ huy (operator): Gen chỉ huy là đoạn ADN đứng trước gen khởi động, để điều khiển sự hoạt động của 1 nhóm gen cấu trúc thông qua khả năng liên kết với chất kìm hãm – reperson (khi chất kìm hãm ở trạng thái hoạt động) hoặc không liên kết với chất kìm hãm (nếu chất kìm hãm ở trạng thái bất hoạt).

- Gen điều hoà (regulator): Gen điều hoà là gen đặc biệt để tổng hợp nên chất kìm hãm (reperson). Gen điều hoà có thể nằm trên cùng 1 nhiễm sắc thể với Operon và cũng có thể nằm trên nhiễm sắc thể khác.

5.4.1.3. Cơ chế điều hoà hoạt động gen của Zacop và Mono giải thích hiện tượng cảm ứng sinh tổng hợp protein ở vi khuẩn

*** Hệ thống lactoza (lactose system)** bình thường gồm có gen điều hòa (I hoặc R) và operon mang trình tự promoter (P) locus operator (O) và ba gen cấu trúc cho β-galactosidaza (Z), permeaza (Y) và transacetylaza (A).

+ *Gen điều hòa R* có khả năng tổng hợp nên protein ức chế (Repressor protein) ở mức thấp trong điều kiện không có lactoza.

+ *Gen Z tổng hợp enzym β-galactosidaza*. Enzym có chức năng đôi, đó là thoái dưỡng lactoza thành glucoza và galactoza. Chức năng thứ hai là chuyển liên kết 1- 4 của glucoza và galactoza thành liên kết 1-5 của allolactoza (có vai trò như là chất cảm ứng).

Bình thường, khi vắng mặt lactoza trong môi trường enzym này không hiện diện ở nồng độ cao trong tế bào.

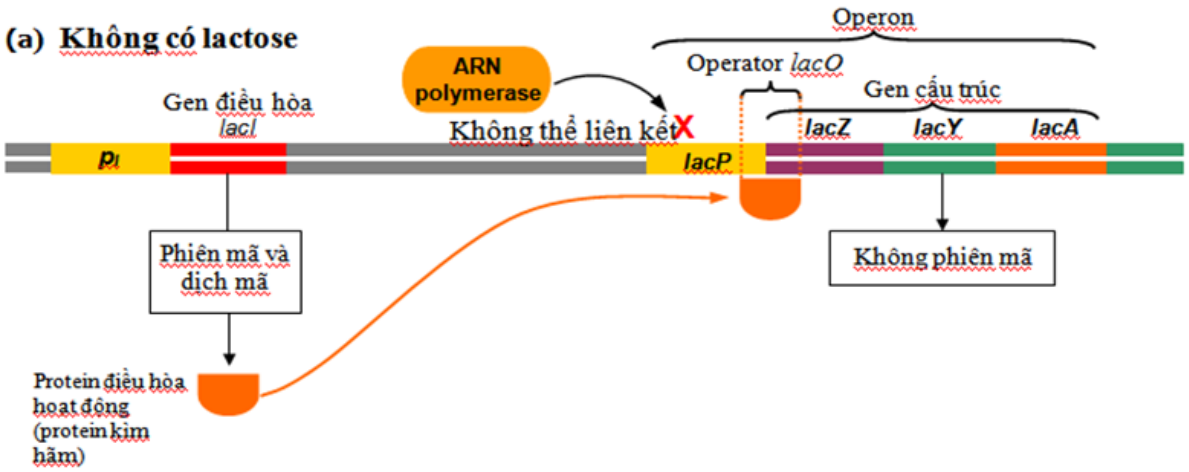
+ *Gen Y tổng hợp nên galactoside permeaza*. Protein galactoside permeaza có khả năng lactoza xuyên qua màng tế bào. Ngay sau khi cho lactoza vào môi trường nuôi không có glucoza, enzym này bắt đầu được tạo ra, tăng nồng độ.

* Sự điều hòa của operon lactoza còn phụ thuộc vào *nồng độ glucoza* trong môi trường. Nồng độ glucoza kiểm soát nồng độ bên trong tế bào của phân tử nhỏ cAMP (cyclic adenosine monophosphate làm tín hiệu báo động cho tế bào).

Tế bào có xu hướng sử dụng glucoza hơn là lactoza để làm nguồn carbon vì glucoza được biến dưỡng trực tiếp cung cấp carbon và tạo năng lượng. Khi nguồn glucoza cạn, tế bào phản ứng lại bằng cách tạo ra c-AMP. Việc tăng nồng độ c-AMP trong tế bào gây nên hàng loạt sự kiện, trong sự hiện diện của lactoza, dẫn đến sự phiên mã các gen cấu trúc của operon lactoza.

*** Hoạt động của hệ thống**

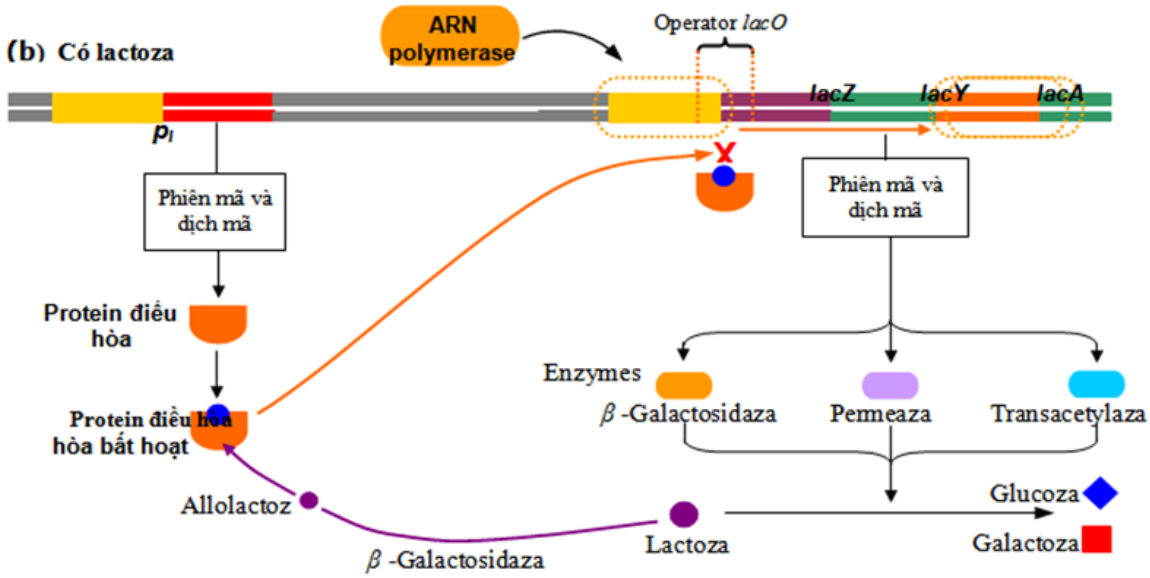
+ Điều kiện không cảm ứng (không có lactoza). Gen điều hòa của operon thường xuyên tổng hợp protein kìm hãm (repressor protein) ở mức độ thấp, do có promoter ít hiệu quả. Ngược lại, promoter bình thường của operon lactoza gắn với ARN polymeraza rất có hiệu quả. Khi không có đường lactoza, protein điều hòa hoạt động (active regulator protein) còn gọi là protein kìm hãm gắn vào promoter hay "đọc" trình tự operator vì protein kìm hãm chiếm đoạn này. Như vậy, sự phiên mã của tất cả các gen cấu trúc của operon lac bị dừng.



Hình 5.7. Cấu trúc và hoạt động của hệ thống Lactoza (không có lactose)

+ Điều kiện cảm ứng (có lactoza). Lactoza được chuyển vào tế bào rất yếu vì chỉ có vài phân tử permeaza làm việc. Khi vào trong tế bào, một số lactoza (liên kết β-1,4) được chuyển thành allolactoza (liên kết β-1,6) nhờ β-galactosidaza. Allolactoza là chất cảm ứng, nó gắn vào

protein kìm hãm và gây biến đổi cấu hình tạo phức hợp allolactoza - repressor. Phức hợp này mất khả năng gắn operator. Lúc này operon được mở, ARN polymeraza bắt đầu phiên mã các gen cấu trúc.



Hình 5.8. Cấu trúc và hoạt động của hệ thống Lactoza (Có lactoza)

Do số lượng permeaza tăng, nên lactoza vào tế bào với số lượng lớn và được phân hủy bởi β-galactosidaza. Khi lactoza được sử dụng hết, các protein kìm hãm gắn trở lại vào operator làm operon bị đóng; sự phiên mã các gen cấu trúc bị dừng.

5.4.1.4. Cơ chế điều hoà hoạt động gen của Zacop và Mono giải thích hiện tượng ức chế sinh tổng hợp protein ở vi khuẩn

Quá trình tổng hợp tryptophan bắt đầu từ tiền chất tryptophan là chorismic axit, trải qua 5 giai đoạn kế tiếp do enzym xúc tác. Hệ thống tổng hợp amino axit tryptophan ở *E. coli* là ví dụ điển hình về operon bị kìm hãm do sự kiểm soát âm.

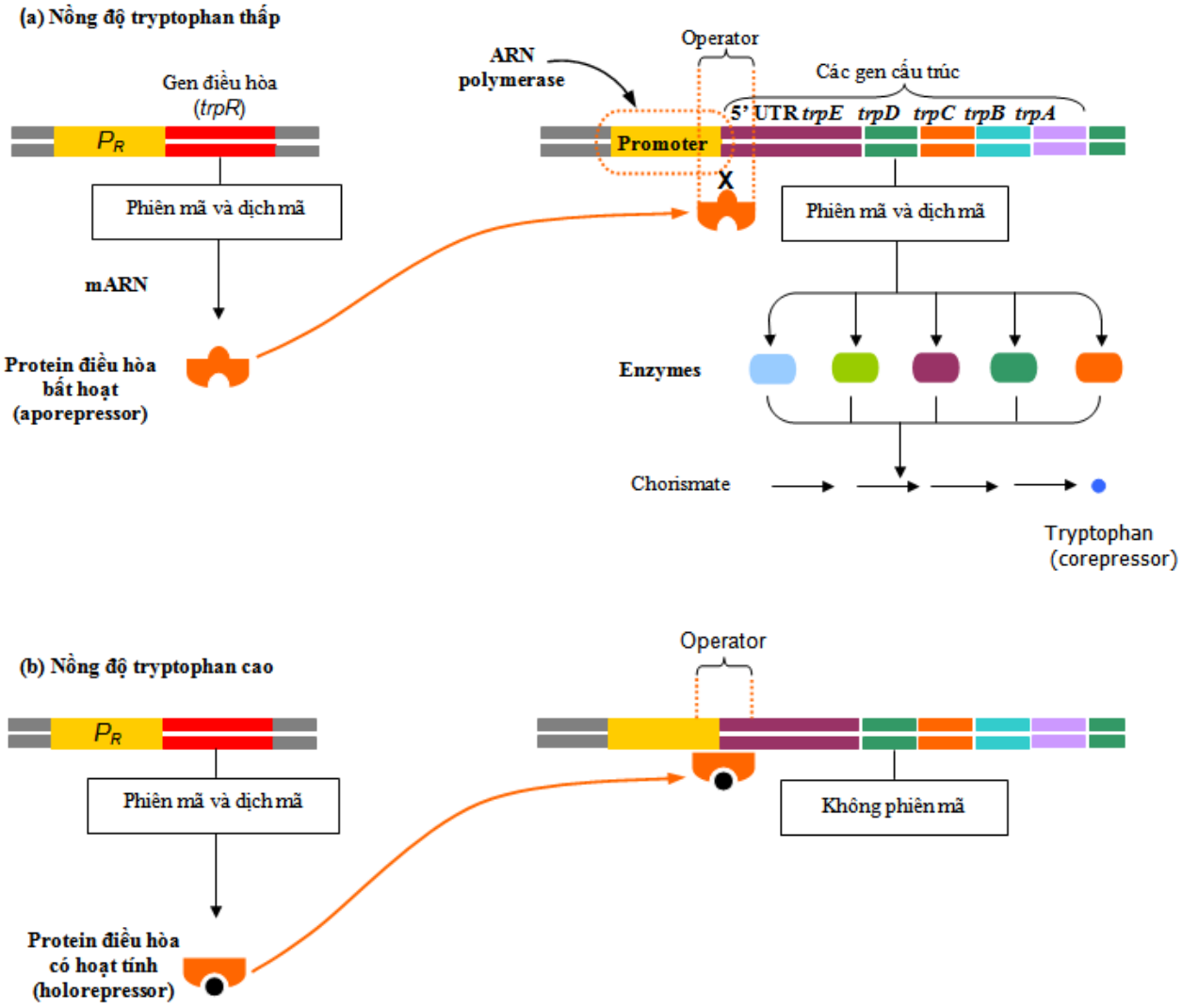
Hệ thống tryptophan cũng có cấu trúc tương tự hệ thống lactoza gồm gen điều hòa *trpR* và operon tryptophan (promoter, operator và 5 gen cấu trúc). Các gen cấu trúc xác định 5 enzym được xếp theo thứ tự tương ứng với chức năng xúc tác theo trình tự các phản ứng của chuỗi biến dưỡng tryptophan.

Không nằm liền kề với operon, gen điều hòa R và promoter của nó có vị trí về phía trước operon. Gen điều hòa R tổng hợp thường xuyên aporepressor protein, là chất kìm hãm mà riêng nó không có hoạt tính.

*** Hoạt động của hệ thống:**

+ **Khi nồng độ tryptophan thấp**, aporepressor không có hoạt tính kìm hãm, không có khả năng gắn vào operator. Lúc này các operator lại được mở và ARN polymeraza dịch mã 5 gen cấu trúc để tổng hợp 5 enzym tạo tryptophan (Hình 5. 9a).

+ **Khi tryptophan dư thừa** nó trở thành chất corepressor (đồng kìm hãm) và kết hợp với aporepressor thành phức hợp kìm hãm (holorepressor) có hoạt tính. Phức hợp này gắn vào operator của operon tryptophan làm dừng phiên mã các gen cấu trúc và ngưng trệ quá trình sản xuất tryptophan. Sự điều hòa kiểu này còn gọi là điều hòa ức chế ngược (retro-inhibition) do sản phẩm cuối cùng (tryptophan) có mối liên hệ ngược (feed-back).



Hình 5.9. Cấu trúc và hoạt động của hệ thống Tryptophan

Như vậy, hoạt động của hệ thống này ngược lại với hệ thống operon lactoza, khi có tryptophan thì operon bị đóng, thiếu tryptophan thì gen được mở. Sự khác nhau căn bản của hai hệ thống là ở gen điều hòa. Gen điều hòa của hệ thống lactoza khi được dịch mã có hoạt tính (active) kìm hãm, còn gen điều hòa của hệ thống tryptophan khi dịch mã chưa có hoạt tính (inactive), cần có sự kết hợp với chất đồng kìm hãm để biến đổi cấu trúc thành dạng có hoạt tính.

5.4.2. Điều hòa hoạt động gen ở Eucaryota

Ở sinh vật Eucaryota, tế bào và cơ thể có cấu trúc rất phức tạp. Cấu tạo nhiễm sắc thể có sự tham gia của các protein. Sự điều hòa hoạt động gen ở Eucaryota diễn ra ở nhiều mức độ khác nhau (ở quá trình ADN nhân đôi, gen phiên mã, mARN rời nhân ra tế bào chất, hoặc ở quá trình giải mã...).

Ở cơ thể Eucaryota đa bào thì mỗi nhóm tế bào được biệt hóa để đảm nhận những chức năng khác nhau, chúng phản ứng rất khác nhau trước các tín hiệu môi trường hết sức phức tạp.

Mặt khác, các cơ thể Eucaryota đa bào có quá trình phát triển cá thể với nhiều giai đoạn khác nhau, trong đó có những gen chỉ hoạt động ở một giai đoạn phát triển nhất định của cơ thể, thậm chí có những gen chỉ hoạt động ở 1 giai đoạn và sau đó thì dừng hẳn.

Tất cả những điểm nêu trên cho thấy sự điều hòa hoạt động gen ở Eucaryota là hết sức phức tạp. Hiện nay sự hiểu biết về cơ chế điều hòa hoạt động gen ở Eucaryota còn ít được biết ít hơn Procaryota.

Phần thứ hai. SINH HỌC TẾ BÀO

Chương 6. CẤU TRÚC TẾ BÀO

6. 1. Đại cương về tế bào

6. 1. 1. Học thuyết về tế bào

Năm 1655, ông R. Hooke dùng kính hiển vi quan sát mảnh nút chai thấy có nhiều lỗ nhỏ giống hình tổ ong gọi là tế bào (the cell). Thực ra ông đang quan sát các tế bào thực vật đã chết, và ông chính là người đầu tiên phát hiện ra tế bào.

Học thuyết tế bào tức quan niệm cho rằng tất cả các sinh vật được cấu tạo từ tế bào do hai nhà khoa học Đức J. Schleiden công bố năm 1838 và T. Schwann, năm 1939. Lần đầu tiên hai ông cho rằng tất cả thực vật và động vật đều cấu tạo từ nhiều nhóm tế bào và tế bào là đơn vị căn bản của sinh giới.

Năm 1858, R. Virchov phát triển thêm rằng tất cả các tế bào đều bắt nguồn từ những tế bào sống trước đó và không có sự hình thành tế bào từ chất vô sinh. Học thuyết tế bào có hai nội dung:

+ Tất cả các sinh vật đều cấu tạo từ tế bào và sản phẩm của chúng.

+ Các tế bào mới hình thành từ sự phân chia những tế bào trước đó.

Ngày nay, học thuyết thế bào khẳng định tất cả các sinh vật đều cấu tạo nên từ tế bào và các sản phẩm của tế bào, những tế bào mới được tạo nên từ sự phân chia của những tế bào trước đó, có sự giống nhau căn bản về thành phần hóa học và các hoạt tính trao đổi chất giữa tế bào và hoạt động của cơ thể là tích hợp hoạt tính của các đơn vị tế bào độc lập.

Tế bào không những là đơn vị cấu trúc mà còn là đơn vị chức năng cơ bản có đầy đủ mọi đặc điểm của cơ thể sống. Một số cơ thể chỉ có một tế bào, đa số sinh vật gồm nhiều tế bào cấu tạo nên. Mỗi tế bào tuy có hình dạng, kích thước đặc trưng nhưng đều có cấu trúc chung. Mỗi tế bào là một khối sinh chất có màng mỏng đàn hồi bao quanh, bên trong chứa tế bào chất và các bào quan với một hoặc vài nhân hay không có nhân. Các tế bào luôn được môi trường nước bao bọc (nước biển, dịch mô, huyết tương).

6. 1. 2. Hình dạng và kích thước của tế bào

* Hình dạng tế bào

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, hồng cầu .v.v....Tuy vậy có một số tế bào luôn luôn thay đổi hình dạng như amip, bạch cầu...

Trong môi trường lỏng tế bào có dạng hình cầu (bạch cầu trong máu). Đa số tế bào động vật và thực vật có dạng hình khối đa giác, có loại phân nhánh.

* Kích thước của tế bào

Kích thước của tế bào rất khác nhau đối với các loài khác nhau. Tế bào có độ lớn trung bình vào khoảng 3-30 µm. 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 có đường kính đạt tới 17,5 cm. Trái lại đa số tế bào vi khuẩn có kích thước từ khoảng 1-3µm.Thể tích của tế bào cũng rất thay đổi ở các dạng khác nhau. Tế bào vi khuẩn có thể tích khoảng 2,5 μm^3 (micro khối). 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 μm^3.

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 do kích thước tế bào. Số lượng tế bào trong các cơ thể khác nhau thì rất khác nhau. Sinh vật đơn bào cơ

thể chỉ có 1 tế bào. Các sinh vật đa bào trong cơ thể có từ vài trăm tế bào như bọn luân trùng có 400 tế bào, đến hàng tỷ tế bào; cơ thể người có 6.10^{14} tế bào, hồng cầu trong máu người cũng đã đạt tới 23.000 tỷ.

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 gọi là hợp tử.

6. 1. 3. Tế bào Procaryote và Eucaryote

Trong thực tế không tồn tại một dạng tế bào chung nhất cho tất cả các cơ thể sinh vật mà tế bào phân hóa ở nhiều dạng khác nhau trong quá trình tiến hóa của sinh vật. Ngày nay nhờ kỹ thuật kính hiển vi điện tử, người ta đã xác lập được 2 dạng tổ chức tế bào:

* Dạng có nhân nguyên thủy, có tổ chức còn nguyên thủy, chưa có màng nhân (Procaryote).

* Dạng tế bào có nhân chính thức (Eucaryote).

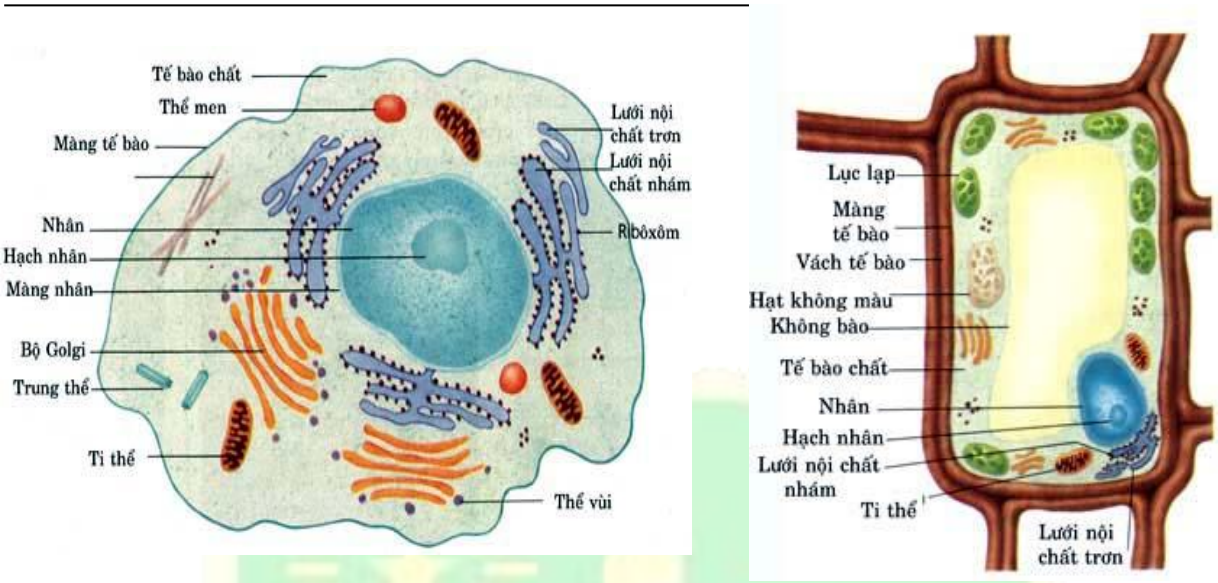
Bảng 6. 1. So sánh tế bào Procaryote và Eucaryote

STT	Các điểm so sánh	Nhóm sinh vật	
		Procaryote (vi khuẩn, thanh tảo)	**Eucaryote** (Nấm, tảo, thực vật, động vật)
1	Kích thước	Nhỏ, từ 0,5-10µm	Lớn hơn, 10-100µm
2	Màng nhân	Không	Có
3	Các nhiễm sắc thể	Một, mạch vòng, không có protein histon	Nhiều, thẳng, ADN có protein histon
4	Bộ golgi	Không	Có
5	Lưới nội sinh chất	Không	Có
6	Ty thể	Không	Có
7	Lyzosome	Không	Có
8	Clorophyll	Không có trong lục lạp	Trong lục lạp
9	Ribosome	70S	80S
10	Vách tế bào	Có peptidoglucan đặc trưng	Không có peptidoglucan
11	Lông	Không có cấu trúc 9-2	Cấu trúc 9-2

* Trong nhóm tế bào Eucaryote, giữa hai giới động vật và thực vật cấu trúc tế bào có những điểm khác nhau:

Bảng 6. 2. So sánh tế bào động vật và thực vật

STT	Các điểm so sánh	Tế bào Động vật	Tế bào Thực vật
1	Kiểu dinh dưỡng	Dị dưỡng	Tự dưỡng
2	Kích thước	Nhỏ (đường kính 20µm)	Lớn (đường kính 50 µm)
3	Hình dạng	Không nhất định	Nhất định
4	Di động	Thường có khả năng chuyển động	Ít có khả năng chuyển động
5	Lục lạp	Không	Có
6	Không bào	Không	Có không bào lớn
7	Chất dự trữ	Glycogen	Hạt tinh bột
8	Vách (thành) tế bào	Không	Có thành cellulose
9	Hệ thống phân bào	Có trung thể và thoi vô sắc	Không có trung thể và thoi vô sắc



(a) **(b)**

Hình 6. 1. Cấu trúc tế bào động vật (hình a) và thực vật (hình b)

6. 2. Cấu trúc tế bào nhân thực

Cấu trúc đại cương của tế bào Eucaryote có cấu tạo phần thứ nhất các hệ thống màng gồm có màng tế bào, màng nhân, mạng lưới nội chất, thể Golgi và các cấu trúc dẫn xuất từ chúng. Các thành phần khác mà không có màng bao quanh gọi là chất nền tế bào chất, nó chứa các bào quan, đặc biệt quan trọng như ribosome, ty thể, lục lạp…

6. 2. 1. Màng tế bào (Plasma membrane)

Mọi tế bào đều được bao bọc bởi màng tế bào. Màng tế bào còn gọi là màng plasma. Về bản chất nó là một màng sinh chất giống như những màng khác bên trong tế bào.

** Thành phần hóa học của màng:*

- **Lipit** chiếm 40-50% trọng lượng khô của tế bào; tham gia chủ yếu vào cấu tạo tế bào. Lipit trong màng chủ yếu có hai loại photpholipit (chiếm 80% tổng số lipit) và chotesterol.

- **Protein** có 2 dạng protein hình cầu và protein dạng sợi. Dạng hình cầu hấp thụ trên bề mặt ranh giới của hai pha lipit và protein, hoạt tính enzyme của màng phụ thuộc vào loại prtoein này. Protein dạng sợi cùng với phospholipit giữ vai trò chủ yếu cấu tạo nên tính đàn hồi cao và mềm dẻo của màng.

- **Gluxit** thường có hai dạng oligosacharide (oligosacarit) và polysaccharide. Chúng xác định tính kháng nguyên bề mặt và ổn định cấu trúc của màng tế bào.

- **Các chất vô cơ** gồm các ion Na^+, K^+, Ca^{2+}…và nước ở dạng tự do hay liên kết. Các ion di chuyển qua màng hay tham gia vào các quá trình trao đổi chất xảy ra trong thành phần cấu trúc màng. Phần nước liên kết không bị mất đi ngay khi ta sấy khô tế bào.

Với thành phần hóa học, màng sinh chất có cấu trúc như thế nào để phù hợp với vai trò và chức năng quan trọng đối với các hoạt động sống của tế bào. Thành phần chủ yếu của màng sinh chất là lipit và protein vì vậy mọi cấu trúc phân tử của màng tế bào đều tập trung vào việc mô hình hóa sự tương tác và phân bố không gian của lipit và protein.

** Các mô hình cấu trúc màng:*

- *Mô hình E. Gorter và F. Grendel (1925):* Màng có cấu tạo gồm 2 lớp phân tử lipit khi hai ông đo điện tích của lớp lipit tách chiết từ màng hồng cầu gấp đôi điện tích thực ở trên màng.

- *Mô hình của Davson và Daniella (1950):* Màng có cấu tạo gồm hai lớp phospholipit nằm thẳng góc với tế bào. Lớp lipit kép có đầu ưa nước quay ra ngoài môi trường hay môi

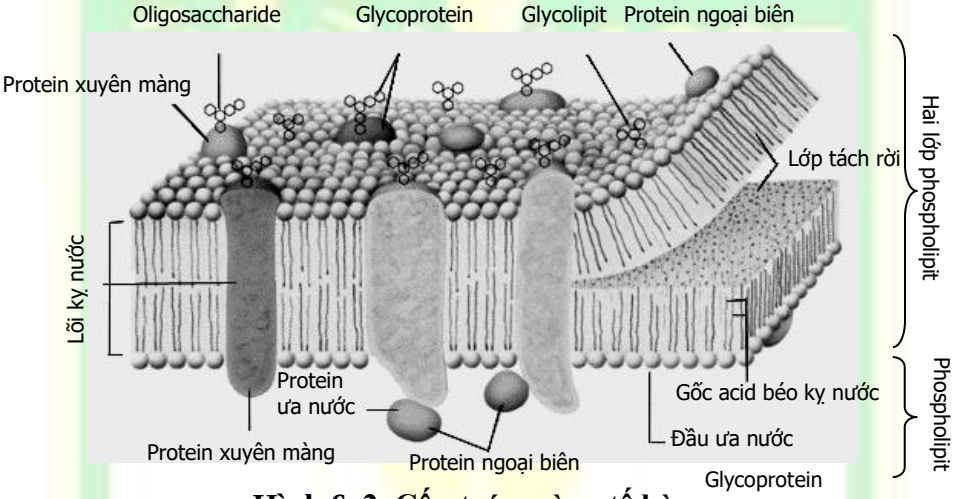
trường tế bào, đầu kỵ nước quay vào nhau. Phía ngoài và phía trong lớp lipit có các protein hình cầu bao bọc. Các phân tử protein tạo nên lỗ cực của màng.

- Mô hình này đã giải thích được tính bền vững, đàn hồi, tính thấm có chọn lọc của màng tế bào đối với lipit và các chất hòa tan trong lipit; giải thích được mối quan hệ giữa protein và lỗ cực.

- *Mô hình khảm lỏng của Singer và Nicolson (1972):* Mô hình này chấp nhận lớp kép phospholipit định hướng đuôi kỵ nước vào trong và đầu ưa nước quay ra môi trường chứa nước. Nhưng điểm khác biệt với mô hình Davson và Daniella là sự sắp xếp các loại protein. Hai ông cho rằng các protein không chỉ bao bọc bên ngoài màng mà có thể thâm nhập sâu vào trong màng để tạo nên cầu nối cho hàng loạt chức năng của màng.

+ Protein nằm ở mặt ngoài (ngoại biên) khác với các protein nằm ở mặt trong, một số màng hoàn toàn không có protein ngoại biên.

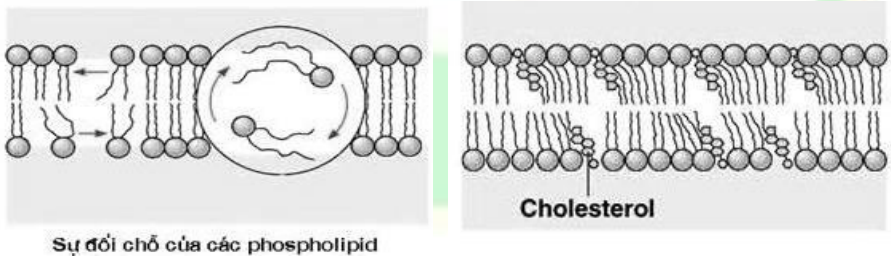
+ Protein có thể định vị một phần hay hoàn toàn nằm trong lớp phospholipit.



Hình 6. 2. Cấu trúc màng tế bào

Lớp phospholipit tạo nên thành phần chính của màng, màng cơ thể bậc cao còn có thêm choslesterol.

Tính linh động của màng tế bào là do các phân tử lipit có khả năng di chuyển dọc theo màng. Tính linh hoạt của màng thể hiện rõ ở những màng có hàm lượng phospholipit không no cao và không chứa cholesterol. Khi có cholesterol sẽ liên kết phospholipit làm giảm tính linh hoạt của màng. Các protein cũng có khả năng di chuyển nhưng chậm hơn so với phospholipit



Hình 6. 3. Phospholipit và cholesterol trong màng tế bào

Trong mô hình khảm lỏng, các lỗ trên màng như các đường ống xuyên qua một hay một nhóm protein. Khả năng protein không bị cố định mà nằm trong lớp phospholipit kép đã giải thích tính linh hoạt của nhiều lỗ trên màng. Các tính chất đặc biệt của nhóm R trong phân tử protein đã tạo cho lỗ màng có tính chọn lọc cao, chỉ một số ion và phân tử nhỏ có thể đi qua màng, một số phân tử khác không có khả năng đi qua màng.

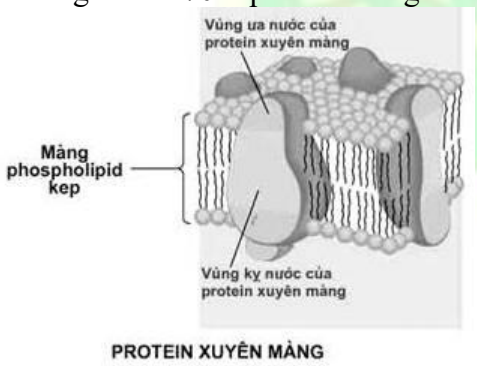
- *Quan điểm hiện nay về cấu trúc màng:*

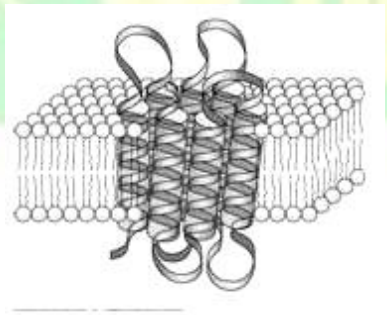
Dựa trên mô hình khảm lỏng của Singer và Nicolson, quan điểm hiện nay về cấu trúc màng bổ sung thêm một số đặc điểm:

Tính chất giấu đầu kỵ nước của lipit đã làm cho màng luôn luôn có xu hướng kết dính các phân tử lipit với nhau để cho đầu kỵ nước ấy khỏi tiếp xúc với nước, và lớp phân tử kép lipit còn khép kín lại tạo thành một cái túi kín để cho tất cả các đầu kỵ nước được dấu kín khỏi nước. Nhờ tính chất này mà màng lipit có khả năng tự động khép kín, tái hợp nhanh mỗi khi bị mở ra hay tiếp thu một bộ phận màng lipit mới vào màng.

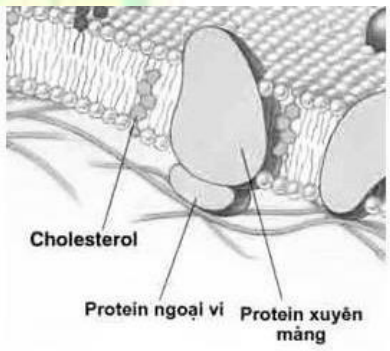
Màng sinh chất của Eucaryote bao giờ cũng có thêm một lipit steroit trung tính là cholesterol. Màng Procaryote không có cholesterol.

+ Protein xuyên màng có một phần nằm xuyên suốt màng lipit và hai phần đầu của phân tử thì ở ngoài hai phía bề mặt của màng. Các protein xuyên màng hình sợi nhưng có thể chỉ xuyên qua màng một lần, nhưng cũng có loại xuyên qua màng nhiều lần, có khi tới 6, 7 lần. Protein xuyên màng cũng có khả năng di động kiểu tịnh tiến trong màng lipit. Protein xuyên màng chiếm 70% protein màng tế bào.





Hình 6. 4. Protein xuyên màng



Hình 6. 5. Protein ngoại vi

+ Protein ngoại vi: Loại này chiếm khoản 30% thành phần protein màng gặp ở mặt ngoài hoặc mặt trong tế bào. Chúng liên kết với đầu ở ngoài hai bên màng của các protein xuyên màng. Protein ngoại vi này làm thành một mạng lưới protein lát bên trong màng.

** Chức năng chung của màng tế bào*

- Bảo vệ cơ học và sinh lý.

Màng tế bào là ranh giới giữa tế bào và môi trường, bảo vệ các vật chất bên trong tế bào khỏi sự tác động cơ học của môi trường.

Màng tế bào có chức năng phát hiện, ngăn cản các vật lạ xâm nhập vào bên trong tế bào, có khả năng bắt giữ các tế bào lạ xâm nhập vào.

- Chức năng thông tin- miễn dịch

Chức năng này phụ thuộc vào các loại đường như oligosaccharide, polysaccharide …Các phân tử này có khả năng tiếp nhận thông tin đa dạng từ môi trường ngoài.

Thông tin này là các chất hóa học, hormon, virus...

- Điều hòa trao đổi chất

Màng tế bào có vai trò quan trọng trong việc điều hòa trao đổi chất ví dụ như màng ty thể, lục lạp, mạng lưới nội sinh chất.

- Vận chuyển các chất qua màng, làm giá thể cho các enzym xúc tác các phản ứng sinh học. Cơ chế vận chuyển có thể thụ động hay chủ động.

6. 2. 2. Tế bào chất (Cytoplasma)

Tế bào chất là khối nguyên sinh chất nằm trong màng tế bào và bao quanh lấy nhân. Tế bào chất của tế bào có sự phân hóa thành hai lớp:

- Lớp ngoại chất ở bên ngoài, mỏng hơn và có độ nhớt cao hơn.

- Lớp nội chất ở bên trong và bao quanh lấy nhân, chứa các bào quan như mạng lưới nội sinh chất, thể Golgi, ty thể, lạp thể..

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

Thể trong suốt chiếm gần một nửa khối lượng của tế bào, nếu có chứa nhiều nước chiếm đến 80%. Sau nước, protein là thành phần chủ yếu. Thể trong suốt chứa một số lượng protein sợi xếp thành bộ khung của tế bào. Ngoài ra, thể trong suốt còn chứa một số lượng lớn các enzyme và ribbosome. Gần một nửa enzyme được tổng hợp trên ribosome là các protein của thể trong suốt.

Thể trong suốt còn chứa các loại ARN như ARN thông tin, ARN vận chuyển và các chất như axít amin, lipit, gluxit, các ion, nucleotit; đôi khi có các hạt dầu hay glycogen.

* Vai trò của tế bào chất:

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

- Là nơi thực hiện các phản ứng trao đổi chất của tế bào. Sự biến đổi trạng thái vật lý của thể trong suốt ảnh hưởng đến hoạt động của tế bào.

- Là nơi thực hiện một số quá trình điều hòa

- Là nới chứa các vật liệu dùng cho các phản ứng tổng hợp đại phân tử sinh học axít nucleic, protein...

6. 2. 3. Các bào quan

Trong tế bào Eucaryote có các bào quan rất phát triển như: mạng lưới nội chất, hệ thống Golgi, cùng các bào quan có màng như ty thể, lạp thể, ribosome, không bào, trung tử, sợi siêu vi, thể lizoxom...

Ty thể có trong tất cả tế bào Eucaryote và lục lạp có ở tế bào thực vật đều có chức năng biến đổi năng lượng thành dạng hữu ích dùng hoạt hóa các phản ứng của tế bào.

3. 2. 3. 1. Ty thể (Mitochondria)

Ty thể có hình dạng và kích thước giống tế bào vi khuẩn hình trụ kéo dài có đường kính 0,5-1 micromet.

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 tế bào gan chuột có 2500 ty thể,trong tinh trùng của các loài sâu bọ chỉ có 5-7 ty thể.

* Cấu trúc của ty thể:

- Màng ngoài là màng sinh chất, có chứa phức hợp protein, bản chất là enzyme. Các enzyme này có nhiệm vụ vận chuyển một số chất vào ty thể. Có một số enzyme tổng hợp lipit trong ty thể và các enzyme chuyển hóa lipit sang dạng trao đổi chất trong matrix. Màng này đảm bảo tính thấm của ty thể.

- Khoảng gian màng: chứa nhiều enzyme sử dụng ATP do chất nền cung cấp để phospho hóa các nucleotit khác.

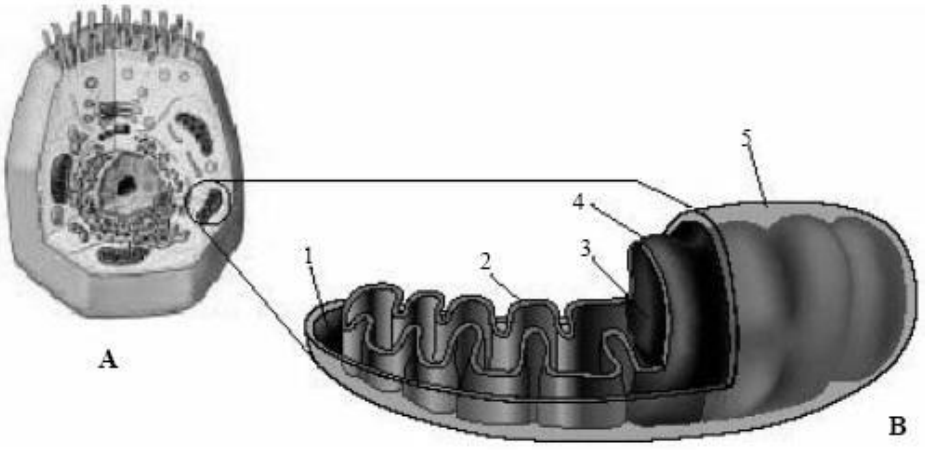
- Màng trong có tính thấm chọn lọc cao. Màng trong gấp nếp vuông góc với màng ngoài như tấm cài răng lược (creta). Mặt trong của màng trong có những khối hình cầu đính vào tấm răng lược gọi là hạt cơ bản. Các hạt protein hình nấm này chứa các enzyme thực hiện ba chức năng:

+ Thực hiện các phản ứng oxi hóa trong chuỗi hô hấp

+ Một phức hợp enzyme ATP synthetase tạo ra ATP trong chất nền.

+ các protein vận chuyển đặc biệt điều hòa sự đi qua của các chất ra ngoài hoặc vào chất nền.

- Chất nền (matrix) là phần chiếm khoang bên trong của ty thể. Chất nền chứa hỗ hợp đậm đặc các enzyme tham gia vào chu trình citric. Nó chứa các ADN, ARN và các enzyme khác cần cho sự biểu hiện gen của ty thể.



Hình 6. 6. Cấu tạo ty thể: A. Tế bào; B. Ty thể
1. Khoảng gian màng; 2. Tấm răng lược; 3. Chất nền; 4. Màng trong; 5. Màng ngoài

* Chức năng của ty thể là nơi sản xuất và tích luỹ năng lượng. Nhờ các enzyme hô hấp nên ty thể thực hiện sự oxy phosphoryl hóa, giải phóng năng lượng tiềm tàng trong các chất dinh dưỡng và tổng hợp năng lượng dưới dạng hợp chất cao năng ATP. Chức năng chủ yếu của ty thể là chuyển hóa, biến đổi năng lượng thức ăn thành năng lượng sinh học có ích cần thiết cho các hoạt động sống của tế bào, nên ty thể được gọi là trạm năng lượng của tế bào.

Ngoài ra, ty thể cũng có khả năng tổng hợp các chất cần thiết cho hoạt động của ty thể như enzyme hô hấp, protein…Ty thể cũng có khả năng tự tái sinh tạo ra nhiều ty thể nên có vai trò quan trọng trong di truyền.

6. 2. 3. 2. Lạp thể

Lạp thể là những bào quan đặc trưng cho tế bào thực vật, có liên quan đến quá trình sinh tổng hợp các gluxit đặc trưng cho sự trao đổi chất của thực vật. Có hai nhóm lạp thể lớn là bạch lạp và sắc lạp. Bạch lạp gồm có lạp bột, lạp dầu và lạp đạm. Sắc lạp gồm có lục lạp và lạp caroteinoid.

Lục lạp là lạp thể màu lục có chứa sắc tố chlorophyll. Lục lạp là bào quan phổ biến và có vai trò quan trọng đối với thực vật vì có khả năng quang hợp, biến năng lượng ánh sáng mặt trời thành năng lượng hóa học cung cấp cho toàn bộ sinh giới.

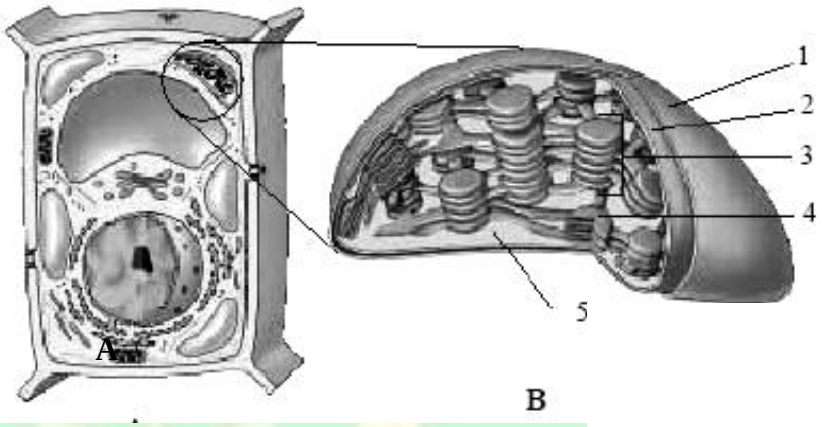
* Cấu trúc của lục lạp

Lục lạp 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 vùng không chứa màu xanh lục gọi là stroma hay chất nền. Chất nền chứa các enzyme, ribosome , ARN và ADN là nơi xảy ra pha tối của quang hợp.

Hệ thống quang hợp hấp thu ánh sáng chuỗi chuyền điện tử và ATP synthetase tất cả đều chứa trên màng thứ 3 tách biệt. Màng này hình thành một tập hợp các túi dẹp hình đĩa gọi là thylakoid (bản mỏng).

Màng thylakoid tạo nên các khoảng trong thylakoid tách biệt với chất nền. Các thylakoid xếp chồng lên nhau tạo thành phức hợp grana. Diệp lục tố (chlorophyll) nằm trên màng thylakoid

nên grana có màu lục. Trên màng thylokoid chứa nhiều hệ enzyme để tham gia tổng hợp ATP, tham gia vào pha sáng.



Hình 4. 7. Cấu tạo lục lạp: A. Tế bào lục lạp; B. Lục lạp
1. Màng ngoài; 2. Màng trong; 3. Grana; 4. Thylakoid (túi dẹp); 5. Chất nền

* Chức năng quang trọng của lục lạp là tổng hợp nên chất hữu cơ từ năng lượng ánh sáng mặt trời và các chất vô cơ nước và khí cacbonic với sự có mặt của diệp lục tố (chlorophyll). Quá trình quang hợp được thực hiện qua pha sáng và pha tối. Phản ứng tổng quát quá trình quang hợp:

$$6CO_2 + 6\ H_2O \xrightarrow[\text{chlorophyll}]{\text{Năng lượng ánh sáng}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

6. 2. 3. 3. Không bào

* Cấu tạo:

Không bào tồn tại trong tế bào chất như những túi chứa nước và các chất tan hoặc tích nước do tế bào chất thải ra. Không bào được bao quanh một màng gọi là tonoplast có thể xem như màng trong của tế bào chất.

Có nhiều loại không bào khác nhau tương ứng với các chức năng khác nhau. Ví dụ ở nguyên sinh động vật có không bào co bóp thải các chất và nước dư ra khỏi tế bào; không bào thực phẩm chứa các hạt thức ăn.

Không bào thường tồn tại ở thực vật. Ở giai đoạn tế bào thực vật chưa trưởng thành, các không bào nhỏ nằm rải rác trong tế bào chất. Trong quá trình lớn lên, các không bào liên kết với nhau tạo thành không bào lớn. Không bào lớn đẩy tế bào chất ra vách tế bào thành một lớp mỏng.

Không bào thực vật thường chứa một dung dịch lỏng có các chất hòa tan gọi là dịch bào. Dịch bào chứa các chất vô cơ như muối của Na, Ca, K…; các chất hữu cơ như đường, axít amin, protein và có thể chứa các nhóm sắc tố, dầu thơm.

Dịch bào được tạo nên do quá trình trao đổi chất, chứa các hỗn hợp chất hòa tan khác nhau và có nồng độ thay đổi. Vì vậy nồng độ của dịch bào phụ thuộc vào cường độ trao đổi chất của tế bào và phụ thuộc vào loại và độ tuổi của các tế bào.

* Vai trò của không bào:

Dịch bào tạo nên áp suất thẩm thấu và nhờ đó trao đổi nước và chất khoáng với môi trường ngoài. Dịch bào là dung dịch ưu trương nên hút nước do áp suất thẩm thấu tạo nên sức trương ép vào thành tế bào. Nhờ trạng thái trương nầy mà cây thường ở trạng thái tươi.

Không bào cón có thể chứa các chất bài tiết của quá trình trao đổi chất, các enzyme phân

huỷ các chất thải tạo nên các chất đơn giản hơn để tái sử dụng.

Không bào chứa các nhóm sắc tố tạo nên màu của hoa, quả và lá mùa thu.

6. 2. 3. 4. Một số bào quan khác

Trong tế bào còn có một số bào quan tham gia vào các hoạt động sống đa dạng của tế bào. Ví dụ một số bào quan:

- Ribosome là yếu tố trung tâm tham gia quá trình tổng hợp protein.
- Lizosome có chức năng tiêu hóa nội bào nhờ các enzyme thuỷ phân
- Trung tử tham gia hệ thống phân bào ở động vật.
- Lông rung và roi có bộ vi ống kiểu 9+2 tham gia trong quá trình di động tế bào, vận chuyển các nguyên liệu ngoài tế bào.

6. 2. 4. Nhân và nhiễm sắc thể

6. 2. 4. 1. Nhân

Ở Procaryote, tế bào chưa có nhân, các phân tử ADN nằm trong vùng thể nhân tương tự như nhân của Eucaryote gọi nucleoid. Sự tiến hóa thể hiện từ dạng ADN nằm phân tán trong tế bào chất đến các dạng nucleoid và tiến hóa nhất là ADN liên kết protein histon thành các nhiễm sắc thể định khu tách biệt bởi màng nhân.

Nhân tế bào có nhiều hình dạng khác nhau, hình cầu, hình bầu dục, hình hạt đậu, hình mái chèo, hình nhiều thùy, hình chia nhánh. Kích thước của nhân thay đổi tùy loại tế bào và phụ thuộc vào kích thước của tế bào cũng như trạng thái chức năng của tế bào.

Mỗi tế bào thường có một nhân. Đôi khi có nhiều hơn như tế bào gan, tế bào tuyến nước bọt của động vật có vú... Có tế bào không có nhân như hồng cầu máu ngoại vi động vật có vú.

* Cấu trúc của nhân tế bào gồm màng nhân, dịch nhân, nhiễm sắc thể và hạch nhân.

- *Màng nhân* là một màng kép gồm có màng nhân ngoài và màng nhân trong, giữa 2 màng có xoang quanh nhân. Trên màng nhân có lỗ nhân.

+ Màng nhân ngoài là một màng sinh chất nội bào có hạt ribosom bám ở bề mặt ngoài màng, phía bào tương. Màng này có chức năng tái tạo màng nhân, tham gia tổng hợp màng lưới nội sinh chất (LNSC) và các màng nội bào khác kể cả màng tế bào cùng với LNSC.

+ Xoang quanh nhân thông với lưới LNSC có hạt và thông ra ngoài tế bào, để vật chất di chuyển giữa xoang quanh nhân và LNSC có hạt.

+ Màng nhân trong gồm có hai phần, phần màng sinh chất thì giống với màng sinh chất của màng nhân ngoài, còn phần lá màng ép bên trong màng nhân trong gọi là lamina. Trong gian kỳ của sự phân bào, các nhiễm sắc thể đều bị neo lại xung quanh nhân bằng một số các sợi chromatin với lamina.

+ Lỗ màng nhân gồm thành lỗ hình ống bằng màng sinh chất nối liền màng nhân ngoài và màng nhân trong có gắn các hạt protein. Tất cả hệ thống protein thuộc lỗ màng nhân điều khiển việc qua lại của vật chất qua lỗ màng. Các chất hòa tan trong nước qua lại màng dễ dàng.

Qua lại màng nhân chủ yếu là các ARN, các ADN polymerase, các tiểu đơn vị của ribosom, các histon và các protein của ribosom.

- *Dịch nhân* chứa nguyên liệu và enzym xúc tác các quá trình nhân đôi ADN, sao mã và một số quá trình khác xảy ra trong nhân. Dịch nhân còn chứa hệ thống các sợi protein ví dụ actin. Hệ thống này được gọi là khung xương của nhân. Một số bộ phận của khung xương thì neo với lamina. một số bộ phận khác thì liên kết với các vùng nhất định của chromatin.

- *Nhiễm sắc thể* của Eukaryota có cấu trúc phức tạp mang thông tin di truyền của tế bào và của cả cá thể sinh vật.

- *Hạch nhân* là một thể cầu không tồn tại liên tục trong nhân tế bào. Nó là một hình ảnh tạm thời, một đội hình làm việc của một số nhiễm sắc thể trong tế bào. Phần đầu của các nhiễm sắc thể tâm đầu chụm lại và hình thành nên hạch nhân.

Hạch nhân chuyên chứa các gen tổng hợp nên rARN cho ribosom và cũng tại hạch nhân các protein ribosom từ bào tương đi vào gặp các rARN mới tạo, ghép lại với nhau để tạo nên các tiểu đơn vị nhỏ và lớn của ribosom. Rồi các tiểu đơn vị này đi qua lỗ màng nhân để ra bào tương.

6. 2. 4. 2. Nhiễm sắc thể

* Cấu trúc hiển vi: Nhiễm sắc thể (NST) thường được quan sát và ứng dụng lúc chúng ở gian kỳ, kỳ giữa và đôi khi ở kỳ sau của sự phân bào.

- Ở gian kỳ các hạt bắt màu phẩm nhuộm nhân hình lấm tấm gọi là hạt nhiễm sắc. Hạt thấy lớn hơn gọi là khối nhiếm sắc. Nếu thấy các sợi dài mảnh thì gọi là sợi nhiễm sắc, thấy chằng chịt như mạng lưới gọi là lưới nhiễm sắc.

- Ở kỳ giữa nhiễm sắc thể co ngắn nhất, rõ nhất, ở dạng gồm hai nhiễm sắc tử (dạng kép). Mỗi nhiễm sắc thể có tâm động là điểm thắt eo chia nhiễm sắc thể thành 2 vai với chiều dài khác nhau. Theo quy ước vai ngắn gọi là vai p và vai q dài hơn. Dựa vào tâm động có thể chia NST thành các dạng:

+ Tâm giữa khi p = q

+ Tâm gần giữa khi p < q

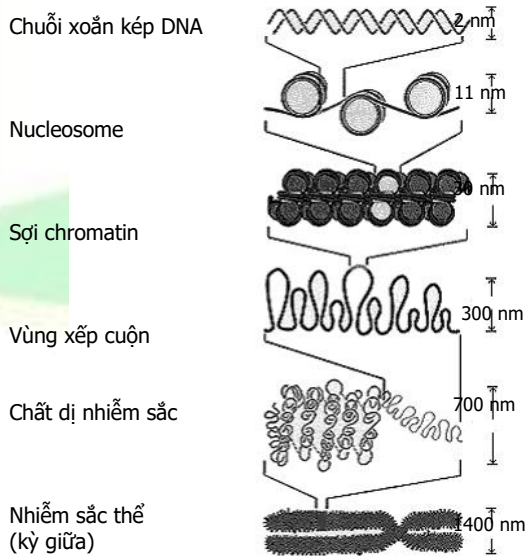
+ Tâm đầu khi p = 0 (p rất ngắn không đáng kể). Đôi khi nối tiếp với p của nhiễm sắc thể tâm đầu có thêm các núm hình cầu nhỏ gọi là vệ tinh ký hiệu là S.

- Ở các tế bào dinh dưỡng (soma) mỗi NST có một cặp giống nhau về hình thái được gọi là các NST tương đồng. Bộ NST có cặp gọi là lưỡng bội (2n) và đơn bội (n) khi mỗi NST chỉ có một chiếc.

- Ở nhiều động vật có sự khác nhau về cặp nhiễm sắc thể giới tính. Ở nam giới cặp nhiễm sắc thể giới XY, ở nữ giới là X X.

* Cấu trúc siêu hiển vi của nhiễm sắc thể

ADN của Eucaryote được tổ chức nhiều NST trong nhân tế bào. Các NST là một phân tử ADN mạch thẳng kép gắn với các protein và có các mức cuộn xoắn đặc trưng.



Hình 6.8. Cấu trúc siêu hiển vi của nhiễm sắc thể

Nucleosome là đơn vị cấu trúc của NST do sợi ADN quấn quanh 8 protein histon hình thành sợi 11nm. Các nucleosome kế nhau được nối qua một phân tử histon trung gian.

Sợi chromatin dày 30nm do các nucleosome xếp sít nhau tạo thành phức hợp nucleoprotein. Sợi chromatin có hình một chuỗi hạt, sợi là sợi ADN, hạt là các nucleosome.

Vùng xếp cuộn dày 300nm do sợi chromatin sau nhiều lần xoắn uốn khúc tạo nên.

Chất dị nhiễm sắc dày 700nm là vùng NST bắt màu đậm cuộn xoắn cực đại.

Nhiễm sắc thể kì giữa cuộn xoắn cực đại dày 1400nm.

** Chức năng chung của nhân tế bào*

- Nhân tế bào chứa đựng vật liệu thông tin di truyền, quyết định tính di truyền của tế bào và của cá thể.

- Điều hòa và điều khiển các hoạt động sống của tế bào. Theo quan điểm sinh học hiện đại nhân là trung tâm điều hòa và điều khiển các quá trình sinh tổng hợp protein xảy ra trong tế bào chất.

- ADN có trong bào tương tự do hay trong bào quan (ty thể, lục lạp) có chức năng riêng của chúng.

6. 3. Cấu trúc của các tế bào tiền nhân (Procaryote)

Thuộc loại tế bào tiền nhân có vi khuẩn (Bacteria) và thanh tảo (Cyanophyta). Tế bào của chúng có kích thước từ 0,5 đến 3µm

* Đặc điểm tế bào Procaryote

- Tế bào Procaryote thiếu màng nhân, thiếu các bào quan chính thức như lục lạp, thể lizosome, phức hệ Golgi...Thiếu bộ máy phân bào và hạch nhân. Ở nhóm sinh vật này thông tin di truyền gồm một nhiễm sắc thể chứa ADN xoắn kép dạng vòng, NST này không chứa các protein kiềm histon.

- Vách tế bào bao phía ngoài màng sinh chất tạo nên cái khung cứng, vững chắc cho tế bào. Nó có nhiệm vụ bảo vệ sự tác động cơ học đến tế bào, giữ và cố định hình dạng của tế bào và quan trọng hơn cả là chống chịu các tác nhân bất lợi nhất là áp suất thẩm thấu của môi trường bên ngoài. Dưới vách tế bào là màng sinh chất bao bọc tế bào chất

- Độ vững chắc của vách tế bào có được là nhờ các tính chất của peptidoglucan (còn gọi là murin) chỉ có ở Procaryote. Peptidoglucan được cấu tạo từ 2 loại đường gắn với 1 peptit ngắn gồm 2 axít amin chỉ có ở vách tế bào vi khuẩn. Các đường và các peptit kết nối với nhau thành 1 đại phân tử bao toàn bộ màng tế bào.

- Phân loại: Do phản ứng nhuộm màu violet (tím) mà phân biệt được 2 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 *Escherichia coli* gồm 3 lớp: màng tế bào trong cùng, peptidoglucan và lớp dày ngoài cùng với lipoprotein và lipopolysaccharid tạo phức hợp lipit polysaccharid.

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

- Có vùng tương tự nhân gọi là nucleoid. Bộ gen chứa một phân tử ADN mạch vòng dạng trần. Sợi ADN của tế bào Procaryote cũng mang bộ gen xác định các đặc tính di truyền của tế bào và các hoạt tính thông thường nên cũng được gọi là nhiễm sắc thể của tế bào Procaryote. Ngoài ra tế bào Procaryote còn có thể có các phân tử ADN nhỏ mạch vòng độc lập gọi là plasmid.

- Có các riboxom nằm rải rác trong tế bào chất chúng sẽ gắn lên mARN để tổng hợp protein.

- Chưa có cấu trúc lục lạp. Phần lớn vi khuẩn quang hợp chứa chlorophyl gắn với màng hay các phiến mỏng (lamellae).

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

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

- Có các riboxom nằm rải rác trong tế bào chất chúng sẽ gắn lên mARN để tổng hợp protein.

- Chưa có cấu trúc lục lạp. Phần lớn vi khuẩn quang hợp chứa chlorophyl gắn với màng hay các phiến mỏng (lamellae).

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

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

Chương 7
SỰ SINH SẢN TẾ BÀO

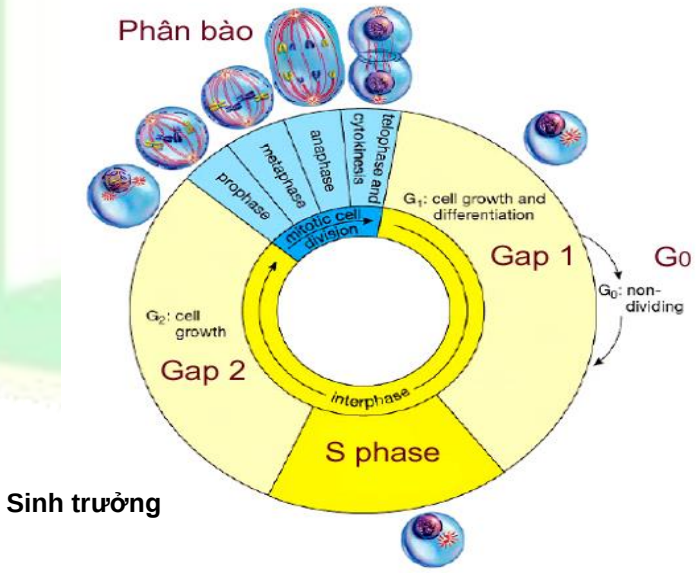
7.1. Chu kỳ tế bào và sự nguyên phân

Chu kỳ tế bào là thời gian sinh trưởng và phát triển của tế bào tính từ lúc tế bào mới hình thành (tế bào con) cho tới lúc kết thúc sự phân chia để tạo thành tế bào mới tiếp theo. Một chu kỳ tế bào gồm 2 giai đoạn: Giai đoạn sinh trưởng (kỳ trung gian) và giai đoạn phân chia tế bào (M). Trong chu kỳ tế bào thì phần lớn thời gian là giai đoạn sinh trưởng (kỳ trung gian), giai đoạn phân chia tế bào (M) chỉ chiếm khoảng 1/25 thời gian của cả chu kỳ.

7.1.1. Giai đoạn sinh trưởng

Giai đoạn sinh trưởng hay là kỳ trung gian là khoảng thời gian giữa 2 lần phân chia tế bào. Nói cách khác, đó là khoảng thời gian tính từ lúc tế bào mới sinh ra cho tới lúc tế bào trưởng thành. Kỳ trung gian gồm 3 pha liên tục: G1, S và G2.

** Pha G1:* Pha G1 là giai đoạn từ ngay sau khi kết thúc phân bào cho đến trước khi tổng hợp ADN. Sự khác nhau về chu kỳ tế bào giữa các tế bào chủ yếu là do sự khác nhau về pha G1. Thời gian của pha G1 khác nhau tuỳ từng loại tế bào (5 - 10 giờ, hàng ngày, hàng tuần lễ, thậm chí hàng tháng, hàng năm). Nếu tế bào vượt qua được pha G1 thì nó sẽ hoàn thành nốt các pha tiếp theo (S, G2 và phân bào M).



Chu kỳ tế bào

Trong pha G1 tế bào chứa 1 lượng ADN đặc trưng cho loài, tương ứng với 2n nhiễm sắc thể ở tế bào xoma. Nhiễm sắc thể ở kỳ này có dạng là các sợi mảnh. Trong pha này tế bào tổng

hợp mạnh mẽ ARN, protein và các chất khác. Đây là pha diễn ra hầu hết các hoạt sống của tế bào.

* *Pha S:* Đây là giai đoạn tổng hợp ADN. Pha S kéo dài 8 giờ đối với tế bào động vật có vú.

* *Pha G2:* Pha G2 chỉ kéo dài khoảng 4 - 5 giờ. Trong pha G2 tế bào tiếp tục tổng hợp ARN và một số protein cần thiết cho sự phân bào.

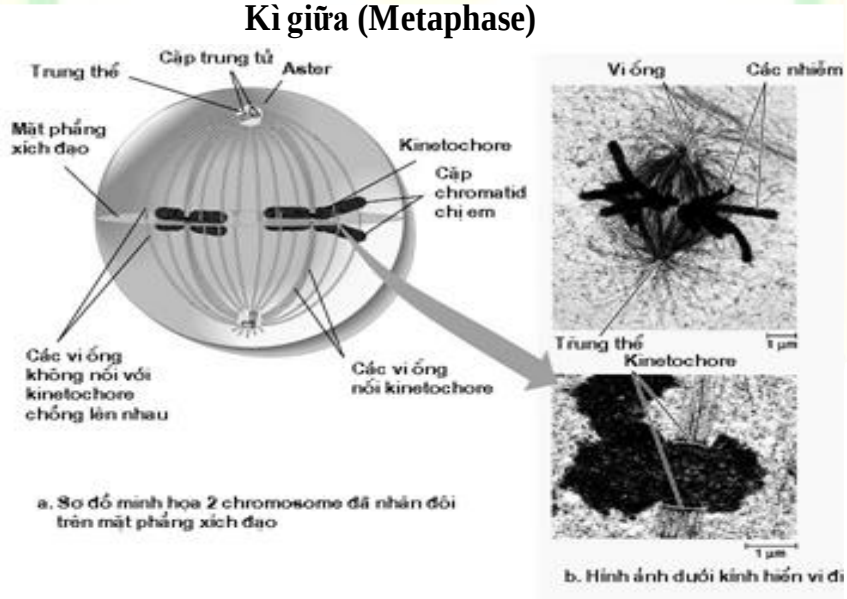
7.1.2. Nguyên phân (gián phân, phân bào nguyên nhiễm - mitose)

Tế bào sinh dưỡng lớn lên đến một mức độ nhất định thì phân chia để tạo thành tế bào mới. Sự phân chia của tế bào sinh dưỡng được tiến hành theo cơ chế nguyên nhiễm - gián phân. Nguyên phân là một quá trình diễn ra theo quy luật mà ý nghĩa là để đảm bảo tính liên tục về di truyền qua các thế hệ tế bào.

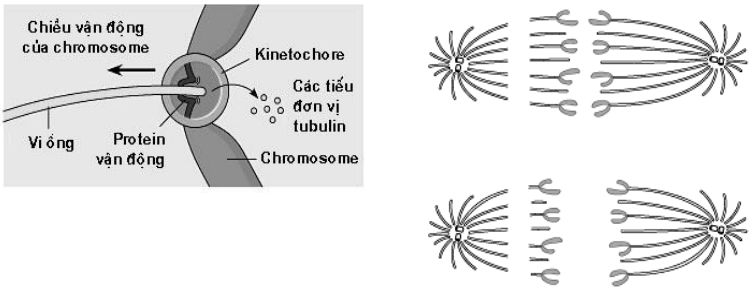
Người ta chia nguyên phân làm 4 kỳ có tính liên tiếp như sau:

* *Kỳ trước:* Trước khi bước vào phân bào nhiễm sắc thể đã nhân đôi thành thể kép. Mỗi nhiễm sắc thể gồm 2 cromatit dính nhau ở tâm động. Các nhiễm sắc thể bắt đầu tích tụ chất nền, đóng xoắn và co ngắn lại, hiện rõ dần trên kính hiển vi quang học. Hạch nhân phân tán rồi biến mất. Màng nhân phồng lên rồi biến mất. Trung thể chia đôi về hai cực tế bào và giữa chúng hình thành hệ thống thoi dây tơ vô sắc. Các bào quan ngừng hoạt động, lưới nội chất phân tán trong tế bào. Kỳ trước kéo dài trung bình từ 10 - 15 phút.

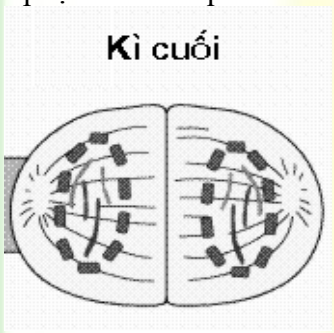
* *Kỳ giữa:* Ở kỳ này các nhiễm sắc thể kép đóng xoắn cực đại, hiện rõ trên kính hiển vi quang học. Số lượng và hình dạng nhiễm sắc thể ở kỳ này đặc trưng cho mỗi loài sinh vật. Các nhiễm sắc thể kép tập trung thành 1 hàng ngang trên mặt phẳng xích đạo của thoi vô sắc. Kỳ giữa kéo dài trung bình 25 - 35 phút. Cuối kỳ giữa các nhiễm sắc thể bắt đầu tách nhau ở phần tâm động.

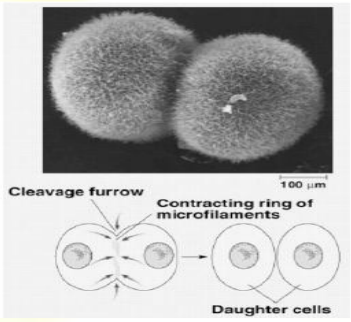


* *Kỳ sau:* Bước vào kỳ sau, mỗi nhiễm sắc thể kép chia đôi tâm động tạo thành 2 nhiễm sắc thể đơn. Các nhiễm sắc thể đơn đính lên dây tơ của thoi vô sắc, dây tơ vô sắc co ngắn kéo hai NST đơn về hai cực tế bào. Thời gian của kỳ sau được tính từ lúc nhiễm sắc thể đính lên dây tơ vô sắc cho đến khi các nhiễm sắc thể được đưa về hai cực tế bào, khoảng 5 - 8 phút.



* *Kỳ cuối:* Kỳ cuối kéo dài khoảng 20 phút. Các nhiễm sắc thể đã được kéovề hai cực tế bào. Tế bào chất bắt đầu phân chia. Sự phân chia tế bào chất ở tế bào động vật khác với tế bào thực vật. Ở động vật, tế bào chất phân chia hướng tâm, bằng cách thắt lại ở giữa tế bào, sự thắt lại cho đến khi thành hai tế bào con. Ở thực vật, tế bào chất phân chia theo kiểu li tâm, ở trung tâm tế bào hình thành 1 vách ngăn, vách ngăn phát triển lớn dần cho đến khi áp sát màng và phân chia thành hai tế bào con. Cùng với sự phân chia tế bào chất là sự hình thành màng nhân, sự khôi phục hạch nhân, khôi phục các bào quan và các thành phần bên trong tế bào.





7.2. Nguyên nhân của sự nguyên phân

Nguyên nhân nào đã dẫn đến sự phân chia tế bào ? Đây là câu hỏi mà cho đến nay vẫn chưa hoàn toàn được trả lời thoả đáng. Tuy vậy một số nguyên nhân sau dẫn đến sự phân bào đã được nhiều người thừa nhận.

7.2.1. Sự thay đổi tỉ lệ giữa nhân và tế bào chất

Nhân là trung tâm điều khiển mọi hoạt động sống của tế bào. Sự điều khiển đó được thực hiện thông qua bề mặt hoạt động của màng nhân. Vì vậy, mỗi loại tế bào luôn luôn phải duy trì cho mình một tỉ lệ nhất định giữa diện tích bề mặt màng nhân và thể tích tế bào để đảm bảo sự cân bằng hoạt động sống.

Theo thời gian, diện tích bề mặt màng nhân tăng lên chậm hơn (r^2) so với thể tích tế bào (r^3). Sự sinh trưởng tế bào đến một thời điểm nào đó sẽ dẫn đến mất cân bằng về tỉ lệ giữa diện tích bề mặt màng nhân và thể tích tế bào.

Sự phân chia tế bào là để thiết lập lại sự ổn định về tỉ lệ giữa diện tích bề mặt màng nhân và thể tích tế bào đảm bảo cho tế bào sống bình thường.

7.2.2. Hormon

Một số hormon có khả năng gây ra sự phân bào mạnh ở 1 số mô và cơ quan liên quan đến tuyến nội tiết. *Ví dụ:* Hormon buồng trứng làm tăng sự phân bào ở tuyến sữa, niêm mạc tử

cung; một số tế bào vùng bị thương ở động vật và thực vật có khả năng tiết ra hormon (được gọi là hormon bị thương) kích thích các tế bào lân cận phân chia làm cho vết thương chóng lành trở lại.

7.2.3. Chất kích thích phân bào không đặc trưng

Một số chất kích thích phân bào không đặc trưng có thể gây ra sự phân chia của bất cứ loại tế bào nào. *Ví dụ* muối Na^+, K^+, các protein lạ đều có khả năng gây phân bào

7.2.4. Vai trò điều hoà của hệ thần kinh.

Trong sự điều tiết phân bào có vai trò quan trọng của hệ thần kinh. Hệ thần kinh bị phá huỷ sẽ gây rối loạn tính chất nhịp nhàng của sự phân bào.

7.3. Giảm phân và sự phát triển tế bào sinh dục ở động vật

7.3.1. Giảm phân (phân bào giảm nhiễm, meiose)

Giảm phân là hình thức phân chia của tế bào sinh dục chín ở những loài sinh sản hữu tính, để hình thành giao tử có số lượng nhiễm sắc thể giảm đi 1/2 so với tế bào sinh giao tử.

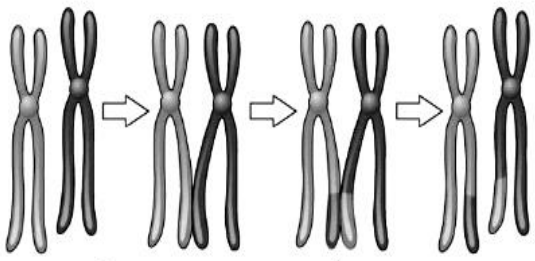
Giảm phân gồm 2 lần phân chia nhân tế bào được gọi là giảm phân lần I và giảm phân lần II. Tuy trải qua 2 lần giảm phân nhưng nhiễm sắc thể chỉ nhân đôi 1 lần. Sự nhân đôi nhiễm sắc thể xảy ra trước khi bước vào giảm phân lần thứ nhất (pha S của giai đoạn sinh trưởng). Trong mỗi lần giảm phân nhiễm sắc thể cũng lần lượt trải qua 4 kỳ giống như nguyên phân. Giữa 2 lần giảm phân nhiễm sắc thể không nhân đôi.

Ý nghĩa của giảm phân: Giảm phân kết hợp với thụ tinh là cơ chế đảm bảo tính liên tục về di truyền qua các thế hệ cơ thể của loài; Mặt khác, sự trao đổi chéo diễn ra trong quá trình tiếp hợp nhiễm sắc thể ở kỳ trước của giảm phân lần thứ nhất là một nguyên nhân quan trọng gây ra biến dị truyền (biến dị tổ hợp) ở sinh vật sinh sản hữu tính.

7.3.1.1. Giảm phân lần I

Trước khi bước vào giảm phân lần thứ nhất các nhiễm sắc thể đã nhân đôi thành thể kép (2 cromatit dính nhau ở tâm động).

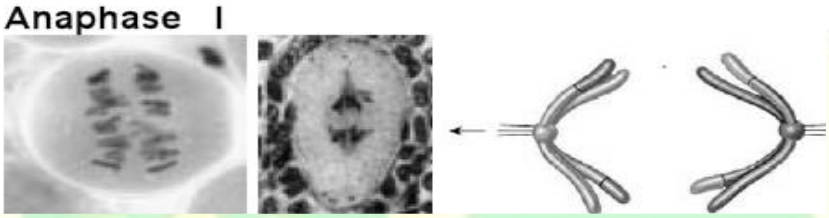
+ *Kỳ trước I:* Mọi hiện tượng của kỳ trước 1 cũng tương tự như nguyên phân, nghĩa là các nhiễm sắc thể bắt đầu đóng xoắn, co ngắn lại; trung thể chia đôi về 2 cực tế bào và giữa chúng hình thành hệ thống dây tơ vô sắc; màng nhân phồng lên rồi biến mất... Tuy nhiên, khác với nguyên phân là ở kỳ trước của giảm phân lần thứ nhất có hiện tượng tiếp hợp của từng cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Hai nhiễm sắc thể tương đồng tiếp hợp với nhau, giữa chúng xảy ra sự trao đổi chéo từng đoạn giữa 2 trong 4 cromatit. Sau khi tiếp hợp xong các nhiễm sắc thể tương đồng tách nhau ra và phân bố thành từng nhóm (tứ tử).



Chiasmata and Crossing Over

+ *Kỳ giữa I:* Các nhiễm sắc thể đã đóng xoắn cực đại. Từng cặp nhiễm sắc thể tương đồng tập trung lên mặt phẳng xích đạo của thoi vô sắc làm thành 2 hàng ngang.

+ *Kỳ sau I:* Mỗi nhiễm sắc thể kép trong cặp tương đồng đính lên thoi vô sắc, được thoi vô sắc co ngắn kéo về một cực của tế bào. Kết quả là 2 chiếc nhiễm sắc thể tương đồng được kéo về hai cực tế bào khác nhau và bắt đầu tháo xoắn.



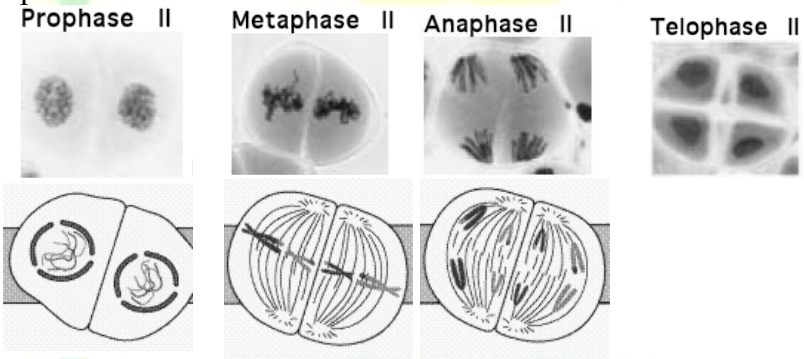
+ *Kỳ cuối I:* Kết quả kỳ cuối I tạo ra 2 tế bào con. Mỗi tế bào chứa một bộ nhiễm sắc thể đơn bội thể kép.

Kết thúc kỳ cuối I tế bào chuyển nhanh sang giảm phân lần II mà không có sự nhân đôi nhiễm sắc thể.

7.3.1.2. Giảm phân lần II.

Giảm phân lần 2 thực chất là 1 quá trình nguyên nhiễm, từ 2 tế bào đơn bội thể kép tạo thành 4 tế bào đơn bội thể đơn. Trong giảm phân lần 2 tế bào cũng lần lượt trải qua 4 kỳ giống như giảm phân lần I. Tuy nhiên có một số điểm cần lưu ý như sau:

- Mặt phẳng phân chia tế bào của giảm phân lần thứ 2 vuông góc với mặt phẳng phân chia của giảm phân lần thứ nhất.



Giảm phân II

- Ở kỳ giữa II các nhiễm sắc thể kép tập trung lên mặt phẳng xích đạo của thoi vô sắc làm thành 1 hàng ngang.

- Kỳ sau II có sự phân chia tâm động. Mỗi nhiễm sắc thể kép thành 2 nhiễm sắc thể đơn và các nhiễm sắc thể đơn đính lên tơ vô sắc, được kéo về 2 cực tế bào.

- Kết thúc kỳ cuối II tạo thành 4 tế bào con đơn bội thể đơn. Từ 4 tế bào đơn bội này sẽ hình thành nên giao tử: Giới cái là 1 trứng và 3 thể định hướng; giới đực là 4 tinh trùng.

7.3.2. Sự phát triển tế bào sinh dục ở động vật

Ở động vật, tế bào sinh dục được phát sinh từ những tế bào sinh dưỡng của phôi. Từ những tế bào phôi, tuần thứ 3 sau thụ tinh, sẽ phân chia và phân hoá cho ra những tế bào sinh dục nguyên thuỷ, dần dần hình thành tuyến sinh dục. Trong tuyến sinh dục đực là những tinh nguyên bào còn trong tuyến sinh dục cái là noãn nguyên bào.

7.3.2.1. Sự phát sinh tinh trùng

Từ tuần thứ 6 của phôi người, các tinh nguyên bào tạm thời ngừng hoạt động , cho đến tuổi dậy thì thì chúng bắt đầu hoạt động trở lại bằng cách phân chia liên tục theo lối nguyên nhiễm làm cho số lượng tăng lên rất nhiều và có khả năng phân chia và phân hoá để phát sinh tinh trùng. Giai đoạn từ tinh nguyên bào hình thành tinh trùng được tóm tắt như sau:

- Từ 1 tinh nguyên bào lớn lên về kích thước (do sự tích tụ chất dinh dưỡng) tạo thành 1 tinh bào cấp I.

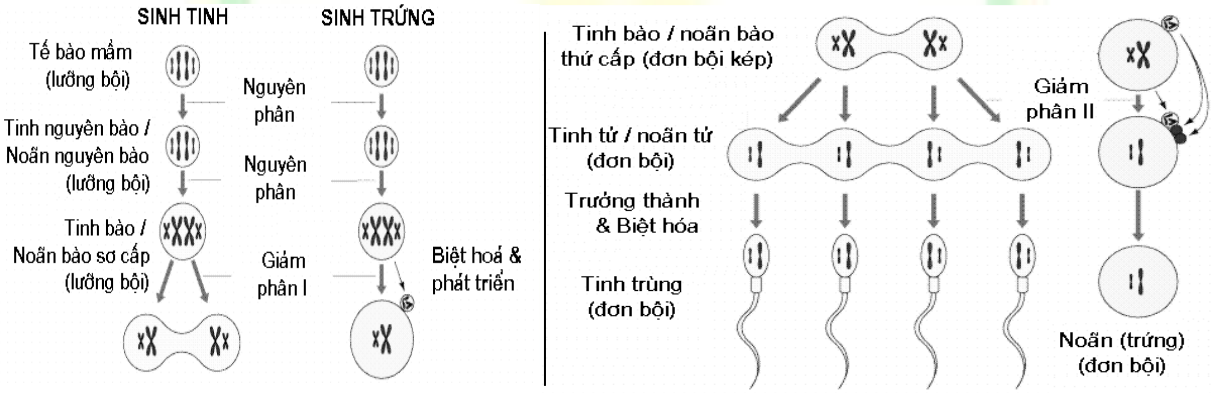
- Các tinh bào cấp I phân bào giảm nhiễm, lần thứ nhất tạo thành 2 tinh bào cấp II, lần thứ 2 tạo thành 4 tinh tử đơn bội.

- Từ 4 tinh tử chuyển hoá thành 4 tinh trùng bằng cách biến đổi để tạo ra 3 phần: đầu, cổ và đuôi.

Đáng lưu ý sự giảm phân hình thành tinh trùng chỉ xảy ra ngay trước khi thụ tinh và số lượng tinh trùng tạo thành mỗi lần có thể lên đến hàng trăm triệu.

7.3.2.2. Sự phát sinh trứng

Trong thời kỳ phôi thai ở người, các noãn nguyên bào phân chia liên tục theo lối nguyên nhiễm làm cho số lượng noãn nguyên bào tăng lên rất nhiều. Một số noãn nguyên bào tích tụ thêm chất dinh dưỡng trở thành noãn bào cấp I (trong buồng trứng mỗi phụ nữ chứa khoảng 400.000 noãn bào cấp I). Các noãn bào cấp I dừng ở kỳ trước của giảm phân lần thứ nhất cho đến tuổi dậy thì.



a) ***b)***

Quá trình hình thành giao tử: giảm phân lần 1(a) và giảm phân lần 2 (b)

Đến tuổi dậy thì, ở người quá trình phân chia giảm nhiễm lại tiếp tục có tính chu kỳ (khoảng 28 - 30 ngày), mỗi chu kỳ có 1 noãn bào giảm nhiễm (hoàn thành giảm nhiễm lần thứ nhất và tiếp tục giảm nhiễm lần thứ 2) để tạo thành 1 trứng kích thước lớn và 3 thể cực nhỏ. Trứng có khả năng thụ tinh còn 3 thể cực bị tiêu huỷ đi (trong 400.000 noãn bào cấp I thì chỉ có khoảng 400 được tiếp tục phân chia để tạo thành trứng, số còn lại bị thoái hoá).

Các noãn bào cấp I phân chia giảm nhiễm, lần thứ nhất tạo ra 1 noãn bào cấp II có kích thước lớn và 1 thể cực kích thước nhỏ.

Noãn bào cấp II giảm nhiễm lần thứ 2 tạo thành 1 trứng lớn và 3 thể cực nhỏ.

7.4. Sự phân bào trực tiếp

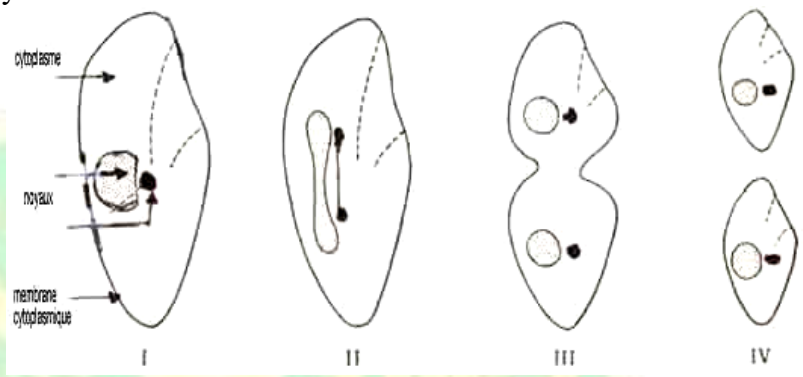
Hình thực phân bào này thường gặp ở nhóm sinh vật đơn bào có nhân chính thức. Trong quá trình phân bào không hình thành NST và thoi vô sắc không xuất hiện, nhân trực tiếp kéo dài ra, có thể tái bản hoặc không tái bản ADN và eo thắt chia đôi tế bào, cũng có thể tế bào chất không phân chia, tạo ra tế bào nhiều nhân.

Phân bào trực tiếp không phổ biến ở sinh vật đa bào và thường là dấu hiệu của sự phân chia vội vàng, thường gặp ở các mô ung thư, các cơ quan bị bệnh tái sinh.

Phân chia trực tiếp hay phân bào vô nhiễm (amitose) là hình thức phân chia tế bào đơn giản và nhanh chóng, gồm 2 quá trình:

1- Phân chia nhân bằng cách thắt lại làm 2 thuỳ, không hình thành thể nhiễm sắc và hệ thống thoi dây tơ vô sắc. Hai thuỳ tách ra làm 2 nhân con.

2- Phân chia tế bào chất cũng bằng cách thắt lại ở giữa và từ đó phân làm 2 tế bào con. Có trường hợp không có sự phân chia tế bào chất kết quả tạo thành 1 tế bào nhiều nhân (cộng bào).



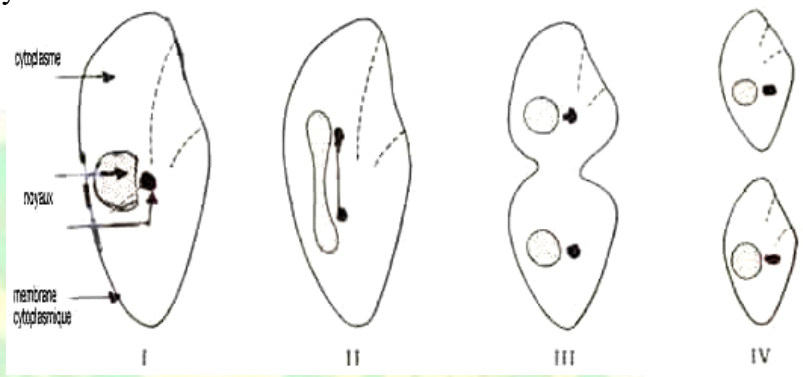
Sự phân bào trực tiếp ở sinh vật đơn bào

Phân bào trực tiếp không phổ biến ở sinh vật đa bào và thường là dấu hiệu của sự phân chia vội vàng, thường gặp ở các mô ung thư, các cơ quan bị bệnh tái sinh.

Phân chia trực tiếp hay phân bào vô nhiễm (amitose) là hình thức phân chia tế bào đơn giản và nhanh chóng, gồm 2 quá trình:

1- Phân chia nhân bằng cách thắt lại làm 2 thuỳ, không hình thành thể nhiễm sắc và hệ thống thoi dây tơ vô sắc. Hai thuỳ tách ra làm 2 nhân con.

2- Phân chia tế bào chất cũng bằng cách thắt lại ở giữa và từ đó phân làm 2 tế bào con. Có trường hợp không có sự phân chia tế bào chất kết quả tạo thành 1 tế bào nhiều nhân (cộng bào).



Sự phân bào trực tiếp ở sinh vật đơn bào

Chương 8. SINH LÝ SINH HÓA TẾ BÀO

8. 1. Sự vận chuyển các chất qua màng tế bào

Hầu hết các cơ thể đơn bào chỉ sống và hoạt động trong môi trường lỏng. Các tế bào trong một tổ chức hay cơ thể đa bào luôn có một lớp dịch mô nằm xen kẽ giữa các màng sinh chất của tế bào đó. Các tế bào sống luôn có quan hệ trao đổi với môi trường lỏng bao quanh qua màng sinh chất.

Trong đa số trường hợp, tế bào sống nằm trong trạng thái cân bằng động, có sự vận chuyển các chất cần thiết cho hoạt động sống của tế bào từ ngoài vào và các chất thải của tế bào từ trong đi ra môi trường. Đó là là sự vận chuyển qua màng tế bào trong quá trình trao đổi chất của các cơ thể sống.

8. 1. 1. Các nhân tố vật lý liên quan đến sự vận chuyển các chất qua màng tế bào

8. 1. 1. 1. Sự khuếch tán

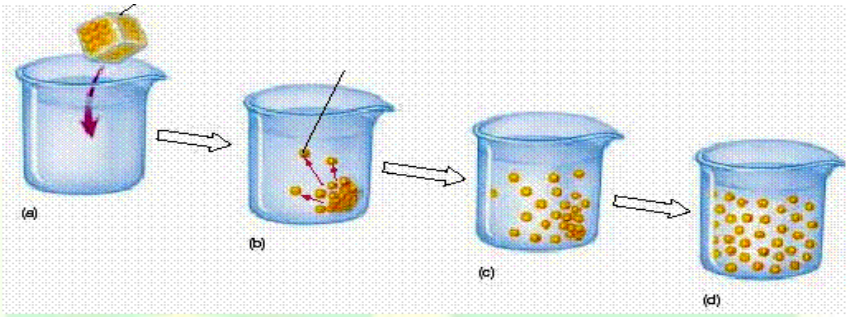
Khuếch tán là hiện tượng các phân tử của một chất di chuyển từ vùng có nồng độ cao hơn đến chỗ có nồng độ thấp hơn của chất đó. Hiện tượng khuếch tán xảy ra khi các chất ở trạng thái lỏng hay khí. Ví dụ bỏ viên đường vào ly nước, đường tan ra, các phân tử lan rộng đến chỗ nước có nồng độ đường thấp hơn.

Quá trình khuếch tán diễn ra một cách tự động vì các ion hay phân tử luôn chuyển động do động năng của chúng gây ra. Với xu hướng cân bằng nồng độ các các ion, các phân tử trong môi trường nhờ những động lực bên trong điều khiển chúng một cách không mục đích và không định hướng. Một số ion hay phân tử va chạm phải nhau làm lệch đường đi của nhau hay va chạm vào các vật cản. Cứ tiếp tục chuyển động ngẫu nhiên như vậy chúng sẽ đạt đến trạng thái phân bố đều.

Trong môi trường lỏng có thể dùng thí nghiệm sau: Giả sử ta cho một viên đường vào trong một cốc nước, lúc đầu các phân tử đường rời khỏi viên đường, bắt đầu khuyếch tán vào nước. Kết quả quá trình này là các phân tử đường phân tán đều trong cốc nước (hình 8. 1).

Do xu hướng tiến tới cân bằng nồng độ, các ion hay các phân tử của một chất khuếch tán chuyển động từ một miền có nồng độ cao tới một miền có nồng độ thấp hơn.

Các nghiên cứu sinh học cho rằng sự khuếch tán liên quan đến hoạt động sống của tế bào. Nhiều chất di chuyển vào và ra khỏi tế bào chỉ nhờ khuếch tán đơn giản.Tốc độ khuếch tán phụ thuộc kích thước, hình dạng của phân tử; điện tích của chúng và nhiệt độ.



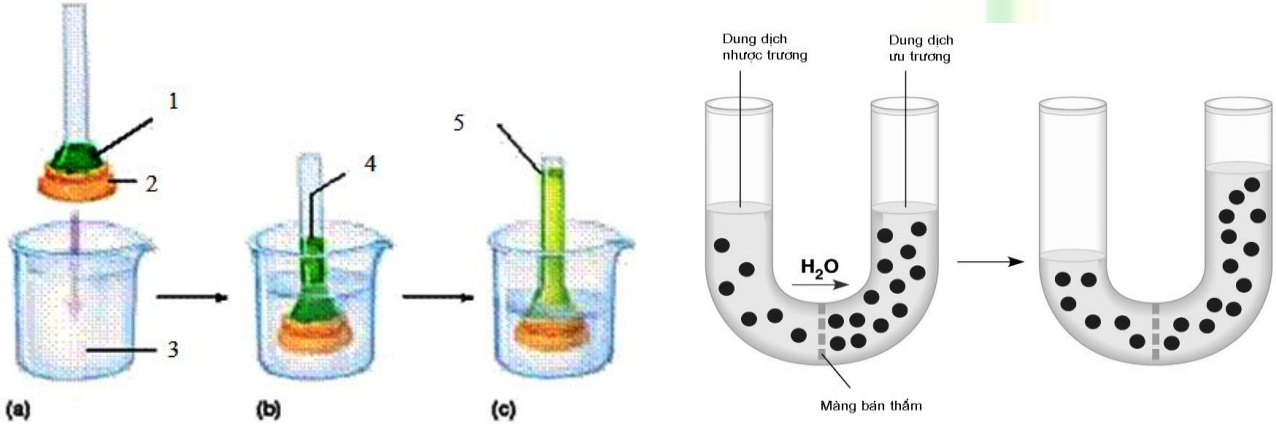
Hình 8. 1. Sự khuếch tán các phân tử đường trong nước

8. 1. 1. 2. Sự thẩm thấu và áp suất thẩm thấu

Nồng độ các chất tập trung bên trong tế bào thường cao hơn môi trường bên ngoài. Nếu không có màng giữ lại, các chất bên trong sẽ khuếch tán ra môi trường bên ngoài. Như vậy màng tế bào là vật cản duy trì trật tự hóa học trong tế bào. Một màng gọi là bán thấm hay thấm có chọn lọc khi các phân tử chất này qua được mà phân tử chất khác không qua được.

Màng tế bào sống có tính thấm phức tạp hơn nhiều so với các màng không sống như xenlôphan. Màng xenlôphan phân biệt các chất chủ yếu dựa vào kích thước của phân tử. Màng tế bào sống ngoài kích thước phân tử còn có nhiều yếu tố khác chi phối đến sự xâm nhập các chất qua màng.

Sự thẩm thấu là hiện tượng một dung môi (thường là nước) di chuyển qua màng thấm chọn lọc từ nơi có nồng độ các chất cao hơn đến nơi có nồng độ thấp hơn (sự khuếch tán), làm cho nồng độ của chúng tăng lên rõ ở một bên của màng. Đến một lúc nào đó các phân tử nước khuếch tán từ trong ra sẽ cân bằng các phân tử nước từ ngoài vào trong. Áp suất tạo nên sự cân bằng đó gọi là áp suất thẩm thấu. Cần phân biệt thẩm tích là sự khuếch tán các phân tử chất hoà tan qua màng bán thấm.



Hình 8. 2. Hai thí nghiệm về sự thẩm thấu của các phân tử nước

1. Dung dịch muối 3%; 2. Màng có tính thấm chọn lọc; 3. Nước cất; 4. Dung dịch muối nâng lên; 5. D. dịch muối ngừng nâng cao khi trọng lượng của cột nước bằng với áp suất thẩm thấu áp suất thẩm thấu.

Thí nghiệm thứ 2 là dung dịch muối được đựng trong một ống nghiệm, cuối ống nghiệm được bọc trong một túi có tính thấm chọn lọc. Phần cuối của ống nghiệm chứa dung dịch muối

đang đóng lại bởi sự giãn ra do tính thấm chọn lọc của màng qua bề mặt của nó cho phép phân tử nước đi qua nhưng không cho ion muối đi qua (a).

Khi ống nghiệm đã nhúng ngập vào trong cốc nước cất, muối không thể đi qua màng nhưng nước thì có thể. Nước đi vào trong ống nghiệm đã làm cho dung dịch muối nâng lên phía trên ống nghiệm (b). Nước tiếp tục đi vào trong ống nghiệm từ cốc cho đến khi trọng lượng của cột nước trong ống nghiệm nâng cao hết mức cân bằng với cột nước hạ xuống trong cốc. Lực gây ra bởi hiện tượng này gọi là sự thẩm thấu (c) (hình 7. 2).

Trong hiện tượng thẩm thấu, phân biệt:

- Dung dịch ưu trương: môi trường có nồng độ thẩm thấu cao hơn hay nồng độ chất tan trong môi trường cao hơn trong tế bào. Nếu tế bào ở trong dung dịch ưu trương, nước trong tế bào sẽ đi ra môi trường ngoài gây nên hiện tượng teo bào ở động vật và co nguyên sinh ở thực vật.

- Dung dịch nhược trương: môi trường có nồng độ thẩm thấu thấp hay nồng độ chất tan trong môi trường thấp hơn trong tế bào. Nếu tế bào ở trong dung dịch nhược trương, nước từ môi trường sẽ đi vào tế bào gây nên hiện tượng tế bào căng ra và tan bào.

- Dung dịch đẳng trương: môi trường có nồng độ thẩm thấu cân bằng hay nồng độ chất tan ở hai phía của màng tế bào bằng nhau, môi trường này còn gọi là môi trường sinh lý hợp với sự sống của tế bào.

8. 1. 2. Cơ chế vận chuyển qua màng tế bào

8. 1. 2. 1. Khuếch tán đơn thuần

Một số vật chất có phân tử nhỏ hòa tan trong nước, hòa vào lớp lipit kép của màng, đi qua nó rồi hòa với dung dịch nước ở phía bên kia màng. Quá trình này có rất ít sự đặc hiệu. Ví dụ về loại chất này là ethanol. Một số khí như oxy và CO2 cũng khuếch tán đơn thuần.

a. Đặc điểm của vận chuyển thụ động

- Chất vận chuyển không bị biến đổi hóa học
- Chất ấy không kết hợp với một số chất khác
- Vận chuyển không cần năng lượng
- Phụ thuộc vào gradient nồng độ hay điện thế (bên cao chuyển sang bên thấp)
- Vận chuyển là hai chiều, cân bằng giữa trong và ngoài tế bào

b. Điều kiện ảnh hưởng đến sự khuếch tán

- Độ lớn của chất (càng lớn qua càng chậm)

- Độ hòa tan các chất trong lipit (càng dễ hòa tan, càng dễ qua như alcol, aldehyt, glycerol, các thuốc gây mê, ...)

- Gradient nồng độ :

+ Môi trường nhược trương: nồng độ chất hòa tan trong môi trường thấp hơn trong tế bào: tế bào trong đó (động vật) sẽ bị trương bào rồi tan bào.

+ Môi trường ưu trương: nồng độ chất hòa tan trong môi trường cao hơn trong tế bào: tế bào trong đó (động vật) sẽ bị teo và nếu là thực vật sẽ bị co nguyên sinh.

+ Môi trường đẳng trương: nồng độ chất hòa tan ở hai phía màng bằng nhau, môi trường này còn gọi là môi trường sinh lý hợp với sự sống của tế bào. Nồng độ chất đối với mỗi loại tế bào động vật và thực vật có khác nhau.

- Phụ thuộc vào tính ion hóa của phân tử :

+ Ion hóa trị 1 dễ qua màng hơn ion hóa trị 2

+ Ion bị bao thêm nước trở nên to và khó qua.

- Nhiệt độ tăng vừa phải thì kích thích sự thấm qua màng (khi tăng 100C thì tính thấm tăng 1,4 lần).

- Nhu cầu hoạt động cũng làm tăng tính thấm : khi cơ hoạt động thì glucoza và axit amin đi vào. Khi cơ duỗi thì không.

- Phụ thuộc vào tác động tương hỗ của các chất:

+ Ca^{++} liên kết với nước thì giảm thấm

+ Glyxerin khi có thuốc mê thì tăng thấm.

Hiện tượng này được giải thích theo thuyết điện giải của Donan dựa trên hai định luật về cân bằng nồng độ.

- Định luật 1: Có cân bằng khi tích số các ion khuếch tán có cùng trị số ở hai phía của màng bán thấm.

- Định luật 2: Khi đã cân bằng thì tổng số điện tích của anion và cation bằng nhau ở mỗi phía của màng.

Nếu *R* là gốc protein không qua được màng, x là nồng độ trao đổi, M là màg bán thấm ngăn cách tế bào với môi trường. Để đơn giản nồng độ ban đầu của các ion đều bằng 1. Ta có sơ đồ sau:

Trạng thái ban đầu			**Trạng thái lúc cân bằng**		
Tế bào	**M**	**Môi trường**	**Tế bào**	**M**	**Môi trường**
Na^+ (1)		Na^+ (1)	Na^+ (1+x)		Na^+ (1-x)
R^- (1)		Cl^- (1)	Cl^- (x)		Cl^- (1-x)
			R^- (1)		

Theo định luật 1 của Donan thì trị số của x là :

(1+x) .(x).(1)= (1-x). (1-x) ➔ x=0,03

Theo định luật 2 của Donan thì:

- Trong tế bào cation Natri là 1+x, anion protein R và Clo là 1+x

- Trong môi trường cation Natri là 1-x, anion Clo là 1-x

c. Hiện tượng teo bào và tan bào; co nguyên sinh và phản co nguyên sinh

Tuỳ theo nồng độ các chất hoà tan của môi trường lớn hơn, nhỏ hơn hoặc bằng so với bên trong tế bào mà người ta gọi các môi trường đó là ưu trương, nhược trương hay đẳng trương. Bản chất của hiện tượng ưu trương, nhược trương, đẳng trương là do áp suất thẩm thấu khác nhau giữa bên trong và bên ngoài tế bào gây ra.

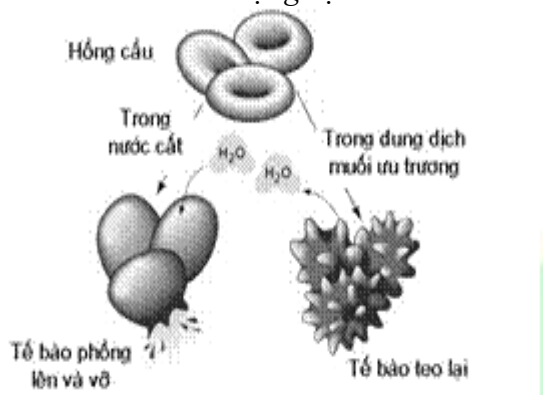
Tế bào động vật (ví dụ: hồng cầu thỏ) cho vào môi trường ưu trương, theo quy luật thẩm thấu, nước từ bên trong tế bào bị thẩm thấu ra ngoài. Tế bào hồng cầu mất nước, màng tế bào nhăn nheo, tế bào co dúm lại. Đó là hiện tượng teo bào.

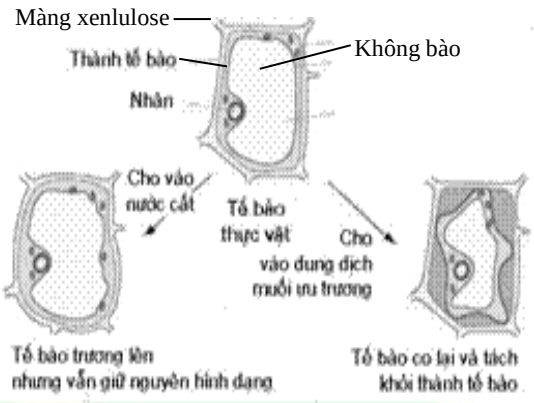
Sau khi teo bào, cho hồng cầu thỏ vào môi trường nhược trương, theo quy luật thẩm thấu, nước từ môi trường bị thẩm thấu vào bên trong làm cho tế bào trương lên. Nếu trương quá mức, màng tế bào bị vỡ gây ra hiện tượng tan bào.

Tế bào thực vật (ví dụ: biểu bì vảy củ hành) khi đặt trong môi trường ưu trương hoặc nhược trương cũng xảy ra hiện tượng tương tự nhưng trong trường hợp này, đối với tế bào thực vật (biểu bì vảy củ hành), phía ngoài màng nguyên sinh chất còn có một màng cứng bằng xenlulose, cho nên trong môi trường ưu trương chỉ dẫn đến hiện tượng co nguyên sinh chất thành 1 khối tròn, còn trong môi trường nhược trương tế bào trương chỉ đến mức ép sát khối chất

nguyên sinh lên màng xenlulose (chứ không dẫn đến hiện tượng vỡ tế bào như ở động vật). Đối với tế bào thực vật được gọi gọi là hiện tượng co nguyên sinh và phản co nguyên sinh chất.

Tế bào động vật *Tế bào thực vật*





Hình 8.3. Teo bào và tan bào **Hình 8.4. Co nguyên sinh và phản co nguyên sinh**

8.1.2.2 Khuếch tán trung gian

Loại vận chuyển này vẫn gọi là vận chuyển thụ động nhưng có nhờ một protein xuyên màng trợ giúp cho đi qua. Nói một cách chặt chẽ thì loại này đã có tính chất chủ động một phần, có thể coi nó là loại chuyển tiếp giữa thụ động và chủ động.

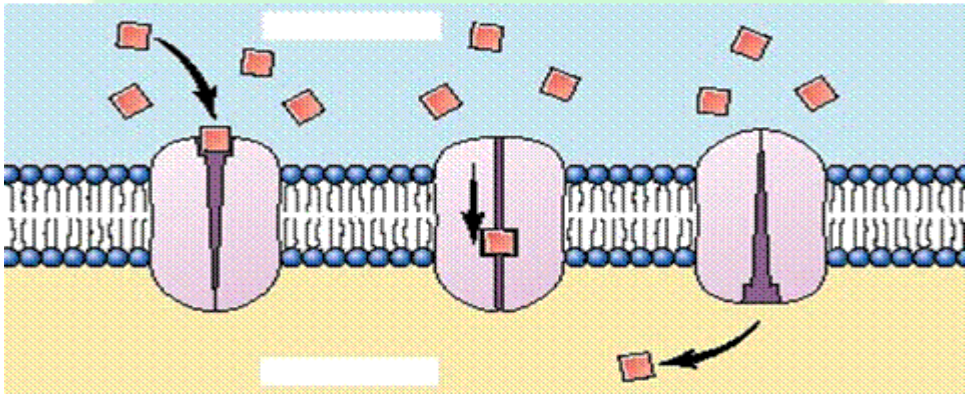
a. Đặc điểm :

- Phải có một protein màng tiếp nhận và làm vận tải viên.
- Có hiệu ứng bão hòa.
- Không cần năng lượng của tế bào.
- Cũng theo gradient nồng độ.
- Có thể thuận nghịch.

b. Vài thí dụ :

- Vận chuyển glucoza qua màng hồng cầu

Vận tải viên là một protein xuyên màng gọi là permeaza (chiếm 2% tổng protein màng hồng cầu). Gọi đầy đủ là glucoza- permeaza. Glucoza chính xác là D-glucoza (vì các đường đơn của sinh vật đều là quay phải "D" trừ một vài ngoại lệ, đường L-glucoza không vào được) liên kết tạm thời với permeaza, permeaza biến dạng và đẩy glucoza vào hồng cầu. Năng lượng dùng cho vận chuyển không phải là của tế bào mà là từ gradient hóa học của glucoza. Sự vận chuyển glucoza là hai chiều nhưng vì khi glucoza vào đến bào tương là photphoryl hóa để chuyển ngay thành glucoza 6-photphat nên không ra được, một số ít phân tử glucoza còn lại tạo nên một môi trường nội bào nhược trương về glucoza để thu hút thêm glucoza vào tiếp. (Một số anion như Cl^- và $HCO3^-$ cũng được vận chuyển có trung gian)



Hình 8.5. Khuếch tán trung gian

Permeaza còn đưa cả một số đường đơn quay phải "D" khác không phải là glucoza, tần suất có thấp hơn so với tần suất đưa glucoza, vì thế mà permeaza mang cái tên chung hơn : D-hexoza permeaza.

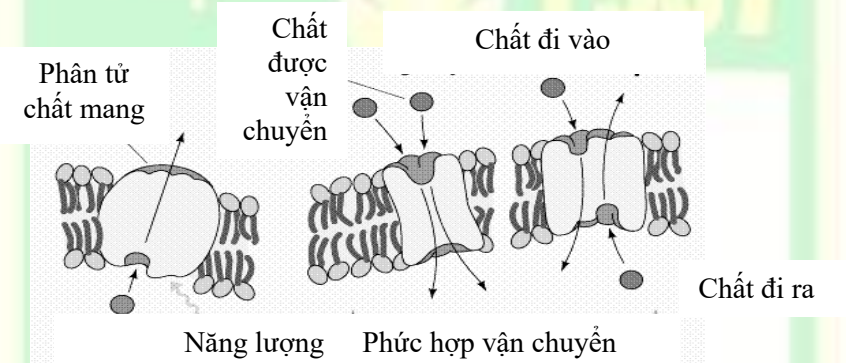
- Vận chuyển lactoza:

Người ta đã chiết tách được trên màng tế bào trực khuẩn *E. coli* một protein xuyên màng là permeaza có chức năng vận chuyển lactoza. Trong mỗi tế bào có khoảng 9000 phân tử permeaza. Người ta giả thiết permeaza liên kết với lactoza ở mặt ngoài màng tế bào và sau đó phức hợp này khuếch tán vào trong tế bào. Ở đó lactoza được tách khỏi chất vận chuyển

- Vận chuyển một số anion qua màng:

Các ion Cl^- và HCO_3^- cũng vào màng hồng cầu nhờ vận tải viên protein tên là $Band_3$, 1 protein xuyên màng có nhiều chức năng trong đó có việc vận chuyển Cl^- và HCO_3^-. $Band_3$ xúc tác việc trao đổi: 1 đổi 1 anion qua màng, có nghĩa là đưa một HCO_3^- vào thì đưa 1 Cl^- ra và ngược lại như là để luôn giữ mối cân bằng về điện trong tế bào. $Band_3$ không cho phép các anion vượt qua màng chỉ một chiều.

8.1.2.3 Vận chuyển chủ động qua màng



Hình 8.6. Vận chuyên chủ động

Loại này thực hiện hoàn toàn theo yêu cầu của tế bào.

**** Đặc điểm***

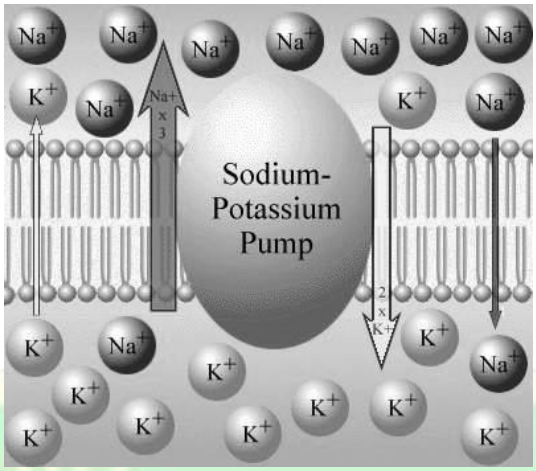
- Nhất thiết phải có protein vận tải, còn gọi là vận tải viên, hoặc cái bơm của tế bào.
- Có hiệu ứng bão hòa.
- Cần tiêu tốn năng lượng
- Có thể đi ngược gradient nồng độ hoặc điện thế.
-Thường chỉ theo một chiều.

**** Một vài thí dụ***

- Cái bơm K^+Na^+ : vận tải viên tên là K^+Na^+ ATPaza.

Hồng cầu cũng như hầu hết tế bào động vật có yêu cầu K^+ cao và Na^+ thấp hơn so với môi trường cho nên thường xuyên có sự bơm Na^+ ra và K^+ vào.

Nồng độ Na^+ nội bào thấp hơn nhiều so với ngoại bào, còn K^+ nội bào cao hơn ngoại bào (10-20 lần). Sự chênh lệch này được duy trì thường xuyên bởi phức hợp protein gọi là bơm Na^+/K^+ - ATPaza nằm trên màng bào tương. Đây là protein xuyên màng có tâm gắn K^+ phía ngoại bào và các tâm gắn Na^+ phía nội bào, tâm ATPaza phía nội bào. Mỗi ATP bị phân hủy bơm được 3 Na^+ ra và 2 K^+ vào. Quá trình bơm Na^+/ K^+ ngược chiều gradient nồng độ và thủy phân ATP luôn luôn song hành với nhau, và có thể bị ức chế bởi ouabain khi hoá chất này có mặt ở dịch ngoại bào.



Hình 8.7. "Bơm Na^+" và "bơm K^+"

- Cái bơm Ca^{++}: cái bơm này là Ca^{++}ATPaza chúng ta đã gặp ở lưới nội sinh chất. Nó là protein màng của lưới nội sinh chất trên màng của tế bào cơ và trên màng của tế bào hồng cầu. Ở hồng cầu nó đẩy Ca^{++} ra khỏi hồng cầu. Ở tế bào cơ nó bơm Ca^{++} vào lưới nội sinh chất thì cơ duỗi, khi bơm trả lại Ca^{++} cho bào tương cơ thì cơ co. Ca^{++}ATPaza cần Mg^{++} để hoạt động.

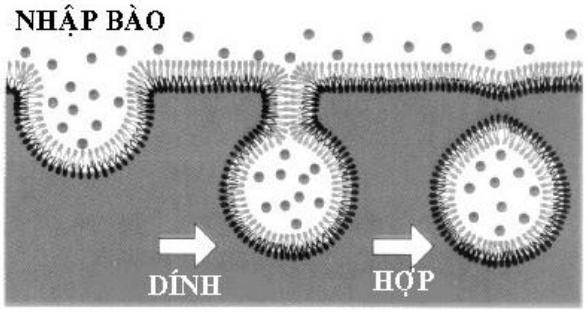
- Cái bơm protein (H^+): là hệ thống vận chuyển proton phụ thuộc ATP. Gặp ở màng tiêu thể phụ trách việc duy trì độ pH axit của tiêu thể bằng cách bơm H^+ vào tiêu thể. Gặp màng thylacoit của lục lạp phụ trách tạo một gradient điện hóa giữa hai phía của màng thylacoit do sự chênh lệch lớn về ion H^+.

Đây là protein tải vận chuyển tích cực H^+ qua màng kèm theo thủy phân ATP. Bơm H^+ tham gia vào việc duy trì môi trường acid trong các tiêu thể nhờ vận chuyển liên tục H^+ từ dịch bào tương qua màng tiêu thể. Nó cũng có mặt trên màng bào tương và vận chuyển H^+ từ bào tương ra khoang gian bào, nhờ vậy, dù tế bào trong khi trao đổi chất luôn sinh ra axit (CO_2, axit lactic...) nhưng vẫn duy trì được pH trung tính. Màng tế bào dạ dày tiết axit chlohydric đặc biệt có bơm H^+ rất hoạt động.

8.1.2.4. Sự vận chuyển các chất có kích thước lớn qua màng tế bào (thực bào và ẩm bào)

Trường hợp một số chất có kích thước lớn không thể vận chuyển qua màng theo quá trình vận chuyển chủ động, tế bào có quá trình thu nhận tích cực gọi là nhập bào (endocytosis), khi tế bào bao các chất vào một túi tách biệt với màng sinh chất. Có hai loại nhập bào là ẩm bào (pinocytosis) và thực bào (phagocytosis).

Nhập bào là quá trình vận chuyển từ gian bào vào bào tương, trong đó khối vật chất sau khi vào bào tương vẫn được ngăn cách bằng một lớp màng: khối vật chất được cách li nhờ sự dính màng giữa hai lớp lipit phía ngoại bào, sau đó được chuyển hẳn vào bào tương. Có hai kiểu nhập bào: ẩm bào và thực bào. Ẩm bào có thể thấy ở hầu hết các tế bào, trong khi thực bào chỉ xảy ra ở một số loại tế bào.

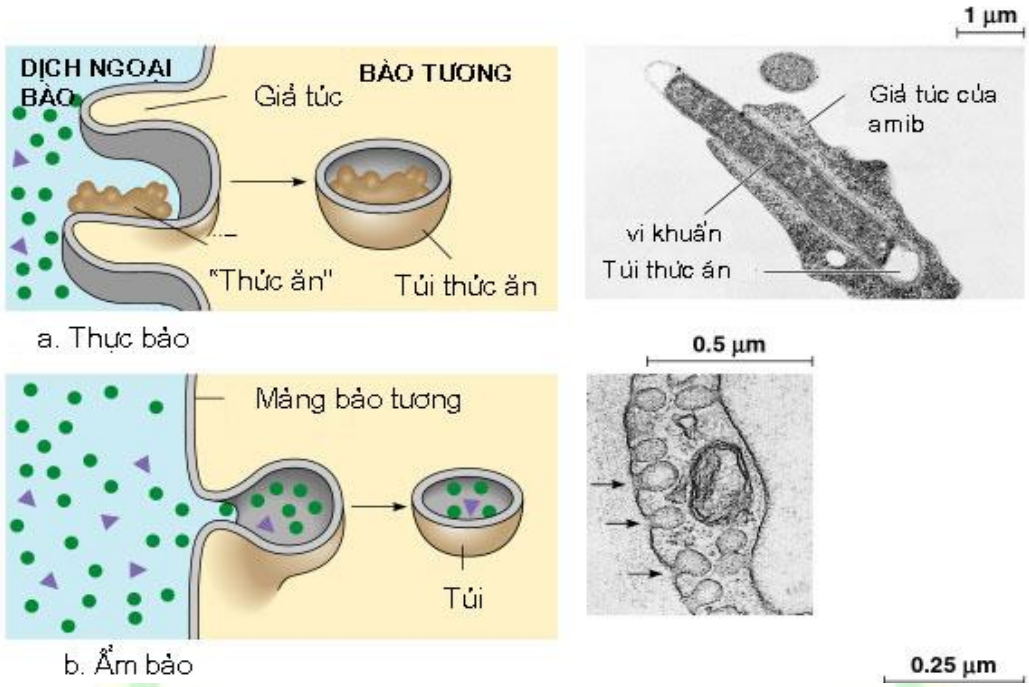


Hình 8.8. Quá trình nhập bào

*** Thực bào**

Thực bào là một dạng nhập bào đặc biệt, trong đó những hạt khá lớn về kích thước (vi sinh vật, mảnh xác tế bào...) được chuyển vào bên trong bào tương qua cơ chế giả túc và nhập màng. Chỉ có hai loại tế bào thực hiện được chức năng này là đại thực bào và bạch cầu hạt trung tính. Đại thực bào lưu thông trong máu hoặc tập trung ở một số cơ quan hàng rào ngăn chặn vi sinh vật xâm nhập. Trong gan, tập trung tạo thành những cấu trúc hình ống, dòng máu chảy qua ống sẽ được lọc khỏi các hạt lạ.

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, bảo vệ cơ thể chống lại các vật lạ xâm nhập vào tế bào. Đó là phương thức đáp ứng miễn dịch chủ yếu ở người và động vật có vú. Thực bào còn có ý nghĩa trong việc tiêu hủy các mô hoặc các phần cơ quan. Trung bình mỗi ngày có hơn 1000 hồng cầu bị thực bào và tiêu hủy. Ngoài ra, 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 cơ thể.



Hình 8.9. Cơ chế thực bào và ẩm bào

*** Ẩm bào**

Ẩm bào được quan sát thấy ở tế bào động vật và thực vật, được Lewis nghiên cứu đầu tiên. Đây là phương thức các phân tử lớn, giọt dịch xâm nhập vào tế bào bằng cách màng tế bào lõm xuống tạo thành túi bao lấy giọt dịch, vách túi khép kín lại và tách khỏi màng sinh chất đi vào nội bào. Trong quá trình ẩm bào có sự tham gia tích cực của màng tế bào.

Hiện tượng ẩm bào được thực hiện như sau: 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 tế bào và hình thành nên chỗ lõm hình túi (lõm măc áo) vào sâu trong tế bào chất và như vậy túi ẩm bào (bóng uống bào) được hình thành. Sau đó vách tế bào của túi ẩm bào khép kín và tách khỏi màng tế bào. Trong tế bào các túi ẩm bào có thể thải bớt nước, các túi ẩm bào bé có thể dính lại với nhau tạo thành các túi ẩm bào lớn. Các chất chứa trong túi ẩm bào có thể liên kết với các thể lisoxom, và các chất chứa được các enzym trong thể lisoxom phân hủy…

Lõm mặc áo chỉ tồn tại khoảng một phút, còn nang mặc áo chỉ trong vài giây. Ẩm bào là cách mà tế bào liên tục hấp thu vật chất từ dịch ngoại bào. Mỗi phút, một nguyên bào sợi nuôi

cấy có thể nuốt vào đến 2500 nang. Như vậy, màng ngoại bào bị liên tục chuyển thành màng nội bào và có một quá trình ngược lại (xuất bào) để cân bằng.

Ngoài hiện tượng nhập bào, trong hoạt động sống của tế bào có hiện tượng xuất bào (exocytosis). Xuất bào là quá trình vận chuyển khối vật chất được ngăn cách với dịch bào từ trước đó bởi một lớp màng nội bào đến màng sinh chất, dung hợp và mở túi thải các chất ra khỏi tế bào. Đối tượng xuất bào gồm các túi chế tiết do golgi hình thành và các thể cặn bã của tế bào.

8. 2. Trao đổi chất tế bào

8. 2. 1. Khái niệm về trao đổi chất

* Một tập hợp toàn bộ các quá trình sinh hóa do tế bào thực hiện xảy ra trong môi trường sống, đảm bảo mọi hoạt động sống của tế bào (sinh trưởng, phát triển, phục hồi) gọi là sự trao đổi chất (metabolisme).

Các hoạt động trao đổi chất được tiến hành chính xác trong phạm vi từng tế bào cũng như toàn bộ cơ thể hàng tỉ tế bào. Do tính đa dạng của sinh vật nên sự trao đổi chất và các hoạt động sống ở các dạng sinh vật khác nhau thì khác nhau. Trong phạm vi một loại cơ thể hay ở một cá thể, cường độ trao đổi chất có thể thay đổi tùy theo các yếu tố như lứa tuổi, giới tính, tình trạng chung của cơ thể ...

* Sự trao đổi chất trong tế bào bao gồm hai quá trình đối lập nhưng thống nhất là quá trình đồng hóa (anabolisme) và quá trình dị hóa (catabolisme).

Quá trình đồng hóa bao gồm tất cả các quá trình tổng hợp chất. Tế bào sử dụng các chất hấp phụ được từ môi trường ngoài như khí oxi, cacbonic, nước, muối khóang, các chất hữu cơ ...để tổng hợp nên vật chất sống của mình. Đó là những quá trình hóa học các chất đơn giản kết hợp với nhau tạo thành các chất phức tạp hơn dẫn đến sự tích luỹ năng lượng (trong các liên kết hóa học của hợp chất hữu cơ hoặc nhiệt), xây dựng chất nguyên sinh mới và sinh trưởng.

Căn cứ vào nguồn năng lượng sử dụng để tổng hợp nên các chất hữu cơ phức tạp, người ta chia ra hai loại phản ứng đồng hóa cơ bản:

- Loại thứ nhất sử dụng nguồn năng lượng bên ngoài (năng lượng ánh sáng mặt trời), xảy ra trong quang hợp ở cây xanh.
- Loại thứ hai sử dụng nguồn năng lượng bên trong (năng lượng được giải phóng trong quá trình dị hóa), xảy ra trong sự đồng hóa ở động vật và một số thực vật.

Quá trình dị hóa bao gồm tất cả các phản ứng phân giải. Tế bào phân giải các hợp chất phức tạp dẫn đến giải phóng năng lượng, phá hủy chất nguyên sinh. Năng lượng được giải phóng trong quá trình dị hóa tham gia vào các hoạt động sống của tế bào.

Hai quá trình đồng hóa và dị hóa liên quan mật thiết với nhau, là hai mặt của một vấn đề, tuy đối lập nhưng thống nhất. Một măt quá trình tổng hợp chất (đồng hóa) đòi hỏi phải tiêu phí năng lượng và có các nguyên liệu, nguồn năng lượng này phần lớn do quá trình dị hóa cung cấp và sản phẩm phân giải của quá trình dị hóa là một phần nguyên liệu của quá trình đồng hóa. Mặt khác, trong các quá trình dị hóa để tạo ra năng lượng thì các hợp chất phức tạp được phân giải do quá trình tổng hợp cung cấp.

8. 2. 2. Enzym - chất xúc tác sinh học

8.2.2.1 Định nghĩa enzym

Enzym là các chất xúc tác sinh học có bản chất là protein. Chúng xúc tác các phản ứng với tính đặc hiệu và hiệu quả cao. Chúng là động lực của các phản ứng sinh học; là công cụ phân tử hiện thực hóa thông tin di truyền chứa trên ADN.

8.2.2.2. Cấu trúc cơ bản của enzym

Tất cả các enzym đều là các protein viên (hình cầu). Nói chung cũng như protein, enzym có cấu trúc rất phức tạp. Mỗi enzym đều có 1 trung tâm hoạt động. Trung tâm được mô tả như một khe mà phân tử cơ chất có thể lấp vào. Một số amino axit có nhóm R tham gia cấu tạo nên trung tâm hoạt động. Các amino axit tham gia vào trung tâm hoạt động không xếp kề nhau trong mạch polypeptit. Điều này chứng tỏ rằng sự cuộn lại phức tạp trong không gian của phân tử protein để hình thành cấu trúc bậc 3 đã kéo các amino axit từ các điểm khác nhau của mạch polypeptit đến gần nhau về mặt không gian để hình thành trung tâm hoạt động của enzym thường gồm các amino axit không kề nhau - đó là điều bình thường.

8.2.2.3 Phương thức hoạt động của enzym

Mỗi enzym có một cấu hình lập thể xác định và nó ăn khớp với các phần tử phản ứng hay các cơ chất.

Đầu tiên là sự hình thành phức hợp enzym - cơ chất. Mỗi phân tử enzym có một trung tâm hoạt động, trong quá trình chuyển động của enzym và cơ chất, khi chúng va chạm đúng hướng với nhau thì cơ chất được bám tạm thời vào vị trí trung tâm hoạt động. Enzym và cơ chất tương tác với nhau để phản ứng xảy ra trong cơ chất, tạo ra các sản phẩm thích hợp rồi chúng rời ra khỏi trung tâm hoạt động của enzym - từ đó enzym được tự do để tiếp tục liên kết với cơ chất mới.

Cơ chế hoạt động này được mô tả như "khóa" và "chìa". Tuy nhiên chỉ mang tính chất tương đối vì cả hai bên đều không cố định mà chúng tương tác với nhau để có sự thay đổi cả hai bên "phù hợp do cảm ứng" tạo điều kiện cho phản ứng xảy ra nhanh hơn. Khi phản ứng thực hiện xong thì enzym trở lại cấu trúc như cũ.

Enzym thường hoạt động một cách đặc hiệu, một enzym thường chỉ xúc tác cho một phản ứng nhất định với một cơ chất nhất định.

Ví dụ : + Lactaza thủy phân lactoza

+ Amylaza thủy phân tinh bột

Người ta phân ra hai loại enzym - theo tính chất tương đối :

+ Enzym có bản chất protein thuần - chúng đều là các enzym thủy phân.

+ Enzym có bản chất protein tạp - trong đó có hai loại: enzym có nhóm ngoại gắn chặt (cytocrom) và enzym có nhóm ngoại dễ tách (như coenzym).

Hiện nay, người ta đã nghiên cứu hàng nghìn enzym xếp vào 6 nhóm sau :

+ Oxydoreductaza : enzym xúc tác quá trình oxi hóa khử (vận chuyển hyđro, điện tử), ví dụ hệ thống cytocrom.

+ Transferaza : enzym xúc tác quá trình vận chuyển nhóm hóa học, ví dụ glucokinaza xúc tác cho quá trình gắn phosphat vào glucoza tạo thành glucozo6-P.

+ Hyđrolaza : enzym xúc tác cho các phản ứng thủy phân, ví dụ lactaza thủy phân lactoza thành glucoza và galactoza.

+ Liaza : enzym xúc tác phản ứng phân ly, ví dụ tirozin-decacboxylaza xúc tác sự khử nhóm cacboxyl của tirozin.

+ Izomeraza : enzym xúc tác các phản ứng đồng phân, các phản ứng làm thay đổi trật tự sắp xếp của các nhóm phân tử chứ không làm thay đổi các thành phần hóa học của các hợp chất, ví dụ phosphoglucoizomeraza xúc tác glucozo 6-P biến đổi thuận nghịch thành fructozo6-P.

+ Synthetaza : enzym xúc tác các phản ứng tổng hợp, ví dụ glycogensynthetaza xúc tác quá trình tổng hợp glycogen từ glycoza1-P.

8.2.2.4 Các tác nhân ảnh hưởng tới các phản ứng do enzym kiểm soát

**** Nhiệt độ***

Khi nhiệt độ tăng, tăng năng lượng động học (tần số va chạm phát triển) tần số phức hợp enzym - cơ chất phát triển trên một đơn vị thời gian do đó tốc độ phản ứng tăng và tăng sản phẩm.

Với nhiều loại phản ứng, kể cả phản ứng xúc tác vô cơ, sự tăng này có thể tiếp diễn vô hạn. Tuy nhiên trong phản ứng do enzym kiểm soát nhiệt độ tối ưu nhanh chóng đạt đến tương ứng với tốc độ cực đại của phản ứng. Cao hơn nhiệt độ tối ưu (tốc độ phản ứng giảm nhanh vì nhiệt độ cao đã làm enzym (protein) bị biến tính. Trung tâm hoạt động mất đi cấu hình chuẩn và không còn phù hợp được với cơ chất --> làm mất vai trò xúc tác. Nếu nhiệt độ thấp --> tốc độ phản ứng chậm.

Cá biệt có những enzym chịu được nhiệt độ cao như amylaza trong công nghiệp dệt chịu được nhiệt độ hơn 100^{o}C. Loài cá băng ở Nam cực có enzym hoạt động hiệu quả ở -2^{o}C.

**** pH***

Đa số enzym thích hợp pH tối ưu bằng 7 - đó cũng là pH bình thường bên trong tế bào. Các enzym hoạt động bên ngoài tế bào thường đòi hỏi nhiều pH khác nhau. Ví dụ: pepsin hoạt động tốt trong điều kiện pH = 2. Còn Tripsin (cũng thủy giải protein) hoạt động tốt ở pH = 7-8,5.

Sự lệch pH tối ưu sẽ ảnh hưởng tới hoạt tính của enzym theo hai cách trái ngược nhau.

- Trường hợp các vị trí hoặc liên kết trong trung tâm hoạt động có dạng các ion tích điện - một số giá trị pH là ức chế vì nó làm tái kết hợp các ion này - các nhóm không tích điện tạo nên sẽ không tương tác được với cơ chất.

- Khả năng thứ hai: là enzym bị biến tính - nhất là các giá trị pH cực trị - nó làm yếu hay đứt các liên kết yếu giữa các bộ phận của enzym. Ngoài ra có thể tạo ra một số liên kết khác mà trước đây không có trong phân tử.

**** Nồng độ cơ chất và nồng độ enzym***

Tốc độ đa số các phản ứng do enzym kiểm soát bị thay đổi theo nồng độ cơ chất - nhưng chỉ khi nồng độ cơ chất còn tương đối thấp. Khi nồng độ cơ chất tăng nhiều thì tốc độ phản ứng trở nên ít phụ thuộc vào nồng độ cơ chất mà lại tùy thuộc vào số lượng enzym có mặt.

Khi nồng độ cơ chất thấp, nhiều phân tử enzym có trung tâm hoạt động tự do và sự cung cấp hạn chế cơ chất sẽ xác định tốc độ phản ứng. Ngược lại nồng độ cơ chất cao, hầu hết các trung tâm hoạt động bị chiếm lĩnh do đó lúc này số lượng phân tử enzym lại là yếu tố quyết định phản ứng.

Trong hoạt động trao đổi chất của tế bào mối tương quan này có tầm quan trọng như những phương thức kiểm soát tốc độ phản ứng khác nhau.

Đối với một số phản ứng nồng độ cơ chất bình thường vẫn là nhân tố quan trọng, nhưng ở số khác nồng độ enzym lại có tính quyết định.

8.2.2.5 Các chất ức chế enzym

**** Các chất ức chế cạnh tranh***

Các chất này có cấu tạo hóa học và hình dạng khá giống với cơ chất. khi chúng cùng có mặt với cơ chất sẽ cạnh tranh với cơ chất trung tâm hoạt động (làm cho hoạt động xúc tác của enzym bị kìm hãm).

Ví dụ: Axit succini $\xrightarrow{\textit{Succinidehydrogenaza}}$ Axit fumaric.

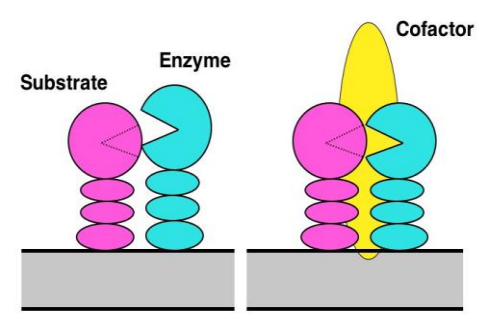
Axit malonic tác động như chất ức chế cạnh tranh bằng cách chiếm lĩnh trung tâm hoạt động giống như axit succinic. Axit malonic không bị biến đổi trong khi đó phức hợp enzym -

chất ức chế lại bền vững hơn enzym - cơ chất → hiện tượng này có thể khắc phục bằng cách giảm nồng độ chất ức chế.

**** Các chất ức chế không cạnh tranh.***

Chúng không kết hợp với trung tâm hoạt động của enzym và không chịu ảnh hưởng của nồng độ cơ chất. Phổ biến là các ion kim loại nặng (Hg^{2+}, Ag^{2+}). Chúng kết hợp với phân tử enzym ở một khu vực thứ nhất làm biến đổi hình dạng và tính chất ở khu vực thứ hai (trung tâm hoạt động) của enzym do vậy enzym không thể tương tác được với cơ chất.

Muối assen và cyanid tác động theo cách như thế. Ngoài ra một số chất cạnh tranh có vai trò như chất hoạt hóa trong sự điều chỉnh hoạt động enzym.



Hình 8.10. Cofactor

**** Các cofactor enzym.***

Nhiều enzym không thể hoạt động chính xác khi thiếu một chất nhỏ hơn không phải protein gọi là cofactor. Cofactor thường hoạt động như cái "cầu" giữa enzym và cơ chất, nó thường tham gia trực tiếp vào phản ứng hóa học của quá trình xúc tác. Đôi khi cofactor cung cấp cho nguồn năng lượng hóa học thúc đẩy phản ứng mà nếu không có thì phản ứng khó hay không thể xảy ra.

Một số enzym cần các ion kim loại là cofactor (như Mg^{2+}, Fe^{2+} và một số ion của các nguyên tố như Zn^{2+}, Cu^{2+}).

Cofactor cũng có thể là các phân tử hữu cơ nhỏ các chất này được gọi là coenzym thường có quan hệ mật thiết với vitamin. (Coenzym là những enzym cá biệt).

8.2.2.6 Sự điều chỉnh hoạt tính enzyme.

Một số enzyme có khả năng phá hoại nếu nó trở nên có hoạt tính không đúngchỗ do đó cần có các túi bao gói chúng lại.

Pepsin là một loại enzym tiêu hóa protein rất mạnh, có thể phá vỡ cấu trúc nội bào → Các tế bào dạ dày đã sản xuất pepsin dưới dạng pepsinogen - chất này chỉ có hoạt tính khi rơi vào nơi pH axit mạnh. Các tế bào lót xoang dạ dày được bảo vệ khỏi axit và enzym bằng một lớp nhầy và do đó sự tiêu hóa thức ăn xảy ra an toàn. Hệ thống enzym trong lysoxom cũng tương tự.

Đa số các enzym không bơi tự do trong tế bào chất mà chúng thường bám vào hệ thống màng bên trong tế bào theo một sự phân bố đặc hiệu và có trật tự (như các enzym trong ty thể, lục lạp, ...) làm sao cho trong một dãy các phản ứng sinh hóa liền nhau, các cơ chất sẽ được "truyền tay" từ enzym này sang enzym khác để chuỗi phản ứng được diễn ra liên tục.

Khi sản phẩm cuối cùng đã được tích lũy, cả chu trình tạo nên nó có thể bị đóng lại bằng sự ức chế ngược - sản phẩm cuối cùng này đóng vai trò như một chất ức chế không cạnh tranh với enzym ở đầu dãy và hoạt tính enzym bị phong tỏa.

Mặt khác sự tích tụ cơ chất gây nên một phản ứng đặc hiệu làm mở chu trình - gọi là sự hoạt hóa khai mào.

Sự điều hòa hoạt động enzym được thực hiện nhờ thông tin di truyền trong nhân tế bào. Chúng điều chỉnh cho phép enzym nào sẽ được tổng hợp nên → do đó xác định giới hạn trao đổi chất của tế bào.

8. 2. 3. Các hợp chất chứa năng lượng của tế bào.

Năng lượng là khả năng sinh ra công, gây nên những biến đổi của vật chất, làm cho vật chất chuyển động. Năng lượng có thể tồn tại dưới dạng nhiệt, ánh sáng, hóa, điện hoặc cơ năng.

Trong thế giới sống có 3 loại chuyển hóa năng lượng chủ yếu :

* Năng lượng tia sáng mặt trời do cholorophil của cây xanh hấp thụ và biến đổi qua quá trình quang hợp thành hóa năng. Hóa năng được dự trữ trong các phân tử gluxit và chất dinh dưỡng khác (lipit, protein…) dưới dạng năng lượng của các liên kết giữa các nguyên tử cấu tạo nên các hợp chất hữu cơ.

* Hóa năng của các hợp chất hữu cơ được biến đổi trong quá trình hô hấp tế bào chuyển hóa thành dạng năng lượng sử dụng được về mặt sinh học trong các liên kết phospho cao năng. Liên kết thường khi phân giải hay tạo thành phải có sự biến đổi năng lượng khoảng 3 kcal/mol, liên kết cao năng là liên kết cần hoặc giải phóng từ 7-12 kcal/mol khi tổng hợp hay thủy phân.

+ Một phần lớn năng lượng hóa học của tế bào được dự trữ dưới dạng các liên kết phospho cao năng trong ATP (Adenosin triphosphate). ATP là chất có vai trò trung tâm trao đổi năng lượng ở tế bào. Trong ATP có 3 gốc phosphat, trong đó có 2 liên kết cao năng ; khi cắt đứt các liên kết cao năng thì giải phóng năng lượng lớn :

$ATP + H_2O \Leftrightarrow ADP + P + 7,3$ kcal/mol,

$ATP + H_2O \Leftrightarrow AMP + P\text{-}P + 8,5$ kcal/mol

Trong trao đổi chất tế bào AMP, ADP, ATP có thể biến đổi tương hỗ với nhau để luôn đạt thế cân bằng

+ Ngoài ATP, còn có các nucleozit-triphosphat khác có vai trò quan trọng trong quá trình sinh tổng hợp các chất trong tế bào. UTP cần cho quá trình tổng hợp polysaccharide, GTP cần cho sự tổng hợp protein, XTP cần cho quá trình tổng hợp phospholipit...

Tuy nhiên, các hợp chất cao năng trong tế bào đều là sản phẩm trung gian để tạo ra ATP hoặc được tạo thành từ ATP. ATP thường được coi là " tiền tệ năng lượng" chung của tế bào. Các tế bào trước tiên dự trữ năng lượng ở các hợp chất carbohydrat như glucoza, lipit. Nhưng năng lượng của một phân tử glucoza khá lớn đối với nhiều phản ứng: 670 kcal/mol. Trong khi đó, sự thủy giải ATP thành ADP chỉ tạo 7,3 kcalo/mol. ATP ví như "tiền lẻ" có thể dùng cho mọi phản ứng của tế bào để sinh tổng hợp các chất, vận chuyển qua màng, co cơ, truyền xung động thần kinh.

Tham gia vào chuyển hóa năng lượng còn có các chất chuyên chở hydro như: NAD^+, $NADH_2$, FAD, $FADH_2$, NADP và $NADPH_2$.

NAD là nucleotit, viết tắt của Nicotinamit adenosin dinucleotit. NAD^+ là dạng oxyhóa, có sự biến đổi thuận nghịch sang $NADH_2$ (NAD - khử). NADP có cấu trúc tương tự NAD nhưng có thêm một nhóm photphat. Chúng là 2 chất chuyển hydro quan trọng nhất trong các phản ứng dị hóa. FAD (Flavin adenosin dinucleotit). Nó dễ dàng biến đổi sang dạng $FADH_2$.

* Sự chuyển hóa năng lượng xảy ra khi tế bào sử dụng hóa năng của các liên kết photphat cao năng để sinh ra công cơ học, công dạng điện, công thẩm thấu (truyền xung thần kinh), công hóa học (hoạt tải các chất ngược gradient nồng độ), và trong các quá trình đó một phần năng lượng bị hao phí dưới dạng nhiệt.

* Sự chuyển hóa năng lượng xảy ra khi tế bào sử dụng hóa năng của các liên kết photphat cao năng để sinh ra công cơ học, công dạng điện, công thẩm thấu (truyền xung thần kinh), công

hóa học (hoạt tải các chất ngược gradient nồng độ), và trong các quá trình đó một phần năng lượng bị hao phí dưới dạng nhiệt.

8. 2. 4. Quang hợp

8. 2. 4. 1. Khái niệm về quang hợp

Quang hợp là quá trình cây xanh hấp thụ năng lượng ánh sáng mặt trời nhờ hệ sắc tố và sử dụng để khử CO_2 và H_2O tạo thành carbonhydrat và O_2. Đó là quá trình chuyển hóa quang năng thành hóa năng ở dạng liên kết trong các phân tử nhờ sắc tố (chủ yếu là chlorophyll).

Quang hợp được thực hiện ở tế bào thực vật xanh, tảo, một số nguyên sinh động vật và các vi khuẩn quang hợp.

Có thể tổng quát quá trình quang hợp bằng phương trình:

$$6CO_2 + 6H_2O \xrightarrow[\text{diệp lục}]{\text{ánh sáng}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Phương trình trên là kết quả cuối cùng của những biến đổi phức tạp qua nhiều giai đoạn:

- Sắc tố của thực vật hấp thu quang tử (photon) tạo ra trạng thái kích thích điện tử của sắc tố. Những biến đổi quang lý xảy ra với phân tử sắc tố làm thay đổi mức năng lượng của chúng.
- Các quá trình quang hóa sử dụng năng lượng lượng tử của sắc tố hấp thụ vào biến đổi thành chất khử $NADPH_2$ và ATP nhờ quá trình quang phân ly nước và photphoryl hóa quang hóa.
- Sử dụng $NADPH_2$ và ATP để khử CO_2 tạo sản phẩm sơ cấp của quang hợp.
- Tổng hợp các hợp chất hữu cơ khác từ sản phẩm sơ cấp của quang hợp.

Dựa vào bản chất của các giai đoạn trên, người ta chia quang hợp ra 2 giai đoạn, thường được gọi là 2 pha: pha sáng và pha tối.

8. 2. 4. 2. Pha sáng của quang hợp

Pha sáng quang hợp là gia đoạn có sự tham gia của ánh sáng bao gồm quá trình hấp thụ năng lượng của ánh sáng và kích thích sắc tố, sự biến đổi năng lượng tử thành các dạng năng lượng hóa học dưới dạng các hợp chất dự trữ năng lượng ATP và năng lượng khử $NADPH_2$.

Pha sáng có hai giai đoạn: giai đoạn quang lý và giai đoạn quang hóa.

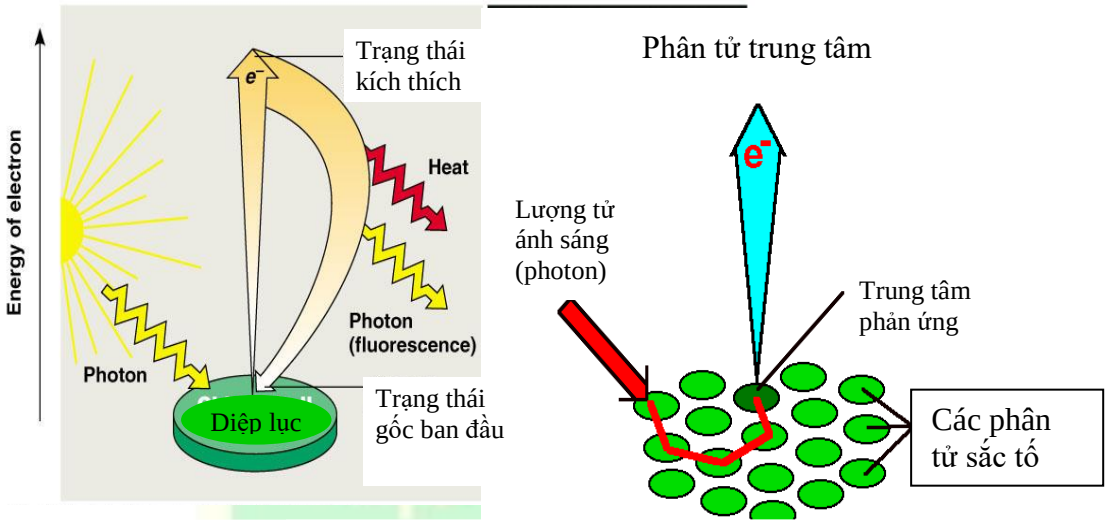
*** Giai đoạn quang lý:** xảy ra những biến đổi về tính chất vật lý của phân tử sắc tố khi hấp thụ năng lượng ánh sáng. Giai đoạn này có hai hoạt động chính xảy ra là sự hấp thụ năng lượng của sắc tố và sự truyền năng lượng do các sắc tố hấp thụ được đến hai tâm quang hợp (P_{700} và P_{680}). Kết quả của giai đoạn này là hai tâm quang hợp tiếp nhận được năng lượng ánh sáng để tham gia vào các phản ứng quang hóa.

- Khi phân tử chlorophyll hấp thụ tia sáng có năng lượng lớn (tia xanh, tia đỏ), điện tử của chlorophyll sẽ được nâng lên quĩ đạo cao hơn, đó là trạng thái singlet. Trạng thái singlet tồn tại không bền, nó chỉ tồn tại từ 10^{-12}s đến 10^{-9}s rồi thải năng lượng để quay về trạng thái ban đầu hay năng lượng mất đi một ít để trở về mức trung gian – trạng thái singlet-1 hoặc triplet.

Trạng thái triplet của chlorophyll tồn tại bền hơn trạng thái singlet,với thời gian khoảng 10^{-3}s. Điện tử ở trạng thái này có khả năng tham gia vào các phản ứng quang hóa để thực hiện các giai đoạn tiếp theo của quang hợp. Kết quả của giai đoạn hấp thụ ánh sáng là đã chuyển năng lượng ánh sáng thành năng lượng của các e^- của sắc tố.

- Trong lục lạp có nhiều loại sắc tố, mỗi loại sắc tố lại có rất nhiều phân tử. Khi có ánh sáng các sắc tố phân bố ở các vùng khác nhau có khả năng hấp thụ ánh sáng khác nhau. Đồng

thời không phải mọi sắc tố khi nhận được năng lượng ánh sáng đều có thể thực hiện phản ứng quang hóa mà chỉ có các phân tử chlorophyll. Hai tâm quang hợp (P700, P680) trực tiếp tiến hành các phản ứng quang hóa. Do đó, cần có sự truyền năng lượng từ các sắc tố nhận được năng lượng sang các sắc tố khác và truyền đến cho hai tâm quang hợp.



Hình 8.11: Trạng thái kích thích của phân tử diệp lục

Trong lục lạp có 3 nhóm săc tô chính là chlorophyll, carotenoit và phicobilin. Ở thực vật bậc cao có chlorophyll, carotenoit, còn ở thực vật bậc thấp có thêm nhóm phicobilin.

+ Tính chất lý học quan trọng nhất là chlorophyll có khả năng hấp thụ năng lượng áng sáng chọn lọc. Quang phổ hấp thụ cực đại của chlorophyll vùng tia xanh (430 - 460 nm) và vùng ánh sáng đỏ (620 - 700 nm). Nhờ khả năng hấp thụ ánh sáng mạnh nên chloropyll có hoạt tính quang hóa. Khi hấp thụ năng lượng từ các lượng tử ánh sáng, năng lượng của các lượng tử đã làm biến đổi cấu trúc của chlorophyll làm cho phân tử chlorophyll trở thành trạng thái giàu năng lượng – trạng thái kích động điện tử. Ở trạng thái đó phân tử chlorophyll thực hiện các phản ứng quang hóa tiếp theo.

+ Carotenoit: Carotenoit là nhóm sắc tố phụ tạo nên các loại màu sắc của cây xanh. Carotenoit gồm 2 nhóm có thành phần khác nhau: caroten và xanthophyl. Chức năng chính của nhóm sắc tố này là hấp thụ năng lượng ánh sáng rồi truyền sang cho chlorophyll.

Caroten cũng có khả năng hấp thụ ánh sáng chọn lọc, chủ yếu là ánh sáng có bước sóng ngắn. Quang phổ hấp thụ cực đại khoảng 420 - 500nm. Nhóm carotenoit hấp thụ khoảng 10 - 20% tổng năng lượng ánh sáng và hấp thụ 30 - 50% tổng bức xạ sóng ngắn chiếu vào lá.

Do đó, carotenoit còn có chức năng bảo vệ chlorophyll. Carotenoit có khả năng lọc ánh sáng, thu bớt năng lượng của các tia bức xạ có năng lượng lớn, nhờ đó bảo vệ cho chlorophyll tránh bị phân hủy khi chịu tác động của các tia bức xạ có năng lượng lớn.

+ Phicobilin: phicobilin là nhóm sắc tố phụ phổ biến ở thực vật bậc thấp. Phicobilin cũng có 2 nhóm khác nhau: Phicocyanin và Phicoerytrin. Phicobilin hấp thụ ánh sáng ở vùng có bước sóng trung bình (540 - 620 nm).

- Quang phân ly nước: Quang phân ly nước là một quá trình rất quan trọng trong pha sáng quang hợp đã được Hill và cộng sự nghiên cứu từ năm 1937 (phản ứng được gọi là phản ứng Hill).

+ Nhờ năng lượng ánh sáng, với sự tham gia của sắc tố và các chất oxy hóa, nước đã bị phân hủy thành H^+, e^- và O_2

+ Sản phẩm do quang phân ly nước là O_2, H^+ và e^- . Khí O_2 thải ra môi trường, e^- thực hiện chuỗi vận chuyển điện tử quang hợp để tổng hợp ATP và $NADPH_2$, H^+ kết hợp với NADP để hình thành $NADPH_2$.

Như vậy H_2O đóng vai trò chất cung cấp H^+ và e^- để tạo chất khử $NADPH_2$ tham gia quá trình khử CO_2 trong pha tối.

+ Cơ chế quang phân ly nước xảy ra qua nhiều phản ứng, kết quả tạo thành:

$$4H_2O \xrightarrow[Chl^-]{h\nu} 4OH^- + 4H^+$$

$$4OH^- \longrightarrow 4[OH] + 4e^-$$

$$4[OH] \xrightarrow[Chl.\ Mn,\ Cl]{} 2H_2O + O_2$$

$$2H_2O \xrightarrow{Chl.h\nu} 4H^+ + 4e^- + O_2$$

- Giai đoạn quang hóa: là quá trình chollorophyll sử dụng năng lượng photon hấp thụ được từ năng lượng ánh sáng mặt trời vào các phản ứng quang hóa để hình thành nên các hợp chất dự trữ năng lượng và các hợp chất khử. Giai đoạn quang hóa gồm quá trình quang phân ly nước và quang phosphoryl hóa (quang photphoryl hóa vòng, quang photphoryl hóa không vòng và quang photphoryl hóa vòng giả). Quang hóa được thực hiện tại hai tâm quang hợp.

+ Tâm quang hợp I: tham gia vào hoạt động của tâm quang hợp I có hệ ánh sáng I, là những ánh sáng có bước sóng dài (l > 730nm). Hệ sắc tố I gồm tập hợp các phân tử chlorophyll a (chlorophyll a-683, chlorophyll a-690, chlorophyll a-P_{700}) tham gia vào hoạt động hấp thụ năng lượng ánh sáng hệ I và truyền năng lượng đến tâm quang hợp I (chlorophyll a -P_{700}). Từ P_{700} thực hiện chuỗi vận chuyển e^- quang hợp nhờ hệ quang hóa I để tạo ATP và $NADPH_2$. Hệ vận chuyển điện tử của tâm quang hợp I gồm có một số chất oxi hóa, Feredoxin, xytocrom b6, xytocrom F.

+ Tâm quang hợp II: tham gia vào tâm quang hợp II có hệ ánh sáng II, là những ánh sáng có bước sóng ngắn hơn hệ ánh sáng I ((l < 700nm). Hệ sắc tố II gồm có xantophyll, chlorophyll b, chlorophyll a-680, chlorophyll a-660, chlorophylla-670 ... tiếp nhận ánh sáng hệ II rồi truyền năng lượng cho tâm quang hợp II (P_{680} hay P_{690}). Từ tâm quang hợp II điện tử được truyền qua hệ quang hóa II là quinon, plastoquinon, cytocrom b để sang tâm quang hợp I (P_{700}). Đặc biệt tham gia vào hoạt động của tâm quang hợp II có H_2O với sự quang phân ly nước sẽ cung cấp H^+ và e^- cho quá trình photphoryl hóa và tổng hợp $NADPH_2$.

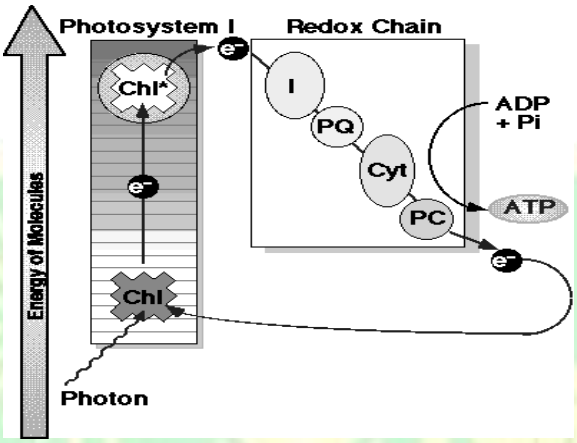
- Quang photphoryl hóa: là quá trình sử dụng năng lượng ánh sáng để tổng hợp ATP trong pha sáng quang hợp.

Năm 1954 Arnon phát hiện ra hai hình thức photphoryl hóa quang hóa là photphoryl hóa vòng và photphoryl hóa không vòng. Đến năm 1969 ông lại phát hiện thêm một hình thức photphoryl hóa đặc biệt ở cây mọng nước là photphoryl hóa vòng giả.

+ Photphoryl hóa vòng: Quá trình photphoryl hóa xảy ra ở hệ quang hóa I. Quá trình này xảy ra trong điều kiện yếm khí với sự có mặt của các chất oxi hóa như vitamin K, Feredoxin.

Ánh sáng hệ I tác động vào hệ sắc tố I và 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 hóa I, điện tử được di chuyển theo con đường vòng: xuất phát từ P_{700} rồi quay trở lại P_{700}. Điện tử được vận chuyển theo 2 chiều ngược nhau: Chiều ngược gradient năng lượng (từ P_{700} đến chất oxi hóa X), và chiều thuận gradient năng lượng (từ X quay trở lại P_{700}). Trong quá

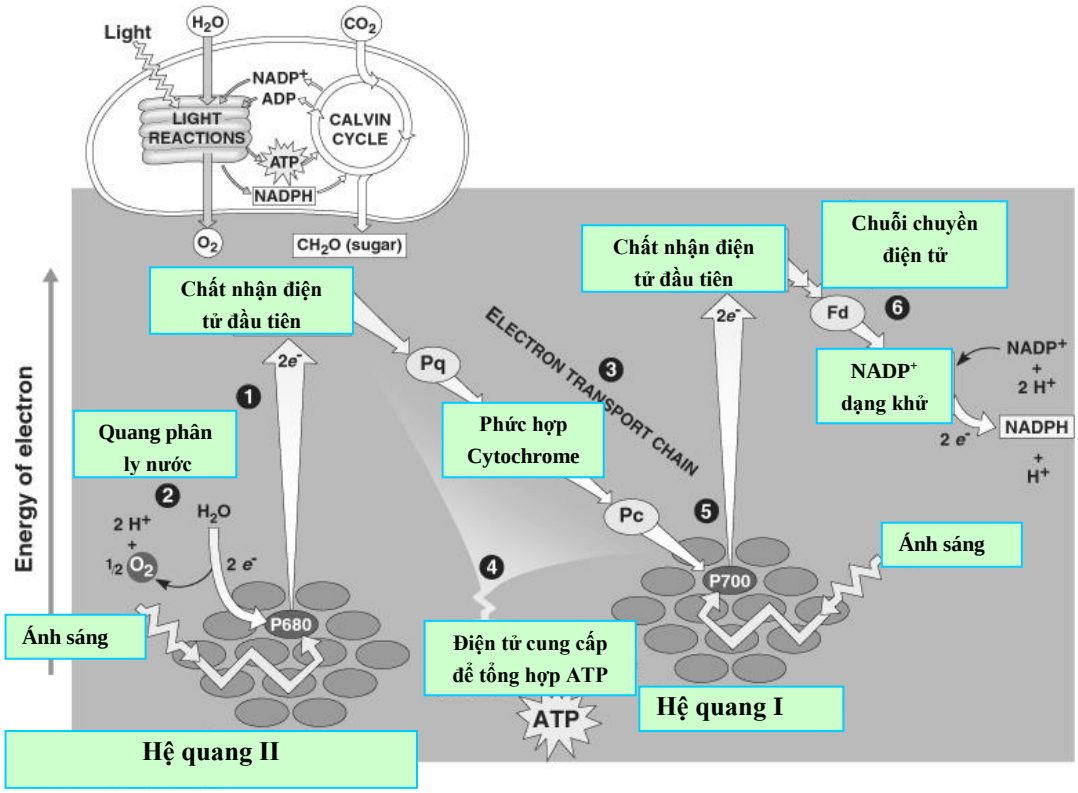
trình e^- di chuyển thuận chiều năng lượng, năng lượng thải ra dần qua nhiều giai đoạn. Giai đoạn nào đủ điều kiện sẽ tổng hợp ATP, đó là giai đoạn từ cytcrom b đến cytocrom F. Ngoài ra ở một số trường hợp còn có thể tạo thêm 1 ATP ở giai đoạn Feredoxin đến cytocrom b6. Hiệu quả năng lượng của photphoryl hóa vòng phụ thuộc vào năng lượng của photon cung cấp.quả năng lượng của photphoryl hóa vòng rất thấp.



Hình 8. 12: Quá trình photphoryl hóa vòng

+ Quang Photphoryl hóa không vòng:

Photphoryl hóa không vòng thực hiện qua cả hai hệ quang hóa. Tham gia vào photphoryl hóa không vòng có nước với quá trình quang phân ly nước cung cấp điện tử cho photphoryl hóa.



Hình 8.13: Quá trình photphorryl hóa không vòng

Nước bị oxi hóa bởi hệ thống oxi hóa trong lục lạp, sau đó điện tử đến khử P_{680}. Điện tử từ P_{680} tiếp nhận năng lượng do hệ sắc tố II truyền cho sẽ được di chuyển qua hệ quang hóa II, hệ quang hóa I đến P_{700}. Từ P_{700} điện tử nhận năng lượng từ hệ sắc tố I để chuyển đến cho hệ quang hóa I, rồi khử NADP thành $NADP^{2-}$ kết hợp với $2H^+$ tách ra từ quang phân ly nước để tạo $NADPH_2$.

Trong quá trình di chuyển e^- từ hệ quang hóa II sang hệ quang hóa I, năng lượng e^- thải ra được dùng để tổng hợp ATP. Như vậy kết quả photphoryl hóa vòng cho 2 loại sản phẩm ATP và $NADPH_2$.

8. 2. 4. 3. Pha tối của quang hợp

Pha tối quang hợp: là giai đoạn không có sự tham gia trực tiếp của ánh sáng bao gồm quá trình sử dụng ATP và $NADPH_2$ để tổng hợp các chất hữu cơ.

Sau khi pha sáng tạo ra ATP và $NADPH_2$ giai đoạn tiếp theo của quang hợp là sử dụng ATP. $NADPH_2$ để tổng hợp nên các chất hữu cơ từ CO_2, đó là quá trình đồng hóa CO_2. Quá trình đồng hóa CO_2 là một chuỗi các phản ứng hóa sinh nhờ các enzym xúc tác. Quá trình này chỉ sử dụng sản phẩm của ánh sáng tạo ra trong pha sáng là ATP, $NADPH_2$ dùng làm năng lượng và lực khử mà không dùng trực tiếp năng lượng ánh sáng nên được gọi là phản ứng tối, pha tối.

Có nhiều con đường đồng hóa CO_2 xảy ra trong thực vật, mỗi con đường đặc trưng cho một nhóm thực vật nhất định. Cho đến nay đã phát hiện được 3 con đường đồng hóa CO_2 xảy ra ở lá đó là chu trình Calvin - Benson, chu trình Hatch - Slack và chu trình CAM.

Phần lớn thực vật khi quang hợp trong lục lạp xảy ra quá trình tổng hợp gluxit theo chu trình Calvin, hay có giai đoạn tổng hợp gluxit theo chu trình Calvin . Chu trình Calvin gồm có 3 giai đoạn:

*** Cố định CO_2 (giai đoạn carboxyl hóa):** Chu trình bắt đầu khi CO_2 từ không khí kết hợp với đường 5C được gọi là ribulozo bisphotphat (RuBP) tạo ra một đường 6C không bền. Phân tử đường 6C này được phân chia tạo ra hai phân tử 3C là axit 3-photphoglyceric (viết tắt là PGA). Enzym xúc tác cho phản ứng này là ribulozo bisphotphat carboxylaza hay Rubisco, đây là chìa khóa của phản ứng sinh tổng hợp trong quang hợp.

Sau đó, mỗi phân tử PGA được photphoryl hóa nhờ ATP để tạo thành 1,3 biphotphoglycerat. Tiếp đến 1,3diphotphoglycerat bị khử do hydro của $NADH_2$ để tạo nên hợp chất 3C giàu năng lượng và ổn định là 3photphoglyceraldehyt (PGAL).

*** Chuyển hóa CO_2**

Một phân tử PGAL sẽ kết hợp với một phân tử PGAL khác (được tạo ở một vùng khác) để tổng hợp thành glucoza và sau đó thành tinh bột và được dự trữ trong lục lạp. Một số glucoza được đưa ra ngoài tế bào chất, ở đây nó được kết hợp và sắp xếp lại trong một chuỗi phản ứng để tạo ra sucroza, để được vận chuyển đi đến những phần khác của cây. Thông thường glucoza sau khi được tổng hợp sẽ được chuyển ngay thành sucroza, tinh bột, celluloza hay những đường đa khác. Ngoài ra, PGAL được sinh ra trong tế bào được sử dụng để tổng hợp tinh bột, axit béo, axit amin và nucleotid hay được hô hấp hiếu khí để tạo ra năng lượng cho tế bào.

*** Tái tạo chất nhận**

Phần lớn các phân tử PGAL được dùng để tạo ra những RuBP mới, sự tái tạo chất nhận CO_2 trải qua một chuỗi những phản ứng phức tạp và đòi hỏi cung cấp ATP. Sự tái tạo chất nhận CO_2 khép kín chu trình Calvin - Benson.

Như vậy chu trình Calvin có các giai đoạn:

- Giai đoạn tiếp nhận CO_2

$$6C_5 + 6CO_2 + 6\ H_2O \longrightarrow 12\ C_3\ (PGA)$$

- Giai đoạn khử PGA

$$12\ C_3\ (PGA) + 12ATP + 12NADPH_2 \longrightarrow 12C_3\ (PGAL) + 12ADP + 12H_3PO_4 + 12NADP$$

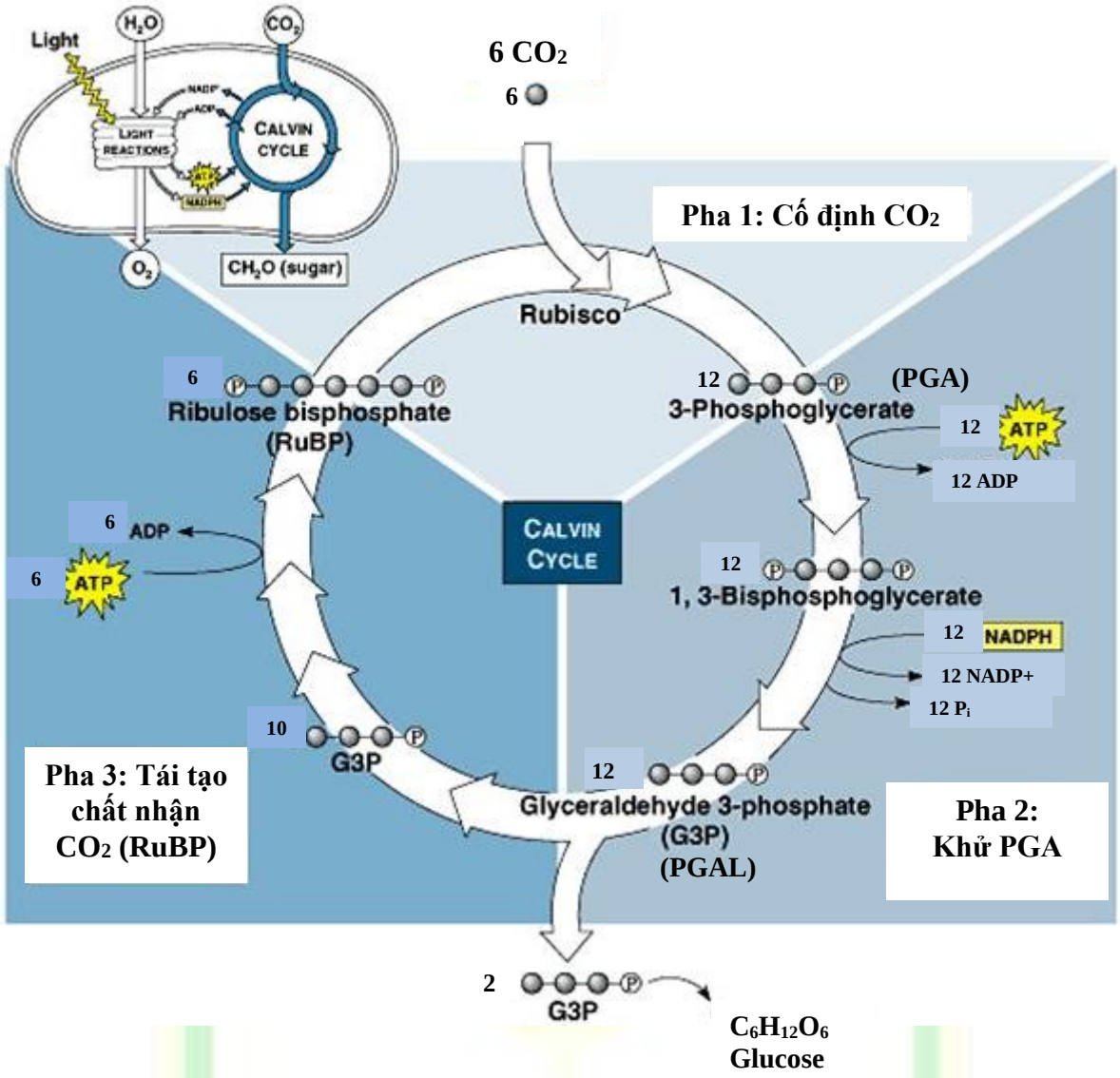
- Giai đoạn tái tạo đường (C_5, C_6...)

$$10C_3\ (PGAL) + 6ATP + 4H_2O \longrightarrow 6C_5\ (RuBP) + 6ADP + 6H_3PO_4$$

$$2C_3\ (PGAL) + 2H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4$$

Kết quả chung của chu trình

$6CO_2 + 12H_2O + 18ATP + 12NADPH_2 \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 18ADP + 12NADP + 18H_3PO_4$



Hình 8. 14 Chu trình Calvin

Kết hợp với pha sáng ta có

$$18ADP + 18H_3PO_4 + 12NADP \xrightarrow{AS} 6H_2O + 18ATP + 12NADPH_2 + CO_2$$

$$6CO_2 + 12H_2O + 18ATP + 12NADPH_2 \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 12NADP + 18ADP + 18H_3PO_4 + O_2$$

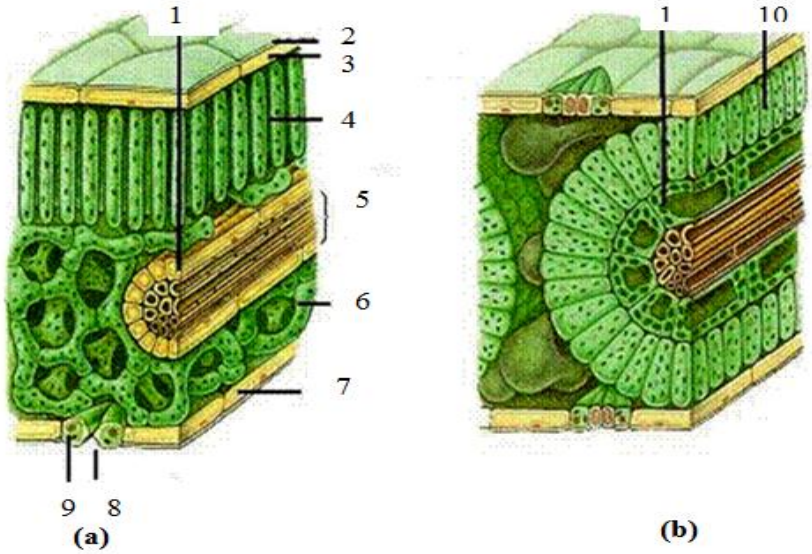
8. 2. 4. 4. Cây C3 và cây C4

Trong chu trình Calvin - Beson, enzym rubisco xúc tác phản ứng carboxyl hóa CO_2 vào RuBP để bắt đầu chu trình, enzym này cũng xúc tác phản ứng oxy hóa giữa O_2 và RuBP để giải phóng CO_2 (hiện tượng quang hô hấp). Như vậy, CO_2 và O_2 đều là cơ chất cùng tranh giành enzym rubisco. Khi nồng độ CO_2 cao, O_2 thấp thì CO_2 có lợi thế hơn và sự tổng hợp carbohydrat theo chu trình Calvin - Beson. Nhưng ngược lại thì O_2 gắn vào RuBP và oxy hóa chất này, quá trình này không tạo ra ATP nên là quá trình lãng phí đi kèm theo chu trình Calvin - Beson.

Một số cây sống ở vùng nóng và khô, để tránh mất nước khí khổng thường đóng lại nên nồng độ CO_2 trong những khoảng trống giữa các tế bào rất thấp, để tránh bớt sự quang hô hấp xảy ra, các cây này có một cấu trúc giải phẫu lá khác các cây C_3 được gọi là cấu trúc "Krans" (từ tiếng Đức có nghĩa là những tế bào thịt lá sắp xếp thành vòng bao quanh gân lá).

Về hình thái giải phẫu trong lá của nhóm thực vật C4 có hai loại tế bào khác nhau là tế bào thịt lá và tế bào bao quanh bó mạch:

* *Tế bào thịt lá (Mezophyll)* nằm ngay sát dưới lớp biểu bì. Tế bào mezophyll nằm sát biểu bì nên có thể tiếp nhận trực tiếp CO_2 từ không khí khuyếch tán qua khí khổng. Những sản phẩm quang hợp tạo ra ở đây lại khó đưa đến bó mạch dẫn để vận chuyển đi nuôi các bộ phận khác của cây.



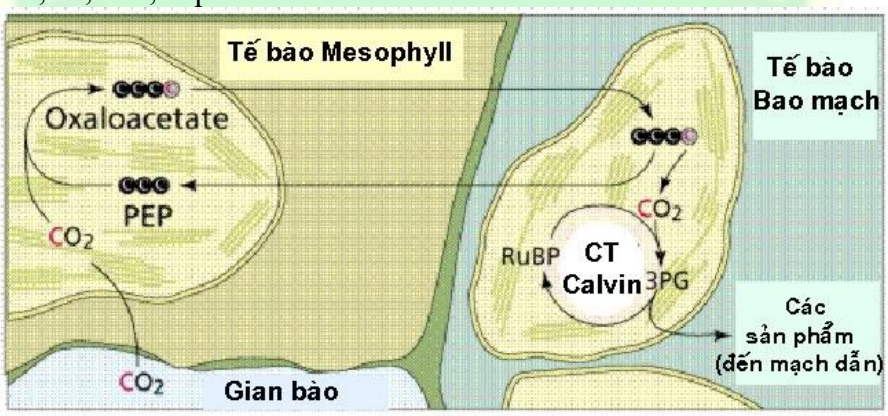
Hình 8. 15: Cấu tạo lá của thực vật C3 (a) và thực vật C4 (b)

1. Tế bào bao bó mạch, 2. Lớp cuticun, 3. Biểu bì trên, 4. Mô giậu, 5. Gân lá, 6. Mô khuyết, 7. Biểu bì dưới, 8. Lỗ khí, 9. Tế bào lỗ khí, 10. Thịt lá.

- Quá trình decacboxyl hóa axit malic tạo CO_2 và axit pyruvic. Phân tử CO_2 tách ra từ axit malic được Ribulozo 1,5 DP tiếp nhận thực hiện chu trình Calvin để tạo sản phẩm sơ cấp quang hợp là $C_6H_{12}O_6$ sau đó tạo tinh bột.

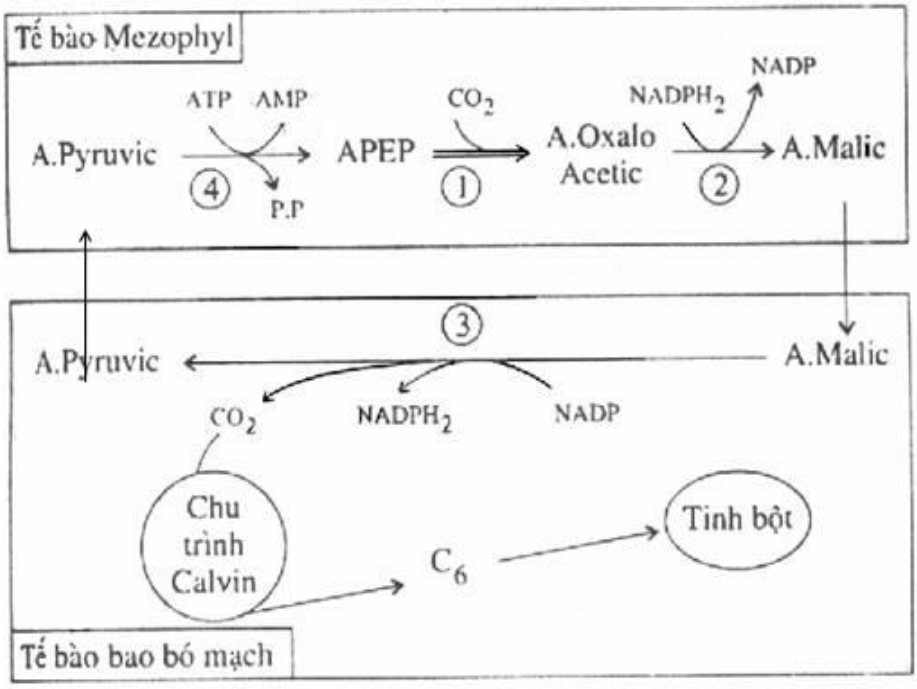
Việc chuyển axit malic từ tế bào thịt lá vào tế bào bao bó mạch có ý nghĩa quan trọng trong quá trình đồng hóa CO_2 của thực vật C_4. Ở tế bào bao bó mạch do nằm sâu trong lá nên không tiếp nhận được CO_2 từ không khí. Nhờ axit malic từ tế bào mezophyll chuyển vào để decacboxyl hóa tạo CO_2 nội bào cung cấp cho chu trình Calvin.

Chu trình Hatch-Slack hay chu trình C_4 là cơ chế đồng hóa CO_2 đặc trưng ở một số cây một lá mầm như rau dền, kê, mía, bắp…



Hình 8. 16: Chu trình Hatch – Slack (Chu trình C_4)

Sự biến đổi các chất ở tế bào thịt lá và tế bào bao bó mạch diễn ra theo sơ đồ sau:



Hình 8.17. Sự biến đổi các chất ở tế bào thịt lá và tế bào bao bó mạch

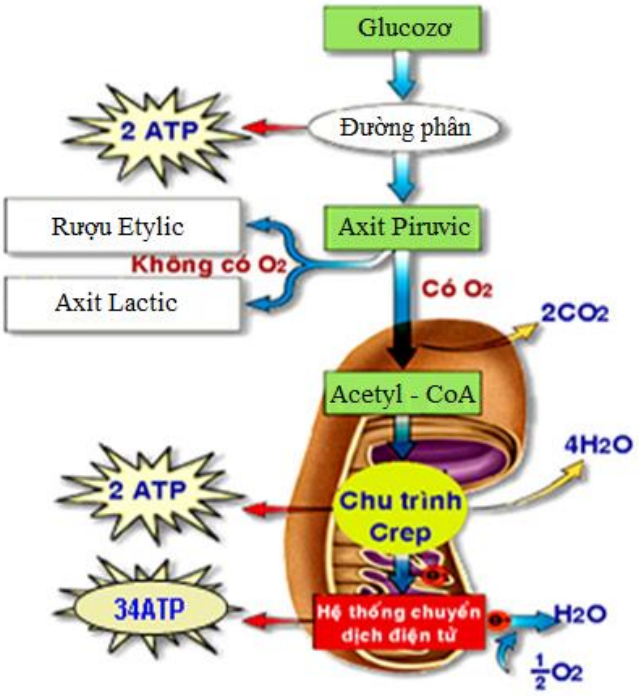
8. 2. 5. Hô hấp

8. 2 . 5. 1. Khái niệm về hô hấp và bản chất của hô hấp

Khái niệm về hô hấp bao gồm khái niệm biến dưỡng và hô hấp hiếu khí trong việc phân giải năng lượng tạo nên các chất đơn giản và năng lượng cần thiết cho hoạt động sống của tế bào.

Các sinh vật thu nhận các chất hữu cơ làm nguồn năng lượng. Các chất dinh dưỡng được phân hủy qua nhiều giai đoạn để cung cấp năng lượng cho hoạt động sống. Đường phân là cơ chế giải phóng năng lượng yếm khí xảy ra trong tế bào chất. Quá trình giải phóng năng lượng được tiếp tục xảy ra trong ty thể thông qua chu trình Krebs và hệ chuyền điện tử với sự tham gia của oxy. Hô hấp là sự phân hủy các chất hữu cơ trong điều kiện có oxy tạo ra năng lượng cao gấp nhiều lần so với đường phân.

Trong hô hấp hiếu khí hoàn toàn, các chất dinh dưỡng được phân hủy hoàn toàn tạo ra CO_2 và H_2O. Một trong những phương thức chung của quá trình hô hấp là phân cắt glucose thành nước và khí cacbonic và giải phóng năng lượng.



Hình 8.18. Tổng quan về hô hấp tế bào

Phương trình tổng quát chung như sau:

$C_6H_{12}O_6 + 6CO_2 + 6H_2O \rightarrow 6O_2 + 12H_2O$ + Năng lượng (ATP)

Trong quá trình hô hấp nhiều cơ chất như gluxit, protein, lipit .... được dùng làm nguyên liệu khởi đầu. Các cơ chất bằng các con đường riêng biến đổi thành các sản phẩm trung gian, từ

đó tham gia vào con đường của hô hấp tế bào. Cơ chất chủ yếu của hô hấp tế bào là glucoza. Sự biến đổi glucoza xảy ra bằng nhiều con đường khác nhau. Tùy điều kiện mà hô hấp tiến hành theo 2 hình thức: hô hấp hiếu khí (gọi tắt là hô hấp) và hô hấp kỵ khí – lên men (thường gọi là lên men rượu hoặc etylic).

Toàn bộ quá trình dị hóa từ khi thu nhận chất dinh dưỡng đến khi phân hủy hoàn toàn có thể chia làm 3 giai đoạn sau:

* Sự tiêu hóa: Các phân tử polymer được phân hủy thành các đơn phân (monomer) như polysaccarit thành glucoza và protein thành các acit amin, lipit thành glycerol và axit béo.

* Sự phân hủy ở tế bào chất: Các phân tử nhỏ được tạo ra xâm nhập vào tế bào và chịu sự phân hủy mạnh hơn của tế bào chất. Ở đây xảy ra quá trình đường phân biến glucoza thành pyruvat để xâm nhập vào ty thể.

Các glycerol của lipit được chuyển hóa thành PAGL (phosphoglyceraldehyt) rồi thành pyruvat. Các acid béo được phân cắt thành 2C để gắn vào acetyl-CoA . Sự chuyển hóa protein có nhiều cách khác nhau: có acid amin chuyển hóa thành pyruvat, một số thành acetyl-CoA, một số chuyển hóa thành các chất tham gia vào chu trình Krebs.

* Sự biến đổi năng lượng trong ty thể: Pyruvat được chuyển hóa thành nhóm acetyl của hợp chất acetyl-Coenzym A. Nhóm acetyl của acetyl-CoA qua chu trình Krebs và hệ thống chuyền điện tử được oxy hóa hoàn toàn đến CO_2 và nước và ATP được tạo thành.

Bản chất của quá trình hô hấp là quá trình oxy hóa sinh học với quá trình giải phóng năng lượng từ từ và tạo ra nhiều hợp chất trung gian tham gia vào nhiều hoạt động sống của tế bào, cùng với việc giải phóng năng lượng.

8. 2. 5. 2. Oxy hóa khử sinh học

* Quá trình oxy hóa là quá trình lấy oxy và loại hydro hay mất điện tử. Phản ứng ngược lại là quá trình khử, là quá trình lấy hydro và loại oxy hay thu điện tử. Các ví dụ sau minh hoạ cho định nghĩa:

- Phản ứng oxy hóa xảy ra khi một chất kết hợp trực tiếp với oxy

  $A + O_2 \rightarrow AO_2$

- Phản ứng oxy hóa xảy ra khi một chất bị loại hydro

  $AH_2 + B \rightarrow A + BH_2$

- Phản ứng oxy hóa kéo theo sự loại một điện tử ra khỏi ion tích điện

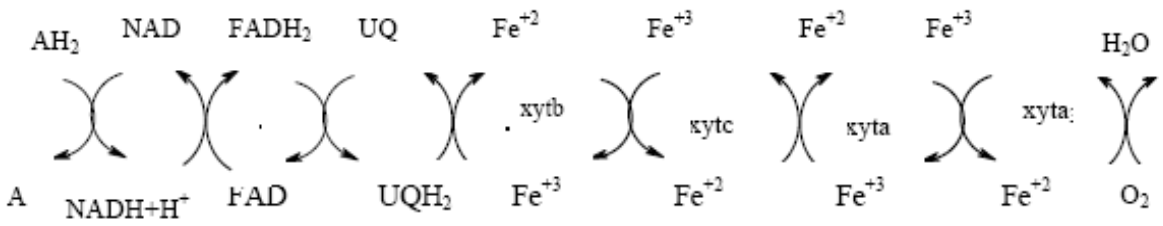
  $X^+ \rightarrow X^{2+} + e^-$

Trong trường hợp thứ hai, A bị oxy hóa nhờ chuyển hydro đến chất B, do đó B hoạt động như là chất mang hydro. Các phản ứng này có ý nghĩa quan trọng trong đời sống, đặc biệt là trong chuỗi hô hấp bởi chúng cho phép loại hydro ra khỏi glucoza và giải phóng năng lượng dưới dạng có ích. Trong cơ thể sống H của cơ chất không có khả năng tác dụng trực tiếp với oxy của không khí, do đó cần có quá trình hoạt hóa hydro của cơ chất hay oxy của không khí nhờ các enzym đặc hiệu làm xúc tác. Giai đoạn đầu của quá trình oxy hóa hợp chất hữu cơ được xúc tác bởi dehydrogenaza, đó là Nicotinamit adenin dinucleotit (NAD) coenzym - chất mang hydro quan trọng nhất trong tế bào sống. NAD chuyển các nguyên tử hydro từ chất mang này đến chất mang khác thì năng lượng được giải phóng và dự trữ trong hợp chất cao năng ATP (3ATP).

* Quá trình đốt cháy hợp chất hữu cơ trong cơ thể sống là một quá trình oxy hóa sinh học. Theo quan điểm hiện đại, người ta cho rằng quá trình oxy hóa sinh học là sự oxy hóa hydro đã tách ra từ những chất bị oxy hóa để tạo thành H_2O. Quá trình oxy hóa khử không phải luôn luôn có sự gắn O_2 vào cơ chất và quá trình khử không phải luôn có sự gắn hydrro trực tiếp mà là sự biến đổi e^- trên lớp vỏ của các chất tham gia phản ứng. Như vậy bản chất oxy hóa sinh học là:

" Sự oxy hóa là sự tách e^- ra khỏi cơ chất và sự khử là sự gắn e^- vào cơ chất". Vì vậy mỗi quá trình oxy hóa bao giờ cũng đi kèm quá trình khử, vì tất cả các chất tham gia vào quá trình oxy hóa khử luôn có khả năng nhận hay nhường e^-. Khi e^- do chất oxy hóa cung cấp lại được chuyển đến chất khử. Một cặp oxy hóa khử như vậy gọi là hệ thống oxy hóa khử.

* Trong cơ thể sống chuỗi hô hấp là quá trình oxy hóa sinh học nhờ vai trò xúc tác của hệ thống các enzym, đó là một hệ thống oxy hóa khử, trong đó H_2 được tách ra từ các chất hữu cơ chuyển đến O_2 để tạo thành H_2O. Việc vận chuyển H^+ hay e^- trong chuỗi hô hấp nhờ enzym xúc tác. Việc tiếp nhận O_2 của tế bào sống (tế bào hô hấp) là biểu hiện bên ngoài của oxy hóa sinh học. Quá trình tích lũy năng lượng ATP diễn ra với sự có mặt của oxy được gọi là photphoryl oxy hóa.



Sự chuyển e^- (H^+) trong chuỗi là nhờ sự oxy hóa khử thuận nghịch của các thành phần trong chuỗi, hệ trước với chức năng khử sẽ khử hệ sau, hệ sau bị khử nó trở thành hệ khử để khử tiếp hệ sau đó. Quá trình cứ tiếp diễn các phản ứng oxi hóa khử thuận nghịch như vậy làm cho e^- tách ra từ cơ chất được chuyển đến để khử O_2 tạo H_2O. Các phản ứng trong chuỗi đều là phản ứng thải năng lượng. Tùy mức chênh lệch điện thế oxi hóa khử giữa các thành phần (ΔE^o) mà năng lượng thải ra ở các phản ứng (ΔG) tương ứng. Năng lượng thải ra có thể ở dạng nhiệt nhưng cũng có thể được dùng để tổng hợp ATP trong quá trình photphoryl hóa nếu có đủ điều kiện của photphoryl hóa.

8. 2. 5. 3. Đường phân

Đường phân là giai đoạn đầu tiên của quá trình hô hấp, diễn ra trong tế bào chất của tế bào và là chuỗi phản ứng đã xảy ra ở những sinh vật đầu tiên khi mà trái đất còn chưa có O_2. Xét về bản chất, đường phân là quá trình phân giải kỵ khí vì không sử dụng O_2.

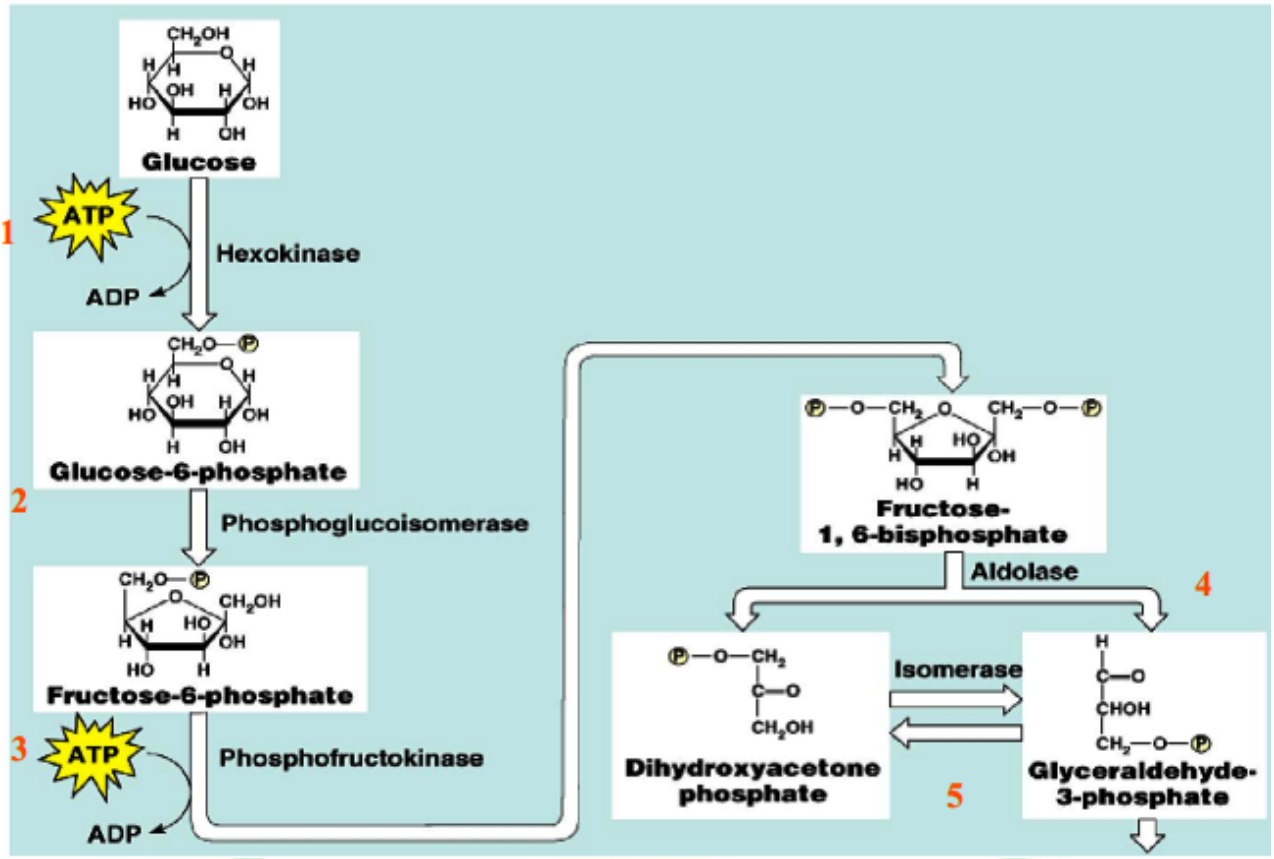
Đường phân gồm 10 phản ứng chính, được chia làm 2 giai đoạn:

* Giai đoạn 1: Đầu tư năng lượng, đây là giai đoạn sử dụng năng lượng ATP để phân cắt đường glucoza thành 2 phân tử đường 3C (G3P): glyceraldehyt 3- photphat và dihydroxylaceton photphat. (Từ phản ứng thứ nhất đến phản ứng thứ 5).

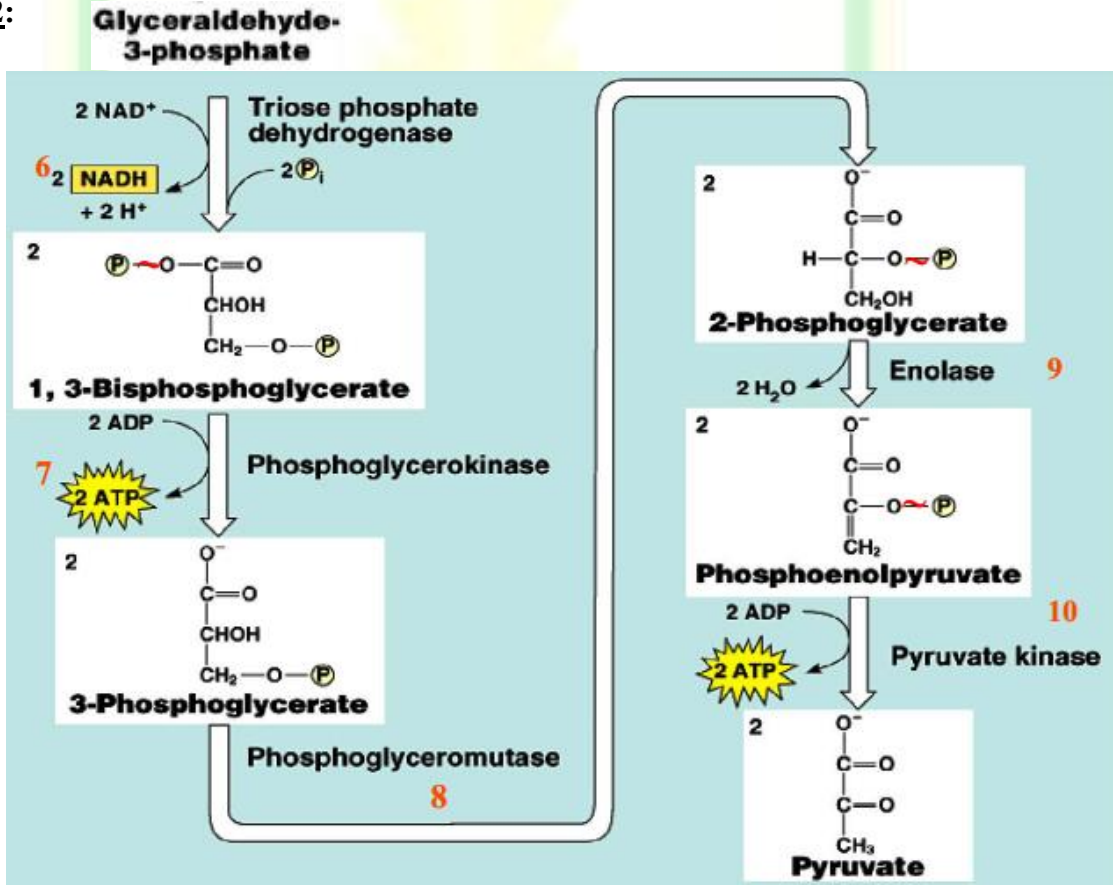
* Giai đoạn 2: Tạo ra năng lượng, đây là giai đoạn biến đổi các đường 3C thành axit pyruvic, đồng thời tạo ra năng lượng dưới dạng $NADH_2$ và ATP. (Từ phản ứng thứ 6 đến phản ứng thứ 10).

Kết quả của đường phân một phân tử glucose được phân giải thành 2 phân tử axit pyruvic, là nguyên liệu cho chu trình Krebs hay quá trình lên men rượu, axit lactic. Sự oxi hóa kỵ khí một phân tử glucoza tạo thành 4 ATP nhưng tiêu tốn 2 ATP trong quá trình hoạt hóa glucoza và tạo thành 2 $NADPH_2$, vì vậy quá trình đường phân tạo ra 2ATP và 2$NADPH_2$. Như vậy hiệu suất năng lượng của quá trình đường phân thấp (3%) so với quá trình oxy hóa hoàn toàn một phân tử glucose (tạo ra 2ATP trong tổng số 38Kcal/mol giải phóng so với 683 Kcal/mol khi oxy hóa hoàn toàn một phân tử glucozase).

Giai đoạn 1:



Giai đoạn 2:



Hình 8.17: Quá trình đường phân

8. 2. 5. 4. Sự biến đổi hiếu khí sản phẩm đường phân (chu trình Krebs)

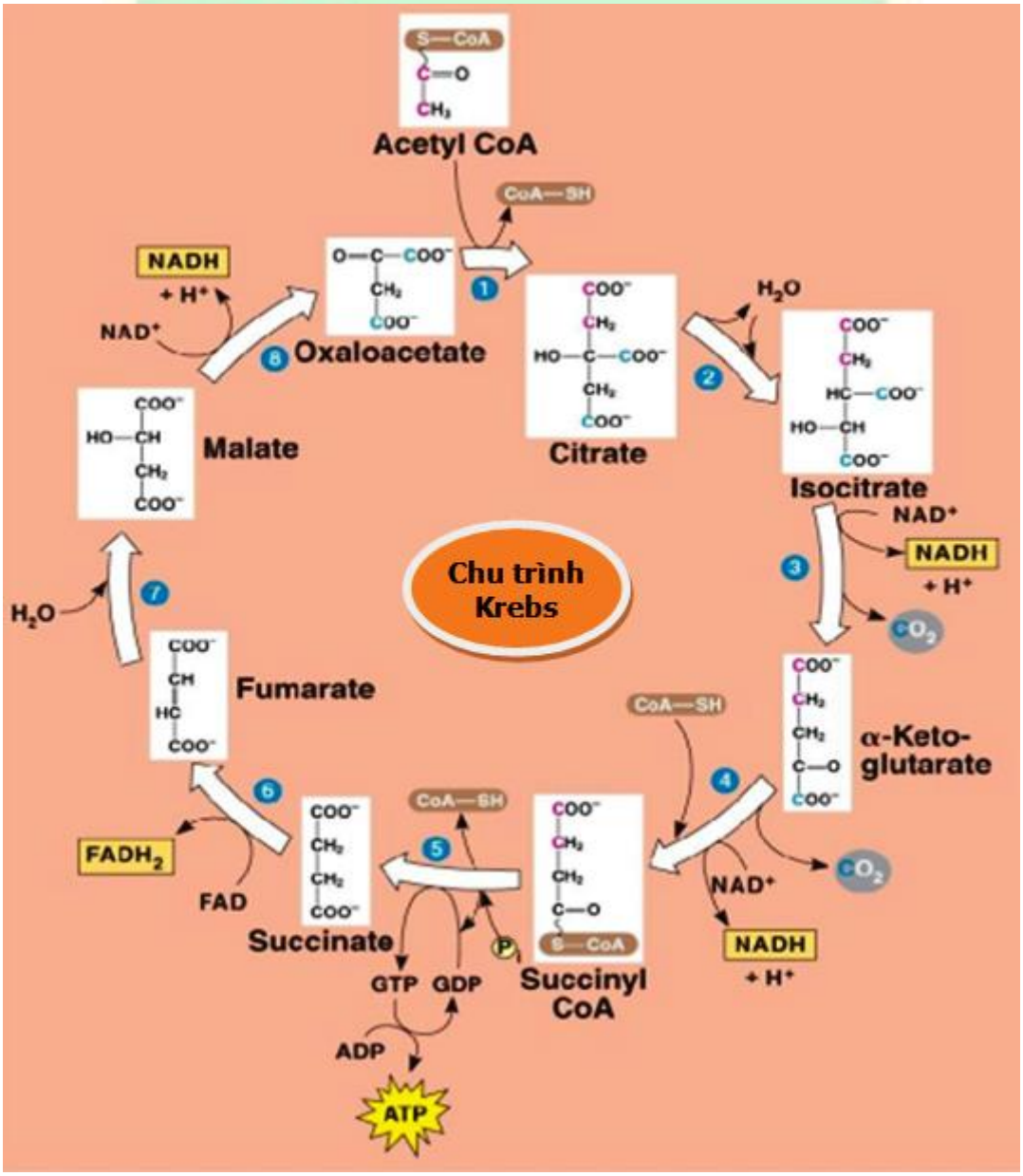
Sau khi đường phân phân hủy glucoza tạo ra axit pyruvic, trong điều kiện hiếu khí axit pyruvic tiếp tục bị phân hủy hoàn toàn. Quá trình phân hủy axit pyruvic qua chu trình Krebs xảy ra trong ty thể nhờ sự xúc tác nhiều hệ enzym. Bản chất của các phản ứng xảy ra trong chu trình Krebs chủ yếu là decacboxyl hóa và dehydro hóa axit pyruvic.

Chu trình gồm 2 phần:

* Phân hủy axit pyruvic tạo CO_2 và các coenzym khử.

* Các coenzym khử thực hiện chuỗi hô hấp để tạo H_2O và tổng hợp ATP.

Cơ chế chu trình được trình bày theo sơ đồ sau:



Hình 8.18 : Chu trình Krebs

- Kết quả chu trình là :

$$2CH_3COCOOH + 6\ H_2O \rightarrow 6CO_2 + 10H_2 \text{ (phần 1)}$$

$$10H_2 + 5\ O_2 \rightarrow 10H_2O \text{ (Phần 2)}$$

Kết quả chung là $2CH_3COCOOH + 5O_2 \rightarrow 6CO_2 + 4H_2O$

- Khi kết hợp với giai đoạn đường phân:

$C_6H_{12}O_6 + O_2 \rightarrow 2CH_3COCOOH + 2H_2O$

ta được phương trình tổng quát của hô hấp hiếu khí: $\mathbf{C_6H_{12}O_6 + O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O}$

Chu trình Krebs tạo $4NADH_2$, $1FADH_2$ và 1 ATP. Các coenzim khử $NADH_2$ và $FADH_2$ thực hiện chuỗi hô hấp sẽ tổng hợp ATP:

$4NADH_2$ x 3 = 12 ATP

1 $FADH_2$ x 2 = 2 ATP

1ATP = 1ATP

15ATP

Như vậy cứ 1 axit pyruvic phân hủy qua chu trình Krebs tạo ra được 15 ATP, nên từ 2 axit pyruvic sẽ tạo được 30 ATP. Và nếu oxy hóa hoàn toàn một phân tử glucoza từ giai đoạn đường phân qua chu trình Krebs sẽ tạo nên 38 ATP.

Ý nghĩa của chu trình Krebs:

- Qua chu trình này glucoza được oxy hóa hoàn toàn tạo thành khí cacbonic và nước đồng thời giải phóng hoàn toàn năng lượng, một phần tích lũy trong ATP và phần còn lại ở dạng nhiệt.
- Chu trình Krebs tạo ra nhiều coenzym khử, các chất trung gian tham gia vào các quá trình tổng hợp khác của tế bào.

Do đó chu trình Krebs là điểm giao lưu của nhiều đường hướng phân giải và tổng hợp các chất khác nhau trong tế bào, là hướng chính để phân giải các hợp chất hữu cơ.

8. 2. 5. 5. Sự biến đổi yếm khí sản phẩm đường phân (hô hấp kỵ khí) – Các dạng lên men

Hô hấp kỵ khí là quá trình phân hủy glucoza trong điều kiện không có O_2 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 hủy glucoza thành axit pyruvic và $NADH_2$ còn giai đoạn $NADH_2$ thực hiện chuỗi hô hấp không xảy ra do không có O_2. Bởi vậy kết quả đường phân trong hô hấp kỵ khí là:

$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3COCOOH + 2NADH_2$

Giai đoạn hai của hô hấp kỵ khí là biến đổi axit pyruvic thành các sản phẩm như etanol, axit lactic, ... Đây là quá trình lên men. Tùy theo sản phẩm của quá trình mà có các quá trình lên men khác nhau như lên men rượu, lên men lactic ....

*** Lên men rượu.**

Sự lên men rượu xảy ra qua 3 giai đoạn chính:

- Thủy phân tinh bột thành glucoza (nếu cơ chất là tinh bột).
- Đường phân glucoza thành axit pyruvic và $NADH_2$.
- Lên men rượu thật sự.

Giai đoạn lên men rượu xảy ra 2 phản ứng:

$2CH_3COCOOH \rightarrow CH_3CHO + CO_2$

$CH_3CHO + NADH_2 \rightarrow CH_3CH_2OH + NAD.$

Như vậy kết quả chung của toàn bộ quá trình lên men rượu là:

$C_6H_{12}O_6 + 2NAD \rightarrow 2CH_3COCOOH + 2NADH_2$

$2CH_3COCOOH \rightarrow 2CH_3CHO + 2CO_2$

$2CH_3CHO + 2NADH_2 \rightarrow 2CH_3CH_2OH + 2NAD.$

$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3COCOOH + 2CO_2$

Về mặt năng lượng lên men rượu chỉ tạo ra được 2ATP trong giai đoạn đường phân nên hiệu quả năng lượng rất thấp. Từ 1 glucoza chuyển thành 2 etanol năng lượng tự do giảm 256 Kcalo chỉ tạo ra được 2ATP (tương đương 14,6 Kcalo trong điều kiện chuẩn).

Hiệu suất năng lượng lên men rượu chỉ đạt 26%. So với hô hấp hiếu khí chỉ bằng 5%. (2ATP của lên men so với 38 ATP của hô hấp hiếu khí). Nguyên nhân vì sản phẩm lên men rượu còn chứa năng lượng khá lớn, phần năng lượng giải phóng ra từ glucoza để tạo etanol chỉ là một phần nhỏ (14 Kcalo/674 Kcalo). Như vậy để có năng lượng cho cơ thể hoạt động như hô hấp hiếu khí cung cấp thì lên men rượu phải sử dụng lượng cơ chất nhiều gấp 40-50 lần.

*** Lên men lactic.**

Cũng như lên men rượu, lên men lactic là quá trình hô hấp kỵ khí khá phổ biến ở vi sinh vật.

Quá trình lên men lactic xảy ra như sau:

- Đường phân tạo ra $CH_3COCOOH$ và $NADH_2$, $NADH_2$ khử axit pyruvic thành axit lactic.

$$C_6H_{12}O_6 + 2NAD \rightarrow 2CH_3COCOOH + 2NADH_2$$

$$2CH_3COCOOH + 2NADH_2 \rightarrow 2CH_3CHOHCOOH + 2NAD$$

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3CHOHCOOH$$

Về năng lượng con đường này tạo ra được 2 ATP như trong lên men rượu.

1967

1967

Phần thứ ba. SINH HỌC CƠ THỂ

Chương 9. SINH SẢN, SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN

9.1. Sự sinh sản

9.1.1. Khái quát về sự sinh sản

Sinh sản là quá trình hình thành cơ thể mới, là cơ chế đảm bảo cho loài tồn tại theo thời gian. Sinh sản phụ thuộc vào điều kiện sống, vào tuổi sinh vật, vào trạng thái sinh lý cơ thể. Ở mức độ phân tử, sinh sản liên quan đến quá trình nhân đôi ADN và nhiễm sắc thể, ở mức độ tế bào sinh sản liên quan chặt chẽ với các hình thức phân chia tế bào (nguyên phân, giảm phân và thụ tinh), còn ở mức độ cơ thể sinh sản gồm các hình thức: sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính.

Có những loài sinh vật không bao giờ sinh sản hữu tính (chỉ có sinh sản vô tính) như một số loài sinh vật đơn bào (tảo đơn bào). Đa số các loài động vật chỉ có sinh sản hữu tính. Có nhiều loài duy trì cả sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính (nhiều loài động vật nguyên sinh, bọt bể, ruột khoang, thực vật bậc thấp và cả nhiều loài thực vật bậc cao).

9.1.2. Sinh sản vô tính

Bản chất của sinh sản vô tính là từ 1 tế bào hoặc 1 nhóm tế bào trên cơ thể mẹ thực hiện 1 quá trình phân chia tế bào nguyên nhiễm và phân hoá để hình thành cơ thể mới. Trong sinh sản vô tính chỉ có 1 cá thể tham gia. Đây là hình thức sinh sản phổ biến đối với vi khuẩn, tảo, rêu, nấm, các động vật đơn bào, bọt bể, ruột khoang... và cả ở thực vật bậc cao (cây có mạch).

Sinh sản vô tính gồm các kiểu:

- *Phân đôi:* là kiểu sinh sản vô tính đơn giản nhất. Từ cơ thể mẹ đơn bào phân chia nguyên nhiễm làm 2 phần giống nhau. Từ mỗi phần sẽ phát triển thành một cơ thể mới. Phương thức này chủ yếu gặp ở các cơ thể đơn bào như trùng cỏ.

- *Liệt sinh (phân nhiều lần):* Từ cơ thể mẹ đơn bào, nhân tế bào phân chia nhiều lần tạo ra 1 tế bào nhiều nhân, sau đó tế bào chất phân chia 1 lần thành nhiều mảnh, mỗi mảnh chứa 1 nhân và đó là cơ thể mới. Phương thức này đặc trưng cho một số động vật nguyên sinh như bào tử trùng Sporozoa.

- *Sinh bào tử:* là hình thức sinh sản phổ biến đối với tảo, nấm, rêu và dương xỉ. Bào tử là những tế bào đặc biệt, thường có màng tế bào vững chắc để bảo vệ (túi bào tử), có khả năng chịu đựng tốt trước điều kiện khắc nghiệt của môi trường. Trong bào tử đó tế bào phân chia thành 2 hoặc nhiều bào tử con (bào tử). Khi gặp điều kiện thuận lợi, màng túi bào tử vỡ ra, các bào tử thoát ra ngoài phát triển thành các cơ thể mới.

- *Nảy chồi:* là hình thức sinh sản vô tính của nấm men và thuỷ tức. Từ trên cơ thể mẹ đơn bào, nảy chồi nguyên sinh chất và sau đó phát triển thành một cơ thể mới. Chồi có thể tách ra sống độc lập nhưng cũng có thể không tách khỏi cơ thể mẹ mà tạo thành tập đoàn.

- *Phân mảnh:* là phương thức sinh sản vô tính thường gặp ở giun dẹp và sao bể. Từ cơ thể mẹ đa bào được phân cắt làm nhiều mảnh. Mỗi mảnh sẽ phát triển thành một cá thể mới.

- *Sinh sản sinh dưỡng:* là hình thức sinh sản vô tính ở một số loài thực vật. Từ một cơ quan hoặc bộ phận trên cơ thể mẹ (rễ, thân, lá) phân chia nguyên nhiễm liên tục va phân hoá để tạo thành một cơ thể mới (khoai lang, sắn, mía...).

Trong nông nghiệp, việc hiểu biết về các hình thức sinh sản vô tính có ứng dụng rất lớn trong nhân giống và duy trì các đặc tính tốt của cây trồng.

9.1.3. Sinh sản hữu tính.

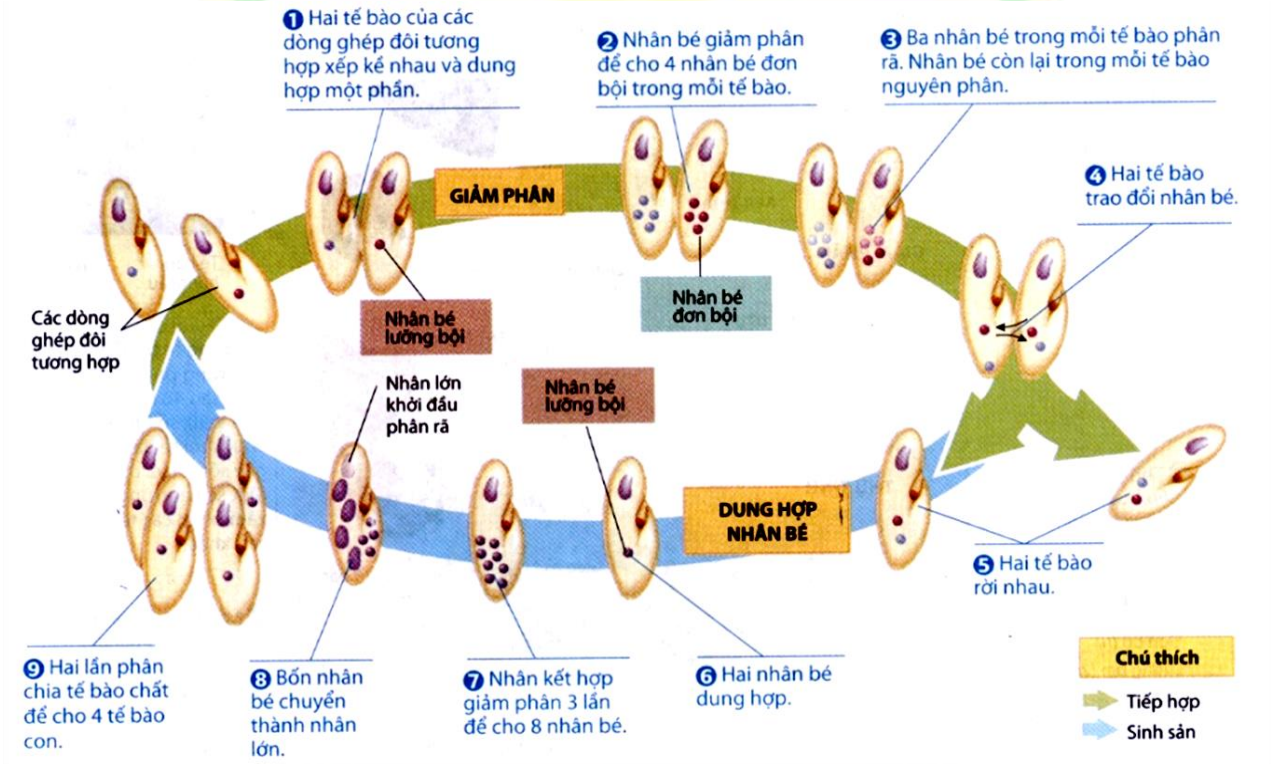
Sinh sản hữu tính được đặc trưng bởi sự tham gia của 2 cơ thể, bố và mẹ. Mỗi cơ thể sinh ra một loại tế bào đặc biệt - giao tử (giao tử đực và giao tử cái). Hai loại giao tử kết hợp với nhau tạo thành hợp tử. Từ hợp tử sẽ phát triển thành cơ thể trưởng thành.

Vai trò sinh học trong sinh sản hữu tính được quy về 2 quá trình: Quá trình phân bào giảm nhiễm để hình thành giao tử và quá trình thụ tinh là sự kết hợp của 2 loại giao tử để tạo thành hợp tử.

Ưu thế sinh học của sinh sản hữu tính là kết hợp được các tính trạng di truyền tốt của cả bố và mẹ, nhờ đó con cháu có sức sống mạnh hơn và quá trình tiến hoá diễn ra có hiệu quả hơn sinh sản vô tính.

Sinh sản hữu tính gồm nhiều phương thức khác nhau:

- *Sự tiếp hợp:* Có thể coi sự tiếp hợp là phương thức sinh sản hữu tính đơn giản nhất và nguyên thuỷ nhất, chưa xuất hiện giao tử mà chỉ có sự sự tiếp hợp và trao đổi chất nhân giữa 2 cá thể khác dấu (+ và -). Sinh sản tiếp hợp thường gặp ở một số sinh vật đơn bào (ví dụ: trùng tơ - động vật nguyên sinh (*Paramacium bursaris*). Trùng tơ có bộ nhiễm sắc thể lưỡng bội (2n) phân chia giảm nhiễm tạo thành 4 nhân đơn bội. Ba nhân tiêu biến đi, một nhân còn lại chia đôi tạo thành 2 nhân đơn bội khác nhau. Hai trùng tơ đơn bào tiếp hợp với nhau, mỗi tế bào sẽ đổ 1 nhân đơn bội sang tế bào bên cạnh, kết hợp với nhân đơn bội của tế bào này để tạo thành nhân 2n, sau đó hai tế bào tách nhau ra và phân chia nguyên nhiễm tạo thành 2 tế bào con mới.



Hình 9.1. ***Tiếp hợp và sinh sản ở Paramecium caudatum***

- *Sự liên kết:* Ở hình thức này đã có sự liên kết giữa 2 tế bào và có sự trao đổi nhân tố di truyền giữa chúng. Vi khuẩn Escherichia coli bình thường có bộ nhiễm sắc thể 1n. Hai tế bào E.coli khác tính (đực và cái), tế bào mang tính đực đổ toàn bộ bộ nhiễm sắc thể 1n của mình sang tế bào mang tính cái tạo thành một tế bào lưỡng bội 2n. Tiếp theo là tế bào 2n phân chia giảm nhiễm để tạo thành thế hệ con đơn bội.

- *Sinh giao tử:* là hình thức sinh sản hữu tính có sự kết hợp giao tử ở những loài chưa có cơ quan sinh dục. Có 2 hình thức sinh sản sinh giao tử là đồng giao tử và dị giao tử.

Đồng giao tử, nghĩa là 2 loại giao tử hoàn toàn giống nhau về hình dạng và kích thước. *Ví dụ* ở tảo *Chalamydomonas*: tế bào mẹ 2n phân chia giảm nhiễm tạo thành 8 - 32 giao tử có 2 roi giống nhau. Hai giao tử kết hợp với nhau tạo thành hợp tử 4 roi. Sau đó roi biến mất, hợp tử trở thành bào tử có thể tồn tại một thời gian dài trong điều kiện bất lợi. Khi gặp điều kiện thuận lợi hợp tử sẽ phân chi giảm nhiễm để tạo thành giao tử 2 roi.

Dị giao tử, nghĩa là 2 loại giao tử khác nhau về hình dạng và kích thước. *Ví dụ* sinh sản dị giao tử ở Pandorina morum: Ở tập đoàn này các tế bào phân chia tạo thành giao tử cái, có kích thước lớn, không di động. Ở tập đoàn khác các tế bào phân chia tạo thành giao tử đực nhỏ và di động được. Giao tử đực kết hợp với giao tử cái tạo thành hợp tử, từ đó phân chia để tạo thành tập đoàn mới.

- *Noãn giao:* Noãn giao là hình thức sinh sản hữu tính tiến hoá cao nhất. Ở đây đã có cơ quan sinh dục đực và cái nằm trên 2 loại cơ thể hoàn toàn khác nhau. Cơ thể đực có cơ quan sinh sản đực, sản sinh ra giao tử đực và cơ thể cái có cơ quan sinh sản cái, sản sinh ra giao tử cái. Giao tử đực và giao tử cái khác nhau hoàn toàn về số lượng, hình dạng, kích thước và khả năng di động. Giao tử đực với số lượng lớn, di động nhanh, toàn bộ tế bào (Tinh trùng hoặc hạt phấn) chỉ gồm 1 bộ nhiễm sắc thể với 1 màng mỏng bao quanh. Giao tử cái với số lượng ít, kích thước lớn, gồm bộ nhiễm sắc thể và khối lượng tế bào chất nhiều, không di động được.

Ở các sinh vật sinh sản noãn giao nguyên thuỷ cơ quan sinh sản đơn giản, thụ tinh ngoài như ở cá, ếch nhái. Ở đây sự phát triển của hợp tử hoàn toàn phụ thuộc môi trường nước. Ở những sinh vật sinh sản noãn giao tiến hoá hơn, có cơ quan sinh dục hoàn thiện với sự thụ tinh trong, đẻ trứng như ở bò sát, chim và hoàn thiện nhất là đẻ con và nuôi con bằng sữa ở động vật có vú.

9.2. Sự phát triển phôi

9.2.1. Sự phát triển phôi ở động vật đa bào.

Ở động vật đa bào quá trình phát triển từ hợp tử (trứng đã thụ tinh) cho đến lúc hình thành cơ thể được gọi là qua trình phát triển phôi. Sự phát triển phôi ở động vật gồm nhiều giai đoạn: giai đoạn phân cắt, giai đoạn phôi vị và giai đoạn phôi ba lá.

Sau khi thụ tinh, hợp tử bắt đầu phân chia nguyên nhiễm liên tục làm cho số lượng tế bào tăng lên theo cấp số nhân (2^k) tạo thành phôi dâu (morula) là một khối gồm nhiều tế bào kích thước nhỏ xếp sít nhau. Từ phôi dâu các tế bào dàn lên bề mặt tạo thành phôi nang (blastula - phôi 1 lá), bên trong là xoang cơ thể nguyên sinh.

Tiếp theo giai đoạn phân cắt là giai đoạn phôi vị (gastrula - phôi 2 lá) gồm lá phôi trong và lá phôi ngoài. Phần lớp các động vật đa bào bậc thấp như bọt bể, ruột khoang thường kết thúc quá trình phát triển phôi ở giai đoạn phôi vị, cơ thể trưởng thành chỉ tương đương với giai đoạn phôi vị của động vật đa bào bậc cao cho nên chúng được xếp vào nhóm động vật 2 lá phôi.

Ở động vật đa bào bậc cao trong quá trình phát triển phôi đã có sự hình thành lá phôi thứ ba - lá phôi giữa. Đó là giai đoạn phôi ba lá. Các động vật này được gọi là nhóm động vật ba lá phôi.

Từ các lá phôi sẽ phát triển thành các cơ quan và các bộ phận khác nhau. Đó là giai đoạn phát triển hậu phôi.

- Từ lá phôi ngoài sẽ phát triển thành lớp ngoài của da (lớp cutin, vảy, lông, tóc, các tuyến da...), hệ thần kinh, giác quan, phần trước và phần sau của ống ruột.

- Từ lá phôi trong sẽ phát triển thành ruột giữa, các phần lồi của ruột, tuyến tiêu hoá có liên quan đến ruột giữa, hệ hô hấp.

- Từ lá phôi giữa có khả năng phân hoá theo nhiều hướng để hình thành lá tạng (ở trong) và lá thành (ở ngoài). Từ lá tạng sẽ phát triển cho phần bao quanh ruột nguyên thuỷ - lớp bọc ngoài của ống tiêu hoá, các cơ quan dính liền với ống tiêu hoá - cơ quan bài tiết, sinh dục. Từ lá thành sẽ phát triển cho cơ, xương và lớp trong của da.

9.2.2. Sự nẩy mầm của hạt và sự phát triển phôi ở thực vật.

9.2.2.1. Sự nẩy mầm của hạt.

Hạt chín nghĩa là tách khỏi cơ thể mẹ có thể nẩy mầm được. Tuy nhiên chỉ có một số hạt khi tách khỏi cơ thể mẹ, gặp điều kiện thuận lợi là nẩy mầm ngay. Đa số các hạt sau khi tách khỏi cơ thể mẹ còn phải trải qua một giai đoạn nghỉ dinh dưỡng (qua đông hoặc qua thời kỳ khô hạn trong năm) rồi mới có khả năng nẩy mầm. Thời gian sống và nẩy mầm của các hạt rất khác nhau: Hạt liễu có thể nẩy mầm ngay sau khi hạt rơi xuống đất; Hạt sen sau khi rụng xuống khoảng 200 năm. Khả năng giữ năng lượng nẩy mầm của hạt phụ thuộc vào độ dày của vỏ, vào chất bột dự trữ. Điều kiện nẩy mầm của hạt là đảm bảo nhiệt độ, độ ẩm và hàm lượng oxy trong môi trường.

9.2.2.2. Sự phát triển phôi.

Kết quả của sự phân chia hợp tử, trước hết là sợi tế bào - dây treo. Phần chính của phôi mọc ra từ tế bào tận cùng của sợi. Sợi sẽ phân chia theo nhiều mặt phẳng khác nhau để tạo ra những khối tế bào hình tròn. Từ đó phát triển thành 2 lá mầm đầu tiên (đối với thực vật Hai lá mầm), thân mầm ở phần dưới lá mầm gọi là thân dưới lá mầm, phần trên lá mầm gọi là thân trên lá mầm. Phôi nằm ở giai đoạn này chờ nẩy mầm.

Khi nảy mầm: Phôi và nội nhũ hấp thụ nước, trương lên và phá vỡ vỏ hạt, phôi thoát ra ngoài và có khả năng phát triển. Thân dưới lá mầm dài ra, thoát khỏi vỏ, mọc rễ đầu tiên hướng đất. Thân trên lá mầm mọc lên trên hướng quang. Khi lá mầm còn ở trong vỏ hạt thì sử dụng chất dự trữ của nội nhũ. Sau khi nẩy mầm, ở một số cây, lá mầm nhăn nheo lại và rụng đi; ở một số cây khác, lá mầm biến thành lá có màu lục dày. Lá mầm cung cấp dinh dưỡng cho sự nẩy mầm, cho đến khi cây có đầy đủ diệp lục để sống độc lập.

9.3. Sự sinh trưởng.

Trong giai đoạn phát triển hậu phôi, các cơ quan tiếp tục phát triển và hoàn thiện làm cho sinh vật có những điểm đặc trưng của loài về hình dạng, kích thước, cấu tạo bên trong cơ thể. Có 3 thời kỳ phát triển hậu phôi.

9.3.1. Thời kỳ sinh trưởng.

Sinh trưởng là sự làm tăng về khối lượng và kích thước tế bào và cơ thể cho đến khi cơ thể đạt được kích thước và khối lượng đặc trưng cho loài. Khi đã đạt được kích thước và khối lượng đặc trưng cho loài thì sự sinh trưởng chỉ còn là sự thay thế các phần tế bào đã già và chết. Ở thời kỳ sinh trưởng có đặc trưng là cường trao đổi chất cao, tốc độ đồng hoá cao hơn tốc độ dị hoá để phục vụ quá trình lớn lên về kích thước và khối lượng cơ thể. Sự sinh trưởng bao gồm 2 nội dung: Sự lớn lên về kích thước của tế bào theo thời gian và sự tăng lên về số lượng tế bào do quá trình phân chia tế bào.

9.3.2. Thời kỳ trưởng thành.

Thời kỳ trưởng thành bắt đầu khi có sự trưởng thành về mặt sinh dục. Thời gian này kéo dài khác nhau tuỳ loài: Có thể vài ngày ở sinh vật phù du, hoặc nhiều năm ở động vật bậc cao và thực vật bậc cao.

9.3.3. Thời kỳ già và chết.

- Già là giai đoạn biểu hiện sự kết thúc tự nhiên của quá trình phát triển cá thể. Nguyên nhân già là do sự vi phạm sự cân bằng trong cơ thể, được biểu hiện ở cường độ trao đổi chất giảm, quá trình đồng hoá giảm sút so với dị hoá, các cơ quan thoái hoá dần (teo lại, chức năng yếu...).

- Chết là sự kết thúc cuộc sống cá thể. Chết được biểu hiện ở các chức năng bị đình chỉ, protein bị phá huỷ, biến cơ thể thành xác chết.

Ở động bậc cao có 2 loại chết: Chết lâm sàng và chết sinh học. Chết lâm sàng có biểu hiện là tim ngừng đập, tắt thở, mất các phản xạ tự nhiên, song các cơ quan bên trong cơ thể vẫn còn hoạt động độc lập. Chết lâm sàng có thể phục hồi sự sống. Chết sinh học là tất cả các mô, các cơ quan đều không còn hoạt động nữa, vì vậy không thể phục hồi sự sống được.

9.4. Sự điều hoà quá trình sinh trưởng và phát triển.

Sự điều hoà sinh trưởng và phát triển ở động vật rất khác nhau ở các giai đoạn phát triển khác nhau. Ở giai đoạn đầu phát triển phôi, hình thành mô và cơ quan, sự điều hoà được thực hiện bằng sự tác động tương hỗ giữa các tế bào, các tổ chức của phôi. Khi đã hình thành tuyến nội tiết thì sự điều hoà còn do hormon của tuyến nội tiết. Hệ thần kinh tham gia điều hoà muộn hơn nhưng lại là chủ yếu trong điều hoà sinh trưởng và phát triển cơ thể ở động vật, đặc biệt là những động vật trưởng thành.

Thực vật không có hệ thần kinh, sự điều hoà sinh trưởng phát triển là do hormon thực hiện - điều hoà hoá học. Ở giai đoạn đầu phát triển phôi, cũng như đối với động vật, sự điều hoà được thực hiện bằng sự tác động tương hỗ giữa các tế bào và các tổ chức của phôi. Khi có sự phân hoá rễ thân lá, thì sự điều hoà được thực hiện bằng hormon. Các hormon thực vật do đỉnh sinh trưởng thân và rễ tạo ra, được vận chuyển xuống phía dưới và có tác dụng điều hoà đối với những nơi xa nơi được hình thành.

Phần thứ tư. ĐA DẠNG SINH HỌC

Đa dạng sinh học (*Biodiverity*) là sự giàu có, phong phú và đa dạng về nguyên liệu di truyền, về loài và các hệ sinh thái (*Lê Trọng Cúc, 2002*). Quỹ Bảo tồn thiên nhiên thế giới (*WWF, 1989*) định nghĩa đa dạng sinh học "*là sự phồn thịnh của sự sống trên trái đất, là hàng triệu loài thực vật, động vật và vi sinh vật, là những gen chứa đựng trong các loài và là những hệ sinh thái vô cùng phức tạp cùng tồn tại trong môi trường*".

Chương 10
ĐA DẠNG LOÀI

10.1. Loài và các bậc phân loại sinh vật

Loài là bậc phân loại cơ sở, được định nghĩa là *tập hợp các quần thể gồm các cá thể giống nhau về hình thái, cấu tạo, có chung 1 nguồn gốc phát sinh và trong điều kiện tự nhiên giao phối với nhau hữu thụ. Các loài khác nhau được cách li về sinh sản.* Định nghĩa này chỉ đúng cho các loài sinh sản hữu tính.

Loài là đơn vị được chú ý đầu tiên trong cơ chế tiến hoá và cũng là yếu tố đánh giá về sự tuyệt chủng của sinh vật trên trái đất. Loài là tác nhân có tính nguyên tắc trong điều khiển đa dạng sinh học trên hầu hết các sinh cảnh. Vì thế, loài là đối tượng tự nhiên nhất để xem xét tính đa dạng của sinh giới.

Ngôn ngữ để gọi tên loài và tên sinh vật nói chung là tiếng La tinh (Lingua Latina). Tên loài là 1 tổ hợp gồm 2 từ: từ thứ nhất là danh từ, phải viết hoa và là từ để chỉ tên chi; từ thứ hai là tính từ hoặc danh từ để làm rõ nghĩa cho từ thứ nhất, không viết hoa và là từ chỉ tên loài. Ngoài ra, cuối tên loài còn có thể có kèm theo tên tác giả đầu tiên công bố loài, tên tác giả phải viết hoa và có thể viết tắt bằng chữ cái đầu tiên.

Ví dụ: - Loài ngô: *Zea mays* L.
- Loài lúa: *Oryza sativa* L.
- Loài giun quế: *Perionyx ecavatus* Perr.
- Loài rệp sáp bột hồng: *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero
- Loài chưa xác định được ký hiệu sp. Ví dụ: *Pheretima sp.*

Trong phân loại học có 7 bậc cơ bản: giới (*regnum*), ngành (*divisio*), lớp (*classis*), bộ (*ordo*), họ (*familia*), chi (*genus*), loài (*species*). Trong đó loài được coi là bậc cơ sở. Vị trí phân loại của một loài gồm có 7 bậc phân loại cơ bản, ví dụ: vị trí phân loại của loài lúa gạo *Oryza sativa* như sau:

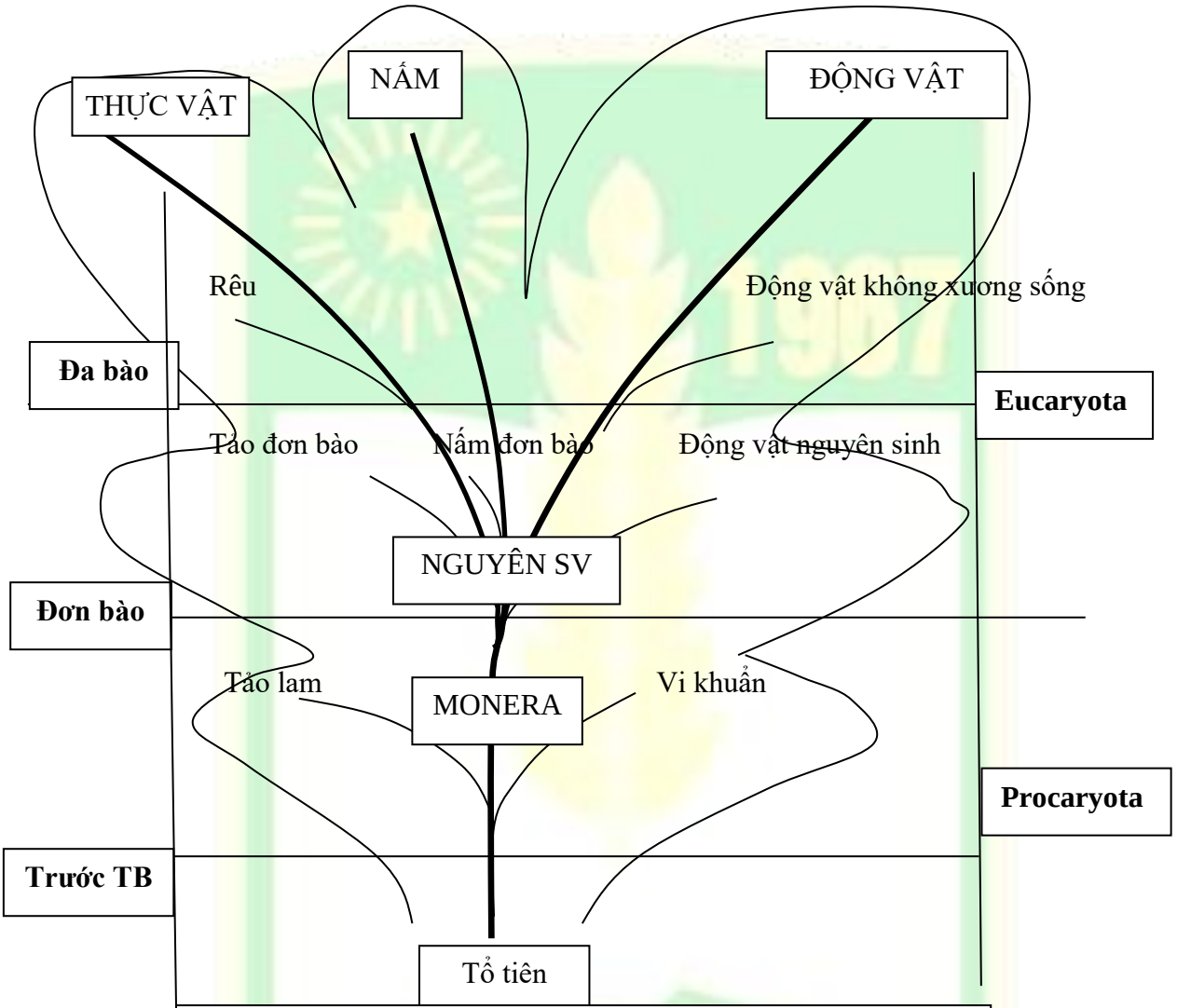
Giới: ***Vegetabilia*** - giới Thực vật
Ngành: ***Angiospermatophyta*** - ngành Hạt kín
Lớp: ***Monocotyledoneae*** - lớp Một lá mầm
Bộ: ***Poales*** - bộ Lúa
Họ: ***Poaceae*** - họ Lúa
Chi: ***Oryza***
Loài: *Oryza sativa*

Ngoài các bậc cơ bản, trong phân loại học còn sử dụng các bậc trung gian với các tiếp đầu ngữ super (liên - lớn hơn), sub (phân - nhỏ hơn): Phân giới, phân ngành, phân lớp, liên bộ, liên ngành... và các bậc phụ: Thứ (varietas), dạng (format)...

10.2. Đa dạng loài trên thế giới

Đa dạng loài là bao gồm toàn bộ các loài sinh vật trên trái đất. Đa dạng loài phụ thuộc nhiều yếu tố khác nhau nhưng chủ yếu phụ thuộc đất đai và khí hậu của mỗi vùng sinh thái. Vì vậy, các vùng sinh thái khác nhau, các hệ sinh thái khác nhau có thành phần loài khác nhau.

Cho đến nay trên thế giới đã phát hiện được khoảng hơn 2.161.000 loài sinh vật. Trong tổng số đó có khoảng 1.300.000 loài động vật, 328.000 loài thực vật, gần 500.000 loài nấm, 30.000 loài nguyên sinh vật và 3.000 loài sinh vật tiền nhân. Có rất nhiều loài có vai trò to lớn đối với nền kinh tế của con người nhưng cũng có nhiều loài gây tác hại lớn.



SƠ ĐỒ HỆ THỐNG 5 GIỚI SINH VẬT
(Theo Whitaker, 1969)

Tất cả các loài sinh vật hiện có được chia làm 2 nhóm: nhóm *Procaryota* (Tiền nhân) và nhóm *Eucaryota* (Nhân thực).

- Nhóm *Procaryota* có đặc điểm là cấu tạo tế bào đơn giản, chưa có nhân chính thức, không có màng nhân, nhiễm sắc thể chỉ là 1 sợi ADN vòng, trần. Nhóm này gồm 1 giới Monera - Sinh vật khởi sinh.

+ Giới *Monera* chỉ gồm 2 ngành là Vi khuẩn (*Bacteriophyta*) và Tảo lam (*Cyanophyta*). Nhiều tác giả gộp cả virus vào monera và gọi là giới Virus-Monera.

- Nhóm *Eucaryota* có đặc điểm là có cấu tạo tế bào phức tạp, có nhiều bào quan trong tế bào đảm nhiệm chức phận khác nhau, có nhân chính thức với màng nhân 2 lớp và nhiễm sắc thể gồm ADN liên kết với protein làm thành sợi nhiễm sắc (sợi cromatin). Nhóm này được chia làm

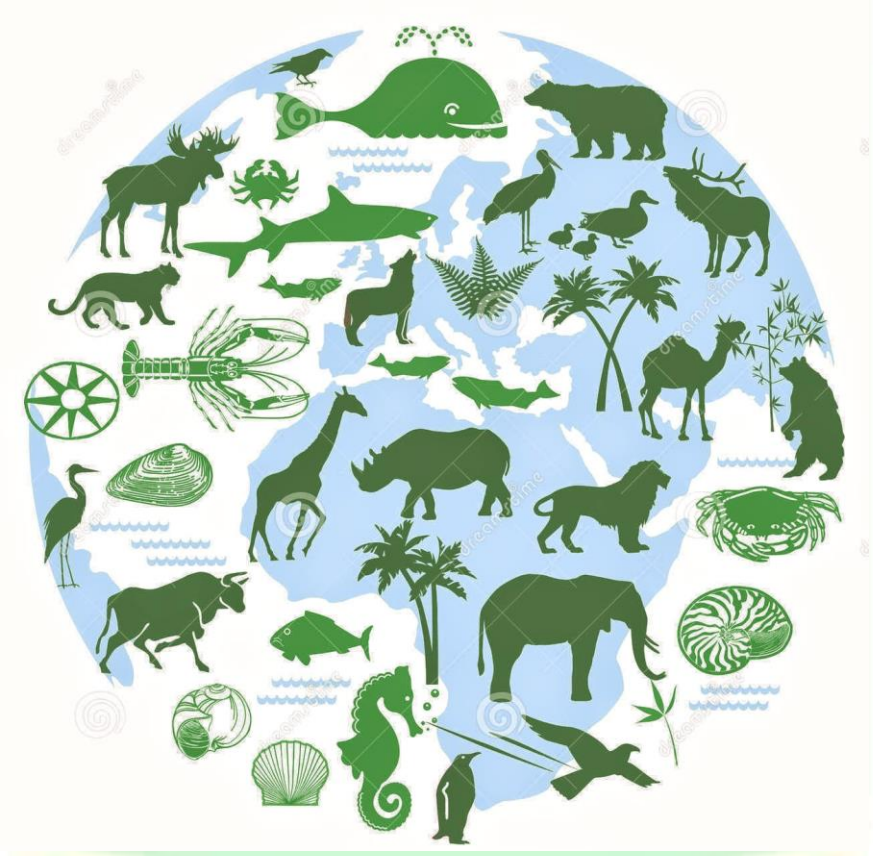
4 giới: *Protista* - Nguyên sinh vật; *Mycetalia* - Nấm; *Vegetabilia* - Thực vật; *Animalia* - Động vật.

+ Giới Nguyên sinh vật (*Protista*) gồm 1 số ngành có cấu tạo cơ thể đơn bào hay tập đoàn, thuộc nhóm *Eucaryota*. Một số ngành trong chúng có những đặc điểm giống với giới Nấm, một số ngành có những đặc điểm giống với giới Thực vật và một số ngành lại có đặc điểm giống với giới Động vật.

+ Giới Nấm (*Mycetalia*) có đặc điểm chung là gồm những cơ thể đa bào thuộc nhóm *Eucaryota*, có màng tế bào vững chắc thường bằng kitin, sinh trưởng không có giới hạn, dinh dưỡng theo kiểu hoại sinh và hấp thụ.

+ Giới Thực vật (*Vegetabilia*) có đặc điểm chung là gồm những cơ thể đa bào thuộc nhóm *Eucaryota*, có màng tế bào vững chắc thường bằng xenlulose, có sắc tố quang hợp cho nên có hình thức dinh dưỡng là tự dưỡng quang năng, chất dự trữ là tinh bột, sinh trưởng không giới hạn.

+ Giới Động vật (*Animalia*) có đặc điểm chung là gồm những cơ thể đa bào thuộc nhóm *Eucaryota*, không có màng tế bào vững chắc như thực vật và nấm, sinh trưởng có giới hạn, dinh dưỡng thực dưỡng (vận động và bắt mồi).



Hình 10.1. ***Đa dạng các loài động vật trên trái đất***

Đa dạng loài trên thế giới chịu sự ảnh hưởng rất lớn của các điều kiện khí hậu, đất đai và lịch sử:

- Ở những môi trường thích hợp cho nhiều loài sinh vật thì ở đó có độ đa dạng sinh học cao nhất. Những khu rừng nhiệt đới, những rặng san hô, những hồ nước ấm là những nơi giàu có nhất về số lượng loài. Những khu rừng nhiệt đới không những đa dạng về các loài thực vật mà ở đó còn hết sức đa dạng về các loài động vật. Đặc biệt ở rừng nhiệt đới, sự đa dạng của các loài côn trùng sống trong đất, trong cây, trong các thảm mục, dưới các tán lá là không kể xiết. Rừng nhiệt đới chỉ chiếm khoảng 7% diện tích bề mặt trái đất nhưng ở đó chiếm hơn 1/2 tổng số các

loài trên thế giới. Rừng ôn đới có đặc điểm là thành phần loài không đông đảo như đối với rừng nhiệt đới nhưng số lượng cá thể trong mỗi loài hết sức phong phú.

Sự đa dạng về loài ở các hệ sinh thái biển cũng tương tự như trên cạn, nghĩa là tăng dần the các đường chí tuyến. *Ví dụ:* dải san hô Great Barrier, nằm phía ngoài nước Úc, gần cuối đường chí tuyến Bắc có 50 họ san hô, trong khi đó tại cuối cuối đường chí tuyến nam chỉ tìm thấy 10 họ. Dải san hô lớn nhất thế giới là dải Great Barrier, nằm ở vùng biển Ôxtrâylia, trải dài trên một diện tích rộng khoảng 350000km^2, trong đó có khoảng 300 loài san hô, 1500 loài cá, 4000 loài động vật thân mềm, 5 loài rùa, 252 loài chim (*IUCN/UNEP, 1988*).

- Ở các vùng địa lý có lịch sử (tuổi địa lý) cổ thì thường có số lượng loài phong phú hơn vùng có tuổi địa lý trẻ. Biển Ấn Độ Dương và Thái Bình Dương có tuổi địa lý cổ hơn thì có số lượng loài nhiều hơn so với Đại Tây Dương có tuổi địa lý trẻ hơn.

- Đa dạng loài cũng chịu ảnh hưởng của điều kiện địa hình, nhiệt độ, ánh sáng, lượng mưa và các điều kiện sinh thái khác. Ở trên cạn, sự phong phú loài thường tập trung ở các vùng có địa hình thấp, đa dạng loài tăng theo lượng bức xạ ánh sáng mặt trời, lượng mưa và nhiệt độ...

10.3. Đa dạng loài ở Việt Nam

Việt Nam nằm trong vùng khí hậu nhiệt đới gió mùa, địa hình phức tạp, tạo nên các điều kiện sinh thái phong phú, từ vùng thấp ven biển, đến vùng đồng bằng châu thổ, vùng trung du, các vùng núi đá vôi, các vùng núi cao... từ đó đã hình thành nên các hệ sinh thái đa dạng với thành phần loài hết sức phong phú.

Cho đến nay chúng ta đã kiểm kê được 9607 loài thực vật, thuộc 2010 chi của 291 họ thực vật khác nhau. Bên cạnh đó, chúng ta đã nhập nội 733 loài được đưa vào trồng trọt trong nông nghiệp và lâm nghiệp. Đặc điểm của rừng nước ta nói chung là thành phần loài đông đảo nhưng số lượng cá thể của mỗi loài không nhiều.

Về khu hệ động vật nước ta cũng rất phong phú. Cho đến nay chúng ta đã thống kê được 275 loài thú, 828 loài chim, 260 loài bò sát, 82 loài ếch nhái, 472 loài cá nước ngọt, khoảng 2000 loài cá biển cùng hàng chục nghìn loài động vật không xướng sống. Rất nhiều loài động vật của nước ta có giá trị kinh tế cao và có ý nghĩa khoa học lớn như voi, tê giác, bò xám (*Bos sauveli*), bò tót, hổ báo, trâu rừng, sao la, vượn, voọc, sếu đầu đỏ, cá sấu, rùa biển...

Chương 11
ĐA DẠNG SINH THÁI

11.1. Khái niệm về hệ sinh thái

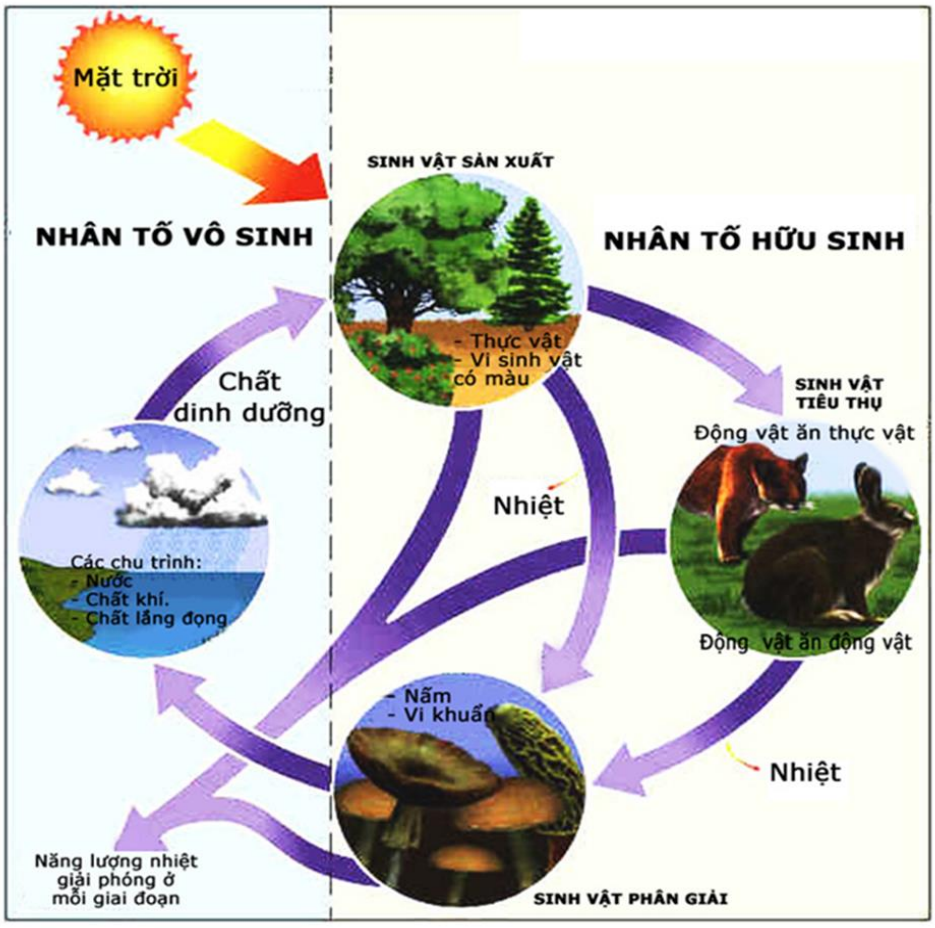
Hệ sinh thái (*ecosystem*) là khái niệm do A. Tansley (Anh), 1935 đề xuất. Hệ sinh thái được định nghĩa là một đơn vị tự nhiên, một vùng không gian địa lý, ở đó có sự thống nhất giữa sinh vật và ngoại cảnh. Sinh vật trong hệ sinh thái được gọi là quần xã. Chính tác động qua lại giữa sinh vật và ngoại cảnh đã làm nên hệ sinh thái đó. Nói cách khác hệ sinh thái là một hệ chức năng trong đó gồm có quần xã và môi trường của chúng. Có thể tóm tắt khái niệm hệ sinh thái bằng công thức sau:

HST = Quần xã sinh vật + Môi trường.

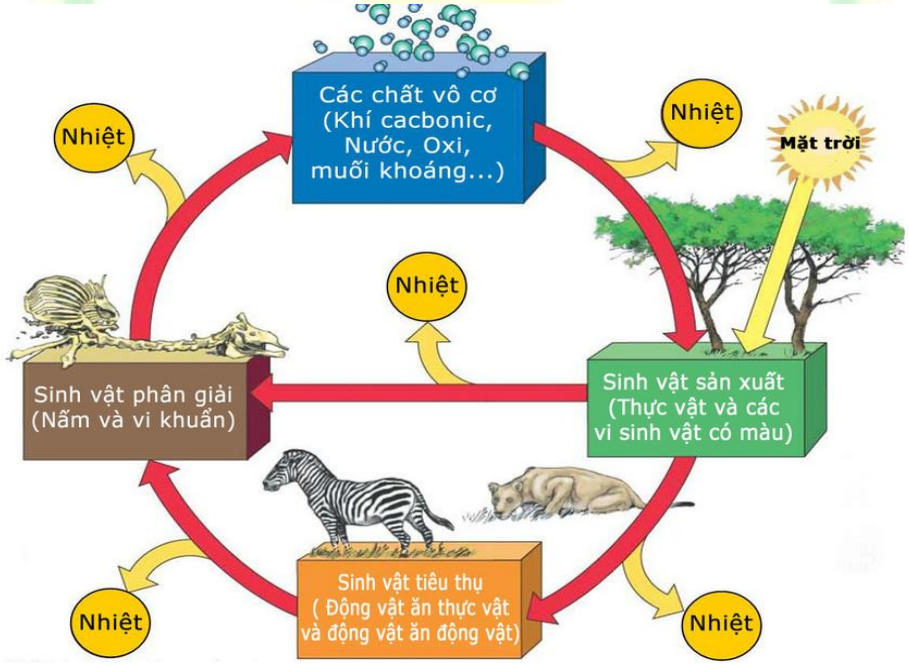
11.2. Cấu trúc và chức năng của hệ sinh thái

Hệ sinh thái là đơn vị cấu trúc và chức năng cơ bản trong sinh thái học.

Về cấu trúc, hệ sinh thái gồm 4 thành phần: Môi trường vô sinh, sinh vật sản xuất là các thực vật quang hợp, sinh vật tiêu thụ các cấp và sinh vật phân huỷ gồm các vi sinh vật hoại sinh trong hệ sinh thái.



Hình 11.1. Sơ đồ thành phần cấu trúc của hệ sinh thái



Hình 11.2. ***Dòng vật chất và năng lượng trong hệ sinh thái***

Chức năng của hệ sinh thái là thực hiện dòng vật chất kín và dòng năng lượng hở. Dòng vật chất (chu trình vật chất) kín, nghĩa là vật chất được sử dụng luân hồi trong hệ sinh thái từ

sinh vật sản xuất, qua sinh vật tiêu thụ, đến sinh vật phân huỷ để cuối cùng trả lại cho hệ sinh thái đúng lượng vật chất ban đầu và sẽ được sử dụng lại. Dòng năng lượng hở, nghĩa là năng lượng chỉ được sử dụng một lần, sau đó chuyển sang cho sinh vật khác ở mức thấp hơn, cuối cùng toàn bộ lượng năng lượng ban đầu (năng lượng mặt trời do thực vật quang hợp) tiêu tốn cho môi trường dưới dạng nhiệt.Người ta phân biệt 2 dạng hệ sinh thái cơ bản là hệ sinh thái tự nhiên và hệ sinh thái nhân tạo. Hệ sinh thái tự nhiên là dạng hệ sinh thái do thiên nhiên tạo ra, có đặc điểm là thời gian lịch sử lâu dài, có thành phần loài (độ đa dạng sinh học) phong phú và có đầy đủ 4 thành phần cấu trúc. *Ví dụ:* một cánh rừng, lưu vực một con sông... Hệ sinh thái nhân tạo là hệ sinh thái do con người tạo ra, có đặc điểm là có thời gian lịch sử ngắn hơn, có thành phần loài đơn giản và không có đầy đủ các thành phần cấu trúc của hệ sinh thái. *Ví dụ:* một thành phố, một khu công nghiệp, một cánh đồng lúa...

11.3. Khái quát về các hệ sinh thái trên mặt đất

11.3.1. Hệ sinh thái hoang mạc

Hệ sinh thái hoang mạc là nơi thiếu các nhu cầu thiết yếu cho sự sống (quá khô, quá nóng hoặc quá lạnh, tốc độ gió cao...). Những tính chất cơ bản của hệ sinh thái hoang mạc, cơ bản gồm:

- Khí hậu khắc nghiệt, mùa sinh trưởng hạn chế, các sinh vật phải thích nghi chuyên hoá với các điều kiện bất lợi đó.
- Các quần xã thực vật có cấu trúc đơn giản, không có các cây cao cho nên không có sự phân tầng phức tạp. Mật độ cây thưa, độ che phủ thấp.
- Năng suất sơ cấp, chuỗi thức ăn ngắn và tổng sinh khối nhỏ.
- Đất nghèo dinh dưỡng.
- Các hệ sinh thái hoang mạc kém bền vững.

11.3.2. Hệ sinh thái đài nguyên

Đài nguyên nằm ở vùng cực của trái đất, giữa vĩ độ 57^{O}, hầu như không có thời kỳ sinh trưởng nên không có các loài cây gỗ cao. Đài nguyên (tundra) còn được gọi là hoang mạc lạnh, nằm ở các vĩ độ cao của bắc bán cầu. Đài nguyên thường có ít nhất là 7 tháng nhiệt độ dưới nhiệt độ đóng băng. Nhiệt độ trung bình tháng lạnh nhất dao động từ (-10^{O}C) ở phần nam và (-35^{O}C) ở phần bắc. Mây mù xuất hiện quanh năm. Thời kỳ sinh trưởng chỉ kéo dài 2 - 3 tháng. Nhiệt độ trung bình nóng nhất là 10^{O}C.

Lượng mưa trung bình năm thấp, trong khoảng 300 - 500mm, dao động tuỳ thuộc vào đai vĩ độ và đai lục địa. Phần lớn mưa ở dạng tuyết vì thế có khả năng hạn chế được sự bốc hơi và làm cho đài nguyên là vùng nước vĩnh cửu.

Độ dài ngày rất lớn. Khoảng 2/3 vùng đài nguyên có độ dài ngày liên tục trong suốt mùa hè và tối trong suốt mùa đông. Độ chiếu sáng rất thấp.

Tốc độ gió ở vùng đài nguyên rất mạnh vì thiếu vật cản.

Đất lạnh nằm trong tình trạng luôn luôn đóng băng do đó làm suy yếu khả năng sinh trưởng của rễ cây.

11.3.3. Các hệ sinh thái cỏ

Các hệ sinh thái cỏ chiếm một diện tích rộng lớn trên bề mặt trái đất, cả vùng ôn đới và vùng nhiệt đới. Đồng cỏ ôn đới như đồng cỏ Bắc Mỹ (Prairies). Các hệ sinh thái cỏ nhiệt đới, ngoài cỏ còn có thêm các cây gỗ họ Đậu (Fabaceae) mọc rải rác.

Các hệ sinh thái cỏ gồm có các cây họ Lúa (Poaceae) là nhóm thực vật đông đảo nhất. Chúng có khả năng chịu đựng sự dẫm đạp và chịu cháy, hệ thống rễ phân bố rộng, hấp thụ có hiệu quả và đặc biệt chúng có khả năng sản sinh ra một lượng hạt rất lớn và phát tán mạnh mẽ.

Về điều kiện môi trường của các hệ sinh thái cỏ: Lượng mưa ở các đồng cỏ thường thấp và phân tán. Đồng cỏ thường mọc tập trung ở vùng đất thấp, rộng lớn. Năng suất sơ cấp của các hệ sinh thái cỏ thấp hơn nhiều so với rừng. Chuỗi thức ăn của các hệ sinh thái cỏ thường ngắn và phức tạp. Thành phần loài ở các đồng cỏ khác nhau phụ thuộc điều kiện khí hậu, đặc biệt là lượng mưa.

11.3.4. Hệ sinh thái savan

Savan là hệ sinh thái trong đó cỏ mọc thành bụi, sống lâu năm xen lẫn với các cây gỗ và cây bụi. Các sinh vật dị dưỡng ở đây chủ yếu là các động vật ăn cỏ, các loài thú nhỏ sống chủ yếu trong hang dưới đất như chuột, các loài thú lớn ăn thịt như ngựa vằn, hươu cao cổ, linh dương đầu bò... Savan được chia làm 4 kiểu:

- Savan cỏ cao - cây gỗ thấp: Đây là quần xã cỏ mọc dầy và khoẻ, phân bố chủ yếu ở châu Phi. Các loài cỏ như cỏ voi cao tới hơn 2m, xen với những cây rụng lá cao tới 10m.

- Savan cỏ cao - keo (*Acasia*): Quần xã kiểu này có đặc điểm là thành phần loài phong phú, cỏ mọc thành bụi cao khoảng 1,5m, các cây gỗ rụng lá là những cây keo hoặc bạch đàn chiếm ưu thế.

- Savan trảng cỏ không liên tục: Đây là kiểu khô hạn có cây bụi thưa thớt, có gai, có nhiều chỗ đất trống.

Savan cây gỗ: Kiểu này thường gặp nơi có tác động chút ít của con người. Nhiều người cho rằng đây là loại thảm thực vật cao đỉnh - savan ổn định.

11.3.5. Các hệ sinh thái rừng

Rừng là hệ sinh thái ưu thế, chiếm 2/3 bề mặt trái đất. Hệ sinh thái rừng gồm nhiều kiểu khác nhau.

11.3.5.1. Hệ sinh thái rừng lá nhọn - Boreal

Rừng Boreal phát triển trong điều kiện lạnh, khí hậu lục địa, ẩm. Lượng mưa hàng năm khoảng 375 - 500mm, phần lớn ở dạng tuyết. Nhiệt độ trung bình tháng nóng là 10^{O}C, cao hơn vùng đài nguyên. Độ chiếu sáng thấp, mùa hè ngày dài, nhiều sương mù. Gió với tốc độ thấp hơn vùng đài nguyên nhờ có cây rừng che chắn.

Năng suất của hệ sinh thái rừng Boreal thấp (khoảng 3000Kcal/m^2/năm). Các chuỗi thức ăn thường ngắn. Khu hệ thực vật thường có ít loài, chủ yếu là cây lá kim, lá nhọn như thông. Hệ động vật với độ đa dạng thấp, chủ yếu gồm các loài côn trùng, chim và sóc, thú lớn có tuần lộc, thỏ, chó sói, linh miêu...

11.3.5.2. Hệ sinh thái rừng rụng lá

Rừng rụng lá ôn đới có lượng mưa trung bình 760 1500mm/năm, có thời kỳ sinh trưởng kéo dài 6 tháng.

Năng suất của rừng lá rụng khoảng 8000Kcal/m^2/năm, cao hơn rừng lá nhọn (Boreal). Chuỗi thức ăn dài hơn, gồm nhiều bậc dinh dưỡng, lưới thức ăn phức tạp hơn. Thảm thực vật đa dạng và có sự phân tầng rõ rệt (Rừng châu Âu có khoảng 20 loài ưu thế sinh thái như sồi, dẻ, bạch dương. Rừng Bắc Mỹ với hơn 60 loài ưu thế...). Khu hệ động vật của rừng lá rụng rất đa dạng vì ở đây có nguồn thức ăn dồi dào, nơi ở đa dạng hơn so với rừng cây lá nhọn.

11.3.5.3. Các hệ sinh thái rừng nhiệt đới

Vùng nhiệt đới gồm nhiều kiểu hệ sinh thái khác nhau. Trọng tâm của vùng nhiệt đới là rừng mưa nhiệt đới và rừng ẩm nhiệt đới, phân bố ở các miền thấp xích đạo, có đặc điểm là có lượng mưa lớn, độ ẩm cao, phân bố đều trong năm. Nằm 2 phía bắc và nam rừng mưa xích đạo là rừng ẩm rụng lá và các savan ẩm.Vùng savan khô (có 6, 8, 9 tháng khô) chênh lệch nhiệt độ và lượng mưa tăng lên, hạn hán có thể xuất hiện làm ngừng các quá trình sinh trưởng và phát triển

của thực vật. Vùng khô hạn kéo dài (10 tháng) gồm các savan cây có gai, thảo nguyên nóng, lá nhỏ, gai và có khả năng tích trữ nước. Nửa hoang mạc và hoang mạc với 11 - 12 tháng khô.

11.3.5.4. Hệ sinh thái rừng mưa nhiệt đới

Các hệ sinh thái rừng mưa nhiệt đới có lượng mưa trên 2000mm/năm, mưa quanh năm và thường có 1 - 2 giai đoạn khô ngắn. Nhiệt độ và bức xạ cao, dao động mùa rất ít. Độ ẩm tương đối cao.

Năng suất sơ cấp của rừng mưa nhiệt đới rất cao, đạt 20.000Kcal/m^2/năm và có khả năng cung cấp một lượng sinh khối lớn làm thức ăn cho động vật. Chuỗi thức ăn của rừng mưa nhiệt đới đa dạng, mạng lưới thức ăn hết sức phức tạp.

11.4. Đa dạng sinh thái nhiệt đới Việt Nam

Việt Nam nằm trong điều kiện nhiệt đới gió mùa, ẩm, thuận lợi cho sự phát triển cây rừng. Tuy nhiên do điều kiện địa hình phức tạp, chia cắt mạnh chi phối các điều kiện khí hậu và đất đai cho nên Việt Nam có sự đa dạng về thành phần loài và cấu trúc phức tạp. Đa dạng sinh thái Việt Nam gồm các kiểu như sau:

11.4.1. Đa dạng hệ sinh thái rừng nhiệt đới Việt Nam

11.4.1.1. Hệ sinh thái rừng kín thường xanh mưa ẩm ướt

Theo Thái Văn Trừng (1987) thì kiểu thảm thực vật thường xanh mưa ẩm nhiệt đới Việt Nam thường gặp ở những vùng có độ cao trung bình cách mặt biển dưới 1000m ở miền Nam và dưới 700m ở miền Bắc. Nhiệt độ trung bình hàng năm khoảng 20 - 25^{O}C, lượng mưa trung bình 1200 - 2500mm/năm. Rừng mưa ẩm nhiệt đới Việt Nam có thể được chia thành 5 tầng:

Tầng vượt tán A1: gồm những cây gỗ cao 40 - 50m, thuộc họ Đậu (*Fabaceae*), họ Dầu (*Dipterocarpaceae*), họ Dâu tằm (*Moraceae*)...

Tầng tán rừng ưu thế sinh thái: gồm những cây gỗ cao 20 - 30m, thân thẳng, lá tròn và hẹp, cành lá giao nhau thành vòm liên tục, thuộc các cây họ Dẻ (*Fagaceae*), họ Re (*Lauraceae*), họ Vang (*Caesalpiniaceae*), họ Trám (*Burseraceae*)...

Tầng dưới tán rừng A: gồm các cây có chiều cao từ 8 - 13m, mọc rải rác dưới tán rừng, thuộc họ Bứa (*Clusiaceae*), họ Du (*Ulmaceae*), họ Máu chó (*Myristiaceae*), họ Na (*Annonaceae*)...

Tầng cây bụi thấp B: với các loài cây cao từ 2 - 8m, thuộc họ Cà phê (*Rubiaceae*), họ Trúc đào (*Apocinaceae*), họ Cam (*Rutaceae*), họ Thầu dầu (*Euphorbiaceae*), họ Tre nứa (*Bambuaceae*)...

Tầng cỏ: không cao quá 2m gồm các cây thuộc họ Ráy (*Araceae*), họ Gừng (*Zingiberaceae*)...

11.4.1.2. Hệ sinh thái rừng kín nửa rụng lá ẩm nhiệt đới

Kiểu này có đặc điểm là gồm khoảng 25 - 75% cá thể các loài cây rụng lá. Trong các cây rụng lá thì đặc trưng là cây săng lẻ (*Lagerstroemia tomentosa*). Kiểu này có thể được chia làm 3 tầng cây gỗ, trong đó tầng cây dưới tán và tầng cây bụi thưa thớt, còn tầng cỏ phát triển tương đối rậm rạp.

11.4.1.3. Hệ sinh thái rừng rụng lá hơi ẩm nhiệt đới

Kiểu rừng này phát triển trong điều kiện khô hơn, lượng mưa hàng năm khoảng 1200 - 2500m/năm, có khi xuống dưới 600 - 1200mm/năm. Mùa khô kéo dài 4 - 6 tháng, trong đó có từ 1 - 2 tháng hạn.

Rừng rụng lá hơi ẩm nhiệt đới cấu trúc đơn giản, chỉ có 2 tầng, trong đó tầng cao liên tục với các cây rụng lá như săng lẻ, các loài cây họ Đậu (*Fabaceae*) rụng lá, có chiều cao trung bình 15 - 20m.

11.4.2. Các hệ sinh thái biến đổi dưới tác động của con người

- Hệ sinh thái nương rẫy. Ở nước ta, theo Đỗ Đình Sâm (1994) có khoảng 9 triệu người dân tộc ít người, trong đó có khoảng 3 triệu người sống bằng canh tác nương rẫy. Làm nương rẫy là một chu trình khép kín gồm các công đoạn: chọn đất, phát, đốt, dọn, làm đất, gieo, tỉa, làm cỏ, chăm sóc, thu hoạch và cất giữ sản phẩm. Tập đoàn cây trồng trên nương rẫy thường rất đa dạng (lúa, ngô, mạch, ý dĩ, khoai sắn, rau, đậu, vừng, bầu bí, hành tỏi, dưa chuột...).

- Hệ sinh thái rừng thứ sinh sau nương rẫy. Sau 3 - 4 năm canh tác nương rẫy thì bỏ hoang. Trên các diện tích này hình thành các hệ sinh thái thứ sinh sau nương rẫy. Rừng thứ sinh như tre nứa, các trảng cây bụi, cây bụi - cỏ, trảng cỏ cao, trảng cỏ thấp... Rừng thứ sinh phục hồi bắt đầu bằng các cây gỗ tiên phong ưa sáng, mọc nhanh. Ban đầu có thành phần loài ít và cấu trúc đơn giản, dần dần quá trình diễn thế thứ sinh sẽ được tiến triển và thay thế bằng các loài bản địa khởi nguyên.

- Các hệ sinh thái cỏ sau nương rẫy. Ở các vùng rừng bị tàn phá trên một diện tích rộng lớn, trong điều kiện nhiệt đới mưa mùa, lượng mưa lớn, mưa tập trung, cường độ mạnh, khi thảm thực vật bị tàn phá, đất bị xói mòn trở nên nghèo kiệt hoàn toàn không còn thích hợp cho sự tái sinh của một thảm thực vật rừng. Ở đây sẽ hình thành các quần xã thực vật thân cỏ, thuộc họ Lúa (*Poaceae*).

11.4.3. Các hệ sinh thái đất ngập nước

Hệ sinh thái đất ngập nước, theo Ramsar, là những vùng đầm lầy, than bùn hoặc vùng nước, bất kể tự nhiên hay nhân tạo, thường xuyên hay tạm thời, nước chảy hay nước tù, nước ngọt, nước lợ hay nước biển, kể cả những vùng nước biển có độ sâu không quá 6m, khi thuỷ triều thấp, đều là những vùng đất ngập nước.

Ở nước ta, hệ sinh thái đất ngập nước gồm:

- Hệ sinh thái rừng tràm. *Ví dụ:* rừng tràm Đồng Tháp Mười, Tứ giác Long Xuyên, Minh Hải và Kiên Giang...

- Hệ sinh thái rừng ngập mặn: Theo Phan Nguyên Hồng, 1991, nước ta có khoảng hơn 400.000ha rừng ngập mặn, được chia làm 4 khu vực chính: dọc bờ biển khu Đông bắc từ Móng Cái đến Đồ Sơn, ven biển đồng bằng bắc bộ từ Đồ Sơn đến cửa Lạch Trường - Thanh Hoá; Dọc bờ biển miền Trung từ Lạch Trường đến Vũng Tàu; Bờ biển Nam bộ từ Vũng Tàu đến Hà Tiên.

- Các hệ sinh thái bãi triều ngập nước: dọc bờ biển từ bắc chí nam, chiếm khoảng 15% đường bờ biển, gồm các loài thực vật như Tảo lam (*Cyanophyta*), Tảo nâu (*Phaeophyta*), Tảo đỏ (*Rhodophyta*), Tảo lục (*Chlorophyta*) và các loài động vật bao gồm các loài giáp xác, da gai, ruột khoang, các loài cá, tôm có giá trị kinh tế cao.

- Các hệ sinh thái rạn san hô: Theo ước tính, diện tích các rạn san hô vùng ven bờ nước ta có khoảng 40.000ha, lớn nhất là vùng biển Hoàng Sa và Trường Sa. Các rạn san hô được đánh giá là hệ sinh thái ngập nước có độ đa dạng sinh học tương đương với các hệ sinh thái rừng nhiệt đới trên cạn. Trong nguồn lợi về tài nguyên sinh vật của vùng san hô thì cá phong phú nhất, tiếp đến là các động vật thân mềm như ốc bào ngư, mực nang, mực tuộc...

ĐẠI HỌC HUẾ
TRƯỜNG ĐẠI NÔNG LÂM

CỘNG HÒA XÃ HỘI CHỦ NGHĨA VIỆT NAM
Độc lập - Tự do - Hạnh phúc

ĐỀ CƯƠNG CHI TIẾT HỌC PHẦN

1. Thông tin chung

- Tên học phần/môn học (tiếng Việt): Sinh học
- Tên học phần/môn học (tiếng Anh): Biology
- Loại học phần: ☒ bắt buộc ☐ tự chọn
- Mã học phần/môn học: CBAN11803
- Thuộc khối kiến thức/kỹ năng:
  - ☐ Kiến thức chung trong toàn ĐHH
  - ☒ Kiến thức chung theo lĩnh vực, đơn vị đào tạo
  - ☐ Kiến thức nhóm ngành
  - ☐ Kiến thức ngành/chuyên ngành
  - ☐ Chuyên đề/khóa luận/luận văn
  - ☐ Kỹ năng nghề nghiệp
  - ☐ Kỹ năng mềm
  - ☐ Khác: ……
- Số tín chỉ: 3
- Phân bổ thời gian
  - + Lý thuyết: 30 tiết; Số bài học: 11
  - + Thực hành, thảo luận, báo cáo: 15 tiết; Số bài học: 10 bài
- Điều kiện tiên quyết: Không

2. Mục tiêu của học phần

Học phần Sinh Học đóng góp vào hồ sơ nghề nghiệp và chuẩn đầu ra của chương trình đào tạo các ngành: CN, TY, NH, KHCT, CNCT&SXGCT, BVTV, CNRHQ&CQ, NNCNC, LN, LNĐT QLR, KN, PTNT, CNTP, CNSTH, KHĐ, QLNLTS, BHTS và NTTS.

- Kiến thức: Sinh viên vận dụng được những kiến thức cơ bản về Sinh học để làm nền tảng lý luận và thực tiễn cho các ngành đào tạo ở trên.

- Kỹ năng: Sinh viên có kỹ năng tra cứu và sử dụng tài liệu tham khảo sinh học; Đồng thời sinh viên học được kỹ năng quan sát tế bào và các quá trình trao đổi chất, sinh sản của tế bào - cơ sở của sự sống và các kỹ năng thao tác tại phòng thí nghiệm.

- Thái độ: Sinh viên sau khi học xong học phần sẽ có thái độ tự chủ và xác định được tầm quan trọng của môn Sinh học đối với việc học các môn chuyên ngành ở các ngành trong trường ĐH Nông Lâm.

3. Chuẩn đầu ra học phần/môn học:

(Mô tả các chủ đề CĐR cấp độ 2 của học phần và mức độ giảng dạy I, T, U; trong đó CĐR phải phản ánh được mục tiêu học phần và đáp ứng được những CĐR nào của CTĐT)

CĐR (LO.x.x) [1]	**Mô tả CĐR [2]**	**Chỉ định I, T, U [3]** *(ghi ký hiệu I, T, U)*
LO1	Kiến thức và lập luận ngành	
LO1.1	Nắm được các thành phần cấu tạo nên sự sống	I, T
LO1.2	Nắm được các cơ chế tổng hợp axit nucleic và protein.	I, T
LO1.2	Hiểu được các quá trình lý, hóa trong tế bào sống.	I, T
LO1.3	Hiểu được các quá trình sinh sản, phát triển của cá thể.	I, T
LO1.4	Nắm được khái niệm đa dạng sinh học.	I, T

LO2	Kỹ năng và năng lực nghề nghiệp và cá nhân	
LO2.1	Thành thạo sử dụng kính hiển vi.	T,U
LO2.2	Có kỹ năng tốt quan sát tế bào và các quá trình trao đổi chất, sinh sản của tế bào - cơ sở của sự sống và các kỹ năng thao tác tại phòng thí nghiệm.	T,U
LO3	Năng lực thực hành nghề nghiệp	
LO3.1	Tự làm được các tiêu bản sinh học và quan sát dưới kính hiển vi	U

[1]: Ký hiệu CĐR của học phần. [2]: Mô tả CĐR, bao gồm các động từ chủ động trong Bloom's Taxonomy, các chủ đề CĐR cấp độ 2 (X.x.) và bối cảnh áp dụng cụ thể; Viết tối đa 5 chủ đề chuẩn đầu ra cấp độ 2 [X.x.], và mỗi chủ đề (tối đa 12 từ) bắt đầu bằng những động từ chủ động. [3]: Mức độ I (Introduce): giới thiệu, T (Teach): dạy, U (Utilize): sử dụng, dựa vào mức đầu tư giảng dạy của giảng viên cho người học.

4. Mô tả vắn tắt nội dung của học phần

Học phần Sinh học bao gồm bốn nội dung chính sau:

- Phần thứ nhất – Sinh học phân tử: Tổng quát về cơ sở phân tử, các thành phần cấu tạo nên sự sống; giới thiệu các cơ chế sao mã, phiên mã và tổng hợp protein – đặc trưng cho sự sống

- Phần thứ hai – Sinh học tế bào: Giúp người học nắm được cấu tạo của tế bào, đồng thời hiểu được cơ chế sinh sản của tế bào cũng như các quá trình lý, hóa xảy ra trong tế bào sống.

- Phần thứ ba – Sinh học cơ thể: Giới thiệu

- Phần thứ tư – Đa dạng sinh học: Giới thiệu khái quát về sự đa dạng gen, đa dạng của các loài và mối quan hệ giữa sinh vật với môi trường.

5. Hình thức tổ chức giảng dạy, học tập

Nội dung học phần	**Thời gian phân bổ (Tiết)**						
	Lên lớp				**Thực hành**	**Tự học**	**Kiểm tra**
	Tổng	**Lý Thuyết**	**Thảo luận**	**Bài Tập**			
Mở đầu	0,5	0,5					
Phần thứ nhất. Sinh học phân tử							
Chương 1. Thành phần hóa học của sự sống	2,5	2,5			5,0		
1.1. Các nguyên tố và liên kết hoá học trong cơ thể sống	0,5	0,5					
1.2. Các chất vô cơ	1,0	1,0					
1.3. Các chất hữu cơ	1,0	1,0					
Chương 2. Tái bản ADN (nhân đôi ADN, sao chép ADN)	2,5	2,0	0,5		5,0		
2.1. Cơ chế sao chép bán bảo lưu	1,5	1,0	0,5				
2.2. Cơ chế sao chép ngược	1,0	1,0					
Chương 3. Phiên mã (sao mã, tổng hợp ARN)	1,5	1,0	0,5		3,0		
3.1. Thời điểm	0,25	0,25					
3.2. Các yếu tố tham gia tổng hợp mARN	0,25	0,25					

Nội dung học phần	Thời gian phân bổ (Tiết)						
	Lên lớp				Thực hành	Tự học	Kiểm tra
	Tổng	Lý Thuyết	Thảo luận	Bài Tập			
3.3. Các giai đoạn	1,0	0,5	0,5				
Chương 4. Dịch mã (giải mã thông tin di truyền, tổng hợp protein)	2,5	2,0	0,5		5,0		
4.1. Gen và mã thông tin di truyền	0,25	0,25					
4.2. Các thành phần tham gia giải mã thông tin di truyền	0,25	0,25					
4.3. Các giai đoạn giải mã thông tin di truyền	1,0	0,5	0,5				
4.4. Điều hoà sinh tổng hợp protein (điều hoà hoạt động gen)	1,0	1,0					
Phần thứ hai. Sinh học tế bào							
Chương 5. Cấu trúc tế bào	4,0	3,5	0,5		8,0	7,5	
5.1. Đại cương về tế bào	1,0	1,0					
5.2. Cấu trúc tế bào Nhân thực (Eucaryota)	2,0	1,5	0,5				
5.3. Cấu trúc tế bào Tiền nhân (Procaryota)	1,0	1,0					
Chương 6. Sự sinh sản của tế bào	3,0	2,5	0,5		6,0	3,0	
6.1. Chu kỳ tế bào và nguyên phân (mitose)	0,5	0,5					
6.2. Nguyên nhân của sự nguyên phân	0,5	0,5					
6.3. Giảm phân (meiose) và sự phát triển của tế bào sinh sản ở động vật	1,5	1,0	0,5				
6.4. Sự phân bào trực tiếp (phân bào không có tơ – amitose)	0,5	0,5					
Chương 7. Sinh lí sinh hóa tế bào	5,5	4,5	1,0		11,0	1,5	
7.1. Sự vận chuyển các chất qua màng	2,0	2,0					
7.2. Trao đổi chất tế bào	3,5	2,5	1,0				
Phần thứ ba. Sinh học cơ thể							
Chương 8. Sinh sản, sinh trưởng và phát triển	3,0	2,5	0,5		6,0	1,5	
8.1. Sự sinh sản	0,5	0,5					
8.2. Sự phát triển phôi	0,5	0,5					
8.3. Sự sinh trưởng (phát triển hậu phôi)	1,5	1,0	0,5				
8.4. Sự điều hòa quá trình sinh trưởng và phát triển	0,5	0,5					
Phần thứ tư. Đa dạng sinh học							

Nội dung học phần	Thời gian phân bổ (Tiết)						
	Lên lớp				Thực hành	Tự học	Kiểm tra
	Tổng	Lý Thuyết	Thảo luận	Bài Tập			
Chương 9. Đa dạng loài	1,5	1,5	0,5		3,0		
9.1. Loài và các bậc phân loại	0,5	0,5					
9.2. Đa dạng loài trên thế giới	0,5	0,25	0,25				
9.3. Đa dạng loài ở Việt Nam	0,5	0,25	0,25				
Chương 10. Đa dạng sinh thái	1,5	1,5	0,5		3,0		
10.1. Khái niệm về hệ sinh thái	0,25	0,25					
10.2. Cấu trúc và chức năng của hệ sinh thái	0,75	0,25	0,5				
10.3. Các hệ sinh thái trên mặt đất	0,25	0,25					
10.4. Đa dạng sinh thái ở Việt Nam	0,25	0,25					
Chương 11. Đa dạng di truyền	1,0	1,0			2,0		1,0
11.1. Khái niệm về gen và chức năng của gen	0,25	0,25					
11.2. Đa dạng gen trên thế giới và ở Việt Nam	0,25	0,25					
11.3. Các quy luật di truyền với đa dạng gen	0,25	0,25					
11.4. Các quy luật biến dị với đa dạng gen	0,25	0,25					

6. Phương pháp, hình thức kiểm tra, thang điểm đánh giá kết quả học tập học phần

6.1. Kiểm tra - đánh giá thường xuyên (chiếm 10% trọng số)

Điểm chuyên cần được quy định tại quyết định số 1094/QĐ-ĐHNL ngày 07 tháng 12 năm 2016 của Hiệu trưởng Trường Đại học Nông Lâm-ĐH Huế, cụ thể:

Tỷ lệ (%) số tiết vắng	Điểm chuyên cần
Không vắng	10
< 10	8
10 - <20	6
20 - 30	4
> 30	Nhận điểm 0 (không đủ điều kiện dự thi)

6.2 Kiểm tra - đánh giá định kỳ (chiếm 20% trọng số)

- 1 bài kiểm tra định kỳ: chiếm 10% trọng số
- 1 bài kiểm tra thực hành: chiếm 10% trọng số

6.3. Thi – đánh giá kết thúc học phần (chiếm 70% trọng số)

Hình thức thi: Tự luận

7. Tài liệu học tập

7.1. Tài liệu bắt buộc:

1. Nguyễn Bá Hai, Đặng Thị Thu Hiền, Phan Thị Duy Thuận, Dương Thị Thảo Trang (2013), *Sinh học đại cương,* NXB Đại Học Huế, TTTT-TV.

7.2. Tài liệu tham khảo:

1. Hoàng Đức Cự (2005), *Sinh học đại cương, tập I, II*. NXB ĐHQG, Hà Nội, TTTT-TV.

2. Nguyễn Đăng Phong (1999), *Sinh Học I – Sinh học tế bào, di truyền và tiến hóa*. NXB Nông Nghiệp, Hà Nội, TTTT-TV.

3. Nguyễn Bá Lộc, Phan Anh (2006), *Giáo Trình Tế Bào Học,* NXB Đại Học Huế, Huế, TTTT-TV.

4. Nguyễn Hoàng Lộc (2007), *Sinh học phân tử,* NXB Đại học Huế, Huế, TTTT-TV.

8. Nội dung chi tiết học phần

PHẦN LÝ THUYẾT

Mở đầu

1. Sinh học – khoa học về sự sống
2. Sơ lược lịch sử phát triển
3. Mối liên quan giữa sinh học và các ngành khoa học khác

Phần thứ nhất. Sinh học phân tử

Chương 1. Thành phần hóa học của sự sống

1.1. Các nguyên tố và liên kết hoá học trong cơ thể sống

1.1.1. Các nguyên tố hóa học

1.1.2. Các liên kết hóa học

1.2. Các chất vô cơ

1.2.1. Nước

1.2.2. Muối khoáng và các chất khí hòa tan

1.3. Các chất hữu cơ

1.3.1. Gluxit

1.3.2. Lipit

1.3.3. Protein

1.3.4. Axit nucleic

Chương 2. Tái bản ADN (nhân đôi ADN, sao chép ADN)

2.1. Cơ chế sao chép bán bảo lưu

2.1.1. Thời điểm

2.1.2. Nguyên tắc sao chép và các yếu tố tham gia quá trình sao chép ADN

2.1.3. Phương trình tổng quát

2.1.4. Các giai đoạn

2.1.5. Một số điểm khác nhau trong quá trình nhân đôi ADN giữa Procaryote và Eucaryote

2.2. Cơ chế sao chép ngược

Chương 3. Phiên mã (sao mã, tổng hợp ARN)

3.1. Thời điểm

3.2. Các yếu tố tham gia tổng hợp mARN

3.4. Các giai đoạn

Chương 4. Dịch mã (giải mã thông tin di truyền, tổng hợp protein)

4.1. Gen và mã thông tin di truyền

4.1.1. Gen

4.1.2. Mã di truyền (codon)

4.2. Các thành phần tham gia giải mã thông tin di truyền

4.3. Các giai đoạn giải mã thông tin di truyền

4.3.1. Giai đoạn hoạt hóa axít amin

4.3.2. Giai đoạn khởi đầu

4.3.3. Giai đoạn kéo dài chuỗi

4.3.4. Giai đoạn kết thúc

4.3.5. Chuỗi polysom.

4.4. Điều hoà sinh tổng hợp protein (điều hoà hoạt động gen).

4.4.1. Điều hòa hoạt động gen ở Procaryote

4.4.1.1. Hiện tượng cảm ứng và ức chế sinh tổng hợp protein ở vi khuẩn

4.4.1.1.1. Cảm ứng sinh tổng hợp protein

4.4.1.1.2. Ức chế sinh tổng hợp protein

4.4.1.2. Giả thuyết Operon của Zacop và Mono (1961)

4.4.1.3. Cơ chế điều hoà hoạt động gen của Zacop và Mono giải thích hiện tượng cảm ứng và ức chế sinh tổng hợp protein ở vi khuẩn

4.4.2. Điều hòa hoạt động gen ở Eucaryote

Phần thứ hai. Sinh học tế bào

Chương 5. Cấu trúc tế bào

5.1. Đại cương về tế bào

5.1.1. Học thuyết tế bào

5.1.2. Hình dạng và kích thước tế bào

5.1.3. Tế bào Tiền nhân (Procaryota) và tế bào Nhân thực (Eucaryota)

5.2. Cấu trúc tế bào Nhân thực (Eucaryota)

5.2.1. Màng tế bào

5.2.2. Tế bào chất

5.2.3. Các bào quan

5.2.4. Nhân và nhiễm sắc thể

5.3. Cấu trúc tế bào Tiền nhân (Procaryota)

Chương 6. Sự sinh sản của tế bào

6.1. Chu kỳ tế bào và sự nguyên phân

6.1.1. Chu kỳ tế bào

6.1.2. Nguyên phân (mitose)

6.2. Nguyên nhân của sự nguyên phân

6.2.1. Sự thay đổi tỉ lệ giữa diện tích màng nhân và thể tích tế bào chất theo thời gian

6.2.2. Hormon

6.2.3. Các chất kích thích phân bào không đặc trưng

6.2.4. Vai trò của hệ thần kinh

6.3. Giảm phân và sự phát triển của tế bào sinh sản ở động vật

6.3.1. Giảm phân (meioses)

6.3.2. Sự phát triển của tế bào sinh dục ở động vật

6.4. Sự phân bào trực tiếp (phân bào không có tơ – amitose)

Chương 7. Sinh lí sinh hóa tế bào

7.1. Sự vận chuyển các chất qua màng tế bào

7.1.1. Các nhân tố vật lí liên quan đến sự vận chuyển các chất qua màng tế bào

7.1.2. Cơ chế vận chuyển các chất qua màng tế bào

7.1.2.1. Khuếch tán đơn thuần

7.1.2.2. Khuếch tán trung gian

7.1.2.3. Vận chuyển tích cực
7.1.2.4. Sự vận chuyển các chất có kích thước lớn qua màng (thực bào và ẩm bào)
7.2. Trao đổi chất tế bào
7.2.1. Khái niệm về trao đổi chất
7.2.2. Enzym - chất xúc tác sinh học
7.2.3. Các hợp chất chứa năng lượng của tế bào
7.2.4. Quang hợp
7.2.4.1. Khái niệm về quang hợp và bản chất của quang hợp
7.2.4.2. Pha sáng của quang hợp
7.2.4.3. Pha tối của quang hợp
7.2.4.4. Cây C3 và cây C4
7.2.5. Hô hấp
7.2.5.1. Khái niệm về hô hấp và bản chất của hô hấp
7.2.5.2. Oxy hoá khử sinh học
7.2.5.3. Đường phân
7.2.5.4. Sự biến đổi hiếu khí sản phẩm đường phân (chu trình Kreb)
7.2.5.5. Sự biến đổi yếm khí sản phẩm đường phân – các dạng lên men

Phần thứ ba. Sinh học cơ thể.

chương 8. Sinh sản, sinh trưởng và phát triển

8.1. Sự sinh sản
8.1.1. Khái quát về sự sinh sản
8.1.2. Sinh sản vô tính
8.1.3. Sinh sản hữu tính
8.2. Sự phát triển phôi
8.2.1. Sự phát triển phôi ở động vật đa bào
8.2.2. Sự nảy mầm của hạt và phát triển phôi ở thực vật
8.3. Sự sinh trưởng (phát triển hậu phôi)
8.3.1. Thời kỳ sinh trưởng
8.3.2. Thời kỳ trưởng thành
8.3.3. Thời kỳ già và chết
8.4. Sự điều hòa quá trình sinh trưởng và phát triển

Phần thứ tư. Đa dạng sinh học

Chương 9. Đa dạng loài

9.1. Loài và các bậc phân loại
9.2. Đa dạng loài trên thế giới
9.3. Đa dạng loài ở Việt Nam.

Chương 10. Đa dạng sinh thái

10.1. Khái niệm về hệ sinh thái
10.2. Cấu trúc và chức năng của hệ sinh thái
10.3. Khái quát về các hệ sinh thái trên mặt đất
10.4. Đa dạng sinh thái ở Việt Nam

Chương 11. Đa dạng di truyền

11.1. Khái niệm về gen và chức năng của gen
11.2. Đa dạng gen trên thế giới và ở Việt Nam

11.3. Các quy luật di truyền liên quan đến đa dạng gen

11.4. Các quy luật biến dị liên quan đến đa dạng gen – Biến dị tổ hợp và đột biến

PHẦN THỰC HÀNH

Bài 1. Kính hiển vi và tiêu bản hiển vi

Nội dung 1: Cấu tạo, cách sử dụng và bảo dưỡng kính hiển vi

Nội dung 2: Cách làm tiêu bản

Nội dung 3: Tiêu bản thực hành: tế bào vỏ củ hành

Bài 2. Hình dạng tế bào

Nội dung 1: Tế bào biểu bì hành

Nội dung 2: Tế bào máu lợn

Nội dung 3: Tế bào máu gà

Bài 3. Hình dạng tế bào (tiếp theo)

Nội dung 1: Tế bào thần kinh tủy sống

Nội dung 2: Trứng gà

Nội dung 3: Tế bào khí khổng

Bài 4. Lạp thể

Nội dung 1: Lục lạp

Nội dung 2: Sắc lạp

Bài 5. Thể vùi

Nội dung 1: Hạt tinh bột khoai tây

Nội dung 2: Tinh thể canxioxalat

Bài 6. Nguyên phân

Nội dung 1: Nguyên phân ở rễ củ hành

Bài 7. Giảm phân

Nội dung 1: Giảm phân ở tinh hoàn ếch

Nội dung 2: Giảm phân ở tinh hoàn châu chấu

Bài 8. Sự vận động của tế bào

Nội dung 1: Co nguyên sinh

Nội dung 2: Phản co nguyên sinh

Bài 9. Một số hình thức sinh sản vô tính ở thực vật

Nội dung 1: Nảy chồi

Nội dung 2: Sinh sản sinh dưỡng

Nội dung 3: Sinh bào tử

Bài 10. Kiểm tra

THÔNG TIN VỀ GIẢNG VIÊN

Giảng viên 1

- Họ và tên: **Đặng Thị Thu Hiền**
- Chức danh, học hàm, học vị: Thạc sĩ, Giảng viên chính
- Thời gian, địa điểm làm việc: Toàn phần, tại Bộ môn Sinh học, Khoa Cơ bản, Trường ĐH Nông Lâm, ĐH Huế
- Địa chỉ liên hệ: 46A3 KTT ĐH Huế, Triệu Quang Phục, phường Thuận Thành, TP Huế.
- Điện thoại, email: 0905.570.121; dangthithuhien@huaf.edu.vn

- Các hướng nghiên cứu chính:
    + Động vật học
    + Đa dạng và bảo tồn động vật
    + Sinh học và sinh lí động vật

Giảng viên 2

- Họ và tên: **Hoàng Hữu Tình**
- Chức danh, học hàm, học vị: Tiến sĩ
- Thời gian, địa điểm làm việc: Thời gian toàn phần, tại bộ môn Sinh học, khoa Cơ bản, ĐHNL Huế.
- Địa chỉ liên hệ: 5/19 kiệt 393, đường Bùi Thị Xuân, TP Huế, tỉnh Thừa Thiên Huế.
- Điện thoại, email: DĐ: 0987.960.907; 0918.956.005; hoanghuutinh@huaf.edu.vn
- Các hướng nghiên cứu chính: Sinh học và ứng dụng trong nông nghiệp; Giun đất và sinh học đất; Cây hương dược liệu; Côn trùng nông nghiệp

Giảng viên 3

- Họ và tên: **Phan Thị Duy Thuận**
- Chức danh, học hàm, học vị: Thạc sĩ.
- Thơi gian, địa điểm làm việc: Thời gian toàn phần, bộ môn Sinh học, khoa Cơ bản, ĐHNL.
- Địa chỉ liên hệ: 155-Huỳnh Thúc Kháng, TP Huế, tỉnh Thừa Thiên Huế
- Điện thoại, email: NR: 054.527634; DĐ: 0914729106; phanthiduythuan@huaf.edu.vn
- Các hướng nghiên cứu chính:
    + Động vật, thực vật
    + Công nghệ sinh học.

Giảng viên 4

- Họ và tên: **Trần Nguyên Thảo**
- Chức danh, học hàm, học vị: Thạc sĩ.
- Thơi gian, địa điểm làm việc: Thời gian toàn phần, bộ môn Sinh học, khoa Cơ bản, ĐHNL.
- Địa chỉ liên hệ: 20/11 Lý Thường Kiệt, P Phú Nhuận, TP Huế, tỉnh Thừa Thiên Huế
- Điện thoại, email: NR: 0234.3831971; DĐ: 0935757721; trannguyenthao@huaf.edu.vn

Các hướng nghiên cứu chính:
    + Sinh học phân tử
    + Công nghệ sinh học.

Duyệt **Hiêu trưởng**	**Trưởng Khoa/Bộ môn** *(Ký ghi rõ họ tên)*	**Giảng viên** *(Ký ghi rõ họ tên)* ***ThS. Đặng Thị Thu Hiền*** ***TS. Hoàng Hữu Tình*** ***ThS. Phan Thị Duy Thuận*** ***ThS. Trần Nguyên Thảo***

1967
TRƯỜNG ĐẠI HỌC NÔNG LÂM HUẾ